

**ESTUDIO MORFOLOGICO DEL OIDO
INTERNO DE LA PALOMA DOMESTICA
{*Columba livia*}**

ALFREDO ILLESCAS LANDGRAVE

*Sección de Investigación Departamento de Anatomía.
Facultad de Medicina Universidad Nacional
Autónoma de México Ciudad Universitaria, 04510,
México, D.F.*

SILVIA GÓMEZ ESTRELLA

*Unidad de Microscopía Electrónica
Departamento de Virología e Inmunología
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad Universitaria, 04510, México, D.F.*

I. Introducción	310
II. Material y métodos	313
1. Metodo anatómico	313
2. Metodo histológico	314
3. Metodo para el estudio ultraestructural	315
III. Resultados	316
1. Observaciones estereomicroscópicas	316
A. Consideraciones generales del laberinto	316
B. Laberinto óseo	316
C. Laberinto membranoso	317
a). Conductos semicirculares	317
b). Órganos estatoconiales	318
D. Irrigación	318
E. Inervación	318
2. Observaciones histológicas	319

3. Observaciones ultraestructurales	320
A. Epitelio sensorial del sistema vestibular....	320
a). Célula pilosa	321
b). Células sustentaculares	322
B. Epitelio sensorial del sistema coclear o de la audición	323
C. Inervación de los epitelios sensoriales	323
IV. Discusión	324
Referencias	344

I. Introducción

El oído interno es un receptor sensorial periférico de pequeñas dimensiones que se aloja en el tejido óseo craneal. Tiene aproximadamente el volumen de una canica, y alberga un sistema de guía inercial, que informa al individuo de las tres dimensiones del espacio, un amplificador acústico (resonancia) y un analizador de frecuencias, razón por la cual Hudspeth señala que "el oído interno es un triunfo evolutivo de la miniaturización" (1).

En los vertebrados esta constituido por la parte periférica de los sistemas vestibular y auditivo o coclear, ambos con una antigua historia filogenética; el sistema vestibular se observa desde algunos invertebrados, mientras que el sistema de la audición filogenéticamente mas reciente empieza a adquirir importancia a partir de los teleósteos, grupo de peces óseos (2).

El oído interno mas evolucionado corresponde a las aves y a los mamíferos; tanto en unos como en otros, el sistema vestibular es el que proporciona información del espacio, captando las señales de las aceleraciones angular y lineal (3) y el sistema coclear capta el sonido (amplia diversidad de frecuencias de ondas hertzianas producidas por la vibración de medios materiales).

En ambos sistemas la unidad morfofuncional, esta constituida por células altamente diferenciadas, denominadas células pilosas por presentar en uno de sus extremos un haz de prolongaciones citoplásmicas a manera de pelos, que les permiten actuar como mecanorreceptores, con una compleja maquinaria celular especializada para optimizar la transducción (4), proceso que se refiere a la conversión de energía mecánica (forma como se captan las señales de sonido y de aceleraciones angular y lineal) en señales nerviosas, que es la forma como llegan a centros nerviosos superiores para integrarse cognoscitivamente y elaborarse respuestas. En el sistema vestibular se han descrito dos tipos de células pilosas: tipos I y II (5), las cuales, conjuntamente con células de sostén, conforman el epitelio que tapiza 3 sitios del of do interno. Sujeto al sistema vestibular tapizan alas crestas de los conductos semicirculares, sitios que específicamente detectan a la aceleración angular y se informa de la posición de la cabeza con respecto a los giros, así como a los órganos estatoconiales constituidos por las tres máculas (utrículo, sacular y lagenar), en donde se detectan la aceleración lineal y la posición de la cabeza sobre 3 ejes con respecto a un punto fijo. Del sistema aditivo o coclear, el epitelio tapiza al órgano espiral comúnmente conocido como órgano de Corti en los mamíferos. Su homólogo en las aves es la papila basilar. El órgano de Corti (órgano espiral) en mamíferos y la papila basilar en aves detectan las ondas sonoras.

Así el estímulo mecánico adecuado es captado en el epitelio de los distintos órganos receptores por las células pilosas, transducido y conducido al SNC por vías nerviosas independientes: las células pilosas de las crestas de los conductos semicirculares y de los órganos estatoconiales establecen conexiones nerviosas con los núcleos oculomotores, la médula espinal, tallo encefálico y la corteza del cerebelo. Desde hace aproximadamente 5 años se investiga la posibilidad

de conexiones con la corteza cerebral (lóbulo parietal) a través de cadenas neuronales intermedias. Las células pilosas del órgano espiral (mamíferos) o de la papila basilar (aves) establecen relevos en bulbo, protuberancia, mesencéfalo, tálamo y termina en una pequeña área de la corteza cerebral del lóbulo temporal (6).

Desde el siglo XVIII existen en la literatura algunas referencias aisladas sobre el oído interno en vertebrados. Los primeros estudios morfológicos sistematizados de dicho órgano fueron realizados por Retzius a fines del siglo XIX (7), publicaciones clásicas aun consultadas y citadas. Destacan en la década de los años treinta los conocimientos aportados por De Burlet sobre el laberinto periótico (perilinfático) (8). El microscopio electrónico permitió a Wersall, en 1956, distinguir, los dos tipos ya mencionados de células pilosas vestibulares. Poco tiempo después, Lowenstein y Wersall introducen el concepto básico de la polarización morfológica de dichas células (9). A finales de los sesentas, Catherine Smith aporta datos muy importantes sobre la ultraestructura del oído interno, y clasifica a las células pilosas de la papila basilar en cortas y largas, a diferencia de las pilosas vestibulares, clasificadas en tipos I y II (10).

En las aves, el oído interno juega un preponderante papel para la sobrevivencia del ave como individuo, así como para la preservación de su especie. La función vestibular es de enorme significación porque las aves son vertebrados particularmente móviles. Las características más importantes de las aves se relacionan con la conquista del ambiente aéreo, al que ningún otro tipo de vertebrado ha podido adaptarse de manera tan completa. La función auditiva es también particularmente interesante en las aves por el tipo de comunicación que se realiza entre ellas. Entre los vertebrados, las aves poseen uno de los más desarrollados sistemas acústicos lo que explica la notable capacidad que algunas aves tienen de

localización del sonido, por ejemplo el búho, y la enorme capacidad de ecolocación desarrollada por otras aves (11), comparable a la de los murciélagos (mamíferos con capacidad de desplazamiento aéreo).

El oído interno de las aves, asemejanza del de los mamíferos, cumple una triple función sensorial empleando el mismo tipo de células mecanorreceptoras. La paloma doméstica (*Columba livia*), en especial, posee un órgano auditivo la papila basilar morfológicamente similar y de función homóloga al órgano de Corti de los mamíferos, razones porque se seleccionó a la paloma doméstica como modelo animal adecuado para realizar estudios morfofuncionales de este órgano sensorial. Estos estudios pueden extrapolarse a mamíferos, en particular al hombre, en el cual, por razones obvias, es muy difícil realizar estudios del oído interno, sobre todo a nivel ultraestructural.

El presente trabajo es un estudio morfológico del oído interno de la paloma doméstica a diferentes niveles de organización: anatómico, realizado con microscopía estereoscópica, histológico, realizado con microscopía de campo claro y tinciones de H. E., y ultraestructural, realizado con microscopía electrónica de transmisión.

II. Material y métodos

Se colectaron de manera aleatoria 28 palomas domésticas de los dos sexos, de 4 a 6 semanas de edad, con pesos de 300 a 700g; cuatro ejemplares se utilizaron para el estudio macroscópico, 4 para el estudio histológico y 20 ejemplares se destinaron al estudio ultraestructural.

1. Método anatómico

Las palomas fueron anestesiadas por vía intraperitoneal con pentobarbital sódico, en dosis de 3 mg x 100 g de peso

corporal. Inmediatamente después fueron decapitadas. Cada cabeza se seccionó sobre el plano mediano. Con ayuda de un estereomicroscopio, a cada hemicráneo se le extrajo el encéfalo y las meninges y se identificó el canal semicircular rostral (anterior), el cual se tomó como punto de referencia (Figura 1). Se disecó el laberinto óseo y con un bisturí y aguja de microcirugía se practicó una perforación en cada canal semicircular, dos perforaciones en el vestíbulo y una perforación en la coclea, en las cuales se insertaron micropipetas para introducir, en los espacios perilinfáticos, soluciones fijadoras que indurarán las partes membranosas para facilitar una disección cuidadosa de la pared del laberinto óseo (Figura 1), con objeto de exponer ampliamente al laberinto membranoso (Figuras 2, 3 Y 4).

2. Metodo histológico

Las palomas fueron anestesiadas por vía intraperitoneal con pentobarbital sódico en dosis de 4 mg por cada 100 g de peso. Cada ejemplar se perfundió por vía sanguínea, primero con solución de Ringer para aves, con el objeto de lavar el lecho vascular. Una vez permeados los vasos sanguíneos, se introdujo formol buffer neutro. Terminada la perfusión, las aves fueron decapitadas y se procedió a realizar la disección en la misma forma descrita en el metodo anatómico. Los laberintos membranosos se incluyeron en parafina. Con un micrótomos de rotación AM 820 American Optical, se obtuvieron secciones de las áreas sensoriales de 10 a 20 micrómetros de espesor, se tiñeron con hematoxilina y eosina, se observaron y fotografiaron en un fotomicroscopio Zeiss con película Kodak Tri-X-Pan de asa 400.

3. Metodo para el estudio ultraestructural

Veinte palomas fueron anestesiadas por vía intramuscular con Equi-Thesin* a dosis de 0.25 ml por 100 g de peso, para ser intervenidas quirúrgicamente para exponer el oído medio y parte del laberinto óseo. Ya expuestos se siguió la técnica de fijación local recomendada por Tanaka y Smith (12). Con una aguja de microcirugía se practicaron orificios en la pared ósea de la cóclea, el vestíbulo y los canales semicirculares; se insertaron micropipetas, a través de las cuales se introdujo una mezcla de glutaraldehído y para formaldehído con 0.9 m Eq/l de Ca⁺⁺, pH de 7.2 y osmolaridad de 180 mOsm/l. La base de la columella fue extraída para abrir la ventana oval y permitir el drenaje del fijador. Una vez efectuada la perfusión local intralaberíntica, cada paloma fue decapitada; se extrajo el laberinto óseo, el cual se depositó en la misma solución fijadora por 12 horas mas a temperatura ambiente, se lavó con amortiguador de fosfatos durante 20 minutos y se posfijaron con tetraóxido de osmio. La deshidratación se realizó con alcoholes porcentuales ascendentes; en el alcohol al 70% se extrajo la pared ósea que rodea al laberinto membranoso. Al terminar la deshidratación con alcohol al 100%, las muestras se colocaron en óxido de propileno e incluyeron en Epón. Se polimerizaron a 63° C durante 24 hs. La ultramicrotomía se realizó en un aparato Sorvall Porter Blom MT-2. Los cortes semifinos de un micrómetro de espesor se tiñeron con azul de toluidina para seleccionar las áreas de interés para cortes finos. Los cortes finos seleccionados para ser observados fueron los de color dorado de la escala de Peachey (13), los cuales se montaron en rejillas de 400 mallas y se contrastaron con acetato de uranio y nítrato de plomo. Las rejillas fueron observadas y fotografiadas en microscopios electrónicos Zeiss EM/9/S-II y Zeiss EM/900.

* Jensen-Salsbely Lab. Kansas city Mo. USA. Cada 500 ml contiene ~328 g de hidrato de cloral, 75 g de pentobarbital y 164 g de sulfato de magnesio, en solución acuosa de propilenglicol 35% con 9.5 % de alcohol.

III. Resultados

1. Observaciones estereomicroscópicas

A. Consideraciones generales del laberinto

En las aves, el laberinto se aloja en varias cavidades esculpidas en el tejido esponjoso de diversos huesos del cráneo (Figura 1). Como su nombre lo indica, la forma del laberinto es irregular; sin embargo, fue posible distinguir en el laberinto de las palomas estudiadas un eje longitudinal mayor que, según la bipedestación normal del ave, tiene una dirección oblicua que va de dorsal a ventral (de arriba hacia abajo), de caudal hacia rostral (de atrás hacia adelante) y de superficial hacia profundo (de afuera hacia adentro).

Clásicamente, al laberinto aviario se le distinguen dos zonas: la dorsal, constituida por los tres conductos semicirculares y el utrículo (Esquema 1) y la zona ventral, formada por el sáculo, el conducto endolinfático y la coclea, esta última en su extremo distal contiene a la mácula lagenar (Esquemas 1y2).Anatómicamente esta división del laberinto aviario proporciona ventajas como un sistema de referencia, pero no refleja con precisión la subdivisión funcional del mismo, ya que las dos áreas, tanto la dorsal como la ventral, contienen órganos estatoconiales, los cuales pertenecen al sistema vestibular de guía inercial.

B. Laberinto óseo

Está conformado por una delgada pero resistente capa de hueso compacto que envuelve al laberinto membranoso, imprimiendo a éste la forma que tiene el laberinto óseo, con algunas variables.

En la paloma se observó que, a través de varios sitios del laberinto óseo, se establece comunicación entre el laberinto

membranoso y partes colindantes de la cabeza. Las comunicaciones son las siguientes: 1. En la cara lateral del laberinto óseo, las ventanas oval (vestibular) y redonda (coclear) comunican con el oído medio (Esquema 1). 2. En la cara medial del laberinto óseo se observan dos aberturas: el acueducto vestibular por donde pasa el conducto endolinfático en su trayecto hacia el interior del cráneo, y el meato acústico interno, constituido por varios poros que dan paso a las ramificaciones del nervio vestíbulo-coclear. Una de estas ramificaciones es el nervio cócleolagénar (Figura 3). 3. Una comunicación mas observada en dirección al interior del cráneo es el acueducto coclear (conducto perilinfático), el cual se origina del receso de la escala timpánica y termina a nivel del espacio subdural (Esquema 2).

Cada uno de los 3 canales semicirculares - rostral, caudal y lateral están orientados con respecto a un plano en el espacio. 1. El canal rostral es el mas grande y de geometría mas compleja. Su mayor plano de orientación es vertical, pero por su forma de S, una parte menor del canal tiene un plano de orientación horizontal, casi paralelo con el plano principal del canal lateral (Esquema 1 y Figura 1). 2. El canal lateral tiene forma de C y su plano principal de orientación es horizontal (Esquema 1 y Figura 1). 3. El canal semicircular caudal también tiene forma de C, mas su plano de orientación es oblicuo en relación con el plano mediano (Figura 1).

C. Laberinto membranoso

a). Conductos semicirculares

Los canales semicirculares membranosos son verdaderos conductos y así se les llama, conductos semicirculares. Cada conducto semicircular se ensancha en uno de sus dos extremos, formando la ampolla membranosa. Los conductos semicirculares desembocan en el utrículo (Esquema 1). Los

conductos semicirculares rostral y caudal se unen caudalmente, junto con su cubierta ósea, formando una desembocadura comunal utrículo, llamada pilar común o seno utricular dorsal (14), de tal forma que son 5 y no 6 los sitios por los cuales los conductos semicirculares desembocan en el utrículo.

b). Órganos estatoconiales (utrículo, sáculo y lagena)

El utrículo con forma de saco alargado, se localiza en la parte central de la zona dorsal del laberinto membranoso (Esquema 1).

El sáculo es otro pequeño saco localizado ventralmente al utrículo (Esquema 1). De su parte caudal interna se origina el conducto endolinfático que atraviesa el acueducto vestibular y se expande ligeramente en el saco endolinfático situado en la cavidad craneal. Estos órganos estatoconiales se comunican entre sí mediante el conducto utrículo-sacular. Ventralmente al sáculo se localiza la cóclea (Esquema 1), que tiene forma de un tubo alargado, ligeramente curvado con una dilatación en su extremo rostral que corresponde a la mácula lagenar, tercer órgano estatoconial que forma un fondo de saco al conducto coclear, (estableciéndose así el circuito cerrado del laberinto membranoso) (Esquema 1, Figura 4).

D. Irrigación

El laberinto de la paloma está irrigado por la arteria auditiva interna, rama del sistema de las arterias vertebrales.

E. Inervación

La inervación de las estructuras sensoriales del laberinto es proporcionada por el VIII par craneal (N. vestíbulo-coclear), que se divide en dos ramas: rostral (anterior) y caudal (posterior). El primero proporciona las ramas que inervan las crestas de los conductos semicirculares, rostral y lateral, y a

la macula utricular. El segundo da origen a los nervios vestibular ventral coclear y lagenar (Figura 2). El nervio vestibular ventral inerva a la cresta del conducto semicircular caudal (posterior), a la macula sacular y a la macula neglecta. El nervio coclear inerva ala papila basilar, y el nervio lagenar, rama del nervio cocleo lagenar, inerva a la macula lagenar (Figuras 2 y 3).

2. Observaciones histológicas (microscopía óptica)

Se identificó el epitelio sensorial en los siguientes órganos receptores:

- En las tres crestas ampulares, localizadas en las ampollas membranosas de los conductos semicirculares.
- En las maculas utricular y neglecta del utrículo.
- En la macula del sáculo.
- En la papila basilar y en la macula lagenar del conducto coclear.

El epitelio sensorial de todas las estructuras mencionadas es cilíndrico pseudoestratificado (Figura 5), con dos tipos celulares: células pilosas con finas proyecciones citoplásmicas en su superficie apical (Figura 6), que alternan en forma no regular con células sustentaculares de superficie apical lisa (Figura 6). En la macula neglecta, se identificaron - además de las células ya mencionadas - las células no sensoriales claras y oscuras de Dolhman (15).

El extremo apical de ambas células esta en contacto con el espacio endolinfático, que en todas las muestras procesadas pierden el líquido endolinfático y en la mayoría de las muestras también se pierde a la estructura de cubierta cúpula en las crestas, membrana estatocional en las maculas y membrana

tectoria en la papila basilar- quedando sólo restos de ella (Figura 5).

El tejido conectivo que sostiene al epitelio sensorial tiene aproximadamente de 25 a 35 micrómetros de espesor y colinda con el espacio perilinfático (Figuras 5 y 6). El tejido conectivo es más celular que fibroso.

El conducto coclear está formado por tres estructuras con características histológicas definidas: la papila basilar, la mácula lagenar y el tegmento vasculoso. Las dos primeras presentan el epitelio sensorial ya mencionado. Las características celulares de éstos órganos receptores se describen con mayor detalle a nivel de ultraestructura.

3. *Observaciones ultraestructurales (microscopía electrónica de transmisión)*

Se estudiaron los ocho epitelios sensoriales de los órganos receptores del oído interno de la paloma. Estos fueron: tres crestas de los conductos semicirculares (rostral, caudal y lateral); cuatro máculas: dos utriculares, una sacular y una coclear, y por último la papila basilar.

Los epitelios sensoriales de los órganos receptores vestibulares presentan similitudes básicas, que serán consideradas de manera general. El epitelio de la papila basilar, epitelio sensorial del órgano coclear, presenta algunas diferencias que se señalarán en su oportunidad.

A. Epitelio sensorial del sistema vestibular

El sistema vestibular de las aves tiene un epitelio sensorial formado por una sola capa de células, con núcleos colocados en diversos planos. Está delimitado en su base por una delgada pero continua membrana basal (Figura 7). El espesor del epitelio varió según el receptor estudiado; el de menor grosor

correspondió al epitelio sensorial de las crestas ampulares (Figura 9). El epitelio sensorial, está constituido por mecanorreceptores que fácilmente se reconocen por el haz de prolongaciones citoplasmáticas que presentan en su superficie libre (apical), por células sustentaculares que se intercalan irregularmente entre los mecanorreceptores (Figura 8, 9 y 11A) y por un tejido conectivo subepitelial poco común por el tipo y organización de fibras que presenta (Figura 14).

a). Célula pilosa (célula sensorial o mecanorreceptor)

Las células pilosas tipo I y II fueron descritas por primera vez en las crestas ampulares del cobayo (5). En 1974 Wersall y Bagger-Sjobach emplearon la misma terminología para designar alas células sensoriales del sistema vestibular de las aves (16).

Las células tipo I y II ultraestructuralmente tienen denominadores comunes; ambas presentan un haz de largos cilios o pelos receptores, que se proyectan de su superficie apical alas estructuras de cubierta cúpula, membrana estatoconial y membrana tectoria-. Dicha cubierta también es difícil de preservar, aun con las técnicas de fijación para microscopía electrónica; en muy pocas muestras se pudo observar (Figura 16), porque se pierde fácilmente con el procedimiento técnico al que debe someterse el tejido para su estudio (Figuras 8, 10, 11 A y B).

Cada haz de cilios está formado por 2 tipos de pelos sensoriales: uno solo cinetocilio y un numero variable de estereocilios (Figuras 10, 11 A y B). El cinetocilio es el pelo sensorial de mayor longitud y se localiza siempre en la periferia del haz (Figuras 10, 11 Ay B); en su extremo distal presenta una dilatación que no es fácil de documentar (Figura 10). Esta dilatación distingue al cinetocilio del oído interno de otros cilios, *v. gr.*, los cilios de las vías respiratorias.

Los estereocilios no tienen un tamaño uniforme, la longitud de ellos se reduce gradualmente conforme se alejan del cinetocilio (Figuras 10 y 11 A y B). Cada estereocilio adelgaza su diámetro en su extremo basal (Figuras 10 y 11A). Tanto el cinetocilio como los estereocilios están formados por prolongaciones de la membrana plasmática, que en el cinetocilio reviste a un complejo de microtúbulos, organizados con la clásica fórmula de 9 pares + 2, es decir, 9 microtúbulos dobles en la periferia y dos microtúbulos centrales (Figura 11B). En los estereocilios, la membrana plasmática reviste a un compacto conjunto de filamentos de actina (Figura 11B). Únicamente los estereocilios son los que emergen de la placa cuticular y se trata de una zona citoplasmática, carente de organelos (Figuras 11 A y 12). Tiene forma triangular y se extiende a una profundidad variable en la célula, es más electrodensa que el resto del citoplasma celular (Figuras 2, 16). Por debajo de la placa cuticular, existe en el citoplasma de la célula pilosa un gran número de mitocondrias (Figura 2).

En el epitelio vestibular de las palomas estudiadas, se diferenciaron las células pilosas I y II por su forma y por su afluencia de terminaciones nerviosas. La célula tipo I tiene forma de ánfora, y está rodeada en su totalidad por sólo una fibra nerviosa formándole un cáliz, que establece con la célula sensorial varios puntos de sinapsis (Figura 9). La pilosa tipo II es de forma cilíndrica y establece relación sináptica con más de una fibra nerviosa que se limitan a su base (Figura 9).

b). Células sustentaculares (células de sostén)

Son células cilíndricas que presentan en su superficie libre un número reducido de microvellosidades (Figura 9). Los núcleos localizados en la base de la célula son de forma esférica u ovoide. Las células de sostén se unen entre sí y con las células sensoriales (pilosas) por uniones de tipo hermético (*zonula ocludens*) muy conspicuas, localizadas apicalmente (Figuras 11 y 16).

B. Epitelio sensorial del sistema coclear o de la audición

En las aves la papila basilar es el órgano receptor del sonido. Esta constituido por células receptoras pilosas y células sustentaculares. Las células receptoras son columnares (Figura 16), a diferencia de las pilosas vestibulares, que tienen forma de ánfora (Figura 9), razón por la cual las células pilosas del epitelio de la papila basilar fueron clasificadas por Smith en largas y cortas (16). Ambas tienen también un haz de estereocilios y un solo cinetocilio. Las células pilosas largas tienen una placa cuticular, que por su extensión hacia la profundidad de citoplasma celular presenta una forma de canasta (Figura 16). Los núcleos de las células pilosas de la papila basilar son más grandes y se localizan centralmente. Entre las células pilosas, se encuentran las células sustentaculares, que en los sitios de unión hermética con las células pilosas, presentan microvellosidades agrupadas que forman un ramillete, que imprimen un aspecto distintivo al neuroepitelio de la papila basilar (Figura 16).

Ocasionalmente, se observó un tipo de células intermedias entre las pilosas largas y cortas, hecho que establece una diferencia más con el neuroepitelio vestibular.

La inervación es también doble, y se observaron terminaciones nerviosas con pocas vesículas, así como otras con abundantes vesículas neurotransmisoras.

C. Inervación de los epitelios sensoriales

El epitelio sensorial de los diferentes órganos receptores del oído interno contiene nervios intraepiteliales (Figuras 7 y 8), provenientes del tejido conectivo subepitelial, donde se encuentran numerosos grupos de nervios mielinizados (Figura 13), que al dirigirse hacia el epitelio, pierden su envoltura de mielina, invaginan a la membrana basal subepitelial (Figura 14) y penetran terminaciones nerviosas amielínicas (Figura

7). Los nervios intraepiteliales amielínicos establecen sinapsis con las células pilosas I y II de los órganos receptores vestibulares (Figura 14), y con las células pilosas largas y cortas del órgano coclear (Figura 16). Las sinapsis observadas fueron de tipo eléctrico y químico (Figura 15), estas últimas caracterizadas por la abundancia de vesículas sinápticas, las cuales se observaron colocadas predominantemente ya sea en el citoplasma de la célula receptora o en el axoplasma de la fibra nerviosa (Figura 15).

IV. Discusión

Los resultados obtenidos permiten inferir que el diseño estructural del oído interno de la paloma doméstica (*Columba livia*) es, en términos generales, esencialmente el de los vertebrados superiores. Ambos tienen, básicamente el mismo tipo de epitelio receptor: un epitelio con terminaciones nerviosas intraepiteliales que hacen sinapsis con células mecanorreceptoras, que en su extremo libre presentan pelos sumergidos en la estructura de cubierta que se encuentra en el espacio edolinfático y una innervación doble, eferente y aferente. Sin embargo existen ciertas diferencias.

Las diferencias anatómicas observadas fueron: 1. El laberinto óseo en la paloma ocupa varios huesos del cráneo, mientras que en los mamíferos se aloja en un solo hueso, el temporal, corroborándose lo señalado por Jollie en 1957 (18). 2. En el sistema vestibular, el tamaño de los canales semicirculares es realmente grande en proporción al tamaño del cráneo de las palomas. Con base en la morfología anatómica de los canales y conductos semirculares de las aves, Turkewitch, quien ha realizado estudios muy completos al respecto, señala que el considerable desarrollo de éstos es propio de las aves con excelentes hábitos de vuelo (19). 3. La orientación de los siguientes canales semicirculares de la paloma es más compleja

que en los mamíferos: la del rostral, por su forma de "S" y la del canal caudal, porque forma con el plano mediano, un ángulo de 45 grados. Esto, aunado a la observación de la orientación de las maculas de los órganos estatocoriales en diferentes planos en el espacio, ha conducido a suponer que, en la paloma el sistema de guía inercial desempeña una función más precisa que la de los mamíferos, lo cual, como indica Lowenstein, "permite atribuirles diferentes funciones direccionales", que en los mamíferos no se da (20).

En cuanto al sistema de audición en la paloma, las relaciones situacionales de las estructuras que conforman la cóclea concuerdan con la topografía coclear de las aves en general (21). Pero con respecto a los mamíferos, también existen ciertas diferencias, con la conocida excepción de los monotremas (20). Los mamíferos poseen una cóclea en forma de espiral (cocleariforme), mientras que en las aves la cóclea es un tubo alargado y dilatado en su extremo distal (Figura 2). Los mamíferos carecen de macula lagenar mientras que en las aves es muy ostensible.

La inervación del laberinto en los especímenes estudiados, esta de acuerdo con la sistematización que hace Boord del nervio vestibulo-coclear en las aves (22), que difiere de la inervación en mamíferos, fundamentalmente por la ausencia en éstos del nervio lagenar.

Ultraestructuralmente, en el epitelio de los órganos vestibulares y en el del órgano coclear de las palomas, los dos tipos de células pilosas tienen notable similitud con la célula pilosa de los mamíferos. Presentan un haz de pelos sensoriales hacia la luz de los espacios endolinfáticos, que determinan la polarización morfológica de la célula pilosa (23). Además, el haz de pelos sensoriales, conformado por un solo cinetocilio (quinocilio) que guarda una posición periférica con el resto de los pelos constituidos por estereocilios, cuya longitud decrece a medida que se alejan del cinetocilio, determina también una

polarización funcional del haz, y ésta es una condición estructural de las más elaboradas y específicas que una célula puede presentar.

Según Hudspeth, el haz de pelos se origina bajo un programa morfogenético, ya que se ha observado experimentalmente en vertebrados inferiores que cuando se lesiona a las células pilosas, éstas se regeneran, pero sin pelos sensoriales (1).

Las células pilosas de tipo I y II de la paloma que tienen mayor similitud con las células pilosas de los mamíferos, son las de los órganos vestibulares, corroborándose lo señalado por otros autores (16, 23).

Baird y Lewis (24) proponen, con base en un estudio funcional y biofísico, que las variaciones morfológicas del quinocilio reflejan variaciones en sus propiedades de viscoelasticidad, un parámetro físico-químico, que determina la relación entre los estereocilios y la membrana de cubierta donde se encuentran inmersos.

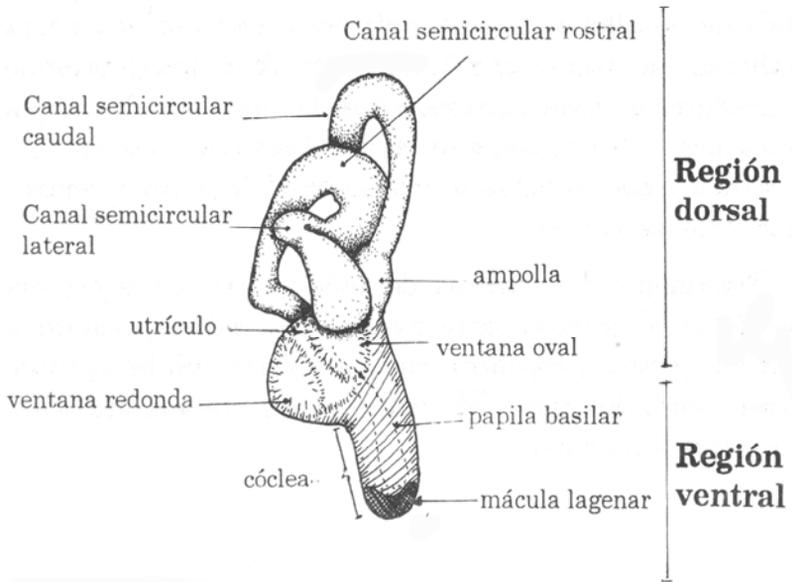
En relación con las sinapsis químicas observadas y de acuerdo con las referencias de Spoendlin y Gacek (25), que las sinapsis con abundantes vesículas sinápticas en el citoplasma de la célula receptora son de tipo aferente, mientras aquellas que tienen a las vesículas sinápticas en el axoplasma del nervio son eferentes.

La longitud de la papila basilar de la paloma es corta, en comparación con el órgano de Corti de los mamíferos, pero esto se compensa por la gran amplitud que tiene la membrana basilar, la distribución de las células pilosas y la presencia de innervación doble, aferente y eferente.

Otro hecho que llamó la atención en el estudio realizado, fue que las células pilosas tienen un gran desarrollo de su aparato reticular interno, muy semejante al observado en las neuronas, lo cual probablemente constituya un indicativo de sus características neurotransmisoras.

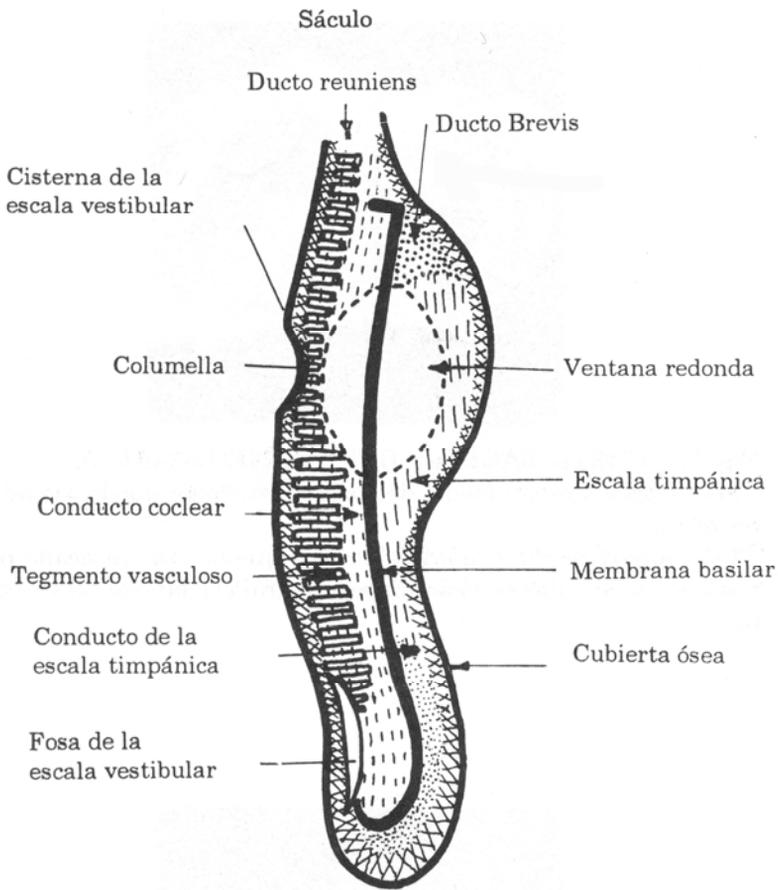
En resumen, se concluye que la morfología de la célula pilosa es de suma importancia. Su conocimiento proporciona las bases fisiológicas y biofísicas que permiten el conocimiento integral de éstas células. Conocer la disposición de los pelos sensoriales del haz, es el paso inicial para comprender que la deflexión de ellos, bajo el estímulo mecánico apropiado, cierra o abre canales iónicos membranales, dando inicio al proceso de transducción y tener como resultado la conversión de energía mecánica - que es como se capta el estímulo- en energía eléctrica - que es como se transmite el impulso a centros nerviosos superiores.

Finalmente, la similitud del oído interno de la paloma doméstica (*Columba livia*) con el de los mamíferos, incluido el hombre, permite proponerlo como un buen modelo biológico de experimentación, cuyos resultados puedan ser extrapolables a la especie humana.



Esquema 1. LABERINTOAVIARIO. La región dorsal comprende a los 3 canales semicirculares y al utrículo. En la región ventral se localizan el sáculo, el conducto coclear, la papila basilar y la macula lagenar.

En el límite divisorio están las dos comunicaciones que el oído interno establece con el oído medio, las ventanas ovales (vestibular) y redonda (coclear).



Esquema 2. CORTE LONGITUDINAL DEL TUBO COCLEAR A VIARIO. Se aprecia la relación situacional que guardan las diversas estructuras cocleares y la disposición de los espacios perilinfáticos. La membrana basilar constituye la pared medial del conducto coclear y el tegmento vasculoso forma su pared lateral.

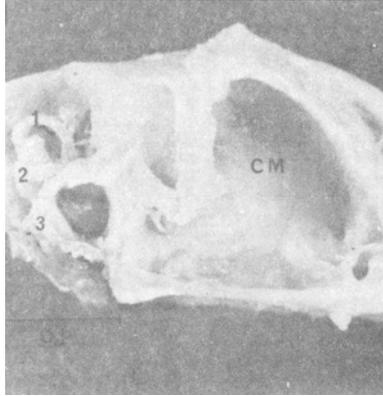


Fig.1. CORTE SAGITAL **DEL CRANEO AVIARIO.**

CM=Compartimento medio del cráneo en donde queda alojado el encéfalo.

CP=Compartimento caudal del cráneo que ha sido disecado para mostrar los canales semicirculares: rostral (1), lateral (2) y caudal (3).

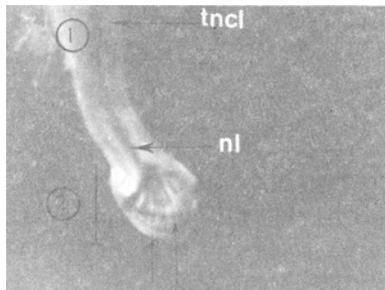


Fig. 2. COCLEA MEMBRANOSA DISECADA. (Conducto coclear). Es un tubo ligeramente curvo y dilatado en su extremo distal, que constituye la lagena (2).

En su interior se aprecia el conducto endolinfático (1), así como el tronco del nervio cócleo-lagena (tncl) y las ramificaciones del nervio lagena (nl) (flechas). Estereomicrografía 20x.

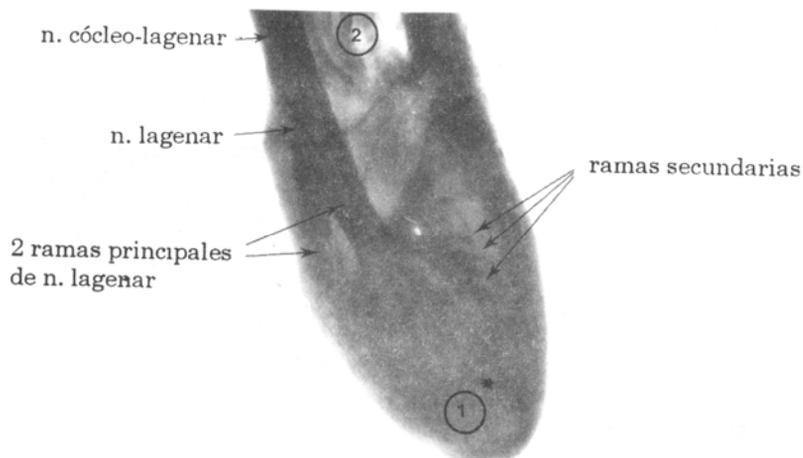


Fig. 3. LAGENA. Detalle de la zona dilatada del extremo terminal de la cóclea membranosa, (lagena).

En el interior del fondo de saco lagenar se sitúa la macula lagenar (*) (órgano estatoconial).

Por transparencia se identifica el patrón de ramificación de su inervación.

1. Lagena 2. Cóclea

Estereomicrografía 40x.



Fig.4. DETALLE DE LA LAGENA. Membrana estatoconial (flecha). Fondo de saco que cierra el conducto coclear (*). Estereomicrografía 40x.

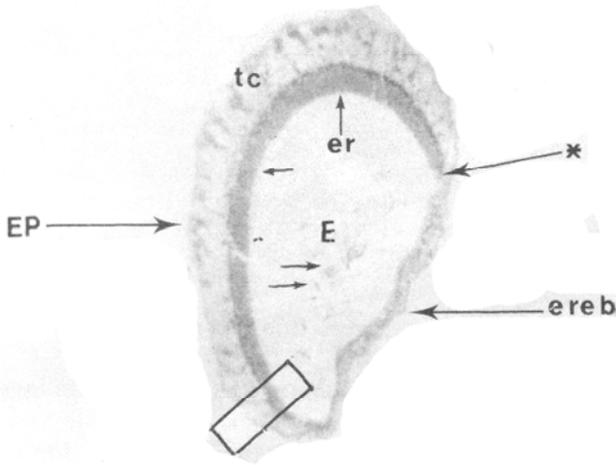


Fig. 5. SECCIÓN TRANSVERSAL DE LA LAGENA. El espacio endolinfático (E) está rodeado por un epitelio de células altas (epitelio receptor=er) y por un epitelio plano (epitelio de revestimiento=ereb). Entre los 2 tipos de epitelios existen zonas de epitelio de transición (asterisco). Los epitelios están rodeados por tejido conectivo (tc) de mayor espesor hacia el epitelio receptor. El tejido conectivo a su vez está rodeado por el espacio perilinfático (EP). El espacio endolinfático *in vivo* contiene endolinfa y a la membrana otolítica (estructura de cubierta), de la que quedan solamente algunos restos (2 flechas). Fotomicrografía 200x.

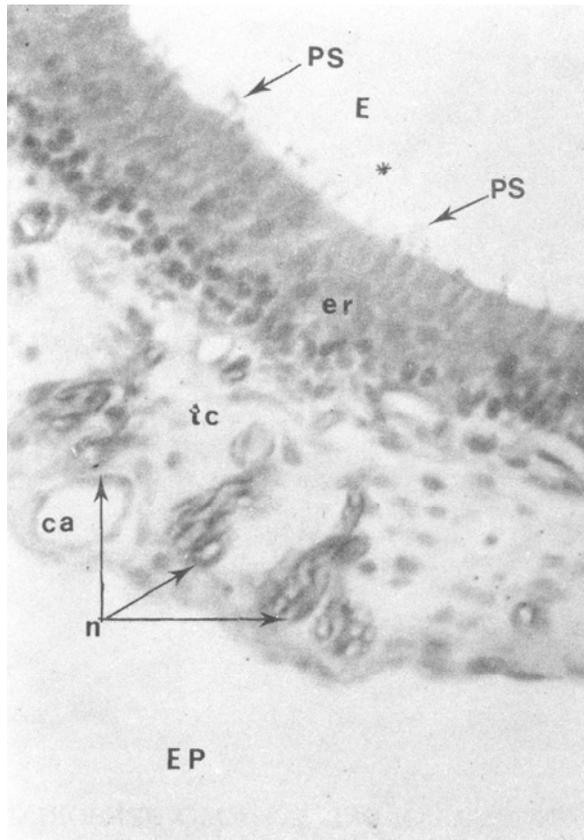


Fig. 6. DETALLE DEL EPITELIO SENSORIAL DE LA LAGENA. Amplificación de la zona indicada en el recuadro de la Figura 5. Las células del epitelio receptor (er) muestran en su extremo libre finas proyecciones citoplasmáticas, que corresponden al haz de pelos (PS) que *in vivo* se encuentra sumergido en la estructura de cubierta, perdida durante el procesamiento de la muestra (asterisco). El tejido conectivo subepitelial colinda con el espacio perilinfático (EP); contiene capilares (ca) y nervios (n). Fotomicrografía 240x.

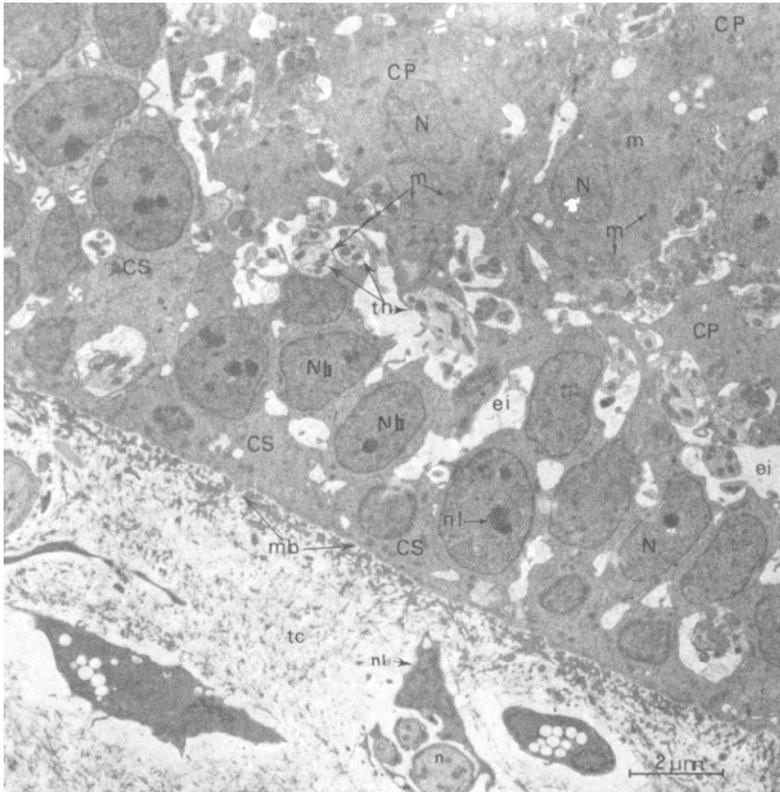


Fig.7. ZONA BASAL DEL EPITELIO SENSORIAL DE LA MACULA LAGENAR. La ultraestructura de la base del epitelio sensorial permite observar que, en la parte basal del epitelio, los espacios intercelulares (ei) están dilatados y tienen numerosas fibras nerviosas amielínicas (tn). Entre el epitelio y el tejido conectivo se identifica una delgada pero continua membrana basal (mb). En el epitelio, la mayoría de los núcleos basales (Nb) corresponde a células de sostén (CS). Por arriba de estos núcleos las células son de tipo piloso (CP). Tanto las células pilosas como las fibras nerviosas contienen abundantes mitocondrias (m). En el tejido conectivo (tc) se observan nervios (n) con su neurolemocito (nl).

Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 10,340x.

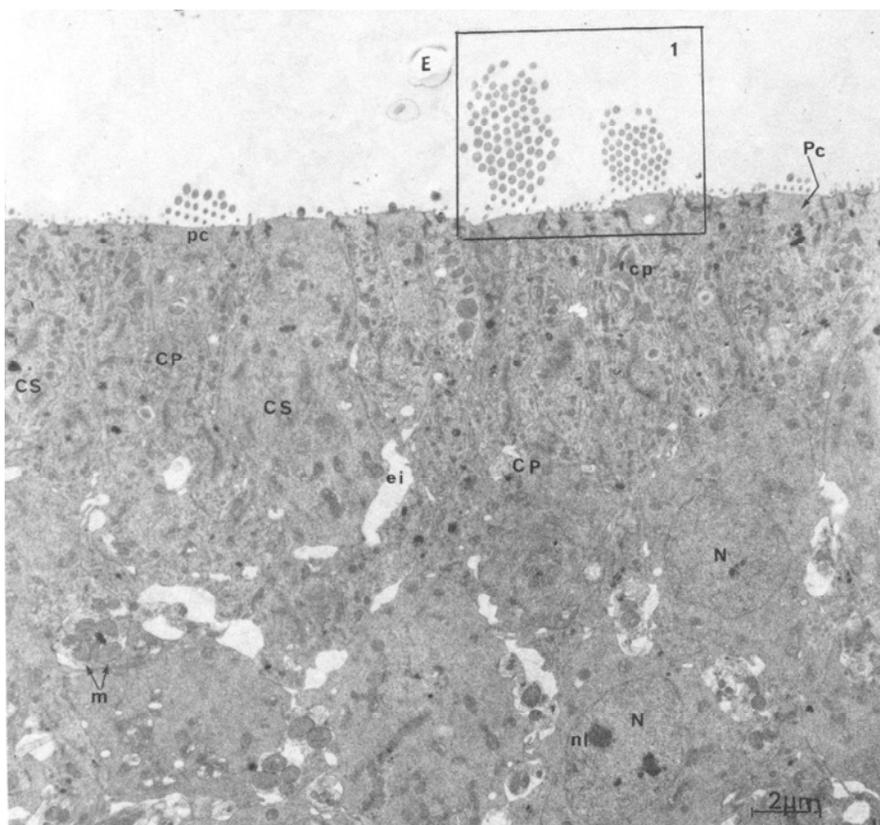


Fig.8. PANORAMICA DEL EPITELIO SENSORIAL VESTIBULAR.

La fotografía no abarca toda la altura del epitelio; solamente muestra la zona que colinda con el espacio endolinfático (E) y se omite a la parte basal documentada en la Figura 7.

Se identifican las células pilosas (CP) por el haz de pelos que presenta en su superficie libre y por la placa cuticular (Pc), que es una pequeña zona de forma triangular, localizada apicalmente en la célula.

Hacia la base del epitelio se observan espacios intercelulares (ei) dilatados y en algunos de ellos nervios con abundantes mitocondrias. N = núcleos de las células epiteliales, nl = nucleolo. Fotografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 9,740x.

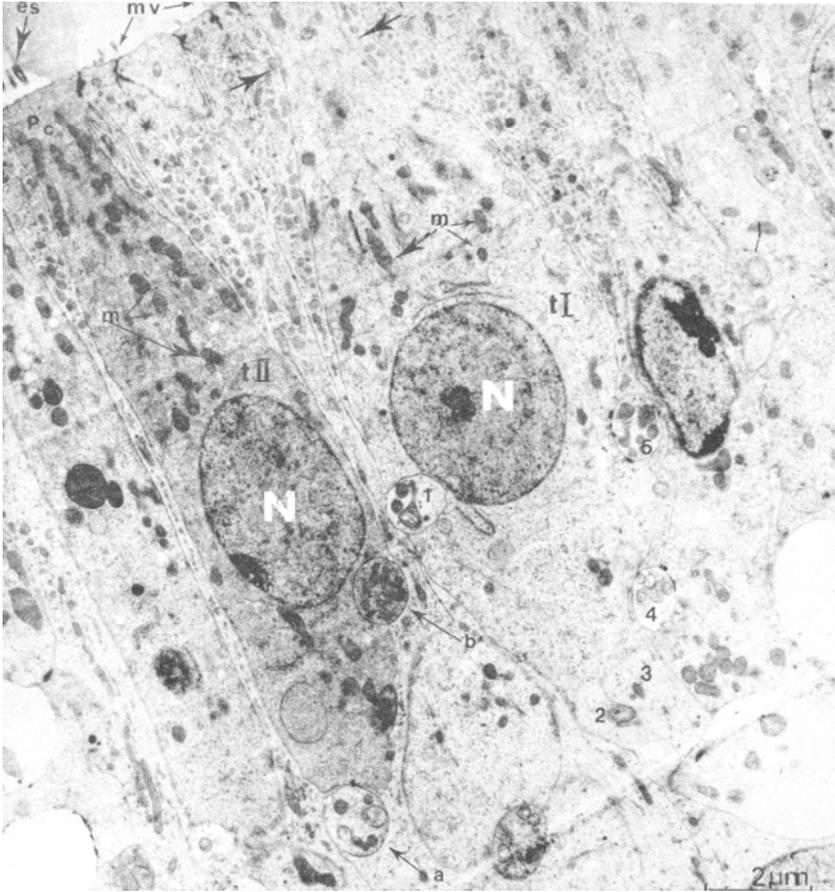


Fig. 9. CELÚLAS PILOSAS TIPO I Y II. Parte apical del epitelio de la cresta. Se identifican las 2 células pilosas vestibulares. La tipo I (tI), que tiene forma de ánfora (nótese el cuello de la ánfora, flechas) presenta varios sitios de sinapsis (1,2,3,4y 5) que la rodean. El tipo II (tII) tiene forma cilíndrica y las fibras nerviosas (a,b) se localizan exclusivamente en su base. CS=Células de sostén con escasas microvellosidades (mv) en su superficie apical. es=Pelos sensoriales. E=espacio endolinfático. Ps=Placa cuticular. m=Mitocondrias de células pilosas.

Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 10,990x.

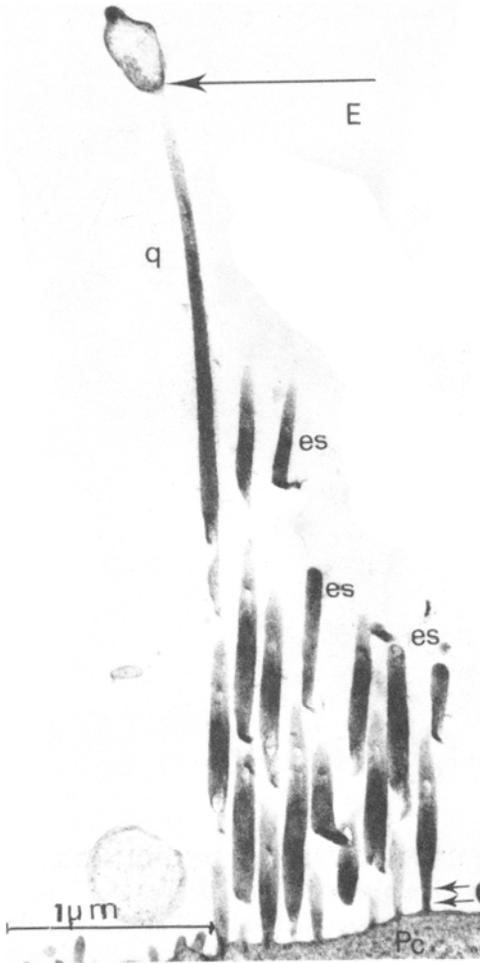


Fig. 10. ESTEREOCILIOS Y QUINOCILIO. Detalle del haz de pelos del epitelio sensorial de la macula utricular. Un solo quinocilio (q) se localiza en la periferia del haz, presenta una dilatación en su extremo terminal (flecha) y numerosos esterocilios (es), cuya longitud decrece conforme se alejan del quinocilio.

Los esterocilios presentan reducción del diámetro en su extremo proximal (2 flechas). Pc=Placa cuticular. E=Espacio endolinfático. Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 23,890x.

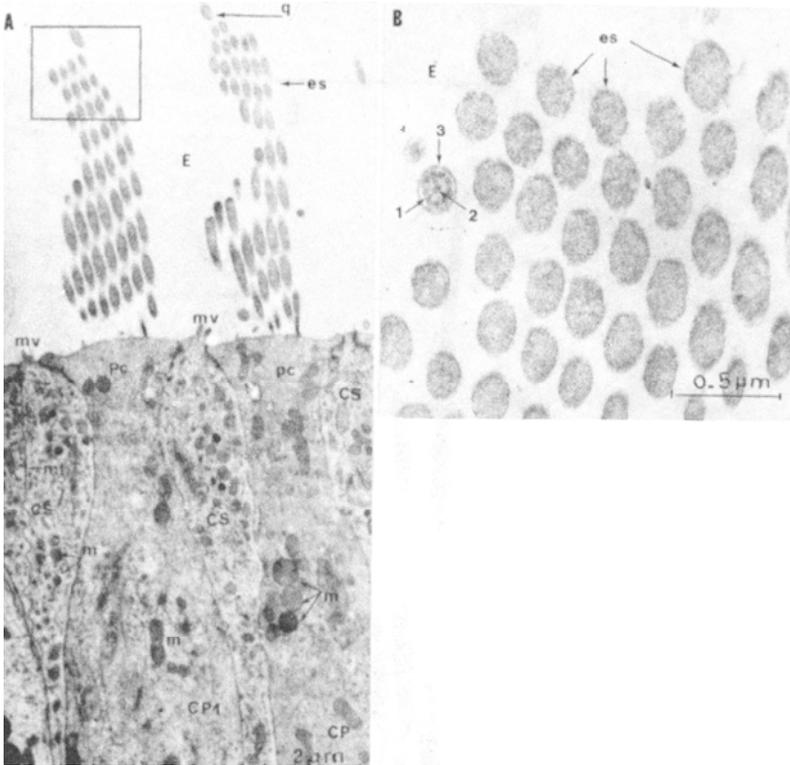


Fig.11. CORTE TRANSVERSAL DEL QUINOCILIO. A. Parte apical de dos células pilosas (CP y CP1) con su respectivo haz de pelos sensoriales y su placa cuticular (Pc). Tres células de sostén (CS) con sus microvellosidades (mv).

Célula pilosa tipo 1 (CP,1), nótese el estrechamiento que presenta en forma de cuello de botella. En los dos haces de pelos el quinocilio es el de mayor longitud. E=Espacio endolinfático. es=Estereocilios. B. Haz de pelos sensoriales cortados transversalmente. En el quinocilio se identifican 9 pares de microtúbulos periféricos y dos pares de microtúbulos centrales (2) y la membrana plasmática (3). Los estereocilios (es) contienen un material granular que corresponde a un compacto núcleo de filamentos de actina (4). Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo. A. 18,890x. B. 45,990x.

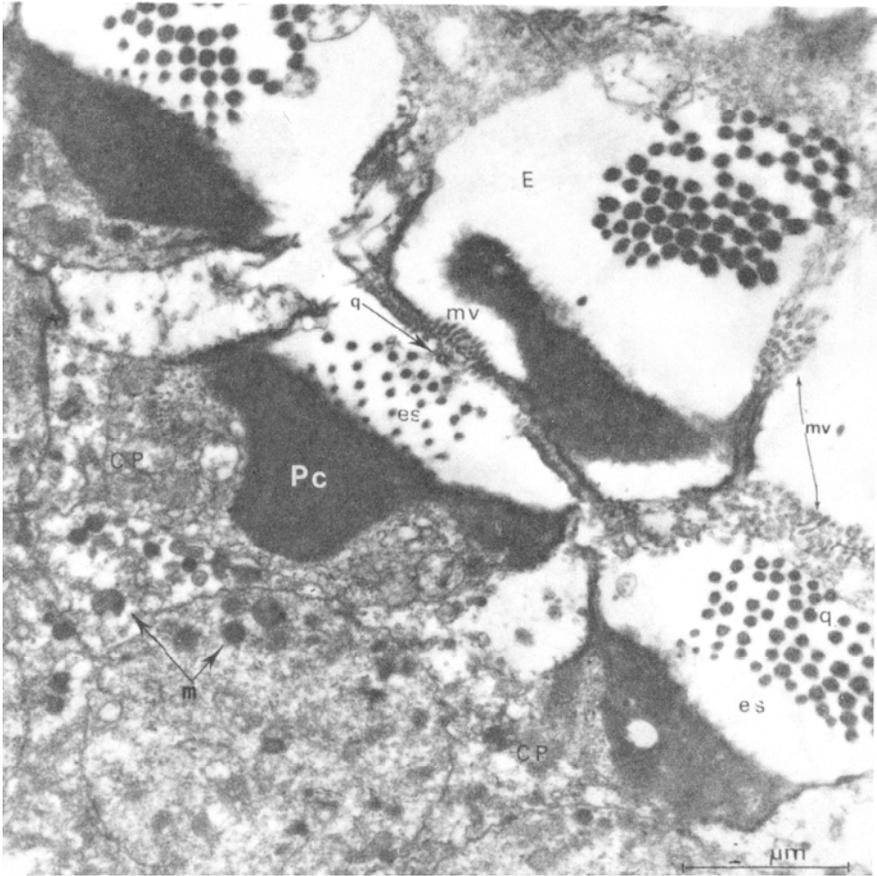


Fig. 12. PLACAS CUTICULARES DE LAS CELULAS PILOSAS. Epitelio sensorial de la macula sacular. Documenta la forma triangular (1) y de canasta (2) de la placa cuticular, la cual se encuentra rodeada de numerosas mitocondrias (m). Se localiza ampliamente en el citoplasma celular, es de mayor electrodensidad, carece de organelos y de ella emergen los estereocilios. En el espacio endolinfatico (E) se observan, cortados transversalmente, abundantes estereocilios (es), algunos quincilios (q) y microvellosidades (mv) de las células sustentaculares. Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 34,000x.



Fig. 13. NERVIOS MIELINICÓS, NEUROLEMOCITOS Y CAPILARES DEL TEJIDO CONECTIVO DE LOS EPITELIOS SENSORIALES. Tejido conectivo del epitelio sensorial de la macula lagenar. Se identifican capilares (ca) y numerosas fibras mielinicas (tn) rodeadas de un neurolemocito (N=núcleo de neurolemocito). en=Endotelio capilar. Ne=núcleo de célula endotelial. Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 5,00x.

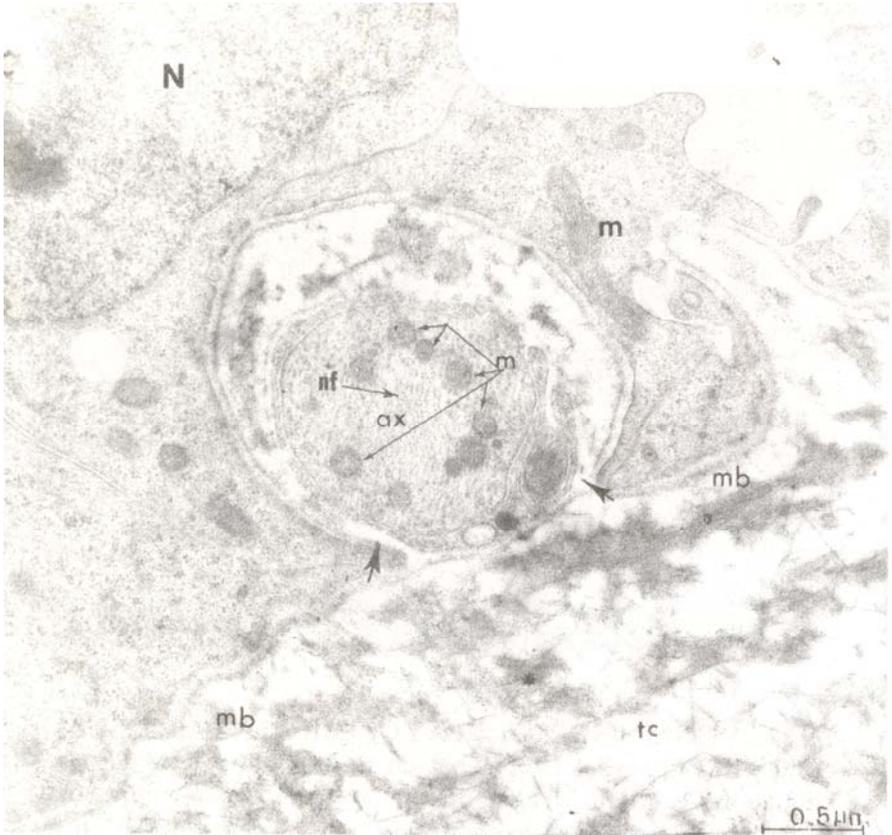


Fig.14. PENETRACION DE FIBRAS NERVIOSAS AL EPITELIO SENSORIAL. Nervio amielínico (flechas) que invagina a la membrana basal subepitelial (mb), y que finalmente queda localizado en los espacios intercelulares (er).

El axoplasma (ax) del nervio contiene abundantes neurofilamentos (nt) y mitocondrias(m). N ==Núcleo de célula epitelial. tc==Tejido conectivo subepitelial con material fibrilar poco común (asterisco). Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 40,000x.

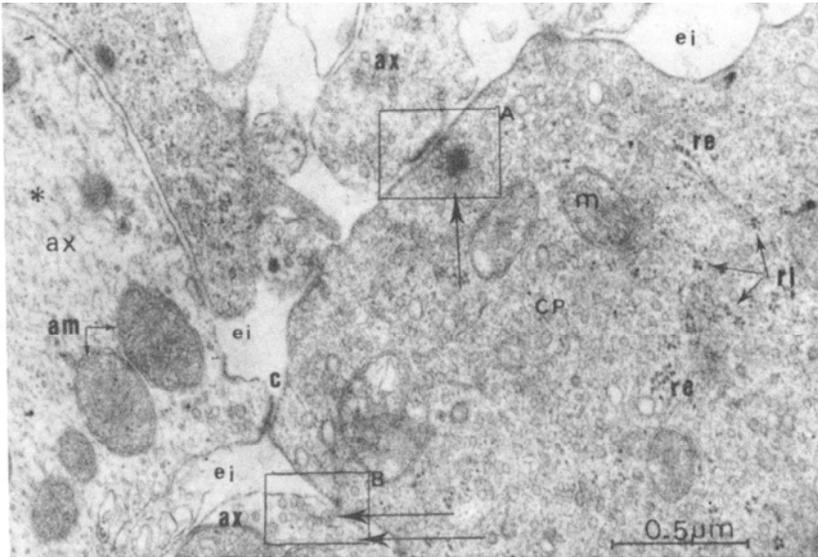


Fig. 15. SINAPSIS ELÉCTRICA Y QUÍMICA EN LAS CELULAS PILOSAS. Parte del citoplasma de una célula pilosa (CP), su citoplasma contiene fragmentos de retículo endoplásmico (re), ribosomas libres (rl) y mitocondrias (m). El nervio tiene en su axoplasma (ax) mitocondrias (am) y abundantes neurofilamentos (asterisco). Ay B son sinapsis químicas. A. Probablemente aferente por la abundancia de vesículas sinápticas hacia el citoplasma de la célula sensorial.

B. Es probablemente eferente por ser en el axoplasma, donde se observa las vesículas sinápticas. C=Sinapsis eléctrica. ei=Espacio intercelular dilatado.

Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 50,000x.

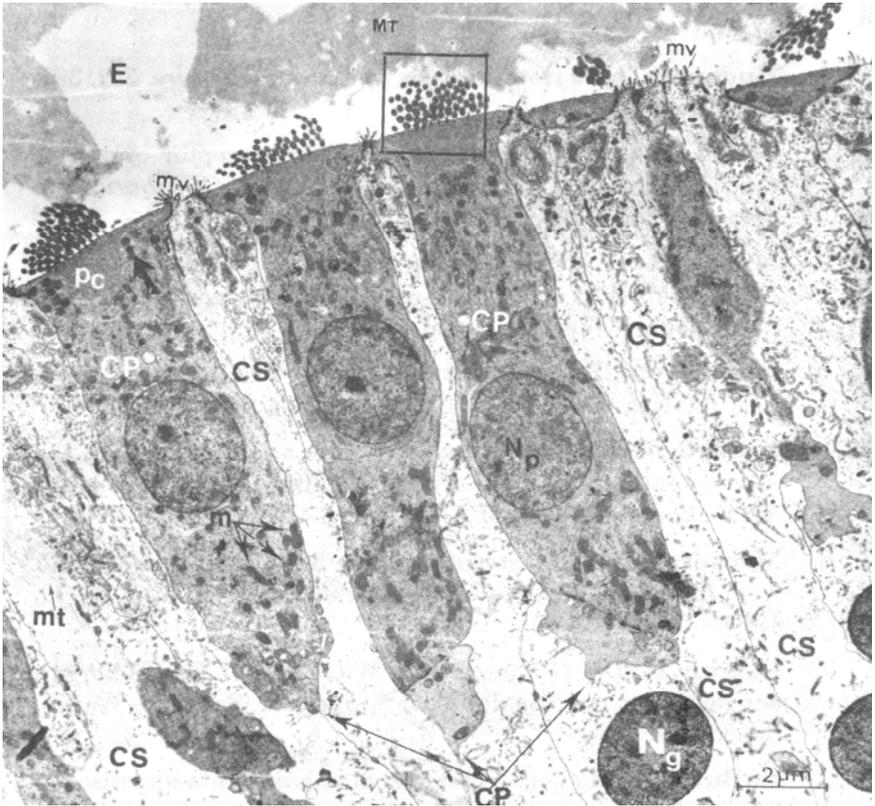


Fig. 16. CELULAS PILOSAS DE LA PAPILA BASILAR Y ESTRUCTURA DE CUBIERTA. La ultraestructura de la papila basilar ofrece una imagen diferente a la observada en los epitelios sensoriales. Las células pilosas se distinguen en largas y cortas; en esta figura se documenta alas cortas (CP), que presentan placas cuticulares mas profundas con aspecto de canasta (Pc). Las células sustentaculares (CS) tienen citoplasma claro, abundantes microtúbulos (mt) y una disposición muy peculiar de sus microvellosidades (mv). En el espacio endolinfatico se observa la estructura descubierta (MT), la cual generalmente se pierde durante el tratamiento del tejido para su estudio. Fotomicrografía electrónica contrastada con acetato de uranilo y citrato de plomo 10,000x.

Referencias

1. **Hudspeth, A.J.:** How the ear's works work. *Nature*. 341: 397-404, 1989.
2. **Smith, C.A. and Takasaka.** Auditory receptor organs of reptiles, birds and mammals. In Neff, W.D. *Contributions to Sensory Physiology*, S: 129-178, 1971.
3. **Mayne, R.:** A systems concept of the vestibular organs. In: Kornhuber, H. H., *Handbook of Sensory Physiology*, VI 2, 493-580, Springer -Verlag, Berlin, 1974.
4. **Ashmore, J. F.:** The electrophysiology of hair cells. *Annu. Rev. Physiol.* 53: 465-476, 1991.
5. **Wersall, J.:** Studies on the structure and innervation of the sensory epithelium of the cristae amullares in the guinea pig. *Acta. Oto-lar. suppl.* 126: 1-85, 1956.
6. **Manter, John T.:** *Neuroanatomia y Neurofisiología*. Cap. 11 y 12, Audición y Sistema Vest. Interamericana S.A. pp. 61-69, 1960.
7. **Retzius, G.:** *Das Gehororgan der Wibertiere. II. Das Gehorgan del' Reptilien, del' Vogelund del' Säugetiere*. Samson - Wallin. Stockholm, 1884.
8. **De Burlet. H.M.:** Vergleichende Anatomie des sta to-akustischen Oigans a) Die inner Ohrsphäre. b) Die mittlere Ohrsphäre. In Bolk, L.: *Handbuch del' vergleichenden Anatomie del' Wirbeltiere* 21293- 14~32, Urban Schwarzenburg, Berlin, 1934.
9. **Lowenstein, O. and Werssal, J.:** A funcional interpretation of electron - microscopic structure of the sensory hairs in the cristae of elasmobranch *Raja clavata* in terms of directional sensitivity. *Nature*. 184: 1807-1808, 1959.
10. **Smith, CA.:** Electron microscopy of the inner ear. *Ann. Otol. Rhinol. Larvngol*, 77: 629-644, 1968.
11. **Kunudson, E.:** and Konichi, M.: Mechanisms of sound localization by the barn owl (*Tyto alba*). *J. Comp. Physiol.* 133: 13-21, 1979.
12. **Tanaka, K. and Smith, CA.:** Structure of the chicken's inner ear: SEM, and TEM study. *Am. J. Anat.* 153: 251-272, 1978.

13. **Peachey, L.D.:** Thin sections: 1.- A study of sections thickness and physical distortion produced during microtomy. *J. Biopys. Biochem, Cytol.*, 4: 233-240, 1958.
14. **Landolt, J.P., Correia, M.J., Young, E.R., Cardin, R.P.S. and Sweet, R.C.A.:** A scanning electron microscopic study of the morphology and geometry of neural surfaces and structures associated with the vestibular apparatus of the pigeon. *J. Camp. Neurol.* 159: 257-288, 1975.
15. **Dokhman, G., Ormerod, F.C. and Mc. Lay, K.:** The mechanism of secretion and absorption of endolymph in the vestibular apparatus. *Acta Oto-Laryngol.* 59: 275-285, 1965.
16. **Wersall, J. and Bagger-Sjoberg, D.:** Morphology of the vestibular sense organ. In: Kornhuber, H.H. *Handbook of sensory Physiology VI* 1: 39-61, Springer-Verlag, Berlin, 1974.
17. **Smith, C.A.:** Innervation pattern of the cochlea. The internal hair cell. *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 70: 504-527, 1961.
18. **Jollie, M.T.:** The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. *J. Morphol.* 100: 389-436, 1957.
19. **Turkewitch, B.F.:** Nekotorye dannye zavicimosti anatomicheskogo stroeniya kostnogo labrinta ot polozeniya tela i stepeni podvizhnosti pits. *Russkii fiziologicheskii zhurnal imeni. I.M. Shenov.* 14: 71-76, 1931.
20. **Lowenstein, O.:** Comparative morphology and physiology. In: Kornhuber H. H. *Handbook of sensory Physiology, VI* 1: 75-120, Springer - Verlag, Berlin, 1974.
21. **Rosenhall, D.:** Morphological patterns of the organ of Corti in birds. *Arch. klin exp. Ohr, - Nas - u. Kehlk. - Heilk.* 200: 4263, 1971.
22. **Boord, R.L.:** The anatomy of the avian auditory system. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 167: 186-198, 1969.
23. **Jorgensen, J.M.:** On the structure of the maculae lagenal' in birds with some notes on the avian maculae utriculi and sacculi. *Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren.* 133: 121-147, 1970.

24. **Baird, R.A. and Lewis, E. R.:** Correspondences between afferent innervation patterns and response dynamics in the bullfrog utricle and lagena. *Brain. Res.* 369: 48-64, 1986.
25. **Spoendlin, H. and Gacek, R.:** Electron microscopic study of the efferent and afferent innervation of the organ of Corti in the cat. *Ann. Otol.* 72: 660-686, 1963.