

Del oído medio de las aves (*Struthio camelus*). Datos para la fisiología de la transmisión en sistemas de un único osículo en la cadena

Luis Ángel Vallejo Valdezate^a, Elisa Gil-Carcedo Sañudo^a, María Dolores Gil-Carcedo Sañudo^b, Manuel Pablos López^b
y Luis María Gil-Carcedo García^a

^aCátedra de ORL y PCF. Universidad de Valladolid. Valladolid. España.

^bFacultad de Veterinaria. Universidad de León. León. España.

Introducción y objetivos: La columela de las aves, citada frecuentemente en la literatura, no aparece descrita convenientemente. Pretendemos mostrar este elemento de transmisión sonora precisando sus sistemas de anclaje y fijación y detallando el músculo de que dispone.

Material y método: Realizamos una disección microscópica de especímenes de avestruz (*Struthio camelus*), y obtuvimos y procesamos imágenes de éstos. Escogimos este animal por ser el ave con mayor tamaño cefálico.

Resultados: Se describe la columela: el trípode óseo que se forma en su porción externa (extracolumela), la forma cónica de su porción interna (estapedial), sus relaciones con la membrana timpánica y con la ventana oval. Mostramos sus medios de anclaje: ligamento posterior y ligamento anular. Relatamos las características del músculo de la columela, sus inserciones y la potente vaina fibrosa que lo rodea.

Conclusiones: El oído medio de las aves es un modelo válido para la comprensión de las características mecánicas del oído humano, en el que se sustituye la cadena osicular por un solo elemento de transmisión sonora. Denotamos una aparente paradoja: el músculo existente se inserta en la columela en un lugar próximo a la membrana timpánica, en vez de en la proximidad de la ventana oval.

Palabras clave: Oído medio. Columela. Músculo. *Struthio camelus*.

The Avian Middle Ear (*Struthio camelus*).

Data for the Physiology of Sound Transmission in Systems With a Single Ossicle in the Chain

Introduction and goals: The columella of birds, often cited in the literature, has yet to be adequately described. We aim to give an account of this transmission element, describing its anchoring systems and detailing the muscle associated to it.

Material and method: We performed microscopic dissection and obtained images of ostrich specimens (*Struthio camelus*), chosen because it is the bird with the largest head.

Results: We describe the columella: the osseous tripod formed on its external section (extracolumella), the conic shape of its inner section (stapedial), and links to the tympanic membrane and the oval window. We describe its anchoring system: posterior ligament and annular ligament. We conclude by describing the characteristics of the columella muscle, its insertions and the fibrous vein surrounding it.

Conclusions: The avian middle ear is a valid model for understanding the mechanical characteristics of the human ear repaired with total ossicular replacement prosthesis, ie replacement of the ossicular chain by a single element. We highlight an apparent contradiction: the existing muscle is inserted into the columella in an area close to the tympanic membrane rather than adjacent to the oval window.

Key words: Middle ear. Columella. Muscle. *Struthio camelus*.

INTRODUCCIÓN

En los anfibios y saurópsidos (reptiles y aves), la comunicación entre la membrana timpánica y la ventana oval se establece a expensas de un único elemento óseo u osteocar-

tilaginoso denominado columela. Los tratados clásicos distinguen dos porciones en la columela, una medial, que es ósea (porción estapedial), y otra lateral, que es cartilaginosa (extracolumela)^{1,2}; ambas se hallan unidas por una zona articular de tipo sincondrosis, que constituye una concate-nación elástica para la protección ante traumatismos. El área de inserción de la columela en el tímpano es siempre amplia, con distintas formas, placa, abanico, arco, etc.².

En 2002 se publicó un modelo computarizado, dinámico y tridimensional, por el método de los elementos finitos³, que tenía como objetivo realizar una revisión de la fisiología del oído medio. Recientemente se ha publicado la remodelación del oído medio y se ha modelado el oído ex-

Los autores no manifiestan ningún conflicto de intereses.

Correspondencia: Dr. L.A. Vallejo Valdezate.
Dr. Sánchez Villares, 17, 1.º B. 47014 Valladolid. España.
Correo electrónico: lvallejoval@telefonica.net

Recibido el 5-3-2007.

Aceptado para su publicación el 10-4-2007.

terno y su relación con la membrana timpánica, teniendo en cuenta una característica no considerada en herramientas anteriores como es el coeficiente de amortiguación de los elementos que constituyen el oído medio^{4,5}. Con estos sistemas computarizados, se obtuvieron algunos resultados aparentemente sorprendentes, como que la eficacia del oído medio, ante determinadas frecuencias e intensidades, es mayor cuando se cuenta con un solo osículo (con menor masa), como ocurre en las aves, que cuando existen tres elementos osiculares para unir el tímpano a la ventana oval, como sucede en los mamíferos. Ante sonidos de poca intensidad y baja frecuencia, el efecto negativo de la masa de los tres huesecillos es mayor que el beneficio obtenido al poseer los tres elementos. Entonces, si en determinadas circunstancias poseer tres huesecillos hace que la eficacia del sistema sea menor que si tuviéramos uno sólo, ¿qué rendimiento funcional tiene poseer tres elementos osiculares?

Disponer de dos músculos capaces de contraerse sincrónica o secuencialmente, aunque con fuerzas distintas, carecería de sentido en un oído medio con solo un huesecillo. Para que la función de los dos músculos sea adecuada, es necesario que, entre los huesos en los que se anclan (martillo y estribo), haya otro elemento que sirva de pivote e interdepende o complemento, de ese modo, las acciones y los movimientos de ambos elementos musculares. Desde este punto de vista, tener tres huesecillos es en realidad un epifenómeno, ya que tres es el número mínimo de elementos para que entre ellos haya dos articulaciones; es decir, el yunque puede interpretarse simplemente como la necesidad de un nuevo hueso para que haya dos uniones articulares. Como hipótesis general de partida, exponemos que posiblemente poseamos tres huesecillos para poder disponer de dos articulaciones sobre cada una de las cuales actúe un músculo; las implicaciones de este presupuesto en la fisiología de la audición aún están por determinar.

La hipótesis específica de este artículo es describir que en las aves existe un único osículo y que éste es el motivo por el que su aparato motor está integrado por un solo músculo.

El presente trabajo se justifica en varias necesidades. Un primer objetivo es obtener datos concretos sobre la columela de las aves; esta estructura es conocida y citada por todos, pero sus características no se publican o están mal pormenorizadas en sus detalles concretos. Objetivo fundamental es describir el elemento de transmisión encontrado precisando los sistemas de anclaje y fijación de dicha columela y, principalmente, detallando el elemento muscular encontrado. La información que buscamos permitirá diseñar la geometría y las propiedades físicas de los elementos que intervienen en la fisiología de la transmisión sonora de esta ave, lo que es imprescindible para confeccionar un modelo tridimensional computarizado de un sistema osicular constituido por un único elemento.

MATERIAL Y MÉTODO

Se estudia el oído medio y, concretamente, el aparato timpanoosicular con su elemento muscular y sus ligamentos de fijación. Utilizamos 4 especímenes de avestruz (*Stru-*

thio camelus), ave que es la única especie del orden de los *Struthioniformes*. Se escogió el avestruz por ser el ave con mayor tamaño cefálico, lo que facilita el estudio que se pretende.

Todos los especímenes fueron obtenidos adquiriendo la cabeza de animales dedicados al consumo humano, recién sacrificados en matadero oficial autorizado. Los autores poseen el recientemente obligatorio permiso nacional para investigación con animales de experimentación.

Para efectuar la disección del temporal, nos servimos de un microscopio quirúrgico Zeiss y del diverso material convencional en microcirugía otológica que se consideró de utilidad. Empleamos el motor Bien-Air del laboratorio de fresado del temporal para realizar las tallas y resecciones necesarias en los tejidos óseos de los especímenes.

Para la captación de imágenes, empleamos una cámara réflex analógica con objetivo macro y tres elementos de iluminación integrados (Yashica dental-eye II) y el microscopio quirúrgico Zeiss antes citado, adaptado a un sistema de digitalización de imágenes Storz.

RESULTADOS

El abordaje transcraneal, penetrando en el oído medio por las caras superiores del peñasco, es dificultoso en este animal, pues exige un fresado notable debido a la dureza de las paredes óseas. No encontramos datos en la bibliografía sobre el mejor sistema de acceder por disección al oído medio de las aves; aprovechando las amplias dimensiones del conducto y de la membrana timpánica, decidimos abordar la caja timpánica a través de una incisión similar a la diseñada por Rosen para realizar una sustitución estapedial en el humano.

Observamos en primer lugar que el avestruz no posee pabellón auricular, pero sí un opérculo de bisagra anterior, cubierto de plumas, estructura que ocluye la entrada al conducto auditivo externo. El conducto es de unos 15 mm de profundidad; en su fondo se sitúa la membrana timpánica, que es circular, tiene aspecto gris oscuro, es gruesa y su diámetro máximo es de 18-20 mm.

Esta membrana timpánica es plana, carece del aspecto cónico típico en los mamíferos y en el hombre. La membrana, vista desde el conducto auditivo externo, presenta un tracto o engrosamiento más claro que surge en su zona media a modo de elevación lineal (fig. 1); este tracto es sólido, tenso y horizontal y podría asemejarse al aspecto que origina en la membrana de los mamíferos el mango del martillo, pero en posición anómala, aunque, como veremos, no se origina por la presión directa de una formación ósea.

Tras levantar la membrana timpánica, encontramos una cavidad cubierta por una mucosa muy engrosada y surcada por numerosos repliegues y estructuras óseas difícilmente reconocibles y sin equivalente en el humano. Con una revisión cuidadosa, se localiza una estructura columnar calcificada, delgada, perpendicular al tímpano, al que se amarra firmemente; identificamos esta estructura como la columela clásicamente descrita en las aves. Este osículo, en su porción más próxima a la membrana timpánica (ex-

Figura 1. Aspecto de la membrana timpánica vista desde el conducto auditivo externo. Obsérvese el potente tracto engrosado y blanquecino que la surca.

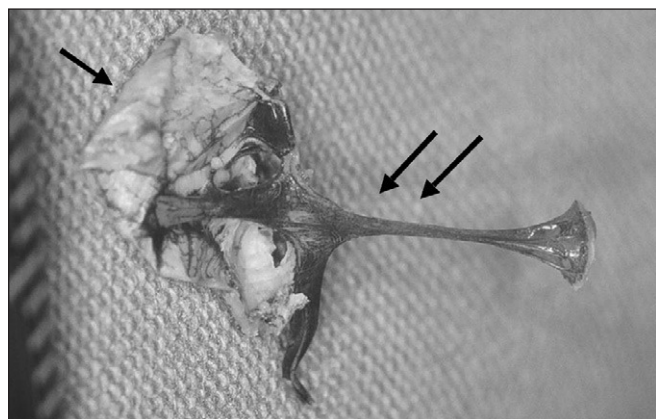
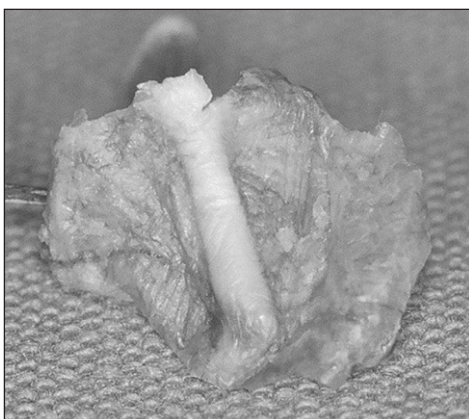
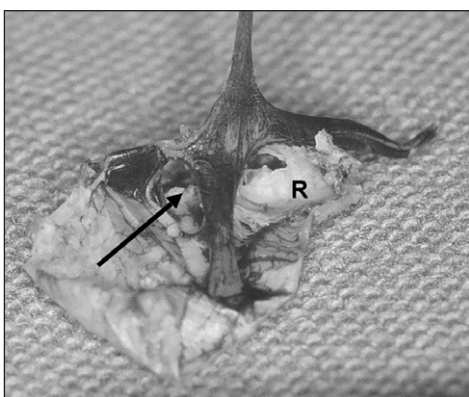


Figura 2. Complejo timpanoosicular de *Struthio camelus*. Se aprecia la membrana timpánica (flecha) y la columela (flecha doble). Obsérvese el trípode con el que la columela se apoya en la membrana timpánica y la formación cónica que va a insertarse en la ventana oval.

Figura 3. Entre dos segmentos del trípode de apoyo se forma un orificio con forma de arco (flecha). Desde el tercer segmento hasta la membrana timpánica se extiende un rafe fibroso (R).



tracolumela), se dobla en ángulos obtusos al dividirse en tres segmentos óseos más o menos rectilíneos que conforman un trípode (fig. 2). Dos de ellos crean una especie de arco cuyos pies se apoyan en la membrana timpánica; esta estructura arqueada queda separada de la membrana constituyendo un orificio arciforme (fig. 3). Entre los pies o extremos de estos dos segmentos óseos se extiende un replie-

gue a modo de engrosamiento, que da lugar al tracto que se visualiza en la membrana timpánica del animal cuando la vemos desde el conducto auditivo externo. El tercer segmento óseo se separa de manera equidistante de los dos anteriores, se dirige hacia la periferia de la membrana timpánica y está unido a ella por un rafe fibroso (fig. 3). En definitiva, estos tres segmentos óseos van a terminar en tres puntos periféricos de la membrana timpánica formando una especie de trípode.

La columela, mediante un fino vástago, se dirige desde la membrana timpánica a una oquedad en la profundidad de la caja timpánica, como describimos más adelante. La longitud total de la columela es de 12 mm (fig. 2).

Seccionando la membrana timpánica alrededor de los puntos en que los segmentos óseos del trípode de la extracolumela se insertan en ella, facilitamos la visión y la manipulación. A pesar de separarla de los márgenes de la membrana timpánica, la columela no pierde estabilidad, sino que se mantiene en su posición y, como un resorte, "muellea" al más mínimo movimiento de presión.

De la parte anterior y externa del techo de la caja timpánica, parte una gruesa estructura de aspecto fibroso que se va adelgazando progresivamente; desde su origen, se dirige hacia abajo y atrás para insertarse por un fino tendón en la columela en un punto próximo a la bifurcación del arco que forman dos de los segmentos óseos en las cercanías de la membrana timpánica (fig. 4 A). En el techo, esta estructura tendinosa se ensancha y se inserta en el hueso. En el interior de este cono fibroso se aloja el músculo del oído medio del animal; este músculo, que se esparce como un abanico abierto, tiene un grosor máximo de 3 mm (fig. 4 B).

En la parte inferior, desde el suelo de la caja parte una estructura ligamentosa nacarada, no calcificada, del mismo grosor que el vástago de la columela, que va a insertarse en el extremo del tercer segmento del trípode; es un ligamento que limita el desplazamiento superior de esta estructura (fig. 5).

Tras seccionar músculo y ligamento, la columela, sin soporte timpánico, se mantiene en su posición sin perder estabilidad y con la misma capacidad de resorte que tenía inicialmente, a pesar de que no observamos más ligamentos ni uniones musculares que la fijen.

Finalmente accedemos a la pared medial de la caja. Allí observamos la porción estapedial o medial de la columela; tiene forma cónica con el vértice hacia el vástago del huesecillo y la base circular dirigida hacia la profundidad. Esta base se introduce en el equivalente a la fosa oval de los mamíferos, anclándose firmemente a la ventana oval por un fuerte ligamento anular, que da la descrita capacidad de resorte de la columela. Esta porción estapedial no es columnar como el resto, sino que, como decimos, se amplía como un cono, en el que se aprecian 4-5 digitaciones lineales (fig. 2) unidas entre sí por hueso más adelgazado.

DISCUSIÓN

La bibliografía reciente sobre cabeza y cuello de *Struthio camelus* es escasa, salvo los artículos de oftalmología, que son algo más numerosos⁶⁻⁸; de la esfera otorrinolaringoló-

gica sólo encontramos un trabajo sobre la siringe del avestruz⁹ y otro sobre la innervación sensitiva de la mucosa nasal¹⁰. Un primer punto que discutir es el número de especímenes necesarios para poder extraer conclusiones fiables; en los trabajos morfológico-descriptivos, cuando los resultados son repetitivos, sólo se utiliza un número reducido de animales, que podemos estimar entre 3 y 6; así ocurre en los artículos de la esfera otorrinolaringológica sobre avestruz que citamos.

En un trabajo publicado en 2000 se estudiaba el abordaje quirúrgico del oído medio del cobaya, y se exponía dos vías para acceder a la caja timpánica en ese animal¹¹. Describen los autores una vía retromandibular o inferoexterna que llega a la ampolla timpánica a través de la parte alta del cuello, y una vía suprameatal o superoexterna que accede por la lámina ósea existente por encima del conducto auditivo externo, es decir, lo que en el humano sería el muro del ático. Por los motivos expuestos, pensamos que el avestruz es un animal cómodo para el estudio de los oídos medios con transmisión a través de un solo osículo; por otra parte, creemos que la vía de abordaje descrita en el apartado "Resultados" es la más útil en las aves, al menos en la especie estudiada por nosotros.

En los trabajos de Lavinsky et al¹²⁻¹⁴ y Ayres et al¹⁵, por la gran similitud de sus especímenes con el oído del humano, se designa a la oveja como modelo de preferencia para el entrenamiento quirúrgico, la cirugía experimental y los diseños de investigación sobre oído medio. Nosotros proponemos el avestruz como modelo para el estudio del oído medio con sistemas de transmisión de un solo osículo; esta investigación no supone una curiosidad banal, puede aportar datos fundamentales para el diseño de prótesis quirúrgicas de sustitución de la cadena, principalmente para inclinar la tendencia hacia las prótesis de remplazo osicular total (TORP) convencionales o prótesis para maleovestibulopexia.

El oído medio, en los animales que lo poseen, es la parte del órgano de la audición que transmite la energía sonora desde el aire hasta el líquido del oído interno. Surge con la vida terrestre; su desarrollo puede ser muy desigual si consideramos distintos animales, incluso aunque pertenezcan al mismo grupo (como sucede en los anfibios).

La morfología de la transmisión osicular en el oído medio muestra diferencias extremas según se consideran distintas etapas de la escala filogenética y se aprecian, en tono menor, incluso entre animales de un mismo género. Los huesos que componen el oído medio en las distintas especies del reino animal han sido adquisiciones filogenéticas generadas en millones de años, de manera que lo que fueron branquias en los peces pasó a ser parte de la mandíbula (huesos articular y cuadrado) en los reptiles y martillo y yunque en los mamíferos. El estribo de los mamíferos surge a partir del hueso hiomandibular de los peces, que posteriormente pasará a ser la columela de los reptiles y las aves. Algunas especies de salamandra poseen otro huesecillo más que se sitúa sobre la ventana oval (hueso opercular); la importancia de este hueso estriba en que en él se anclan fibras del músculo elevador de la escápula, lo que hace posible que se transmitan al oído vibraciones que se propagan por el suelo, y que, a través de las patas anterior-

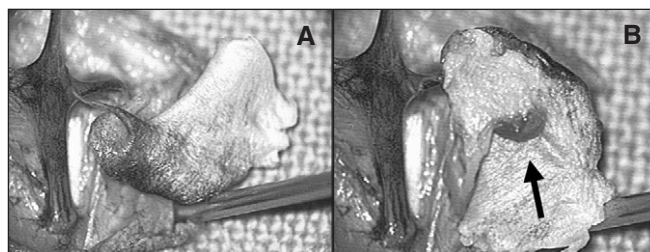


Figura 4. A: el músculo del oído medio de *Struthio camelus* se inserta en el punto en que se unen los dos segmentos del trípole que forman arco. B: separando la estructura fibrosa que lo envuelve, se aprecia el músculo (flecha).

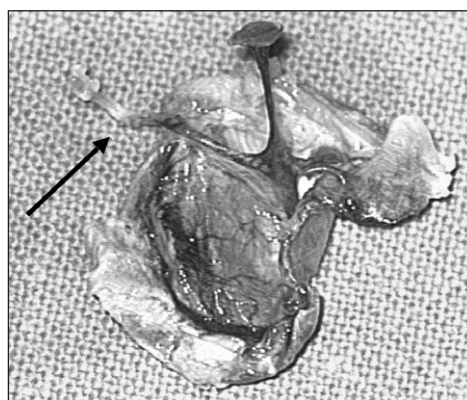


Figura 5. La flecha señala el tendón que se inserta en el extremo del tercer segmento del trípole.

res y puentando el oído medio, llegan directamente a la cóclea. Pensamos que no es casual que el aparato muscular del oído medio de las aves, que sólo poseen la columela, conste de un único elemento, mientras que en la cadena de los mamíferos, de tres elementos, aparecen dos músculos.

El conducto auditivo externo se introduce progresivamente en el hueso timpánico (derivado del hueso angular de peces y reptiles), gestándose así este elemento de protección de la membrana timpánica. Las aves ya poseen un pequeño conducto auditivo externo, mucho más marcado que los reptiles, pero no alcanza su desarrollo definitivo hasta llegar a los mamíferos. Algunas aves, como ocurre en los especímenes de avestruz de nuestro estudio, poseen una estructura a modo de puerta de bisagra anterior que protege la entrada de un conducto auditivo externo bien constituido.

A diferencia de lo que ocurre en el tipo de animal estudiado aquí por nosotros, que es aparentemente simple, en los reptiles el oído medio se encuentra mejor desarrollado y muestra una columela orientada exteriormente hacia abajo y que se apoya en los huesecillos articular y cuadrado, disposición que anuncia la inclusión de estos huesecillos en el oído medio¹⁶.

En las aves el hueso columelar se sitúa entre la membrana timpánica y la ventana oval; la extremidad medial de esta columela, en forma de cono, en nuestras preparaciones está siempre osificada, su base adopta una forma circular y obtura la ventana oval, realizando la función del estribo de los mamíferos; esta porción medial de la columela siempre se ha descrito en la literatura como osificada, pero a veces con aspecto semicircular.

Tabla I. Algunas especies animales y su espectro de frecuencias audibles (Hz)

Humano	64-23.000
Perro	67-45.000
Gato	45-64.000
Vaca	23-35.000
Caballo	55-33.500
Oveja	100-30.000
Conejo	250-45.000
Rata	200-76.000
Ratón	1.000-91.000
Jerbo	100-60.000
Cobaya	54-50.000
Puercoespín	360-42.000
Mapache	100-40.000
Hurón	16-44.000
Comadreja	500-64.000
Chinchilla	90-22.800
Murciélago	2.000-110.000
Ballena blanca	1.000-123.000
Elefante	16-12.000
Marsopa	75-150.000
Pez dorado	20-3.000
Pez gato	50-4.000
Atún	50-1.100
Rana toro	100-3.000
Rana arborícola	50-4.000
Canario	250-8.000
Periquito	200-8.500
Cacatúa	250-8.000
Lechuza	200-12.000
Pollo	125-2.000

Modificado de Fay²⁰ y Fay et al²¹.

Se cita en lo publicado acerca del oído medio de las aves que la porción más externa de la columela (denominada extracolumela) puede persistir cartilaginosa de manera definitiva^{1,2}; en nuestros especímenes de *Struthio camelus*, pertenecientes a animales adultos, tanto por observación con el microscopio quirúrgico como por fractura de la estructura, la columela es un elemento óseo en toda su extensión.

En nuestro estudio localizamos dos formaciones importantes, en relación con el hueso columelar, que pueden ser fundamentales para extraer elementos de juicio sobre la fisiología del oído medio: un tendón (anclado inferiormente) y un músculo envuelto en un rafe fibroso (anclado antero-superiormente). Pensamos, y la evolución de las especies parece corroborarlo, que con un solo elemento óseo no es

eficaz más de un músculo; la justificación de la existencia de tres osículos en los mamíferos se sustenta en la necesidad de individualizar la acción de los dos músculos que poseen.

Como sabemos, la columela (que se corresponde con el hueso hiomandibular de los peces) aparece en reptiles y aves. Esta estructura comunica la membrana timpánica con la ventana oval y está suspendida en el oído medio por distintos medios; en la descripción de nuestras disecciones vemos que la columela está muy firmemente mantenida, y a ello contribuyen el músculo que citamos, el largo ligamento que se inserta en el tercer segmento de apoyo del trípode de la columela en la membrana timpánica y el ligamento anular que une la periferia del extremo medial de la columela a la ventana oval. Incluso si seccionamos los primeros, la estructura continúa bien sustentada debido a su anclaje en la ventana oval por el ligamento anular, lo que permite el movimiento de muelle descrito.

Todo el proceso evolutivo que afecta al oído medio requiere modificaciones asociadas en los huesos del cráneo situados en proximidad, fundamentalmente en los relacionados con la masticación. Esto ocurre a fin de dotar a este proceso de una mayor eficiencia mecánica¹⁶. Hotton sostiene la idea de una doble evolución del oído medio a partir de los anfibios: una reptiliana y otra mamiferiana¹⁶; de aceptarse esta posibilidad filogenética, el oído medio de las aves se ubicaría en la primera posibilidad.

Si consideramos su posición en la escala, el avestruz es: organismo celular, *Eukaryota*, *Amniota*, *Sauropsida*, *Sauria*, *Archosauria*, *Ave*, *Palaeognathae*, *Struthioniformes*, *Struthionidae*, *Struthio*. En las aves hay diferentes tipos de movimiento craneal al moverse el pico superior en conjunto con el cráneo¹⁷; el movimiento del pico superior resulta de la movilidad del hueso cuadrado y del complejo pterigopalatino. La taxonomía *Palaeognathae* (a la que pertenece el avestruz) se caracteriza por poseer un complejo pterigopalatino distinto y un especial tipo de movilidad craneal (diferente del encontrado en los *Neognathae*). Se ha relacionado la morfología del oído medio con el cinetismo del cráneo, de forma que el oído medio presentaría diferenciaciones dependiendo del grado de movimiento de los huesos craneales (según sea acinético o metacinético)¹⁶. No parece que se haya esclarecido aún las relaciones precisas entre el cinetismo y la cavidad timpánica, y los datos obtenidos por nosotros no tienen relación con estas posibilidades.

Las características histológicas de los músculos del oído medio han sido estudiadas por Hirayama et al^{18,19} en el conejo; debido a las peculiaridades encontradas, esos autores concluyen que estos músculos poseen capacidad específica de contracción rápida y posibilidad de metabolismo anaerobio. Denotan la posibilidad de que, por sus características, los músculos del oído medio puedan ser considerados un tipo histológico diferente del músculo estriado normal. El estudio histológico del músculo del oído medio del avestruz puede ser un modelo para investigar en las aves esta posibilidad.

Es importante señalar la ausencia de músculos que se inserten en la porción estapedial de la columela en el oído medio de nuestros especímenes; como hemos visto en el

avestruz, el músculo se ancla en la proximidad de la membrana timpánica. Sin embargo, filogenéticamente, la porción más medial de la columela, la estapedial, es el esbozo de lo que será el estribo en los mamíferos, por lo que debería insertarse allí el músculo; por ello, más que en la formación de un vestigio de músculo más o menos desarrollado que luego, en etapas filogenéticas posteriores, originaría el músculo estapedial, debe pensarse en una modificación progresiva de la morfología de la columela y del lugar de inserción muscular.

La mayoría de las especies animales estudiadas poseen una gama auditiva mayor que la del ser humano (tabla I). No hemos encontrado en la bibliografía^{20,21} la gama de frecuencias de las aves del orden de las *Struthioniformes*: como vemos, las de las 5 especies de aves que aparecen en la tabla I son más reducidas que las del hombre; este hecho no está en relación con que su oído medio sea teóricamente más simple. Consideramos que el mayor o menor desarrollo del oído medio no participa en tener un espectro auditivo mayor, sino que, más bien, por la capacidad de sus músculos, el oído medio tiene que ver con la selección de frecuencias en etapas de la función sonora previas a la coclear.

Se concluye que ya en las aves la membrana timpánica se ancla en un hundimiento del hueso timpánico, equivalente al conducto auditivo externo de los mamíferos; en el avestruz, este esbozo de conducto está bien desarrollado, con lo que la membrana timpánica está protegida de agresiones desde el exterior. En la mayoría de los mamíferos, la membrana timpánica toma un aspecto cónico similar al de los humanos, y en el avestruz la membrana timpánica es plana. En los *Struthio camelus*, tanto la porción externa o mirringiana de la columela (extracolumela) como la porción medial o estapedial poseen una morfología específica. La porción externa se apoya en la membrana timpánica mediante un trípode óseo y la porción interna tiene forma cónica. En los especímenes estudiados existe un único músculo, envuelto en una potente fascia fibrosa, y se inserta en la columela entre los dos segmentos del trípode que forman arco. Un largo y fino ligamento se inserta en el tercer segmento óseo del trípode. La porción medial o estapedial de la columela tiene forma cónica y se aloja en el equivalente de la ventana oval, a cuya periferia está unida por un ligamento anular. Se denota la aparente paradoja de que el músculo existente se inserte en la extracolumela en un lugar próximo a la membrana timpánica, en vez de hacerlo en la porción medial o estapedial en las inmediaciones de la ventana oval.

Agradecimientos

Agradecemos a los distintos colegas y departamentos de la Facultad de Veterinaria de la Universidad de León que han colaborado con nosotros la inestimable ayuda prestada para la consecución de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

1. Gil-Carcedo LM, Vallejo LA, Gil-Carcedo E. Ontogenia y filogenia del oído. En: Otolología. Madrid: Médica Panamericana; 2004. p. 1-12.
2. Beck C. Anatomía comparada del oído. En: Berendes J, Link R, Zöllner F, editores. Tratado de Otorrinolaringología. Barcelona: Científico-Médica; 1969. p. 33-45.
3. Gil-Carcedo E, Pérez López B, Vallejo LA, Gil-Carcedo LM, Montoya F. Modelo computarizado 3D para el estudio de la biomecánica del oído medio con el método de los elementos finitos (MEF). Acta Otorrinolaringol Esp. 2002;53:527-37.
4. Vallejo Valdezate LA, Gil-Carcedo Sañudo E, Gil-Carcedo García LM. Modeling the auditory canal by finite element method. Otolaryngol Head Neck Surg. 2006;135 Suppl 2:256.
5. Vallejo LA, Delgado VM, Hidalgo A, Gil-Carcedo E, Gil-Carcedo LM, Montoya F. Modelado de la geometría del conducto auditivo externo mediante el método de los elementos finitos. Acta Otorrinolaringol Esp. 2006;57:82-9.
6. Wright MW, Bowmaker JK. Retinal photoreceptors of paleognathous birds: the ostrich (*Struthio camelus*) and rhea (*Rhea americana*). Vision Res. 2001; 41:1-12.
7. Kiama SG, Maina JN, Bhattacharjee J, Mwangi DK, Macharia RG, Weyrauch KD. The morphology of the pecten oculi of the ostrich, *Struthio camelus*. Ann Anat. 2006;188:519-28.
8. Altunav H. Fine structure of the retinal pigment epithelium, Bruch's membrane and choriocapillaris in the ostrich (*Struthio camelus*). Anat Histol Embryol. 2004;33:38-41.
9. Yildiz H, Bahadır A, Akkoc A. A study on the morphological structure of syrinx in ostriches (*Struthio camelus*). Anat Histol Embryol. 2003;32:187-91.
10. Palmieri G, Dessole AA, Minelli LB, Botti M, Gazza F, Corriero A. The sensitive innervation of the ostrich nasal mucosa. Ital J Anat Embryol. 2004;109: 239-48.
11. Martín MC, Gil-Carcedo E, Vallejo LA, Gutiérrez V, Gil-Carcedo LM, Vaquerro C. Abordaje quirúrgico del oído medio del cobaya. Rev Esp Invest Quir. 2000;3:3-6.
12. Lavinsky L, Goycolea M. In search of a teaching, training and experimental model for otological surgery. En: Tos M, Thompson J, editores. Otitis media today. Copenhagen: Prosper Meniere Society; 1997. p. 1-8.
13. Lavinsky L, Goycolea M. Study of sheep's middle ear to be applied in surgical training and experimental otological surgery. Aspen: Annals of the 4th International Symposium and Workshops in inner ear medicine and surgery; 1997. p. 16-23.
14. Lavinsky L, Goycolea M, Ganança MM, Zwetsch I. Surgical treatment of vertigo by utriculostomy: an experimental study in sheep. Acta Otolaryngol (Stockh). 1999;119:522-7.
15. Ayres VA, Lavinsky L, Preto de Oliveira JA. Morphometric study of the external and middle ear anatomy in sheep: A possible model for ear experiments. Clin Anat. 2006;19:503-9.
16. Pirlot P. Morfología evolutiva de los cordados. Barcelona: Omega; 1984.
17. Gussekloo SW, Vosselman MG, Bout RG. Three dimensional kinematics of skeletal elements in avian prokinetic and rhynchokinetic skulls determined by Roentgen stereophotogrammetry. J Exp Biol. 2001;204:1735-44.
18. Hirayama M, Davidowitz J, Daly JF. Ultrastructure of middle ear muscle in the rabbit. I. Stapedius muscle. Acta Otolaryngol. 1974;77:171-5.
19. Hirayama M, Davidowitz J, Daly JF. Ultrastructure of middle ear muscle in the rabbit. II. Tensor tympani. Acta Otolaryngol. 1974;77:175-9.
20. Fay RR. Hearing in vertebrates: a psychophysics databook. Winnetka: Hill-Fay; 1988.
21. Fay RR, Popper AN. Comparative hearing: Mammals. New York: Springer-Verlag; 1994.