

147: 117

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTUDIO HISTOLÓGICO COMPARADO
DE LA RETINA EN CINCO VERTEBRADOS**

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el título de
BIOLOGO

P r e s e n t a

MILAGROS MENDEZ UBACH



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

C O N T E N I D O

I.- ANTECEDENTES.	1
II.- OBJETIVOS.	33
III.- MATERIAL Y METODOS.	33
IV.- RESULTADOS.	36
V.- DISCUSION.	55
VI.- REFERENCIAS.	62

I.- ANTECEDENTES.

A. CARACTERISTICAS GENERALES DEL OJO DE LOS VERTEBRADOS.

El ojo de los vertebrados consiste en un globo ocular en cuyo interior hay una serie de cámaras llenas de líquidos que está unido al cerebro por medio del nervio óptico. Entre estas cámaras, en posición anterior, se encuentra una lente llamada cristalino. Las paredes del globo ocular tienen tres capas que son de afuera hacia adentro: la esclerótica, la coroides y la retina. La esclerótica es una esfera completa, mientras que la coroides y la retina son incompletas. Las dos primeras capas desempeñan funciones de sostén y nutrición, en contraste con la retina, que es la zona sensitiva del sistema ocular y posee una capa pigmentaria y una parte nerviosa. En el centro de la mitad anterior del globo ocular la esclerótica se modifica y forma una córnea transparente. Hacia adelante también, la coroides y la retina se unen y modifican formando un cuerpo ciliar en donde se fija el cristalino. En la parte anterior, a partir de este punto, las dos capas ya unidas se curvan paralelamente al cristalino y forman el iris, con una abertura central, la pupila (23).

Córnea.

La córnea es una túnica de fibras de colágena ordenadas en un enrejado geométrico y cubierta por una capa epitelial externa (2,4). Es un tejido avascular que obtiene su nutrición del fluido intraocular (5). La transparencia y la curvatura de la córnea son factores fundamentales en la refracción de los rayos luminosos (2,4). En anfibios, reptiles y aves la córnea se mantiene húmeda por secreciones aceitosas de las glándulas de Harder, mientras que en los mamíferos existen glándulas lacrimales verderas (17).

Esclerótica.

La córnea se continúa con una envoltura dura, flexible, opaca y fibrosa, la esclerótica (5), que resiste los cambios de forma del ojo y funciona como capa de protección y soporte (17). Puede presentar una banda de cartílago (peces y anfibios) (5,13,16,20,23,28) o hueso (peces, reptiles y aves) (13,16,17,20,23,28). En los mamíferos no existe tejido óseo de refuerzo (17).

Coroides.

La coroides se encuentra entre la retina y la esclerótica y se continúa con el borde periférico del iris (5,13). Es un tejido con muchos vasos sanguíneos que irrigan la retina (23) y posee gránulos de melanina que absorben luz extra y previenen que la imagen se haga borrosa por causa de luz internamente reflejada (5,13,23,29). En peces de aguas profundas y en mamíferos noc

turnos se desarrolla en la coroides un sistema de reflexión de luz llamado tapetum lucidum (13,16,17), formado por una capa de fibras conjuntivas o una hoja de cristales de guanina. Esta estructura permite ahorrar los escasos rayos luminosos, ya que amplifica el estímulo y refleja la luz transmitida hacia atrás a través de la retina (5,13,16,23).

En los peces se ha reportado la presencia de dos estructuras anexas: la glándula de la coroides y el proceso falciforme (5, 13, 16,17).

Muchos peces tienen los vasos sanguíneos agrupados en una glándula coroidea en forma de suela de zapato localizada entre la coroides y la esclerótica, formando un arco alrededor de la salida del nervio óptico (5,13,16). Se cree que esta glándula proporciona oxígeno a los tejidos vecinos, especialmente a la retina, y puede actuar como amortiguador contra la compresión del globo ocular (16).

La parte más interna de la coroides que está justo detrás de la retina se modifica en una estructura que se proyecta a través de la hendidura óptica en la cámara posterior del ojo, llamada proceso falciforme (5,13,16,17). Es una prominencia en forma de hoz muy vascularizada y pigmentada (5,13,16), y se cree que tiene una función nutritiva (13).

En los anfibios se ha reportado que la coroides puede incluir tejido cartilaginoso (28).

En muchos reptiles la coroides soporta un proceso vascular y pigmentado llamado conus vascular, que se extiende desde la pared del globo ocular hasta el humor vítreo, y se cree que pueda tener como función nutrir a las células de la retina (17,28,29).

La coroides de las aves es muy vascularizada y muy gruesa (20) y en algunos casos se ha observado tejido óseo (28).

La coroides de las aves soporta una estructura que se extiende desde la pared del globo ocular hasta el humor vítreo, llamada pecten oculi o peine ocular. Es una estructura plegada que tiene muchos vasos sanguíneos y células pigmentarias (17,20,28), y está situada en el punto ciego originado por la entrada del nervio óptico, con el ápice dirigido hacia el cristalino (20). Los nutrientes llegan hasta la retina por medio de esta estructura difundándose a través del humor vítreo (17,20,28).

La presencia de una gran vascularización y de microvellosidades en el pecten llevaron a Denissenko (1881), Mann (1924) y Walls (1942) a asignarle funciones nutritivas o secretorias (20). Por otra parte, se ha pensado también que el pecten tenga una función en el ajuste de la presión intraocular durante la acomodación, ayudando en el enfoque y aumentando la agudeza visual (17).

Muchos investigadores han comparado el pecten de las aves con otras estructuras muy vascularizadas que se encuentran en otros vertebrados, como el conus vascular de los reptiles y el proceso falciforme de los peces (20).

La coroides de los mamíferos es amplia y muy vascularizada, pero no soporta ninguna proyección al interior (20).

Iris.

Orlando el borde del cristalino se encuentra el iris, disco pigmentado y muy vascularizado fijado a la parte anterior del cuerpo ciliar (5,16,20). Tiene una abertura central, la pupila, que controla la cantidad de luz que atraviesa el cristalino y que llega a la retina, lo que se logra por medio de músculos radiales (16,23). El iris presenta un endotelio, un estroma de tejido conectivo fino con algunas fibras y muchos fibroblastos y cromatóforos, una capa de vasos sanguíneos y una capa muscular.

Cámaras y Humores del Ojo.

El globo ocular contiene espacios llenos de líquido, los humores, que dejan pasar los rayos luminosos (23). Entre la córnea y el iris se encuentra la cámara anterior del ojo, llena de una solución salina y clara, el humor acuoso (5,16,23). Por detrás del cristalino se encuentra la cámara posterior del ojo, llena de humor vítreo, una matriz transparente y de consistencia gelatinosa (2,5,23).

Este sistema de dos fluidos persiste en todos los vertebrados; en los peces y los anfibios es notable el hecho de que el enfoque se logra a través del avance o la retracción del cristalino dentro de la cámara anterior, y el viscoso humor vítreo impide que éste se desplace hacia la cámara posterior (5,13,16,17,23).

Cristalino.

El cristalino está constituido por capas concéntricas de fibras de colágena y células transparentes sin ningún suplemento nervioso o sanguíneo (5).

Ya que el cristalino de los peces es muy rígido y no se puede flexionar, el mecanismo de acomodación se da por cambios en la distancia retina-cristalino por medio de desplazamientos de este último a través de contracciones del músculo retractor lentis, unido dorsalmente al cristalino (5,13,16,17,23).

El cristalino de los anfibios es más aplanado y debe su desplazamiento a la contracción de los músculos dorsal y ventral del protractor lentis (17).

La acomodación en todos los amniotas se lleva a cabo por medio de cambios en la forma del cristalino más que de su posición, y ésto se logra por acción de músculos estriados ciliares (músculo de Brucke y músculo de Crampton) (17,20).

Retina.

Ramón y Cajal (1892) definió a la retina como un pedazo de cerebro colocado fuera del cráneo, ya que en la etapa inicial de su desarrollo embrionario los esbozos retinianos son un par de evaginaciones del prosencéfalo (2,3,4,7,12,14,23). La retina es una delgada capa de tejido nervioso en donde tiene lugar la recepción y transmisión del estímulo visual (25). Es la pared más interna del ojo y está constituida por diez capas de células y fibras que se conectan entre sí (7).

Los detalles sobre las capas y las células de la retina se considerarán más adelante.

Tracto Optico.

Las fibras de la retina convergen en la parte central posterior, atraviesan esta capa y se dirigen hacia el techo del cerebro a lo largo del tallo del ojo. Cuando llegan al piso del cerebro anterior los nervios ópticos dan lugar al quiasma óptico, en forma de X; aquí las fibras del nervio óptico derecho pasan al lado izquierdo y viceversa. Este cruzamiento de fibras se llama decusación (23). Las fibras se dirigen entonces al centro óptico primario, que es el núcleo lateral geniculado del metatálamo, y de aquí al centro visual de la corteza cerebral (25,29).

B. LA RETINA DE LOS VERTEBRADOS.

a) Características Generales.

En la retina encontramos tres tipos de neuronas principales conectadas sucesivamente y que del exterior al interior son: 1) fotorreceptores, que son las neuronas de primer orden y poseen el polo sensible hacia el epitelio pigmentario, de manera que el rayo luminoso atraviesa toda la célula antes de alcanzar el polo receptivo; 2) células bipolares, que son las neuronas de segundo orden y son llamadas también neuronas internunciales; y 3) células ganglionares, que son las neuronas de tercer orden (25,28,29). Además, existen otros dos tipos de neuronas, las células horizontales y las células amácrinas, que hacen conexiones entre las neuronas principales. A lo largo de toda la retina se encuentran células de neuroglía que separan a unas neuronas de otras. Debido a la disposición de los núcleos celulares, de las prolongaciones citoplásmicas y de las regiones sinápticas de estas células en la retina, se distinguen diez estratos al microscopio fotónico:

- 1.- Epitelio Pigmentario.- Es la capa más externa de la retina y está constituida por un epitelio cúbico simple cuya membrana interna presenta numerosas digitaciones que rodean a los segmentos externos de los fotorreceptores.
- 2.- Capa de Fotorreceptores (Conos y Bastones).- Está constituida por los segmentos externo e interno de los fotorreceptores y por una estructura de conexión entre ambos.
- 3.- Membrana Limitante Externa.- Está formada por los pies terminales de las células gliales de Müller, que se aplanan y se unen entre sí.
- 4.- Capa Nuclear Externa.- Contiene los núcleos de los fotorreceptores.
- 5.- Capa Plexiforme Externa.- En ella se localizan las sinapsis de los fotorreceptores con las células bipolares y horizontales.
- 6.- Capa Nuclear Interna.- Contiene los núcleos de varias células, que de afuera hacia adentro son: horizontales, bipolares, de Müller y amácrinas.
- 7.- Capa Plexiforme Interna.- Contiene las sinapsis de las células bipolares con las células ganglionares y amácrinas.
- 8.- Capa de Células Ganglionares.- Está constituida por neuronas multipolares que pueden formar varios estratos.
- 9.- Capa de Fibras Ópticas.- Contiene los axones de las células ganglionares que constituyen el nervio óptico.

- 10.- Membrana Limitante Interna.- Está formada por las prolongaciones citoplásmicas aplanadas de las células de Müller, que se unen entre sí y que están apoyadas en una membrana basal. (7,21,23,28,29) (Esq. 1).

La disposición de las células y el espesor de la retina varía en las distintas regiones del ojo y en las distintas especies animales. En determinadas áreas es muy delgada y se reduce casi a fotorreceptores. La región más gruesa de la retina es la macula lútea, en donde se localiza una depresión llamada fovea centralis, que es el punto de visión más aguda. En esta área es notable el alto número de conos y células ganglionares, dispuestas con mayor regularidad que en otras regiones de la retina. Además, los conos son muy delgados, las células bipolares más numerosas, sus extensiones dendríticas más cortas y el curso de las fibras de los fotorreceptores y de las células bipolares es oblicuo (21,28,29). Hacia la periferia de la retina disminuye el número de células y se desdibuja su estratificación (28,29).

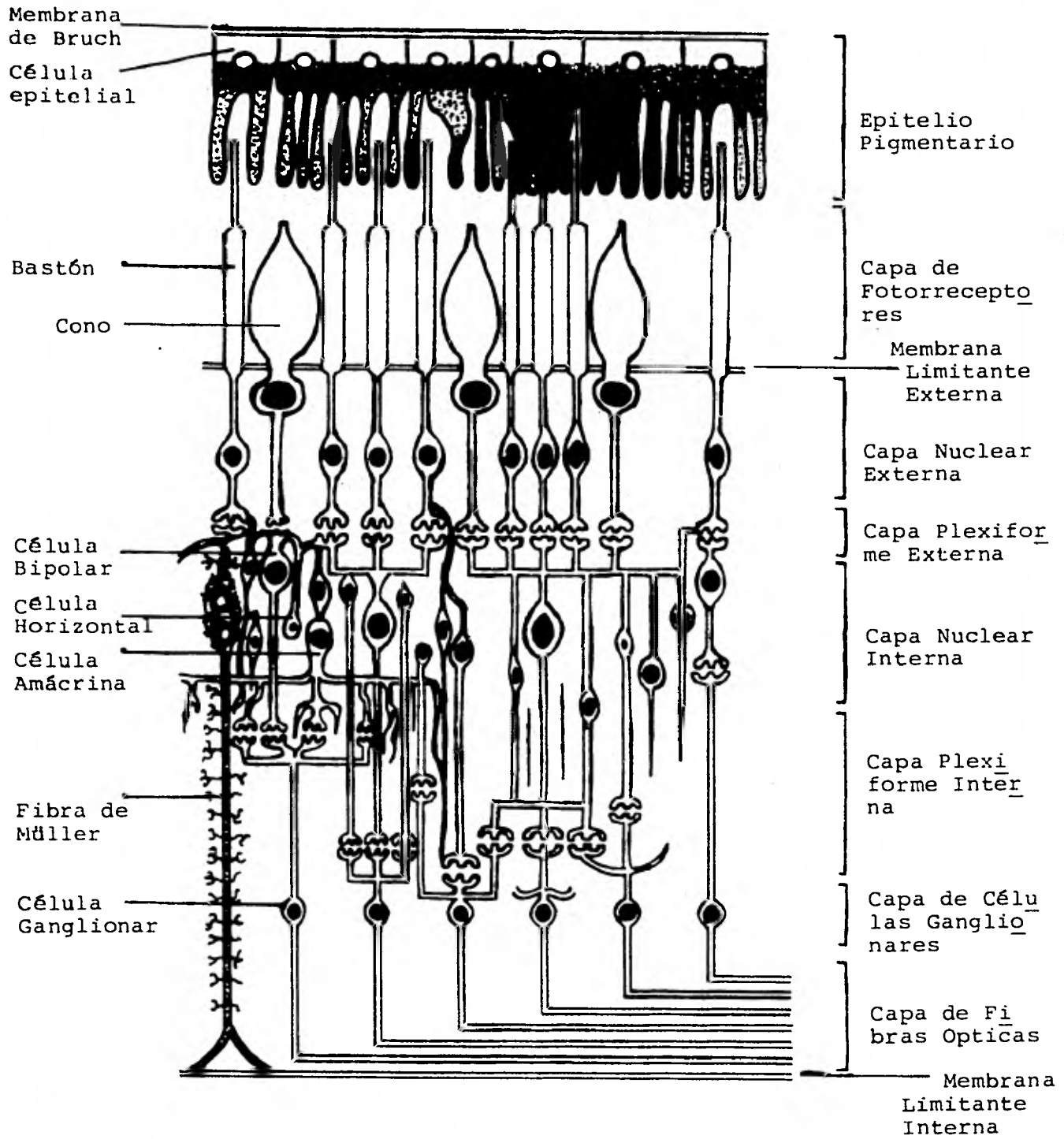
En términos de sus tipos celulares principales y de sus capas, la retina mantiene una estructura relativamente similar en todos los vertebrados. Sin embargo, las retinas se han clasificado en simples y complejas; en las últimas existen más variedades de tipos celulares en cuanto al tamaño, número y extensión de sus arborizaciones, estratificación de éstas y mayor complejidad en los patrones de conexión con otras células. Esta división resulta muy interesante porque no sigue una progresión evolutiva; por ejemplo, las ranas, las palomas y los conejos poseen retinas complejas, mientras que los primates, incluyendo al hombre, tienen retinas simples (25).

Tipos Celulares y Capas de la Retina.

1.- Epitelio Pigmentario.

Es un epitelio columnar de una sola capa de células con el núcleo central o basal y generalmente no hay nucleolos. Su ápice está en estrecho contacto con los fotorreceptores y en su base presenta una compleja lamela basal, la membrana de Bruch, derivada de la membrana basal del epitelio y de los capilares coroideos (19,23,31).

La membrana plasmática de las células epiteliales presenta grandes plegamientos en su extremo basal. En esta región y en la parte apical de la célula se observan vesículas pinocíticas, lo que sugiere que hay transporte de materiales de uno a otro lado de la célula. Estudios con microscopio electrónico han revelado que las paredes de los capilares de la coroides poseen numerosas fenestraciones, lo que sugiere que existe un transporte de materiales desde la red capilar coroidea a través del epitelio pigmentario hacia los fotorreceptores. Por otra parte, existe evidencia de que en el extremo apical de la célula pigmentaria está siendo ingerido



Esq. 1.- Capas de la retina de los vertebrados.
 (Basado en Freeman y Bracegirdle, 1975).

material que probablemente es transportado hacia los capilares de la coroides (19,28,31).

En el extremo apical de la célula epitelial la membrana plasmática desarrolla largas extensiones que se interdigitan con los segmentos externos de los fotorreceptores (5,19,28). En los mamíferos, los espacios entre estas interdigitaciones están ocupados por mucopolisacáridos (6,31).

En los peces, anfibios y aves, la melanina que contienen estas células migra hacia las extensiones citoplásmicas durante la adaptación a la luz, y regresa a su nivel basal durante la adaptación a la oscuridad (5,19,28,31). La migración de melanina hacia las extensiones epiteliales en condiciones de alta iluminación se ve acompañada de una alteración simultánea de la longitud de conos y bastones. El segmento interno de los conos se contrae, es decir, la célula se aleja del epitelio pigmentario, mientras que el pigmento de éste envuelve a los bastones elongados. En condiciones de oscuridad ocurre el proceso contrario: los gránulos de melanina se concentran en los cuerpos celulares del epitelio pigmentario cerca de la coroides, y los segmentos internos de los bastones se contraen, mientras que los conos se elongan (5,16). En los mamíferos no se han descrito movimientos de fotorreceptores, solo de melanina.

Las células epiteliales contienen paquetes de vesículas membranosas aplanadas llamados cuerpos mieloides, que son especializaciones del retículo endoplásmico, de función desconocida (6,19,27).

Las células epiteliales contienen además inclusiones que parecen ser fragmentos de los segmentos externos de los fotorreceptores, englobados probablemente por la parte apical; sin embargo, el proceso no ha sido observado. También se presentan inclusiones parecidas a lisosomas o áreas de degradación y digestión citoplásmica de estos fragmentos (6,19,31). Los productos finales de digestión son removidos hacia los capilares de la coroides (19). Tal proceso es fundamental en la regulación del crecimiento y renovación de los segmentos externos de los fotorreceptores (19,31).

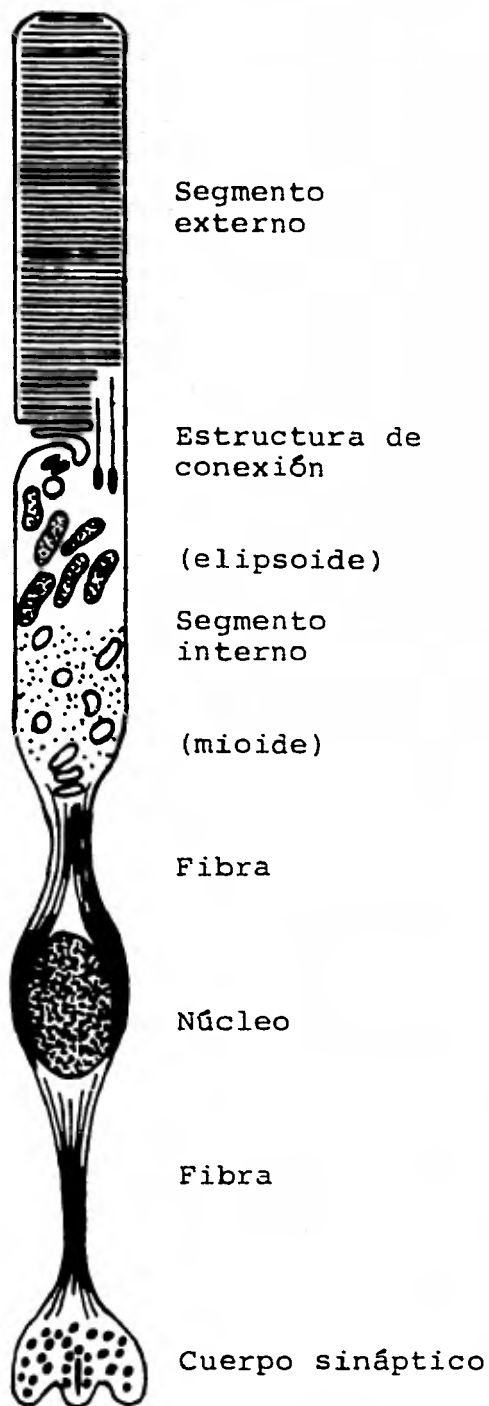
2.- Capa de Fotorreceptores: Conos y Bastones.

El fotorreceptor es elongado (6,18,31), polarizado y segmentado; dentro de cada segmento están compartamentalizados los constituyentes celulares, lo que lleva a una localización precisa de procesos metabólicos que rara vez se encuentra en otros sistemas celulares en los vertebrados. Estas células reciben la luz y la absorben a través de una masa de pigmentos densamente empaquetados. Este proceso altera las moléculas y se desencade-

na una compleja secuencia de eventos intracelulares que transforman la señal, la desplazan desde un extremo de la célula hasta el otro y de aquí pasa a neuronas de segundo orden. Después de transmitido el impulso visual, la célula puede reconstituir rápidamente estas moléculas, y mantener, reparar y renovar cada componente de su maquinaria metabólica (31).

El fotorreceptor tiene un segmento externo elongado en el que están concentrados los pigmentos fotosensibles. En la base del segmento externo la célula se encuentra constreñida en una estructura de conexión. A continuación se encuentra el segmento interno, que está subdividido en 2 zonas: el elemento elipsoide, que es la zona adyacente a la estructura de conexión y corresponde a una agregación densa de mitocondrias, y el elemento miocitoide, que contiene el aparato para la síntesis de proteínas, lípidos y otras macromoléculas. Este elemento termina abruptamente dando paso a una fibra, extensión citoplásmica que contiene el núcleo. La fibra termina en un cuerpo sináptico especializado que está asociado con neuronas de segundo orden (6,31). Esta organización segmentaria de los fotorreceptores se repite en todos los vertebrados que han sido estudiados (31) (Esq. 2)..

De acuerdo a la forma de los segmentos externos, así como a características morfológicas y fisiológicas de los fotorreceptores, éstos se han clasificado en conos y bastones. Schultze observó que las retinas dominadas por bastones tienden a presentarse en animales nocturnos, mientras que aquellos animales cuyas actividades son diurnas poseen retinas dominadas por conos. A partir de esta correlación los bastones se denominaron receptores escotópicos, de visión nocturna, y los conos receptores fotópicos, de visión diurna (6,18,25,30,31). La retina central o fovea, con mayor número de conos, es el área de visión fotópica óptima, mientras que la retina periférica, con mayor proporción de bastones, se usa para la visión escotópica (23,30). Por otra parte, los conos dan la sensación de color e imágenes muy detalladas y los bastones imágenes en blanco y negro y más borrosas (23). Sin embargo, esta correlación forma-función no es tan estricta, como lo demuestran fotografías con microscopio electrónico de segmentos externos de algunos conos de mamíferos, los cuales no necesariamente tienen una forma cónica: los extremos están truncados y algunos parecen aproximarse a cilindros cuyo diámetro basal aumenta sólo en la región de unión con el segmento interno. Asimismo, se ha asociado la presencia del pigmento fotosensible rodopsina con los bastones; sin embargo, las observaciones de bastones rojos y verdes en la rana (Nilsson, 1965) demuestran que no necesariamente ocurre dicha relación (6). Vemos pues, que se requiere de muchos estudios para inferir la química y la fisiología de los fotorreceptores a partir de su forma, puesto que su morfología varía no solo de animal a animal, sino también de región a región de la retina (6,18).



Esq. 2.- Representación de un fotorreceptor típico de la retina de los vertebrados. Esta célula elongada está organizada de manera segmentaria, y cada segmento tiene una estructura y función especializadas.

(Tomado de Young, 1969)

Por otra parte, es importante hacer notar que existen retinas, como en las lagartijas diurnas, que sólo poseen conos; otras presentan únicamente bastones, como en los teleosteos de aguas profundas y finalmente, las retinas de humano y paloma, entre otras, con tienen una población heterogénea de fotorreceptores (5,13,16,27,31). Además, en algunos animales se presentan fotorreceptores pareados que incluyen elementos similares, fotorreceptores gemelos, o diferentes, fotorreceptores dobles. La luz se mueve a través de ellos como si fueran una sola célula. El significado aparente de tal arreglo sería el de permitir a dos células muestrear porciones idénticas del campo visual, dando la posibilidad de que la información se maneje de manera distinta por cada una de ellas (6).

Las células visuales están separadas unas de otras por los procesos de las células de Müller. Cerca de la base de los segmentos internos de los fotorreceptores, las membranas celulares contiguas de ambos tipos celulares están engrosadas, lo que crea un sistema de pies terminales que constituye la membrana limitante externa. Numerosos y finos procesos microvellosos de las células de Müller se proyectan más allá de esta membrana para rodear la base del segmento interno. Se cree que las células de Müller tienen la función de nutrir a los fotorreceptores, puesto que en retinas avasculares las células de Müller poseen glucógeno (28,31).

Segmento Externo.

Estudios hechos con microscopio electrónico revelaron que los segmentos externos de conos y bastones de numerosos vertebrados como rana (Porter, 1957; Yamada, 1957), ratón y conejo (De Robertis, 1956) y hombre (Yamada y col., 1958), están constituidos por pilas de discos lamelares o sáculos aplanados de doble membrana estrechamente empaquetados y orientados en ángulos rectos al eje de la célula (6,18,28,29,31). Es notable la regularidad de la organización y la densidad lamelar (31). Cada lamela mide 250 Å de grosor y está separada una de otra por un material menos denso. Cada membrana de la lamela tiene de 50 a 75 Å de grosor (29). Estos sacos están envueltos por la membrana celular y en ciertas especies se ha observado continuidad entre ésta y los sacos basales (6,31). La diferencia principal entre los sacos de conos y bastones es la presencia de un contorno ondulado en los últimos (6).

Los sacos consisten de capas transversas alternantes de lípidos y proteínas. Los lípidos son películas arregladas longitudinalmente y son básicamente fosfolípidos, mientras que las proteínas están orientadas transversalmente; éstas son estructurales e incluyen a la opsina, la cual representa la proteína del pigmento visual (31).

Los segmentos externos son continuamente renovados (6,28,31). Los discos membranosos se forman por plegamientos sucesivos de la membrana celular al nivel de la estructura de conexión, dando lugar

a un disco de 5 capas de 100 a 150 Å de espesor. En el extremo basal del segmento externo en crecimiento se van formando nuevas invaginaciones que van desplazando gradualmente y en dirección apical a los discos más viejos (6,31). La región de unión con la membrana externa se contrae y puede desaparecer completamente dejando al disco aparentemente "flotando" y sin conexión con la membrana de la cual se derivó (31).

Los constituyentes proteicos y lipídicos de estas unidades membranosas se sintetizan en la porción mioide del segmento interno y son desplazados hacia el segmento externo (Nover y Schultze, 1960) a través de la estructura de conexión por canales citoplásmicos formados por la disposición radial de las mitocondrias en la base de esta estructura (6,31). En los conos no se ha observado el proceso de formación de discos, pero experimentos con autorradiografía muestran que hay renovación regular de sus componentes (28).

Los pigmentos visuales de los fotorreceptores constituyen la mayor parte del segmento externo (6,28,29). La estimulación de estos pigmentos por la luz ocasiona una descomposición química de sustancias fotolábiles (Murray, 1952) iniciando una serie de impulsos nerviosos que culminan con la percepción visual (5, 16,31). Sin embargo, no se sabe cómo se transforman estos cambios químicos en impulsos eléctricos (16,31).

Todos los pigmentos visuales conocidos de los vertebrados están constituidos sobre el mismo patrón general, consistiendo en una proteína, opsina, combinada con un isómero del aldehído de la vitamina A₁ (retineno₁) o del aldehído de la vitamina A₂ (retineno₂) (5,16,29,31). Los pigmentos conocidos son los siguientes:

Rodopsina:	(retineno ₁ + opsina de bastones)	Para
Porfiropsina:	(retineno ₂ + opsina de bastones)	bastones
Iodopsina:	(retineno ₁ + opsina de conos)	Para
Cianopsina:	(retineno ₂ + opsina de conos)	Conos (29)

Los peces marinos y los vertebrados terrestres poseen rodopsina, mientras que los peces de agua dulce poseen porfiropsina (5,16,29,31). Sobre los pigmentos iodopsina y cianopsina el conocimiento que se tiene es muy escaso.

Estructura de Conexión.

Es un tallo estrecho de aproximadamente 0.3 μm de diámetro (31) a lo largo del cual hay un cilio formado por 9 filamentos dobles (6,28,29,31) que termina en el ápice del segmento interno en un cuerpo basal complejo, que es un centriolo modificado (6, 28,31).

Este cilio, a diferencia de los cilios móviles presentes en otros sistemas, carece del par de filamentos centrales (6,28,29,31). Puesto que esta estructura es el sitio de conexión entre los segmentos externo e interno, debe desempeñar un papel muy importante en la conducción de impulsos y en la transferencia de materiales (6,29,31).

Segmento Interno.

La base de la estructura de conexión está embebida en el ápice de la porción elipsoide del segmento interno, que contiene gran cantidad de mitocondrias (6,28,29,31) distribuidas paralelamente al eje longitudinal de la célula, excepto en la base del cilio, en donde están orientadas radialmente (31). Además, en esta región se encuentra un segundo centriolo (6,31).

Muchos conos de anfibios, reptiles y aves contienen una gran gota aceitosa y pigmentada en el ápice del segmento interno (6,29) que parece bloquear el paso de materiales solubles en agua que entran o salen del segmento externo. En los conos pareados de la paloma suelen presentarse sólo en uno de los elementos (6). Estas gotas están situadas de tal manera que actúan como filtros de la luz que llega hasta los pigmentos del segmento externo, su color varía según el animal y su función en la visión en color es desconocida (29).

Además, en el segmento interno de algunos fotorreceptores de anfibios, reptiles y aves, existen complejas acumulaciones de sistemas membranosos y glucógeno conocidas como paraboloides, también de función desconocida (6,31).

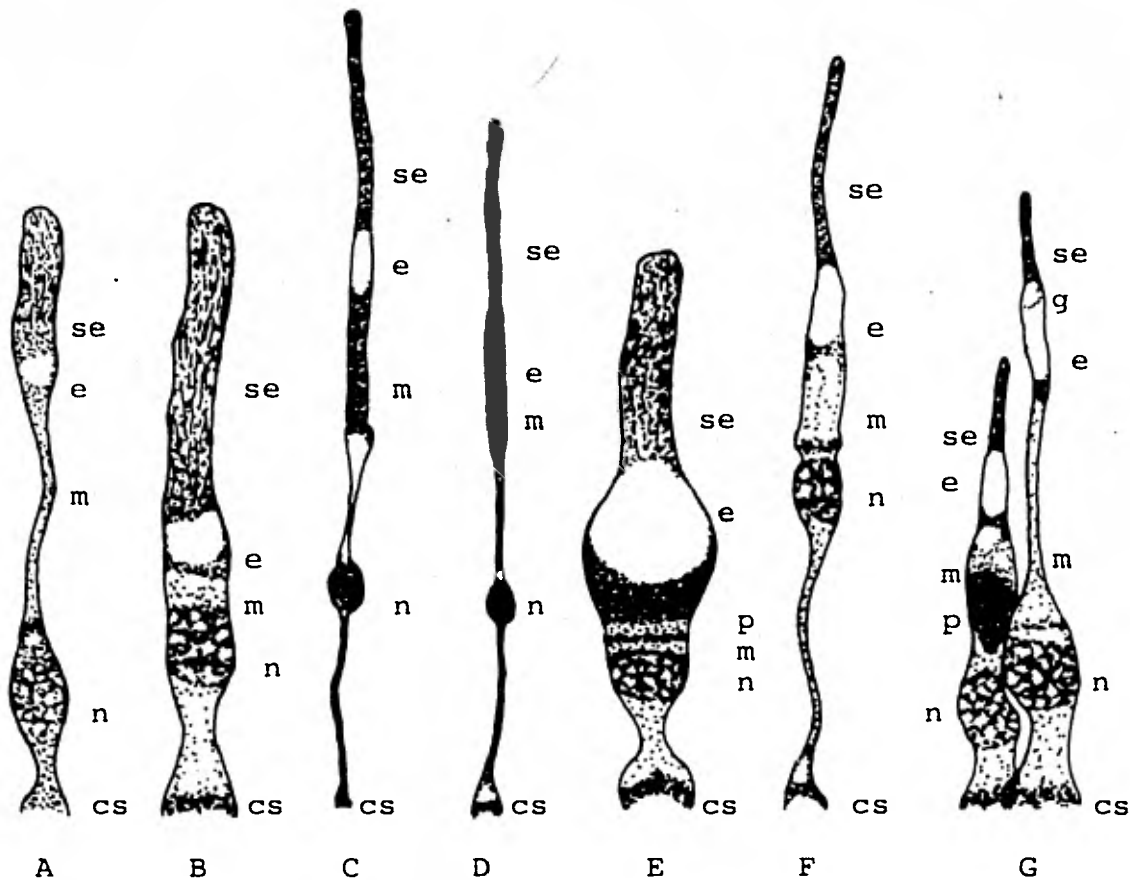
Por otra parte, en la porción mioide del segmento interno Kuwabara (1965) reporta la presencia de microtúbulos y microfilamentos, algunos de los cuales recorren todo el fotorreceptor. No se sabe con seguridad si están involucrados en el mecanismo de contracción de esta parte de la célula que se presenta en algunos grupos de vertebrados (6,31). (Esq. 3)

3.- Membrana Limitante Externa.

La forman los pies terminales de las células de Müller que se aplanan y se unen entre sí, y que están localizadas entre los fotorreceptores. Está situada a nivel del extremo basal del segmento interno de los fotorreceptores, y permite un paso selectivo de sustancias y de corrientes eléctricas (6).

4.- Capa Nuclear Externa.

La capa nuclear externa (CNE) contiene los núcleos de los fotorreceptores, los cuales son generalmente ovales o esféricos, a veces irregulares, y usualmente tienen uno o más nucleolos. El nú



Esq. 3.- Diagrama que ilustra las similitudes básicas en la organización de distintos tipos de fotorreceptores de vertebrados y en distintas especies. Las células están dibujadas a escala, de manera que pueden apreciarse diferencias en tamaño relativo. A: bastón verde, y B: bastón rojo de la retina de la rana; C: bastón humano; D: bastón de rata; E: un tipo de bastón encontrado en la retina de la lagartija *Gecko gecko*; F: cono humano. En G se representa un cono doble de la retina de la rana; el cono accesorio (izquierda) contiene un paraboloide (p), y el cono principal (derecha) contiene una gota aceitosa (g). Otras abreviaturas: se, segmento externo; e, elipsoide; m, mioide; n, núcleo; cs, cuerpo sináptico. (Tomado de Young, 1969).

cleo puede encontrarse a distintos niveles en la fibra del fotorreceptor y alrededor de él corren neurofibrillas que se continúan dentro de la fibra, terminando en el cuerpo sináptico. El núcleo contiene además cantidades considerables de glucógeno (31). En general, el núcleo de los conos suele ser más ténue y mayor que el de los bastones (28).

5.- Capa Plexiforme Externa.

La capa plexiforme externa (CPE) suele ser muy delgada y contiene las terminales de los fotorreceptores, de las células bipolares y horizontales, incluyendo sus conexiones sinápticas (25).

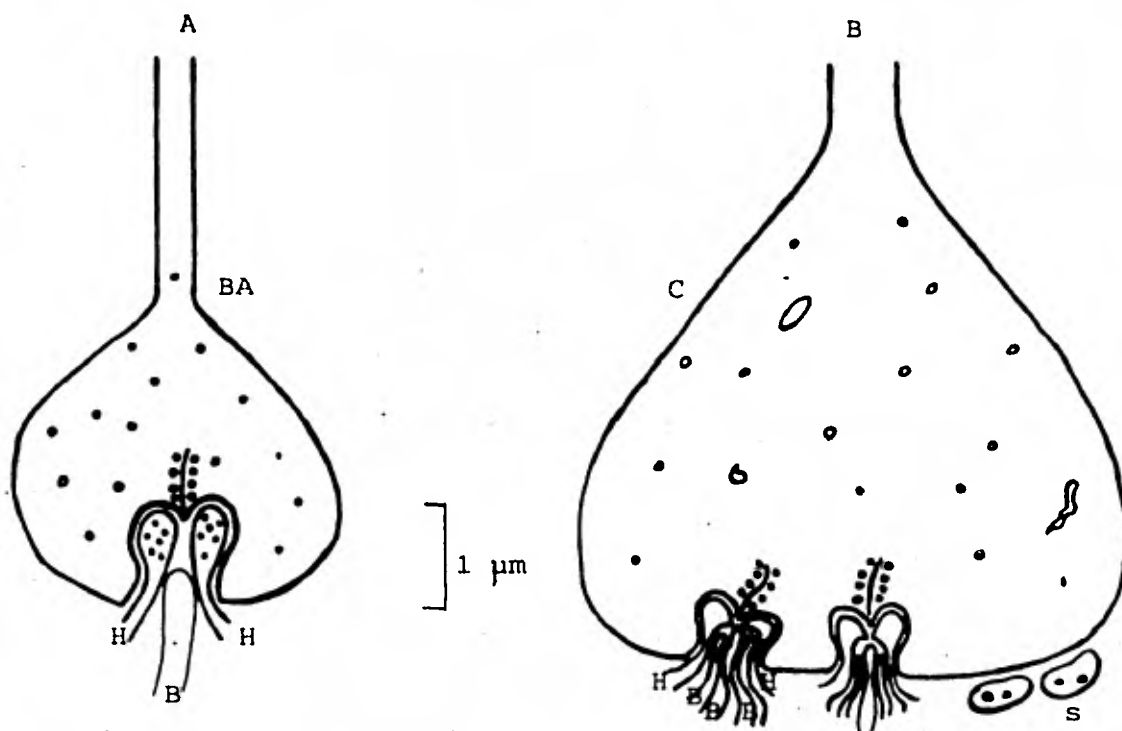
La fibra del fotorreceptor es delgada, de 0.5 μm en los bastones y de 1.0 a 2.0 μm en los conos, y su longitud varía según la especie. A lo largo de esta fibra se pueden observar finos filamentos arreglados longitudinalmente, semejantes a los que se presentan en axones neuronales (6,31).

Los cuerpos sinápticos de los fotorreceptores se describen como esférulas si son pequeños y redondeados, y como pedículos si son grandes con la base cónica y aplanada (6,25). Ambos se han descrito en conos y bastones, y no existe una correlación precisa de un tipo de fotorreceptor con un tipo de cuerpo sináptico. Así, en algunas retinas, como la de la paloma, sólo se observan pedículos, aunque existen conos y bastones; en otras, como la humana, los bastones terminan en esférulas y los conos en pedículos; finalmente, en el ratón todos los fotorreceptores parecen ser bastones, pero se observan numerosas esférulas y pedículos (6).

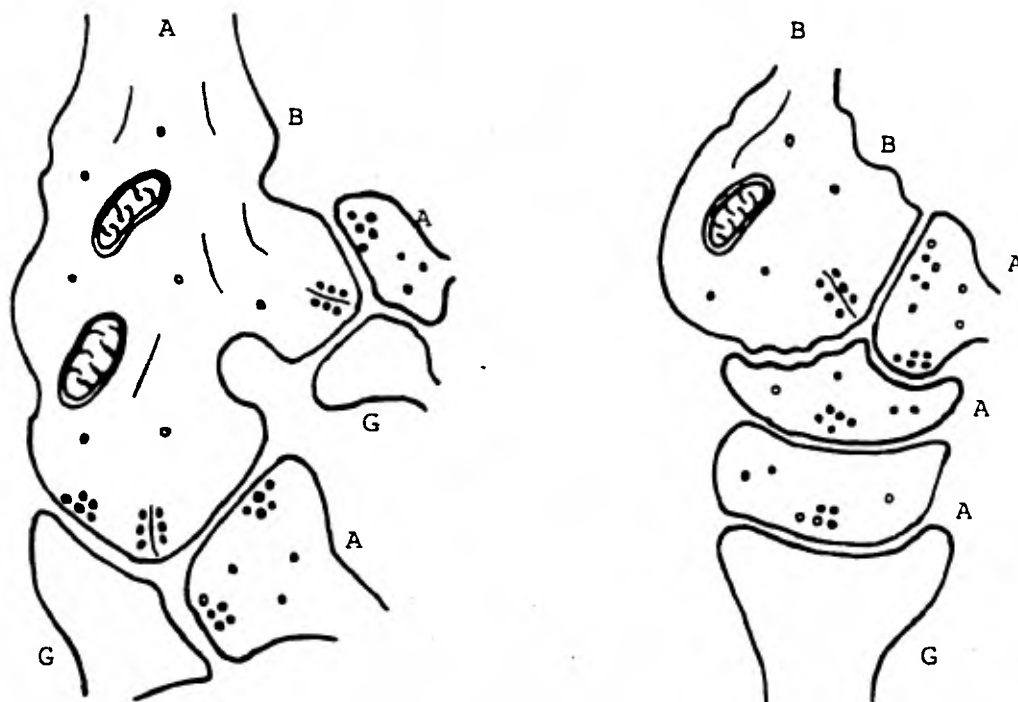
Se han reportado numerosos contactos sinápticos entre los fotorreceptores, los que se dan entre pedículos (Sjöstrand, 1965; Sjöstrand y Mountford, 1968) y entre pedículos y esférulas (Sjöstrand, 1958), formándose así una red de fotorreceptores interconectados (6, 15,25,26). Los contactos consisten en contigüidades celulares (Cohen, 1965) y se cree sean del tipo de los desmosomas (6,31).

Además, existen contactos entre los fotorreceptores y las células bipolares y horizontales. La característica más notable de los cuerpos sinápticos de los fotorreceptores es la invaginación que sufre la membrana plasmática como consecuencia de la inserción de los procesos de células bipolares y horizontales en ella (6,25, 25,31). Los patrones de conexión varían de bastones a conos, pero en general la invaginación en el fotorreceptor contiene un proceso central dendrítico de una célula bipolar flanqueado por dos procesos dendríticos o axónicos de una célula horizontal. Los tres procesos localizados en cada invaginación se denominan tríada (6,25) (Esq. 4).

Por otra parte, en posición opuesta a una tríada, en el citoplasma del cuerpo sináptico del fotorreceptor, existe una estructu



Esq. 4.- Conexiones sinápticas en la capa plexiforme externa de la retina de los primates. A: conexiones de un bastón (BA) con terminales de células bipolares (B) y horizontales (H). B: conexiones de un cono (C); ver contactos superficiales (s). (Tomado de Sheperd, 1974).



Esq. 5.- Conexiones sinápticas en la capa plexiforme interna de la retina de los primates. A: conexiones entre terminales de células bipolares y amácrinas (A) y dendritas de ganglionares (G). B: conexiones de la retina compleja de rana. (Tomado de Sheperd, 1974).

ra electrodensa en forma de banda o listón rodeada por un halo de vesículas sinápticas (6,24,25,26,31). Esto sugiere que la transmisión del impulso visual se lleva a cabo por mediadores químicos (6,24,25,31); sin embargo, no se sabe cual es el neurotransmisor, aunque se han sugerido varios, como acetilcolina, dopamina, 5-hidroxitriptamina, y aminoácidos como el ácido gama-aminobutírico (GABA), la glicina, el ácido glutámico y la taurina. Los candidatos más probables para la transmisión en la CPE son los ácidos aspártico y glutámico (24).

Además de los contactos mencionados, existen otros más en la CPE. En los vertebrados inferiores se han observado sinapsis electrotónicas entre células horizontales y bipolares, y entre células horizontales (25). Finalmente, existe evidencia de contactos sinápticos recíprocos de células horizontales a fotorreceptores (15, 25).

6.- Capa Nuclear Interna.

La capa nuclear interna (CNI) contiene los núcleos de las neuronas horizontales, bipolares y amácrinas, y de las células de Müller.

Células Horizontales.

Estas células interconectan grupos de fotorreceptores (28) a través de sus procesos, y se localizan superficialmente en la CNI. Sus dendritas y su axón terminan en la CPE y según la evidencia proporcionada por Boycott y col. sus terminales dendríticas se conectan sólo con los conos, mientras que las terminales axónicas lo hacen con los bastones (25). Algunos investigadores las han considerado como células gliales especializadas puesto que poseen gránulos de glucógeno y les falta en cambio la sustancia de Nissl y el aparato de Golgi típicos de las neuronas, aunque la mayoría de los autores modernos las consideran como neuronas, tomando como base sus contactos sinápticos (6,25).

Células Bipolares.

Son las neuronas intermediarias o internunciales de la retina, que reciben el impulso de los conos o los bastones y lo transmiten a las células ganglionares y a otras neuronas, como las amácrinas (1,25,28). Son las más pequeñas de la retina, sus axones los más cortos y su área de extensión la menor (1). El cuerpo celular es oval y puede observarse a distintos niveles de la CNI. El núcleo es elipsoidal, localizado excéntricamente, y usualmente se presentan uno o dos nucleolos. Cerca del núcleo sale el axón, el cual termina en una expansión en forma de botón llamada telodendron. El polo más estrecho del cuerpo celular termina en punta y forma un tronco que se divide para dar muchas ramas dendríticas, las que se ramifican aún más formando ramitas que viajan a lo largo de la CPI (1).

Las células bipolares se diferencian en dos subtipos, uno conectado con conos y el otro con bastones (Witkovsky, 1971; Witkovsky y Stell, 1973). Estas células muestran gran variedad en cuanto a tamaño, extensión y estratificación de las ramificaciones (25).

Células Amácrinas.

Están localizadas a lo largo del borde interno de la CNI (1,25) y conectan grupos de células ganglionares (28). Se caracterizan por numerosos procesos que se entienden sobre áreas amplias dentro de la CPI (Polyak, 1941, 1957). El término amácrina fue introducido por Ramón y Cajal para denotar células que aparentemente no poseen axón, pero estudios posteriores (Sjöstrand, 1958) han mostrado que los procesos de las células amácrinas son axónicos puesto que contienen grandes grupos de vesículas sinápticas (Dowling y Boycott, 1965). Su cuerpo celular tiene forma de urna y es mayor que el de las células bipolares (1,25); el núcleo es excéntrico y redondeado y el citoplasma es más abundante que el de las células bipolares y gliales vecinas (1).

Existen varios subtipos de células amácrinas dependiendo del tamaño celular, el grosor, la extensión, densidad y estratificación de sus procesos en la CPI (8). Existe una semejanza entre estos patrones de ramificación y los de las células ganglionares (25).

Células de Müller.

Estas células se extienden a lo largo de toda la retina y tienen la función de nutrir a las neuronas, especialmente a los fotorreceptores. Además, separan y aíslan a los cuerpos celulares y sus procesos para prevenir la comunicación horizontal de señales en las capas nucleares, en donde las extensiones de las células de Müller son muy gruesas. En las capas plexiformes los procesos de estas células faltan o son muy delgados para permitir la transmisión de señales. En la capa de células ganglionares sus procesos son cortos, gruesos e irregulares, y más allá sus pies terminales se bifurcan para dar paso a un paquete de fibras ópticas. Las retinas de todos los vertebrados contienen células de Müller esencialmente semejantes (21). Su núcleo es oval (1,28), su citoplasma es menos especializado que el de las neuronas y sus organelos están más dispersos. En algunos casos se ha observado un cilio en estas células (1).

7.- Capa Plexiforme Interna.

La capa plexiforme interna (CPI) es el segundo nivel de conexiones sinápticas y contiene las terminales axónicas de células bipolares y amácrinas, dendritas de células ganglionares y procesos de C. de Müller. Además, en esta capa se encuentran fibras centrífugas

exógenas a la retina (1,15,21,25) que corren por el nervio óptico desde el cerebro hasta alcanzar las capas internas de la retina (21,25).

El axón de las células bipolares está cubierto por glía, pero a medida que emerge hacia y dentro de la CPI los procesos nerviosos de otras células se conglomeran alrededor de él. Su curso permanece casi radial con respecto a la CPI y su tamaño no cambia hasta que se da la transición de axón a telodendron (1). Los procesos de las células amácrinas son de gran tamaño, generalmente dos o tres veces mayores que los de las células bipolares, siguen un curso más sinuoso y se extienden sobre áreas mayores (1,8). Las dendritas de las células ganglionares son de distintos tamaños; las más grandes recorren distancias mayores que los procesos de las células amácrinas, y las más pequeñas siguen un curso más sinuoso y forman complejos sinápticos con las células bipolares (1).

En esta capa se presentan sinapsis electrotónicas y químicas (1,8,25). En este caso las sinapsis se llaman díadas (Dowling, 1966) (Esq. 5) debido a que en la terminal de una célula bipolar entran dos procesos postsinápticos; la identidad de éstos varía de acuerdo a la complejidad de organización. En retinas simples uno de estos procesos es de una célula amácrina y el otro de una célula ganglionar, mientras que en retinas complejas los dos procesos son de células amácrinas (8,25). Así pues, se ha inferido que en las retinas complejas las células bipolares no se conectan directamente con las células ganglionares, sino a través de varias células amácrinas, arreglo descrito como sinapsis seriada (25).

Además, en esta capa se reportan sinapsis recíprocas de células amácrinas a bipolares, y sinapsis entre células amácrinas (8, 15,25). También se han observado contactos de procesos de células bipolares y amácrinas con el soma de las ganglionares (8).

8.- Capa de Células Ganglionares.

Estas células son multipolares, constituyen la capa más interna de la retina (25) y se las considera como neuronas típicas (Fine, 1963). Sus dendritas se extienden en la CPI, en donde hacen numerosos contactos sinápticos (8).

Las células ganglionares colectan información de una gran área y existen muchas variedades según el tamaño del cuerpo celular, la extensión de las arborizaciones dendríticas y el nivel o estrato que ocupan éstas en la CPI. Así, existen células ganglionares gigantes, de tamaño intermedio, uniestratificadas, poliestratificadas (25). Según Polyak (1941), todas estas células reciben el impulso visual directamente a través de numerosas células bipolares (8). Además, existen otras células ganglionares que colectan información de un área restringida, quizás de una sola célula bipolar (Polyak, 1941), llamadas células ganglionares pequeñas, que se

encuentran en y cerca de la fovea en los primates (8,25). El cuerpo celular tiene de 12 a 15 μm y de él se origina un solo tronco dendrítico. En virtud de su localización en la fovea y su extensión restringida, estas células proporcionan la mayor agudeza visual (25). Por otra parte, es notable el hecho de que las terminales axónicas de las células bipolares pequeñas concuerdan casi exactamente en tamaño con las terminales dendríticas de estas células ganglionares, y las terminales dendríticas de las células bipolares pequeñas concuerdan con el tamaño de los pedículos de los conos en la fovea (Dowling, 1965). Esto hizo suponer a Polyak que existe una ruta directa privada en la parte central de la retina que transmite la información desde un cono hasta una célula ganglionar pequeña, y de aquí hasta el cerebro. Esto no quiere decir, sin embargo, que una célula ganglionar pequeña esté influenciada por sólo un cono, puesto que las células horizontales y amácrinas llevan a cabo conexiones laterales y de esta manera muchos fotorreceptores pueden afectar a cualquier célula ganglionar pequeña (8).

9.- Capa de Fibras Ópticas.

Esta capa incluye los axones de las células ganglionares, que pasan a lo largo de la superficie interna de la retina, siguen un curso radiado (25) y forman paquetes de fibras que consisten de dos o tres axones gruesos y un número variable de delgados (21), para constituir el nervio óptico (21,25). Este arreglo se repite en todos los vertebrados. Tales axones no forman colaterales recurrentes (25).

Por otra parte, el nervio óptico de todos los vertebrados, y quizás también la capa de fibras ópticas, contiene células de neuroglía en forma de araña que, como las células de Müller, aíslan a las fibras previniendo la comunicación lateral entre ellas (21).

10.- Membrana Limitante Interna.

Consiste de dos capas separadas por unas 80 μm (Pedler y Tilly, 1963): la interna es continua con las fibras del humor vítreo y la externa está formada por las extremidades aplanadas de los procesos de las células de Müller (27).

b) Características Especiales de la Retina de las 5 Clases de Vertebrados.

La Retina de los Peces.

Fotorreceptores.- En los peces se presentan conos y bastones bien diferenciados, y algunos de ellos poseen conos gemelos (5,13,16,17), triples y cuádruples (16); no se sabe si estas agregaciones de conos tienen alguna función especial, pero son morfológicamente similares y su fusión es longitudinal (13,16).

Los fotorreceptores no están distribuidos homogéneamente en la retina, al menos no en todas las especies (5), y el número de ellos varía según la especie y el hábitat (13,16). En teleósteos de aguas profundas y elasmobranquios sólo se presentan bastones (5, 13,16). Por otra parte, las retinas que poseen muchos conos son características de los peces que viven en condiciones de alta iluminación y tienen una visión aguda, mientras que los bastones están asociados a condiciones de vida con baja iluminación. Esta diferenciación de funciones entre bastones y conos ha sido encontrada en todos los vertebrados (5). Es importante hacer notar que la presencia de la fovea se restringe a peces que viven en aguas claras (zonas litorales) (Kahmann, 1936; Baron y Verrier, 1951), y especialmente a aquellos que pueden mover los ojos independientemente o hacerlos converger para obtener una visión binocular (5,13,16). En esta zona los bastones y los conos gemelos están casi o completamente ausentes (13).

El número de bastones y conos conectados a una célula ganglionar, y por lo tanto a una fibra del nervio óptico, varía mucho en los diferentes tipos de peces. Los peces que viven a grandes profundidades poseen muchos bastones que convergen en una fibra nerviosa, mientras que los que viven bajo condiciones de iluminación intensa poseen pocos fotorreceptores conectados a una célula ganglionar (16).

Los conos y bastones de los teleósteos son muy grandes (21,28), especialmente los últimos, que llegan a medir hasta 100 μm de largo (6,28); el segmento externo mide de 3 a 40 μm (Osborn, 1935; Detwiler, 1943; Moore y McDougal, 1949) y el interno es muy largo y delgado, mayor en los conos, en el que el elemento mioide es contráctil (5, 21,28,31).

Capa Nuclear Externa.- (CNE).- El cuerpo celular de los conos y bastones es muy pequeño; el núcleo de los bastones es muy grande, ovoide o elíptico y en los conos es oval (21).

Capa Plexiforme Externa.- (CPE).- Presenta dos zonas: la zona interna o profunda, constituida por pedículos de conos, dendritas de algunas células bipolares y arborizaciones terminales de otros procesos ascendentes, y la zona externa o superficial, formada por los contactos de la mayoría de las esférulas de los bastones con las dendritas

de ciertas bipolares gigantes. En ambas zonas se encuentran los procesos de las células horizontales (21).

Capa Nuclear Interna.- (CNI).- Contiene los cuerpos celulares y núcleos de las células horizontales, bipolares, amácrinas y de Müller.

Células Horizontales.

Son muy grandes (21,28) y están distribuidas en tres hileras que se superponen en la capa nuclear interna. Son de 3 tipos: externas, intermedias e internas. Estas células se encuentran en todos los vertebrados con distintos grados de modificación, pero en este sentido los mamíferos son los más cercanos a los peces, pues las retinas del hombre, el perro y el ganado vacuno también muestran 3 hileras de células horizontales muy grandes (21).

Células Bipolares.

Hay 2 tipos: gigantes, conectadas con bastones, y pequeñas, conectadas con conos (21).

Células Amácrinas.

Se presentan 2 tipos: difusas y estratificadas; estas últimas ocupan cinco niveles que corresponden a cinco plexos en la capa plexiforme interna (21).

Capa Plexiforme Interna.- (CPI).- En esta capa se observan varios plexos horizontales formados por los procesos de las células amácrinas y ganglionares (Ranvier, 1875; Ramón y Cajal, 1889; Baquis, 1890; Dogiel, 1891), los cuales han sido observados en peces (Ramón y Cajal, 1889), aves (Ramón y Cajal, 1889; Dogiel, 1891) y mamíferos (Baquis, 1890; Dogiel, 1891). Es difícil establecer el número de plexos que existe, pero Ramón y Cajal determinó 5 en los peces, 3 dentro de esta capa y dos en sus límites. Por otra parte, el número de plexos parece estar relacionado con la abundancia y el tamaño pequeño de las células bipolares (21). Además, en esta capa se presentan células triangulares o fusiformes con núcleos ovoides que también han sido observadas en vertebrados superiores (Nagel, 1860; H. Müller, 1857; Riter, 1864; Golgi y Manfredi, citados por Schwalbe, 1874; Borysiekiewicz, 1887). Algunos las consideran como neuroglia, otros como células ganglionares y otros han encontrado que sus propiedades son análogas a las de las células amácrinas, pero no se conoce su función (21).

Capa de Células Ganglionares.- Existen 3 tipos: monoestratificadas, poliestratificadas y difusas. Se ha reportado también la existencia de células ganglionares desplazadas (Dogiel, 1891) localizadas en la capa de células amácrinas (21).

Capa de Fibras Ópticas.- En la capa de fibras ópticas se observan algunas fibras que llegan hasta la parte superior de la CPI y terminan cerca de las células amácrinas. No se conoce su función y no se sabe si corresponden a las fibras centrífugas reportadas en aves y mamíferos (21).

La Retina de los Anfibios.

Fotorreceptores.- La retina de los anfibios posee tanto conos como bastones (10,11,17,21,28,29,31).

En los anfibios los bastones son muy grandes (6,29); por ejemplo, el bastón de la rana tiene un segmento externo muy largo que mide 60 μm de longitud y 6 μm de diámetro, y en la salamandra acuática *Necturus* mide 30 μm de largo y 12 μm de diámetro. Estos bastones son los más grandes que se conocen en los anfibios (Wald y col., 1963). En sección transversal los segmentos externos se observan como cilindros con bordes ondulados y fisuras que se extienden a lo largo del bastón de tal manera que está dividido en prismas o triángulos irregulares. En secciones longitudinales se observa que estos triángulos tienen más divisiones. La estructura del segmento externo de los anfibios se parece al tipo rabdomero que se encuentra en algunos artrópodos y moluscos. Quizás, lo que se observa en los anfibios es una pista hacia un enlace evolutivo con estos animales, puesto que los bastones de los demás vertebrados son estructuras de sólo 1 μm de diámetro y no se observa este arreglo rabdomérico. Por otra parte, el parecido que existe entre el rabdomero y el bastón de los anfibios puede ser el resultado de un desarrollo independiente y puede no tener un significado evolutivo (29).

En los anuros hay 2 tipos de bastones (6,10,11,17,21,27): bastones rojos y bastones verdes, llamados así por el fotopigmento que contienen (10). Los bastones rojos son los más comunes (21) y tienen mayor sensibilidad a la luz roja (10). Su segmento externo es muy largo y cilíndrico (10), el segmento interno más corto y de la misma forma (21), el mioide muy corto (10), el núcleo ovoide y está situado inmediatamente por debajo de la membrana limitante externa (21). Los bastones verdes, específicos de anfibios (11), tienen mayor sensibilidad a la luz verde (10), fueron descubiertos por Schwalbe (1874) y han sido descritos por Hoffman (1874) y W. Krause (1892). Tienen forma de gota (21), el segmento externo es corto (10), el segmento interno puede ser muy largo y delgado y el núcleo está situado por debajo de la membrana limitante externa o en la zona intermedia de la capa nuclear externa (21). El segmento interno de estos bastones contiene gotitas de grasa (29) y paraboloides (6,31) y el elemento mioide es contráctil (27,31).

En los urodelos se presentan bastones rojos, y en algunas especies también bastones verdes (11). Estos últimos son muy pare-

cidos a los de los anuros y usualmente el segmento externo es más corto y grueso que el de los rojos. El paraboloides está localizado próximo al elipsoide (11).

En algunos casos, también se presentan bastones gemelos; los segmentos externos y los núcleos están en íntimo contacto y sus fibras viajan por separado (21).

Los anuros poseen conos individuales y conos dobles; estos últimos consisten en un cono principal y uno accesorio (10,21). Los segmentos externos son muy similares en todos los casos (10): son muy cortos y delgados y terminan en un punto redondeado (21). El segmento interno es grueso y cilíndrico (21) y su elemento mioide es contráctil (28,29,31). El núcleo es grande y oval y se encuentra localizado a la mitad de la fibra (21). El segmento interno de los conos individuales y principales contienen una gota aceitosa transparente en el elipsoide (6,10,29). Los conos accesorios no la poseen y su núcleo está separado del cono principal sólo por la membrana plasmática (Nilsson,1964). Hay alguna evidencia de que el cono accesorio puede derivarse de un bastón que en alguna etapa se fusiona con un cono individual (10).

En los urodelos también se presentan conos individuales y conos dobles (11), y son más pequeños que los bastones. En el elipsoide de conos individuales de muchas especies hay gotas aceitosas y el segmento interno contiene proteínas contráctiles. El segmento externo del cono principal se encuentra a un nivel distinto del segmento externo del cono accesorio (11).

Capa Nuclear Externa (CNE).- Además de contener los núcleos de los fotorreceptores, se presentan células bipolares desplazadas, descritas en varias especies de vertebrados (Ranvier, 1875; Dogiel, 1891; W. Krause, 1892). Dogiel (1891) estableció que son células bipolares que se encuentran fuera de su posición normal, y en la rana son muy abundantes y pequeñas, con un cuerpo celular ovoide, piriforme, localizado inmediatamente por fuera de la CPE (21).

En los urodelos, se presentan en esta capa núcleos de fotorreceptores, células bipolares desplazadas y células horizontales (11).

Capa Plexiforme Externa (CPE).- Hay 3 plexos en esta capa: el externo, compuesto por fibras pequeñas de las terminales de los bastones rojos y las dendritas de algunas células bipolares, el medio, que tiene las terminales de los conos y las dendritas de algunas bipolares, y el interno, formado por las terminales de los bastones verdes y las dendritas de células bipolares (21).

Capa Nuclear Interna (CNI).- Contiene los cuerpos celulares y los núcleos de las células horizontales, bipolares, amácrinas y de Müller.

Células Horizontales.

Ramón y Cajal describió 2 tipos en la rana: externas, que son pequeñas y tienen dendritas muy largas, e internas, que son mucho mayores y tienen dendritas más cortas (21).

Células Bipolares.

Existen 2 variedades en la rana: grandes o externas y pequeñas o internas; estas últimas están arregladas en varias capas y ocupan la mayor parte de la capa nuclear interna (21).

Células Amácrinas.

Se dividen en estratificadas, cuyas ramificaciones ocupan los plexos de la CPI, poliestratificadas y difusas (21).

Capa Plexiforme Interna (CPI).- Hay 5 plexos distintos (21).

Capa de Células Ganglionares.- La retina de los anfibios se caracteriza por la presencia de pocas células ganglionares (17), y en la rana existen 3 tipos: monoestratificadas, poliestratificadas y difusas. También se presentan células ganglionares desplazadas, situadas en el nivel de las células amácrinas (21).

Capa de Fibras Ópticas.- En la capa de fibras ópticas Ramón y Cajal (1891) observó fibras pequeñas no ramificadas que se originan en la CPI y se dirigen en todas direcciones formando plexos horizontales. Es probable que estas fibras provengan de células amácrinas especiales, pero no se conoce su función. Además, se cree que existen fibras centrífugas que después de pasar entre las células ganglionares penetran a la CPI; sin embargo, no se ha comprobado que correspondan a las fibras centrífugas de aves y mamíferos (21).

La Retina de los Reptiles.

Fotorreceptores.- Probablemente la diversidad más notable en cuanto a fotorreceptores se presenta en los reptiles, lo que está directamente influenciado por la gran variedad de medioambientes en que viven estos animales (27).

En las lagartijas diurnas sólo se presentan conos en la retina (17,21,27), en los que hay gotas aceitosas pigmentadas (6, 27,29) y paraboloides (6,27,31). Estas células se tiñen intensamente, especialmente el segmento interno (21,27). Existen 3 tipos de conos (Vilter, 1951): conos individuales principales o ma

yores (tipo A_1), conos individuales menores (tipo A_2) y conos dobles (tipo B) (21,27). En los conos A_1 el núcleo es redondeado, mientras que en los conos A_2 es oval. Los conos dobles consisten en dos células distintas, una axial y una periférica, cuyas membranas están en íntimo contacto. La célula axial tiene un paraboloides muy grande en el elemento elipsoide, el núcleo está muy cerca de éste y no posee gota aceitosa, mientras que la célula periférica posee una gota aceitosa como la de los conos A_1 , no hay paraboloides y el núcleo está localizado más profundamente que en la axial (27). Se cree que estos conos dobles puedan funcionar como detectores de luz polarizada (17,27). Además, en Anolis se presentan ocasionalmente conos triples como los de Rana (Saxén, 1953), que consisten en dos células periféricas flanqueando a una axial (27).

La retina de las lagartijas nocturnas presenta conos individuales mayores y conos dobles, y ocasionalmente conos menores y un tipo especial de bastón. Los conos presentan el segmento externo alargado y una gota aceitosa muy grande y transparente; generalmente faltan los paraboloides (27).

Los diversos mosaicos de fotorreceptores en los reptiles alcanzan su máximo de desarrollo en los "geckos", que poseen conos individuales mayores (tipo A_1), conos dobles (tipo B) y un segundo tipo de conos dobles (tipo C) (Underwood, 1951). Estos últimos consisten en un elemento mayor que es como el cono individual mayor y un elemento menor que corresponde a un cono individual menor. En algunas de estas lagartijas nocturnas existen conos gemelos (21,27), formados por dos elementos individuales en un menor grado de aposición que las células dobles. Por otra parte, Dunn (1966) reporta la presencia de dos tipos de conos triples que consisten en dos mayores y uno menor asociados de manera semejante a los conos dobles del tipo C. Dunn reporta también haber encontrado conos quintuples, que consisten de tres mayores y dos menores. Por otra parte, en estas lagartijas el paraboloides está reducido y los conos dobles son muy numerosos. Sólo en estos animales se ha encontrado el segundo tipo de conos dobles. Además, en algunos de estos animales se presenta un fenómeno muy interesante llamado Transformación de Walls (Walls, 1942), que consiste en una transmutación de conos a bastones. Puesto que no son bastones en sentido estricto, se les ha llamado bastones polisinápticos (Underwood, 1968) o conos escotópicos, y se interpretan como células que llevan a cabo una visión del tipo de los conos en condiciones de baja iluminación (27).

Sólo en los quelonios, cocodrilos y algunas serpientes se presenta una retina con conos y bastones. Estos animales poseen conos individuales y dobles y un tipo de bastón (27) con gotitas de grasa en el segmento interno (28). Los cocodrilos y las serpientes poseen también bastones polisinápticos (27).

En las serpientes, que en el curso de la evolución han cambiado de formas diurnas a nocturnas, ha ocurrido la Transformación de Walls, lo que se manifiesta por un alargamiento del segmento externo y la pérdida de las gotas aceitosas (27).

Finalmente, en los anoles se desarrolla una segunda fovea, con condición que al parecer sólo se presenta en algunas aves (27).

Capa Nuclear Externa (CNE).- Ramón y Cajal (1894) distinguió 3 niveles de núcleos en las lagartijas diurnas: el nivel externo y el medio corresponden a núcleos de conos y el interno a núcleos de células bipolares desplazadas (21,27); estas últimas tienen las mismas características que las de la rana, pero son mucho mayores (21), y en algunas especies nocturnas no se presentan (27).

Capa Plexiforme Externa (CPE).- Contiene las terminales de los conos, las dendritas de las células bipolares desplazadas y las dendritas de las células horizontales (21). La terminal del elemento periférico de los conos dobles está localizada más profundamente que la del elemento axial, y éstas hacen sinapsis con células bipolares diferentes (27).

Capa Nuclear Interna. (CNI).- Contiene los cuerpos celulares y los núcleos de las células horizontales, bipolares, amácrinas y de Müller.

Células Horizontales.

Ocupan el nivel externo de la CNI y Ramón y Cajal (1894) distinguió 2 tipos (21,27): células en forma de cepillo y células en forma estrellada. Las primeras se parecen mucho a las descritas como células horizontales internas en los anfibios, y a las descritas en aves como células subreticulares en forma de cepillo (21). Las segundas son semejantes a las de aves.

Células Bipolares.

Son casi idénticas a las de los anfibios y las aves (21). Ramón y Cajal distinguió 2 tipos: grandes o externas y pequeñas o internas (21,27).

Células Amácrinas.

Ocupan el nivel interno de la CNI y son células muy grandes con el núcleo lobulado (27). Existen difusas, estratificadas, cuyas arborizaciones ocupan los 5 niveles de la CPI, y biestratificadas (21). Lo más característico de estas células es que algunas son gigantes y son mucho mayores que las de los demás vertebrados (21,27).

Capa Plexiforme Interna (CPI).- Es tan gruesa y bien desarrollada como la de las aves, y está dividida en 5 plexos (21).

Capa de Células Ganglionares.- La capa de células ganglionares suele alcanzar un grosor extraordinario (28) y la diversidad de estas células en estos animales es muy grande. Es en los reptiles en donde las células amácrinas y ganglionares han alcanzado el mayor grado de evolución y perfección (21). Se presentan células ganglionares monoestratificadas, poliestratificadas, difusas y desplazadas (21).

Capa de Fibras Ópticas.- No se presenta ninguna característica especial.

La Retina de las Aves.

Fotorreceptores.- Una de las características más importantes de las aves es que en algunos grupos como Falconiformes, Hirundinidae, Sternidae y Alcedinidae, se presenta una segunda fovea en el borde posterior o temporal de la retina. Es más pequeña que la fovea central y está colocada de tal manera que la imagen de un objeto que esté colocado frente al animal puede ser formada, con un ligero grado de convergencia, en la fovea temporal de ambos ojos simultáneamente. Por lo tanto, estas foveas se usan probablemente en la visión binocular o estereoscópica durante la caza de una presa desde el aire. Pumphrey (1961) señaló que la fovea temporal o lateral de las aves está relacionada estructuralmente con la fovea de los primates, la que con toda seguridad está implicada en la visión estereoscópica (20).

La retina de las aves contiene conos y bastones. En especies diurnas los conos son muy abundantes y existen pocos bastones, mientras que en las nocturnas los bastones son mucho más numerosos y los conos son escasos (17,20,21). Los segmentos internos presentan pequeñas gotas coloreadas (Schultze, 1866; Walls y Judd, 1933) que generalmente son amarillas o rojas. Las más brillantes se presentan en aves con hábitos diurnos, mientras que en especies nocturnas tienden a ser amarillo pálido o incoloras. Pumphrey (1961) sugiere que puedan funcionar como filtros intraoculares (20). El elemento mioide del segmento interno es contráctil (31).

En las especies nocturnas los bastones tienden a ser largos y delgados; en las diurnas el número de bastones varía y tienden a ser más grandes y numerosos hacia la periferia de la retina. La estructura de estas células ha sido estudiada en la paloma (Cohen, 1963) y en el pollo (Morris y Shorey, 1967; Matsusaka, 1967; Meller y Glees, 1965; Mountford, 1964; Pedler, 1969). En el segmento interno de los bastones se presentan gotitas de grasa (28) y un paraboloides que puede estar organizado en una masa compacta o en una columna muy alargada (20).

En las aves se presentan dos tipos de conos individuales (Morris y Shorey, 1967), uno de los cuales tiene el segmento interno muy grande, mientras que el otro es tan delgado que difícilmente se le puede distinguir del de los bastones (20,21). En la región apical del segmento interno se encuentra una gota aceitosa que puede ser muy densa o bien ligera (20). También se presentan conos dobles, que constan de uno principal y uno accesorio (20,21). El cono principal tiene el segmento interno muy largo (20) y en su ápice una gota aceitosa (6,20), mientras que el accesorio posee una vesícula granular en el extremo apical (20) y un paraboloide en la región basal (6,20,31). El cuerpo celular y el cuerpo sináptico del cono principal son mayores que los del cono accesorio (20).

Capa Nuclear Externa. (CNE).- Contiene los núcleos de los bastones y de los conos individuales y dobles. Los núcleos de los bastones usualmente se localizan en la mitad inferior de esta capa, mientras que los núcleos de los conos individuales están situados inmediatamente por debajo de la membrana limitante externa y son generalmente ovoides. El núcleo de los conos dobles es de distinto tamaño; el más grande tiene una pequeña indentación en la cual encaja parcialmente el otro (21).

Capa Plexiforme Externa (CPE).- Está constituida por 3 plexos: el externo, formado por terminales de los bastones y dendritas de algunas células bipolares, el medio, compuesto por las terminales de uno de los tipos de conos individuales y dendritas de otras bipolares, y el interno, integrado por terminales de conos y dendritas de otro tipo de bipolares. Las dendritas de las células horizontales y los telodendrones de las bipolares rodean las 3 zonas (21).

Capa Nuclear Interna (CNI).- Contiene los cuerpos celulares y los núcleos de las células horizontales, bipolares, amácrinas y de Müller.

Células Horizontales.

Las hay de 2 tipos: células en forma de cepillo, cuyas dendritas son cortas, muy abundantes y forman un cepillo compacto, y células estrelladas, que son aplanadas y cuyas dendritas son más largas y menos compactas (21).

Células Bipolares.

Dogiel (1888) y Ramón y Cajal (1889) describieron 2 tipos: externas o grandes, situadas por debajo de la CPE y dispuestas de manera similar a las de la rana, e internas o pequeñas, que ocupan el resto de la capa (21).

Células Amácrinas.

Son casi idénticas a las de los reptiles y son de varios tipos: difusas, estratificadas, cuyas arborizaciones ocupan los 5 plexos de la CPI, y de asociación. Estas últimas son células muy extrañas y muy numerosas en las aves. Su cuerpo celular es piriforme y da origen a un proceso descendente del que parte un axón horizontal que se ramifica para formar un telodendron compacto y aplanado; éste hace contacto con un gran número de procesos descendentes de las demás células amácrinas. El cuerpo celular y las dendritas de estas células están abrazados por arborizaciones terminales de las fibras centrífugas exógenas a la retina (21).

Capa Plexiforme Interna (CPI).- Es muy gruesa y bien desarrollada y está compuesta por 5 plexos, aunque en ciertas áreas de la retina se encuentran hasta 6 o 7 (21).

Capa de Células Ganglionares.- Las hay de 3 tipos: monoestratificadas, poliestratificadas y desplazadas. Sólo las primeras merecen mención, ya que las más pequeñas corresponden a un tipo de células monoestratificadas de peces, anfibios y mamíferos, aunque según Ramón y Cajal, estas células son amácrinas desplazadas (21).

Capa de Fibras Ópticas.- En la capa de fibras ópticas se encuentran unas fibras gruesas que vienen por el nervio óptico desde el cerebro y cruzan la CPI hasta llegar al nivel de las células amácrinas, en donde terminan en ramas gruesas. Puesto que estas terminales no rebasan los límites de estas células, parece muy probable que estas fibras centrífugas, cuya existencia fue sospechada por Monakow (1889), sirvan para transmitir una señal traída desde los centros ópticos hasta las células amácrinas (1,20, 25).

La Retina de los Mamíferos.

La retina de los mamíferos guarda una estrecha relación con la retina de los vertebrados inferiores. Aunque algunos aspectos parecen ser exclusivos del hombre y de otros mamíferos, como la alta densidad de bastones y una capa nuclear externa muy gruesa, estas características se presentan en aves nocturnas y en teleosteos casi con los mismos detalles. Ramón y Cajal realizó estudios en varias especies de mamíferos, entre ellas, perro, gato, cerdo, ratón, oveja, caballo, buey, y encontró que en todos ellos la estructura de la retina es casi idéntica. Las diferencias que existen son en cuanto al espesor relativo de las capas retinianas y al tamaño de las células; la estructura de cada capa y la morfología de las células fueron absolutamente constantes (21).

Fotorreceptores. - La composición de la retina depende de la forma de vida: en los mamíferos nocturnos predominan los bastones, mientras que en los diurnos son mucho más abundantes los conos (17). Los bastones de los mamíferos suelen ser muy alargados, y en algunos casos llegan a medir de 40 a 60 μm (28). Sus fibras son muy delgadas y sinuosas, y terminan en la zona externa de la CPE, mientras que las de los conos son muy gruesas y casi rectas (21). Por otra parte, en los mamíferos placentarios no se conocen los fotorreceptores dobles (27).

Capa Nuclear Externa (CNE). - El núcleo de los bastones es oval o poliédrico y está situado a distintos niveles en esta capa, entre la membrana limitante externa y la CPE. El núcleo de los conos tiene un pie cónico con filamentos radiales y está localizado justo debajo de la membrana limitante externa (21).

Capa Plexiforme Externa (CPE). - Está dividida en 2 zonas: la externa, que contiene las sinapsis de los bastones con dendritas finas de células bipolares, y la interna, que contiene las sinapsis de los conos con las dendritas de otras células bipolares. En ambas zonas se encuentran los procesos de las células horizontales (21).

En la retina del buey se han encontrado algunas células pequeñas y ovoides que dan origen a ramas horizontales que se extienden y dividen en la zona externa de la CPE. No se sabe si estas células corresponden a las células bipolares desplazadas descritas por Dogiel o si son una variedad especial de células horizontales (21).

Capa Nuclear Interna (CNI). - Contiene los cuerpos celulares y los núcleos de las células horizontales, bipolares, amácrinas y de Müller.

Células Horizontales.

Se distinguen dos tipos: externas, que son muy numerosas, estrelladas y muy aplanadas, localizadas en el borde externo de la CNI, e internas, que son muy grandes y pueden ser cónicas y piramidales, con procesos descendentes, y fusiformes o semilunares, sin procesos descendentes. Los axones de estas últimas forman un gran número de fibras horizontales gruesas y finas que corren en todas direcciones en la parte externa de la CNI y terminan en la zona externa de la CPE entre las esférulas de los bastones. Estas fibras fueron descritas por Ramón y Cajal y han sido observadas en todos los mamíferos; su extensión parece estar en proporción al tamaño de la retina, pero no se conoce su función (21).

Células Bipolares.

Son más grandes e irregulares que las de los vertebrados inferiores y poseen también dos procesos, uno ascendente y otro descendente. Ramón y Cajal describió 3 tipos: células con dendritas verticales o ascendentes, destinadas para bastones, que son gruesas, ovoides y su proceso descendente termina en un telodendron; células con dendritas dispuestas horizontalmente, destinadas para conos, localizadas principalmente cerca de las células amácrinas; y gigantes, que son células cónicas o piramidales muy grandes situadas inmediatamente debajo de la CPE, y conectadas con los conos, aunque en algunos casos lo hacen con los bastones. Veamos pues que en la retina de los mamíferos, igual que en la de los peces, existen rutas privadas a través de los sistemas de conos y bastones y células bipolares (21).

Células Amácrinas.

Son, en su mayor parte, como las de los demás vertebrados en cuanto a forma, número, posición y disposición de sus arborizaciones terminales. La única diferencia es que en los mamíferos las ramas de las arborizaciones no alcanzan la longitud extraordinaria que alcanzan en anfibios, reptiles y aves. Se presentan los siguientes tipos: difusas, que incluyen pequeñas y grandes; estratificadas, que son de 5 tipos distintos dependiendo del nivel que ocupan sus arborizaciones en la CPI; intersticiales o de la CPI, que son células amácrinas desplazadas de forma triangular o fusiforme, descritas por Ramón y Cajal en el buey; y células amácrinas especiales, triangulares u ovoides, con un axón ascendente que termina en la CPE. De la superficie inferior de estas últimas parten algunos procesos descendentes parecidos a dendritas que desaparecen en la parte superior de la CPI. Fueron descritas por Ramón y Cajal en el perro, aunque sólo observó 2 en cientos de preparaciones, y no se sabe el significado que puedan tener (21).

Capa Plexiforme Interna (CPI).- Los niveles de arborización en esta capa son 5, pero son más difíciles de distinguir que en el resto de los vertebrados (21).

Capa de Células Ganglionares.- Hay varios tipos: monoestratificadas, biestratificadas, poliestratificadas y difusas (21).

Capa de Fibras Ópticas.- A lo largo de la capa de fibras ópticas se reporta la presencia de fibras centrífugas que vienen por el nervio óptico desde el cerebro, atraviesan la CPI y terminan haciendo contacto con las células amácrinas (1,21,25). Son semejantes a las de las aves.

II.- OBJETIVOS.

Este trabajo tiene como objetivo realizar un estudio histológico comparado de la retina en una especie de cada una de las cinco clases de vertebrados, escogidas por su importancia biológica en nuestro país, así como describir sus características generales y particulares y hacer una correlación con las descripciones bibliográficas de la retina de las distintas clases de vertebrados.

Por otra parte, con este trabajo se desea contribuir al estudio de la morfología de la retina mediante la aplicación de técnicas histológicas diversas que permiten poner en evidencia estructuras especiales de manera complementaria.

III.- MATERIAL Y METODOS.

Las especies escogidas para realizar este trabajo fueron las siguientes: carpa dorada (Carassius auratus), ajolote (Amblystoma mexicanum), iguana (Ctenosaura pectinata), paloma (Columba livia), y ratón de los volcanes (Neotomodon alstoni alstoni). Para llevar a cabo este trabajo se usaron tres ejemplares de cada especie seleccionada y se procesaron los dos ojos de cada animal de la siguiente manera:

- 1.- Extracción del globo ocular y fijación del mismo en formol 10% y formol neutro durante 24 horas mínimo.
- 2.- Extracción del humor vítreo.
- 3.- Deshidratación del tejido con alcohol etílico, 2 cambios (1:30 horas para ojos grandes y 1 hora para ojos pequeños) y acetona, 5 cambios (los mismos tiempos). Pasar a xilol, un cambio, para completar la deshidratación (de 2 a 3 horas).
- 4.- Aclarar el tejido en aceite de cedro durante 12 horas mínimo.
- 5.- Hacer dos cambios de parafina (1:30 horas para ojos grandes y 1 hora para ojos pequeños).
- 6.- Hacer cortes de 10 μ m de grosor.

Se aplicaron dos técnicas de tinción, Hematoxilina-Eosina y Mallory, y una impregnación argéntica especial para tejido nervioso.

La técnica de Hematoxilina-Eosina aplica dos colorantes y el procedimiento es el siguiente:

- 1.- Desparafinar los cortes en xilol.

- 2.- Hidratar con alcoholes graduales.
- 3.- Teñir con Hematoxilina durante 1:30 o 2 min.
- 4.- Lavar con agua destilada y virar con agua de la llave.
- 5.- Deshidratar con alcoholes de 50% y 70%.
- 6.- Teñir con Eosina alcohólica 1% durante 10 seg.
- 7.- Deshidratar con alcoholes de 96% y absoluto, y xilol.
- 8.- Montar en bálsamo de Canadá.

La técnica de Mallory aplica tres colorantes y se procede de la siguiente manera:

- 1.- Desparafinar los cortes en xilol.
- 2.- Hidratar con alcoholes graduales.
- 3.- Lavar en agua destilada.
- 4.- Pasar los cortes a tiosulfato (hiposulfito) de sodio 2.5% durante 5 min.
- 5.- Lavar con agua de la llave corriente durante 15 min.
- 6.- Teñir con una solución de Fucsina ácida 1% de 6 a 10 min.
- 7.- Lavado rápido en agua destilada y fijación de la tinción mediante la inmersión de los cortes en ácido fosfomolibdico 10% de 3 a 5 min.
- 8.- Lavado en agua destilada y tinción con una solución compuesta de 0.5 gr. de azul de anilina, 2 gr. de Orange G, 2 gr. de ácido oxálico y 100 ml de agua destilada durante 5 min.
- 9.- Lavado en agua destilada y diferenciación en alcohol 96% durante 5 min.
- 10.- Alcohol absoluto durante 5 min.
- 11.- Xilol durante 5 min.
- 12.- Montar en bálsamo de Canadá.

La técnica de impregnación argéntica que utilizamos es una modificación del Método antiguo de Cajal (1908) (22) y de una doble impregnación de Cajal especial para retina (21):

- 1.- Una vez montados los cortes en los portaobjetos, se desparafinan con xilol y alcoholes graduales y se lavan con agua destilada.
- 2.- Los cortes se colocan en cajas de Koplín con nitrato de plata 2% y se agregan dos o tres gotas de piridina. Se mantienen en oscuridad y a una temperatura constante de 37°C hasta que aparezca un color tabaco oscuro en el tejido.
- 3.- Se lava el exceso de nitrato de plata con agua destilada.
- 4.- Se ponen los cortes en formol 10% durante 1 min. para reducir la plata y completar la reacción y se lavan con agua destilada.
- 5.- Se pasan a tiosulfato (hiposulfito) de sodio 2.5% durante 1 min. para fijar la impregnación y se lavan con agua destilada.
- 6.- Los cortes se deshidratan con alcoholes graduales y xilol y se montan en bálsamo de Canadá.

Después de varias pruebas se determinó que los rangos de tiempo promedio de impregnación en nitrato de plata 2% variaron para cada especie:

Carpa Dorada: 4-6 días.
Ajolote: 2-3 días.
Iguana: 5-7 días.
Paloma: 5-7 días.
Ratón de los volcanes: 2-3 días.

Se procedió a hacer las observaciones e interpretaciones correspondientes al microscopio óptico.

IV.- RESULTADOS.

1) Retina de Carpa Dorada (Carassius auratus) (Figs. 1, 2 y 3).

Epitelio Pigmentario.- Es muy grueso y se observa muy bien con H-E y Mallory. Se distinguen claramente la membrana de Bruch y numerosos vasos sanguíneos subyacentes a ella. Las células del epitelio pigmentario presentan prolongaciones muy finas de morfología diversa dirigidas hacia los fotorreceptores, con ramificaciones muy largas y numerosas que contienen gran cantidad de pigmento. El núcleo es grande, redondo y basal (Fig. 4). Con la técnica de impregnación argéntica utilizada, el epitelio pigmentario se sobreimpregnó muy rápidamente, por lo que no se observa ninguna estructura celular en él.

Fotorreceptores.- Todos los fotorreceptores observados tienen forma de copa, unos más delgados y alargados que otros. En algunos el segmento externo es globoso o cónico y granuloso, y el segmento interno es delgado y alargado y ligeramente granular, mientras que en otros el segmento interno es más grueso y muy corto. Con las técnicas de Mallory y de impregnación argéntica las granulaciones del segmento externo son muy evidentes (Figs. 5 y 6).

Membrana Limitante Externa.- Con las técnicas de Mallory y de impregnación argéntica se observa muy bien como una línea al nivel en que terminan los segmentos internos.

Capa Nuclear Externa.- Esta capa es muy amplia y densa y está formada por varios estratos de núcleos pequeños y ovalados (Fig. 5).

Capa Plexiforme Externa.- Es casi imperceptible y se tiñe débilmente con las tres técnicas.

Capa Nuclear Interna.- Esta capa resulta difícil de delimitar y es más delgada que la CNE, pero sus núcleos son de mayor tamaño que los de ella y están distribuidos de manera irregular (Fig. 5). Pueden distinguirse los siguientes tipos de núcleos: a) en el límite de esta capa con la CPE se observan núcleos intensamente teñidos, alargados y horizontales, que pueden corresponder a alguno de los tipos de células horizontales; b) a continuación se encuentran núcleos redondeados y ténues, muy abundantes y localizados preferentemente a la mitad de la capa; c) también a este nivel, se observan núcleos redondeados pero más teñidos, un poco más pequeños que los anteriores. Probablemente ambos tipos de núcleos correspondan a células bipolares por su localización y aspecto general; d) al mismo nivel también, se observan núcleos alargados muy teñidos que pueden corresponder a células de Müller y que son los menos abundantes; e) en el límite de esta capa con la CPI se presentan núcleos mucho más grandes que todos los anteriores, redondos o irregulares, pálidos, que pueden ser de células amácri-nas.

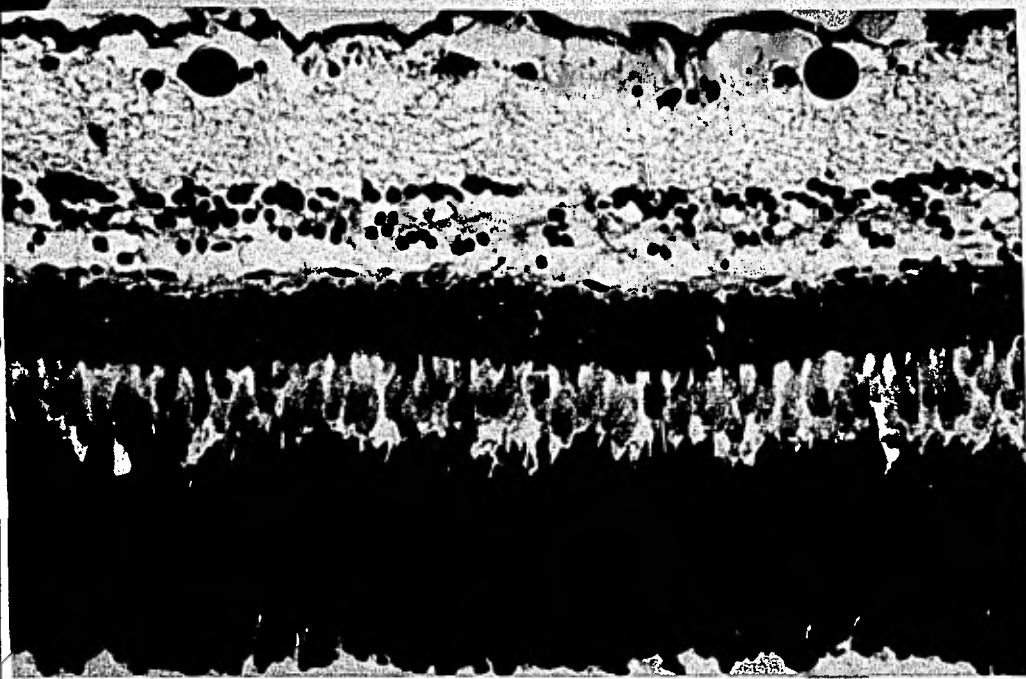


Fig. 1.
Retina de Carpa
Dorada.,
H-E.
320 X

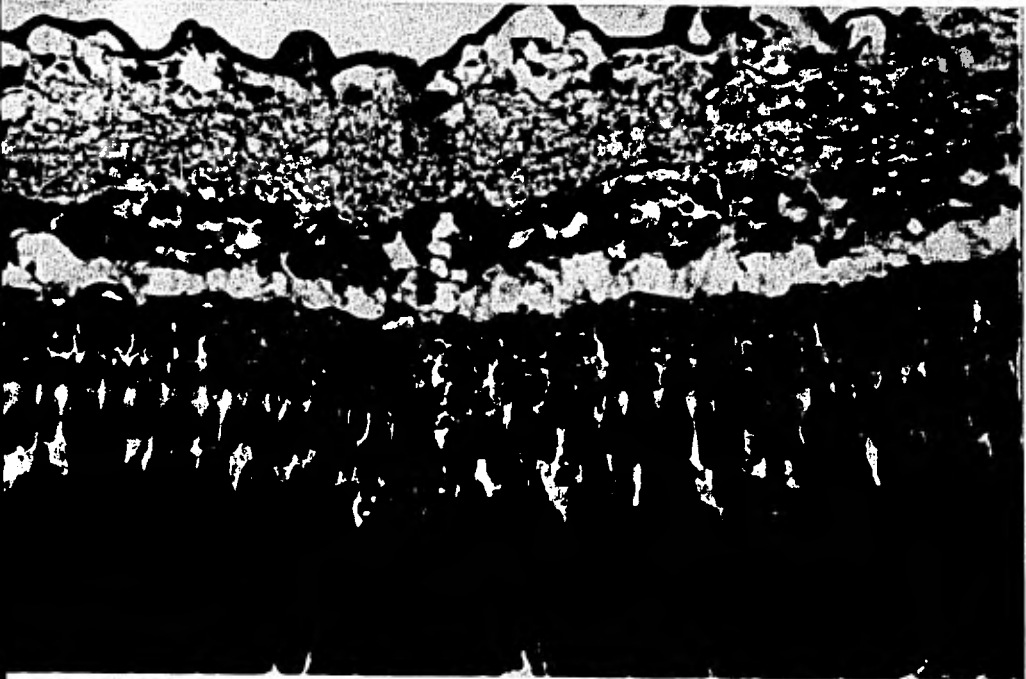


Fig. 2.
Retina de Carpa
Dorada.
Mallory.
320 X

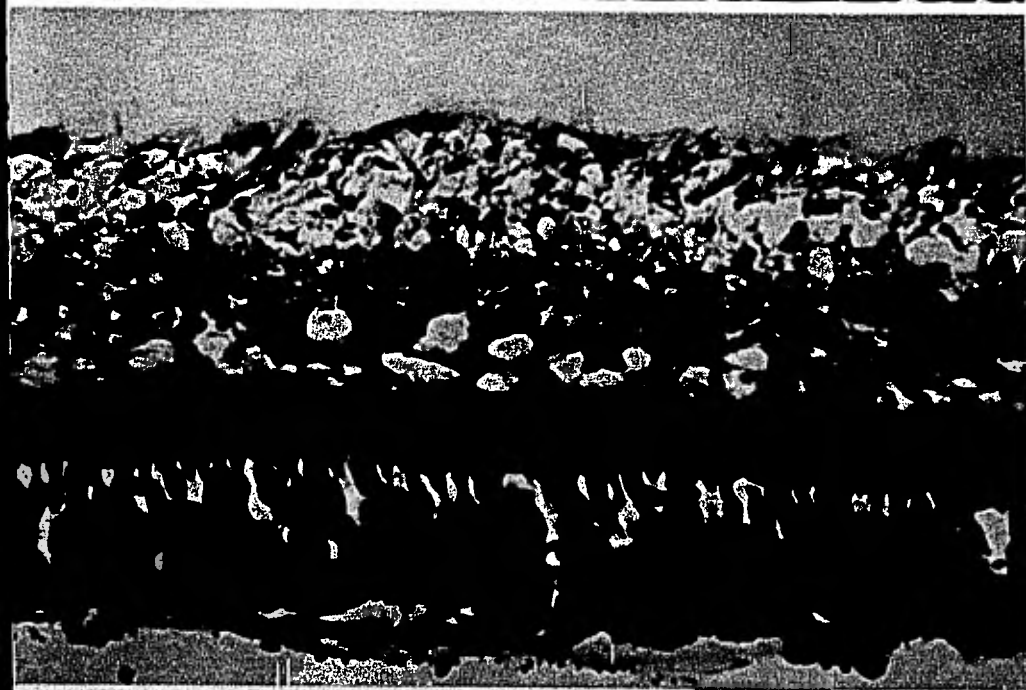


Fig. 3.
Retina de Carpa
Dorada.
Impregnación argénu
tica.
320 X

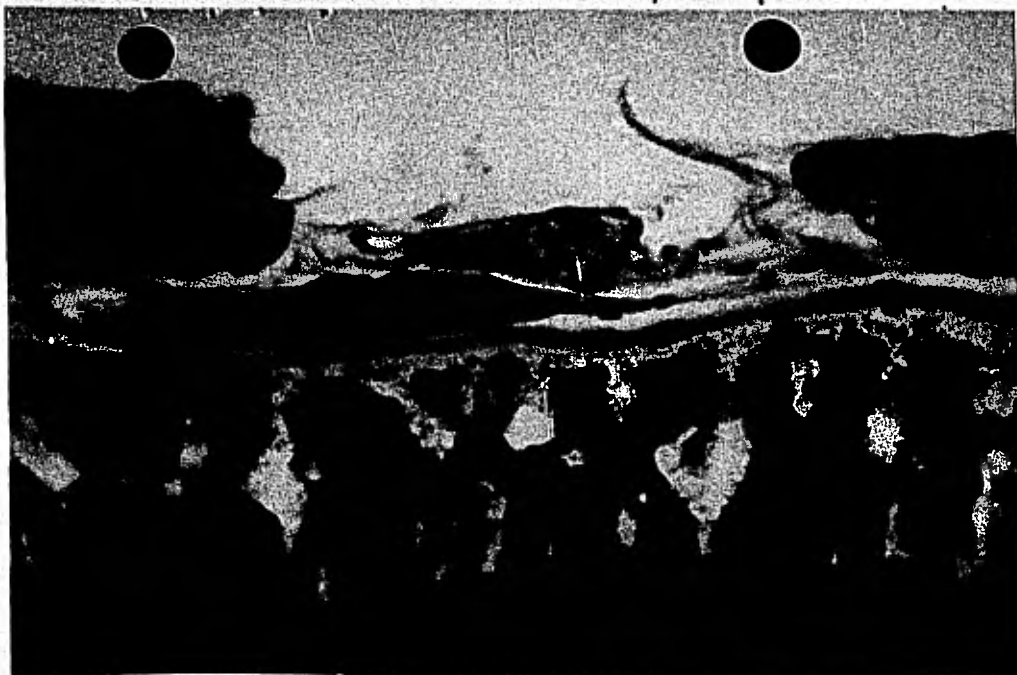


Fig. 4.
Epitelio Pigmentario
de la retina de
Carpa Dorada.
H-E.
500 X

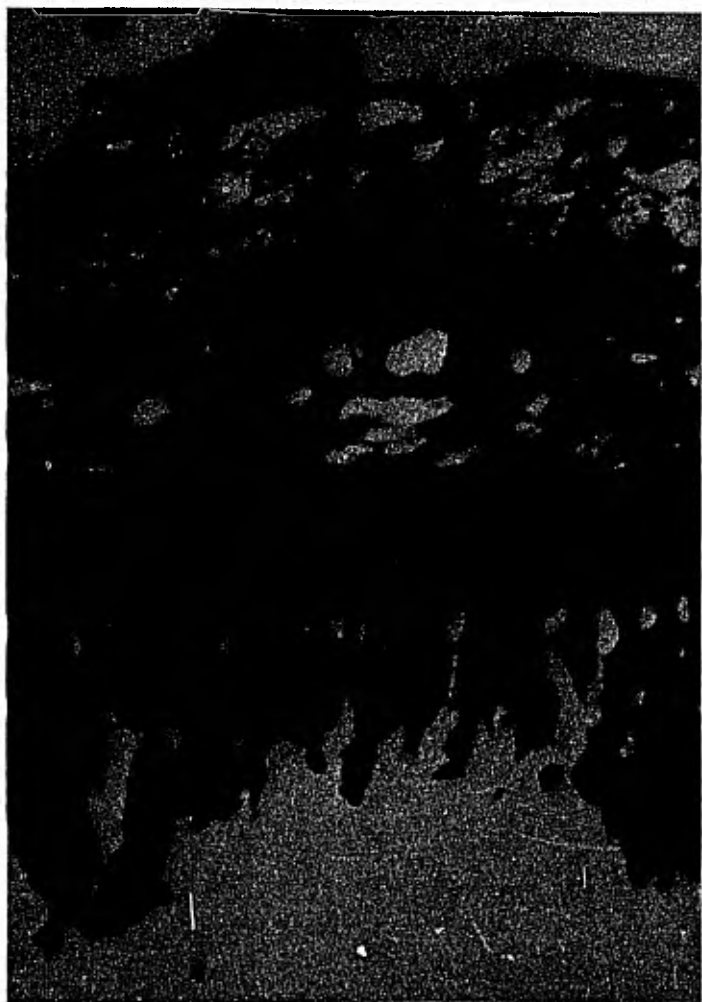


Fig. 5.
Retina de Carpa Dorada.
Impregnación argéntica.
500 X



Fig. 6.
Fotorreceptores de la retina
de Carpa Dorada.
Mallory.
1600 X

Capa Plexiforme Interna.- Es muy gruesa y pálida, con aspecto de red (Fig. 5), y a distintos niveles se observan ocasionalmente cuerpos celulares triangulares y pálidos con núcleos redondeados o irregulares muy teñidos. Resulta difícil establecer a que tipo celular de la retina corresponden, ya que no se han caracterizado definitivamente.

Capa de Células Ganglionares.- Los núcleos de estas células son un poco mayores que los de la CNI y están dispuestos en varios estratos. Se observan cuerpos celulares pálidos de forma triangular con núcleos redondeados ligeramente teñidos y cuerpos celulares muy ramificados con núcleos irregulares muy teñidos. Hacia la orilla de esta capa se observan núcleos redondeados intensamente teñidos un poco mayores que los anteriores, y vasos sanguíneos muy evidentes (Figs. 1, 2 y 5).

Capa de Fibras Ópticas.- Se observan grupos de fibras intensamente teñidas que se originan de las células ganglionares. Entre las fibras se observan núcleos muy alargados y muy teñidos que corresponden a células de neuroglía.

2) Retina de Ajolote (*Amblystoma mexicanum*) (Figs. 7, 8 y 9).

Epitelio Pigmentario.- Es delgado y el pigmento de sus extensiones celulares es muy denso; los núcleos son pequeños, redondeados y pálidos.

Fotorreceptores.- Se distinguen dos tipos: a) unos son muy grandes, cilíndricos, rectos y alargados, y son los más abundantes; y b) otros son mucho más pequeños y más escasos, de forma cónica. Las características que presentan estos dos tipos de fotorreceptores, sobre todo el tamaño, indican que el primer tipo corresponde a bastones y el segundo a conos (Fig. 10).

Los bastones tienen un segmento externo muy grande y recto, en el que se observan unas líneas transversales muy finas que corresponden a las lamelas o discos membranosos que constituyen todos los segmentos externos de los fotorreceptores. El límite entre segmento externo e interno se distingue muy bien. El segmento interno es mucho más corto que el externo y en él se observa una inclusión muy evidente localizada más cerca del segmento externo que del núcleo, que puede corresponder a un paraboloides. Estas características corresponden a la descripción de bastones rojos (figs. 10, 11 y 12). Por otra parte, en la retina de ajolote no encontramos ningún elemento que pueda corresponder a bastones verdes.

Los conos tienen el segmento externo cónico, mientras que el interno es corto y cilíndrico. Se observa un paraboloides muy cerca del núcleo semejante en tamaño, posición y coloración a los paraboloides de los bastones (Fig. 7).



Fig. 7.
Retina de Ajolote.
H-E.
320 X

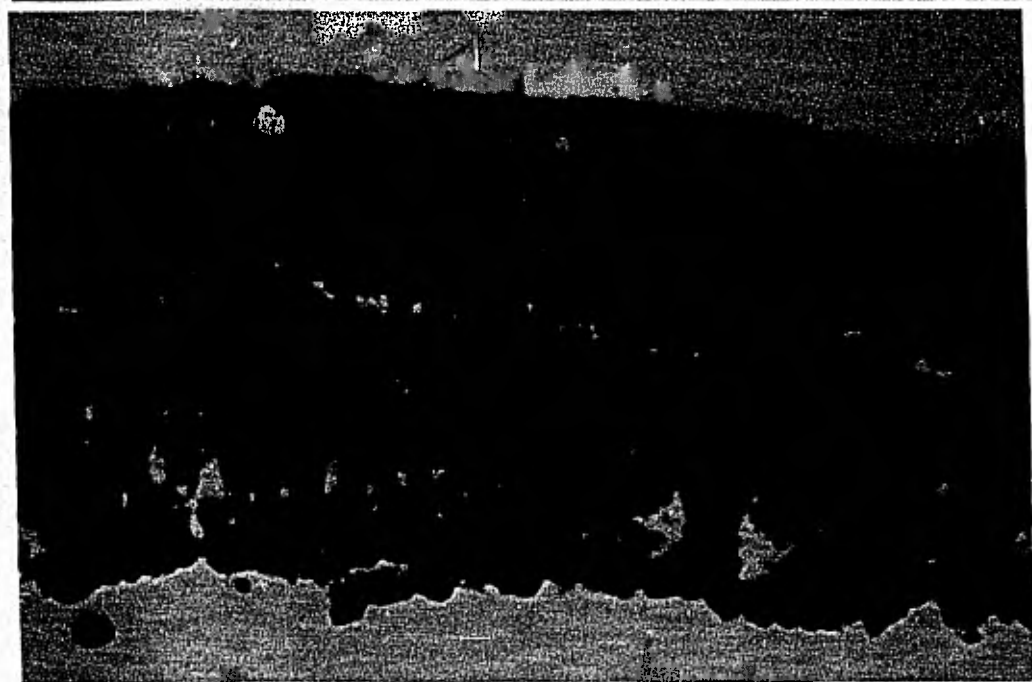


Fig. 8.
Retina de Ajolote.
Mallory.
320 X

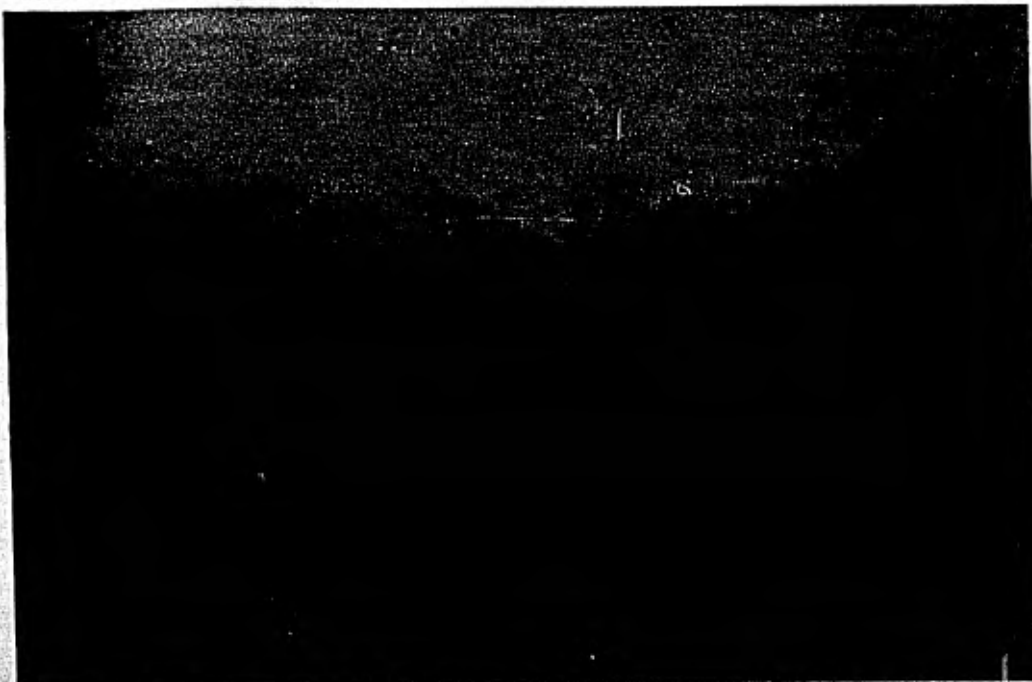


Fig. 9.
Retina de Ajolote.
Impregnación argént
tica.
320 X

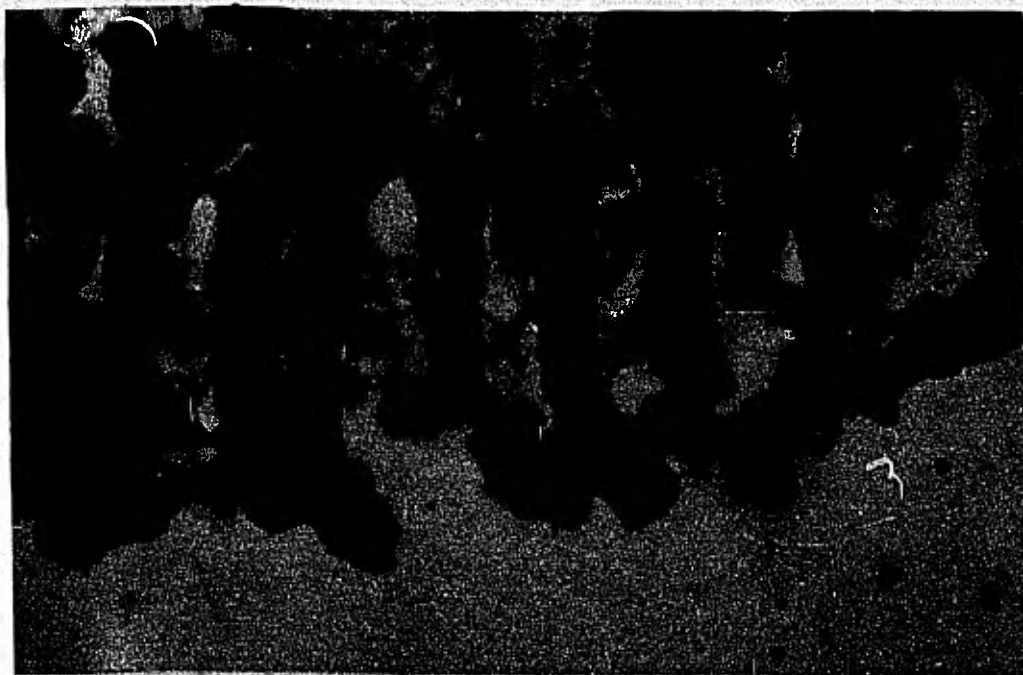


Fig. 10.
Fotorreceptores de
la retina de Ajolote.
H-E.
800 X

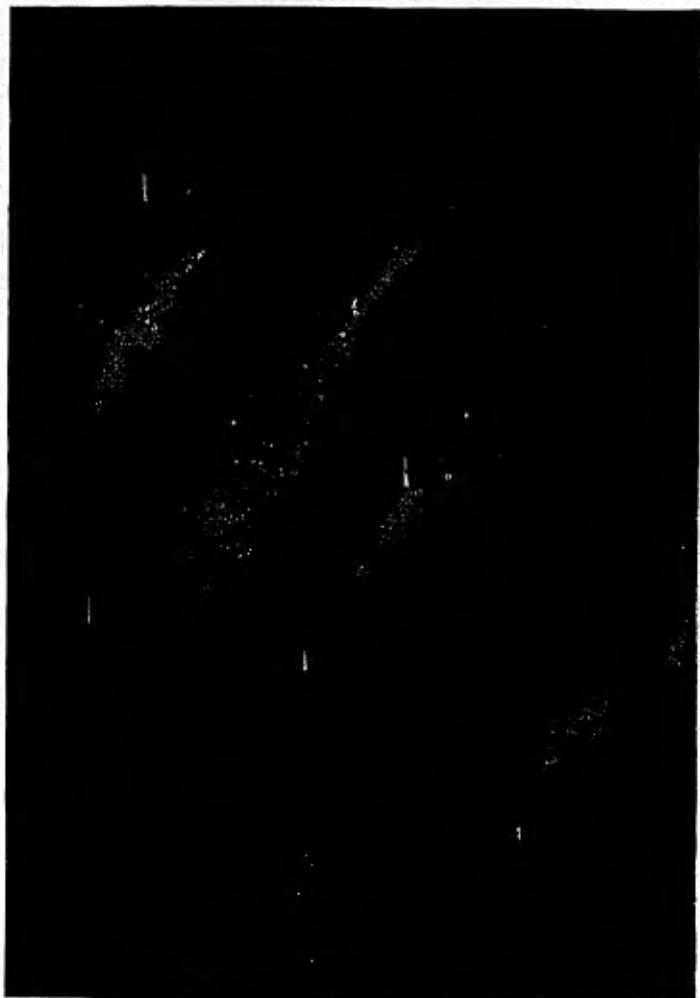


Fig. 11.
Fotorreceptores de la retina
de Ajolote.
H-E.
1600 X



Fig. 12.
Fotorreceptores de la retina
de Ajolote.
Mallory.
1600 X

Capa Nuclear Externa.- Se observan núcleos muy grandes dispuestos en dos niveles: el nivel externo consta de núcleos poliédricos y granulosos, mientras que el nivel interno está formado por núcleos ovales y granulosos. Las granulaciones de los núcleos son más evidentes con la técnica de impregnación argéntica. En algunos casos puede observarse muy claramente la continuidad del núcleo con la fibra y el segmento interno del fotorreceptor.

Capa Plexiforme Externa.- Es delgadísima y se tiñe débilmente con las tres técnicas.

Capa Nuclear Interna.- Esta capa también está constiuida por núcleos muy grandes dispuestos en tres niveles: en el nivel externo se presentan núcleos alargados, muy teñidos, horizontales, que pueden corresponder a células horizontales por su posición y su forma; en el nivel medio hay núcleos redondeados, ténues y granulosos, que pueden ser de células bipolares; distribuidos en los niveles medio e interno se encuentran núcleos redondos y muy teñidos de aproximadamente el mismo tamaño que los anteriores, los más abundantes, que pueden ser de otro tipo de células bipolares; en el nivel interno se presentan núcleos alargados e intensamente teñidos que pueden corresponder a células de Müller; en el nivel interno también, hacia la CPI, los núcleos son muy grandes, pálidos, ligeramente granulosos y de forma triangular, que pueden ser de células amácrinas y no son muy abundantes.

Capa Plexiforme Interna.- Es muy gruesa, con aspecto de red y se tiñe débilmente. A distintos niveles se observan algunos núcleos intensamente teñidos, escasos, redondeados o irregulares, y a veces triangulares.

Capa de Células Ganglionares.- Los núcleos de estas células son muy grandes, de tamaño similar a los de las capas nucleares, y están dispuestos en una sola hilera. Se observan varios tipos: los más abundantes son redondos e intensamente teñidos, y otros son irregulares, pálidos y granulosos.

Capa de Fibras Ópticas.- Se observan como grupos de fibras que se tienen intensamente y que emergen de las células ganglionares. Entre las fibras se observan núcleos alargados muy teñidos, más pequeños que los demás, que corresponden a células de neuroglía.

3) Retina de Iguana (Ctenosaura pectinata) (Figs. 13,14 y 15).

Epitelio Pigmentario.- No es muy grueso y se encuentra densamente pigmentado. No se observan detalles celulares.

Fotorreceptores.- Son grandes, en forma de botella, y sólo se distingue un tipo que corresponde a conos, puesto que la iguana es una lagartija diurna. El segmento externo es de forma globosa o

cónica, mientras que el interno es más corto y cilíndrico, y en algunos casos más delgado que en otros. Con las tres técnicas el segmento externo se tiñe más intensamente que el interno. En el segmento interno, más cerca del núcleo, se observa una estructura redondeada que se tiñe muy intensamente y que seguramente corresponde al paraboloides (Figs. 16, 17 y 18).

En algunos casos pueden observarse dos conos pegados que corresponden a los conos dobles reportados en la bibliografía (Fig. 17). Ocasionalmente se encuentran tres conos muy juntos (Figs. 17 y 18), pero la observación no es lo suficientemente nítida como para asegurar que sean triples.

Membrana Limitante Externa.- Con las tres técnicas se observa claramente como una línea al nivel en que terminan los segmentos internos de los fotorreceptores (Figs. 16, 17 y 18).

Capa Nuclear Externa.- Es delgada y en ella se observan núcleos ovoides o irregulares, granulados, unos más pálidos que otros, dispuestos en una sola hilera (Fig. 16).

Capa Plexiforme Externa.- Es delgadísima y se observa teñida débilmente con las tres técnicas.

Capa Nuclear Interna.- Es muy gruesa y está formada por muchos núcleos apiñados y distribuidos en varios estratos (Fig. 16). Se observan los siguientes tipos: a) en el límite de esta capa con la CPE, los núcleos son pequeños, granulados y pálidos, y por su posición corresponden a células horizontales; b) a continuación se distinguen núcleos más pequeños, redondeados, intensamente teñidos, los más abundantes y distribuidos a lo largo del resto de la capa, que pueden ser de células bipolares; c) a partir de la mitad de la capa y hacia la parte interior de la retina, se encuentran núcleos escasos, ovales y muy teñidos, que probablemente corresponden a células de Müller; d) hacia el límite con la CPI hay núcleos de mayor tamaño que todos los anteriores, redondos y a veces un poco irregulares, granulados y más ténues que los primeros. Por su gran tamaño y localización dentro de esta capa estos núcleos corresponden a células amácrinas.

Capa Plexiforme Interna.- Es muy gruesa y ténue y se observa como una red muy densa de procesos que se conectan entre sí (Figs. 16 y 19). En algunas regiones y a distintos niveles se observan ocasionalmente cuerpos celulares triangulares con núcleos pequeños redondeados y muy teñidos, y núcleos un poco mayores y granulados.

Capa de Células Ganglionares.- Los núcleos de estas células son los más grandes de la retina y se encuentran dispuestos en una hilera más o menos homogénea, aunque en algunas regiones se observan a varios niveles. Se presentan los siguientes tipos: los más abundantes son pequeños, ovales o alargados, a veces irregulares, y

Fig. 13.
Retina de Iguana.
H-E.
200 X

Fig. 14.
Retina de Iguana.
Mallory.
200 X

Fig. 15.
Retina de Iguana.
Impregnación argéntica.
200 X

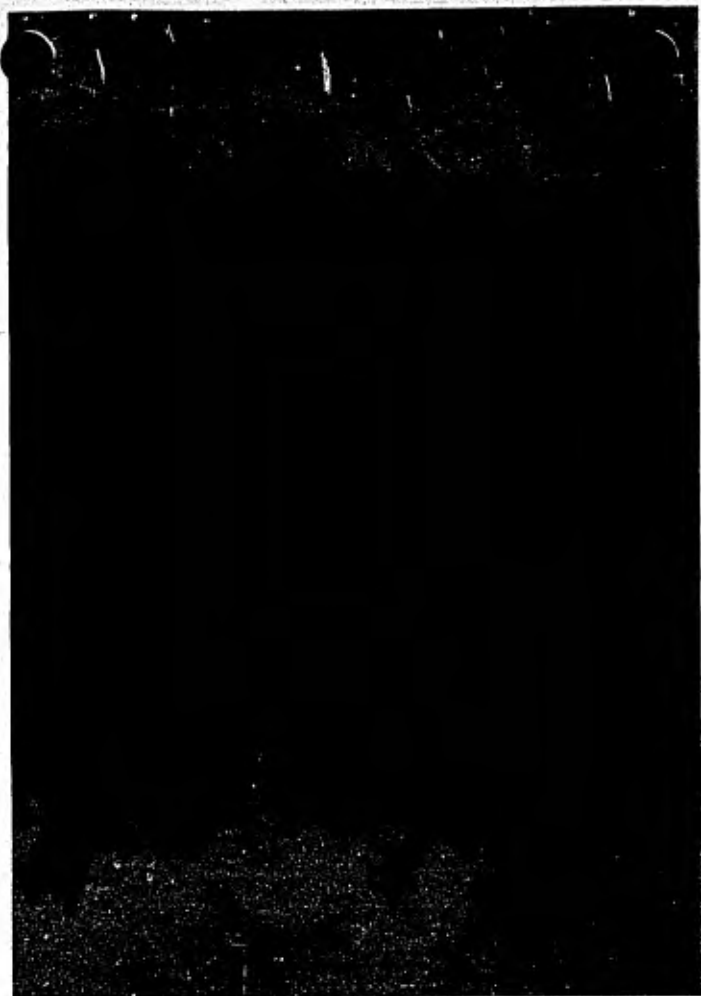


Fig. 16.
Retina de Iguana.
Mallory.
500 X



Fig. 17.
Fotorreceptores de
la retina de Iguana.
Mallory.
1600 X

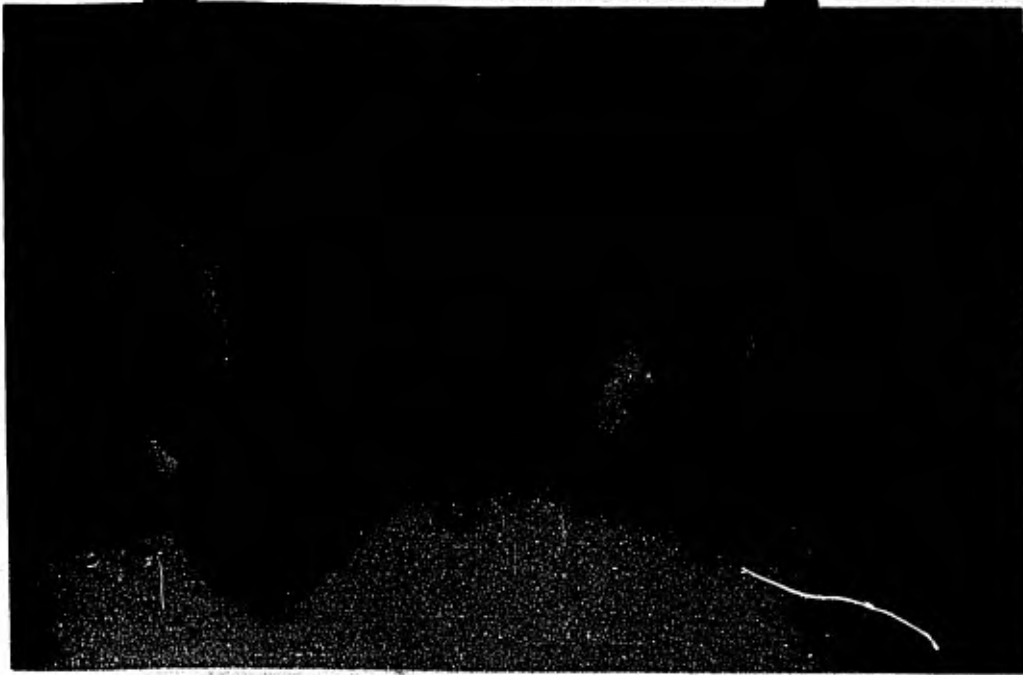


Fig. 18.
Fotorreceptores de
la retina de Iguana.
Mallory.
1600 X



Fig. 19.
Capa de Células Gan-
glionares y Fibras
Opticas de la retina
de Iguana.
Impregnación argén-
tica.
500 X

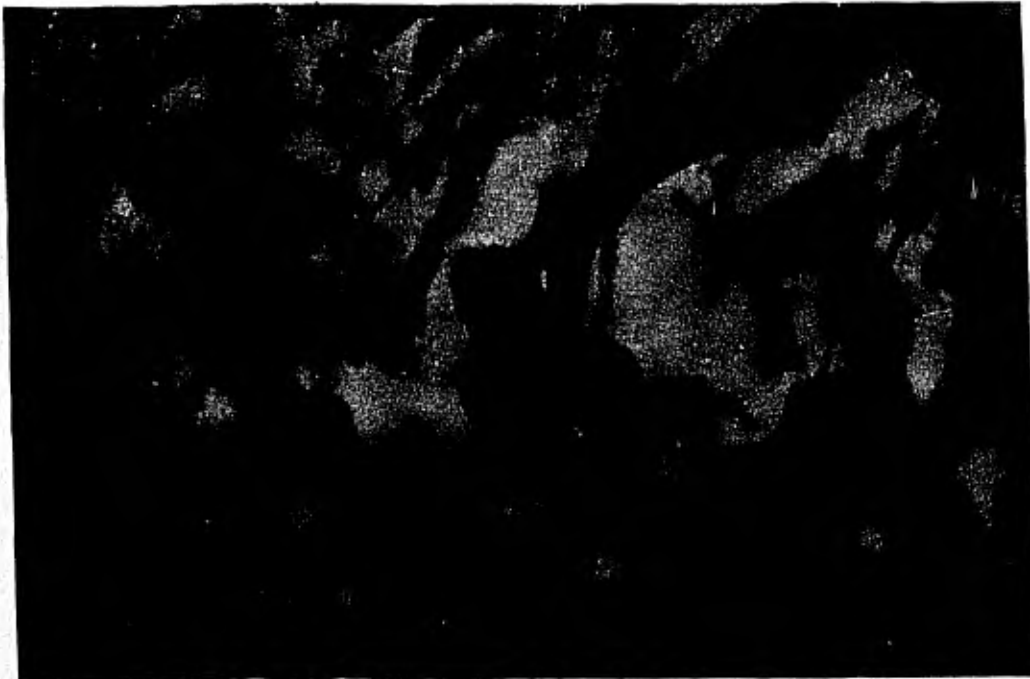


Fig. 20.
Células Ganglionares
y Fibras Opticas de
la retina de Iguana.
Impregnación argén-
tica.
1250 X

muy teñidos; otros son más grandes, redondeados, ténues y granulosos, y escasos (Figs. 19 y 20).

Capa de Fibras Ópticas.- Está formada por una intrincada red de abundantes fibras que nacen de la capa de células ganglionares y que se tiñen intensamente (Figs. 19 y 20).

4) Retina de Paloma (Columba livia) (Figs. 21, 22 y 23).

Epitelio Pigmentario.- Se observa como una banda más o menos gruesa intensamente pigmentada, por lo que los núcleos quedan enmascarados. En algunas regiones se observan las extensiones de estas células, muy delgadas y cortas, en contacto con los fotorreceptores (Fig. 21).

Fotorreceptores.- Son delgados, muy alargados y cilíndricos. Se observan algunos con segmentos externos muy delgados y rectos y segmentos internos más anchos que se tiñen e impregnan menos que los externos, y otros en los que los segmentos externos son anchos o cónicos y los segmentos internos muy delgados. Estos últimos fotorreceptores se tiñen e impregnan menos intensamente que los primeros. En ambos casos se observa muy bien el límite entre segmento externo e interno. Por la morfología de estos fotorreceptores asumimos que el primer tipo corresponde a bastones y el segundo a conos (Figs. 24 y 25).

Membrana Limitante Externa.- Se tiñe muy bien con las tres técnicas y se observa como una línea al terminar los segmentos internos de los fotorreceptores (Figs. 22 y 23).

Capa Nuclear Externa.- Es delgada y está constituida por núcleos alargados, ovales, granulados, unos más pálidos que otros, dispuestos a distintos niveles de la capa.

Capa Plexiforme Externa.- Es muy delgada y se tiñe débilmente con las tres técnicas.

Capa Nuclear Interna.- Es más gruesa que la CNE y consta de núcleos apiñados de menor tamaño que los de ésta (Fig. 24). Se observan los siguientes tipos: a) situados desde la CPE hasta la mitad de la capa, hay núcleos pequeños, redondeados, pálidos y granulados, que por su localización corresponden a células horizontales o a un tipo de células bipolares; b) distribuidos en toda la capa, se presentan núcleos semejantes a los anteriores pero más teñidos y más abundantes, que por su localización pueden corresponder a otro tipo de células bipolares; c) desde la mitad de la capa hacia la CPI, los núcleos son alargados, intensamente teñidos y escasos, que pueden ser de células de Müller; d) en el límite con la CPI se encuentran los núcleos más grandes de esta capa, unos ténues y redondeados y otros muy teñidos e irregulares,

Fig. 21.
Retina de Paloma.
H-E.
320 X

Fig 22.
de Paloma.
Hallory.
20 X

Fig. 23.
Retina de Paloma.
Impregnación argén
tica.
320 X

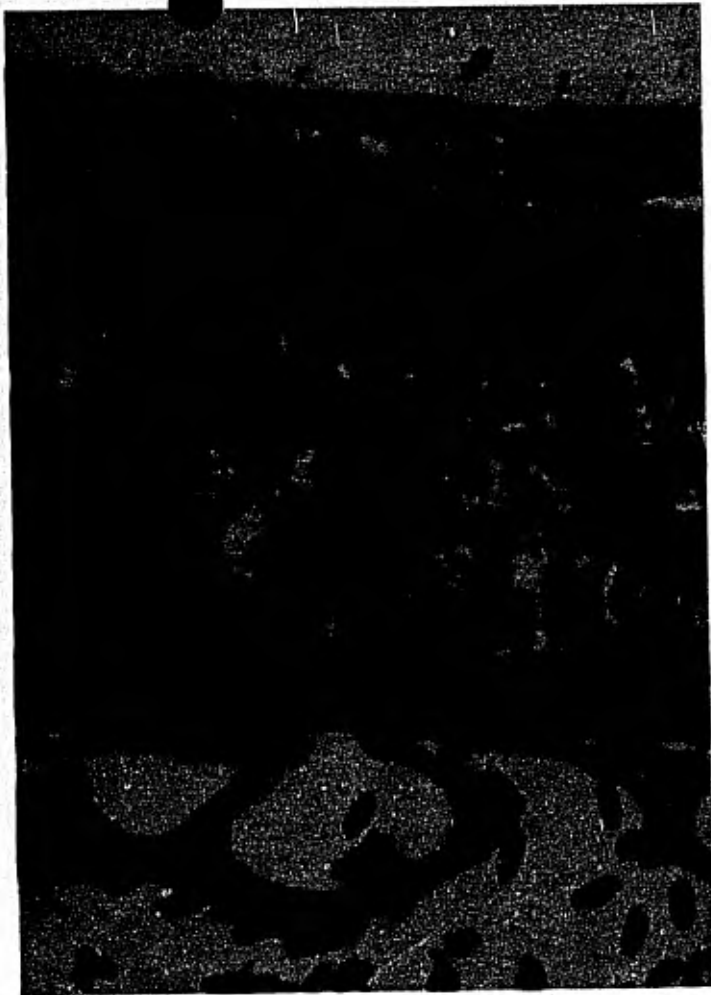


Fig. 24.
Retina de Paloma.
Impregnación argéntica.
500 X



Fig. 25.
Fotorreceptores de la retina
de Paloma.
Impregnación argéntica.
1250 X

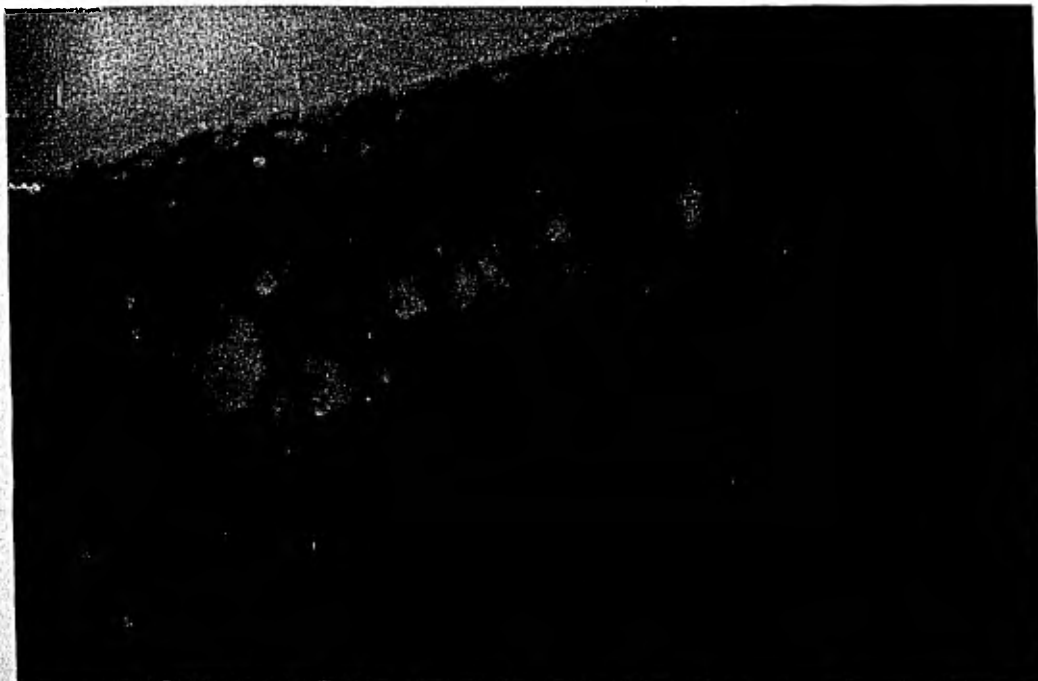


Fig. 26.
Células Ganglionares
de la retina de
Paloma.
Impregnación argént
tica.
1600 X

que corresponden a células amácrinas por su gran tamaño, su posición y su forma.

Capa Plexiforme Interna.- Es muy gruesa, con aspecto de red y teñida en tonos pálidos (Figs. 24 y 26). Ocasionalmente se encuentran, a distintos niveles de esta capa, núcleos muy teñidos, redondeados o irregulares.

Capa de Células Ganglionares.- Sus núcleos son los más grandes de la retina y están dispuestos más o menos homogéneamente. Se observan varios tipos: los más grandes son redondos y a veces un poco irregulares, pálidos y ligeramente granuloso; otros son más pequeños, redondeados y un poco más teñidos, y son los más abundantes; otros son alargados e intensamente teñidos; y finalmente, se observan otros aún más pequeños, redondos y ténues. En algunos casos pueden observarse los cuerpos celulares, de forma irregular (Figs. 24 y 26).

Capa de Fibras Ópticas.- Se observan grupos de fibras finas que se originan en la capa de células ganglionares (Fig. 26).

5) Retina de Ratón de los Volcanes (Neotomodon alstoni alstoni)
(Figs. 27, 28 y 29).

Epitelio Pigmentario.- Es muy delgado, los núcleos son ovales, basales y son más evidentes con H-E; los gránulos de pigmento son muy finos (Fig. 27).

Fotorreceptores.- En esta capa es notable tanto el aspecto morfológico como la disposición de los fotorreceptores. Son muy largos y delgados, ligeramente ondulados, y no puede distinguirse ningún tipo de fotorreceptor, pues todos son iguales. Además, son muy abundantes y se encuentran tan juntos que no pueden distinguirse los límites celulares. Con las tres técnicas se tiñe más intensamente el segmento interno (Figs. 30 y 31).

Membrana Limitante Externa.- Se observa como una línea tenuemente teñida.

Capa Nuclear Externa.- Es muy gruesa y densa y está constituida por núcleos pequeños de un solo tipo, redondeados e intensamente teñidos, y distribuidos en varios estratos (Fig. 30). Con la técnica de impregnación argéntica se pueden observar gránulos de cromatina.

Capa Plexiforme Externa.- Es muy delgada y en su límite con la CNI empiezan a observarse vasos sanguíneos (Fig. 30).

Capa Nuclear Interna.- Es menos gruesa y compacta que la CNE y

está formada por núcleos más grandes y más ténues (Fig. 30). Se distinguen varios tipos: a) en el límite con la CPE hay núcleos poliédricos muy grandes y ténues, y otros más redondeados y un poco más pálidos. Según la bibliografía, los primeros pueden corresponder a células bipolares gigantes y los últimos a células horizontales; b) en la mitad de la capa hay núcleos intensamente teñidos de forma irregular o redondeados, que se extienden hasta el límite con la CPI y que pueden ser de otro tipo de células bipolares; c) situados también en la mitad de la capa, hay núcleos alargados y muy teñidos que pueden corresponder a células de Müller; d) hacia la CPI hay núcleos muy ténues, los más grandes de la capa, redondeados o irregulares, que corresponden a células amácrinas. Con la técnica de impregnación argéntica puede observarse la cromatina de algunos de estos núcleos. A distintos niveles de esta capa pueden observarse vasos sanguíneos muy evidentes (Fig. 30).

Capa Plexiforme Interna.- Es gruesa, con apariencia de red, teñida muy ténuemente, y se observan muchos vasos sanguíneos en ella (Fig. 30).

Capa de Células Ganglionares.- Sus núcleos son los más grandes de la retina y están dispuestos en una sola hilera. Hay algunos redondeados o ligeramente irregulares y muy ténues; otros son más grandes, menos teñidos y granulosos; y otros son alargados y más teñidos. Hay también muchos vasos sanguíneos en esta capa (Fig. 30).

Capa de Fibras Ópticas.- Se observan como manojos cortos de fibras más finas que las del resto de los animales estudiados y formando redes muy delgadas.




Fig. 27.
Retina de Ratón de
los Volcanes.
H-E.
320 X

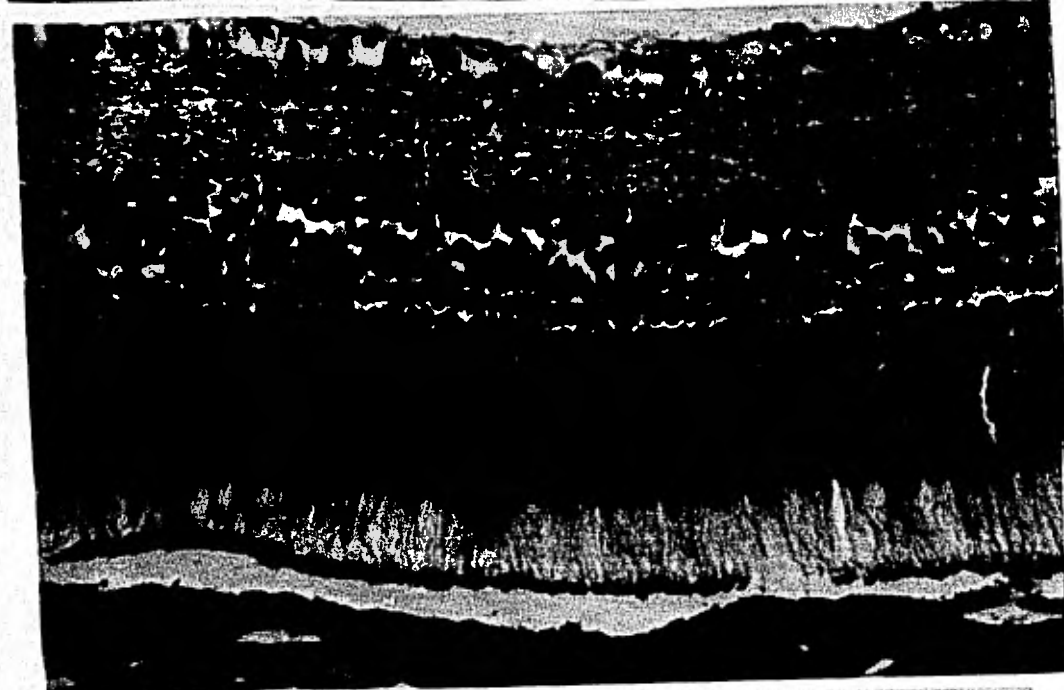


Fig. 28.
Retina de Ratón de
los Volcanes.
Mallory.
320 X

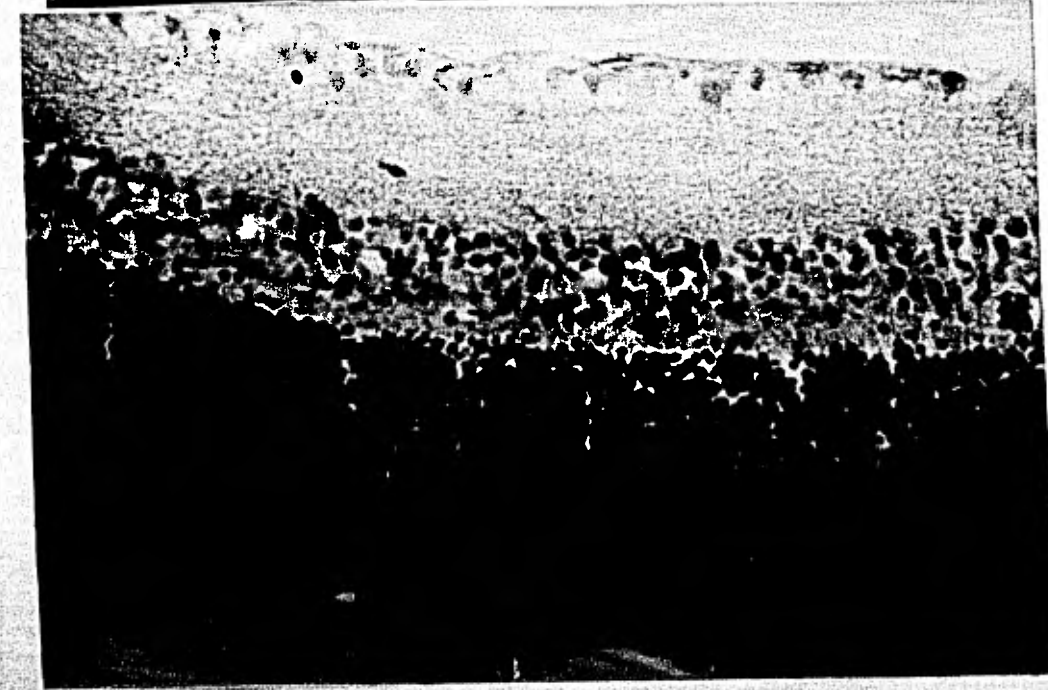


Fig. 29.
Retina de Ratón de
los Volcanes.
Impregnación argén
tica.
320 X

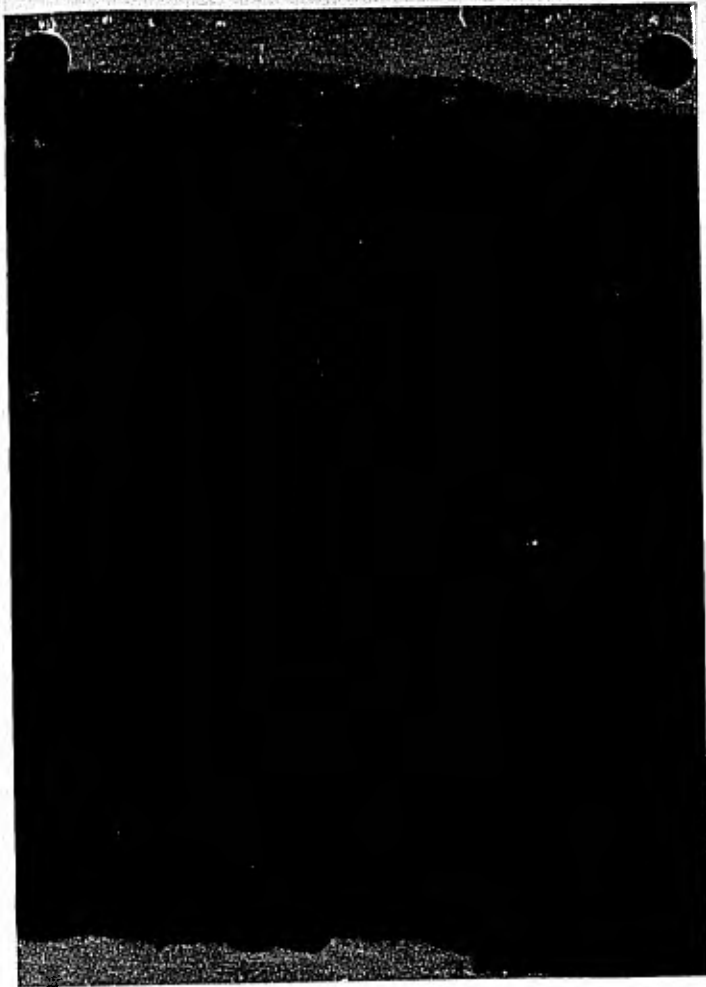


Fig. 30.
Retina de Ratón de
los Volcanes.
Mallory.
500 X

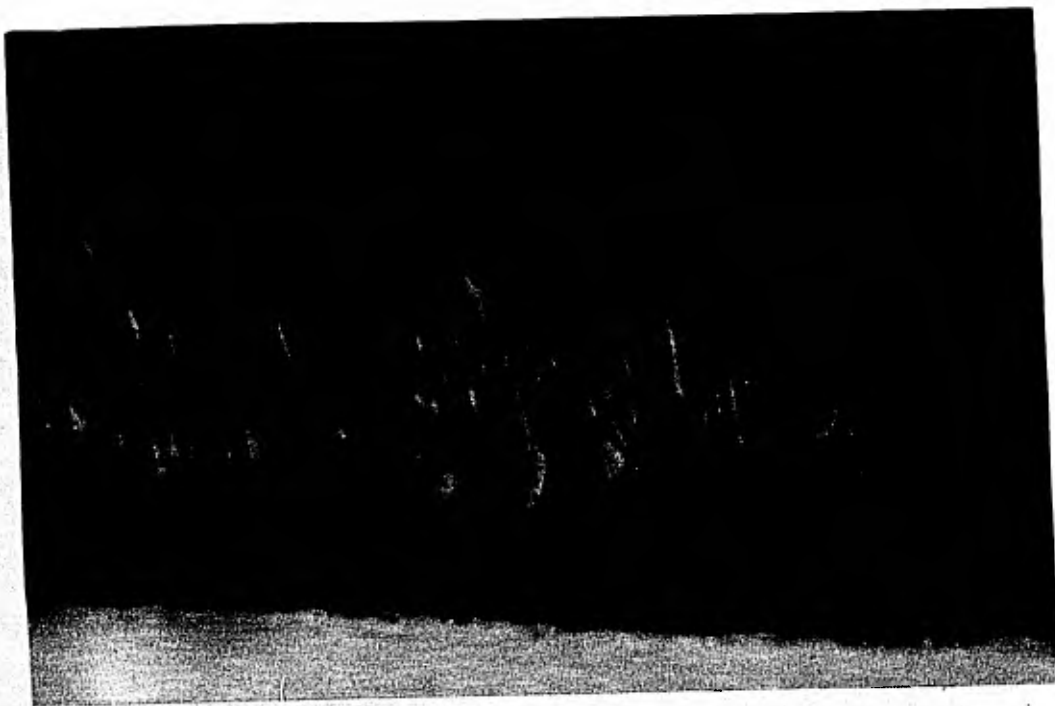


Fig. 31.
Fotorreceptores de la
retina de Ratón de
los Volcanes.
Mallory.
1600 X

V.- DISCUSION.

Como podemos ver por los resultados de este trabajo y por la bibliografía consultada, el patrón de organización básico de la retina se mantiene en todos los vertebrados, y en este sentido cabe resaltar que aunque se ha avanzado en el conocimiento de la retina con el auxilio de las técnicas modernas, los conceptos fundamentales establecidos por Ramón y Cajal siguen siendo vigentes.

Sin embargo, vemos que en los diferentes grupos animales se presentan algunas modificaciones a este patrón básico, las que se manifiestan, sobre todo, en la amplitud de las capas nucleares, en el grado de desarrollo de la capa ganglionar, y en especial, en la capa de fotorreceptores. Las variaciones que se presentan en estos últimos se dan de acuerdo a las condiciones de iluminación del medio ambiente en que se desarrollan las distintas especies animales. A este respecto, este estudio ha permitido poner en evidencia ciertas características particulares de cada uno de los animales estudiados, así como de la clase de vertebrados a la que pertenecen.

En patrón fundamental de organización de la retina de los vertebrados, como hemos podido observar, está dado por las siguientes características:

1. Organización general de la retina en diez capas.
2. Presencia de cinco tipos de neuronas: fotorreceptores, células bipolares, ganglionares, horizontales y amácrinas, y subdivisión de éstas en varios subtipos.
3. Organización de las células en varios estratos en la capa nuclear interna. En general, la posición del cuerpo celular de cada tipo de neurona se mantiene en todos los vertebrados, aunque ésta puede cambiar en algunos casos, como sucede con las células bipolares y ganglionares, llamadas desplazadas por esta razón. El hecho de que la posición del cuerpo celular cambie no significa, sin embargo, que las conexiones de dendritas y axones de estas células cambien también.
4. Organización semejante de las capas plexiformes: la externa siempre es muy delgada, mientras que la interna es muy gruesa.
5. Organización semejante de las células ganglionares en una capa delgada bastante uniforme.
6. Organización y disposición similar de las fibras ópticas en grupos o paquetes.

7. Organización y disposición parecidas de las células de Müller en las capas de la retina.

En lo que se refiere a las modificaciones que se presentan a este patrón básico de organización y a las características particulares de las especies estudiadas, podemos mencionar las siguientes:

1. Presencia de paraboloides en los segmentos internos de fotorreceptores de ajolote e iguana, los cuales mostraron posición semejante pero morfología y tamaño diversos (Figs. 10, 11, 12, 17 y 18).
2. Gran diversidad en cuanto a estratificación de la capa nuclear externa. En la carpa y el ratón de los volcanes esta capa es muy similar, puesto que ambas son poliestratificadas, de un grosor semejante y más gruesas que la capa nuclear interna. Además, esta capa es más gruesa que la correspondiente en el resto de los animales estudiados (Figs. 5 y 30). En cambio, en el ajolote y la paloma esta capa es biestratificada (Figs. 7 y 24), mientras que en la iguana es monoestratificada (Fig. 16).
3. En relación con la capa nuclear interna hemos observado que el tamaño de los núcleos de las células amácrinas es comparable en iguana y paloma, y que éstos son mucho mayores que los del resto de los animales estudiados.
4. En lo que se refiere a la capa plexiforme interna hemos observado que a distintos niveles de ella se presentan cuerpos celulares y núcleos en la carpa, el ajolote, la iguana y la paloma. Son muy escasos y difíciles de interpretar, ya que, aunque se encuentran reportados en los trabajos consultados (21), no se han podido caracterizar, pues se les ha asignado naturaleza tanto de neuroglía como de células amácrinas o ganglionares, por lo que su función no ha sido especificada. Es notable el hecho de que no se presentan en el ratón y sería muy interesante hacer estudios en otros mamíferos y en otros grupos de vertebrados con el fin de determinar si la presencia de estas células es restringida y cual es su significado evolutivo y fisiológico en la retina.
5. En el ajolote los núcleos de las células ganglionares son de aproximadamente el mismo tamaño que los núcleos del resto de las neuronas (Fig. 7), en comparación con lo que ocurre en el resto de los animales estudiados, en los que los núcleos de las células ganglionares son mayores que los núcleos de las demás neuronas. No se conoce el significado de esto.

6. En la iguana y la paloma hemos observado una gran variedad de células ganglionares, y sus tipos son más o menos comparables entre sí (Figs. 19,20 y 26).
7. Otro de los aspectos interesantes es la vascularización de la retina de carpa y ratón, aunque se presenta de manera distinta: en la carpa sólo se encuentran vasos sanguíneos en la capa ganglionar, mientras que en el ratón se presentan desde la capa plexiforme externa. La presencia de vasos sanguíneos en la retina de estos dos animales puede explicarse por la ausencia de procesos vascularizados anexos a la coroides en el globo ocular, aunque en la carpa se encontró una estructura que puede corresponder a la glándula de la coroides reportada en peces que no poseen proceso falciforme. Aunque se cree que esta glándula puede tener una función similar al proceso falciforme, vemos que ésta no se encuentra pegada a la retina, por lo que es probable que el suplemento nutritivo no sea suficiente y se requiera de vasos sanguíneos en la retina. Esto podría explicar su presencia en la capa ganglionar (Figs. 1,2 y 5). En el caso del ojo del ratón sabemos que no existe ningún proceso que cubra esta función nutritiva, de aquí que se presenten vasos sanguíneos tan abundantemente y que se distribuyan sobre una extensión mayor que en el caso de la carpa (Figs. 28 y 30).
8. Merece mención especial la capa de fotorreceptores, ya que es la que presenta más modificaciones en la retina de los vertebrados. Queremos hacer notar que tuvimos algunas dificultades en la interpretación de los resultados referentes a estas células, ya que este estudio fue a nivel histológico y por lo tanto sólo pudimos observar sus características morfológicas, pero no sus aspectos fisiológicos. En consecuencia, el asignar el nombre de cono o bastón a un fotorreceptor está basado exclusivamente en la observación morfológica, aunque hemos tenido presente en todos los casos el hecho de que la relación forma-función de los fotorreceptores no es estricta. Por consiguiente, sería recomendable continuar este estudio a otros niveles y utilizar otras técnicas que permitan establecer, hasta donde sea posible, las características fisiológicas de los fotorreceptores, para así poderlos caracterizar definitivamente.

Una vez aclarado esto, consideraremos dos casos muy similares, la carpa y el ratón, en los que todos los fotorreceptores muestran una morfología similar y no pueden distinguirse conos de bastones (Figs. 5,6,30 y 31). En la carpa, los segmentos externos de los fotorreceptores muestran diversos grados de variación en cuanto a su forma, pero todos son globosos o cónicos y se presentan en la misma proporción. Hemos de tener en cuenta además, que en los peces que viven en condicio-

nes de alta iluminación se presenta mayor número de conos que de bastones, por lo que en la carpa los bastones deben ser muy escasos (Figs. 5 y 6). A este respecto, la bibliografía no proporciona ningún dato especial que nos permita identificarlos, por lo que nos hemos limitado a describir morfológicamente los fotorreceptores que observamos. En el ratón ocurre precisamente lo contrario: es un animal que vive en condiciones de baja iluminación y que posee mayor número de bastones que de conos. Sin embargo, aunque hay conos en su retina, todos los fotorreceptores son alargados, con aspecto de bastones, descripción que corresponde a la hecha por Cohen (1960, 1967) en el ratón doméstico (6). Puesto que se trata de dos especies de ratón, podemos pensar que su retina es semejante y aplicar este dato a nuestro caso. Así, resulta que los conos y los bastones tienen una morfología tan semejante que no puede distinguirse uno de otro (Figs. 30 y 31). Hemos de tener en cuenta también que estos fotorreceptores son muy delgados y que, por lo tanto, su observación al microscopio fotónico no es lo suficientemente clara. En este caso se requiere de microscopía electrónica para ver que tanto varían los fotorreceptores en cuanto a su forma.

En la paloma pudimos distinguir dos tipos de fotorreceptores: uno con el segmento externo alargado y el otro con el segmento externo un poco más cónico. Ambos tipos se tiñen e impregnan de manera distinta, lo que nos indica que efectivamente son fotorreceptores distintos (Figs. 23, 24 y 25). Ahora bien, la paloma es un animal diurno, por lo que posee mayor número de conos que de bastones; sin embargo, nuestras observaciones mostraron que ambos tipos se distribuyen en proporciones semejantes, de aquí que no podamos utilizar este dato para señalar a un tipo como cono y al otro como bastón. En consecuencia, sólo la observación de su morfología nos puede indicar que el primer tipo descrito corresponde a bastones y el segundo a conos.

Con respecto a los fotorreceptores de la retina de ajolote, se identificaron bastones rojos y conos, observaciones que corresponden a las descripciones de los trabajos consultados (10, 11 y 21) (Fig. 10). Los bastones verdes, específicos de anfibios, no se identificaron en este caso, lo que puede deberse a que los niveles de corte no permitieron su observación, o bien, a que no se presentan en el ajolote; este último punto de vista es válido, pues se reporta que en algunos urodelos como Salamandra salamandra, Triturus alpestris, Triturus cristatus, y Triturus vulgaris sí se presentan, mientras que en otros no, como Necturus maculosus (11).

En la retina de iguana se identificaron conos individuales y conos dobles, que corresponden a las descripciones de la bi-

bliografía (26) (Fig. 17). Los conos triples sólo están reportados en algunos casos de lagartijas diurnas, como en Anolis (26); en la iguana se observaron algunas agregaciones de tres conos muy juntos, pero la observación no fue lo suficientemente precisa como para poder afirmar definitivamente que se trata de conos triples. Por lo tanto, se sugiere que esto se podría determinar mediante microscopía electrónica.

Por otra parte, consideramos que los reptiles constituyen un grupo de vital importancia en el estudio de la retina de los vertebrados, pues además de ser el grupo del que se originaron las aves y los mamíferos, poseen una capacidad sorprendente de adaptación a diversos medios, lo que se ve reflejado directamente en la amplísima diversidad de mosaicos de fotorreceptores que se encuentran a lo largo del grupo. Lamentablemente, es el grupo de vertebrados que ha sido menos estudiado.

Finalmente, cabe señalar que el único caso en que pudieron observarse los discos membranosos que constituyen los segmentos externos fue en bastones rojos de ajolote, y que esto se debe al gran tamaño que tienen estos fotorreceptores, en especial el segmento externo (Figs. 10, 11 y 12).

En lo que se refiere a la parte técnica de este trabajo, podemos decir que uno de los puntos a tomar en cuenta es el hecho de que en la mayoría de los casos se separó el epitelio pigmentario del resto de la retina; esto puede deberse a la manipulación del tejido o al tiempo de fijación, ya que se observó que en ojos que estuvieron más de un mes en el fijador (un ejemplar de ajolote y uno de iguana) la separación fue total. Además, cabe señalar que en las regiones en que se separó el epitelio pigmentario del resto de la retina, la observación de los fotorreceptores fue más clara.

En cuanto a las técnicas histológicas de tinción e impregnación argéntica utilizadas para realizar este trabajo, podemos decir que proporcionaron un panorama global de la estructura de la retina de una manera complementaria, ya que cada una resaltó características distintas y especiales en cada una de las especies estudiadas. Así, tenemos que las técnicas de H-E y de impregnación argéntica permitieron realizar una observación clara tanto de núcleos de neuronas como de fibras ópticas. Además, la técnica de impregnación argéntica realzó los gránulos de cromatina de algunos de estos núcleos y proporcionó una observación clara de los fotorreceptores, ya que los segmentos externo e interno se impregnaron de forma distinta e incluso encontramos diferencias de impregnación de conos a bastones. La técnica de Mallory también resaltó los fotorreceptores de una manera muy evidente, tanto su morfología general como estructuras especiales, entre las

que sobresale el paraboloides de ajolote e iguana. Esta técnica contrastó además los vasos sanguíneos de las retinas de carpa y ratón.

Es importante mencionar que puesto que la técnica de impregnación argéntica utilizada en este trabajo es una modificación, los resultados obtenidos son satisfactorios desde el punto de vista de que complementaron los datos obtenidos con las técnicas de H-E y Mallory, lográndose de esta manera una visión general de la estructura de la retina de los vertebrados. Por otra parte, esta técnica no proporcionó observaciones finas y detalladas de estructuras nerviosas especiales, por lo que se sugiere que este trabajo podría continuarse utilizando diversas técnicas de impregnación argéntica para estructuras nerviosas específicas en la retina.

Sin embargo, en relación con el resto de las técnicas de impregnación argéntica utilizadas comúnmente, esta técnica tiene ciertas ventajas en su aplicación:

- 1.- La técnica es muy sencilla y el material necesario es convencional.
- 2.- Ya que la retina es un tejido muy delicado, el corte por parafina facilita su manejo en relación con el corte por congelación.
- 3.- La impregnación por cortes se facilita en relación con la impregnación en bloque. Asimismo, la penetración del nitrato de plata al tejido es mucho más rápida en cortes que en bloque. Se observó que en cortes de ojo de ajolote y ratón se requiere menos tiempo para que la penetración sea total, en relación con los ojos de carpa, iguana y paloma.
- 4.- Esta técnica da la posibilidad de obtener diversos niveles o intensidades de impregnación para determinar el tiempo óptimo de impregnación para un órgano y especie determinados.

En resúmen, este estudio histológico nos ha permitido vi
sualizar los aspectos fundamentales de la estructura de la retina
na en los vertebrados, haciendo énfasis en las características
particulares de cada clase y de cada especie estudiada. En es
te sentido sobresale la capa de fotorreceptores, cuyas modifi-
caciones se basan en las condiciones ambientales específicas
en que se desarrolla cada animal. Entre las observaciones de
especial interés sobresalen los conos dobles de iguana, los bas-
tones rojos de ajolote y la estructura lamelar de sus segmen-
tos externos, los paraboloides de los segmentos internos de a-
jolote e iguana y la organización y aspecto de los fotorrecepto-
res de ratón. Así pues, vemos que la estructura de la retina
muestra una unidad notable en todos los vertebrados y que se
presentan algunas adaptaciones especiales según el medio en que
se desarrolla el animal. Es importante mencionar que la retina
no parece estar más desarrollada a medida que se asciende en la
escala evolutiva de los vertebrados.

R E F E R E N C I A S

1. Allen, R. A. (1969). "The Retinal Bipolar Cells and Their Synapses in the Inner Plexiform Layer". In: The Retina. Morphology, Function, and Clinical Characteristics. UCLA Forum in Medical Sciences, number 8. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. pp. 101-143.
2. Arey, L. B. (1975). Anatomía del Desarrollo (Embriología). Tratado y Manual de Laboratorio. Tercera edición. Instituto Cubano del Libro. La Habana. pp. 439-449.
3. Balinsky, B. I. (1971). Introducción a la Embriología. Segunda edición. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. pp. 296-306.
4. Bodemer, C. W. (1972). Embriología Moderna. Primera edición. Nueva Editorial Interamericana, S. A. de C. V. México. pp. 240-247.
5. Brett, J. R. (1957). "The Sense Organs: The Eye". In: The Physiology of Fishes, by M. E. Brown. Vol. II. Academic Press, New York. pp. 121-154.
6. Cohen, A. I. (1969). "Rods and Cones and the Problem of Visual Excitation". In: The Retina. Morphology, Function, and Clinical Characteristics. UCLA Forum in Medical Sciences, number 8. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. pp. 31-62.
7. Correa, G. L. R. (1979). Tesis Profesional: "Estudio Histológico de la Retina Fetal de Ratones Blancos Tratados con Diazepam (Valium)." UNAM. México. pp. 15-29.
8. Dowling, J. E. and B. B. Boycott. (1969). "Retinal Ganglion Cells: A Correlation of Anatomical and Physiological Approaches". In: The Retina. Morphology, Function, and Clinical Characteristics. UCLA Forum in Medical Sciences, number 8. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. pp. 145-161.

9. Freeman, W. H. and B. Bracegirdle. (1975). Atlas de Histología. Paraninfo, Madrid. pp. 104-109.
10. Gordon, J. and D. C. Hood. (1976). "Anatomy and Physiology of the Frog Retina". In: The Amphibian Visual System. A Multidisciplinary Approach. Academic Press, Inc., New York, San Francisco and London. pp. 29-86.
11. Grüsser-Cornehls, U. and W. Himstedt. (1976). "The Urodele Visual System". In: The Amphibian Visual System. A Multidisciplinary Approach. Academic Press, Inc., New York, San Francisco and London. pp. 203-261.
12. Hanyu, W. D. (1959). Fish Physiology. Academic Press, New York.
13. Hoar, W. S. and D. J. Randall. (1971). Fish Physiology. Vol. V. Academic Press, New York.
14. Houillon, Ch. (1975). Embriología. Tercera edición. Ediciones Omega, S. A. Barcelona.
15. Kuffler, S. W. and J. G. Nicholls. (1976). From Neuron to Brain. A Cellular Approach to the Function of the Nervous System. Fourth printing. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. pp. 16-34.
16. Lagler, F. K., J. E. Bardach and R. R. Miller. (1962). Ichthyology. John Wiley and Sons, Inc. New York. pp. 370-379.
17. Leake, D. L. (1975). Comparative Histology. An Introduction to the Microscopic Structure of Animals. Academic Press, Inc. LTD. London. pp. 530-532, 568-572, 606-608, 647-649, 681-685.
18. Miller, W. H. (1960). "Visual Photoreceptor Structures". In: The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology. Vol. IV, Specialized Cells: Part I. Academic Press, New York and London. pp. 325-364.

19. Moyer, F. H. (1969). "Development Structure and Function of the Retinal Pigmented Epithelium". In: The Retina. Morphology, Function, and Clinical Characteristics. UCLA Forum in Medical Sciences, number 8. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. pp. 1-30.
20. Pearson, R. (1972). The Avian Brain. Academic Press, Inc. (LONDON) LTD. pp. 279-318.
21. Ramón y Cajal, S. (1973). "The Vertebrate Retina". In: The Vertebrate Retina, by R. W. Rodieck. W. H. Freeman and Co., San Francisco. pp. 775-904.
22. Ramón y Cajal, S. y F. de Castro. (1972). Elementos de Técnica Micrográfica del Sistema Nervioso. Segunda edición. Salvat Ediciones, S. A. Barcelona. pp. 102-122.
23. Romer, S. A. (1973). Anatomía Comparada (Vertebrados). Cuarta edición. Nueva Editorial Interamericana S. A. de C. V. México. pp. 325-333.
24. Salceda, R. (1979). Tesis Doctoral: "La Participación de la Taurina en la Función Retiniana". UNAM. México. pp. 1-20.
25. Sheperd, G. M. (1974). The Synaptic Organization of the Brain. An Introduction. Oxford University Press, Inc., New York. pp. 145-178.
26. Sjöstrand, F. S. (1969). "The Outer Plexiform Layer and the Neural Organization of the Retina". In: The Retina. Morphology, Function, and Clinical Characteristics. UCLA Forum in Medical Sciences, number 8. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. pp. 63-100.
27. Underwood, G. (1970). "The Eye". In: Biology of the Reptilia. Vol. 2. Morphology. Academic Press, Inc., London and New York. pp. 1-49, 78-93.
28. Welsch, U. y U. Storch. (1973). Estudio Comparado de la Citología e Histología Animal. Urmo, S. A. de Ediciones. Bilbao. pp. 172, 193-203.

29. Wolken, J. J. (1975). Photoprocesses, Photoreceptors, and Evolution. Academic Press, Inc. (LONDON) LTD and New York. pp. 181-247.
30. Wyburn, G. M. (1960). The Nervous System. An Outline of the Structure and Function of the Human Nervous System and Sense Organs. Academic Press, Inc., London and New York. pp. 82-100.
31. Young, R. W. (1969). "The Organization of Vertebrate Photoreceptor Cells". In: The Retina. Morphology, Function, and Clinical Characteristics. UCLA Forum in Medical Sciences, number 8. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. pp. 177-210.