



Fisiología de la visión

La forma del ojo humano es similar a la de una esfera de alrededor de 24 mm de diámetro. Su función es la de producir una imagen óptica sobre una capa de células sensibles a la luz. El sistema es como el de la cámara fotográfica: un sistema de lentes transparentes produce una imagen inversa sobre una película, la retina.

En este capítulo se presentan las capacidades de transducción de la luz por parte de la retina y de los mecanismos centrales de la visión, precedidas por la introducción de algunos aspectos de la fisiología del ojo, de sus sistemas de protección y de los que se vinculan con el mantenimiento de su forma y transparencia. Se trata también la función primaria de los ojos

en la formación de las imágenes ópticas y su movimiento intrínseco. Se toman en consideración, entonces, las vías visuales centrales, el papel de la corteza cerebral en la interpretación de las señales visuales, la percepción del color, la forma y la distancia de los objetos en el espacio visual. La fisiología de los movimientos oculares se trata en el capítulo 27.

Recordatorio embriológico

El desarrollo del ojo (figs. 18-1 y 18-2) requiere la intervención de dos de las tres capas embrionarias: el *ectodermo* y el *mesodermo*. Alrededor del día 18 (fig. 18-1c), sobre la pared neuroectodérmica del futuro prosencéfalo, antes del cierre completo de la ducha encefálica,

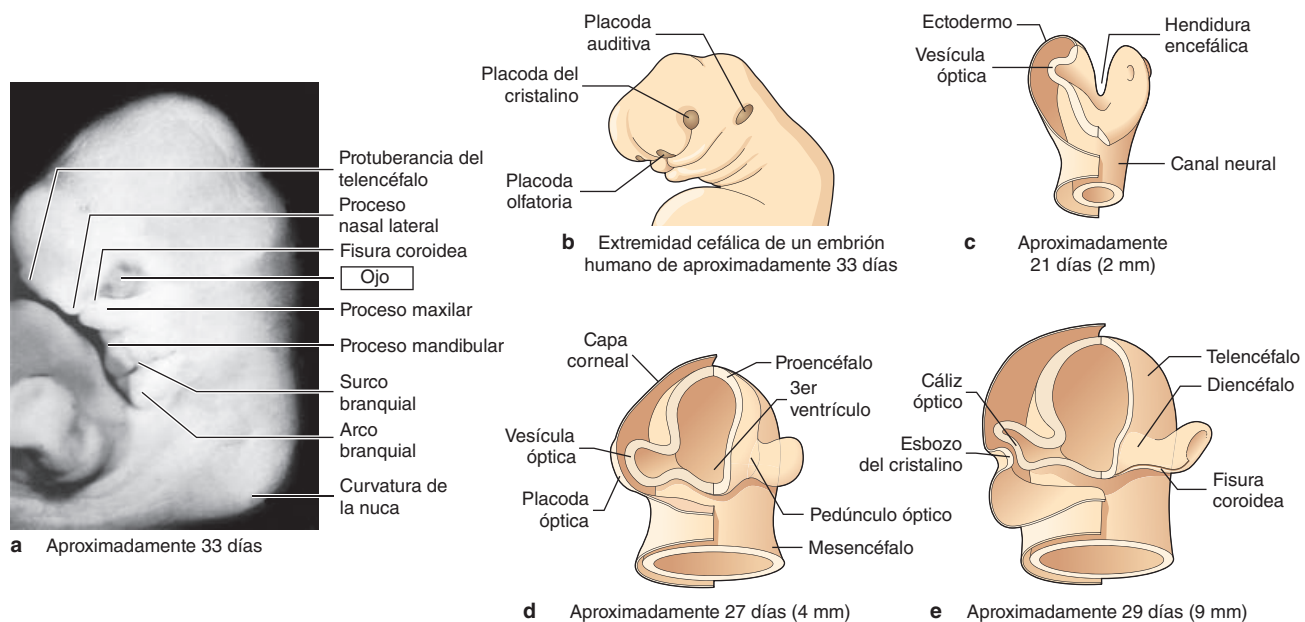


Figura 18-1 Primeros estadios del desarrollo de la cabeza del feto y del aparato visual. **a**, ecografía de la extremidad cefálica. **b**, extremidad cefálica completa. **c-e**, detalles de la extremidad cefálica, vista por delante y seccionada. La vesícula óptica primaria (**c**) se forma como evaginación lateral de la pared neuroectodérmica y se conecta al diencefalo a través

del pedúnculo óptico (**d**). A consecuencia del crecimiento, se invagina y forma el cáliz óptico o vesícula óptica secundaria (**e**), en la cual tiene su origen la retina. Delante de la vesícula óptica primaria se forma la placoda óptica, de derivación ectodérmica, y de donde se origina el esbozo del cristalino.

aparece una evaginación lateral, la *vesícula óptica primaria*, conectada con el diencefalo por medio de un pedúnculo, el pedúnculo óptico. La vesícula aumenta de tamaño y se evagina formando así el cáliz óptico, o vesícula óptica secundaria (fig. 18-1e). Ya que procede de la invaginación sobre sí misma de la pared neuroectodérmica, el *cáliz óptico* está formado por dos capas: interna y externa. En la invaginación también participa el pedúnculo, lo que determina la aparición de la fisura coroidea, a través de la cual la arteria hialoidea penetra en el pedúnculo. En el cáliz óptico, entre las dos capas que lo forman, queda un espacio, llamado retiniano, que comunica con el tercer ventrículo por medio del pedúnculo. Este espacio, virtual en el adulto, explica la posibilidad del desprendimiento de la retina.

En el mismo periodo en que se forma la vesícula óptica primaria, se forma también, delante de ella, un engrosamiento de la capa córnea (también de derivación ectodérmica y que dará origen al tegumento), la *placoda óptica* (fig. 18-1a, b, d). Con prontitud, esta placa se deprime para originar una vesícula (fig. 18-1e) que se aísla de la capa córnea, de la que se separa, y queda constituida por una sola capa de células. Alrededor del día 40, las células de la pared posterior de la vesícula se multiplican y emiten fibras hacia las células de la pared anterior, con lo cual ocupan la cavidad de la vesícula misma, desde atrás hacia delante (fig. 18-2a). Las fibras más centrales, las más precoces, forman el núcleo del *crystalino* y se vuelven mucho más transparentes gracias a la aparición de proteínas particulares. El crecimiento del cristalino, por la agregación de nuevas fibras a la periferia del núcleo, continúa hasta la edad de 20 años.

En el mismo periodo en que el cristalino comienza a delinearse, aparecen a partir del constituyente mesodérmico que rodea la *vesícula óptica secundaria* los perfiles de las que serán las dos tunicas externas del ojo. De éstas, la *coroide* se parece a la piamadre, mientras que la *esclerótica* se asemeja a la duramadre. En el espacio interpuesto entre el delineamiento vesicular del cristalino y de la vesícula óptica secun-

daria, el ya mencionado material mesodérmico participa activamente en la formación del cuerpo vítreo primario.

Mientras tanto, la capa externa del cáliz origina la capa pigmentaria de la retina por la aparición de gránulos de pigmento dentro de las células epiteliales. La capa interna, en cambio, da origen a la capa nerviosa de la retina; se espesa y diversifica en más capas celulares, como las paredes de las vesículas cerebrales, que dan origen al tejido cerebral (fig. 18-2b).

Esta diversificación termina en el séptimo mes: desde entonces el ojo es sensible a la luz, aunque la fóvea se diversificará sólo cuatro meses después del nacimiento.

Alrededor de la séptima semana, el pedúnculo óptico se cierra, englobando la arteria hialoidea y una parte del mesénquima, que será colonizado por los axones de las células ganglionares para así constituir el nervio óptico. Luego los axones se dirigen hacia el diencefalo y, al llegar a su piso, producen una decusación parcial que va a formar el quiasma óptico, desde donde las fibras alcanzan sus objetivos subcorticales.

En su evolución, mientras tanto, el cáliz óptico tiende a cerrarse por su polo anterior, delante del cristalino, delimitando un orificio, que permanecerá como la pupila. A este nivel, las capas interna y externa de la retina se reúnen: la primera, que permanece sutil y no sufre diferenciación sensorial, origina la capa interna del iris; la segunda dará origen al epitelio pigmentado del iris. Detrás del iris, las dos capas retinarias recargadas la una sobre la otra producen un pliegue levantado respecto al mesénquima: los procesos ciliares. Entre los pliegues ciliares y el cristalino están presentes algunas fibras laxas que se transforman en el delicado ligamento suspensorio del cristalino (fig. 18-2c).

A partir del tejido mesenquimático que envuelve el primitivo esbozo del ojo se forman entonces la coroides, el iris y el cuerpo ciliar. Esta túnica vascular, a la cual llega sangre a través de la arteria hialoidea, envuelve por completo el cristalino. Enseguida tal envol-

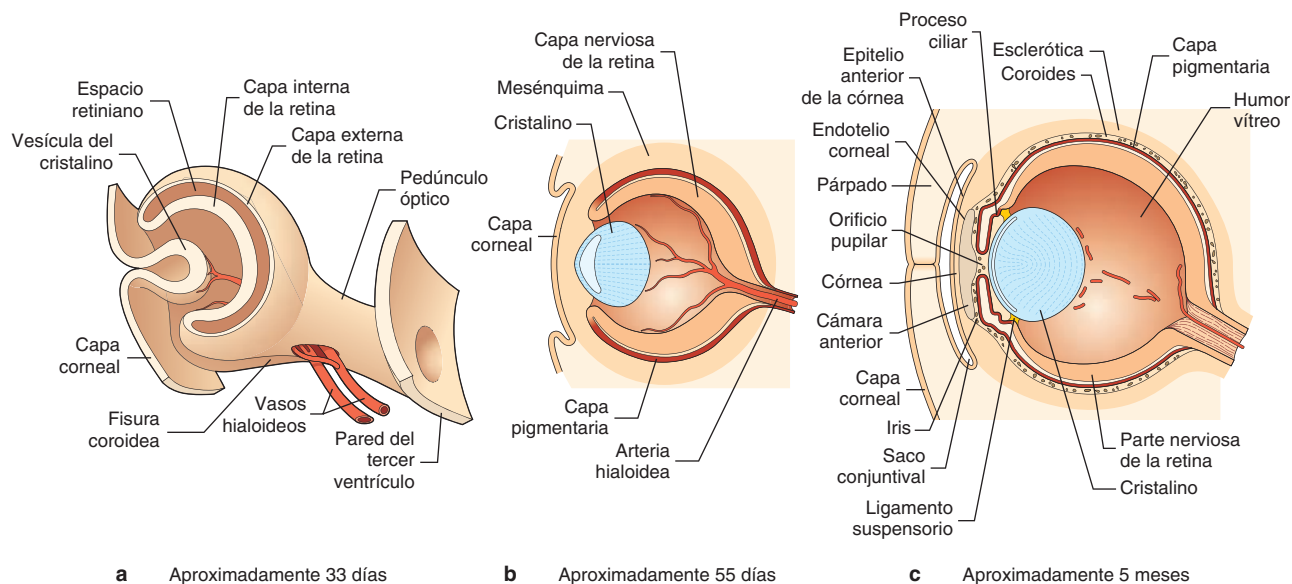


Figura 18-2 Desarrollo embrionario del ojo humano. Está constituido por la invaginación del neuroectodermo sobre sí mismo. El cáliz óptico está constituido por dos capas, externa e interna (a), entre las cuales se incluye el espacio retiniano, que a través del pedúnculo óptico se comunica con la cavidad del tercer ventrículo. De la capa externa se origina el estrato pigmentario de la retina, mientras que de la interna se origina el

trato nervioso. El cristalino (b) se origina de la placoda óptica, que se forma delante de la vesícula óptica primaria. En su evolución, el cáliz óptico se cierra por su extremo anterior delante del cristalino, delimitando el orificio pupilar (c). A este nivel, las capas internas y externas de la retina se reúnen y dan origen al

tura desaparece del todo y en lugar de la arteria hialoidea permanece el canal hialoideo. La porción más externa del tejido mesodérmico constituye la esclerótica. En lo sucesivo, a medida que todo el bulbo ocular se introduce de manera progresiva en la cavidad orbitaria, se forma un surco circular que dará origen al pliegue conjuntival. Tal surco, al profundizarse cada vez más, determina la formación de los dos pliegues cutáneos que formarán los párpados.

MEDIOS ÓPTICOS

Al pasar por el ojo, la luz recorre de forma sucesiva la *córnea*, el *humor acuoso*, el *crystalino* y el *humor vítreo* (fig. 18-3).

Córnea

La *córnea* tiene un diámetro de alrededor de 11 mm, un grosor de 1 mm a nivel de la unión con la esclerótica y de 0.5 mm en la proximidad del centro.

La *córnea* tiene propiedades especulares, por las cuales refleja los objetos del mundo exterior, y una función dióptrica, con un poder convergente de 41 a 45 dioptrías. Pero tal poder no es igual sobre todos los meridianos en razón de que su radio de curvatura es variable también en condiciones fisiológicas (de las cuales deriva el astigmatismo corneal fisiológico y patológico); sólo en los 4 mm más centrales la curvatura sería perfectamente esférica.

La *córnea* está constituida por diferentes capas sobrepuestas, que desde la superficie anterior a la posterior son: epitelio corneal, lámina elástica anterior (de Bowman), sustancia propia, lámina elástica posterior (de Demours o de Descemet), endotelio (fig. 18-4). La capa de la sustancia propia es la más gruesa, constituye efectivamente la parte anterior de la túnica fibrosa del ojo y representa la parte esclerótica de la *córnea*.

De manera habitual la *córnea* no se encuentra vascularizada y, por consecuencia, intercambia oxígeno y anhídrido carbónico por difusión con el aire, a través de la película lagrimal, o, con el interior, con el humor acuoso. Los nutrimentos y los productos de desecho siguen las mismas vías.

La transparencia de la *córnea* depende del mantenimiento de una presión intraocular normal, así como de muchos otros factores, como el equilibrio osmótico respecto de los líquidos circundantes, variaciones de la temperatura o lentes corneales mal posicionadas, que pueden llevar a un edema de la *córnea* y a una mayor dispersión de la luz. Los primeros signos de tal desavenencia los representan la aparición de halos alrededor de los objetos luminosos, con sucesiva disminución de la agudeza visual. Estos efectos suelen ser reversibles.

Tras un daño grave, la *córnea* es reparada por tejido cicatrizal que en general no es transparente. El hecho de no ser vascularizada facilita los trasplantes, ya que en estas condiciones las reacciones inmunológicas son poco frecuentes.

La *córnea* es invadida por fibras sensitivas del nervio trigémino, que pierden la mielina inmediatamente antes de entrar

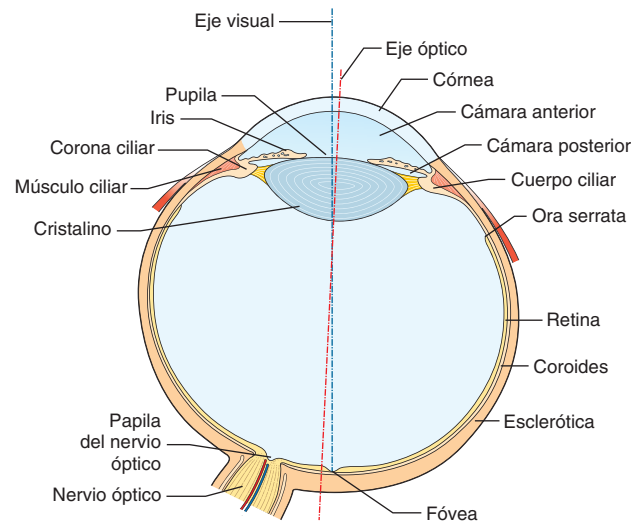


Figura 18-3 Bulbo ocular derecho, en sección horizontal, con los ejes óptico y visual. El eje visual (línea sombreada en azul) corresponde al trayecto seguido por los rayos luminosos provenientes de un objeto enfocado con la mirada, que desde el centro o vértice de la *córnea*, pasando por el punto nodal situado delante de la cara posterior del cristalino, alcanzan la *fóvea central* de la retina o zona retiniana de la visión clara. El eje óptico (línea sombreada en rojo) es el trayecto del eje anatómico (línea que une el centro de la *córnea* con el centro de la esclerótica) incluido entre el centro de la *córnea* y la retina.

y alcanzan el epitelio y el estroma como terminaciones libres. Si se cortan, se regeneran en pocas semanas.

Cristalino

También el cristalino es una estructura avascular, suspendida por fibras que constituyen la zónula de Zinn. El cristalino está formado por una cápsula, por un epitelio sencillo dispuesto debajo de la cápsula, en la parte anterior, y por una masa principal, la sustancia del cristalino (fig. 18-4).

En vida, el cristalino es transparente, incoloro y elástico. En el feto es muy blando, pero ya en el recién nacido las capas profundas contienen menos agua y son más consistentes que las superficiales, pero sólo en el trigésimo año se puede hablar de un cuerpo interno más consistente (núcleo). El núcleo y la capa cortical pasan insensiblemente el uno en el otro y están en proporción variable según los sujetos. En el anciano, el proceso de endurecimiento termina por incluir todo el órgano, que termina por perder su plasticidad de manera definitiva. A la pérdida de agua se asocia una leve opalescencia (catarata), que inicia en el núcleo y se difunde hacia el ecuador. La plasticidad del cristalino es una condición indispensable para los cambios de curvatura que tienen lugar en la acomodación; el núcleo es demasiado rígido para participar y, cuando se extiende en las capas superficiales, el órgano se vuelve rígido por completo. De ello depende la presbicia del anciano.

Así como para la *córnea*, para el cristalino los intercambios metabólicos acontecen también con los líquidos circundantes,

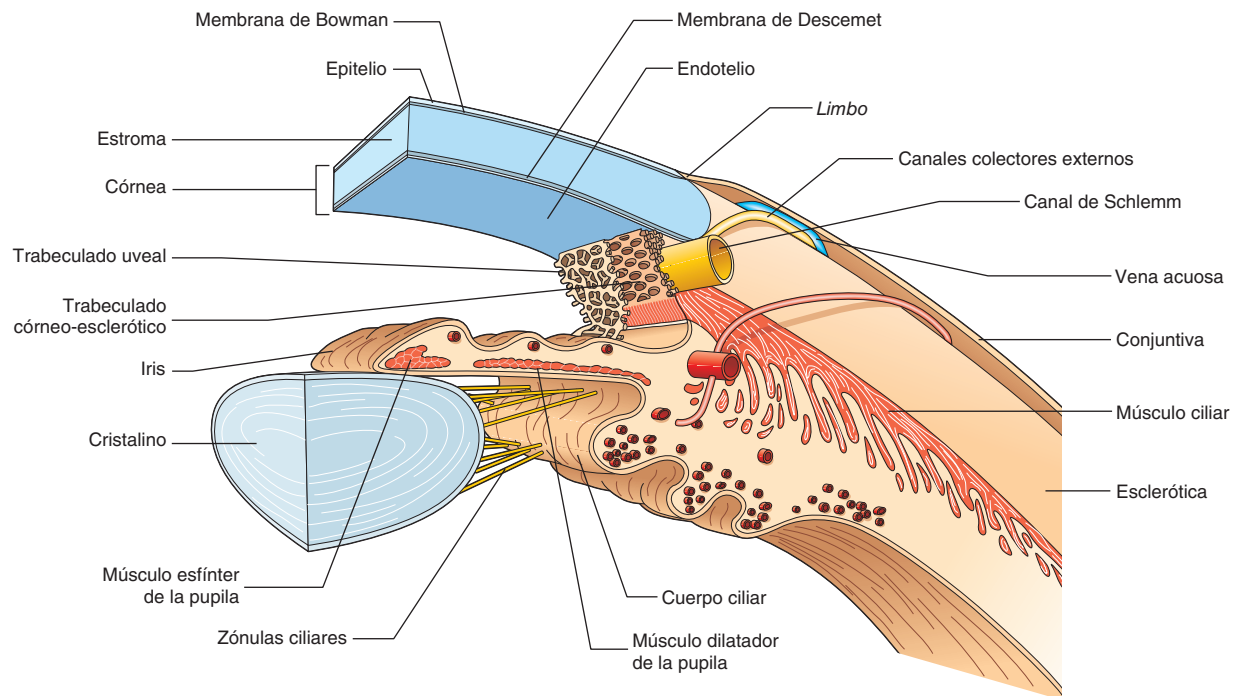


Figura 18-4 Cámara anterior y posterior del ojo. La córnea está constituida por epitelio, por la membrana de Bowman (lámina elástica anterior), por el estroma (sustancia propia), por la membrana de Demours o de Descemet (lámina elástica posterior) y por endotelio. La sustancia propia constituye la parte anterior de la túnica fibrosa del ojo y representa la parte esclerótica de la córnea. El cristalino está formado por una cápsula,

por un epitelio dispuesto por delante bajo la cápsula y por la sustancia del cristalino, que representa su masa principal. Es suspendido por fibras que constituyen la zónula de Zinn (zónulas ciliares). Estas fibras se alejan del cuerpo ciliar donde tienen origen, y se dirigen hasta el ecuador del cristalino, donde se insertan.

Recuadro 18-1

Secreción lagrimal

Las *lágrimas* tienen un índice de refracción de 1.33, muy cerca del de la córnea, y un pH de entre 7.3 y 7.8 (levemente alcalino). Las lágrimas están compuestas por 98% de agua y el restante 2% principalmente de electrólitos y proteínas (la más representada es la lisozima).

La secreción lagrimal se vierte desde las glándulas en los conductos excretores y de aquí en la bolsa conjuntival; en este sitio, junto con las secreciones de las glándulas mucosas y sebáceas, se extiende, gracias a los movimientos de los párpados, sobre la superficie conjuntival y corneal para formar, en este último caso, la llamada *película lagrimal precorneal de Wolff*. Las funciones principales de la película son ópticas, protectoras y nutritivas.

Aparato lagrimal

El aparato lagrimal puede dividirse en una porción secretora y una excretora.

El *componente secretor* del aparato lagrimal está constituido por la glándula lagrimal principal y por las glándulas lagrimales accesorias.

La *glándula lagrimal principal*, de tipo tubuloacinoso (fig. R18-1-1), está ubicada en la pared superoexterna de la órbita; su longitud es de unos 20 mm, su ancho de 12 mm y su grosor de 5 mm. Pesa poco menos de 1 g. La actividad secretora es completamente serosa. Las

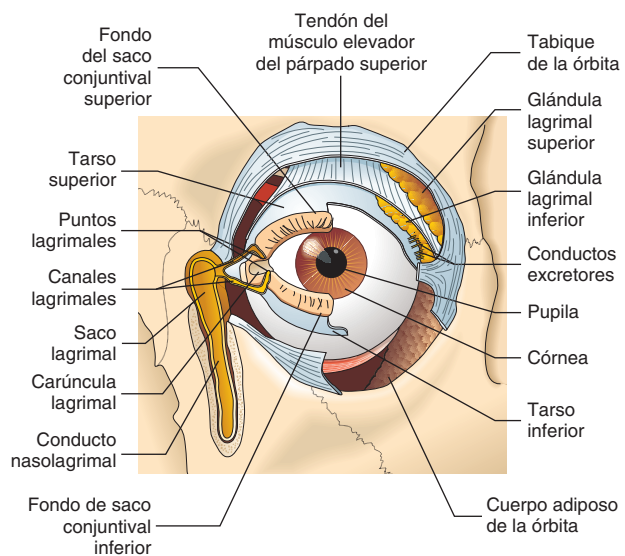


Figura R18-1-1 Aparato lagrimal.

Continúa

Continuación recuadro 18-1

lágrimas se conducen al sistema de los conductos excretores gracias a la influencia de las células mioepiteliales peritubulares contráctiles.

Cerca de dos terceras partes de las *glándulas lagrimales accesorias* (glándulas de Krause) se localizan en el estroma de los fondos de saco conjuntivales, en particular en la parte superior y lateral del fondo de saco, cerca de la glándula lagrimal principal. Un pequeño número está presente también en el fondo de saco inferior. Un último grupo de glándulas accesorias está ubicado a lo largo del borde orbitario de los tarsos, tanto superiores como inferiores.

El *aparato excretor* está constituido por los puntos lagrimales, los canales lagrimales, la bolsa lagrimal y el conducto nasolagrimal.

Los *puntos lagrimales* superior e inferior de cada ojo no guardan correspondencia directa el uno con el otro; esta situación impide su completa superposición con los párpados cerrados, a manera de evitar un bloqueo del drenaje de la película lagrimal.

Los *canales lagrimales* están constituidos por un tramo vertical (ampolla) y uno horizontal que se abre en la pared lateral de la bolsa lagrimal, donde está presente un dispositivo valvular antirreflujo.

La *bolsa lagrimal* está ubicada en la fosa lagrimal, constituida por el proceso frontal del hueso maxilar y por el hueso lagrimal. Tiene alrededor de 10 mm de largo y un diámetro transversal variable según el estado de repleción.

El *conducto nasolagrimal* es de alrededor de 12 mm y está contenido en un canal óseo cuyas paredes están formadas por los huesos maxilar y lagrimal. Pasa después a la mucosa nasal y desemboca en el meato inferior, detrás de la cabeza del cornete inferior.

Regulación de la secreción lagrimal

En la glándula principal tiene lugar la *secreción refleja*, de tipo accesoria, es decir, consecuente con determinados estímulos; en las glándulas accesorias y en las conjuntivales y tarsales tiene en cambio lugar la *secreción de base*, de tipo continuo. La secreción refleja es unas cien veces mayor respecto a la basal. El estímulo de la secreción refleja parece ser de naturaleza sensitiva corneal y conjuntival, como consecuencia de la rotura de la película lagrimal.

La glándula lagrimal principal recibe una abundante inervación eefectora de tipo secretorio, cuyo origen es el núcleo lagrimal, situado en el puente cerca del núcleo salival superior (fig. R18-1-2). En el interior de la glándula dichas fibras terminan en la superficie de las células secretoras y en proximidad con las células mioepiteliales ductales. El estímulo parasimpático provoca su despolarización con la consecuente desgranulación y constricción de los conductos excretores.

A través de sus propias terminaciones, el sistema nervioso simpático inerva las arterias y arteriolas de la glándula. La estimulación

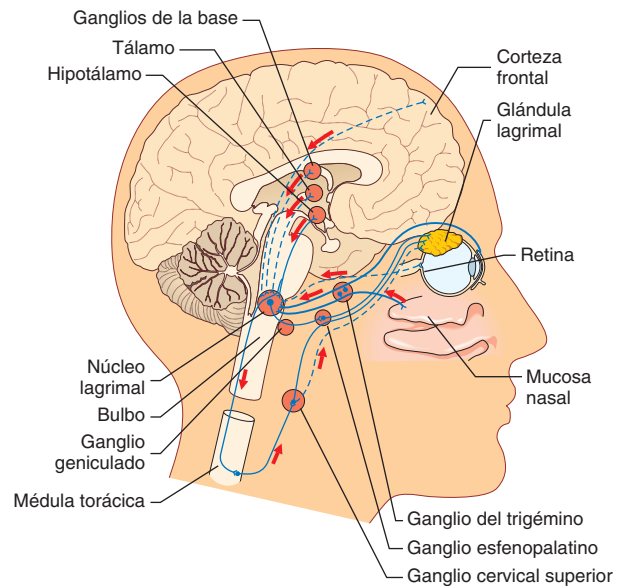


Figura R18-1-2 Control nervioso de la secreción lagrimal.

simpática parece tener poco efecto sobre la secreción lagrimal en sí, pero sirve para modificar el flujo sanguíneo a través de la glándula (fig. R18-1-2).

Los dos lóbulos de la glándula lagrimal principal son las únicas partes del aparato lagrimal que reciben inervación secretora, mientras que las glándulas lagrimales accesorias y conjuntivales carecen de inervación con esta finalidad.

La secreción refleja puede ser de origen periférico (sobre todo córnea, conjuntiva, piel, mucosa nasal y oral) o central (retina, estímulos emocionales).

Es factible que los estímulos emocionales se conduzcan a través de vías nerviosas aferentes no muy conocidas hacia el lóbulo frontal y desde aquí enviados al núcleo lagrimal.

El fenómeno de las "lágrimas de cocodrilo" que se observa en algunos pacientes se debe a una reconducción de las eferencias parasimpáticas de la glándula salival a causa de una lesión: la regeneración de las fibras dañadas tiene lugar de manera desordenada, de modo que las fibras nuevas, que tenían por destino original a la glándula salival, van a inervar la glándula lagrimal, por lo cual cada vez que hay un estímulo gustativo se verifica el fenómeno lagrimal.

que en este caso son representados por el humor acuoso de las cámaras anterior y posterior.

Humor vítreo

El humor vítreo es el órgano que ocupa el compartimiento posterior de la cavidad del globo ocular, la cual se localiza detrás del cristalino y es limitada por el cristalino mismo con

su aparato suspensor y por la retina. Está constituido por una sustancia incolora, transparente, gelatinosa y viscosa. El peso específico es de 1.005, el índice de refracción 1.338 y contiene 98.4% de agua.

El canal hialoideo, un conducto cilíndrico de 2 mm de diámetro, lo recorre a lo largo de su eje principal, desde la papila del nervio óptico hasta la proximidad del centro de la fosa hialoidea. Está relleno de líquido y es un vestigio de lo que en el feto es la arteria hialoidea, que riega el cristalino.

Humor acuoso y tensión endoocular

El humor acuoso que llena las dos cámaras del ojo es un líquido fluido como agua, transparente, incoloro, sin elementos morfológicos o, a lo sumo, con algún linfocito.

Las funciones del humor acuoso son:

- óptica, constituye una parte esencial del sistema dióptrico ocular;
- estática, gracias a su propia presión, permite el mantenimiento de la forma y el volumen del globo ocular;
- trófica, interviene de modo determinante en el trofismo de las estructuras avasculares del ojo (córnea, cristalino), ya que les facilita, entre otros, oxígeno y glucosa y los libera de anhídrido carbónico y ácido láctico. Además, provee aminoácidos y glucosa al humor vítreo y la retina.

Producción del humor acuoso

La zona de producción del humor acuoso está formada por los procesos ciliares: unas 70 crestas laminares insertadas en la cara interna del cuerpo ciliar.

La secreción del humor acuoso depende de un transporte unidireccional de solutos, a los que sigue de forma pasiva el

agua por un gradiente de concentración osmótica. La secreción unidireccional del humor acuoso en la cámara posterior acontece por vía transcelular y paracelular. El humor acuoso se produce a la velocidad de $2.2 \pm 0.37 \text{ mm}^3/\text{min}$ por transporte tanto pasivo como activo.

Los *mecanismos pasivos* inciden en casi 25% de la producción total. Son representados por difusión, diálisis y ultrafiltración. Las últimas dos dan cuenta de la diferencia proteínica entre plasma y humor acuoso.

Los *mecanismos activos* son los que determinan la mayor concentración de sustancias como sodio, cloro, ácido ascórbico y ácido láctico en el humor acuoso y la diferencia de potencial existente entre estroma y epitelio.

Circulación del humor acuoso

Tras su secreción directa en la cámara posterior por los procesos ciliares, el humor acuoso pasa a la cámara anterior a través del espacio iridolenticular. Aquí, además de una mezcla ligada a las contracciones de los músculos ciliares e irídeos, el humor acuoso presenta movimientos regulares de pared a pared de la cavidad camerular y movimientos circulares de convección térmica, ascendentes delante del iris y descendentes por detrás

Recuadro 18-2

Glaucoma

El término glaucoma representa un grupo de afecciones del ojo que reducen de manera progresiva y silenciosa la vista, en general sin otros síntomas evidentes. La pérdida de la vista se debe al deterioro del nervio óptico. En el pasado se pensaba que tal deterioro fuese consecuencia de una elevada presión intraocular, pero ya está confirmado que el glaucoma con daño al nervio óptico también puede presentarse en sujetos con una presión intraocular normal.

Existen dos tipos principales de glaucoma: el de *ángulo abierto*, o primario, y el de *ángulo cerrado*.

Glaucoma de ángulo abierto

El glaucoma de ángulo abierto es la forma más común de glaucoma (representa casi 95% de todos los casos) y se presenta cuando el sistema de drenaje del ojo se obstruye. La presión interna del ojo aumenta porque una parte del humor acuoso no puede ser removida. En el glaucoma de ángulo abierto, la entrada del sistema de drenaje del ojo está libre y la obstrucción se presenta a lo largo de los canales, como un bloqueo a lo largo de un tubo de drenaje. En la mayor parte de los casos no se tienen síntomas de ningún tipo, pero si el glaucoma no se diagnostica y trata a tiempo, comienza una pérdida progresiva de la visión consistente en un oscurecimiento progresivo que inicia en la extrema periferia del campo visual y prosigue hasta la fóvea. El proceso puede durar años, pero responde bien a los fármacos, en especial si se diagnostica de forma precoz.

Glaucoma de ángulo cerrado

El glaucoma de ángulo cerrado se instaura con mucha mayor rapidez y de hecho se conoce también como *glaucoma agudo*. La presión intraocular sube con celeridad y se presenta cuando el sistema de drenaje está cerrado u obstaculizado por algo. Los síntomas consisten en dolor de cabeza y en los ojos, náusea, presencia de arcoiris alrededor de las fuentes luminosas, en particular de noche, y una drástica disminución de la visión. En general el tratamiento es quirúrgico y consiste en la remoción de una pequeña porción de la parte externa del iris. Ello ayuda a exponer una porción mayor del sistema de drenaje del humor acuoso y así a evacuar el exceso de líquido acumulado en el ojo. La intervención es generalmente resolutive o en cualquier modo eficaz por muchos años.

Glaucoma con tensión intraocular normal

Otra forma de glaucoma es aquella con tensión intraocular normal. En este caso, el nervio óptico está dañado aunque la presión ocular no se diferencia demasiado de los valores de referencia. Desgraciadamente, no se conoce todavía la causa de esta afección. Las personas con un historial familiar de la afección se encuentran en mayor riesgo, así como las de origen japonés y quienes tienen antecedentes de una cardiopatía sistémica. El diagnóstico se hace con base en un examen del nervio óptico. Parece que los colirios que disminuyen la presión intraocular son eficaces y, de hecho, en ello consiste la terapia médica de mayor empleo. La opción quirúrgica consiste también en procedimientos adecuados para reducir la presión intraocular.

de la córnea, originados por la diferencia de temperatura entre las dos estructuras.

El paso a través de la trabécula uveal tiene lugar de manera muy ágil gracias a la amplitud de los poros a este nivel. El humor acuoso puede seguir tres vías de salida: trabecular, uveoesclerótica e irídea.

La *salida trabecular*, dependiente de presión, constituye la principal vía de salida (85%). A nivel de la trabécula corneoesclerótica, el paso del líquido es más difícil por el progresivo estrechamiento de los poros. Además, a este nivel se pueden depositar los restos transportados por el mismo líquido.

La trabécula cribiforme es aún menos permeable; de hecho, el humor acuoso la atraviesa sólo después de embeberse en la capa endotelial y las láminas circundantes.

Tras superar la trabécula cribiforme, el humor acuoso debe superar otro obstáculo: la pared interna del canal de Schlemm, que podría ser, junto con la trabécula cribiforme, el sitio principal de la resistencia fisiológica al flujo de salida.

Una vez que atraviesa la trabécula uveal, el humor acuoso se desvía en dirección lateral a lo largo de las laminillas trabeculares hasta alcanzar el tejido uveal que recubre la parte exterior del músculo ciliar.

La *salida uveoesclerótica*, independiente de la presión, constituye 15% del volumen de humor acuoso que abandona el ojo en condiciones normales, pero podría adquirir considerable importancia en situaciones en que la salida trabecular se encuentre alterada.

La *salida irídea*, poco relevante, se presentaría por absorción directa por parte del iris.

Regulación de la producción y eliminación

La presión intraocular se mantiene en valores relativamente constantes, lo que sugiere la presencia de mecanismos de regulación para la homeostasis del sistema.

En este contexto, un papel fundamental se le puede atribuir al sistema nervioso autónomo, en su vertiente parasimpática y simpática. Los fármacos parasimpatomiméticos (pilocarpina) provocan la contracción de los músculos y esfínter del iris y con ello aumentan el flujo trabecular. Por lo que se refiere al sistema simpático, los receptores β_2 se localizan en el epitelio no pigmentado de los cuerpos ciliares y su estimulación favorece la síntesis del cAMP con el consecuente aumento de la producción de humor acuoso; los receptores β_2 no actúan en la eliminación.

Los receptores α_1 se localizan en los vasos y el músculo dilatador del iris. Los receptores α_2 presentan dos localizaciones principales: a nivel presináptico y en los cuerpos ciliares. La estimulación de los primeros tiene un efecto simpático con disminución de liberación de noradrenalina. La estimulación de los segundos provoca disminución del cAMP con descenso de la producción de humor acuoso. La estimulación de los α_2 provoca, además, un incremento de la eliminación uveoesclerótica.

Se señala, en fin, la presencia de receptores D_1 (sistema dopaminérgico) en los cuerpos ciliares. Su estimulación provoca aumento de producción del humor acuoso. La estimulación de los receptores D_2 parece provocar disminución de la producción de humor acuoso, al actuar sobre la membrana presináptica de las fibras simpáticas periféricas.

FORMACIÓN DE IMÁGENES EN LA RETINA

Para formar las imágenes del mundo exterior sobre la retina, el ojo está dotado del *aparato de refracción*, al que sobre todo constituyen la córnea y el cristalino.

Las propiedades ópticas de las superficies refractivas están determinadas por su radio de curvatura y por el índice de refracción de la interfaz de los medios que separan.

En su conjunto, las características del sistema óptico dependen de las propiedades individuales de cada una de las superficies que lo componen y de la distancia entre las mismas.

La unidad de medida de la potencia de refracción es la dioptría, que consiste en la recíproca de la distancia focal expresada en metros. En otras palabras, una dioptría es el poder de una lente que hace convergir los rayos paralelos a un metro de ella. Una lente más poderosa, que los haga convergir a medio metro, es de 2 dioptrías. La superficie anterior de la córnea es la que posee el mayor índice de refracción (+48.2 dioptrías, seguida a distancia de la superficie posterior del cristalino, con +8.3 dioptrías), de manera que también las más pequeñas irregularidades pueden tener una gran influencia sobre la formación de las imágenes.

Emetropía

Un ojo normal con acomodación relajada produce la imagen de un objeto colocado en el infinito sobre su plano focal, que se encuentra aproximadamente a 24 mm detrás del vértice de la córnea. Si la retina se encuentra sobre este plano, en sus receptores se forma una imagen nítida y los requisitos ópticos para una visión clara están satisfechos.

La correspondencia de la longitud focal del componente óptico del ojo con la de su eje toma el nombre de *emetropía*. Esta condición satisface sólo los requisitos para una visión clara de la retina. Si un sujeto ve con claridad depende también de la integridad de los estados fotoquímico y neurofisiológico del proceso visual.

¿Cuales son los efectos de una falta de correspondencia entre longitud focal de la óptica ocular y la del eje óptico?

Miopía

Un típico ejemplo es la *miopía*, condición en la cual la imagen de un objeto distante no se forma sobre la retina sino frente a ella (fig. 18-5a). Esto puede corregirse porque el ojo cuenta con un sistema refractivo más poderoso (con una menor lon-

gitud focal) de lo normal o, lo más común, la longitud focal es normal pero la longitud axial del ojo es demasiado larga. De todos modos, los rayos provenientes de un punto en el infinito convergen en un punto colocado por delante de la retina, en el cuerpo vítreo, y después se vuelven a separar. Cuando alcanzan la retina, no forman un punto sino un círculo, cuyas dimensiones dependen de la entidad de “fuera de foco” y del diámetro de la pupila. Por consecuencia, los objetos lejanos aparecen desenfocados.

Por la misma ley por la cual la imagen de un objeto distante se forma en el punto focal del sistema óptico y entonces en el ojo miope se forma frente a la retina, se puede determinar la posición de un objeto cuya imagen se forme exactamente sobre la retina (fig. 18-5b): este punto toma el nombre de punto remoto. El recíproco de la distancia, expresada en metros, entre el ojo y el punto remoto representa el valor de la miopía, expresada en dioptrías.

En el caso de la miopía, el único modo de producir sobre la retina una imagen clara de un objeto lejano es interponer una lente que modifique el valor de la convergencia de los rayos de luz provenientes del objeto de modo que, cuando entren en el ojo, parezcan originarse a la distancia del punto remoto. Hay entonces una relación sencilla entre la distancia del punto remoto y la longitud focal de la lente correctiva. En el caso de la miopía, la lente debe ser negativa, por cuanto el haz de rayos paralelos tiene que salir divergente para entrar en el ojo como si proviniera del punto remoto (fig. 18-5c). De este modo, un

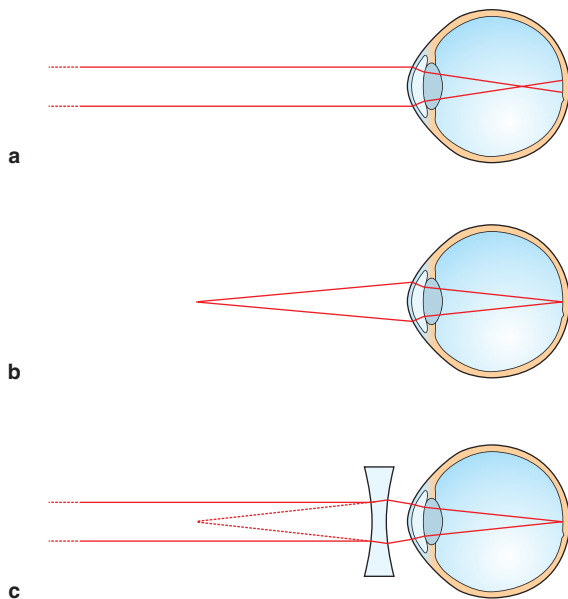


Figura 18-5 Formación de imágenes en la retina. **a**, en la miopía, la imagen del objeto no se forma en la retina sino frente a ella. **b**, la entidad de la miopía, expresada en dioptrías, es recíproca con la distancia, expresada en metros, entre el ojo y el punto remoto, que es la posición del objeto cuya imagen se forma sobre la retina. **c**, la miopía puede ser corregida por una lente que modifique la convergencia de los rayos de luz provenientes del objeto, de modo que cuando entren en el ojo parezcan que provienen del punto remoto.

ojo miope con una lente que lleve un objeto distante a su punto remoto se vuelve equivalente a un ojo emélope: en ambos casos, sobre la retina se forma una imagen nítida de un objeto distante.

Hipermetropía

Cuando la longitud axial de un ojo es demasiado breve respecto a su longitud focal, la retina interseca el haz de rayos luminosos provenientes de un objeto distante antes de que éste se enfoque. Un ojo con este tipo de defecto es llamado *hipermétrope*. En este caso, el ojo necesita un poder dióptrico adicional que reduzca la longitud focal y permita de esta forma que las imágenes de los objetos lejanos se formen sobre la retina y no detrás de ella. Ello se obtiene si se interpone a lo largo de los rayos luminosos una lente convergente.

Astigmatismo

En general, el ojo no es perfectamente simétrico y, en una primera aproximación, se puede imaginar la existencia de un eje de simetría anteroposterior en correspondencia con el eje óptico (es decir, la línea sobre la cual se encuentran los centros de curvatura de las diferentes superficies dióptricas). Un plano de sección del ojo que contenga este eje se llama *meridiano*. El meridiano horizontal divide al ojo en dos semiesferas, una superior y una inferior, mientras que el meridiano vertical lo divide en una nasal y una temporal.

Una importante anomalía óptica es aquella en la cual la curvatura de una superficie óptica, en general de la córnea, no es la misma en todos los meridianos. Por ejemplo, una córnea puede tener una curvatura mayor a lo largo del meridiano vertical respecto al horizontal. En consecuencia, los rayos que se encuentran a lo largo del meridiano vertical serán refractados más que los que se encuentran a lo largo del meridiano horizontal. En este caso, un objeto puntiforme nunca dará origen a una imagen puntiforme sino a una figura compleja que por lo general tendrá forma de elipse. Esta condición toma el nombre de *astigmatismo*. La corrección de un ojo astigmático se efectúa mediante una lente que presente radios de curvatura diferentes a lo largo de sus propios meridianos y que sea, por lo tanto, astigmática ella también, pero de manera tal que compense el astigmatismo del ojo.

Acción de la luz en la retina

El ojo puede considerarse como un instrumento óptico encargado de enfocar sobre la retina las imágenes visuales con la mínima distorsión posible. La luz es focalizada por la córnea y el cristalino y tiene que atravesar el cuerpo vítreo antes de ser absorbida por los fotorreceptores.

La retina se halla en estrecha relación con el epitelio pigmentario, cuyas células contienen gran cantidad de pigmento negro, melanina, que absorbe la luz que no ha sido retenida por la retina e impide que pueda reflejarse sobre otras partes

de la retina misma, con el consecuente deterioro de las imágenes visuales.

Las células del epitelio pigmentario desarrollan también algunas funciones metabólicas importantes para la función de los fotorreceptores: son capaces de resintetizar los pigmentos visuales fotosensibles y tienen la propiedad de fagocitar las extremidades del segmento externo de los fotorreceptores mismos, lo que facilita su recambio.

Dada la posición de los fotorreceptores, la luz debe atravesar todos los otros estratos de la retina antes de hacer contacto con ellos (fig. 18-6). Pero las neuronas de los estratos retinianos superficiales son casi amielínicas y por ello bastante transparentes, lo cual permite a la luz alcanzar los fotorreceptores sin ser absorbida o distorsionada de manera apreciable.

Existe una región de la retina, la *fóvea*, en la cual los cuerpos celulares de las neuronas de las capas superpuestas sobre los receptores se desplazan hacia fuera, lo que permite a los receptores recibir las imágenes visuales en la forma menos distorsionada. Esta disposición es más acentuada en el centro de la fóvea, en la llamada foveola. Por esta razón, el ser humano mueve los ojos en forma constante, de manera que las imágenes que despiertan su interés se dirijan a las fóveas. En posición nasal respecto a la fóvea se localiza el disco óptico, o papila óptica, que es el punto en el cual las fibras del nervio óptico abandonan la retina (fig. 18-3). Como en esta zona no existen fotorreceptores, ello determina la presencia de una mancha ciega en el campo visual (fig. 18-7).

Fotorreceptores

Los fotorreceptores son de dos tipos: *conos* y *bastones* (fig. 18-8a, b), cuyas propiedades distintivas se presentan en el cuadro 18-1.

La luz interactúa con los pigmentos visuales situados en el segmento externo de los bastones y los conos. Los segmentos externos tienen una elevada capacidad de captación de la luz en cuanto a que poseen una gran concentración de pigmentos

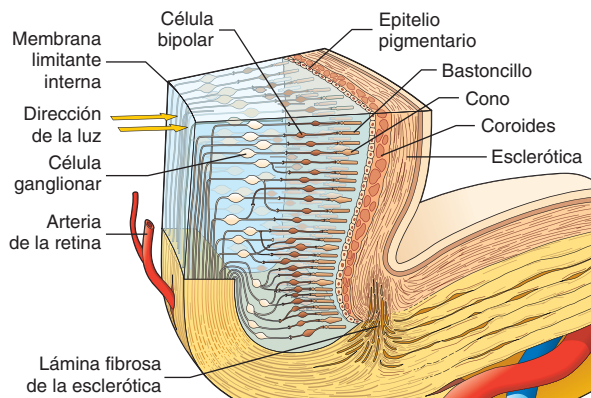


Figura 18-6 Parte posterior del ojo, en la emergencia del nervio óptico. Nótese el rayo de luz que la atraviesa para alcanzar los fotorreceptores (conos y bastones).

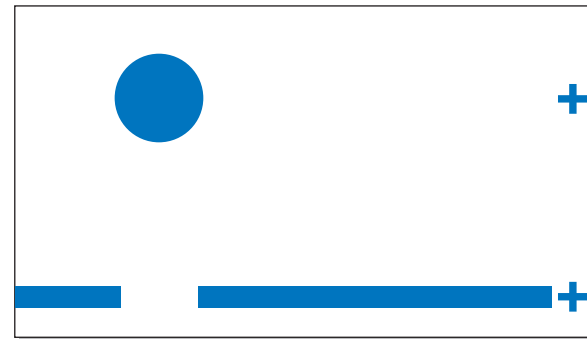


Figura 18-7 Determinación del punto ciego. La mancha ciega del ojo izquierdo puede localizarse cerrando el ojo derecho y enfocando la cruz de arriba con el ojo izquierdo. Si la imagen se tiene a casi 15 cm del ojo y se mueve ligeramente hacia adelante y hacia atrás, el círculo colocado a la izquierda desaparece porque su imagen se forma en la mancha ciega. Si después el ojo derecho enfoca la cruz de abajo, la línea de la izquierda parece continua debido a que la interrupción se forma sobre la mancha ciega. El sistema visual, de hecho, "llena" la mancha ciega con lo que la rodea. (Rediseñada por LM Hurvich. Color vision. Sinauer Ass, 1981.)

visuales capaces de absorberla. Cada pigmento es una molécula de pequeñas dimensiones, capaz de absorber la luz, ligada de modo covalente a una proteína de membrana de grandes dimensiones.

Los fotorreceptores pueden alojar una gran cantidad de estas proteínas de membrana, debido a que su segmento externo desarrolló un complicado sistema de discos de membrana, sobrepuestos entre ellos, que aumentan muchas veces la superficie total de la membrana plasmática, en la cual representan una serie continua de invaginaciones (fig. 18-8b). En los bastones, pero no en los conos, los discos se separan de la membrana citoplasmática y se convierten en organelos intracelulares.

Como las otras neuronas, los fotorreceptores no tienen mitosis. Sus segmentos externos se renuevan, sin embargo, de forma continua. En los bastones, los discos crecen a partir de la base del segmento externo y migran después hacia la extremidad del segmento. Tal proceso es muy rápido: se sintetizan en promedio tres discos cada hora. La extremidad del segmento externo se desprende y es eliminada por la acción fagocítica de las células del epitelio pigmentario. También los conos, cuyo ápice se encuentra más alejado del epitelio pigmentario comparado con el de los bastones, renuevan su propio segmento externo y lo eliminan por fagocitosis.

Fototransducción

Los mecanismos de la fototransducción conllevan una serie de eventos bioquímicos en cascada en el segmento externo de los fotorreceptores que se esquematizan en la figura 18-8c, d.

En esencia, la fototransducción conlleva el cierre de los canales del Na^+ , que de manera habitual en la oscuridad se mantienen abiertos, gracias a los elevados niveles intracelulares de monofosfato de guanosina cíclico (cGMP). De esta manera, la luz es absorbida por las moléculas de fotorpigmento (rodopsina,

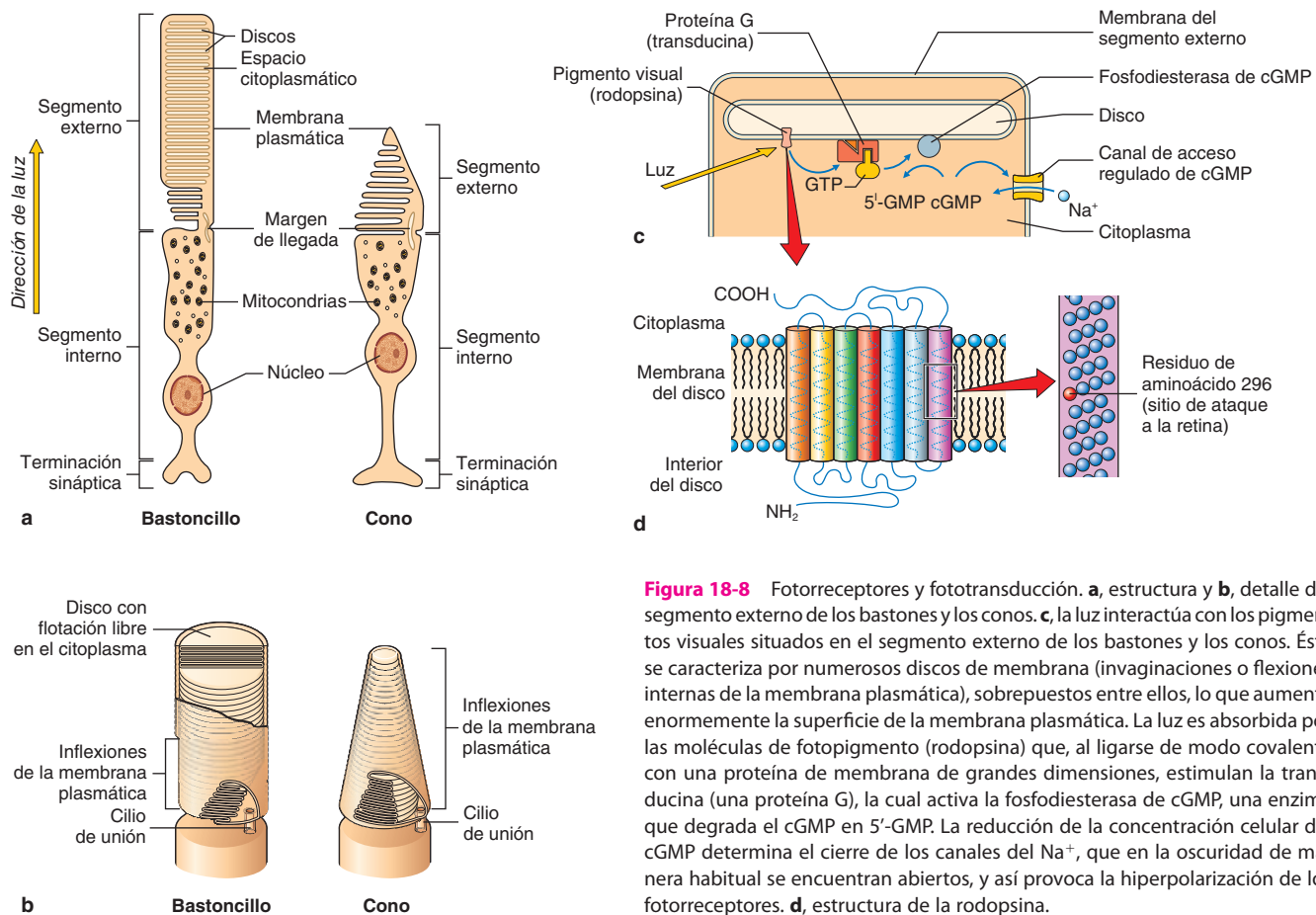


Figura 18-8 Fotorreceptores y fototransducción. **a**, estructura y **b**, detalle del segmento externo de los bastones y los conos. **c**, la luz interactúa con los pigmentos visuales situados en el segmento externo de los bastones y los conos. Éste se caracteriza por numerosos discos de membrana (invaginaciones o flexiones internas de la membrana plasmática), sobrepuestos entre ellos, lo que aumenta enormemente la superficie de la membrana plasmática. La luz es absorbida por las moléculas de fotopigmento (rodopsina) que, al ligarse de modo covalente con una proteína de membrana de grandes dimensiones, estimulan la transducina (una proteína G), la cual activa la fosfodiesterasa de cGMP, una enzima que degrada el cGMP en 5'-GMP. La reducción de la concentración celular del cGMP determina el cierre de los canales del Na⁺, que en la oscuridad de manera habitual se encuentran abiertos, y así provoca la hiperpolarización de los fotorreceptores. **d**, estructura de la rodopsina.

en los bastones, fig. 18-8d), que una vez activadas estimulan una proteína G (transducina, en los bastones) que a su vez activa una fosfodiesterasa de cGMP. Esta enzima cataliza la degradación del cGMP a 5'-GMP, lo que provoca la reducción de la concentración intracelular del cGMP y, entonces, el cierre de los canales del Na⁺ y la hiperpolarización de los fotorreceptores, que así representa la respuesta de éstos a la estimulación luminosa.

La concentración del cGMP en el segmento externo de los fotorreceptores es regulada por la luz y también por la concentración intracelular del calcio. La modulación ejercida por los

iones de Ca²⁺ sobre los valores del cGMP es importante para los procesos de adaptación a la luz, que se presentan cuando se pasa de un ambiente oscuro a uno muy iluminado. En esta circunstancia, al principio, la luz tiene un efecto cegador, pero —después de una decena de segundos— el ojo se adapta a la nueva situación. El fenómeno depende de una serie de factores, como por ejemplo la contracción de la pupila, pero las modificaciones principales que ello implica están a cargo de los fotorreceptores. Una luz muy viva hace cerrar todos los canales dependientes del cGMP, lo que hiperpolariza los conos al máximo, que dejan de estar en condiciones de responder a nuevas varia-

Cuadro 18-1 Conos y bastones: diferencias y especificidades

	Conos	Bastones
Sensibilidad	Baja: poco pigmento, escasa amplificación, especializados para la visión diurna o fotópica	Elevada: mucho pigmento, mucha amplificación, especializados para la visión nocturna o escotópica
Resolución temporal	Elevada (hasta 55 Hz)	Baja (hasta 12 Hz)
Agudeza visual	Elevada: en particular se concentran en la fovea, vías retinianas poco convergentes	Baja: ausentes en la fovea, vías retinianas muy convergentes
Colores	Cromáticos: tres tipos de conos, cada uno con un pigmento diferente	Acrómicos: todos con un solo tipo de pigmento

ciones del flujo luminoso. No obstante, poco a poco, los conos se despolarizan de nuevo, en forma paralela al flujo luminoso, hasta que vuelven a ser sensibles a las variaciones, y la elevada luminosidad de fondo ya no resulta cegadora. En todo esto, los iones de Ca^{2+} desarrollan un papel importante, ya que normalmente inhiben la guanilatociclasa, la enzima que produce el cGMP. Cuando los canales para el Na^+ están cerrados, los Ca^{2+} que normalmente los atraviesan para entrar en la célula se encuentran con la vía de ingreso obstruida, su concentración intracelular se reduce (el proceso activo que los expulsa fuera de la célula no se altera) y entonces también se reduce la inhibición que éstos ejercen en la guanilatociclasa. De esa manera, se sintetiza más cGMP y los canales del Na^+ vuelven a abrirse.

Progresión de la información en la retina

La retina modifica y elabora las siguientes señales provocadas por la luz en los fotorreceptores antes de enviarlas al cerebro.

Las neuronas de salida de la retina son las células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico, por medio del cual alcanzan el cuerpo geniculado lateral, el colículo superior y otros núcleos del tronco del encéfalo. A diferencia de los fotorreceptores, que responden a la luz con cambios graduales del propio potencial de membrana, las células ganglionares transmiten la información bajo la forma de descargas de potenciales de acción. Las señales de los fotorreceptores se transmiten a las células ganglionares a través de tres tipos de interneuronas:

las *células bipolares*, las *células horizontales* y las *células amacrinas*. Estas células suman también las señales provenientes de diversos fotorreceptores (fig. 18-9).

Mientras la información visual se transfiere por los fotorreceptores a las células ganglionares, también se separa en dos vías paralelas, llamadas respectivamente *vía centro-on* y *vía centro-off*. Las células ganglionares centro-on se excitan cuando la luz estimula el centro de sus campos receptivos y se inhiben cuando se estimula la periferia; las células ganglionares centro-off presentan respuestas opuestas (fig. 18-10). Estas transformaciones de la información visual permiten que los centros pongan en evidencia pequeñas diferencias y rápidas variaciones de luminosidad.

Además, existen células ganglionares especializadas en la elaboración de otras características de las imágenes visuales. Algunas se destinan a transmitir información relativa a las características generales de la imagen visual y a su movimiento, mientras que otras se encargan de hacer resaltar los detalles y el color de los objetos presentes en la escena visual. Las diferentes respuestas de las células ganglionares son expresiones de los distintos tipos de contactos sinápticos presentes en la retina.

También las células bipolares, como las células ganglionares, se pueden distinguir en centro-on y centro-off (fig. 18-10). El neurotransmisor liberado por los fotorreceptores excita a las células bipolares de un tipo e inhibe a las del otro. Cada uno de los fotorreceptores mantiene contactos sinápticos con

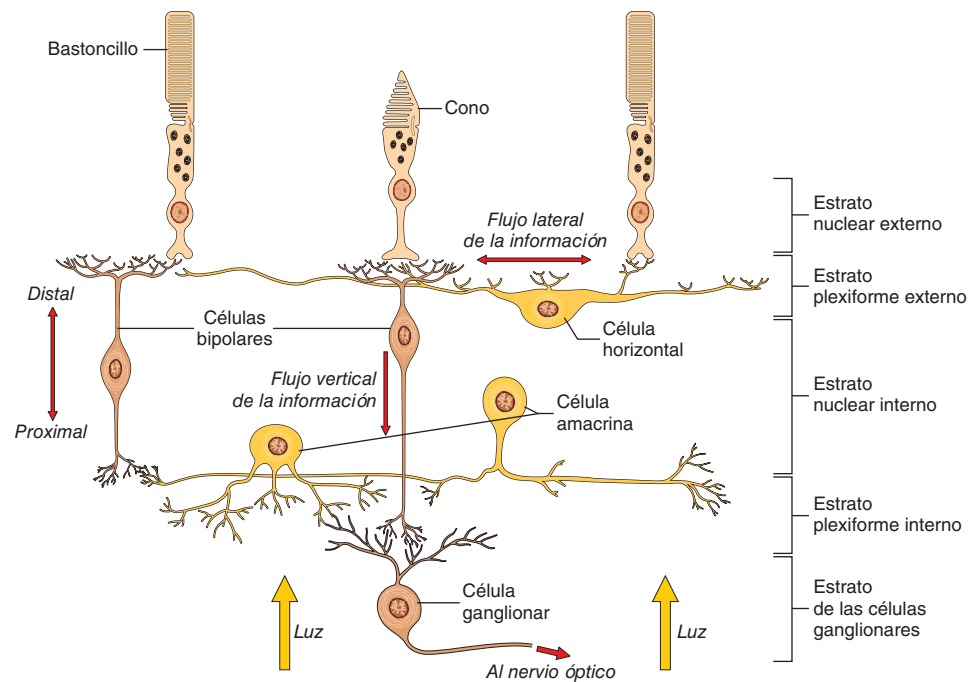


Figura 18-9 Células retinianas responsables de la codificación visual. Las células bipolares tienen una dendrita en relación con las terminales sinápticas de las células de los conos y los bastones y un axón en sinapsis con las dendritas o el pirenóforo de las células ganglionares. Las células hori-

zontales son células asociativas que establecen vínculos entre grupos de fotorreceptores. Las células amacrinas son neuronas asociativas en cuyas dendritas se relacionan con las dendritas de las células ganglionares.

Recuadro 18-3

Desprendimiento de retina

El desprendimiento de retina se produce cuando el estrato de receptores se separa del pigmentario. Por lo general sucede en individuos de mediana edad y en el anciano, y si no se trata de inmediato, puede causar daños devastadores a la vista; por ello, se lo considera una emergencia quirúrgica.

El paciente manifiesta ver rayos de luz, de tener la sensación de que el campo visual es atravesado por ondas o es acuoso o refiere tener como una cortina frente a los ojos. Son éstos, en general, los síntomas que llevan al paciente al médico. Es importante que éste efectúe un diagnóstico expedito mediante una oftalmoscopia, porque el tratamiento precoz puede influir de modo relevante en la posibilidad de la curación. La primera preocupación, entonces, es la de determinar si la fovea está implicada en el desprendimiento: de ello depende el tipo de tratamiento quirúrgico y la posibilidad de la recuperación funcional.

Existen al menos tres tipos de desprendimiento de la retina. El más común se verifica inmediatamente después de una laceración del estrato sensitivo de la retina. El cuerpo vítreo penetra entonces en

el espacio entre las dos hojuelas y las separa. El que sufre de miopía marcada o ha sido sometido a intervenciones de cirugía endoocular se halla más expuesto al desprendimiento de retina.

La miopía es un factor predisponente porque en esta condición el ojo es por lo regular más largo que lo normal y ello hace a la retina más sutil y frágil.

El segundo tipo de desprendimiento se tiene cuando prolongaciones del humor vítreo o resultados cicatrizales terminan por ejercer tracción sobre la retina, hasta que separan a ésta de la pared del ojo. Esto puede suceder con mayor frecuencia en los pacientes que son diabéticos.

El tercer tipo de desprendimiento se produce cuando una acumulación de líquido debajo de la retina la hace separarse de la pared posterior del ojo. Este tipo de casos se verifica, en general, después de un trauma del bulbo ocular que por lo regular causa inflamación o hemorragia.

células bipolares de ambos tipos. Los receptores situados en el centro del campo receptivo de una célula ganglionar hacen sinapsis con células bipolares que entran en contacto directo con dicha célula ganglionar. Los estímulos provenientes de los conos localizados en la periferia de los campos receptivos son en cambio inducidos a lo largo de las vías colaterales que pa-

san a través de las células horizontales y las células amacrinas. La separación de las diferentes características de los estímulos visuales en vías distintas dispuestas en paralelo y la modificación de la respuesta mediante conexiones inhibitorias laterales son principios cardinales, mantenidos y desarrollados por cada nivel sucesivo del sistema visual.

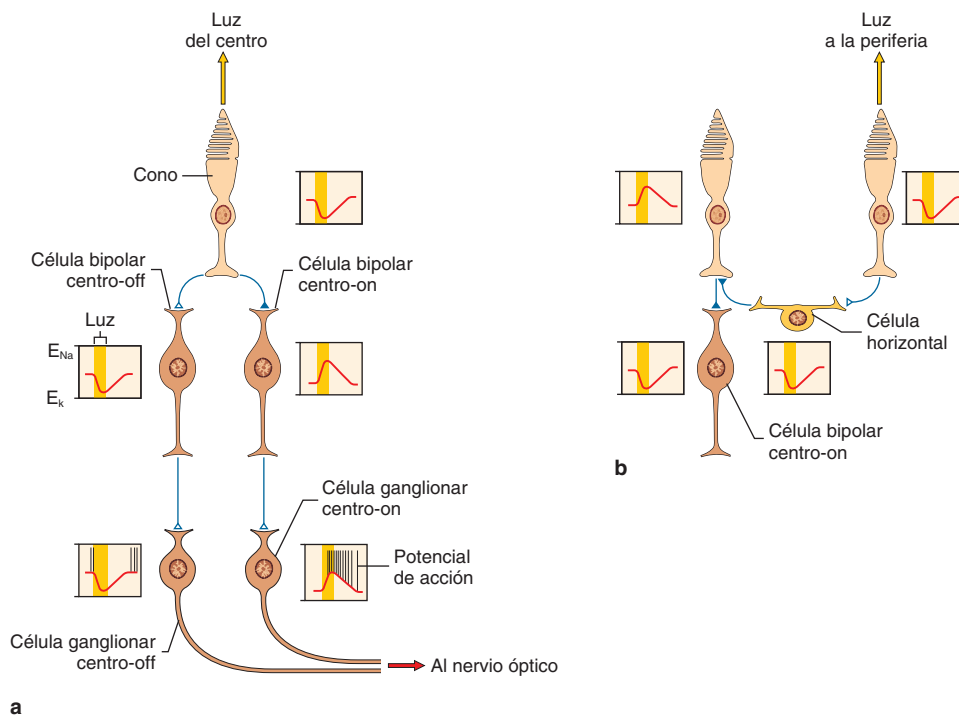


Figura 18-10 Génesis del potencial de acción en las células ganglionares de la retina y de los campos receptivos centro-on y centro-off. Triángulos vacíos, sinapsis excitatorias; triángulos rellenos, sinapsis inhibitorias. **a**, un cono estimulado por la luz excita una célula bipolar e inhibe otra. Ambas contraen después una sinapsis excitatoria con una célula ganglionar diferente, la primera capaz de producir potenciales de acción. **b**, la misma luz es capaz de influir otros receptores circundantes a través de la mediación de las células horizontales. Éstas reciben una sinapsis excitatoria de los receptores iluminados y contraen una sinapsis inhibitoria con aquellos circundantes que, entonces, reducen su inhibición (desinhibición) y se despolarizan. Se inicia, entonces, una información opuesta a la que resulta inmediatamente después de la iluminación directa, responsable de la organización centro-off/periferia-on y centro-on/periferia off de los campos receptivos de las células ganglionares.

Recuadro 18-4

Electrorretinografía

La *electrorretinografía* (ERG) es el registro del potencial eléctrico compuesto producido por la retina en respuesta a la estimulación visual. El potencial, de pocos mV, se manifiesta a los dos lados opuestos de la retina y en general se registra aplicando un electrodo activo en el ojo, mediante una lente de contacto corneal, y uno indiferente a suficiente distancia (oreja, frente).

Para la estimulación luminosa, en general se utilizan descargas luminosas de elevada intensidad y breve duración (estroboscópicas), o bien la alternancia de bandas claras y oscuras.

El trazado típico está representado por una onda multifásica cuya forma depende de la contribución de diversos componentes retinianos, que pueden ser más o menos marcados (fig. R18-4). Los principales componentes del trazado los representan ondas llamadas A, B y C; al apagado del estímulo puede asociarse otra onda, la D.

El componente más precoz surge virtualmente sin latencia y en concomitancia con la isomerización de los fotopigmentos de la parte distal de los receptores; se lo llama, por lo tanto, *potencial precoz de receptor* (PPR). Este componente es muy pequeño y sólo es posible registrarlos con estímulos muy intensos.

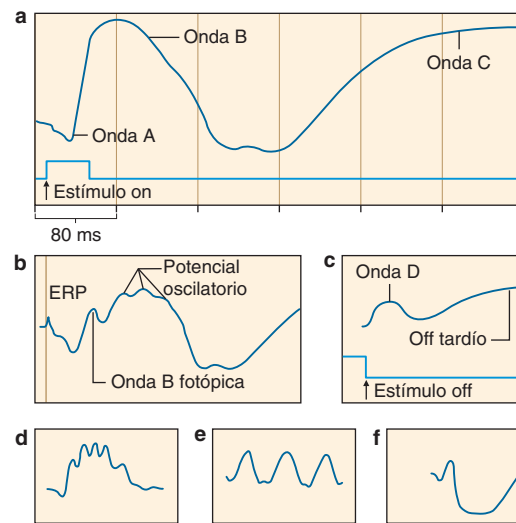
Sigue la *onda A*, pequeña, de breve duración, dirigida hacia abajo, cuyo frente inicial depende de la activación de la parte proximal de los receptores.

La *onda B*, amplia y dirigida hacia arriba, se cree que es producida de manera predominante por las células de Müller, que atraviesan todo el espesor de la retina. Las células de Müller producen sus propias señales en respuesta a la liberación de los iones de potasio, en especial en los estratos plexiforme, interno y externo, que sigue a la estimulación visual. Los picos de estos potenciales se localizan a profundidades diferentes en el interior del estrato de las células bipolares.

La *onda C*, también amplia, dirigida hacia arriba y de duración más larga que las precedentes, se origina de las células del estrato pigmentario de la retina.

Si se adapta el ojo a grados adecuados de luminosidad y se manipula en forma conveniente la estimulación luminosa. Es posible separar los componentes escotópicos y fotópicos del electroretinograma, debido a las actividades respectivas de los conos y los bastones.

Figura R18-4 Electroretinograma y sus componentes. **a**, respuesta escotópica a una breve iluminación de un ojo adaptado a la oscuridad. **b**, potencial precoz de receptor (PPR), normalmente invisible puesto que se presenta sólo con elevadas intensidades de estimulación. Los potenciales oscilatorios se superponen en el componente escotópico de la onda B. **c**, la onda D de la respuesta off aparece en el cese del estímulo y puede ser seguida por una serie de ondas lentas. **d**, electroretinograma de un ojo prevalentemente fotópico (tortuga) con evidentes potenciales oscilatorios. **e**, respuesta fotópica a un estímulo intermitente. **f**, respuesta a un estímulo alternante.



FLUJO HEMÁTICO RETINIANO

Además de que el consumo de oxígeno por parte de la retina es constante y tanto su exceso como su defecto son altamente lesivos, la perfusión del lecho vascular retiniano irrigado por la arteria central de la retina está sujeta a un cierto grado de autorregulación, basada en dos sistemas diferentes. Éstos son en parte externos al ojo y sensibles a las variaciones de la presión sanguínea y en parte internos al ojo y sensibles a las variaciones de las presiones parciales de oxígeno, de anhídrido carbónico y al pH del tejido. Las posibilidades de autorregulación consisten en la vasoconstricción en caso de hipertensión arterial o de aumento de la tensión de oxígeno o de alcalosis y en la vasodilatación en caso de hipotensión arterial o de aumento de la tensión de anhídrido carbónico o de acidez. Estas res-

puestas disminuyen con la edad a causa de la arterioesclerosis involutiva, por la cual la cantidad de fibrocélulas contráctiles de las arterias disminuye a favor de las rígidas.

La circulación de la arteria central de la retina resiente de algún modo la circulación endocraneal, por lo cual, agotadas las posibilidades de autorregulación, cuando la circulación carotídea se reduce, los vasos retinianos se dilatan; viceversa, una mayor velocidad de la circulación carotídea, con disminución de la presión diastólica, provoca una reducción del diámetro de los vasos retinianos. Como resulta obvio, las variaciones de la presión sistólica determinan efectos inversos.

A nivel de la coriocapilar, la circulación sanguínea es mucho más veloz y la coroides resulta ser por mucho el tejido más perfundido de todo el organismo. El motivo de una velocidad circulatoria tan elevada se atribuye a la necesidad de eliminar el calor que la luz focalizada acumula sobre la retina. Entre la coriocapilar y el epitelio pigmentario se

Recuadro 18-5

Microcirculación retiniana

Un ejemplo de la importancia de la presión parcial de los gases hemáticos en regular el flujo hemático retiniano proviene de una afección conocida como *retinopatía de los prematuros* (fibroplasia retrolenticular). Se trata de una afección, en general bilateral, que compromete a los vasos retinianos inmaduros y que en el pasado representó una de las mayores causas de ceguera en los recién nacidos, hasta que el empleo de concentraciones de oxígeno reguladas sobre la base de los niveles de su presión parcial en la sangre arterial ha permitido reducir la incidencia de la retinopatía, sin incurrir en los riesgos de la hipoxia y mejorado también el pronóstico de los síndromes respiratorios neonatales y la supervivencia de los neonatos de pretérmino.

La vascularización de la retina del feto inicia al cuarto mes y los vasos progresan desde el centro a la periferia hasta que alcanzan el sector nasal hacia el octavo mes y el temporal hacia el noveno mes. En la retinopatía de los prematuros, la evolución de la vascularización retiniana se altera porque el aumento forzado de la PaO_2 lleva a la vasoconstricción arterial con la consiguiente obliteración de los capilares neoformados o a su menor grado de formación, en particular en la región situada inmediatamente detrás del frente de proliferación

mesenquimático, que de manera habitual está más vascularizado. Ante ello, el mesénquima cesa de proliferar y avanzar y forma un tejido burdo; las arterias y venas de este tejido neoformado no drenan más en los capilares, sino en las pequeñas anastomosis arteriovenosas que se crean en mayor cantidad a expensas de los pocos capilares formados para constituir un cortocircuito (una masa esponjosa hecha de canales irregulares). Las paredes de estos cortocircuitos muestran, además, una permeabilidad anormal, ya que se trata de endotelio inmaduro e incompleto.

El lecho capilar del cortocircuito presenta numerosas obliteraciones y así provoca anomalías de la presión determinantes de la formación de dilataciones y tortuosidades, microaneurismas, canales colaterales y neovascularizaciones que comprenden fenómenos exudativos y hemorrágicos vitrorretinianos, con posibles tracciones vítreas y desprendimientos de retina. De este modo se caracteriza la fase activa de la enfermedad, que con frecuencia disminuye de forma espontánea y cuya importancia es función de la precocidad de la hiperoxigenación. Sigue una evolución hacia la regresión, la cicatrización o, con más frecuencia, una combinación de las dos.

interpone una membrana laminada bastante pobre en células (lámina de Brunch), por lo cual la barrera hematoceleular, es decir la reguladora de ambos intercambios entre sangre y tejido retiniano, a este nivel está constituida por el epitelio pigmentario. Cuando esta barrera no está en capacidad de desarrollar sus funciones, los líquidos filtrados por los capilares permean los estratos retinianos y provocan desprendimientos serosos de la retina. El fenómeno es más frecuente en la mácula.

La perfusión de la coroides tiene escasa regulación, pero depende del tono endoocular y tal vez de la acción del sistema nervioso autónomo. La influencia del tono endoocular podría interpretarse como un mecanismo que, en parte, permite a la coroides evitar variaciones bruscas. En este sentido, los vasos que prevalecen en la coroides son venosos (venas vorticosas) y su presión es en consecuencia relativamente baja. Por lo tanto, el aumento de la presión endoocular podría causar un aplastamiento de la coroides, con la reducción consiguiente del contenido de sangre venosa y de su espesor. Lo anterior podría condicionar un limitado incremento del contenido esclerótico que compensaría el aumento de la presión y reduciría los efectos lesivos sobre la delicada estructura retiniana. El mecanismo podría ser eficaz ante variaciones rápidas de la presión endoocular, pero no para variaciones permanentes, en particular en presencia de un aumento progresivo de la presión endoocular. En este caso, el mecanismo amortiguador de la coroides, una vez que ésta redujese en forma estable su propio volumen, se volvería ineficaz.

MOTILIDAD INTRÍNSECA DEL OJO

Reflejos pupilares

Dado que el sistema refractivo del ojo no tiene las mismas propiedades en los diferentes grados de iluminación, el ojo está

provisto de un diafragma, el iris, cuyas variaciones de abertura (pupila) pueden modificar la intensidad de la iluminación. La amplitud de la pupila se encuentra regulada por la acción de dos músculos, el constrictor (o esfínter) y el dilatador.

El *músculo constrictor* de la pupila determina *miosis* y es innervado exclusivamente por el sistema parasimpático. La miosis se produce a través del siguiente arco reflejo, cuya parte eferente se esquematiza en la figura 18-11: retina, nervio óptico, núcleo pretectal, núcleo de Edinger-Westphal, fibras preganglionares del nervio oculomotor (III), sinapsis en el ganglio ciliar, fibras posganglionares (nervios ciliares cortos), músculo constrictor.

El *reflejo fotomotor consensual* (contracción de la pupila del ojo no iluminado al iluminar el otro ojo) es resultado del cruzamiento de algunas fibras del nervio óptico en el quiasma óptico y del hecho de que, de todas maneras, éstas alcancen los núcleos pretectales de ambos lados.

El *músculo dilatador de la pupila* determina *midriasis* y es innervado por el sistema simpático. La midriasis se produce según el siguiente arco reflejo: retina, nervio óptico, sustancia reticular mesencefálica, centro ciliospinal de Budge en la médula espinal torácica (astas grises laterales), fibras simpáticas preganglionares, cadena simpática paravertebral, sinapsis en el ganglio cervical superior, fibras posganglionares que atraviesan los plexos carotídeo y cavernoso, algunas fibras en el nervio oftálmico (V) y sus nervios ciliares largos; otras fibras atraviesan el ganglio ciliar y toman el camino de los nervios ciliares cortos del músculo dilatador, cuya parte eferente se esquematiza en la figura 18-11.

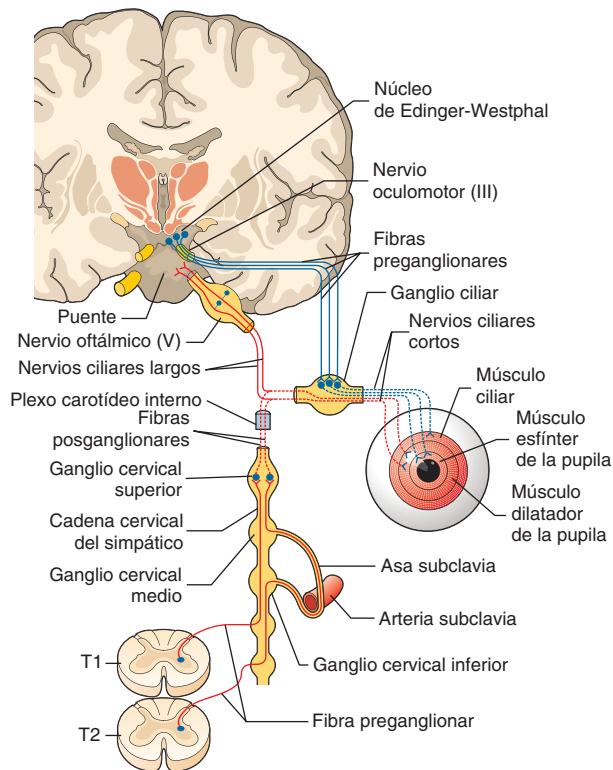


Figura 18-11 Inervación de la musculatura intrínseca del ojo. En rojo están representadas las fibras simpáticas, en azul las parasimpáticas. Las fibras cuyo cuerpo celular se encuentra en el ganglio del nervio trigémino proveen la inervación sensitiva a la córnea, el iris y la coroides. Líneas continuas, axones preganglionares; líneas entrecortadas, axones posganglionares.

Probablemente algunas fibras simpáticas de los nervios ciliares cortos van al músculo tarsal superior (músculo liso) o, menos probable, al músculo elevador del párpado superior (músculo estriado), en vez de hacerlo al músculo dilatador de la pupila, lo que promueve un ligero ensanchamiento de la abertura palpebral concomitante con la midriasis (capítulo 35).

Adrenalina, efedrina, amfetamina y cocaína generan midriasis por acción simpatomimética; atropina, homatropina y escopolamina determinan midriasis por acción parasimpatolítica; pilocarpina, metacolina y muscarina producen miosis por acción parasimpatomimética.

Funciones de los reflejos pupilares

Las funciones del diafragma pupilar son esencialmente la *regulación de la cantidad de luz* registrada en la retina, la *regulación de la profundidad focal* del ojo —distancia que disminuye con el aumento de la abertura del sistema óptico— y la *reducción de la aberración esférica y cromática*. Para conseguir la máxima eficiencia, el sistema óptico debe ser limitado por una abertura muy pequeña, para que los rayos luminosos se restrinjan sólo a la región axial y la amplitud de los círculos de difusión sea la menor posible.

Acomodación

La *acomodación* es la propiedad de variar el poder refractivo del cristalino. De ello se encarga el músculo ciliar y, con más precisión, las fibras circulares de inervación colinérgica.

Por efecto de la contracción de las fibras circulares, la zónula ciliar se relaja y el cristalino tiende a asumir una forma más esférica, con aumento de la curvatura de la cara anterior (la de la cara posterior casi no varía) y el consecuente aumento del poder refractivo, que determina la interiorización del punto de focalización de las imágenes sobre la retina.

La variación del cristalino es igual en todos los meridianos y tiene siempre lugar del mismo modo en ambos ojos. De esta manera, mediante la acomodación es posible enfocar sobre la retina imágenes que se forman sobre planos anteriores o posteriores a ella. En condiciones de emetropía, en estado de reposo de acomodación, el sistema dióptrico focaliza sobre la retina las imágenes de los objetos colocados en el infinito (punto remoto); si los objetos se acercan, sus imágenes se forman sobre planos posteriores a la retina, sobre la cual se forman así círculos de difusión con deterioro de la visión. Pero el aparato acomodador vuelve a enfocar las imágenes sobre la retina aumentando la refracción del sistema dióptrico, lo cual acontece hasta un límite preciso (*punto próximo*), más allá del cual la compensación no es posible. La acomodación no constituye más que un elemento de un reflejo complejo (*reflejo de cercanía*), del cual forman parte otros dos fenómenos que en el individuo normal tienen lugar también en forma bilateral y consensual: la *convergencia* y la *miosis*. Ellos se dirigen, como la acomodación, a conseguir la percepción clara de los objetos cercanos: el primero, llevando los ejes visuales de los dos ojos sobre el punto de fijación; el segundo, eliminando el exceso de aberración esférica y aumentando la profundidad del campo. Estos tres movimientos están controlados por fibras del nervio oculomotor (III). Sólo en condiciones artificiales (uso de prismas o lentes) o patológicas (alteración de los reflejos pupilares, estrabismo) se puede tener disociación de los tres fenómenos.

VISIÓN DE LOS COLORES

El color es un aspecto de la experiencia visual que se caracteriza por tres atributos —luminosidad, tinte, saturación o pureza— y normalmente originado por la estimulación con radiaciones cuya longitud de onda se ubica entre 380 y 760 nm.

La *luminosidad* es el efecto global ejercido por un objeto sobre los tres tipos de conos (pero hay menor participación del sistema de los conos para las longitudes de onda bajas).

El *tinte* es la expresión del diferente grado con el que los objetos activan los diferentes tipos de conos. La capacidad de discriminar los colores varía según las diferentes posiciones del espectro: es máxima en las regiones con longitud de onda entre 490 y 590 nm.

La *saturación* indica el grado de dilución de cada uno de los tintes con el gris y depende de la intensidad con la cual son estimulados los tres tipos de conos.

Luz y objetos

Gran parte de la luz que incide sobre los ojos está constituida por una mezcla bien equilibrada de energía y longitudes de onda diferentes y se la llama de manera impropia luz blanca. Si se filtra la luz blanca de manera que se eliminen todas las longitudes de onda menos una parte restringida, la luz que resulta se llama monocromática (se obtienen así los colores espectrales: violeta, índigo, azul, verde, amarillo, naranja, rojo).

Cuando la luz incide sobre un objeto puede ser absorbida y la energía, convertida en calor, puede atravesarlo o bien ser reflejada por el mismo (colores pigmentados). El color de un objeto depende de la cantidad relativa de luz absorbida y de luz reflejada: los objetos de colores reflejan luz que es más rica en longitudes de onda en ciertas partes del espectro visible que en otras.

El tipo de color que se percibe, sin embargo, no depende sólo de las longitudes de onda sino también del contenido de longitudes de onda, de la intensidad luminosa y de las propiedades del sistema visual.

Pigmentos visuales

Una sustancia que absorbe parte de la luz que incide sobre la misma y refleja lo demás se llama *pigmento*.

La retina del ojo humano contiene un mosaico de cuatro tipos de receptores: los bastones y tres tipos de conos. Cada uno de estos cuatro tipos de receptores contiene un pigmento diferente. Los pigmentos son diferentes en su estructura química y, por consecuencia, en las capacidades relativas de absorber luz de diferentes longitudes de onda (fig. 18-12).

Los bastones son responsables de la capacidad de ver con poca luz (*visión escotópica*), un tipo de visión que es bastante rudimentaria y sin color. El pigmento de los bastones, llamado rodopsina, tiene un pico de sensibilidad alrededor de 510 nm,

en la parte verde-azul del espectro. La rodopsina presente en los bastones está compuesta de retinal y opsina. El retinal es un aldehído de la vitamina A y se presenta en la forma química 11-*cis* (cromóforo), mientras que la opsina es una proteína.

Los tres tipos de conos son diferentes entre ellos por el tipo de pigmento fotosensible que contienen. Los pigmentos en los tres tipos de conos tienen picos de absorción en aproximadamente 430 nm (trazo azul de la figura 18-12: receptores para el violeta-azul, pigmento cianolábil, conos S), 530 nm (verde de la figura 18-12: receptores para el azul-verde, pigmento clorable, conos M) y 560 nm (trazo rojo de la figura 18-12: receptores para el amarillo-verde, pigmento eritrolábil, conos L). La sensación del amarillo es dada por la estimulación casi igual de los receptores para el rojo y para el verde y muy suavizada para los receptores del morado.

Teoría sobre la percepción de los colores

Un solo cono no es capaz de transmitir información relativa a la longitud de onda de los estímulos luminosos ya que es posible obtener una estimulación máxima de un solo cono tanto utilizando una fuente luminosa de longitud de onda específica para el receptor, por ejemplo el rojo, como aumentando la intensidad de estimulación con una longitud de onda diferente. Por tal razón, la visión de los colores requiere la presencia de por lo menos dos tipos de fotorreceptores con sensibilidad espectral diferente (*sistema bivariante*).

Aunque la teoría tricromática (tres conos por tres colores) pueda explicar de qué manera la presentación de un estímulo luminoso combinado rojo-verde se percibe como amarillo y uno azul-verde-rojo se percibe como blanco, es incapaz de explicar aspectos tal vez más finos de la percepción de los colores.

El hecho de que la presentación de un estímulo luminoso combinado rojo-verde se perciba como amarillo y que no sea

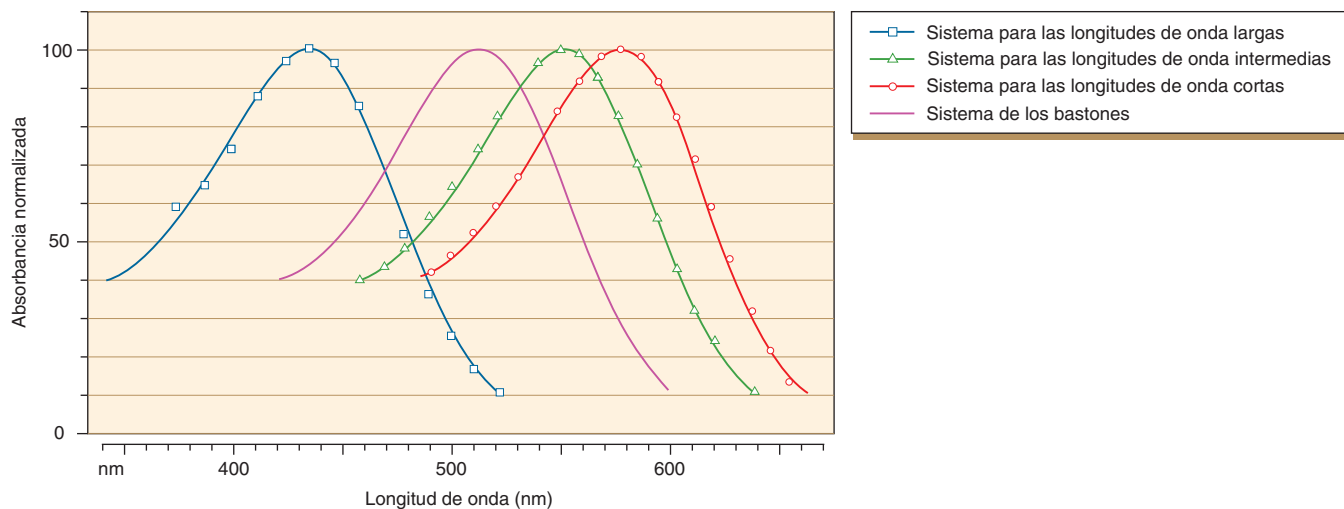


Figura 18-12 Espectro de absorción de los cuatro tipos de fotorreceptores.

posible percibir un color como verde-rojizo sirvió de inspiración para que E. Hering (1834-1918) propusiera la hipótesis de la teoría de la *oposición cromática*.

Según esta teoría, los tres colores primarios se distribuirían en tres pares de colores antagónicos entre sí: rojo-verde, azul-amarillo, blanco-negro; estos pares de colores se representarían en la retina en tres diferentes canales nerviosos de oposición cromática sencilla. En el caso específico, la hipótesis prevé que el canal rojo-verde responda en un sentido (excitación o inhibición) al rojo y en sentido opuesto al verde; una mezcla equilibrada de rojo y verde presentada al canal de oposición cromática rojo-verde no daría una respuesta específica. Las respuestas que provienen de los tres tipos de conos se combinan en pares antagonistas a partir de la retina y sucesivamente en el cuerpo geniculado lateral y la corteza.

En la corteza, una población de células de oposición cromática doble es necesaria para resolver ulteriores detalles de la visión. Este nuevo elemento podría explicar el fenómeno del contraste cromático simultáneo que se observa en los márgenes de la silueta de un objeto en lugar de que suceda en el interior del objeto mismo: un objeto gris visto sobre un fondo rojo adquiere un matiz rojo. En esta situación, los conos rojos de un lado del margen exaltan o facilitan la actividad de los conos verdes colocados sobre el otro margen y viceversa.

Las células ganglionares y las células del cuerpo geniculado lateral se pueden dividir en dos clases principales: *células concéntricas de espectro ancho* y *células de oposición cromática simple*. Las primeras poseen un campo receptivo concéntrico, con antagonismo centro-periferia; en estas células no hay antagonismo entre los diferentes tipos de receptores: sea en el centro como en la periferia reciben respuestas combinadas de los fotorreceptores R y V. De este modo, las células de espectro ancho responden a la luminosidad del centro del campo receptivo respecto a la periferia y no contribuyen con la percepción de los colores. Este tipo de células no recibe información de los conos para el azul cuando se emplean para la visión de los colores y no para la percepción de la forma.

Las células de oposición cromática simple transmiten la información relativa a los colores. Estas células poseen campos receptivos de tipo centro-periferia con extensión de la periferia mayor desde el centro y antagonismo entre el centro y la periferia de tipo on-off ($R+/V-$; $V+/R-$). Sin embargo, estas células todavía no están muy especializadas en la percepción de los colores en cuanto a que es posible obtener una respuesta máxima para la presentación de una luz monocromática en el centro del campo receptivo de una célula ($R+/V-$; $V+/R-$) o para la presentación de una luz blanca de pequeños puntos proyectados al centro o a la periferia del campo receptivo. Sólo los fotorreceptores R y V convergen sobre las células de oposición cromática simple.

La información proveniente de los conos para el azul (B) tiene que ver con las células de clase particular llamadas células coextensivas de oposición simple. Tales células tienen campos receptivos uniformes en los cuales las aferencias de los conos B son antagonizadas por las aferencias conjuntas de los conos R y V.

VÍAS VISUALES CENTRALES

Además de la calidad centro-on y centro-off, las células ganglionares de la retina se distinguen, por lo que se refiere a otras características anatomofuncionales, en células X, Y y W.

Las *células X* tienen cuerpos celulares de pequeñas dimensiones y pequeños campos dendríticos. Pequeños son también los campos receptivos de lenta velocidad de conducción de sus axones. Estas células se consideran el origen de un sistema encargado de la alta resolución de los detalles.

Las *células Y* tienen cuerpos celulares más grandes y amplias arborizaciones dendríticas, con axones de rápida velocidad de conducción. Estas neuronas, que responden sólo a estímulos de grandes dimensiones y que se mueven a altas velocidades, se consideran los elementos de origen del sistema dedicado al análisis del movimiento de los objetos.

Las *células W* tienen características intermedias entre las anteriores (pequeño cuerpo y extensa arborización), pero su presencia, demostrada en el gato, no ha sido confirmada en los primates.

El flujo de información, parcialmente elaborado por la retina, es escoltado al centro nervioso superior (fig. 18-13).

A nivel del quiasma óptico, entonces, las fibras provenientes de las hemirretinas nasales cruzan la línea media, mientras que las provenientes de las hemirretinas temporales permanecen en el mismo lado. De este modo se obtiene un cruce funcional (no anatómico, como para el sistema somatosensorial o el motor) de la información visual: las que provienen de la izquierda del cuerpo se van a la mitad derecha del cerebro, que es la que gobierna, por ejemplo, los movimientos de la musculatura de la mitad izquierda. Además, en cada ojo, la hemirretina nasal ve el campo visual del mismo lado, mientras que la hemirretina temporal ve el contralateral. De esta forma, la hemirretina nasal de un lado y la temporal del otro ven prácticamente la misma parte del campo visual. En otras palabras, cada ojo recibe información de ambos hemicampos. Cada objeto es visto por ambos ojos pero por hemirretinas diferentes (por lo menos para la mayor parte del campo visual; la extrema periferia del campo visual es, en cambio, vista por el ojo contralateral, fig. 18-14a), y esto es importante para la visión de la profundidad.

El conocimiento del origen nasal o temporal, derecho o izquierdo, de las fibras del nervio óptico en el quiasma, en el tracto óptico y en la corteza cerebral reviste importancia clínica cuando se quiere identificar el sitio de una lesión cerebral sobre la base de las anomalías que se encuentran en el campo visual del sujeto (recuadro 18-6).

Cada retina transmite el producto de su propia elaboración a través de un canal físicamente constituido por un haz de 1 200 000 fibras mielínicas, el nervio óptico, organizadas de manera que mantienen la contigüidad de los puntos vecinos sobre la retina. Después de recorrer unos 4 cm, estas fibras alcanzan el quiasma, donde tiene lugar el cruzamiento de las fibras procedentes de la mitad nasal de cada retina.

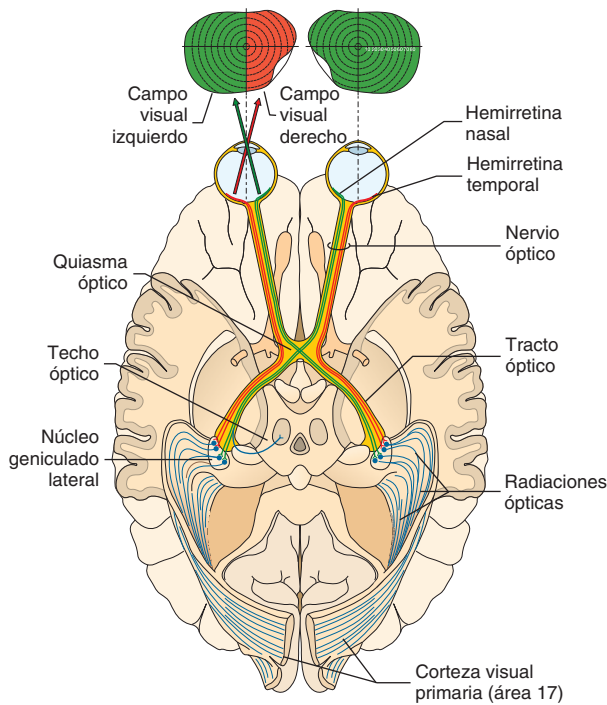


Figura 18-13 Principales vías visuales. Poco después de haber entrado en la cavidad craneal a través del agujero óptico, las fibras del nervio óptico se cruzan de manera parcial en el quiasma óptico. El cruce incluye sólo a las fibras que proviene de la mitad nasal de las dos retinas. Los tractos ópticos, que desde el quiasma óptico se extienden hasta los cuerpos geniculados laterales, resultan por tanto constituidos por las fibras que provienen de la mitad temporal de la retina homolateral y de la mitad nasal contralateral. Por consiguiente, en el tracto óptico de cada lado se encuentran las fibras nerviosas que conducen la información visual proveniente de la mitad del campo visual contralateral. Esta organización se mantiene también en las radiaciones ópticas, que se dirigen a la corteza visual primaria.

Tras su paso por el quiasma, la información visual transcurre por los tractos ópticos, cada uno de los cuales conduce la imagen proveniente del hemicampo visual contralateral y la distribuye por lo menos a seis diferentes estaciones subcorticales: núcleos pretectales, colículo superior (techo óptico), núcleo geniculado lateral, pulvinar, sustancia reticular troncoencefálica y del hipotálamo.

Vía retino-pretectal y reflejos pupilares a la luz

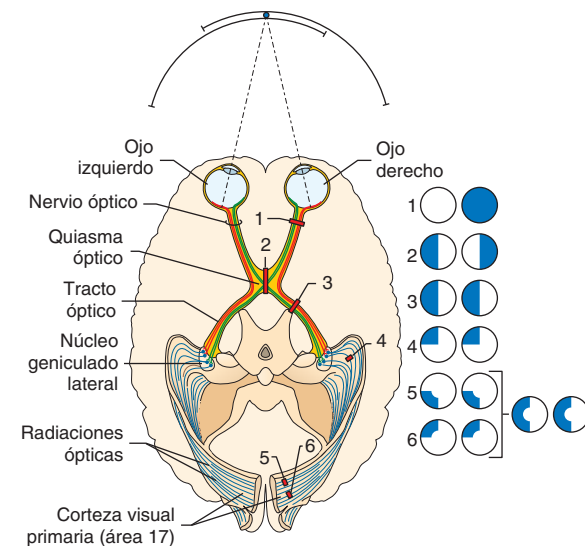
Si se dirige un haz de luz a un solo ojo, se obtiene la constricción tanto de la pupila del mismo ojo (*respuesta directa*) como de la pupila del otro ojo (*respuesta consensual*). Los reflejos pupilares a la luz son mediados por las neuronas ganglionares de la retina que responden a las variaciones de la luminosidad global. Estas células ganglionares proyectan a la región pretectal, localizada apenas rostralmente al colículo superior. Las células del área pretectal proyectan bilateralmente a las neuronas preganglionares parasimpáticas del núcleo de Edinger-Westphal (o nú-

Recuadro 18-6

Lesiones de las vías visuales

En la figura se ilustran los efectos de la sección de las vías visuales sobre el campo visual. A la derecha se reportan los efectos de las lesiones que se muestran en el esquema de las vías visuales presentado a la izquierda.

1. La sección del nervio óptico elimina por completo la función del mismo ojo.
2. La sección del quiasma interrumpe las fibras originadas en las hemirretinas nasales: se pierde la vista en los correspondientes hemicampos temporales.
3. En la lesión del tracto óptico se interrumpen las fibras provenientes de la hemirretina temporal del mismo lado y las provenientes de la hemirretina nasal del lado opuesto: el resultado es la pérdida del campo visual contralateral.
4. En el trayecto que se extiende desde el núcleo geniculado hasta la corteza visual primaria, las fibras de la radiación óptica forman un amplio arco tridimensional conocido como asa de Meyer. Las fibras que llevan información de la parte inferior del campo visual (se originan en la parte superior de la retina) están dispuestas más internamente respecto de las relacionadas con la parte superior del campo visual (que se originan en la parte inferior de la retina). Una lesión parcial de la radiación óptica, entonces, puede llevar al cese de la visión en un solo cuadrante del campo visual, de igual modo contralateral al lado de la sección. En el ejemplo se reporta el efecto de una lesión en la parte más externa de la radiación óptica.
- 5-6. Una lesión de la superficie cortical produce un efecto similar al de la radiación óptica, pero la fovea suele omitirse dado que su zona de representación es profunda, sobre las paredes de la cisura calcarina.



cleo oculomotor accesorio), que están situadas en una zona inmediatamente adyacente a la de las motoneuronas somáticas del nervio oculomotor. Los axones de las células preganglionares, tras integrarse en el nervio oculomotor, hacen contacto sináptico en el ganglio ciliar, desde donde se originan las fibras

posganglionares que llegan a la musculatura del esfínter del iris (fig. 18-11).

El reflejo pupilar tiene considerable interés clínico en cuanto a que la presencia o ausencia de la respuesta consensual de un ojo y del otro permite inferir si la rama aferente (nervio óptico) o la eferente (nervio oculomotor) de un lado o del otro están dañadas o no.

Vía retinotectal y reflejos de orientación

Una parte de las fibras del nervio óptico alcanza también el colículo superior (o techo óptico, fig. 18-13).

El colículo superior coordina la información visual, somática y auditiva y orienta los movimientos de la cabeza y los ojos hacia la fuente del estímulo. En las siete capas que constituyen el colículo superior, están representados tres mapas sensitivos —uno visual, uno somatosensorial (de la superficie corporal) y otro de la localización espacial de los sonidos—, además de un mapa motor. En cada mapa sensorial, la representación espacial de las estructuras periféricas se alinea con la de los otros mapas. Por ejemplo, las neuronas del mapa visual (más superficial) que reciben información del campo visual temporal contralateral se localizan exactamente arriba de las neuronas del mapa auditivo (más profundo), que reciben información de la correspondiente región contralateral del espacio auditivo. En forma análoga, las neuronas de la región correspondiente del mapa somatosensorial, en reciprocidad con los anteriores, reciben información de la parte contralateral del cuerpo. De tal manera, la información relativa a la localización de un estímulo respecto de una región particular del cuerpo confluye en la misma zona del colículo superior.

Los tres mapas sensoriales se conectan con un mapa motor, que se localiza en las capas más profundas del colículo superior, por lo cual el colículo utiliza la información sensitiva para controlar los movimientos oculares sacádicos, que orientan la mirada hacia el estímulo, de cualquier naturaleza que sea. El colículo superior desempeña esta función en colaboración con los campos oculares frontales de la corteza cerebral (área 8), que representa una clase de encefalización.

El colículo superior proyecta hacia las zonas del tronco del encéfalo que controlan los movimientos oculares, a la médula espinal, para los movimientos de la cabeza y del cuello, y al cerebelo, para realizar una mejor coordinación de los movimientos de los ojos y de la cabeza.

Vía retino-genículo-cortical y áreas corticales visuales

Núcleo geniculado lateral

En el núcleo geniculado lateral se mantiene todavía un alto grado de retinotopía: la región central del campo visual está

representada en las partes posterior y central, la región periférica en la parte anterior, la mitad inferior en las partes medial y dorsal, la mitad superior en las partes lateral y central.

Además de un preciso orden retinotópico, en el núcleo geniculado lateral se encuentran aún anatómicamente separadas algunas características de la información visual, como el ojo de donde proviene la información, además del tipo de célula ganglionar que le dio origen.

De las seis láminas sobrepuestas de las que está constituido el núcleo geniculado lateral (fig. 18-14a), las láminas I, IV y VI reciben las fibras de la retina nasal contralateral y las láminas II, III y V juntan las fibras de la retina temporal ipsilateral, de manera que las dos mitades correspondientes de la retina de ambos ojos están en orden casi alterno en las diferentes capas, con una organización topográfica. En consecuencia, cada lámina contiene una representación del hemisferio visual contralateral en correspondencia con las láminas contiguas.

Las terminaciones de los dos tipos de células ganglionares X y Y llegan de preferencia a láminas diferentes del núcleo geniculado. En su gran mayoría, las Y terminan en las láminas I y II, caracterizadas por células más grandes y por ello llamadas *magnocelulares*, mientras que las X terminan sobre las láminas de III a VI, llamadas *parvocelulares* por las dimensiones más pequeñas de las neuronas.

En fin, pruebas experimentales sugieren que en el ámbito de las células de antagonismo espectral sensibles al rojo y al verde, las centro-on terminan de preferencia en los estratos V y VI, y las centro-off lo hacen sobre todo en las láminas III y IV.

En el terreno funcional, los campos receptivos de las neuronas del núcleo geniculado son muy similares a los de las células ganglionares de la retina, a los que de manera prevalente constituyen zonas antagonistas concéntricas. Por esta razón, el núcleo geniculado lateral ha sido considerado por mucho tiempo un simple núcleo de retransmisión de la vía retinoestriada. Sin embargo, consideraciones anatómicas que se derivan de las aferencias que recibe este núcleo tanto de la formación reticular y de los núcleos talámicos asociativos que, por la vía descendente, de la misma corteza visual, junto con consideraciones fisiológicas que se derivan del conocimiento de su microcircuito, sugieren que se trata de un núcleo de integración del mensaje visual. Su función parece relacionada con el análisis del contraste de algún tipo de selección cuidadosa de los estímulos visuales, es decir que contribuye a regular la importancia —y tal vez la temporización— del flujo de información hacia la corteza estriada.

Proyecciones genículo-estriadas

Casi la totalidad de las fibras provenientes de las neuronas del cuerpo geniculado lateral termina en la corteza estriada, en el área 17 de Brodmann, que en el ser humano se encuentra a lo largo de los bordes de la cisura calcarina. Todavía, las proyecciones genículoestriadas se organizan según el orden retinotópico. En el área 17 de cada uno de los hemisferios se encuentra

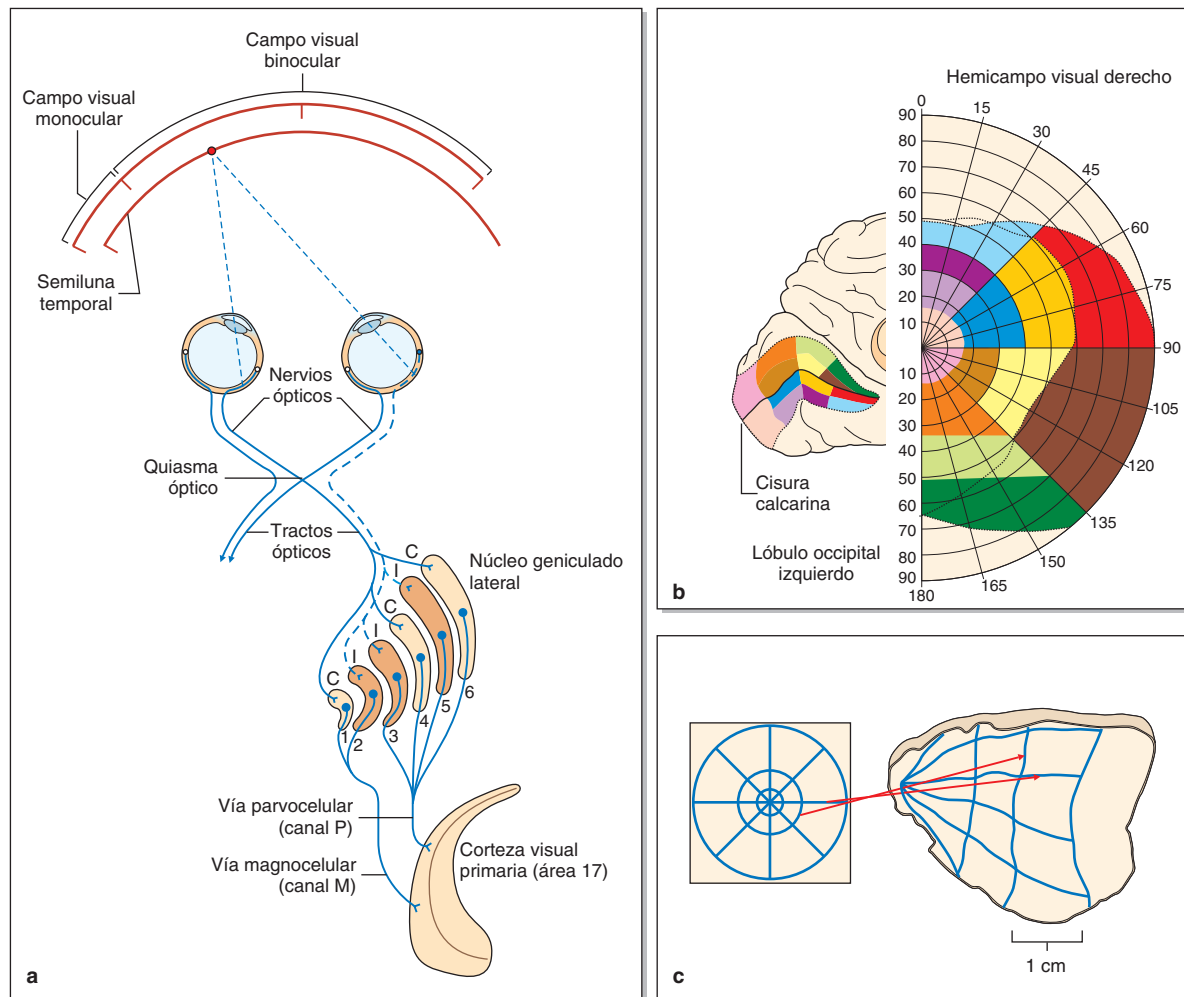


Figura 18-14 Vías visuales centrales. **a**, organización general de la vía visual retino-genículo-cortical. **b**, topografía del área estriada (V1). **c**, demostración de la deformación cortical de la representación del campo visual. Por este experimento, se hizo ver monocularmente a un simio el objetivo mostrado a la izquierda, después de una inyección de 2-desoxiglucosa radiactiva. La 2-desoxiglucosa fue captada por las células más activas, que la cambian por glucosa normal pero no pueden metabolizarla ni eliminarla. La imagen a la derecha muestra un fragmento de la corteza estriada con-

tralateral, sobre la cual se aplicó una película de emulsión fotográfica, en la que se impresionó la emisión radiactiva de la 2-desoxiglucosa. Luego del revelado, las zonas activas que captaron la molécula tienen la misma distribución del objetivo. El fragmento de corteza recibía información del punto del objetivo desde donde parten las flechas. Se nota la mayor superficie dedicada a la visión central. (**b**, modificada de R. Tootell, *et al.* Deoxyglucose analysis of retinotopic organization in primate striate cortex. *Science* 1982;218:902-4.)

representado el hemisferio visual contralateral de tal manera que, si la cisura calcarina se distendiese, la corteza estriada aparecería como un sector circular sobre el cual podrían referirse las coordenadas del hemisferio visual (fig. 18-14b). Las partes foveal y prefoveal se representan en correspondencia con el polo occipital, los sectores periféricos inferiores del campo visual sobre la superficie superior del surco, y los sectores periféricos superiores sobre la superficie inferior del surco. Si idealmente el campo visual se subdividiera en pequeñas partes iguales, cada una de ellas estaría representada en una superficie cortical tanto más amplia como más cercana se encontrara a la fóvea. Como resulta obvio, ocurriría lo contrario si se considerara la representación cortical, en el sentido de que si la corteza se subdividiera idealmente en partes iguales, a cada una

de ellas le correspondería una porción de campo visual tanto más grande cuanto más lejano se encontrara de la fóvea.

La representación distorsionada del campo visual sobre la corteza estriada (fig. 18-14c) expresa la diversa densidad receptora y el grado diferente de convergencia de los receptores sobre las células ganglionares entre el centro y la periferia de la retina. En la retina central, de hecho, la densidad receptora es más elevada y el grado de convergencia sobre las células ganglionares es menor. Ello hace que, a extensiones similares, la retina central se halle dotada de un mayor número de células ganglionares respecto a la retina periférica. Tal condición se mantiene en el nervio óptico y a lo largo de los campos visuales y encuentra su manifestación más acabada a nivel cortical, donde la representación de las partes centrales del campo

visual ocupa una superficie proporcional mucho más grande que la de las partes periféricas. Gracias a este mecanismo y a las dimensiones menores de los campos receptivos centrales respecto a los periféricos, el análisis del campo visual central (fóvea y parafóvea) es más fino y complejo que aquél al cual es sujeto el campo visual periférico.

Organización laminar del área 17

La corteza visual primaria (área 17) se diferencia del esquema organizativo descrito en el capítulo 13. En el área 17 es evidente una estría, la *estría de Gennari*, que da nombre a esta área. La estría de Gennari está determinada por las fibras aferentes del núcleo geniculado lateral. Además, el estrato IV del área 17 se caracteriza por una mayor complejidad, ya que se subdivide en tres subláminas (IVa, IVb y IVc); la IVc, a su vez, se subdivide en IVc α y IVc β .

Las fibras provenientes de las zonas parvocelular y magnocelular del cuerpo geniculado lateral llegan a la zona de terminación de forma separada.

Las fibras de las láminas parvocelulares se distribuyen en las láminas IVc β y IVa, con una contribución modesta en la parte superior del sexto estrato. Las fibras provenientes del estrato magnocelular se distribuyen en primer lugar en la lámina IVc α , con proyecciones dispersas en la parte inferior de la lámina VI. Las conexiones sucesivas entre los diferentes estratos de la corteza están más ordenadas de lo que aparentan a primera vista. Los estratos IV y VI, que hacen de estratos receptivos, además de interconectarse entre sí y con las porciones geniculadas laterales de las cuales reciben las aferencias, mandan sus axones

a los estratos supragranular y subgranular, que se comportan como estratos de la más alta integración. De este modo, si se considera el flujo de impulsos del sistema parvocelular X, se ve que los estratos IV y VI envían sus axones a las láminas II-III y Va. El estrato Va, además de que recibe terminaciones en pequeñas cantidades también del IVc α , manda sus propios axones a los estratos II-III, los cuales también reciben aferencias también del pulvinar. De las láminas II-III, las señales son enviadas a las áreas periestriadas 18 y 19, así como, a través de la sublámina Vb, al colículo superior y al pulvinar.

Las aferencias provenientes del sistema magnocelular Y, de las subláminas IVc α y de la parte profunda de la lámina VI convergen sobre la sublámina IVb, cuyos axones eferentes terminan en el área visual del surco temporal superior (STS), en especial en el área V5 (o mediotemporal, MT), considerada como probable sede analítica del movimiento de los objetos en el espacio. Esta área, que también recibe aferencias de la parte baja de la lámina VI, está conectada recíprocamente con la sublámina IVb (fig. 18-15).

Este esquema lleva a dos consideraciones:

- Las aferencias corticales de tipo parvocelular X y magnocelular Y tienden a mantenerse separadas, aunque interactúan en algún punto;
- en el interior de cada uno de los dos sistemas existe un alto grado de interacción entre los diversos estratos corticales y entre los estratos corticales y otras áreas o núcleos del sistema visual.

El correlato funcional de esta organización reside en la estructura de los campos receptivos de las células de la corteza estriada, que tienen en general forma alargada, con frecuencia

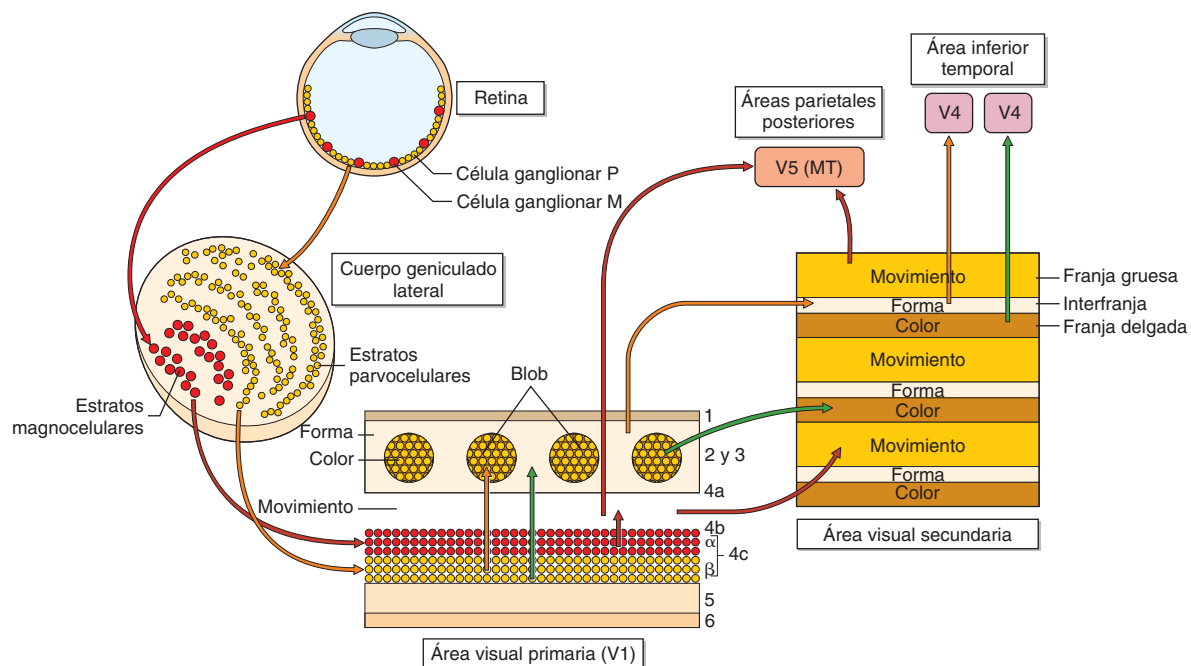


Figura 18-15 Representación esquemática de la distribución de los canales magnocelulares y parvocelulares de la retina de las áreas parietales posteriores e inferotemporales, a través del cuerpo geniculado lateral y las áreas visuales primaria y secundaria.

con un ordenamiento preferente a lo largo del eje mayor. Pueden estar constituidos por zonas antagónicas contiguas, demostrables con la estimulación estacionaria de porciones más pequeñas del mismo campo, como en el caso de las células simples; como alternativa, las neuronas pueden dar respuestas impredecibles a tal estimulación distrital de su campo receptivo y ser excitadas sólo por estímulos en movimiento, como en el caso de las células complejas. En fin, otras neuronas pueden ser específicamente sensibles a características aún más complejas del estímulo, tales como su extensión o la presencia de espigas, etc.: es el caso de las células hipercomplejas.

La distribución de estos grupos funcionales no es uniforme en los diferentes estratos: la consideración anatomofisiológica que se deriva de ello es que, a lo largo del espesor de la corteza, ocurren modificaciones de las características funcionales de los campos receptivos de las neuronas y que estas características sean determinadas por las conexiones intrínsecas entre las diversas láminas.

Organización del área visual primaria

A la mencionada organización vertical se le agrega una ordenada organización horizontal.

Durante una penetración perpendicular a la superficie cortical, un microelectrodo registra la actividad de neuronas con la misma *dominancia ocular* (la característica de una misma neurona de dar respuestas mayores a la estimulación de un ojo respecto del otro). En penetraciones oblicuas, en cambio, la dominancia ocular de neuronas o grupos de neuronas sucesivas se alterna entre el ojo derecho y el ojo izquierdo. Por lo tanto, se ha imaginado que la propiedad de la dominancia ocular está organizada en columnas, o cilindrillos de corteza, de diámetro aproximado de medio milímetro. Todas las neuronas de una columna tendrían el campo receptivo en la misma posición del espacio y responderían de modo diferente sólo a las diversas características de un estímulo visual que les fuese presentado, como su orientación, el color o la eventual dirección del movimiento.

Con el método neuroanatómico de la autorradiografía se descubrió que, en realidad, las aferencias corticales de cada ojo se distribuyen para formar bandas paralelas a la superficie cortical, donde ocupan de manera prevalente el cuarto estrato: las denominadas bandas de dominancia ocular (fig. 18-16a, b).

En forma análoga a las características de la dominancia ocular, también la *orientación* preferida del campo receptivo tiene una distribución ordenada en la corteza estriada. Durante penetraciones perpendiculares, se registra la actividad de neuronas con campo receptivo de orientación similar. En cambio, durante penetraciones oblicuas se registran neuronas con orientaciones preferenciales que cambian por pocos grados respecto a las más cercanas. En otros términos, las neuronas que se integran en columnas verticales en el espesor de la corteza estriada comparten la misma orientación del campo receptivo y todas las orientaciones se representan por ciclos en el giro de un cierto número de columnas contiguas. La técnica

anatomometabólica de la 2-desoxiglucosa y las técnicas aún más avanzadas de coloración *in vivo* muestran que las zonas de corteza más activas para estímulos con una misma orientación forman también láminas perpendiculares en la superficie cortical que se distribuyen e interdigitan en formas diversas (fig. 18-16c).

La coloración de la corteza con el método de la citocromooxidasa, una enzima metabólica de las mitocondrias cuya concentración varía de acuerdo con la actividad de algunas neuronas, ha demostrado la existencia de otro sistema anatomofuncional en la corteza visual que se diferencia de los ya descritos. Grupos de neuronas coloreadas con este método forman manchas de corteza (*blob*) que se relacionan con los estratos II-III y V-VI, dispuestas en orden regular sobre la superficie cortical, a intervalos cercanos a medio milímetro, y centradas sobre las láminas de dominancia ocular (figs. 18-15, 18-16d). Las neuronas de estas zonas particulares tienen campos receptivos privados de orientación específica, están organizadas según el modelo centro-periferia y muchas de ellas se activan de manera específica por los contrastes de color. Además, las proyecciones intracorticales, al interior de la misma área, de tales zonas ricas en citocromooxidasa se dirigen con mayor frecuencia a otras zonas análogas, respecto de aquéllas de las zonas circundantes, pobres en citocromooxidasa.

Esta organización morfofuncional del área estriada lleva a un modelo de funcionamiento de la corteza visual que reconoce como módulo elemental a la *hipercolumna*, un cubito de corteza cuyas dimensiones aproximadas son de 500 mm de lado, contiene cerca de 250 000 neuronas, y se encuentran dos láminas de dominancia ocular (ipsilateral y contralateral), al que cruzan en dirección transversal una serie de láminas de orientación, comprende un ciclo completo de 180° y un cierto número de zonas ricas en citocromooxidasa.

Una hipótesis propone que en este módulo se analizan algunas de las posibles cualidades de la imagen visual de una pequeña porción del espacio visual. Por ejemplo, el contraste luminoso, y entonces la relevancia de los contornos puede ser codificada a lo largo de la dirección vertical, en virtud de los diferentes tipos de campos receptivos distribuidos a lo largo del espesor de la corteza. Las características topográficas —posición en el campo visual y tridimensionalidad— pueden ser analizadas en una de las direcciones horizontales, en virtud del ligero cambio espacial de los campos receptivos, que se registra a lo largo de esta dirección, en cada una de las columnas de dominancia ocular. La orientación puede ser representada también a lo largo del plano horizontal, por medio de las columnas específicas para esta cualidad. El contraste cromático puede ser analizado en las zonas ricas en citocromooxidasa. El todo forma una matriz multidimensional de neuronas y conexiones que actúa como una unidad funcional. De la interacción de los grupos singulares de elementos de esta matriz que se activan por los estímulos con sus características de contraste, posición, orientación y color, se formarían núcleos de actividad que serían responsables de la extracción de la información visual del flujo de luz reflejado por cada una de las regiones del espacio visual.

Luego, las hipercolumnas serían conectadas entre sí en sentido horizontal, formando un nivel superior de integración, siempre más grande.

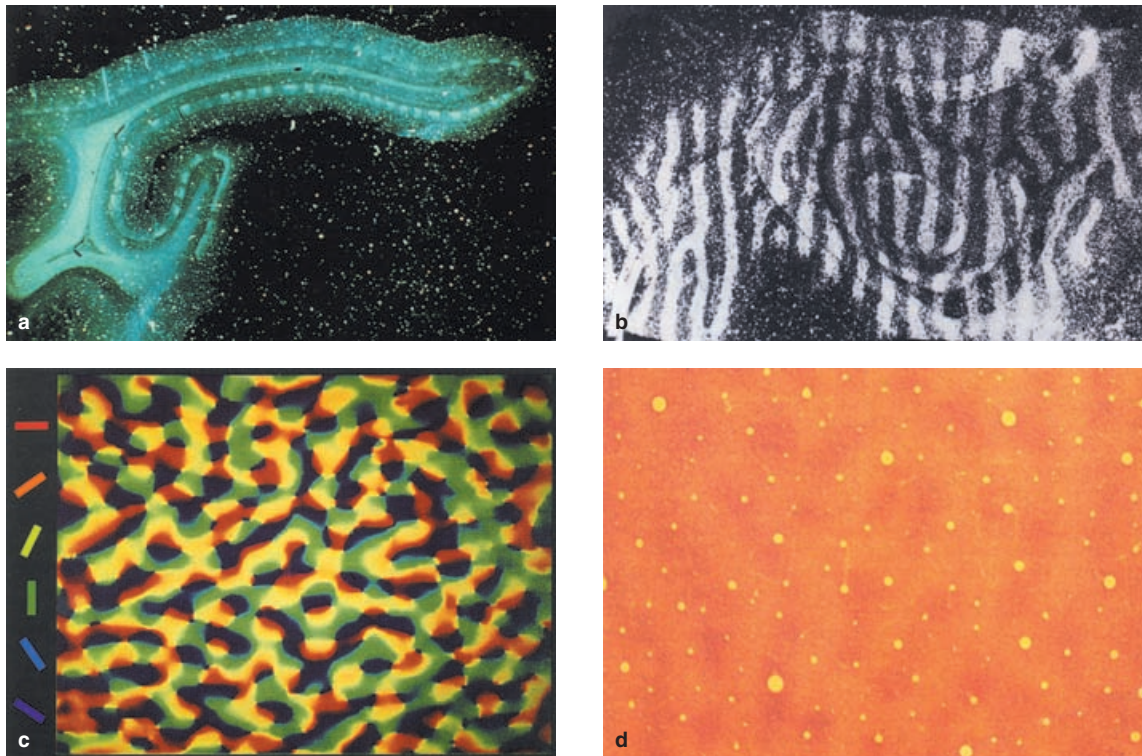


Fig 18-16 Aspectos histológicos de la organización columnar de la corteza visual. **a**, preparado autorradiográfico (técnica de la 2-desoxiglucosa, fig. 18-14) de la sección sagital del polo occipital de un cerebro de mono. Los bloquecillos blancos son segmentos del cuarto estrato de la corteza visual que captaron la sustancia radiactiva. **b**, preparado autorradiográfico, como en **a**, pero de secciones horizontales que pasan por el cuarto estrato, recortadas y superpuestas. **c**, imágenes de la superficie del área estriada del mono, *in vivo*, obtenidas durante la presentación de estímulos visuales con distinta orientación. La imagen muestra con falsos colores las zonas de corteza que se activan de cuando en cuando. **d**, sección tangencial del

área estriada del mono pasando por el segundo o tercer estrato. Coloración por la citocromooxidasa. Las manchas más oscuras son los *blob* (cfr. fig. 18-15), los círculos amarillos son vasos sanguíneos. (**a**, **b**, de DH Hubel, TN Wiesel. Ferrier lecture, Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society* 198:1-59, 1977; reproducción autorizada por *The Royal Society*. **c**, DH Hubel. *Eye, brain, and vision*. Scientific American Library 1988, p. 122. **d**, MS Livingstone, DH Hubel. *Anatomy and physiology of color system in the primate visual cortex*. *Journal of Neuroscience* 4:309-56, © 1984 *Society for Neuroscience*.)

PROFUNDIDAD DE LA VISIÓN

En condiciones de normalidad, la visión binocular permite focalizar la imagen retiniana en la fóvea, la región más noble de la retina, dotada de la máxima agudeza gracias a la elevada concentración de conos. Un punto-objeto enfocado por los dos ojos se ve como uno solo, aunque sobre la retina de cada ojo se forma una imagen separada; un punto-objeto colocado a la derecha del campo visual binocular que forma su imagen en la parte nasal de la retina del ojo derecho y en la temporal del ojo izquierdo también se percibe como uno solo y es localizado a la derecha del campo visual. Cada elemento retiniano estimulado por la imagen de un objeto tiene un valor espacial definido (signo local), por lo cual una impresión visual, además de determinar luz y color, tiene una localización propia en una posición precisa del espacio visual.

La imagen de un objeto que se forma en los dos ojos se percibe como única en cuanto a que en la retina de uno de los ojos existe un punto que tiene el mismo valor espacial que otro

punto situado en la retina del ojo contralateral. Estos elementos retinianos, que no son simétricos desde el punto de vista anatómico pero que están acoplados por la dirección visual común (y entonces por la percepción espacial) son definidos como puntos retinianos correspondientes y están en la base del mecanismo de la fusión (fig. 18-17a).

Esta última consta de la:

- *Fusión sensorial*, proceso cerebral psicológico que permite la unificación de las dos imágenes similares de un objeto enfocado que se forman a nivel de los puntos retinianos correspondientes.
- *Fusión motora*, que contribuye a mantener las dos imágenes en la fóvea por medio del alineamiento de los ejes oculares (acción de la musculatura extrínseca).

La eventual excitación simultánea de elementos retinianos que no se corresponden o que están separados, pero originados por un estímulo único, da lugar a direcciones visuales subjetivas incongruentes y así a la diplopía (visión doble); del mismo modo, la presentación de los puntos retinianos correspondientes a imágenes diferentes por luminosidad, di-

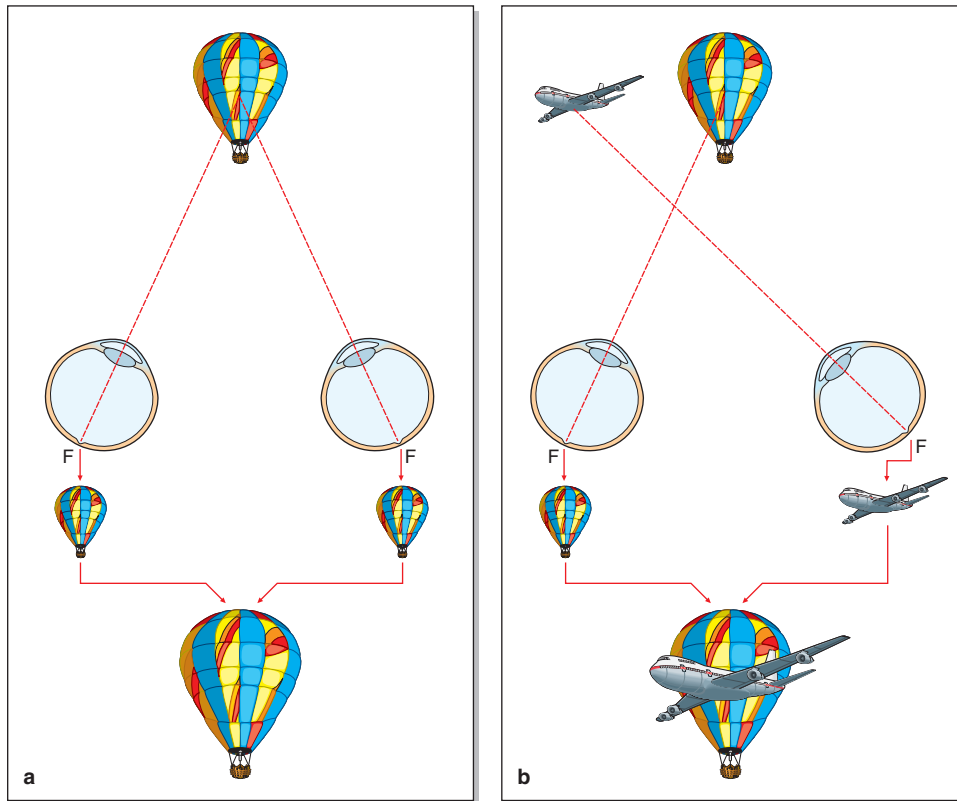


Figura 18-17 Alineación de las imágenes foveales. **a**, fusión. **b**, confusión.

mensiones, contornos, color (como se verifica, por ejemplo, en el estrabismo) causa confusión (fig. 18-17b) o diplopía. El aparato visual responde con procedimientos apropiados para eliminar esta equivocación, como la supresión de la imagen, por lo cual la corteza visual excluye la imagen proveniente de un ojo o de aquél de la correspondencia retiniana anómala, por lo cual la fóvea del ojo fijador adquiere (sólo en la visión binocular) una dirección visual similar a la del ojo desviado (fig. 18-18).

Todos los objetos que se enfocan en la retina al mismo tiempo se encuentran a la misma distancia de ella y se sitúan en una línea curva imaginaria que toma el nombre de *horóptero*. Todos los puntos opuestos muy próximos al horóptero, sea delante o detrás de éste, son vistos como uno solo. El conjunto de estos puntos constituye en el espacio la denominada *área de Panum*; más estrecha en la zona del punto de fijación, tal área se amplía progresivamente en la medida que se aleja hacia la periferia; se deriva entonces que una mayor disparidad es compatible con una visión única en la periferia, mas no en las partes centrales del campo visual (fig. 18-19).

De un objeto incluido en el área de Panum, el ojo derecho ve de forma predominante la parte derecha, mientras que el izquierdo la parte izquierda. Por lo tanto, las dos imágenes retinianas son levemente disímiles y se proyectan en áreas que no guardan una correspondencia perfecta, pero que de todos modos se fusionan en una sola y le confieren al objeto la im-

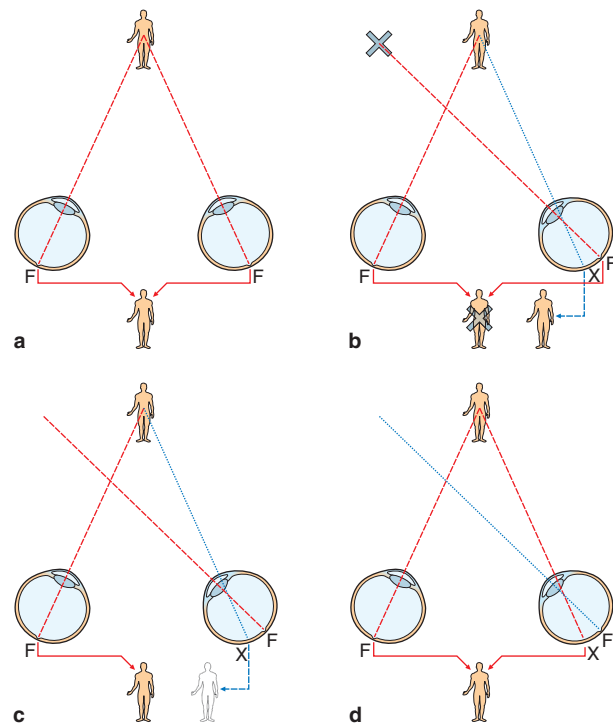


Figura 18-18 Visión binocular. **a**, fusión normal. **b**, confusión o diplopía. **c**, supresión. **d**, correspondencia retiniana anómala. F, fóvea; X, punto extrafoveal donde se forma la imagen.

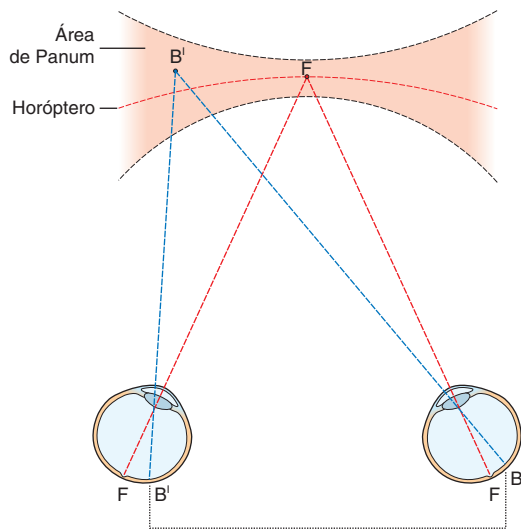


Figura 18-19 Variaciones del horóptero con base en la distancia de fijación y área de Panum.

presión de solidez y sensación de profundidad. La estereopsia resulta entonces de la leve disparidad con la cual se ven los objetos, aunque estén comprendidos en el área de Panum.

Por fuera de dicha área, un punto-objeto situado detrás o delante del horóptero se percibe doble porque su imagen se forma en las dos retinas en puntos retinianos que no se corresponden (puntos retinianos separados). Por lo tanto, lo anterior se interpreta en dos posiciones espaciales diferentes (diploía fisiológica o introspectiva, homónima para los objetos situados más lejos respecto al horóptero, cruzada para los más cercanos; fig. 18-20). El modo más simple para demostrar el fenómeno de la diploía fisiológica es el de llevar los índices de las manos delante de los ojos a una cierta distancia uno detrás del otro. Si se enfoca el dedo más cercano, el que está más lejos parece doble (diploía homónima); si en cambio la mirada hace convergir sobre el más lejano, es el dedo más cercano el que parece doble (diploía cruzada).

En condiciones de normalidad, la diploía fisiológica no se advierte; las hipótesis adecuadas para explicar tal fenómeno son diferentes: por un lado, se supone que se atenúa la supresión de una de las dos imágenes retinianas (tal supresión se instauraría de preferencia en el ojo no dominante); por otro lado, se supone que la diploía no sería advertida a causa de la baja agudeza visual de la cual son dotadas la porciones más periféricas de la retina sobre las cuales se formarían las imágenes de los objetos.

Estereopsia

La *estereopsia* es la visión tridimensional que se origina por la estimulación simultánea de elementos retinianos que se desencadenan en sentido horizontal en el ámbito de las áreas de Panum (la vertical no induce ningún efecto estereoscópico). Ésta agrega un nuevo factor cualitativo a la visión y representa

la forma más compleja y elevada de la cooperación binocular, esencial con el fin de que el individuo pueda interactuar con el ambiente circundante.

La distancia y el ángulo a los cuales se fija el objeto (a distancias inferiores a los 30 m) no son perfectamente iguales en los dos ojos: en condiciones normales, la imagen que se origina por la fijación de un objeto se proyecta en la fovea gracias a los movimientos de convergencia; debido a que los ojos distan uno del otro cerca de 6 cm, cualquier objeto que se encuentra más cercano o más lejano respecto al punto de fijación proyecta la imagen a una cierta distancia de la fovea; los más cercanos proyectan su imagen sobre puntos de la retina más distantes en sentido horizontal y viceversa (fig. 18-20). La distancia entre las imágenes del punto fijado y las imágenes del otro punto toma el nombre de *disparidad retiniana*; el sistema visual es capaz de calcular tal disparidad y de asignar un sentido de mayor o menor profundidad a los objetos del mismo espacio visual. Por lo tanto, la percepción de las imágenes retinianas está dotada de una ligera diversidad que está en la base de la disparidad relativa que, en la fusión, constituye la base de la percepción de la profundidad.

El valor estereoscópico de los elementos retinianos con correspondencia estrecha se aproxima a cero, mientras la máxima sensibilidad de la estereopsia se obtiene de los que tienen cercanía inmediata.

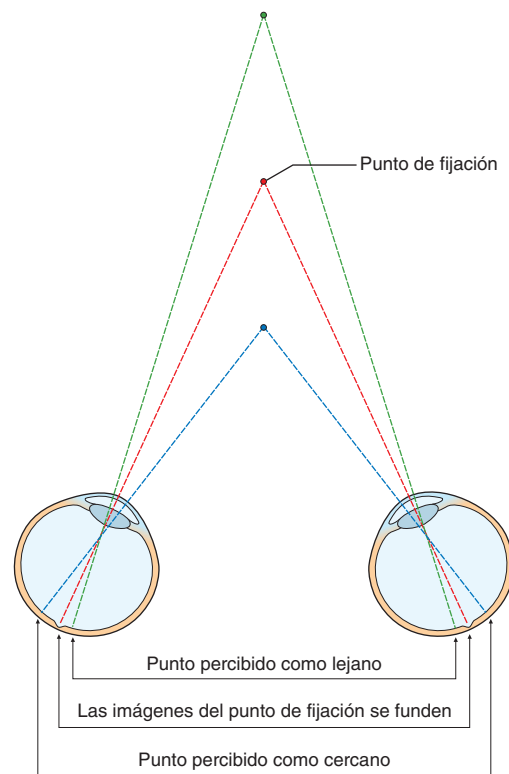


Figura 18-20 Proyección sobre la retina de las imágenes del punto fijado, de uno más lejano y de uno más cercano. Las imágenes de los objetos no fijados se forman sobre puntos diversos de la retina, dando origen a la diploía.

Es importante subrayar que la visión tridimensional también puede ser provocada fijando objetos diferentes a los sólidos; por ejemplo, la observación de figuras bidimensionales provistas de elementos retinianos sin correspondencia horizontal, como círculos concéntricos y excéntricos; cuanto mayor sea la disparidad de los elementos figurados, mayor será el efecto estereoscópico.

Julesz (1928-2003), con la ayuda de un conmutador, llenó la pantalla de un monitor de puntos blancos y negros de las mismas dimensiones y distribuidos casualmente a lo largo de las líneas y las columnas, con la sola limitación de que los dos tipos de puntos tuvieran frecuencias iguales. Hecho esto, se vio que cada una de las parejas de puntos blancos o negros en visión dicóptica (una imagen presentada en cada ojo) estaba en correspondencia y que entonces la figura aparecía plana.

Con un algoritmo específico, Julesz logró crear una disparidad entre los puntos de las dos parejas dentro de un área de forma bien conocida. En este caso, a la presentación dicóptica, se observaba que una parte de los puntos parecía emerger o ir al fondo según el tipo de disparidad, asumiendo una forma bien precisa y demostrando que eran necesarios los bordes de una figura para hacerla aparecer tridimensional.

Las investigaciones de Julesz dieron fuerza a la hipótesis de que es necesario efectuar una distinción entre la disparidad final, que da lugar a la percepción tridimensional estable (*estereopsia manifiesta*), y aquella burda que sólo sirve para dirigir los movimientos de convergencia de los ojos en la dirección correcta (*estereopsia cualitativa*). Este último aspecto persiste también cuando el paciente es consciente de una diplopía por excesiva disparidad.

Parece que la percepción de la estereopsia inicia de manera repentina entre los tres y cuatro meses de vida, con más precocidad en las hembras que en los machos. Inicia como una sensibilidad a la disparidad burda, que en pocas semanas se vuelve sensible también a la disparidad del orden de un primer ángulo visual; parece, además, que la sensibilidad a la disparidad cruzada aparece antes que a la disparidad homónima.

El sentido estereoscópico no depende sólo de la visión binocular (en la cual los factores principales, al menos para los objetos colocados a una distancia muy cercana, son representados por la convergencia y la acomodación) y la prueba de ello es el hecho de que también los sujetos monoculares pueden tener el sentido de profundidad (*estereopsia secundaria*, que actúa sola también en los sujetos binoculares cuando se fijan objetos a una distancia superior a los 30 m, dado que a tal distancia se asume que los rayos luminosos son más que paralelos). En tal caso, son múltiples los elementos monoculares empíricos que juegan un papel al concurrir a la formación del juicio de la distancia relativa de los objetos:

- movimiento paralítico, por el cual la velocidad de movimiento de un objeto cercano parece mayor que la de uno lejano;
- perspectiva lineal, según la cual un objeto de tamaño constante presenta ángulos progresivamente menores a medida que se aleja. El ejemplo más clásico es aquel de las dos líneas

rectas paralelas, las que parece que tienden a convergir a medida que se alejan: cuanto mayor es la convergencia, mayor es la distancia de los objetos en la región de la convergencia misma (fig. 18-21);

- superposición de los contornos, por la cual el aparato visual percibe a un objeto que interrumpe el contorno de otro como antepuesto a éste (fig. 18-22);
- distribución de las luces y las sombras de tal forma que el claroscuro genera una impresión de relieve y así de profundidad relativa (fig. 18-23);
- familiaridad con los objetos, que conduce a juzgar la distancia entre dos objetos de dimensiones conocidas con base en su grandeza aparente;
- perspectiva aérea, por la cual ha sido demostrado que la atmósfera influye en el contraste y el color de los objetos situados más lejos.

El origen de la visión estereoscópica no reside en la retina, ni en el cuerpo geniculado lateral, sino que se forma en la corteza estriada o a niveles aún más elevados donde interactúan las señales provenientes de los dos ojos. En toda la vía magnoceleular ha sido comprobada la presencia de neuronas sensibles a la disparidad retiniana: en VI, en las gruesas franjas de V2 y en V5 (MT).

ELABORACIÓN DE LA INFORMACIÓN VISUAL MÁS ALLÁ DEL ÁREA 17

En 1909, Brodmann distinguía tres áreas visuales: la 17, la 18 y la 19. Hoy, en el macaco, se ha encontrado una treintena de áreas corticales del sistema visual y distribuidas de forma tal que recubren casi la totalidad de los lóbulos occipitales, parietales y temporales. Todas estas zonas se consideran áreas corticales visuales ya que dan respuestas electrofisiológicas específicas a estímulos visuales, se conectan en forma directa o indirecta con el área visual primaria y con núcleos visuales subcorticales y tienen una representación retinotópica más o

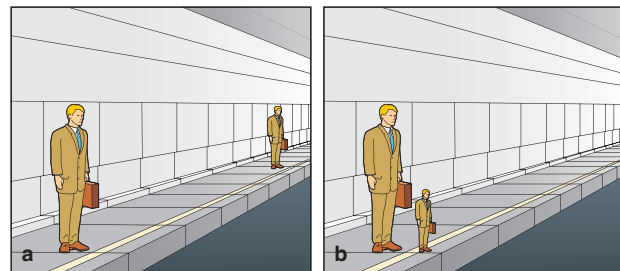


Figura 18-21 Perspectiva lineal. La imagen derecha se obtuvo recorriendo la figura en segundo plano y pegándola a la misma altura de la de adelante. Nótese cómo eso crea una visión molesta donde la imagen más pequeña parece aún más pequeña de lo que es en la imagen de la izquierda. El cerebro, de hecho, acepta que una figura más grande respecto a otra genere una imagen más pequeña sobre la retina si está en el contexto de una perspectiva lineal y, en consecuencia, la hace ver más grande de lo que es en la realidad.

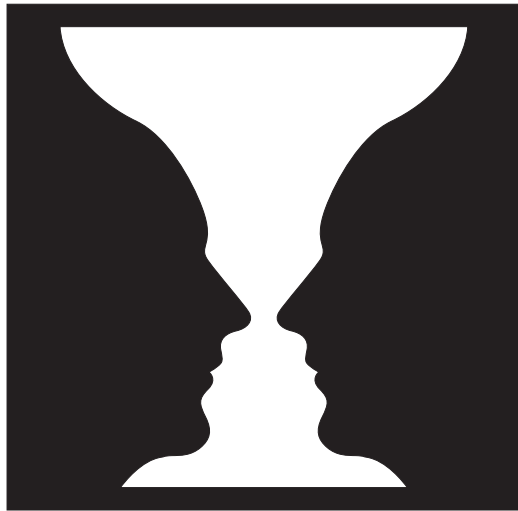


Figura 18-22 Sobreposición de los contornos. Las imágenes son separadas del fondo por contornos. Normalmente el cerebro es capaz de distinguir una figura del fondo o viceversa. En esta elaboración de la famosa ilusión de “el jarrón de Rubin” están presentes dos rostros y un cáliz, pero la atención salta de manera continua de los primeros al segundo sin que se les pueda considerar juntos con facilidad. La imagen percibida (los rostros o el cáliz), además, se ve frecuentemente sobrepuesta a la otra.

menos completa del espacio visual. Muestran algunos principios organizativos comunes:

- las conexiones entre ellas y con otros centros visuales suelen ser recíprocas,
- las terminaciones de los axones aferentes y los cuerpos celulares de las neuronas eferentes tienen una distribución característica entre las diferentes láminas corticales.

Además, las características funcionales de las neuronas de tales áreas, las más notables de las cuales se muestran en la figura 18-24, parecen ser diferentes entre ellas y de aquéllas de la corteza visual primaria. Las neuronas del área V5 (o MT), por ejemplo, parecen específicamente sensibles a la dirección y velocidad de los estímulos luminosos, independientemente de su forma y su color; las del área V4 serían correlativas con algunas características cromáticas, las del área V2 con la capacidad de

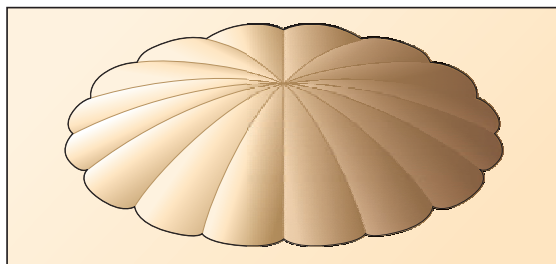


Figura 18-23 Luces y sombras. El sentido de la tridimensionalidad es dado por el sombreado. Se puede invertir la curvatura de la concha volteándola. De tal modo, parecerá que la luz viene del lado opuesto y la concha parecerá tener profundidad en lugar de relieve.

reconstruir bordes ocultos, las del área IT (temporal inferior) a estímulos de las formas más complejas (mano, rostros).

Una gran extensión de la corteza cerebral, más de 50% en muchas especies de primates, se destina de modo primario o exclusivo a funciones visuales y se cree que cada una de las áreas singulares que la componen, diferentes entre ellas por la fisiología, organización celular, histoquímica y conexiones, contribuye de un modo único y específico a la percepción visual y al comportamiento conducido bajo la guía visual. Como consecuencia de tal complejidad, también los nombres asignados a estas áreas visuales singulares han pasado de ser muy simples y unívocos (como para las áreas de VI a V4), a siglas que indican la localización anatómica (figs. 18-24 y 18-25).

Organización de las funciones visuales

Los conceptos de organización en serie (o jerárquica) y en paralelo son cruciales para la comprensión de las funciones visuales. La figura 18-25 muestra un esquema simplificado de la progresión de la información visual del área estriada (V1) hacia las regiones temporales (ventrales) y parietales (dorsales) y que finaliza en la corteza frontal.

Las primeras pruebas de que la corteza visual estuviese subdividida en canales funcionales diversos se basaban en los diferentes efectos provocados por las lesiones de la corteza temporal inferior o de la parietal posterior en los monos. Mientras las lesiones de las regiones temporales inferiores causan graves déficit en las tareas de discriminación visual, las mismas lesiones no influyen en la capacidad de los animales para desarrollar tareas visuoespaciales, como el tomar un objeto o juzgar cuál de los dos objetos está más cercano a otro de referencia. Efectos opuestos se obtienen con lesiones de la corteza parietal posterior. Las áreas que se encuentran a lo largo del canal central —V1, V2, V4, TEO (parte posterior de la corteza temporal inferior) y TE (parte anterior de la corteza temporal inferior)— tienen neuronas que responden selectivamente a las características visuales que son relevantes para la identificación de los objetos, como el color y la forma, mientras las neuronas que se encuentran a lo largo del canal dorsal —áreas V1, V2, V3, V5, MST (área temporal medial superior) y otras situadas al interior de los surcos parietal inferior y temporal superior— responden selectivamente a los aspectos espaciales de los estímulos, como su dirección y velocidad de movimiento, o cuando el animal lo sigue con los ojos. Al principio el canal dorsal fue llamado del “dónde” y el ventral del “qué”, pero una terminología más reciente se adapta mejor a describir sus funciones: el canal dorsal es considerado responsable de la acción y el central de la percepción.

Las principales características funcionales del canal dorsal se discuten en el capítulo 30, mientras que enseguida se tratan algunos de los aspectos más sobresalientes del canal ventral.

Las áreas corticales visuales que constituyen la vía para el reconocimiento de los objetos se encuentran inmediatamente

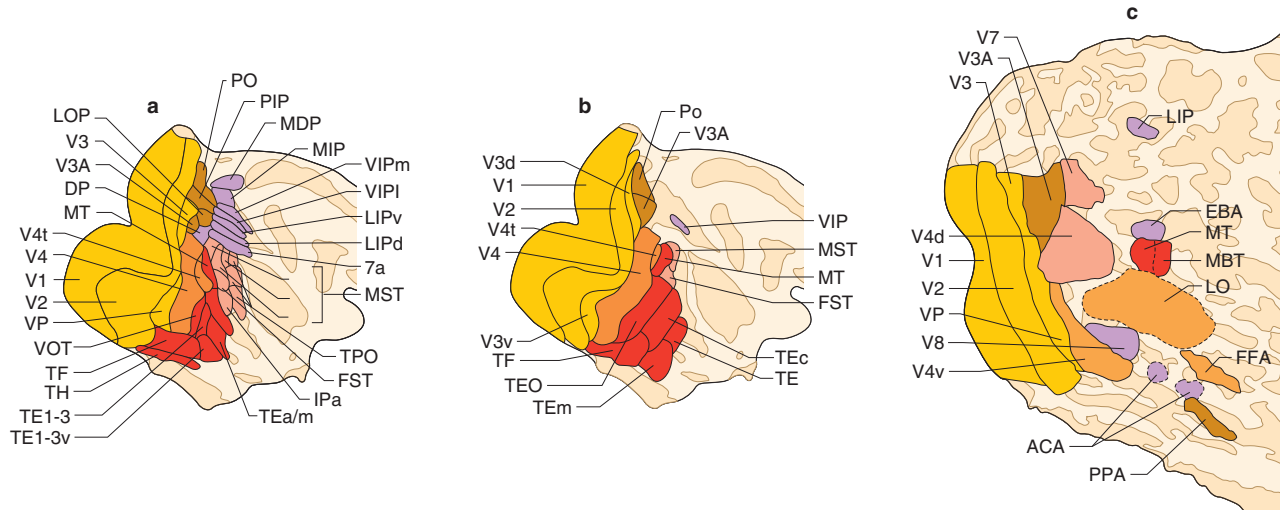


Figura 18-24 Áreas corticales visuales en el macaco y el ser humano. Las áreas se representan sobre una superficie “inflada” y luego espinada de la corteza cerebral del hemisferio derecho. En beige claro está representada la corteza cerebral de los giros, en beige oscuro la de los surcos. **a, b**, localización y extensión de las principales áreas visuales en el macaco según dos autores diferentes (**a**, Roger; **b**, van Essen). Se evidencia el

elevado número de áreas visuales ya identificadas y la incertidumbre aún existente en este tipo de representaciones. **c**, mapa cortical de la corteza visual humana, obtenida con el mismo método. En la actualidad, el número de las áreas reconocidas es menor respecto a las del macaco, pero ello es fácil de entender debido a la imposibilidad de adoptar las mismas técnicas invasivas usadas en los animales.

adelante del área visual primaria (V1) en el lóbulo occipital y en las regiones progresivamente más anteriores y ventrales del lóbulo temporal, como se ilustra en las figuras 18-24 y 18-25.

El análisis cortical de los objetos inicia en el área V1, donde la información relativa a la orientación de las líneas y los bordes, a la composición cromática y al contraste luminoso es representada en grupos de neuronas, cada uno responsable de regiones diferentes del campo visual. La información elaborada en V1 es enviada a la subdivisión, o módulo, de V2 (franja gruesa, delgada o interfranja; fig. 18-15). De la franja delgada y de la interfranja de V2, donde se elabora la información relativa al color y a la forma, respectivamente, la información se dirige al área V4, sobre la superficie lateral y ventromedial del hemisferio, y al área TEO, inmediatamente por delante de V4. Sea de V4 o de TEO, la información luego se dirige hacia TE, la última área exclusivamente visual del canal ventral. Juntas, las áreas TEO y TE constituyen el área IT (temporal inferior).

Si se avanza a lo largo de la vía occipitotemporal de V1 a TE, se verifica un progresivo cambio en las características de las conexiones entre las diferentes áreas, probablemente importante por la extracción de las características estables e invariables de los objetos. Las conexiones se vuelven siempre menos topográficas, hasta perder por completo cada organización retinotópica entre V4 y TE o TEO. Además, las fibras que interconectan las áreas del canal central de los dos hemisferios a través del cuerpo calloso y la comisura anterior tienden a conducir información limitada a la representación de la línea media del espacio visual al inicio del canal, pero pierden esta característica en las regiones temporales. La pérdida de la retinotopía en TE determina

que sus neuronas respondan a estímulos presentes en cualquier parte del campo visual; así, la información relativa a su colocación espacial precisa se pierde en el canal ventral.

La elaboración nerviosa que subyace al reconocimiento de los objetos a lo largo de la vía ventral no se debe, de todos modos, sólo a un proceso secuencial de activaciones de las áreas de bajo nivel a otras de nivel superior. Entre todas las áreas, de hecho, las conexiones son siempre recíprocas, de manera que un área que recibe fibras de una de más bajo nivel las envía a la misma. Existen también conexiones de regreso más largas y que no son recíprocas, como las de TE a V1.

Mientras las conexiones “hacia adelante” proporcionan información a las áreas sucesivas y su lesión selectiva interrumpe el flujo de información y priva a las áreas sucesivas de sus características visuales, no es igual de obvio el papel de las conexiones “hacia atrás”. Se cree que estas conexiones pueden desarrollar un papel en la represión de la información que está arribando, o el “alto”, como podría verificarse en la atención selectiva, de modo que las áreas de más alto nivel pueden modular la actividad de las precedentes, desde las cuales reciben la información.

Además de las conexiones hacia adelante y atrás, existen también entre áreas del mismo nivel en la cadena jerárquica, como se verifica en especial entre el canal ventral y el canal dorsal. Por ejemplo, el área V4 se interconecta con las áreas del movimiento MT y MST. Existe así un substrato anatómico para las interacciones entre los dos canales y ello podría ser importante para integrar información relativa al sitio donde se encuentra un objeto o para extraer información relacionada con el tipo de movimiento o viceversa.

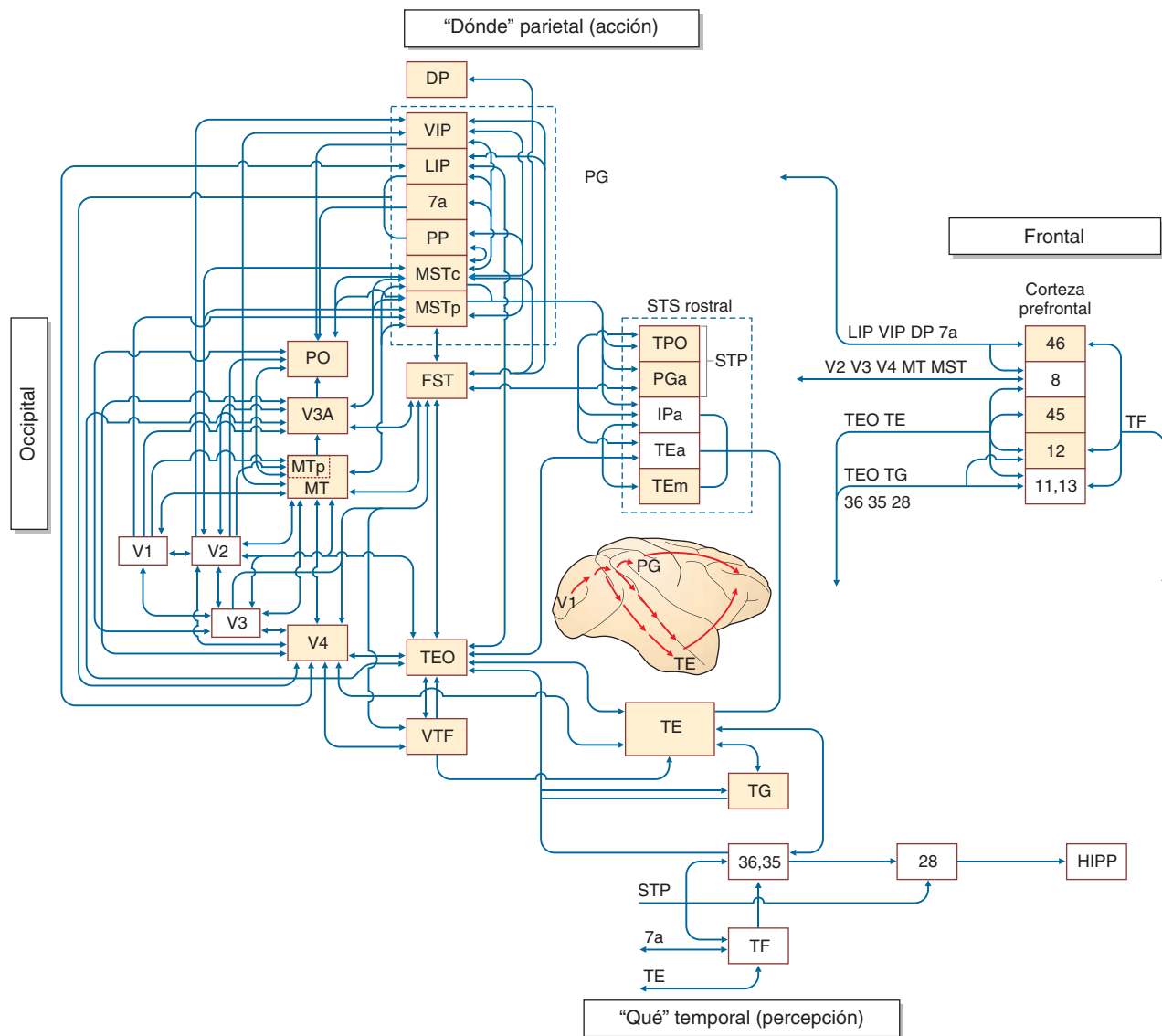


Figura 18-25 Progresión de la información a lo largo de las vías visuales, en el mono. La *silueta* del cerebro, en el centro, indica los flujos de información tomados en consideración. Las siglas indican las diversas áreas visuales conocidas cuando la figura fue publicada en 1995 en Science. Aunque el involucramiento de algunas áreas es hasta ahora tema de discusión, hay un acuerdo general sobre la vista del conjunto del sistema al cual pertenecen. La vía dorsal, que desde el lóbulo occipital alcanza la

corteza prefrontal atravesando el lóbulo parietal, fue inicialmente definida como la del "dónde" y hoy es más comúnmente conocida como la vía de la acción. La vía ventral, que desde el lóbulo occipital alcanza la corteza prefrontal a través del lóbulo temporal, fue inicialmente definida como la vía del "qué" y ahora más propiamente se la considera como la vía de la percepción. (Modificada de Ungerleider LG. Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory. Science, 270:769-75, 1995.)

Todas las áreas del canal central disponen también de fuertes interconexiones con estructuras subcorticales, entre ellas y sobre todo el pulvinar, el claustró y los ganglios de la base, y reciben fibras de los sistemas ascendentes colinérgicos y adrenérgicos. Estas últimas conexiones podrían ser importantes para el almacenamiento de la información, en el caso de las primeras, y para la atención, las segundas.

De manera adicional, la información visual es enviada por IT a las partes más anteriores y ventrales del lóbulo temporal, en particular a las áreas perirrinales y parahipocampales TF y TH.

A su vez, a través de la corteza endorrinal, estas regiones proyectan a las estructuras mediales del lóbulo temporal como el hipocampo, que contribuyen a la formación de la memoria a largo plazo de los objetos y del contexto en el cual se encuentran. La información también es enviada por IT a la corteza prefrontal, que desarrolla un papel importante en la memoria laboral, entreteniéndole brevemente la imagen de un objeto cuando no es muy visible. En fin, existen proyecciones directas de IT a la amígdala, estructura importante para atribuir un valor emotivo a los estímulos visuales.

CONCEPTOS CLAVE

- ▶ En los primates, más de la mitad de la corteza cerebral trata, en diversas formas, información visual: la complejidad del sistema visual es tal que el ojo, de por sí, es sólo la puerta de entrada, mientras la percepción visual es en realidad construida en el cerebro.
- ▶ El sistema visual es tan elaborado que con frecuencia se pueden obviar pequeñas alteraciones o malos funcionamientos cuyo tratamiento, sin embargo, se vuelve fundamental cuando se pretende evitar su progresión y prevenir o curar la sintomatología que lo acompaña.
- ▶ El desarrollo del ojo requiere la intervención de dos de las tres hojas embrionarias: el ectodermo y el mesodermo forman la vesícula óptica primaria, el pedúnculo óptico, el cáliz óptico (o vesícula óptica secundaria) y la placoda óptica.
- ▶ Los medios ópticos del ojo (córnea, cristalino, cuerpo vítreo y humor acuoso) son responsables de la formación de las imágenes sobre la retina.
- ▶ El mecanismo de la fototransducción condiciona que la energía electromagnética que compone la luz se convierta en actividad bioeléctrica, lo cual da inicio al proceso de la visión.
- ▶ La retina y su organización permiten las fases iniciales de la percepción visual.
- ▶ El ojo puede modificar de forma activa la focalización de las imágenes gracias a su motilidad intrínseca (reflejos pupilares y acomodación). La motricidad extrínseca (movimientos oculares), en cambio, se estudia en el capítulo 27.
- ▶ Las principales vías visuales intracerebrales son las responsables de las actividades reflejas (reflejos pupilares y de orientación) y de la que conduce las señales retinianas a la corteza cerebral, donde se inicia la experiencia perceptiva.
- ▶ La visión de los colores comienza en la retina, pero depende mucho también de las interrelaciones entre las neuronas a lo largo de toda la vía retino-genículo-cortical.
- ▶ Desde el área visual primaria, donde origina la visión estereoscópica (reconocimiento y evaluación de la profundidad), la información visual se propaga por gran parte de la corteza cerebral para dar origen al reconocimiento de objetos o iniciar un acto motor.

Lecturas recomendadas

- Chalupa LM, Werner JS. The visual neurosciences. Cambridge (MA): The MIT Press, 2003.
- Findlay JM, Gilchrist ID. Active vision: the psychology of looking and seeing. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- Hubel DH. Eye, brain and vision. New York: Scientific American Library, 1988.
- Hubel DH, Wiesel TN. Brain and visual perception: the story of a 25-year collaboration. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM, ed. Principles of neural science. 4th ed. New York: McGraw-Hill Companies, 2000.
- Kaufman PL, Alm A. Adler's physiology of the eye. USA: Saunders, 2002.
- Milner AD, Goodale MA. The visual brain in action. Oxford: Oxford University Press, 1996.
- Purves D, Augustine GL, Fitzpatrick DF, et al. Neuroscience. 3th ed. Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc, 2004.
- Regan DM. Human perception of objects: early visual processing of spatial form defined by luminance, color, texture, motion, and binocular disparity. Sunderland (MA): Sinauer Associates, 2000.
- Squire LR, Bloom FE, McConnell SK, Roberts JL, Spitzer NC, Zigmond MJ. Fundamental neuroscience. USA: Academic Press-Elsevier Science, 2003.
- Tomsak R, Levine M. Handbook of neuro-ophthalmology. Oxford: Butterworth-Heinemann, 2003.
- Zeki S. A vision of the brain. Oxford: Blackwell Science, 1993.