DEPARTAMENTO DE CIENCIAS MORFOLOGICAS (ANATOMIA HUMANA)

FACULTAD DE MEDICINA - UNIVERSIDAD DE GRANADA

TRABAJO DE LICENCIATURA

Sobre el desarrollo de la inervación del estómago

(Análisis en distintas fases del periodo embrionario)

por

MIGUEL SOLER ARREBOLA

director:

Dr. D. JOSE SOLER VIÑOLO

Profesor de investigación del C.S.I.C.

JOSE SOLER VIÑOLO , DOCTOR EN MEDICINA Y CIRUGIA, PROFESOR DE INVESTIGACION DEL C.S DE I.C., ADSCRITO AL DEPARTAMENTO DE CIENCIAS MORFOLOGICAS (ANATOMIA HUMANA) DE LA FACULTAD DE MEDICINA DE LA UNIVERSIDAD DE GRANADA,

C E R T I F I C O :

Que **D. MIGUEL SOLER ARREBOLA,** licenciado en Medicina y Cirugía, ha realizado bajo MI DIRECCION en el Departamento de Ciencias Morfológicas (Anatomía humana) de esta Universidad, los trabajos de investigación correspondientes para alcanzar el Grado de Licenciatura:

Sobre el desarrollo de la inervación del estómago (Análisis en distintas fases del periodo embrionario)

Este trabajo, iniciado el uno de Julio de mil novecientos ochenta y seis, ha terminado con todo aprovechamiento, habiendo, el que suscribe, revisado el presente Trabajo de Licenciatura, estando conforme con su presentación para ser juzgada.

Y para que conste y surta efectos oportunos ante el Tribunal que la ha de juzgar, firmo el presente certificado en Granada a treinta de Marzo de mil novecientos ochenta y nueve.

DEPARTAMENTO DE C. MORFOLOGICAS - ANATOMIA - UNIVERSIDAD DE GRANADA

Fdo. JOSE SOLER VIÑOLO

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE MEDICINA

ACTA DE GRADO DE LICENCIADO EN MEDICINA

Curso: 19 89 **a 19** 90 **Folio** ..... **Número** .....

Reunido el Tribunal designado para juzgar los ejercicios de Grado de la Licenciatura en Medicina y Cirugía, D. MIGUEL SOLER ARREBOLA procede a la lectura de una tesina que presenta sobre el siguiente tema: Sobre el desarrollo de la inervación del estómago

Terminada la lectura y contestadas las objeciones formuladas por los Jueces del Tribunal, se le otorga la calificación de "SOBRESALIENTE".

Granada, a 12 de Mayo de 19 89

EL SECRETARIO DEL TRIBUNAL,

EL PRESIDENTE,

EL VOCAL,

A mis padres.

A Mariola.

INDICE

Capítulo		Página
I.	INTRODUCCION.....	1
II.	PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	6
III.	RESUMEN HISTORICO.....	12
IV.	MATERIAL Y METODOS.....	136
V.	RESULTADOS OBTENIDOS.....	144
VI.	CONSIDERACIONES Y DISCUSION.....	272
VII.	RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	322
VIII.	BIBLIOGRAFIA CONSULTADA.....	326

I. INTRODUCCION

Mi inclinación por la Neurociencia se inició y desarrolló a lo largo de la Carrera de Medicina , durante el aprendizaje de las materias : Neuroanatomía, Neurofisiología y , sobre todo , Psicología Médica , al estudiar las bases o fundamentos biológicos y psicosociológicos de la conducta; y en Psiquiatría ,donde se analizan y tratan los transtornos de la conducta , cualquiera que sea su génesis.

Esta serie de incitaciones anteriormente reseñadas , motivaron a interesarme profundamente por los avances e investigaciones actuales sobre el Sistema Nervioso . Por tal motivo , al finalizar el cuarto curso de la Licenciatura , solicité al profesor del C.S.I.C. Dr. D. José Soler Viñolo el poder colaborar en sus investigaciones sobre el Sistema Nervioso , con el propósito de iniciarme en las técnicas precisas y poder preparar , a la par , el material necesario que me sirviera de base para esta Tesis de Licenciatura.

Los objetivos que he buscado en la realización de esta tesina han sido :

1. Empezar a comprender la complicada organización anatómico-histológica del Sistema Nervioso a partir de su estructura más simple , el Sistema Nervioso Autónomo , para , una vez conocida , poder profundizar en el Sistema Nervioso Central.

2. Seguir el desarrollo morfológico de parte de este Sistema Nervioso Autónomo , en concreto del décimo par craneal o nervio neumogástrico , desde sus primeros esbozos observables,hasta el final del periodo embrionario y ver cómo va inervando a la víscera gástrica.

3. Aportar , bases morfológicas en Psiquiatría y en Medicina Psicofisiológica , para una mejor comprensión de la íntima dependencia del estómago con el Sistema Nervioso Central ; pues, como clásicamente se conoce, lesiones o alteraciones psicológicas acarrean determinadas consecuencias viscerales (gastralgias, úlcera gástrica o duodenal, vómitos ...), cuya funcionalidad depende, en gran medida, de la información que el Sistema Nervioso Central imprime al Autónomo; lo cual se traduce en un aumento o disminución de su ritmo funcional normal.

De una parte,los transtornos gástricos constituyen uno de los síndromes más frecuentes de las enfermedades psicofisiológicas en la clientela de medicina general. Recordemos, por ejemplo,que el niño localiza en el abdomen todos los dolores difusos y vagos, las cenestopatías generales y las sensaciones de malestar.

Los motivos psicológicos de la "elección" se han referido a numerosos factores y , en particular , a la importancia primaria de la relación de nutrición entre la madre y el niño , ya que la madre, desde el primer momento , presta una gran atención a los problemas de la alimentación.

El carácter relacional precoz de las funciones digestivas se considera como la explicación de que los dolores abdominales difusos son objeto de quejas hipocondriacas. Estos dolores vagos pueden acompañar un estado depresivo (al que frecuentemente reemplazan como equivalentes) consecutivo a una pérdida grave o a separaciones importantes o a decepciones o desalientos ("heridas narcisistas").

Del mismo modo, ser alimentado forma parte de las primeras formas de relación , tanto para el hombre , como para los animales evolucionados . El primer contacto social consiste en recibir el alimento y,por él, el saciamiento del

hambre ; el consuelo y la satisfacción de las necesidades y deseos . A continuación viene la posibilidad de no aceptar, rechazar o devolver el alimento . El niño asimila (lo lleva a la boca ,lo traga,etc.) lo que le parece "bueno", deseable o susceptible de satisfacer sus necesidades y rechaza y escupe lo que considera "malo".

Además, como demostró **PAVLOV(1927,1928,1941)**, el estómago puede sufrir influencias simbólicas, por condicionamiento y según las personalidades ; su funcionamiento estará en relación , más o menos estrecha , con el mundo exterior. Los vestigios de la relación nutritiva con la madre constituyen la base de afecciones, como la anorexia mental ; o de formas frustadas , como las náuseas o los vómitos emocionales etc.

Estos han sido los motivos que orientaron nuestras investigaciones sobre el desarrollo de la inervación del estómago, como punto de partida y base de futuras investigaciones sobre las relaciones de esta víscera con el Sistema Nervioso Central en los condicionamientos psíquicos , dada nuestra orientación hacia el campo de la Psiquiatría.

No quisiera terminar este capítulo sin antes mencionar y agradecer a quienes han hecho posible este trabajo de investigación con su dirección y ayuda.

En primer lugar tengo un deber de gratitud al director de la tesina y maestro en mi andadura en el campo de la investigación , Profesor Dr. D. JOSE SOLER VIÑOLO . Su orientación decidida y su interés permanente han sido indispensables en la realización del trabajo.

También, he de constatar y agradecer la intervención de los Profesores , Dr. D. MIGUEL GUIRAO PEREZ y Dr. D. JUAN DE DIOS GARCIA GARCIA, que han facilitado los materiales necesarios para la elaboración de la tesina.

Asimismo, quiero expresar mi agradecimiento a Dª ROSARIO ALFEREZ JIMENEZ DEL BARCO , a Dª ASCENSION MUÑOZ GIJON y a D. JOSE RUIZ OLMEDO por su valiosa y eficaz ayuda.

Por último quiero resaltar un merecido agradecimiento a mi familia , junto a Mariola , que han sabido aquietar mi impaciencia y alegrarse con el esfuerzo y hallazgo que el trabajo intelectual representa.

II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Como hemos indicado , nuestras preferencias en el terreno profesional se han orientado hacia el campo de la Psiquiatría . Dentro de este campo es conocida la gran cantidad de lagunas existentes sobre las bases morfológicas en las que se realizan los procesos psíquicos ; procesos en los que están íntimamente ligados los Sistemas Nerviosos Vegetativo y Central. Sobre este particular es bastante expresiva la siguiente frase que **PI SUÑER (1947)** subrayaba en su libro , "Sistema neurovegetativo" (pag. 777) :

" El sistema nervioso de la vida de relación asienta en el organismo sobre los hondos cimientos del sistema neurovegetativo . Este es el gran integrador que va a las raices de la vida , y absorbe por ellas las esencias vitales que definirán la personalidad . He aquí , por qué al sistema neurovegetativo le corresponde tanta parte en la génesis y

en la caracterización de la fisiología , de la psicología y de la patología , tanto somática como mental. "

Ante tales circunstancias y teniendo en cuenta, según hemos indicado, que el estómago es una de las principales vísceras donde se asientan los síndromes más frecuentes de enfermedades psicofisiológicas , hemos orientado nuestra investigación en este sentido, intentando analizar el problema desde los estratos inferiores , donde se recogen las sensaciones o aferencias de distinto tipo , tanto generales (repleción, sobredistensión, vaciamiento, dolor), como de matiz especial y bien diferenciadas (hambre, náuseas etc.). También llegan a él vías eferentes, ya de tipo general, como consecuencia de las respuestas a arcos reflejos autónomos de complejidad ascendente en los distintos estratos del Sistema Nervioso Central o bien , en relación con sensaciones externas, (por ejemplo, los reflejos condicionados de Pavlov) o bien , por actividades psíquicas normales o patológicas (estados hiperreactivos, depresiones).

La inervación del estómago ha sido analizada, como en el capítulo de resumen histórico puntualizaremos , bajo distintos puntos de vista : morfología macroscópica (Mc CREA,1924, 1926;HOVELACQUE, 1927;Mc SWINEY, 1931;MÜLLER, 1937;PI SUÑER, 1947;ELIZAROVSKY y colb.,1949; JACKSON,1949;ROSENBERG, 1949; AGHINA, 1950; KUNTZ, 1953;MITCHELL, 1953;TONI y CONTU, 1953;

MIZERES, 1953; PICK, 1970; MACKAY y ANDREWS, 1983), morfología microscópica (REMAK, 1852; MEISSNER, 1857; AUERBACH, 1862, 1864, 1894; HENLE, 1871 ; GASKELL, 1886; ARNSTEIN, 1887; RAMON Y CAJAL 1892, 1893 a, b; DOGIEL, 1895 a, b, 1898, 1899; HUBER y DEWITT, 1897; KUNTZ 1913 b, 1918, 1929; HILL , 1927; SCHABADASH, 1930, 1934; STÖHR, 1930, 1932, 1934, 1945, 1948, 1952; SOKOLOVA, 1931; MURAT, 1932-33 ; OHKUBO 1936 a, b, c ; MÜLLER, 1937 ; BORSETTO y CAVAZANA, 1947 ; PI SUÑER, 1947; DE CASTRO, 1950; GREVING, 1951 a, b, 1952 a, b; JABONERO, 1951; SOLER, 1951 a; KUNTZ, 1953; EGUCHI, 1954; IKEDA, 1954, 1957; OHI, 1954; PORAZIK, 1954; OSAKI, 1955; TOYOTA, 1955; NICULESCU y colb., 1956; VAN CAMPENHOUT , 1956; GILEV, 1959; GUNN, 1959; HONJIN y colb., 1959; RINTOUL , 1960; ZHURAVLEV , 1961; DEWEY y BARR , 1962; LORENTZ, 1962; RASH y THOMAS, 1962; SCHOFIELD, 1968; GABELLA, 1971 b, c, 1976, 1979, 1981; RADKE y colb., 1980; TAN y WONG, 1980; ANGEL y colb., 1982; MACKAY y ANDREWS , 1983; CAT y GABELLA , 1984 ; VAITHILINGAM y colb., 1984; CHRISTENSEN y RICK, 1985; SEELING y colb., 1985), por métodos de degeneración walleriana tras lesiones experimentales de la inervación extrínseca, métodos histoquímicos y por procederes de marcaje retrógrados (IWANOW y RADOSTINA, 1932-33; BULLON RAMIREZ y LAMAS LOPEZ, 1949; VALENZUELA , 1950; JIMENEZ FERNANDEZ , 1951; SOLER VIÑOLO, 1951; ACOSTA MONTES, 1952; COLLADO, 1953; CHACON GARCIA, 1954; YAMAUCHI, 1958; GABELLA y COSTA, 1967, 1968; COSTA y GABELLA, 1968, 1971; GUNN, 1968 ; FURNESS, 1972; KEMP, 1973; VAN DRIEL y DRUKKER, 1973; KYOSOLA y colb., 1975; AHLMAN y colb., 1979; KYOSOLA y

colb.,1980;SOLER VIÑOLO y LINARES,1980;ELFVIN y LINDH, 1982; POWLEY y colb.,1983; EKBLAD y colb.,1985;FOX y POWLEY ,1985; GWYN y colb.,1985; SATO y KOYANO,1987), aspectos funcionales (LANGLEY,1900,1921;LANGLEY y MAGNUS,1905;KUNTZ,1922; Mc CREA y colb.,1925,1926; PAVLOV, 1927,1928,1941;ALVAREZ,1937,1952; GRIMSON y colb., 1947; PI SUÑER, 1947; VALENZUELA ,1949; VAN GELDEREN,1949;PENFIELD y RASMUSSEN,1950;FRIESEN y HEMINGWAY, 1952;FERNANDEZ RODRIGUEZ,1956; LOPEZ ALANIS, 1959; PRITCHARD y colb.,1968; SCHOFIELD, 1968; WOOD, 1975,1981; SELVERSTON y colb., 1976; SOLER VIÑOLO, 1976,1978,1980; YOKOYAMA y OSAKI, 1978; ANGEL y colb.,1982; DONAHUE y colb.,1983; CLERC,1984), y por procederes embriológicos,(REMAK,1847;SCHENK y BIRDSALL ,1880; ONODI,1884,1886; BALFOUR,1887; HIS,1889,1904; FUSARI, 1890,1892 a,b; CAJAL, 1893 b; HIS Jr.,1897; SCHULZTZE, 1897; KOHN, 1899, 1903; ZUCKERKANDL, 1901, 1911-12; FRORIEP, 1907; MEIKLEJOHN, 1908; ABEL, 1909,1912; KUNTZ, 1909 a,b,1910,a,b, 1913,1914,1920-21,1922,1926,1953,; STREETER, 1912; DA COSTA, 1914,1918,1920; KUNTZ y BATSON, 1920-21;MULLER,1921; MASSON, 1923;MASSON y BERGER,1923;MULLER y INGVAR,1923; GOORMAGTIGH, 1924;TELLO, 1924,1925,1942,1945; IVANOV, 1927; UCHIDA, 1927; VAN CAMPENHOUT,1930 a,b,c,1931,1932, 1933, 1940, 1941, 1945, 1946, 1947; SCHACK, 1932;DETWILER,1936,1937;JONES,1937,1939, 1941,1942 a,b; GOORMATIGH y PANNIER, 1939; STAUDACHER, 1940; WEBER, 1940;WINDLE,1940;GOWGILL y WINDLE, 1942; DEREYMAEKER, 1943; KEUNING, 1944,1945,1948; YNTEMA y HAMMOND, 1945, 1947, 1952,1953,1954,1955;HAMMOND,1946,1948,1949; LEVI-MONTALCINI,

1946 a, b; LEVI-MONTALCINI y AMPRINO, 1946 a, b; HAMMOND y YNTEMA, 1947,1952,1953,1957; YNTEMA, 1947,1966;BODIAN, 1955; INDAR JIT,1955; RAYBUCK,1956; SEMENOVA,1958; GUTNER y colb., 1959; LAUGE-HANSEN,1960; LE DOUARIN,1961, 1980,1982; WESTON, 1963,1970;ANDREW,1964,1969,1970,1971;GABELLA, 1966,1967,1971 a; WESTON y BUTLER, 1966; BENNETT y COOBS, 1969; BURNSTOCK, 1969; KUBOZOE y colb.,1969; CHAMPLAIN y colb.,1970; GONZALO SANZ, 1970; LE DOUARIN y TEYLLET, 1970, 1973, 1974; READ y BURNSTOCK ,1970; PARKA,1972;ERSHOVA,1973;GERSHON y THOMPSON, 1973; WEBSTER, 1973; LE DOUARIN y colb.,1975; LE LIEVRE y LE DOUARIN, 1975; LINARES,1976,1978;LINARES y SOLER, 1976,1979, 1981, 1982; LE DOUARIN y colb., 1978; GERSHON y colb., 1979; LE DOUARIN y colb., 1979; ALLAN y NEWGREEN, 1980; LE DOUARIN y colb.,1981; LOPEZ SOLER, 1984; LOPEZ SOLER y SOLER VIÑOLO, 1984,1984; LOPEZ SOLER y colb.,1984; BOEKELAAR y colb.,1985; BRANCHEK y GERSHON, 1987).

Mediante todos ellos se han obtenido bastantes datos positivos, como describiremos en el siguiente capítulo de "Resumen histórico",pero no los suficientes para conocer las bases morfológicas precisas y su relación con el Sistema Nervioso Central, debido fundamentalmente , a la complejidad que presentan éstas en el adulto,por la precoz fusión de las fibras y células nerviosas simpáticas, parasimpáticas y de la vida de relación.

Ante tales circunstancias y como, según clásicamente se conoce, durante el desarrollo, sobre todo en las primeras fases, los elementos nerviosos están más individualizados y se presentan en su expresión más simple, ello ha motivado que, en principio, orientáramos nuestra investigación en este sentido, máxime en cuanto que los resultados obtenidos hasta ahora sobre para el particular son escasos .

De la manera indicada, pretendemos aportar en este trabajo datos básicos, que nos sirvan para seguir después nuestras investigaciones neurobiológicas en fases más avanzadas y en individuos adultos, aplicando además otros procederes de análisis para el estudio tanto del Sistema Nervioso Autónomo de esta víscera, como el de sus relaciones y vías en el Sistema Nervioso Central.

La labor realizada, hasta ahora, es la que presentamos como trabajo de Licenciatura para ser juzgado por este digno Tribunal.

III. RESUMEN HISTORICO

Estudios morfológicos macroscópicos.

Es lógico pensar que los primeros estudios sobre la inervación del estómago se realizaran por procederes morfológicos macroscópicos, y que sus hallazgos quedaran reflejados en los textos de Anatomía básicos que han surgido a lo largo de la historia.

Si nos referimos a los textos más recientes y especializados de los últimos sesenta años, podemos citar el de **HOVELACQUE (1927)**, que analiza en conjunto, los nervios craneales , raquídeos y el sistema simpático del hombre ; y los de **MÜLLER (1937)**, **PI SUÑER (1947)**, **KUNTZ (1953)**,**MITCHELL (1953)** y **PICK (1970)** , que concretan sus descripciones al estudio del sistema neurovegetativo.

Si de entre estos textos resumimos la descripción de **PICK (1970)**, que analiza además, las descripciones de los anteriormente citados , concreta que: "existe un acuerdo general sobre las principales derivaciones de los nervios extrínsecos gástricos desde los troncos de los nervios vagos.... y de fibras que emanan de los plexos subdiafragmáticos, especialmente del celiaco ". También indica que: " la mezcla de fibras vagales y simpáticas de estos dos orígenes principales y la complejidad de la distribución de los nervios..... no fue totalmente apreciada por los autores previos ".

En cuanto a la descripción y características de las ramas gástricas aporta los siguientes datos:

El tronco vagal posterior (derecho) se divide en dos grandes ramas, las cuales están interconectadas por varias anastomosis oblicuas. Estas dos grandes ramas descienden enviando numerosas ramitas a la curvatura menor del estómago , hasta entremezclarse con el plexo nervioso ganglionado que rodea a la arteria celiaca.- El tronco vagal anterior (izquierdo) emite, como tal, nerviecillos a esófago y región del cardias.- Hay un profuso y complejo intercambio de fibras entre el vago, el tronco simpático, el esplácnico y los nervios cervicales superiores y frénicos. Este intercambio comienza en la base del cráneo y se extiende a través

del tórax hasta el diafragma.- Con frecuencia, los dos haces nerviosos mayores y varios más pequeños, que salen del plexo periesofágico son designados como ramas vagales. Estos troncos nerviosos emiten la mayoría de los nervios gástricos, pero es incorrecto designar al plexo celiaco como la única procedencia del simpático y a los nervios vagales anterior y posterior alrededor del esófago, como la única vía suministradora de fibras parasimpáticas al estómago.- Estos troncos nerviosos esofágicos, referidos como "nervios vagos", emiten directamente algunas ramas a la porción cardiaca del estómago , otras se dirigen al plexo celiaco ganglionado, desde el que una red de plexos subsidiarios se distribuyen a lo largo de las ramas de la arteria celiaca.- El plexo celiaco ganglionar está originado por fibras parasimpáticas, simpáticas y , probablemente, algunas somáticas. Este plexo envía nervios delgados subsidiarios, a lo largo de la arteria gástrica izquierda , al cuerpo del estómago.- El nervio pilórico, el cual se origina de diversas ramas, va por la pared gàstrica anterior, cerca de la curvatura menor, hacia la región pilòrica.- De la arteria gástrica derecha también penetran finos nervios a la región pilórica.- Del plexo celiaco se originan varios haces nerviosos que, siguiendo a la arteria esplénica, penetran en la pared gástrica, a lo largo de la gastroepiploica izquierda y celiacas cortas, dirigiéndose hacia las cercanías de la curvatura menor.- El segmento abdominal del esófago, la región del

cardias y parte del fundus del estómago están inervadas directamente por los troncos vagales.- La curvatura menor y porción cercana al cuerpo ventricular están abastecidos por el tronco izquierdo del vago y por los plexos nerviosos que acompañan al tronco principal y ramas de las arteria gástrica izquierda y gastroduodenal,así como también por el nervio pilórico.- La curvatura mayor , el fundus proximal y el cuerpo del estómago están inervados por subsidiarios del plexo esplácnico, que acompañan a las arterias gastroepiploica izquierda y gástricas cortas.

Si nos referimos a trabajos individualizados sobre la inervación del estómago , también durante el periodo de los últimos sesenta años, los resultados principales se pueden concretar en los siguientes.

Mc CREA (1924,1926) observa que las voluminosas ramas vagales están muy próximas a la curvatura menor. El vago da: el tronco anterior, rama hepática, nervio interior principal de la curvatura menor, ramas gástricas, rama pilórica, rama duodenal, rama de la arteria gastroduodenal,rama proximal de la arteria hepática y ramas de la vesícula biliar. El píloro y el duodeno reciben su inervación vagal desde una rama que se dirige hasta el hígado. También indica que las fibras simpáticas del estómago proceden por completo del plexo celiaco.

Mc SWINEY (1931) después de revisar extensamente la inervación del estómago y, tras investigaciones propias, llega a la siguiente conclusión : las fibras de los nervios vagos después de dividirse para formar el plexo en la extremidad inferior del esófago , vuelven a reunirse para formar dos troncos: uno anterior, el cual se divide en varias ramas que inervan la cara anterior del estómago , hendidura hepática, vesícula biliar , antro pilórico y las porciones primera y segunda del duodeno; y otro posterior , que se divide en dos ramas principales y la mayor parte de sus fibras se dirigen hacia los ganglios celiacos , algunas se dirigen hacia la arteria esplénica y al páncreas, y otras se anastomosan con las fibras simpáticas que llegan vía de las arterias mesentérica superior , hepática y los plexos renales y suprarrenales. También algunas ramas inervan la cara posterior del estómago.

ELIZAROVSKY y colb.(1949), tras la disección de 70 cadáveres, encontraron que, el nervio vago camina como un tronco en el lado derecho en 6 casos y en el izquierdo en 3.Que el nervio vago derecho forma un plexo a nivel de la raíz pulmonar en 44 casos y el izquierdo en 38 casos . A su paso por el diafragma, la confluencia de las ramas en un tronco, se halló en 44 casos en el lado derecho y en 50 en el izquierdo. En 13 casos el nervio vago derecho alcanza el plexo gástrico en forma de tronco y en 2 casos en forma de 3

brazos. El nervio vago izquierdo alcanza el plexo gástrico en forma de tronco en 14 casos y, formando un solo tronco en 3 casos.

JACKSON (1949) en su estudio sobre la anatomía del nervio vago en las regiones esofágica inferior y del estómago, en 50 cadáveres humanos, indica que : el vago izquierdo forma la mayor porción del vago anterior, pero generalmente recibe ramas del nervio vago derecho. El vago derecho forma la mayor porción del vago posterior y generalmente recibe ramas del izquierdo. Por lo tanto indica: vago anterior no es sinónimo de vago izquierdo, ni vago posterior es sinónimo de vago derecho . También indica que, de los 100 troncos anteriores y posteriores, 83 se convierten en troncos únicos en un punto, situado entre los plexos pulmonares y el diafragma. Que 17 de los 83 troncos, divididos de nuevo pasan a través del diafragma como 2 ó 3 troncos . Que 15 de los 100 no se hacen únicos hasta que alcanzan el diafragma y 2 nunca se unen. Describe el curso y la distribución gástrica y hepática de los troncos anteriores, y las variaciones que sufre el curso del tronco posterior, su división celiaca y la distribución gástrica.

ROSENBERG (1949), en su estudio anatómico de los nervios vagos en la porción infrabronquial del esófago, con fines quirúrgicos, indica, que en el 80% de los casos las fibras

vagales se reunen en dos troncos principales, anterior y posterior . En un 10% encuentra dos troncos anteriores y uno posterior . Que el tronco anterior se ramifica más alto que el posterior . Que los dos troncos son oblicuos y, cerca del diafragma, la rama posterior es la más alta y cercana al esófago. Que del plexo esofágico las ramas se originan de tres formas diferentes: existen algunas ramas anastomóticas entre los dos troncos principales, otras ramas penetran en la musculatura esofágica y salen a distintos niveles (ramas que denomina criptoesofagales); otras ramas que penetran en la pared del esófago,o no salen, o aparecen en la superficie del estómago (ramas gástricas criptoesofágicas). La mayor concentración de ramas se sitúa a 19'2 mm.-7'9 mm. por debajo del hiato esofágico. En opinión de este investigador, a dichos niveles es más completa la resección del décimo par y que, debido a la existencia de las ramas criptoesofágicas, hace que la resección vagal sea, a veces, incompleta.

AGHINA (1950) analiza, con fines quirúrgicos,las porciones supra e infradiafragmática del nervio vago . Describe tres grupos principales : uno que denomina típico,que lo observa en un 60% de los casos,el cual consta de dos troncos principales que emergen del plexo bronquial. Otro grupo , el intermedio, en el que los dos troncos se restablecen cerca del hilio pulmonar y lo halló en un 10% de los casos. Y finalmente, un tercer grupo, que denominó complejo,en el que

numerosos troncos pasan por el hilio en un 30% de los casos. En un 40% de los casos estudiados encuentra ramas que penetran en la pared del esófago.

TONI y CONTU (1953) intentan precisar la topografía y distribución del nervio vago gástrico mediante la disección de 80 cadáveres humanos. Indican que el nervio vago en la región gástrica,es de tipo cordonal en el 72'3%; pluricordonal en el 23'7% ; y plexiforme en el 3'2%. También indican que la división del nervio vago, a nivel del cardias, es solamente parcial; y que es posible que el tronco anterior pueda ser desplazado a la sección anterior izquierda.

MIZERES (1955), en su estudio sobre la anatomía del sistema nervioso del perro,refiriéndose al estómago indica: que el nervio gástrico ventral, más corto que el dorsal , envía ramas al hígado y a la superficie ventral del estómago, y filamentos anastomóticos para el plexo del fundus y a las ramas cardiales de la arteria gástrica izquierda. El nervio gástrico dorsal envía ramas a la superficie dorsal del estómago; también contribuye al plexo celiaco mesentérico y al plexo de la porción proximal de la arteria gástrica izquierda. Que en un 50% de los casos el nervio gástrico dorsal envía ramas al hígado. También, dice que los filamentos del del nervio gástrico dorsal pueden seguirse hasta dentro de los plexos hepático y mesentérico craneal. Finalmente,indica

que el estómago, no solamente recibe ramas de las arterias gástricas y epiploicas, sino también filamentos directos del plexo gastroduodenal, los cuales penetran por la porción pilórica del estómago.

Finalmente, en el reciente trabajo de **MACKAY** y **ANDREWS (1983)**, en el cual hacen un estudio comparativo de la inervación vagal del estómago del hombre y del hurón, concretándose a los resultados obtenidos en el humano, llegan a las siguientes conclusiones: la disección macroscópica, en el hombre, subraya la complejidad del abastecimiento vagal para el estómago. Las fibras, desde el plexo periesofágico que constan de componentes anterior y posterior, se unen para formar los troncos vagales anterior y posterior a un nivel variable rostral al diafragma. Estos troncos pasan conjuntamente con el esófago a través del diafragma dentro del abdomen. Cada uno de los 2 troncos principales vagales dan lugar a 2 divisiones primarias; el tronco anterior se divide en: rama hepática y gástrica anterior; el tronco posterior se divide en: rama celiaca y rama gástrica posterior. Estas divisiones truncales representan las vías primarias para la distribución de los nervios vagos en las vísceras abdominales . Los nervios y vasos dentro del ligamento gastrohepático (los cuales caminan paralelos a la curvatura menor del estómago) tienen una disposición trilaminar: las ramas gástricas anterior y posterior de los troncos vagales yacen, respectivamente, superficial y profunda a los nervios

periarteriales que rodean la arteria gástrica izquierda en posición supina. Los nervios que pasan a lo largo de las curvaturas mayor y menor, pueden contener ambos tipos de fibras simpáticas y parasimpáticas, porque ambas series proporcionan una entrada para el plexo celiaco.

Estudios morfológicos microscópicos

Entre los análisis de morfología microscópica, si resumimos brevemente los primeros estudios básicos, nos encontramos con las siguientes aportaciones:

REMAK (1852) observa el plexo ganglionado en la pared del tubo digestivo.

MEISSNER (1857) describe, por primera vez, el plexo nervioso ganglionado en la submucosa intestinal.

Con AUERBACH (1862, 1864, 1894) se tienen las primeras descripciones del plexo mientérico y los nervios que caminan desde éste a la capa muscular en distintas especies animales y hombre. Indica además, que dichos nervios constan de 1 ó 2 fibras que caminan paralelamente a las células musculares. Las fibras nerviosas están revestidas de una vaina delgada que contiene núcleos. Las fibras se pueden seguir a gran distancia, se bifurcan en ciertos puntos y las ramas origina-

das de cada división continúan su curso en la dirección original . Las ramas de las fibras nerviosas no muestran terminación alguna . Esparcidas con las fibras paralelas existen varias hileras de fibras musculares (de 5 a 10). También, observa la presencia de conexiones entre ganglios dentro de un plexo y entre los ganglios mientéricos y submucosos.

HENLE (1871) en su libro de "Anatomía Sistemática del hombre", concreta que las mallas del plexo submucoso son mayores y menos regulares que las del plexo mientérico ; los ganglios submucosos son más pequeños y los cordones nerviosos que los entrelazan más delgados.

GASKELL (1886) en su trabajo sobre la estructura,distribución y funciòn de los nervios que inervan a los sistemas visceral y vascular llega a las siguientes conclusiones: "las células simpáticas constan en su mayor parte , si no totalmente,de un sistema de células motoras situado sobre la vía de las fibras eferentes.... células motoras que representan las neuronas terminales del sistema eferente;y que todos los tejidos están inervados por dos tipos de fibras nerviosas de carácter opuesto, hasta el punto que yo considero promover , esperanzadamente para el tiempo en que la totalidad del Sistema Nervioso será dividido en dos grandes porciones las cuales estarán ocupadas con cambios químicos

de carácter sintético y analítico respectivamente, las cuales, no obstante, en sus acciones deberían enseñar signos característicos de tales procesos químicos opuestos".

ARNSTEIN (1887), mediante tinciones vitales de azul de metileno , al examinar la inervación del músculo liso del estómago , intestino y vejiga urinaria de la rana, encuentra un vasto plexo, así como también, un fino retículo nucleado, ya descrito por investigadores anteriores . Las fibras finas varicosas que se originan en este retículo terminan después de un curso más o menos corto o largo, en las células musculares sin ningún "Endknopf" o "tâche motrice".

RAMON Y CAJAL (1892,1893 a,b) en su estudio sobre los ganglios y plexos nerviosos del intestino en diferentes especies animales observa, que las ramas colaterales toman su origen en las fibras amielínicas que caminan entre los ganglios del plexo intersticial de los mamíferos; que ellas son extremadamente delicadas, exhiben varicosidades y siguen un curso ondulado entre las células formando un rico plexo que rodea a estas últimas; y que en algunos lugares terminan en relación con las células en "extrémités libres renflées". Considera a estas fibras como derivadas de otros ganglios autónomos.

DOGIEL (1895 a,b,1896,1899),basándose en sus observaciones sobre los ganglios entéricos de distintas especies, teñidas por azul de metileno,divide a las neuronas entéricas en tres tipos. El tipo celular I tiene muchas dendritas cortas e irregulares y un axón largo y delgado que puede ser seguido dentro de los cordones internodales. Dogiel afirmaba que las células tipo I eran motoras. Las células de tipo II tenían un axón corto que se ramificaba dentro del ganglio de origen y dendritas largas que se extendían fuera del ganglio; Dogiel pensó que las células tipo II eran sensitivas. Las neuronas tipo III poseían dendritas de longitud media que se ramificaban a lo largo de otras células ganglionares. Además,en los ganglios autónomos del tracto gastrointestinal de los mamíferos y en el humano, distingue diferentes tipos de plexos: a) Las dendritas de las células nerviosas forman un "allgemeines perpherische Geflecht"; todas las dendritas de todas las células nerviosas participan en su formación, hasta el punto, que una conexión funcional se asegura a través del plexo entre todas las células nerviosas componentes de un ganglio. b) Las fibras nerviosas mielínicas y amielínicas que surgen de otros ganglios forman un "intercelluläres Geflecht". Estas fibras atraviesan uno o más ganglios y dan colaterales durante su curso. Se anastomosan repetidamente, se entrecruzan entre sí y forman un fino plexo entre las células nerviosas y sobre la superficie de las cápsulas celulares. Sin embargo,aún las fibras más finas varicosas no

tienen contacto directo con las células nerviosas. c) Las fibras más gruesas cerebroespinales mielínicas o amielínicas,descienden y se ramifican del mismo modo que mencionamos antes , pero sus ramas varicosas más finas penetran en la cápsula de las células nerviosas y forman una muy extremadamente delicada "pericelluläres Geflecht". Por regla general, se tiñen pobremente y pueden ser halladas sólo alrededor de, relativamente, pocas células nerviosas.

HUBER y DEWITT (1897) estudian,mediante tinción vital de azul de metileno,la inervación de la musculatura lisa de las paredes del tracto digestivo en varios vertebrados. Encuentran que las fibras caminan entre y paralelamente a las células musculares; las fibras son varicosas y pueden seguirse a larga distancia;ellas dan numerosas "side-twigs" durante su curso , que terminan sobre la superficie de las células musculares adyacentes , frecuentemente cerca del núcleo, en "small end-bulbs","nodular enlargements" o "small terminal swelling of round , oval o pear-shaped form" . Una fibra nerviosa inerva a 6 u 8 células musculares ; 2 ó 3 ramitas laterales pueden terminar en relación con la misma célula. A pesar de ésto, no todas las células musculares están inervadas con una terminación nerviosa; las células musculares yacen en 3 ó 4 hileras entre 2 fibras nerviosas vecinas, hasta el punto de que varias células musculares no tienen contacto directo del todo con las fibras nerviosas.

Como se deduce de esta sintética descripción de los resultados fundamentales, obtenidos en la segunda mitad del pasado siglo,ya se ha descubierto el esquema general básico de la inervación intestinal (diferentes plexos ganglionados, así como con el modo de distribución de las fibras extrínsecas e intrínsecas y la posible existencia de dos sistemas distintos para regular su dinámica).

En la primera mitad del presente siglo los hallazgos más salientes los podemos concretar del siguiente modo:

KUNTZ (1913 b,1918,1929), en sus estudios sobre la inervación del tubo digestivo , empleando técnicas de tinción de azul de metileno e impregnaciones argénticas observa en los ganglios intramurales,redes terminales simples y complejas, y arborizaciones pericelulares formadas por las ramas mas finas que rodean a las células nerviosas y dentro de éstas, especialmente alrededor de las más pequeñas. También las encuentra en la base de las dendritas gruesas y también muchos ensanchamientos terminales en los cuerpos celulares en el perro; estas formaciones eran particularmente precisas si la célula nerviosa sólo se teñía débilmente. También observó que la disposición de las mallas de los plexos y su contenido neuronal, varía entre las distintas especies y regiones del tubo digestivo.

HILL (1927),en su trabajo sobre "Contribuciones al conocimiento de los plexos entéricos", utilizando procederes vitales de azul de metileno y argénticos, observa en los mamíferos que, una vez que han penetrado las fibras, ya mielínicas en el ganglio, éstas caminan primero en haces y después se separan y dividen en finas ramas varicosas, las cuales se anastomosan entre sí y forman un fino retículo alrededor de las células tipo II de Dogiel. También,indica, que se encuentran engrosamientos característicos de las fibras del retículo, en íntimo contacto con las células nerviosas y que las dendritas de las células nerviosas terminan en botones terminales (end knobs) después de un número variable de ramificaciones.

SCHABADASH (1930,1934) describe dos plexos nerviosos en la submucosa: el plexo entérico interno de Henle, junto a la capa muscular circular y el plexo submucoso de Meissner que se distribuye en la propia capa submucosa. En su segundo trabajo,en donde estudia el músculo liso en el tracto digestivo del mono y la vejiga urinaria de diferentes mamíferos y fetos humanos y recién nacidos, mediante azul de metileno, proporciona los siguientes datos:los haces nerviosos repetidamente divididos y anastomosados constan principalmente de fibras amielínicas que forman un plexo nervioso alrededor de los haces de músculo liso . Las ramas de este plexo penetran en los haces musculares donde caminan paralelamente unas con

otras y con las células musculares lisas , ramificándose y formando un denso plexo nervioso intramuscular con largas mallas. Donde los haces musculares individualizados se cruzan,el plexo nervioso contiguo,naturalmente,también se cruza con el del otro; ésto origina una aparente, condición de inervación compleja e irregular. El aspecto característico del plexo nervioso intramuscular es: fina estructura, fibras marcadamente tenues, un reducido número de núcleos de Schwann y la completa ausencia de células nerviosas. Aunque Schabadash encontró algunos "knopfförmige fadernartige u dgl. Bildungen" en el músculo liso del tracto digestivo , el número de éstos fue tan pequeño, comparado con el vasto número de células musculares presentes, que difícilmente pueden asegurar la inervación de la capa muscular lisa.

STOHR (1930,1932,1934,1945,1948,1952), en sus diversos trabajos sobre la inervación del tracto digestivo,utilizando fundamentalmente los métodos argénticos, sobre la clasificación de las neuronas,acepta sustancialmente la clasificación de Dogiel, e indica,que estas neuronas se encuentran en los plexos y también aisladas, adosadas a un cordón de conexión interganglionar.Pero sus aportaciones básicas estriban sobre los retículos terminales.Dice que las células intersticiales pueden considerarse como el tipo más pequeño de células ganglionares autónomas. En el plexo de Auerbach del colon humano, aparecen células del tipo I y II de Dogiel y muchas

células ganglionares de pequeño y mediano tamaño. El plexo de Auerbach presenta unas separaciones en plexo primario, secundario y terciario. Las grandes células ganglionares del plexo de Meissner pertenecen predominantemente al tipo II de Dogiel. Además, hay una abundancia de células ganglionares más pequeñas bipolares y multipolares. El plexo de Meissner, adyacente a la muscularis mucosa,no es normalmente fino y también contiene células intersticiales. El plexo de Meissner se extiende en un fino retículo de fibras sin un neto límite entre el plexo nervioso de la membrana mucosa. El plexo nervioso posee un tipo de retículo terminal con aspecto de red en las fibras nerviosas autónomas, el cual consta de fibras aferentes , eferentes y secretoras. En la membrana mucosa del apéndice vermiforme aparecen abundantes elementos nerviosos de finura no usual desprendidos del plexo mucoso. En el caso de una apendicitis puramente neurogénica aparece, en la membrana mucosa del hombre, un considerable incremento del retículo nervioso junto con un notable aumento en el retículo terminal de las fibras. El autor describe varios cambios patológicos en las células de ambos plexos en el caso de megacolon.

SOKOLOVA (1931),en su estudio sobre la citoarquitectonia de los ganglios intramurales del tubo digestivo en la vaca, indica que las células tipo I de Dogiel predominan en la parte distal del estómago , en el duodeno y en el resto del

recto, considerando que el tipo II predomina sobre el tipo I en el yeyuno e íleon.En el colon y ciego las neuronas tipo I y II están aproximadamente en igual número. Las fibras parasimpáticas preganglionares (del vago y nervios erigentes) fueron halladas sólo en asociación con las neuronas tipo I.

MURAT (1932-33) estudia igualmente la citoarquitectonia de los ganglios nerviosos del tracto digestivo del hombre, fundamentalmente,la distribución de los dos tipos básicos de neuronas del plexo de Auerbach. También describe los nódulos ganglionares nerviosos del intestino grueso, de los cuales dice que son redondeados, voluminosos (0'5 x 0'7) y con abundantes neuronas.

OHKUBO (1936 a,b,c), en sus estudios sobre el sistema nervioso intrínseco del tracto digestivo en diferentes especies animales , analiza los diferentes plexos: subseroso, mientérico y submucoso. Refiriéndonos al submucoso, describe en éste, como hicieron investigadores anteriores, dos plexos diferenciables: el interno de Henle, junto a la capa muscular circular, y el submucoso de Meissner. Las neuronas de este último plexo son generalmente más pequeñas y homogéneas que las del mientérico .También, concreta que, la disposición de las mallas y el contenido neuronal varía entre las especies y regiones del tubo digestivo.

MÜLLER (1937), en su libro "Sistema nervioso vegetativo", a las formaciones autónomas periféricas denominadas por Langley sistema entérico, les da los nombres de sistemas yuxtamural o intramural, según la situación de los ganglios, al no ser solamente el intestino el órgano inervado de este modo. En cuanto a la inervación parietal del estómago propiamente dicha, hace un resumen de la labor realizada por investigadores que le precedieron, algunos de los cuales citamos en nuestro trabajo; por tales motivos no insistimos en la cuestión.

BORSETTO y CAVAZANA (1947) describen los aspectos morfológicos de la red de Auerbach y Meissner, los plexos interpuestos secundariamente, las ramas de conjunción a lo largo de los diferentes segmentos del intestino delgado y grueso, en 20 sujetos desde el 9º mes hasta los 72 años. Las ramas de los dos plexos principales del intestino humano a la edad de 20 a 30 años aumentan en grosor y longitud. Al mismo tiempo, los núcleos de los plexos se están agrandando. En edades posteriores, mientras los núcleos de los nervios están aún agrandándose, se asientan en las ramas nerviosas. Por el contrario, los nódulos neuronales de los plexos mientéricos están creciendo en el tercer y cuarto decenio aunque en menor proporción que en los periodos anteriores. Esto está posiblemente en relación con el incremento que persiste después del crecimiento somático. Las conexiones entre las dos

redes principales están provistas de fibras directas, poseyendo los mismos caracteres que aquellos del plexo de Meissner o pequeñas ramas del plexo muscular profundo.

PI SUÑER (1947) describe muy someramente la inervación del estómago, enfocando la labor más bien desde el punto de vista fisiológico. Por otra parte,su descripción corresponde a resúmenes de trabajos de otros investigadores.

Con este resumen de algunos de los trabajos básicos en esta primera mitad de siglo, al emplearse, ya, las nuevas técnicas argénticas, se mejoran los resultados obtenidos en el siglo pasado, y además, aparece una nueva concepción como es la del retículo terminal de Stöhr.

A partir de mediados del presente siglo y hasta la época actual , con la mejoría en los procederes de contraste y perfección de los procederes ópticos de análisis, se van concretando nuevos datos microscópicos según a continuación resumimos.

DE CASTRO (1950), en su trabajo sobre "Contribución al conocimiento de la inervación parasimpática y simpática del estómago" indica que,los ganglios gástricos están compuestos sólo por células tipo I de Dogiel, aunque en la región del píloro también se encuentran células del tipo II. Las expan-

siones de las células tipo II tienen las características de los axones y terminan alrededor de las células tipo I; estas células están rodeadas por una corona de células satélites o gliocitos.Las fibras vagales preganglionicas se arborizan en los ganglios mientérico y submucoso y sus terminaciones forman sinapsis limitadas o difusas; ambos tipos de terminaciones pertenecen al sistema parasimpático.También,indica, que el vago predomina en la inervación sensorial del cardias, cuerpo y fundus; y que los nervios esplácnicos predominan en el canal pilórico, píloro y primera porción del duodeno.Las fibras simpáticas son postganglionicas e inervan sólo a las paredes vasculares.

GREVING (1951 a,b),en sus estudios histológicos sobre el plexo mientérico del tubo digestivo, aplicando procederes argénticos, indica que en el estómago humano predominan las células tipo I de Dogiel,aunque también se encuentran de los tipos II y III. Subdivide las células tipo I en tres subtipos, basándose en la complejidad de las dendritas y observa que las dendritas de la tercera subdivisión terminan dentro de la cápsula celular de células ganglionares vecinas. Dice además que los engrosamientos fibrilares de las dendritas son característicos de las células tipo I en los ganglios intramurales del estómago. Afirma que pueden ocurrir ensanchamientos fibrilares en el cuerpo celular y también a lo largo o al final de las dendritas y en la base de los axo-

nes.- En los trabajos de este autor de 1952, concreta, que entre las dendritas de las células ganglionares intramurales adyacentes, existe como una continuidad neurofibrilar, y que tales conexiones pueden ser simples o complejas a través de la formación de una red fibrilar intercelular; y que estas conexiones y las sinapsis,ocurren dentro de la cápsula plasmodial que rodea a las células ganglionares.- En su trabajo sobre el estudio histológico del plexo submucoso (1952 b), dice que este plexo en el estómago recuerda al del intestino y que la subdivisión de Stöhr Jr. del plexo submucoso intestinal en tres capas (entérica interna, submucosa y plexo de la muscularis mucosa) también es aplicable al estómago. Y también afirma que en cada una de estas capas existen numerosas células ganglionares, que generalmente la mayoría de ellas son de tamaño medio, pertenecen al tipo I de Dogiel y poseen expansiones de aspecto reticular de las neurofibrillas de los cuerpos celulares y dendritas.

JABONERO (1951) estudia los elementos nerviosos de la pared del estómago humano, mediante métodos argénticos, analizando estructura, morfología, textura y relaciones del sistema de fibras protoplasmáticas. Indica que las fibras nerviosas exógenas que se incorporan al plexo de Auerbach no intervienen en la inervación de los elementos celulares de la pared gástrica,los cuales se supone que terminan formando sinapsis sobre las células ganglionares intramurales. Afirma

que las células ganglionares tipo II son los centros de recogida de los estímulos centrífugos para el sistema de fibras nerviosas protoplasmáticas. Y que la relación de las fibras exógenas y las células ganglionares se realiza por contacto mediante una sinapsis de tres elementos. Indica que no hay fibras sensitivas ni terminaciones en el espesor de la pared gástrica y que, para explicar los reflejos y las sensaciones dolorosas, sería necesario admitir el origen de la rama aferente del arco en los cordones sensoriales de la serosa peritoneal.

KUNTZ (1953), en su libro " Sistema nervioso autónomo " indica que el estómago recibe su inervación extrínseca del vago y del simpático. Que los vagos continúan hacia el estómago a través del plexo esofágico, cuyas fibras se reunen próximas al cardias, formando sus divisiones derecha o posterior e izquierda o anterior, la última de ellas suministra fibras al estómago. La mayor parte de las fibras simpáticas del estómago proceden del plexo celiaco y acompañan a la arteria gástrica en su recorrido.

EGUCHI(1954), mediante métodos argénticos, estudia la inervación de la porción pilórica y el duodeno del erizo. Indica que los nervios vegetativos estabiecen conexiones con los plexos de Auerbach y Meissner; que las neuronas del plexo de Auerbach son multipolares y de naturaleza simpáti-

ca; que la distinción de los tipos I y II de Dogiel es casi imposible en ellas y que en el plexo de Meissner casi no se observan células nerviosas. Las terminaciones de las fibras nerviosas vegetativas son en forma de retículo terminal de Stöhr. Clasifica las terminaciones sensoriales encontradas en el píloro en cuatro tipos: de una sola rama, de ramas simples, en serpentina y en forma glomerular, e indica que cada tipo tiene una localización especifica.

IKEDA (1954, 1957) estudia los plexos nerviosos de Auerbach y el submucoso, distinguiendo en cada uno de ellos tres tipos de plexos.

OHI (1954) estudia la inervación sensitiva del estómago en la rata blanca. Indica que son las fibras gruesas medula-das, las que penetran en la capa más externa de la muscularis y del plexo de Auerbach y terminan como ramificaciones simples en la muscular, terminaciones serpentiformes en la submucosa y, terminaciones no ramificadas en la mucosa y muscularis mucosa. Dice que la mayoría de estas fibras se observan en las porciones del cardias y del píloro, y en me-nor proporción en el cuerpo del estómago.

PORAZIK (1954) estudia la localización de los elementos nerviosos del plexo de Auerbach en el píloro del gato, mediante tinción intravital de azul de metileno. Encuentra

que el plexo mientérico en la zona pilórica está más desarrollado que en otras porciones de la pared gástrica; que las fibras extrínsecas vagales penetran en el plexo y se mezclan con fibras de otro origen, siendo entonces imposibles de diferenciar y que las fibras terminan en la vecindad de los cuerpos de las neuronas en forma de bulbo, sobre todo en las de tipo I, que son fácilmente identificables. No observa ninguna inervación individual en las fibras del músculo liso.

OSAKI (1955) estudia en el perro, tras tinción en ácido ósmico, las fibras nerviosas mielínicas que abastecen al estómago, fundamentalmente las que contienen las ramas gástricas del plexo celiaco. Las fibras las divide en varios grupos: las del tipo I (1-3 micras de diametro), predominan en la rama gástrica del nervio vago y se considera que son parasimpáticas o simpáticas preganglionares. Las fibras nerviosas del tipo II (2-6 micras de diametro) y las del tipo III (7-9 micras de diametro) predominan en la porción pilórica y el cuerpo ventricular adyacente a la curvatura mayor (nervio simpático), y las localizadas concéntricamente en la porción del cardias y fundus (nervio vago) se consideran como aferentes sensoriales. Las vías aferentes sensoriales del estómago se componen de los nervios esplácnicos mayor y menor, esplácnico inferior primero y vago en orden cuantitativamente decreciente.

TOYOTA (1955), que estudia la inervación del estómago en el erizo por procederes argénticos,indica que existen fibras vagales parasimpáticas, algunas de las cuales son sensitivas meduladas gruesas, y fibras simpáticas. Parte de las fibras que llegan al estómago terminan entre las células nerviosas del plexo de Auerbach,pero la mayoría, junto con largas prolongaciones de células nerviosas, penetran en la muscularis para inervar sus capas y para llegar al plexo de Meissner. Entre las células nerviosas del plexo de Auerbach se pueden distinguir los dos tipos de Dogiel. Las células del plexo de Meissner no están muy desarrolladas después del estadio infantil. Observa terminaciones nerviosas en la subqucosa, muscularis mucosa y mucosa, e incluso en el tejido conectivo interglandular y terminan cerca del epitelio. Divide las terminaciones nerviosas en cinco tipos.

NICULESCU y colb. (1956), mediante tinciones vitales y supravitales de azul de metileno e impregnaciones argénticas, estudian los microganglios gástricos del cardias y píloro. Indican que el estómago y el intestino poseen microganglios aberrantes al sistema de Auerbach que permanecen en la subserosa en contacto con la muscular externa. En la musculatura gástrica, observan terminaciones simples acabando en botón (motoras) y terminaciones complejas en contacto con los capilares musculares.Las vellosidades intestinales reciben su inervación de finas ramitas, satélites a los vasos,

que terminan en el epitelio y en la musculatura lisa. Dicen además, que los elementos microganglionicos de la submucosa proporcionan fibras para la inervación glandular. Los elementos sinápticos de los gánglios de Meissner son más finos que los del plexo de Auerbach. Identifican numerosos microganglios entre la musculatura lisa de la región de unión de los conductos pancreático-biliar, colédoco-duodeno cerca del esfinter de Oddi. También,describen mecanismos de inervación de los folículos linfáticos intestinales.

VAN CAMPENHOUT (1956) analiza la inervación de los vasos sanguíneos del intestino e indica que, rodeando a las arterias de mayor calibre, existen numerosos haces nerviosos formando un plexo adventicial; desde este plexo se originan ramas que alcanzan la muscular pero no la íntima.En cuanto a los capilares,indica que la inervación es conjunta con la de las capas musculares del intestino. En cuanto a las terminaciones nerviosas, apoya la teoría plexiforme e indica que no presentan terminaciones verdaderas y representan un tipo difuso de conexión simpática.

BILEV (1959),mediante tinción de azul de metileno,estudia la inervación de la membrana mucosa gástrica y gastrointestinal en algunos mamíferos y en el hombre. Localiza plexos entre la capa muscular de la membrana mucosa y en la base de las glándulas o criptas. Encuentra ganglios y células ner-

viosas solitarias en los haces de los plexos. Estos plexos tienen fibras con ramificaciones que forman terminales en el tejido conectivo y en la base de las células epiteliales. Encuentra diferencias regionales en los plexos y diferencias en la estructura de los plexos del mismo área en diferentes animales.

BUNN(1959), mediante técnicas de impregnación argéntica y de azul de metileno, estudia los tipos celulares del plexo mientérico del gato. Distingue, además de los tres tipos de Dogiel, otro tipo de neuronas más pequeñas y presentes en menor cuantía. Sus características son similares a las de Dogiel, pero indica que forman un sistema distinto y separado de las neuronas entéricas.

HONJIN y colb. (1959), analizan la distribución y morfología de las células nerviosas argentófilas-argentófobas del plexo mientérico del tubo digestivo en el ratón. Indican que las células argentófilas tienen una prolongación larga y otras pequeñas y que las prolongaciones largas pasan por los tractos fibrosos interganglionicos y terminan en sinapsis con las células argentófobas. Las pequeñas prolongaciones, con arborizaciones en escobilla, se sitúan alrededor de las células argentófobas en el ganglio original. Las células argentófobas originan varias prolongaciones que caminan por entre el músculo o tejido adyacente para unirse en malla terminal.

RINTOUL (1960) realiza un estudio comparativo sobre la morfología de los plexos nerviosos entéricos. Entre sus conclusiones indica que el tamaño de los ganglios y la forma del retículo, varían considerablemente entre las distintas partes del tracto gastrointestinal en la misma especie. También varía desde el nacimiento a la madurez y aún desde el lado mesentérico al antemesentérico de un distinto segmento del intestino.

ZHURAVLEV (1961),en su estudio sobre la morfología de la mucosa gástrica observa,mediante métodos argénticos,que ésta contiene un gran número de terminaciones nerviosas sensoriales, las cuales se distribuyen difusamente y poseen una morfología arboriforme. Dice que este tipo de terminaciones nerviosas se asocia con los vasos sanguíneos en el tejido conjuntivo subepitelial.

DEWEY y BARR(1962) estudian las conexiones intercelulares entre las células musculares lisas. Indican que las células musculares lisas están separadas sin continuidad protoplasmática, pero que las membranas plasmáticas adyacentes se funden en ciertos lugares. Ello les sugiere que la conductibilidad eléctrica puede pasar de una membrana celular a otra por dicha zona.

LORENTZ (1962) estudia la inervación intramural de distintos tramos intestinales en el curso de la edad. Indica que las neuronas del intestino humano van aumentando su complejidad morfológica durante la vida y que los cambios en la senectud son menos prominentes en los ganglios paravertebrales.

RASH y THOMAS (1962) estudian la inervación intrínseca de las uniones gastroesofágica y piloroduodenal. Realizan un recuento de los nervios autónomos en el esófago, estómago y duodeno y subrayan las variaciones que existen entre las dos regiones de unión citadas.

SCHOFIELD(1968) realiza un estudio de los plexos entéricos en los mamíferos, sobre todo respecto a las variaciones existentes en las regiones dentro de una misma especie.Niega la validez de la clasificación de Dogiel y sugiere otro tipo de clasificación basándose en el número de ramificaciones. En cuanto a los aspectos funcionales,indica que la autonomía funcional de la pared intestinal conserva sus propiedades peristálticas "in vitro" y que la coordinación de los movimientos intestinales mediante un componente nervioso intramural es el ejemplo mejor conocido de un mecanismo de marcapasos neuromuscular local.

GABELLA (1971 b, c, 1976,1979,1981), mediante una serie de trabajos estudia, la sinapsis de las fibras adrenérgicas,

las células gliales del plexo mientérico, la estructura general del sistema nervioso autónomo, la inervación del tracto gastrointestinal y los aspectos estructurales del plexo del intestino. En cuanto a las sinapsis de las fibras adrenérgicas, indica que son coincidentes entre las regiones del intestino en las especies investigadas, y que recuerdan a los perfiles noradrenérgicos de otros órganos periféricos. Los elementos gliales recuerdan estructuralmente a la astroglía del cerebro.En cuanto a la inervación gastrointestinal, examina las estructuras implicadas en el control nervioso, tanto las vías que alcanzan dicho tracto con fibras aferentes y eferentes, como los ganglios y plexos localizados en sus paredes y las fibras terminales nerviosas efectoras y sensitivas. También,indica la analogía citológica que existe del plexo mientérico profundo y la inervación terminal del nódulo atrioventricular de Aschoff-Tawara y el haz de Hiss.

RADKE y colb. (1980), en su estudio mediante microscopio de luz y electrónico sobre la inervación de las paredes gástricas relacionada con la secreción gástrica en diferentes especies animales, subrayan las relaciones entre el nervio vago y el sistema nervioso intramural, y las relaciones de las células ganglionares, uniones sinápticas de las paredes gástricas y la inervación de la mucosa. También discuten el significado funcional de los hallazgos,indicando que la evidencia electromicroscópica de las uniones sinápticas sobre

las células parietales, demuestra que la secreción de ácido clorhídrico está influenciada directamente por el sistema nervioso. También indican que las terminaciones nerviosas para las células parietales se originan exclusivamente del plexo mientérico, donde las fibras del vago terminan sin penetrar en la mucosa, y que, probablemente,la inervación de las células cebadas y su proximidad a las células parietales puede hacer algo indirecta la influencia nerviosa sobre la secreción del clorhídrico.

TAN y WONG (1980) analizan la inervación de la múscular externa del estómago en algunos especímenes, observando el porcentaje de fibras nerviosas en relación a las musculares en las distintas capas de la musculatura gástrica, así como también, los contactos entre un axón con la célula muscular indicando que normalmente contacta un axón con una célula, pero encontraron casos de dos o tres perfiles de axones que contactan con una célula muscular aislada.

ANGEL y colb. (1982), mediante experimentos "in vitro", investigan la respuesta mecánica a la estimulación eléctrica y la liberación de péptidos conocidos del intestino para modular la función gastrointestinal. Estos autores encontraron que la sustancia P exógena incrementa el tono y la amplitud de las contracciones fásicas,mientras que la neurotensina y el polipéptido intestinal vasoactivo relajan la

muscularis mucosa. El polipéptido intestinal vasoactivo inmunorreactivo se liberó durante la estimulación eléctrica transmural del antro, mientras que el polipéptido intestinal vasoactivo y la sustancia P se hallaron en el colon.

MACKAY y ANDREWS (1983) realizan un estudio comparativo de la inervación vagal del estómago del hombre y hurón. Los estudios, mediante microscopía de luz y electrónica, revelan que el nervio vago abdominal es similar en ambas especies con fibras predominantemente amielínicas.

CAT y GABELLA (1984) analizan la estructura y la inervación de la musculatura de la unión gastroduodenal del cobaya. Sobre la inervación,indican que la densidad de ésta, por ejemplo, número de haces , número de axones y número de varicosidades por unidad de área de sección o por número de perfiles de células musculares, es más alta en el píloro que en el duodeno y más baja que en el antro. En el duodeno, los haces nerviosos se encuentran en ambas capas musculares longitudinal y circular; la mayoría de los axones y varicosidades están situadas entre el espesor de la muscular circular y una capa de células musculares especiales adyacentes a la submucosa.

VAITHILINGAM y colb.(1984),mediante microscopía electrónica y de luz, analizan los rasgos de la estructura e iner-

vación de la unión gastroesofágica del Macaca fascicularis. Mediante estudios ultraestructurales cuantitativos sobre el músculo circular de esta zona esfintérea, se observa una mayor densidad de nervios, si se compara con el cuerpo del estómago o la unión piloroduodenal. Reconocen dos tipos de perfiles axónicos vesiculados en la capa muscular circular del estómago en animales normales: vesículas agranulares redondas que miden entre 40 y 60 nm. y grandes vesículas granulares que miden entre 80 y 120 nm.. Los animales que recibieron tratamiento con 5-hidroxidopamina mostraron, además, pequeñas vesículas nucleadas que medían de 30 a 60 nm. La unión gastroesofágica y la piloroduodenal contenían más perfiles axonales vesiculados que el cuerpo del estómago.También ambas uniones muestran un predominio de vesículas granulares, si se compara con las del cuerpo del estómago.

CHRISTENSEN y RICK (1985) observan las diferencias cuantitativas y la densidad del plexo submucoso en el intestino del gato y la zarigüeya tras el examen de la totalidad de la mucosa teñida con plata. Se contaron los ganglios por centímetro cuadrado y los cuerpos de las células nerviosas por ganglio, a fin de comparar la densidad de inervación. En el gato los cuerpos celulares por centímetro cuadrado fueron los siguientes por regiones : esófago proximal 0 ; esófago medio 0 ; esófago distal 0 ; fundus 84; antro gástrico 18 ; duodeno 5831; yeyuno 4332; íleon 3191; colon proximal 1275;

colon medio 689 ; colon distal 358 y recto 154. En la zarigüeya,los valores fueron los siguientes:esófago proximal 37;esófago medio 52;esófago distal 84; duodeno 1812; yeyuno 1234; íleon 1488; colon proximal 206 ; colon medio 197;colon distal 121 y recto 61. No se pudieron obtener especímenes adecuados del estómago de la zarigüeya. Las diferencias se debieron más a la variación de densidad de los ganglios, que al tamaño ganglionar. El plexo submucoso del intestino, relativamente denso, está relacionado probablemente con la capa de la mucosa intestinal para la secreción de péptidos y función de absorción.

SEELING y colb. (1985), mediante microscopía electrónica y reconstrucción tridimensional, estudiaron las relaciones de los nervios de la mucosa y músculo liso con la glándula gástrica de la zarigüeya. Observan que la membrana basal no se sitúa en estrecho contacto con axón nervioso o varicosidad alguna. Además,los axones que pasan por el área de estas células, muestran terminaciones varicosas asociadas con cèlulas musculares lisas en el tejido conectivo adyacente, con células cebadas o con elementos vasculares. Adicionalmente, la membrana lateral de estas células parietales no tenía contacto alguno con células endocrinas en el epitelio, incluso cuando otras células parietales eran adyacentes a las endocrinas. Las células matrices del área inmediata tampoco están en estrecha asociación con varicosidad nerviosa alguna.

Degeneración walleriana y técnicas histoquímicas y de degeneración retrógrada

Con las técnicas anteriormente mencionadas se puede conseguir una visión global de la inervación visceral, pero no se puede diferenciar a qué sistema pertenecen los distintos componentes neuronales. Las técnicas de degeneración walleriana, histoquímicas y degeneración o marcaje retrógrado permiten, en cierto modo, diferenciar los elementos entre sí, según pertenezcan a un sistema u otro. Y decimos en cierto modo porque, dada la complejidad anatómica y fusiones de los distintos elementos, hay casos en que debido a tales motivos, ante la sección de un nervio, éste puede tener distintas fibras simpáticas y parasimpáticas. También, por tales motivos, puede acontecer igual ante experiencias fisiológicas de estimulación. En ambos casos los resultados pueden inducir a error.

En resumen de los experimentos con estos procederes con los hallazgos más significativos hallados son los siguientes:

IWANOW y RADOSTINA (1932/33) estudian la inervación de los músculos del intestino en el gato y pichón, mediante el método de Bielschowsky-Gros, entre 12 y 120 horas después de extirpaciones circunscritas y cauterizaciones del plexo

mientérico o alternativamente del plexo submucoso.La extirpación del plexo mientérico produce degeneración de las fibras nerviosas de las capas musculares circular y longitudinal, en tanto que, el plexo submucoso da por resultado degeneración similar en la muscularis mucosa y en la musculatura circular; después de 12 horas,las fibras nerviosas se tiñen más fuertemente y muestran engrosamientos espumosos; 48 horas después de la operación las fibras se encontraban fragmentadas.

BULLON RAMIREZ y LAMAS LOPEZ (1949), en su trabajo sobre "regeneración de la sinapsis, después de la vagotomía cervical,en el plexo de Auerbach del esófago y estómago",mediante los métodos de plata de Cajal-Castro y Bielschowsky-Gros, estudian el plexo nervioso de Auerbach,de 10 a 18 meses después de la sección unilateral del nervio vago en el cuello, seguida de la unión de los cabos. El nervio vago contralateral fue seccionado una o dos semanas antes del examen, para que sus restos degenerados no entorpecieran la imagen.Observan que el aparato pericelular en los ganglios se encontraba enteramente regenerado, no difiriendo en nada del de los animales control.

VALENZUELA CASAS (1950) analiza el wallerianismo esófago-gastro-duodenal en los distintos tipos de vaguectomía, observan que, mediant radiología, la motilidad y tonos

gástricos se encuentran disminuidos en el caso de sección cardial de todos los esfínteres vagales. Si la sección corresponde a los dos troncos,la afectación es menos intensa. El examen necrópsico mostró en el primer caso una considerable dilatación del estómago con desaparición de pliegues en antro y retención alimenticia, siendo menos acentuado en la simple sección de los dos troncos y, prácticamente normal cuando sólo se secciona una.- La sección de los vagos y simpático (esplácnico y semilunar) origina una degeneración masiva de la mayoría de los nervios del estómago y duodeno, quedando sin afectar el plexo de Auerbach y algunas fibras del plexo de Meissner.- La sección de todos los filetes vagales,obtenida por el procedimiento de resecar un manguito de serosa del cardias y de la capa muscular superficial,origina una degeneración masiva de los nervios de la serosa y muscular siendo menos intensa en la submucosa. Los plexos de Auerbach y Meissner están conservados, salvo algunas fibras, que en número muy escaso acompañan a los cordones del plexo o van directamente a terminar en un ganglio...-La sección de los dos troncos vagales subdiafragmáticos origina una degeneración igual a la anterior en cuanto a distribución, pero menor en cuanto a número porcentual en relación a las fibras normales.- La sección cervical de un sólo vago da lugar a degeneraciones que,en esófago,se distribuyen preferentemente por el lado de la lesión, y en estómago y duodeno más irregularmente disminuyendo a medida que descienden. La distri-

bución por capas es semejante a la anterior difiriendo sólo en el número que es mucho menor.-El estudio de las preparaciones de los gatos intervenidos y de gatos normales,demuestra que el plexo de Auerbach está constituido en su mayoría por fibras que no son procedentes ni de los vagos ni de los ganglios solares, sino de las neuronas intramurales, pues sólamente encontró algunas fibras vagales en escaso número que toman contacto con los ganglios del plexo o bien, van incluidas en los cordones del mismo.- Hay fibras vagales que atraviesan la muscular y llegan a la submucosa y a veces, perforando la muscularis mucosa , llegan hasta la zona glandular.

JIMENEZ FERNANDEZ (1951), en su trabajo sobre "Walleria-nismo gastro-intestinal en la solaricectomía",observa que las solaricectomías realizadas experimentalmente en el gato, permiten estudiar degeneraciones wallerianas en el tramo entérico y las variaciones de tensión arterial.- La tensión arterial era baja en el postoperatorio, de 25-30 mm., en todos los gatos esplacnicectomizados; baja que se mantiene constante durante los ocho dias que siguen hasta el sacrificio del animal.-La resección de ambos ganglios semilunares determina una escasa degeneración de los nervios subserosos, desde el estómago hasta la primera parte del colon, teniendo un maximun en la última porción del colon.- El mismo tipo de resección determina una degeneración apreciable de los ner-

vios de la capa muscular y más intensa de la submucosa, siempre desde el estómago a la primera parte del colon, correspondiendo la máxima intensidad degenerativa al antro pilórico.- Los nervios, que en los plexos mientérico y submucoso se les ve depender de las neuronas existentes en estas redes, permanecen sin degenerar muchas ramas que en estas zonas se encuentran degeneradas, se ve que, proceden extrínsecamente y en la submucosa acompañan a vasos en su mayoría,existiendo otras pequeñas ramas sueltas en contacto con la mucosa.- Si a la sección de ambos ganglios solares se añade una vagotomía completa a nivel del cardias, la degeneración de la capa submucosa apenas varía respecto al caso anterior, pero aumenta considerablemente en la serosa que se hace masiva en las cercanías del cardias, apareciendo la mucosa con gran cantidad de fibras degeneradas, sobre todo terminando en los músculos, más que en las mallas del propio plexo mientérico, que permanece íntegro y al que se le unen circunstancialmente.- Sólo en el caso de que la sección de ambos ganglios solares se acompañe de una vaguectomía completa, se observará, mediante radioscopía y autopsia, signos de retención y dilatación gástrica.

SOLER (1951) estudia la morfología y características de la inervación parietal del estómago en el hombre y gato en estado normal y tras lesiones experimentales de la inervación extrínseca en el gato. Tras degeneración walleriana,

se observa que las fibras vagales terminan en las células de los plexos dando lugar, previamente, a formaciones fibrilares plexiformes. Las fibras nerviosas procedentes de los plexos celiacos acompañan unas a los vasos y otras se dirigen hacia la subserosa gástrica donde se mezclan con las vagales antes mencionadas.

ACOSTA MONTES (1952) realiza algunas aportaciones a la inervación pilórica. Observa que, en la vaguectomía radical subdiafragmática, la manifiesta atonía gástrica expresada en la perdida de repliegues del fondo gástrico y antro, contrasta con la conservación y exageración de los mismos repliegues en el píloro, el cual claramente dilatado, los deja emerger en el bulbo del duodeno, cosa que no ocurre en el estómago normal.- La muscularis mucosa, engrosada a nivel del píloro, recibe una cantidad de fibras degeneradas en la vaguectomía, disociándose entonces a nivel de la base de los repliegues mucosos, que, flácidos, han emergido en el bulbo duodenal.- En la simpatectomía, no encontramos degeneración walleriana en los filetes que se distribuyen por la muscularis mucosa.- Comprueba que la submucosa, aquí, está poco desarrollada y con poco plexo autónomo, mostrando un índice degenerativo aproximadamente similar al del resto de la mucosa gástrica.- Comprueba un plexo mientérico con un mayor número de corpúsculos ganglionares en el píloro, que en el resto de la musculatura gástrica; encontrando, en las bridas

de este plexo, fibras sanas alternando con otras degeneradas tanto en el caso de una vaguectomía como en el de la solaricectomía.- Respecto al índice degenerativo en la capa muscular del píloro,en comparación con el resto de la musculatura gástrica, encuentra una densidad aparentemente igual por campo. Pero la proporción por zona tiene que ser mayor, por ser ésta gruesa.- La vaguectomía de los dos grandes troncos subdiafragmáticos, respetando otros filetes, da los signos pilóricos de atonía parecidos a los de la vaguectomía radical, pero no manifiesta, al mismo tiempo, la atonía en el resto gástrico.

COLLADO ACOSTA (1953), en su trabajo sobre "Aportaciones al conocimiento de la inervación intestinal. La degeneración walleriana proyectada sobre el tramo entérico del gato", observa que: en la resección conjunta del plexo solar y cadena simpática,no se observa degeneración walleriana en el intestino delgado prácticamente, pero sí, en el cabo periférico de los nervios mesentéricos a poca distancia de los ganglios.- La sección de la inserción mesentérica en el intestino no arroja degeneración walleriana ni en los ganglios solares, ni en territorio intestinal alguno. Unicamente,y en muy escasa proporción, en las proximidades de la lesión, en dirección al plexo solar.- La quemadura o sección del intestino delgado no arroja degeneración walleriana, ni adyacente a la lesión.- La sección del erector y del nervio hipogás-

trico, conjunta o indistintamente, muestra degeneración walleriana en el recto,como clásicamente se admite, pudiendo precisar que esa degeneración continúa patente a lo largo del intestino grueso, en sentido oral,llegando a agotarse a unos seis centímetros del ángulo ileocecal.-El comportamiento walleriano del intestino delgado, incluyendo también los 4-6 primeros centímetros de intestino grueso, es diferente en las partes extremas: estómago, con primera porción de duodeno proximalmente, y recto, distalmente, pues en estos últimos casos la degeneración walleriana no ofrece dificultades técnicas.- El hecho de que el wallerianismo que camina masivamente por los nervios mesentéricos,tras la sección del plexo solar,se agote antes de llegar al intestino,y el hecho de que tras la resección del intestino no llegue la degeneración al plexo solar,está en contraposición con la existencia de la enorme cantidad de fibras nerviosas mesentéricas de aferencia y eferencia intestinal.-Los trayectos nerviosos muestran aquí propiedades diferentes en su caracter unitario.

CHACON GARCIA (1954) analiza el wallerianismo esofágico en la vaguectomía cervical y comprueba que, la resección doble o simple del ganglio estrellado,no ocasiona degeneración de las fibras nerviosas en las paredes esofágicas.Después de la vaguectomía, simple o doble se observa el mayor porcentaje de fibras degeneradas en la parte yuxtadiafragmática.Tam-

bién se encontraron siempre fibras nerviosas intactas.Se usó el método de Gros. No pudo obtenerse la impregnación de los elementos nerviosos intramurales o de los plexos perivasculares.

YAMAUCHI (1958) realizó un estudio histológico de los nervios aferentes en el estómago que procedían de las raices posteriores de la médula espinal y observó, que los nervios sensoriales gástricos espinales emergían de las raices posteriores , en el perro, entre la L5 y L3 y principalmente entre T9 y T 11. Pudo ver se la degeneración walleriana óptima 5 días después de la rizotomía posterior y 8 días tras la vagotomía. Los nervios sensoriales gástricos vagales parecían ser más numerosos que los sensoriales espinales. Se encontró en el plexo mientérico de la pared gástrica, una célula nerviosa especial, que exclusivamente da lugar al sincitio nervioso. No se encontró ningún cuerpo sensorial especial.

GABELLA y COSTA (1967), en su trabajo sobre "la fibra adrenérgica en el canal alimentario", observaron una distribución de estas fibras en toda la longitud del canal,mediante el uso de preparaciones montadas del músculo longitudinal con el plexo mientérico y de otros lechos de la pared intestinal.- Las fibras fluorescentes varicosas individualizadas se pudieron seguir en las mallas conectivas, mientras

que en los ganglios, éstas formaban retículos densos en forma de nidos pericelulares y no se pudieron seguir como fibras individuales.

Posteriormente, **GABELLA y COSTA (1968)** analizan la inervación adrenérgica del cardias, píloro y canal anal, encontrando que en el cardias y en el canal anal las fibras adrenérgicas son mucho más numerosas que en otras porciones del tracto digestivo. Estas se originan fuera de las paredes del canal y yacen en la túnica muscularis, incluyendo la muscularis mucosa. En el píloro son menos numerosas, y de repente, incrementan su número cuando el estómago alcanza el duodeno.

En el artículo de **COSTA y GABELLA (1968)** sobre la inervación adrenérgica de los esfínteres digestivos, tratan acerca de la distribución de las fibras adrenérgicas en el cardias, píloro y canal anal de cobayas, detectadas mediante el método de Falk y Hillarp. El cardias y el canal anal están ricamente abastecidos con fibras nerviosas adrenérgicas, tanto en los plexos fundamentales como en las propias capas musculares. Ya que no se observó ninguna célula nerviosa en la pared intestinal, suponen que todas estas fibras son extrínsecas. El cambio desde el modelo nervioso del esófago al del cardias ocurre muy rápidamente, pero éste es gradual desde el cardias al estómago y desde la ampolla del recto al

canal anal. A nivel del píloro, ocurren variaciones cuantitativas muy rápidas en las fibras nerviosas adrenérgicas entre el estómago y el duodeno.- Ya en 1971, estos autores realizan un estudio histoquímico de las fibras adrenérgicas en todo el tracto digestivo del cobaya.

GUNN (1968) encuentra que las neuronas entéricas del gato, oveja y cabra conforman los tipos de Dogiel, pero con cada tipo introduce una distinción entre neuronas pequeñas y grandes; sugiere, que las grandes representan un sistema nervioso entérico intrínseco desarrollado"in situ",que,independientemente de los nervios extrínsecos, es responsable de la actividad refleja mientérica.- Las neuronas submucosas son generalmente más pequeñas y más homogéneas en tamaño que las neuronas mientéricas.- Existe una distribución de la intensidad de actividad acetilcolinesterasa ; algunas células muestran fuerte reactividad con otras que son moderadamente o muy débilmente teñidas. También se han hallado en los ganglios entéricos fibras nerviosas acetilcolinesterasa positivas.

FURNESS (1972) investigó la inervación adrenérgica de los vasos del tracto gastrointestinal mediante el método histoquímico fluorescente. Se examinaron preparaciones y secciones de vasos sanguíneos tomadas de gatos,cobayas,conejos y ratas. Se halló una inervación densa de las arterias

mesentéricas mayores y sus ramas. La mayoría de las fibras nerviosas estaban en el borde medial adventicio,pero algunas fibras penetraban en las medias de algunas arterias grandes. La inervación de las ramas arteriales en la pared intestinal también era densa, particularmente en la submucosa. Generalmente, los nervios adrenérgicos no acompañaban a los capilares. Las derivaciones arteriovenosas estaban aparentemente sin ninguna inervación adrenérgica especializada. Las venas de la pared intestinal estaban muy dispersas y abastecidas por nervios adrenérgicos pero, excepto en el gato, y así como las venas aumentaban en tamaño hacia la vena porta hepática, su densidad de inervación también aumentaba. La vena porta hepática estaba fuertemente inervada, la mayoría de los nervios se situaban en el límite exterior del músculo circular. La inervación de los vasos del tracto gastrointestinal estaba en relacion con sus respuestas a la estimulación de los nervios simpáticos.

KEMP (1973), en su estudio funcional e histológico de la inervación de la mucosa gástrica del perro, comprobó que después de una vagotomía infranodosa unilateral, la mitad de las fibras del tronco anterior y posterior degeneran, con lo que los nervios vagos derecho e izquierdo parecen contribuir por igual a ambos troncos.- Después de realizar una vagotomía bilateral (vagotomía infranodosa izquierda más vagotomía torácica superior derecha) en el perro, el 5-10% del vago abdominal degeneró.

VAN DRIEL y DRUKKER(1973) observan que existe una distribución en la intensidad de la actividad acetilcolinesterasa en las neuronas de los plexos mientérico y submucoso; algunas células muestran una fuerte reactividad con otras que son moderada o muy débilmente teñidas. Las fibras nerviosas acetilcolinesterasa positivas también han sido halladas en los ganglios entéricos.

KYOSOLA y colb.(1975) localizaron actividad acetilcolinesterasa en los plexos mientérico y submucoso en una proporción alta de neuronas. Observaron que existía una distribución de la intensidad de actividad, y que algunas células mostraban una fuerte reactividad respecto a otras que eran moderada o muy débilmente teñidas.

AHLMAN y colb. (1979), en su trabajo sobre "el origen de las fibras nerviosas adrenérgicas en el vago subdiafragmático del perro", estudian éste mediante la técnica de Hillarp-Falk, en combinación con un procedimiento de agrupación nerviosa, en tres perros normales, y en ocho que habían sufrido una excisión quirúrgica previa del ganglio cervical superior y/o del ganglio estrellado.- Las ganglionectomías unilaterales fueron realizadas de manera que el vago contralateral sirviera como control.Basándose en estos resultados, concluyeron que: a) el vago canino subdiafragmático contiene numerosas fibras nerviosas adrenérgicas;b)la porción princi-

pal de estas fibras adrenérgicas vagales surge del ganglio estrellado; y c) la extracción de ambos, el estrellado y el cervical superior, provoca una casi completa denervación adrenérgica del vago abdominal.

KYOSOLA y colb. (1980) estudiaron la inervación intrínseca de la pared gástrica humana por medio de microscopía de fluorescencia, electrónica y mediante la demostración de la actividad acetilcolinesterasa. La inervación colinérgica era rica: en la mucosa se observó un denso retículo tridimensional que constaba de delicados y aislados axones varicosos acetilcolinesterasa positivos , y de pequeños fascículos nerviosos en estrecha relación con las glándulas gástricas. En la submucosa se observaron grandes troncos nerviosos y plexos densamente entrelazados que constaban principalmente de axones varicosos aislados (obviamente plexos perivasculares). En la muscularis externa, se observó un retículo de pequeñas mallas que constaba de axones varicosos aislados y fascículos nerviosos. Los ganglios del plexo mientérico eran pequeños y estaban irregularmente esparcidos entre y dentro de las capas musculares. La mayor parte de las células nerviosas mostraban de moderada a intensa actividad acetilcolinesterasa.En la serosa se observaron pocos nervios. Mediante microscopía de fluorescencia, se observó una abundancia de fluorescencia amarilla, brillante, irregularmente fusiforme de las células cromafines en el límite epitelial de las

glándulas del antro. Las células parietales de las glándulas fúndicas mostraron una autofluorescencia granular de amarilla a naranja. Se observaron axones fluorescentes en íntima relación con algunas células enterocromafines, mientras que, la mayor parte de las células enterocromafines y células parietales no recibían una inervación adrenérgica funcional directa. En las otras capas de tejido se vieron solamente unos pocos nervios fluorescentes. Las características ultraestructurales principales de la inervación intrínseca de la mucosa fueron: 1ª)" inervación fasciculada "; 2ª)los axones eran amielínicos; 3ª)se identificaron dos tipos principales de terminales nerviosas según sus poblaciones vesiculares: a) terminales nerviosas que contenían sólo vesículas claras y b) terminales nerviosas que contenían vesículas claras y grandes vesículas densamente nucleadas.La mayor parte de los axones y terminales nerviosas dentro de los fascículos nerviosos eran acetilcolinesterasa positivos. Las terminales nerviosas estaban separadas de las glándula. gástricas, (y las células parietales,células matrices,y células endocrinas de sus límites epiteliales) por una considerable laguna, hasta el punto de que parecía improbable que las glándulas gástricas, células parietales, células matrices, y células endocrinas reciban una inervación directa en el sentido de neurotransmisión sináptica; debería difundirse a través de una amplia laguna. Por el contrario, las células endocrinas estaban en estrecho contacto con las células parietales y

las células matrices y las especializaciones ocasionales de la membrana (desmosomas) refuerzan la presencia de que (también) puede ser posible una interacción humoral local directa. En adición, se observaron un gran número de células cebadas en la lámina propia, muchas yacían como juntas a las células glandulares (células parietales, células germinales y células endocrinas) como lo estaban las terminales nerviosas cercanas.

SOLER VIÑOLO y LINARES VON SCHMITERLOW (1980) estudian la degeneración walleriana y las alteraciones del recto realizando diferentes tipos de lesiones nerviosas.

ELFVIN y LINDH (1982) estudiaron la inervación intrínseca del píloro del cobaya, mediante el uso de la técnica de trazado de la peroxidasa del rábano. Se hallaron neuronas marcadas de tamaño variable en toda la extensión rostrocaudal de los núcleos dorsales motores del vago, 48 horas después de la inyección de peroxidasa en el esfínter pilórico .No se observaron células peroxidasa del rábano positivas en los núcleos solitarios mediales o en los núcleos ambiguos. Sí se observaron muchas células peroxidasa del rábano positivas en el complejo ganglionar celiaco-mesentérico superior. Ocasionalmente, también se marcaron células en los ganglios cervical superior y estrellado. Cuando fueron analizados los ganglios vagales se encontraron muchas células con

contenido enzimático en el ganglio nodoso y algunas células en los ganglios yugulares. Además, alrededor del 15-20% de las neuronas aferentes marcadas estaban localizadas en los ganglios de las raices dorsales de ambos lados, con la mayoría de las células a los niveles T5 T10. Se discute el resultado en relación con los hallazgos recientes sobre transmisores histoquímicos, así como también los posibles papeles funcionales de las neuronas.

POWLEY y colb.(1983), en su trabajo sobre "Consideraciones anatómicas para la cirugía del vago abdominal de la rata: distribución, paraganglios y regeneración", examinan tejidos teñidos con plata piridina en un grupo de animales normales y otro que había sobrevivido 9 meses después de la vagotomía, con el fín de proporcionar una anatomía quirúrgica detallada del vago abdominal. En los casos normales, como se había establecido para el hombre,existía una considerable variabilidad en los niveles a los cuales cada una de las ramas vagales se separaban del tronco principal. Contrariamente a los datos aportados por medio de la disección, la mayor parte de las ramas no eran haces de fibras aisladas sino que, más bien constaban de dos o más fibras separadas. Hacia el extremo, cada una de las ramas gástrica posterior y celiaca constaban de unos quince haces individuales. Se observó que el tronco principal del vago subdiafragmático,ocasionalmente,tenía multiples componentes (el tronco anterior,

13% de los casos; posterior 25%). Además de las ramas clásicamente reconocidas,hepática,gástrica anterior, celiaca y gástrica posterior se observó una rama celiaca accesoria del tronco anterior en todos los animales. Esta rama accesoria celiaca se origina justamente caudal a la ramificación hepática y se extiende, primero lateralmente y después dorsalmente, mientras camina caudalmente a la salida del esófago, justo antes de la separación de la rama celiaca del tronco posterior. Se observó que los vagos contenian paraganglios que constaban de islotes de células de glomus, neuronas, y unos extensos lechos capilares, todo situado dentro del perineuro. Los paraganglios existían con mayor frecuencia en el lugar donde las ramas hepática y celiacas se dividían de sus troncos respectivos.También se observaron paraganglios situados periféricamente dentro de las ramas vagales; éstos eran más numerosos dentro de la rama celiaca y menos numerosos en la rama celiaca accesoria. Otros estudios evidenciaron que se había producido una regeneración tras una vagotomía completa: -el tronco de la rama distal a la cicatriz de resección contenia axones; central a la cicatriz, los axones se desarrollaban en todas las direcciones desde el neuroma; algunos parecían cruzar la cicatriz y reinervar el tallo distal; -en el 30% de los animales en los que había regeneración, se pensó que ésta era posible por un aumento de su secreción insulínica en respuesta a los estímulos eléctricos del vago cervical. Se discuten las implica-

ciones de los hallazgos indicados en los experimentos que implican una manipulación o registro del vago.

EKBLAD y colb. (1985), mediante métodos inmunocitoquímicos, observaron un denso retículo de fibras nerviosas galanin-inmunorreactivas en la mucosa,capas musculares lisas y ganglios intramurales de toda la extensión del tracto gastrointestinal de la rata. En la musculatura lisa, la densidad de inervación era menor en el colon que en el intestino delgado. En la mucosa, las fibras galanin-inmunorreactivas eran bastante numerosas en el intestino delgado, menos numerosas en el grueso y raras en el estómago. Se pudo detectar un número moderado de cuerpos celulares nerviosos galanin-inmunorreactivos en los ganglios mientéricos en toda la extensión del tracto digestivo y en los ganglios submucosos del intestino. Las fibras entéricas galanin-inmunorreactivas parecen ser intrínsecas al tracto gastrointestinal, ya que su distribución y frecuencia no se afectaron después de la denervación extrínseca (simpatectomía química, denervación vagal de grapado de nervios que caminan dentro del mesentérico). La miectomía,a nivel yeyunal medio,dió lugar a una pérdida total de las fibras nerviosas galanin-inmunorreactivas 5 mm. analmente a la lesión, con un retorno gradual de fibras galanin sobre 15-20mm. más alla analmente; no hubo perdida manifiesta de fibras oralmente.Los hallazgos indican que las neuronas mientéricas galanin-inmunorreacti-

vas emiten largas proyecciones descendentes que terminan ya dentro de los ganglios mientéricos o en el músculo liso.

Para identificar la distribución de los preganglionicos centrales asociados con cada rama del vago subdiafragmático **FOX y POWLEY (1985)** administraron el trazador fluorescente azul natural intraperitonealmente, a ratas con 4 ó 5 ramas cauterizadas, y después de 72 horas, los animales fueron sacrificados para el análisis histológico. Cada rama vagal contenía los axones de una columna topográficamente precisa de células dentro del núcleo dorsal motor del vago. Las columnas, que representaban las cuatro ramas con el mayor número de aferentes,estaban organizadas como apareadas,simétricas bilateralmente, con distribución longitudinal en cada lado del bulbo. Cada lado del núcleo motor dorsal del vago contenía una columna que ocupaba los 2/3 mediales o más, del núcleo y que correspondía a una de las ramas gástricas (núcleo dorsal motor del vago izquierdo, gástrica anterior; núcleo dorsal motor del vago derecho, gástrica posterior). También, en cada lado, el polo lateral del núcleo dorsal motor del vago,constaba de una columna continua de células que corresponden a una de las ramas celiacas (núcleo dorsal motor del vago izquierdo, celiaco accesorio; núcleo dorsal motor del vago derecho, celiaco). La quinta rama, la hepática, está representada por un número limitado de somas que forman una columna difusa y muy extensa con aquella que

representa la rama gástrica anterior. Las columnas se superponen en algunos niveles del núcleo dorsal motor del vago. Las células marcadas, observadas en la formación reticular, estaban correlacionadas en número, tasas derecha-izquierda y respuesta a la vagotomía con aquellas del núcleo dorsal motor del vago, lo cual sugiere que aquellas son células desplazadas del núcleo. La distribución de células marcadas en el núcleo ambiguo y el núcleo retrofacial no estaban estrechamente correlacionadas con las del núcleo dorsal motor del vago. Un análisis del recuento celular obtenido en cada una de las ramas individuales, sugiere que los axones vagales no envían generalmente colaterales a través más que de una rama.

GWIN y colb (1985), en su trabajo sobre " Observaciones sobre la organización aferente y eferente del nervio vago y la inervación del estómago en el mono ardilla" indican que, tras inyecciones de peroxidasa del rábano, dentro del nervio vago cervical, estaban presentes fibras aferentes marcadas en el tracto solitario y,también, fibras y terminales en las paredes medial y lateral del núcleo del tracto solitario homolateral. También, se observaron aferentes marcadas en el núcleo comisural homolateral y en el área postrema. Estaban presentes,contralateralmente, marcas en niveles caudales de las partes mediales del núcleo del tracto solitario, en el núcleo comisural, y en el área postrema. Las proyecciones

aferentes para las partes homolaterales interpolares del núcleo trigeminal espinal y para la sustancia gelatinosa del segmento cervical de la médula espinal, también se marcaban. También indican que, tras la inyección de peroxidasa del rábano en las paredes anterior y posterior del estómago, el tracto solitario estaba marcado bilateralmente. Los marcajes aferentes se concentraban bilateralmente en las partes dorsales de la división medial del núcleo del tracto solitario, por ejemplo, en el subnúcleo gelatinoso, y en el núcleo comisural. Las regiones del núcleo del tracto solitario, inmediatamente adyacentes al tracto solitario, estaban sin marcar.Las inyecciones de peroxidasa del rábano en el nervio vagal cervical dieron lugar a un fuerte marcaje retrógrado de neuronas en el núcleo dorsal homolateral del vago y en el núcleo ambiguo. En adición, unas pocas neuronas estaban marcadas en la zona intermedia entre estos dos núcleos. Se hallaron neuronas marcadas retrógradamente, en el núcleo dorsomedial en la médula espinal central rostral y en el núcleo espinal del nervio accesorio. Las inyecciones de peroxidasa del rábano, dentro del músculo cricotiroideo izquierdo, dieron lugar, en dos casos, a un fuerte marcaje retrógrado de las grandes neuronas del núcleo ambiguo izquierdo. Después de inyecciones en la pared del estómago de peroxidasa del rábano, se observó un marcaje retrógrado de neuronas en toda la extensión del núcleo dorsal homolateral del vago y extensión mediolateral; no había organización

topográfica aparente de la proyección. En estos casos, un grupo de neuronas más pequeñas marcadas se encontraron yaciendo ventrolateralmente a la parte principal del núcleo ambiguo a través de sus niveles rostrales. Este estudio en un primate indica, que una gran proyección vagal aferente se origina en la pared del estómago y termina primariamente en el subnúcleo gelatinoso del núcleo del tracto solitario y en el núcleo comisural con una distribución similar a aquella descrita,previamente,en estudios de varias especies de mamíferos subprimates. Los resultados presentes y aquellos otros estudios sugieren algún grado de agregación de los impulsos viscerales dentro de los diferentes subnúcleos del núcleo del tracto solitario. En adición, la investigación muestra que, mientras que la mayoría de las neuronas que abastecen al estómago están localizadas en el núcleo motor dorsal del vago, un pequeño número se encuentra en el complejo del ambiguo.

SATO y KOYANO(1987),después de una vagotomía supranodosa unilateral, inyectaron leucina (sup 3H) en el ganglio nodoso homolateral del conejo, siendo éste sacrificado a los 10 días. El examen autorradiográfico de la distribución de las fibras aferentes vagales en la pared gastroduodenal, reveló muchos haces nerviosos de fibras aferentes marcadas, presentes en el plexo subseroso, donde ellas se ramifican y descienden dentro de la capa muscular. Algunas de las fibras

nerviosas, parecen conexionarse con algunas neuronas mientéricas y fibras musculares de un modo que, sugiere que las fibras aferentes pueden hacer contacto sináptico con las neuronas entéricas e inervar o unirse a las fibras musculares. Además, se observaron las fibras aferentes en el plexo submucoso.En la mucosa,los nervios aferentes se ramifican en filamentos que contienen una o varias fibras aferentes que se extienden desde la muscularis mucosa a través de la lámina propia de la mucosa y a la membrana mucosa compuesta de células epiteliales. Se especuló que las fibras aferentes acaban como terminaciones libres cerca de la membrana mucosa.

Aspectos funcionales.

Mediante los procederes macroscópicos, microscópicos, de degeneración walleriana, histoquímico, marcaje retrógrado y de desarrollo se ha pretendido conocer la inervación extrínseca,la intraparietal, deslindar los elementos que proceden del simpático, parasimpático (con sus porciones aferentes y eferentes) o entérico,y las relaciones de cada uno de ellos entre sí y con las propias estructuras viscerales. Pero a través de la historia, también se ha intentado averiguar el aspecto funcional de tales elementos dentro de la intrincada función de una víscera. Entre estos aspectos funcionales, destacamos, como básicos,los hallazgos de los autores que a continuación resumimos y sin meternos en bases fisiológicas

e histoquímicas profundas,así como también a grandes rasgos, la relación funcional entre el sistema nervioso central y la víscera de nuestro estudio a través de vías centrales.

Si comenzamos este análisis con los trabajos realizados a primeros de siglo nos encontramos con los siguientes datos:

LANGLEY (1905), en su libro de Fisiología,propone que el sistema nervioso entérico debe ser considerado como una división separada del sistema nervioso autónomo, dando tres razones para diferenciarlo de las divisiones simpático y parasimpático: a)las neuronas entéricas son histológicamente diferentes de las de otros ganglios;b) las conexiones de las neuronas entéricas con el sistema nervioso central también se diferencian de las de las otras neuronas periféricas;y c) en el sistema nervioso entérico se comprueba la existencia de vías reflejas completas.

LANGLEY y MAGNUS (1905) realizan algunas observaciones sobre los movimientos del intestino, antes y después de secciones degenerativas de los nervios mesentéricos, y observa que la sección de los nervios mielínicos sólo ejerce un pequeño efecto en la conducción por el intestino. También, demuestra que podía ser inducido reflejamente en segmentos aislados de éste. Finalmente, **LANGLEY (1921)** en su libro "Sistema nervioso autónomo",sospecha que los nervios vagos y pélvicos están de algún modo conectados con los plexos de

Meissner y Auerbach, aunque no presenta pruebas de tal suposición. A los plexos intramurales los sigue relacionando como un "sistema nervioso entérico" independiente.- También demuestra que, las fibras nerviosas viscerales aferentes alcanzan, por vía de los ramos comunicantes blancos, sus estaciones celulares en los ganglios de las raices medulares dorsales. No obstante, dice que estas neuronas viscerales aferentes difieren anatómicamente de algún modo, de las fibras nerviosas sensitivas somáticas y no las incluye en su definición de los nervios autónomos de los cuales habla como un sistema eferente o puramente motor. Este concepto, dado por tan importante personalidad, fue el que dió origen a la creencia errónea,pero muy extendida,de la ausencia de fibras nerviosas aferentes desde las vísceras y vasos sanguíneos,al sistema nervioso central;error en el que también caen Cajal, Kölliker, Gaskell etc. Incluye en el sistema nervioso autónomo al simpático, así como también al vago y a los nervios craneales y pelvianos,de propiedades anatómicas y fisiológicas equivalentes al vago;a este conjunto le llama parasimpático,el cual desdobla en parasimpático bulbar y parasimpático sacro.Sigue insistiendo en la existencia de formaciones autónomas en las vísceras intestinales "sistema entérico" teniendo en cuenta la importancia de la inervación local del intestino.

KUNTZ (1922), en su trabajo sobre la existencia de áreas reflejas en los plexos mientérico y submucoso, aporta prue-

bas de reflejos simpáticos locales en los que no interviene para nada la médula. Kuntz, considera el sistema nervioso autónomo como una colección de arcos nerviosos reflejos en los que incluye fibras aferentes y eferentes, algunas de las cuales son estrictamente locales y tienen estaciones celulares en las paredes de los órganos por ellas inervadas.

Mc CREA y colb. (1925,1926) estudian los efectos de la sección de los nervios vagos sobre la actividad motora del estómago. Indican que, antes de revisar la literatura acerca de los efectos de la vagotomía sobre el tubo digestivo, es preciso clasificar los trabajos según se refieran a los resultados inmediatos o tardíos de la vagotomía bilateral; pues la mayoría de los autores que se precipitan en dictar conclusiones de sus experimentos, indican haber observado inhibición de los movimientos y debilidad de la pared del estómago, mientras que los autores que esperaron algunos meses antes de extraer conclusiones, observaron un retorno a la normalidad gástrica intestinal. Los autores citados observaron que, después de la vagotomía bilateral en el perro, se producía un aumento inicial del tiempo de evacuación gástrica.

PAVLOV (1928,1941) demuestra sus conocidos reflejos condicionados deducidos de sus experiencias que, aunque conocidas, resumimos. Constituyen casos típicos de integraciones

psicovegetativas.Se basan en la preparación de un animal con fístula del conducto de Stenon a fin de recoger la saliva segregada por la parótida. Al administrar una comida que le agrade,se observa una abundante secreción de saliva (reflejo incondicionado),además, si se le provoca un estímulo extraño visual, auditivo,cutáneo etc.,que acompañe a la presentación de la comida,resulta que, después de un cierto número de veces de asociar este estímulo con la comida,éste se convierte en señal y, aún sin administración del alimento,se establece una secreción salivar (reflejo condicionado). Otro tipo de reflejos condicionados, fueron investigados por Pavlov, sirviéndose de la secreción gástrica, mediante la célebre técnica del pequeño estómago. De esta manera, al comer el perro con un pequeño estómago y fístula esofágica, y aún cuando los alimentos ingeridos no lleguen al estómago porque salen por la fístula, se segrega jugo gástrico que varía en sus cualidades según los alimentos ingeridos.De esta manera, igual que en el caso de la secreción salivar le fue posible asociar distintas sensaciones de las naturales y conseguir la secreción de jugo gástrico provocando dichas sensaciones.

ALVAREZ (1937,1952), tras provocar distintos tipos de lesiones extrínsecas y aún utilizando la anoxemia como medio de análisis de la estructura y función del sistema nervioso en el intestino,llega a las siguientes conclusiones:dice que tanto el sistema nervioso intrínseco como el extrínseco,sir-

ven para aquietar el músculo de tal forma que las respuestas que le llegan constantemente no sean inevitables ni excesivas.- Es probable que al perder esta influencia moderadora, tras la sección de los nervios extrínsecos del intestino, los animales mueran por diarrea o inanición.- Que el efecto inhibidor ejercido por las neuronas de la pared intestinal, no tiene lugar de modo definitivo hasta haber transcurrido el tiempo suficiente para que degeneren las fibras.- La supresión de la inhibición es más marcada después de la sección de los nervios esplácnicos que de los vagos, y la motilidad es más elevada tras la esplanicotomía que tras la vagotomía. Encuentra evidente que el mecanismo fundamental del peristaltismo es intrínseco mediante sus células ganglionares intramurales, pudiéndose observar ondas impulsoras aparentemente normales en el intestino aislado del animal y conservado en solución Lacke aireada y caliente.-En el libro de ALVAREZ "Introducción a la Gastroenterología" (1952), puntualiza tales datos, por ejemplo, en las páginas 184-187, dice que normalmente las neuronas extrínsecas del intestino parecen mantener "la frecuencia de la contracción rítmica" a un nivel más alto que su denervación... a pesar de que la actividad rítmica del músculo intestinal está influida por el sistema nervioso (extrínseco), ésta puede funcionar en ausencia de él.- Sobre los efectos de la vagotomía (páginas 255 a 261) dice que, tras la vagotomía unilateral, un gran número de investigadores han demostrado que la sección de un

vago,o de uno o casi todo el otro, no provoca alteraciones del funcionalismo gástrico. En cuanto al intestino,se observan pocos cambios tras la sección de los nervios vagos. En ocasiones, a los pocos minutos aparece una cierta inhibición en el avance de las ondas; está de acuerdo con Cannon, en que,inmediatamente después de la vagotomía,el alimento atraviesa el intestino delgado con más lentitud.- En cuanto al estado general de los animales tras la vagotomía, dice que algunos animales vagotomizados enflaquecen, enferman y a veces mueren.Algunos animales presentan diarreas graves;ello ocurre, principalmente, entre los conejos. Las ratas vagotomizadas pueden mantenerse vivas si se le administra una dieta líquida;y a los perros es preciso,a menudo, someterlos a una dieta moderada de alto poder nutritivo; algunos de estos perros enferman si se les deja a la interperie en invierno.- Después de practicar la vagotomía bilateral, por lo general en perros, un número importante de autores han observado dilatación, evacuación lenta y peristaltismo debil del estómago. Otros,han apreciado también vómitos, y algunos de ellos observan, además, contenidos gástricos cargados de moco. Del mismo modo, otros investigadores se refieren a la presencia de anorexia,diarrea,transtornos cutáneos,inanición y malestar general. En sus experimentos en conejos, observó que la vagotomía bilateral provoca cierta debilidad de la porción pilórica con retardo de la evacuación, que contrasta con el resto del estómago todavía lleno. Dice, que sus expe-

rimentos demuestran que existen diferencias entre los pocos y ligeros efectos que aparecen después de la sección de los nervios,y los diversos cambios bien definidos que se presentan después de transcurrir un periodo de tiempo suficiente para que tenga efecto la degeneración de las fibras seccionadas.- En cuanto a los efectos secundarios de la vagotomía del hombre,indica que,a pesar de que los nervios extrínsecos proporcionan fibras que contribuyen a poner en relación las actividades del estómago y del duodeno, estas fibras son tan poco esenciales, que algunos investigadores no han podido hallar mucha diferencia entre la evacuación gástrica después de la vagotomía o de la esplacnizectomía. También, hay que recordar que los cambios observados en el ritmo del tiempo de la evacuación gástrica,no pueden atribuirse a los cambios en la conducta del píloro; estos cambios podran ser debidos a la alteración del tono de toda la musculatura gástrica.

GRIMSON y colb.(1947), en su trabajo sobre la vagotomía transtorácica,analizan los efectos en 57 pacientes con úlcera péptica e indican las limitaciones clínicas. En cuanto a las modificaciones postoperatorias observadas,concluye en lo siguiente: por lo general aparece flácido con peristaltismo débil y retardo del tiempo de evacuación.A veces,pueden presentar una dilatación aguda y, por lo general, durante los primeros dias, hay que utilizar una sonda de aspiración Levin. En algunos casos quedan detenidos los alimentos en el

estómago durante 24 horas. Algunos pacientes eructan durante algún tiempo emitiendo un gas nauseabundo y otros acusan vómitos. Otros enflaquecen durante los primeros días, si bién luego,recuperan peso.Otros se sienten tan débiles que un mes más tarde sólo pueden trabajar media jornada. También, hay enfermos que presentan transtornos de la deglución. Algunos acusan diarreas que,a veces se hacen crónicas durante meses, lo cual resulta muy desagradable. La acidez disminuye al principio y después alcanza los valores iniciales.El volumen y la acidez nocturna está muy disminuida. Observaron en algunos casos, la presencia de un estasis gástrico rebelde, que conduce a la práctica de una gastroenteroctomía,pilorectomía o gastrectomía subtotal.Otros pacientes sufren durante algún tiempo crisis considerables de íleo paralítico y otros sufren crisis violentas de dolor abdominal. Algunos sujetos acusan flatulencia excesiva. En la mayoría de los casos, desaparece el hambre dolorosa tan típica de las úlceras,debido probablemente, a la pérdida del tono de la pared gástrica; y por lo general la úlcera desaparece.La vagotomía puede curar la úlcera pues en algunos casos, tras la operación, los estados de ansiedad no producen alteración en la mucosa gástrica ni en la secreción.En ciertos casos la úlcera no cura.

PI SUÑER (1947) indica lo siguiente acerca de la acción de la inervación extrínseca sobre el estómago (paginas 10-151): desde las investigaciones de Elliot (1905), Bayliss

y Starling (1908)...,se sabe que la excitación esplácnica es inhibidora, relajando las paredes del estómago. Klee (1932) y Watanabe probaron que la excitación del esplácnico contrae el esfinter pilórico. Carlson (1920) supone que también contrae el cardias.Klee comprueba cómo la forma del estómago se encuentra bajo la dependencia de la inervación neurovegetativa, del tono funcional parasimpático. Ferguson (1936) ha visto que la vagotomía subdiafragmática en monos,es causa de cardioespasmo permanente, hipotonía gástrica y dificultad en el vaciamiento.- Cannon demostró que la sección vagal doble, por debajo del diafragma,retrasa la progresión del contenido en el intestino delgado.-Elliot y Klee se inclinan a pensar que la excitación del vago relaja el tono del esfínter ileocecal. En cambio,la excitación simpática (esplácnica) lo estimula en su contracción.- En las páginas 188-189, dice, sobre el estómago,que la excitación del nervio neumogástrico aumenta el tono y estimula la fibra, activando los movimientos. Abre el esfínter pilórico y, probablemente también, el esfínter del cardias. Lo demostraron numerosos investigadores: la excitación del cabo periférico del vago seccionado incrementa la motilidad gástrica (Jacobs,Bayliss y Starling, Page,Mey). Stahanke lo comprueba en el perro y en el hombre mediante observaciones radioscópicas. La vagotomía paraliza, hasta cierto punto, la motilidad gástrica, retarda el vaciamiento del estómago y éste se hace atónico. Klee (1932) comprueba cómo la forma del estómago se encuentra bajo la

dependencia de la inervación, del tono funcional parasimpático.- Ferguson (1936) ha visto que la vagotomía subdiafragmática en monos, es causa de cardioespasmo permanente, hipotonía gástrica y dificultad en el vaciamiento. El neumogástrico es también nervio motor del intestino delgado. Iguales fenómenos se pueden observar en ciego y colon ascendente. Al llegar al transverso, la excitación del neumogástrico se hace ineficaz(Klee).-Boehm ha visto en el gato que, la hipertonía parasimpática experimental -por excitación del neumogástrico- contrae el ciego y colon ascendente,y provoca la aparición de ondas peristálticas y antiperistálticas.- La sección vagal doble por debajo del diafragma, según hemos dicho ya anteriormente, retrasa la progresión del contenido en el intestino delgado (Cannon).

VALENZUELA CASAS (1949), entre nosotros, hace un estudio sobre la simpatectomía en el tratamiento del ulcus. En él, clasifica las distintas circunstancias clínicas que aconsejan el empleo de la vagotomía, simpatectomía (esplacnicectomía toracoscópica) o gastrectomía en los enfermos de ulcus gastroduodenal y ulcera péptica del yeyuno post-gastroenteroanastomosis.

VAN GELDEREN (1949) mediante la aplicación de anestesia peridural localizada, en práctica quirúrgica, estudia el origen segmental de los nervios viscerales que inervan los

órganos internos en el hombre. La extensión de los nervios espinales anestesiados necesarios para aliviar completamente dolores internos (cólicos) o para causar alteraciones funcionales (motilidad, secreción) se midió por la extensión de las regiones concomitantes anestesiadas de la piel. Mediante este método, se estudió la inervación segmental del corazón, esófago, estómago, hígado, conductos biliares, intestino, riñones, uréter y vejiga, y órganos genitales femeninos. En conjunto no acontecen discrepancias entre las relaciones segmentales de los nervios aferentes y eferentes de un mismo órgano. Ello no quiere decir que un metamerismo agudamente definido, tal como existe en la musculatura voluntaria, no ocurra aquí.

PENFIELD y RASMUSSEN (1950),en el libro"la corteza cerebral del hombre", hacen una revisión de las zonas corticales con relación visceral. Indican que, además de las áreas en cíngulo, orbitaria, que afectan los movimientos de la parte pilórica, también hay una representación visceral sensitiva y motora en la ínsula, particularmente en relación con el tubo digestivo; y,en el hombre,los estímulos en dicha región producen sensaciones de molestia abdominal, tales como plenitud, náuseas,etc.

FRIESEN y HEMINGWAY (1952), en su trabajo "la respuesta vascular del estómago a alteraciones experimentales en el

sistema nervioso autónomo del perro",indican: que la inervación motora para los vasos del estómago parece ser enteramente simpática.- Que los estímulos experimentales prolongados de los nervios simpáticos originan una reducción del fluido sanguíneo en el estómago, pero la estimulación del vago no tiene efecto alguno sobre ellos.-Que,aunque los nervios vago y esplácnicos afectan a la motilidad y secreción gástrica, la primera persiste después de la vagotomía / esplacnicectomía bilateral. Parece, sin embargo, que esta motilidad es miogénica y puede estar afectada por un número de factores tales como dilatación y sustancias químicas. La excitación del nervio vago ordinariamente, incrementa la motilidad gástrica, pero si los músculos gástricos están tónicamente contraidos, ocurre inhibición de la motilidad y relajación. La estimulación eléctrica de los nervios esplácnicos origina inhibición de la motilidad y descenso del tono. Los cambios en el tono y motilidad del estómago aparecen en respuesta a una variedad de estímulos somáticos y estas respuestas reflejas son mediatizadas, por la porción eferente, por los vagos y los nervios esplácnicos.

FERNANDEZ RODRIGUEZ (1956),después de provocar distintos tipos de lesiones en los nervios extrínsecos del intestino, hasta llegar a la denervación total, estudió,radiológicamente,los transtornos de su dinámica,al comparar los resultados obtenidos después de la lesión con estudios previos de

control, habiendo notado como signos más característicos,los siguientes:en los primeros dias después de la sección de los erectores,observamos un aumento de tamaño y estancamiento de la papilla en el intestino grueso,retardándose considerablemente el periodo de eliminación.Con el transcurso del tiempo va aumentando paulatinamente el tono de las paredes musculares del intestino, hasta llegar casi a recuperar su tamaño normal,disminuyendo a la par,el éstasis y retardo del periodo de eliminación.-En la solaricectomía doble, en cambio, aunque no sufre cambios volumétricos ostensibles el intestino,la sintomatología más característica es la progresión rápida de la papilla por el tracto intestinal y la disminución del periodo de eliminación. También, como en el caso anterior, con el transcurso del tiempo estos síntomas tienden a disminuir, hasta alcanzar casi la normalidad.- Mediante la extirpación combinada del plexo mesentérico inferior y de los nervios hipogástricos no existen alteraciones manifiestas con respecto al control, a no ser, un ligero aumento de tamaño del intestino grueso y por tanto, también,escasa retención y aumento del periodo de eliminación. Alteraciones que permanecen estáticas (al undécimo día), sin tendencia a la regresión.- En la simpacectomía de la cadena lumbar, también, sin cambios morfológicos aparentes del intestino, existe una rápida progresión de la papilla por todo el tracto intestinal,acompañada de una eliminación precoz.- Esta progresión rápida del contraste,

indicada en el anterior tipo de lesión, se ve aún más acentuada después de la extirpación del ortosimpático abdomino-pelviano, hasta el punto de que a las tres horas, ya había comenzado la eliminación.- Tras simpacectomía de la cadena lumbar, en animales en que previamente le fueron seccionados los erectores, hay recuperación de los síntomas causados por la primera intervención, ya indicados anteriormente. En cambio, después de la sección de los erectores en animales a los que previamente se realizó solaricectomía doble, nos encontramos con un estancamiento de la papilla en el intestino grueso y un retardo en la eliminación, dando una imagen semejante a la de la sección de los erectores, sin previa solaricectomía.- En la denervación total, en dos tiempos, tanto si la sección del parasimpático perineal se realiza antes o después que la del ortosimpático abdomino-pélvico, la sintomatología que caracteriza a este tipo de lesión es, aumento de tamaño del intestino grueso, retardo del periodo de eliminación, mucho más marcado que en la sección de los erectores, y además reflujo ascendente y oscilante de la papilla en el colon.

LOPEZ ALANIS (1959), en su trabajo sobre la dinámica de las vías biliares y tubo digestivo, obtiene las siguientes conclusiones.Después de la vaguectomía derecha,se afecta muy poco la dinámica. En algún caso aislado se observan ligeros fenómenos de cardioespasmo y atonía gástrica.-Con la vaguec-

tomía izquierda, son más frecuentes los fenómenos de retraso moderado en la apertura del cardias o apertura insuficiente de éste. Ligera atonía gástrica con pequeño retraso en su vaciamiento. Finalmente, tránsito casi normal por intestino delgado y normalización completa a nivel del colon, con tiempos de evacuación final similar a los animales control.- Después de realizar la doble vagotomía: en esófago fenómenos espasmódicos y, en general, pérdida de la regulación motora; alteraciones en cardias bastante acentuadas; atonía gastrointestinal. Se halló una tendencia a la normalización cuando la papilla llega al colon. Así pues, las alteraciones muy manifiestas en los primeros tramos digestivos, se va difuminando en los distales.-Las lesiones del plexo solar provocan un tránsito intestinal acelerado, aún cuando se emplee anestesia general. También, en estos casos,se observó un efecto moderador del colon,pues a la llegada de la papilla de bario a su nivel se produce un enlentecimiento que acerca a la normalidad el tiempo de evacuación final.- En los casos en los que se practicaron lesiones combinadas de vagos y plexo solar, prevalece una tendencia de aceleración del tránsito intestinal de la papilla de bario.- Los pequeños transtornos de estenosis a nivel del cardias, producidos por algunas vaguectomías simples,desaparecieron al practicar la solarectomía total, pero no con las hemisolarectomías derecha o izquierda.

PRITCHARD y colb. (1960) demuestran, por procederes fisiológicos, la distribución anatómica del sistema vagal para el estómago en perros. Observan la estimulación eléctrica de los nervios vagos a diversos niveles anatómicos y con rojo neutro circulante. Esta coloración se secretó por el área específica de la mucosa gástrica,inervada por el nervio vagal específico estimulado. Los resultados indicaron que, mientras las fibras de cada nervio cervical se distribuían por todo el estómago, las fibras de cada rama terminal se distribuían,pero a un pequeño segmento de estómago.Se observó, que esta distribución segmentaria, comenzaba en el plexo esofágico y que aumentaba progresivamente a los niveles más distales de los troncos, las divisiones troncales gástricas, y sus ramas terminales. El significado de estos hallazgos es pertinente a la observación de varios tipos anatómicos de vagotomía incompleta y a la adecuación de cada tipo determinado por el área específica de estómago, que permanece inervado.

SCHOFIELD (1968),en su libro de Fisiología, dice que la coordinación de los movimientos intestinales por un componente nervioso intramural,es el ejemplo mejor conocido de un mecanismo de marcapasos neuromuscular local.- Dice, que la autonomía funcional de la pared intestinal, conserva sus propiedades peristálticas también in vitro.-Niega la validez de la clasificación de Dogiel, y sugiere una clasificación

mejor de las neuronas entéricas basada en el número de sus protuberancias.

WOOD (1975), en su trabajo sobre la neurofisiología del plexo de Auerbach y control de la motilidad intestinal,indica que la autonomía funcional de la pared intestinal, parece estar determinada por dispositivos sinápticos particulares de las neuronas entéricas. Dice, que un componente nervioso local asegura el último control de la motilidad intestinal.Y **WOOD (1981)**,en su trabajo "Control neuronal intrínseco de la motilidad intestinal",demostró que las neuronas intramurales de los órganos periféricos funcionan como un centro integrador proveyendo programas detallados, calculados para activaciones apropiadas espaciales y temporales de grupos de fibras musculares necesarias para secuencias motoras específicas.- Dice que se pensó que el flujo de los nervios parasimpáticos eferentes, así como también los marcapasos sensitivos de áreas apropiadas, modulan este sistema local, para controlar la duración de las diferentes fases del patrón motor, para modificar sus amplitudes y para proveer mecanismos compensadores para las perturbaciones externas.- También, dice que un componente nervioso local asegura el control último de la motilidad intestinal.

SELVERSTON y colb. (1976) también dicen que la autonomía funcional de la pared intestinal, que conserva sus propieda-

des peristálticas también"in vitro",parecen estar determinadas por dispositivos sinápticos particulares de las neuronas entéricas.

SOLER VIÑOLO (1976),en su trabajo sobre "Sistema nervioso autónomo: conceptos de independencia y dependencia funcional de sus elementos y con el sistema nervioso central", indica que, en vista de la confusión existente sobre las bases morfológicas y funcionales de los elementos nerviosos del sistema autónomo tanto entre si, como en sus relaciones con el sistema nervioso central, hace un análisis crítico del problema, basado en datos morfológicos y experimentales funcionales.- Este análisis permite deducir la sinergia funcional que muestran entre sí los distintos elementos que integran el sistema autónomo; y el limite de separación y relaciones funcionales con el Sistema nervioso central, para que el individuo forme un todo, en relación con las necesidades del momento.

SOLER VIÑOLO (1978) tanto en trabajos personales (SOLER 1951,1952,1976),como sus colaboradores (FERNANDEZ RODRIGUEZ, 1956;LOPEZ ALANIS, 1959;LINARES y SOLER,1976;LINARES, 1978), han estudiado las bases morfológicas nerviosas del intestino normal y las alteraciones funcionales que éste sufre ante lesiones experimentales de algunos de sus componentes.- Posteriormente estudiaron las alteraciones patológicas que

ocurren en los elementos nerviosos intramurales del intestino de los diabéticos.-Estos últimos resultados, junto con los normales y experimentales obtenidos en los trabajos anteriomente citados, han permitido poder deducir el porqué de los dos grandes síndromes intestinales que ocurren en los indicados enfermos diabéticos: grave constipación y despeños diarreicos con incontinencia.

SOLER VIÑOLO (1980), en su comunicación sobre "Sistema nervioso autónomo.Bases morfológicas y funcionales", presentado al XI Congreso Internacional de Anatomía, después de estudios sobre el sistema nervioso autónomo en el hombre y en diferentes especies animales, mediante procederes morfoestructurales, histoquímicos, funcionales, de degeneración walleriana etc., acumula bases sobre su misión en la dinámica visceral. Esquemáticamente, tales bases están formadas por dobles cadenas de neuronas simples y complejas. Las cadenas simples están formadas por neuronas aferentes y eferentes, con sus respectivos receptores y efectores, los cuales son extremadamente primitivos, y grandes neuronas de asociación que conectan a las anteriores. De estas cadenas, algunas están situadas en los ganglios viscerales intraparietales o próximas a los órganos que inervan; y ellos gobiernan la función de su estructura; otras de estas cadenas están en los ganglios simpáticos y yuxtamusculares, y gobiernan la dinámica de los vasos. Ambas son excitadas por

estímulos fisiológicos o químicos y su destrucción da lugar a las parálisis respectivas de las regiones viscerales o vasculares correspondientes. Las cadenas complejas viscerales y vasculares son similares a aquellas otras del sistema nervioso central. Ellas están formadas por neuronas sensitivas (con receptores de diferente complejidad) y neuronas de asociación; éstas siguen dos patrones de los centros vegetativos del neuroeje, grandes neuronas asociativas de las cadenas simples y de los centros de asociación, y de los núcleos motores somáticos. De esta manera, ellas forman arcos reflejos de complejidad creciente e integración, los cuales, regulan la dinámica del sistema nervioso autónomo en relación al individuo como un todo y les dan la expresión correspondiente al estado funcional en cuestión.

YOKOYAMA y OSAKI (1978), en su trabajo sobre las funciones del plexo de Auerbach, observan que los registros extracelulares de unidades independientes dentro del plexo mientérico revelan elementos neurales que responden, con una tasa incrementada de descarga, a la distensión mecánica del ganglio y proceden igual que los mecanorreceptores.

ANGEL y colb. (1982) presentan una aportación preliminar de estudios sobre la inervación de la muscularis mucosa canina. Mediante experimentos "in vitro", investigaron la respuesta mecánica a la estimulación eléctrica y la liberación

de conocidos péptidos del intestino para modular la función gastrointestinal.La sustancia P exógena incrementó el tono y la amplitud de las contracciones fásicas, mientras que la neurotensina y el polipéptido intestinal vasoactivo relaja la muscularis mucosa. El polipéptido intestinal vasoactivo inmunorreactivo fue liberado dentro del "superfusate" durante la estimulación eléctrica transmural del antro, mientras que el polipéptido intestinal vasoactivo y la sustancia P estaban presentes en el "superfusate" del colon.

DONAHUE y colb. (1983) indican que se han llevado a cabo un número de descubrimientos, científicos y médicos, básicos para reinterpretar la relación entre el sistema nervioso autónomo, el cerebro y el tracto gastrointestinal. Dicen que existen soportes crecientes para el concepto de un sistema nervioso entérico autónomo, en el cual tendría mucha participación y regulación los neurotransmisores péptidos, que puede funcionar, aparentemente, con independencia de ciertas conexiones aferentes o eferentes (vagales) con el sistema nervioso central. También indican, que se reconoce la posibilidad de que los nervios vagos extragástricos puedan tener un papel esencial en las funciones fisiológicas, y ello es lógico para sustentar el concepto de que estos nervios se preserven en lo posible.

CLERC (1984) investigó,en el gato,la inervación sensorial vagal y "simpática" del esfinter esofágico inferior, usando

tanto técnicas electrofisiológicas como histoquímicas. Los estudios histoquímicos proporcionaron evidencias de que las aferentes "simpáticas" caminan en:a)los nervios esplácnicos; b) los nervios simpáticos torácicos y c) las ramas cardiacas simpáticas. Los estudios electrofisiológicos nos permitieron describir diferentes clases de receptores en el esfinter esofágico inferior: a) los receptores de la mucosa vagal actúan como mecanorreceptores de adaptación rápida o como quimiorreceptores de adaptación lenta; b) las terminaciones vagales y "simpáticas" localizadas en las capas musculares, de adaptación lenta y activadas principalmente por contracciones del esfinter esofágico inferior;y c)las terminaciones vagales "simpáticas" localizadas en la membrana serosa obran como receptores sensitivos que, se adaptan rápidamente a la distensión.

Origen del sistema nervioso autónomo

Sobre el origen del sistema nervioso autónomo, como ya indicara ante nosotros **LOPEZ SOLER (1983)**, han surgido distintas teorías: "in situ", a partir de células mesodérmicas locales **(REMAK, 1847)**; origen ectodérmico con diferenciación primaria a partir del primitivo tubo neural **(BALFOUR, 1887)**; o de la cresta neural conjuntamente con los ganglios sensitivos **(SCHECK y BIRDSALL,1880)** o a partir del endodermo **(MASSON,1923)**. También se ha dicho que las células nerviosas

vegetativas tienen origen común con el tejido cromafín (FUSARI,1893),o con las células acetilcolinérgicas (GOORMAGTHIG y PANNIER,1939). El resumen de los trabajos más fundamentales de los acaecidos hasta ahora son los siguientes.

REMAK (1847), mediante estudios morfológicos, indica que el simpático tiene su origen en la diferenciación de las células mesenquimatosas persistentes en dicha localización y, por tanto, derivan del mesodermo. Por lo tanto, considera al simpático, al menos el visceral, como procedente del mesodermo.

BALFOUR (1877) fue el que inició la teoría del origen ectodérmico del sistema nervioso autónomo a partir del tubo neural. El estudio del sistema simpático lo realiza en los peces elasmobranquios. Indica que, en las primeras fases, el sistema simpático está constituido por cortas ramitas procedentes de los nervios espinales en conexión con masas de células ganglionares irregulares. Ante tales circunstancias y trás los estudios morfológicos pertinentes, llega a las siguientes conclusiones: a) el simpático es de origen ectodérmico, pero procedente de células del sistema nervioso central;y b)su desarrollo se realiza de la manera siguiente: al principio,el desplazamiento celular se uniría en forma de pequeños engrosamientos que se van formando de los nervios raquídeos, después de originado el ganglio sensitivo; poste-

riormente, tales masas se desplazan hacia la linea media, para,posteriormente deslizarse hacia delante y hacia el lado externo, quedando unidos a los nervios mediante un corto filete o ramo comunicante.

SCHENK y BIRDSALL (1880) realizan estudios morfológicos sobre los ganglios simpáticos, en los primeros estadios del desarrollo, en embriones de pollo y en el hombre. En estos estudios ponen de manifiesto los aspectos primarios de tales ganglios y sus íntimas relaciones con la médula espinal. Dicen que derivan de la cresta neural y recusan la antigua teoría de Bichat sobre la completa independencia de los sistemas nerviosos somático y autónomo.

ONODI (1884,1886), también mediante análisis morfológicos microscópicos,observa la existencia de grupos celulares en el trayecto de las fibras nerviosas en desarrollo. En el pato identifica el nervio de Remak,e,igualmente que el anterior investigador,indica que los ganglios simpáticos derivan de los elementos espinales, fundamentalmente de los nervios espinales embrionarios.

HIS (1889,1904),tras sus estudios morfológicos sobre el sistema simpático, indica que sus células se formarían a partir de las crestas ganglionares del neuroeje.Después,tras la migración y acumulación en determinadas zonas,dan lugar a las formaciones ganglionares de dicho sistema.

FUSARI (1890,1892 a,b) realiza sus estudios en el pollo y en algunos mamíferos, y analiza el desarrollo de las cápsulas suprarrenales y del simpático. Indica que en ambos tipos de elementos celulares, sus células primitivas tienen un origen común y, por tanto, que los elementos celulares simpáticos derivan de los órganos cromafínicos primitivos.

HIS Jr.(1897) hace,en dicho tiempo,un análisis basándose en procederes morfológicos microscópicos y mediante técnicas de impregnación argéntica,sobre el origen y evolución posterior del sistema simpático.Su origen, al igual que su padre, lo cree a partir de la cresta neural o ganglios espinales. Indica, que los ganglios preceden en su formación a las fibras de las ramas comunicantes siendo observados los simpaticoblastos en el pollo, hacia el tercer dia de incubación. Las aves desarrollan dos cordones ganglionares simpáticos.Al cuarto día, se encuentra desarrollado el ganglio de Remak, pero aún no se le observa conexiones con el sistema nervioso autónomo; en este mismo cuarto día, se extiende desde la región cloacal al ángulo cecal; y sobre el sexto día, recibe una migración de células desde la región autónoma sacra, vía plexo pélvico. Del plexo celiaco se originan: la inervación de las suprarrenales,pro y mesonefros,gónadas y, además, los plexos esplácnicos y mesentéricos. También apunta de este sexto día, que se observan tres nervios que salen del plexo nervioso: uno que se dirige hacia estómago, hígado y duodeno

siguiendo el tronco arterial celiaco;otro, para el páncreas, siguiendo la vía del mesenterio; y finalmente, otro que lo sitúa dentro del plexo mesentérico. Hacia el sexto día de incubación, igualmente el tronco simpático secundario se encuentra en contacto con los plexos celiaco y pélvico, desde los segmentos caudales decimotercero al vigésimo, que formarán el anlage de los nervios esplácnicos. Hacia el décimo día,el plexo celiaco está muy desarrollado y el vago derecho se une a él, y ya,el patrón de los ganglios autónomos y plexos periféricos recuerda al del adulto.-En lo que se refiere a los elementos nerviosos de nuestro estudio o plexos entéricos,indica lo siguiente: el plexo del intestino inferior deriva inicialmente del ganglio de Remak. Hacia el séptimo día de incubación, el vago se encuentra en el intestino superior y, entre sus paredes se establecen rápidamente dos estratos o plexos: el submucoso de Meissner y el mientérico superficial o de Auerbach.El plexo mesentérico se desarrolla a partir del quinto día de incubación y hacia el décimo, se conecta caudalmente con el ganglio de Remak en la región de las últimas asas del intestino.

SCHULZTZE (1897),basándose en procederes similares a los citados por Remak, insiste, como aquel, en las analogías que presentan las células simpáticas con las células mesodérmicas vecinas, por lo cual, cree que la diferenciación del sistema nervioso autónomo se realiza a partir del mesodermo local.

KOHN (1899,1903),como Fusari,confirma la opinión de éste en que el simpático tiene un origen común con el tejido cromafín. Igual le ocurriría posteriormente a ZUCKERLAND (1901, 1911-12), DA COSTA (1914,1918,1920), IVANOV (1927) y, en los tiempos actuales, a PARKA (1972).

KUNTZ (1909 a,b,1910 a,b, 1913,1914,1920-21, 1922, 1926, 1934, 1953) y KUNTZ y BATSON (1920-21), realizan una serie de estudios, tanto morfológicos como experimentales, sobre el origen y evolución del sistema nervioso autónomo en diversas porciones de éste. Refiriéndose a la histogénesis y desarrollo del sistema nervioso simpático cefálico, sostiene que los ganglios entéricos pueden ser vagales,porque al aparecer no existen conexiones entre el intestino y los troncos simpáticos y ganglios prevertebrales. Sobre las células de los gánglios simpáticos, supone que derivan del tubo neural del tronco, aunque admite la posibilidad de que también contribuya la cresta neural del tronco.También,indica que tanto los niveles del tubo neural del tronco,como los de la cresta vagal y/o la cresta neural,contribuyen a la formación de los gánglios entéricos.

MEIKLEJOHN (1908) considera que los ganglios entéricos de las paredes del esófago y estómago derivan de las células que migran a lo largo del curso del nervio vago.

ABEL (1909,1912),al igual que Kuntz,indica que tanto los niveles del tubo neural del tronco, como los de la cresta vagal y/o la cresta neural,contribuyen a la formación de los gánglios entéricos (esófago, estómago y duodeno), si bien, opina que los ganglios vagales contribuyen a su origen más que la cresta neural. Los ganglios intestinales caudales al duodeno cree que derivan de la parte ventral del tubo neural del tronco y de la cresta neural de dicha zona.Las migraciones celulares se realizan desde los citados orígenes neurales a los ganglios simpáticos, y desde éstos al intestino.

STREETER (1912) concreta los siguientes hechos, en el capítulo de desarrollo del sistema nervioso, en su libro "Embriología humana": la migración de las células nerviosas, se realiza a partir de las crestas del tubo neural por cordones,las cuales representan a las futuras ramas comunicantes. Los ganglios aparecerían posteriormente a los cordones, y éstos serían sustituidos por fibras. Una vez llegadas las células nerviosas a sus lugares de destino maduran,adaptando su forma concreta al desarrollarse sus prolongaciones. Confirma la naturaleza catenaria de las ramas comunicantes.

MÜLLER (1921) y **MÜLLER e INGVAR (1923)** realizan estudios experimentales en el pollo, indicando que el origen de las células de los ganglios simpáticos,en las aves, es la cresta neural del tronco, al no descubrir desarrollo del simpático después de extirpar la cresta ganglionar.

MASSON (1923) y MASSON y BERGER(1923) estudian, mediante procederes morfológicos microscópicos, material humano patológico (apendicitis humana neurogénica). De tales trabajos deducen que es el endodermo el origen de las células ganglionares entéricas. Opinión confirmada posteriormente por SCHACK (1932).

GOORMAGTIGH estudia,primeramente,el origen del desarrollo simpático de las aves y supone, en un principio (1924), que las células ganglionares entéricas proceden originariamente del mesodermo local del intestino. Posteriormente, GOORMAGTIGH y PANNIER (1939), en un estudio sobre los paraganglios del corazón y las zonas vasosensibles carotideas y cardioaórticas en el gato,indican la posibilidad de que las células del sistema nervioso autónomo tengan un origen en común con las células acetilcolinérgicas.

TELLO (1924,1925,1942,1945), mediante métodos morfológicos e impregnaciones argénticas en material embrionario de pollo,estudia las cadenas del gran simpático en distintos estadios. Supone e insiste en la semejanza que existe entre los neuroblastos y las células mesenquimales, por eso cree que éstas se originan a partir del mesodermo local.En el año 1945, intenta, tras nuevas observaciones, poner en claro lo evidente y lo dudoso en la génesis del sistema simpático.

UCHIDA (1927) analiza en el pollo, mediante estudios experimentales, y en mamíferos, aves y reptiles, por procederes morfológicos, el origen de las células del sistema nervioso autónomo. Indica que el origen de las células de los ganglios simpáticos es la cresta neural y la mitad ventral del tubo neural del tronco. Para la formación de los ganglios entéricos de duodeno, estómago, esófago, indica, que tanto los niveles vagales y del tronco del tubo neural y /o de la cresta neural, contribuyen a la formación de estos ganglios, concretando, no obstante, que la mayor aportación corresponde a los ganglios vagales.

VAN CAMPENHOUT (1930 a,b,c, 1931, 1932, 1933, 1945), en sus primeros trabajos, realiza una revisión histórica del desarrollo del sistema nervioso simpático. Después y basándose en experiencias de extirpación en distintas especies animales (aves, anfibios), llega a las siguientes conclusiones: en embriones de rana, y tras extirpación de la cresta neural, observa que no aparecen ganglios entéricos. En embriones de pollo de 8 somitas, al extirpar el cerebro posterior, observa que existen ganglios entéricos. Mediante transplantes de secciones transversas de embriones de pollo de 32, 36, y 50 horas de incubación, con un tiempo de cultivo de 6-8 días, observa la formación de los ganglios entéricos. En transplantes de intestino de 72 y 192 horas, no encontró ganglios entéricos. De las experiencias citadas, sugiere que la parte periférica

de la cresta neural puede estar en relación con el simpático y la porción yuxtaneural con los ganglios espinales.

DETWILER (1936,1937),en los anfibios,después de realizar estudios experimentales y observaciónes sobre la migración de las células de la cresta neural y desarrollo de los ganglios espinales y arcos vertebrales, indica que la cresta neural es el origen de los ganglios simpáticos y que estas células ganglionares simpáticas son los elementos que maduran más temprano.

JONES (1937,1939, 1941, 1942 a, b), mediante procederes morfológicos y experimentales de extirpación en embriones de pollo, obtiene los siguientes resultados: cree que el origen de las células de los ganglios simpáticos es el tubo neural del tronco y quizá tenga una pequeña participación la cresta neural de este área. En cuanto a los ganglios intramurales del intestino, considera que los de la parte más inferior derivan de la porción más caudal del tubo neural del tronco, y las porciones intestinales superiores restantes, su origen se realiza en las paredes del cerebro posterior, a los niveles vagales.

STAUDACHER (1940) analiza el origen de la cadena simpática prevertebral tras estudios experimentales en las aves. Indica, que el origen de las células de estos ganglios sim-

páticos es el tubo neural del tronco y, posiblemente, algo de la cresta neural de iguales áreas.

WEBER (1940), en su trabajo sobre el origen del plexo segmentario en la región gastroduodenal del pollo, obtiene esencialmente los mismos hallazgos que **TELLO (1924)**. Indica que la diferenciación más temprana, la encontró en el duodeno un poco antes de las 80 horas en algunos embriones. Dice además, que la diferenciación de los gánglios entéricos es autónoma, sin conexión con fibras simpáticas ni vagales.

Para **COWGILL y WINDLE (1942)**, que estudian el origen y desarrollo de los gánglios craneales simpáticos en el gato, indican que estos ganglios derivan de la cresta relacionada con los nervios craneales V, VII, y IX y no reciben participación alguna del tubo neural.

DEREYMAEKER (1943), para sus estudios sobre el origen del sistema nervioso entérico en embriones de pollo, realiza transplantes transversales, pero en donantes de 57 a 72 horas de incubación y cultivos de 4 a 7 días. Observa que en cuatro injertos, el intestino está bien desarrollado, localizando la presencia de ganglios intramurales. Ante tales hechos, concluye que los plexos entéricos del intestino superior derivan del plexo prevertebral.

KEUNING (1944,1945,1948),después de estudiar el desarrollo de los elementos nerviosos intramurales del tracto digestivo y la histogénesis del plexo autónomo en experiencias de transplante y cultivo del complejo esófago, estómago y traquea, en embriones de 4 días de incubación con o sin el ganglio vagal inferior, indica que los ganglios entéricos tienen su origen "in situ" a partir de células mesenquimatosas, pues observa su diferenciación en tales cultivos y una ausencia de fibras del vago.

YNTEMA y HAMMOND,en trabajos independientes y en colaboración (**YNTEMA y HAMMOND 1945, 1947, 1952, 1953, 1954,1955; HAMMOND 1946, 1948, 1949; HAMMOND e YNTEMA 1947, 1952, 1953, 1957; YNTEMA 1947, 1966**) realizan , en primer lugar, una revisión histórica sobre el problema del origen del sistema nervioso autónomo. Después, en embriones de po'lo, realizan una serie de trabajos experimentales extirpando distintas áreas del neuroeje. Sus resultados fundamentales se pueden concretar en los siguientes: la cresta neural del tronco da origen a las células de los ganglios simpáticos. Los niveles vagales de la cresta neural da lugar a los ganglios intramurales del tracto gastrintestinal.La cresta neural lumbosacra da origen a los neuroblastos del plexo pélvico y nervio de Remak, formando además, una parte del sistema nervioso parasimpático. Tras estudios experimentales de deleción no se desarrollan los ganglios espinales ni las células cromafini-

cas de las glandulas suprarrenal y preaórtica, cuando se extirpar la cresta en estadios de 15-23 somitas. Cuando las intervenciones se realizan en fase de 6-9 somitas no se forman los ganglios intramurales de esófago,estómago,intestino, pulmones y corazón.En extirpaciones anteriores y posteriores a este estadio resulta, en el primer caso,completa la ausencia y en el segundo caso,se observan ganglios intrínsecos en las vísceras anteriores y desaparecen en las posteriores. En el pollo, las fibras vagales digestivas y las áreas de distribución de neuroblastos y ganglios entéricos no se extienden más abajo de la altura del conducto biliar;para esta porción caudal, los neuroblastos se diferencian de áreas inferiores de la cresta neural tanto los simpáticos como los parasimpáticos sacros. Las células que originan los ganglios espinales migran, de la cresta neural posteriormente a los que forman los ganglios simpáticos.

LEVI-MONTALCINI (1946 a,b) y **LEVI-MONTALCINI y AMPRINO (1946 a,b)**, tras lesiones experimentales en pollo, estudian el origen de los ganglios parasimpáticos cefálicos. Concretan que el origen de las neuronas de los citados ganglios se realiza a partir de la diferenciación del mesodermo local.

BODIAN (1955), en un terreno hipotético, cree que los ganglios intestinales intramurales se desarrollan normalmente en forma independiente con la inervación parasimpática

del intestino. La diferenciación de las células ganglionares de la pared del intestino se completa por si misma,según una secuencia cráneo-caudal, de forma que cuando se produce un transtorno del desarrollo fetal precoz, limitado cronológicamente ,sólo se desarrollan células ganglionares en un corto trayecto del intestino, pudiendo quedar una zona más extensa desprovista de este tipo de células, mientras que un transtorno fetal tardío sólo permite que la ausencia de células ganglionares afecte a un pequeño trayecto intestinal. Cuando faltan las fibras nerviosas parasimpáticas a nivel de los plexos de Auerbach y Meissner, queda excluida la posibilidad de progresión sináptica, de forma que estas fibras se hipertrofian en la zona carente de células ganglionares, formando un denso retículo con haces nerviosos anormales dilatados.

RAYBUCK (1956) realiza estudios experimentales en el pollo sobre el origen de las células ganglionares del tronco simpático. Indica que algunas células de los ganglios simpáticos y de las que dan origen al neurilema, emigran a partir de las crestas neurales,a lo largo de las raices dorsales y que,un poco posteriormente, dejan el tubo neural y emigran siguiendo las raices ventrales.

LE DOUARIN, en trabajos personales y en colaboración (LE DOUARIN 1961,1980,1982; LE DOUARIN y TEYLLET,1970,1973,1974;

LE DOUARIN y colb.,1975 ; LE LIEVRE y LE DOUARIN, 1975; LE DOUARIN y colb.,1978; LE DOUARIN y colb.,1979; LE DOUARIN y colb.,1981), usando métodos experimentales biológicos de injertos heteroespecíficos del tubo nervioso de especies similares, o mediante translocación, estudian la migración de las células de la cresta neural en las paredes del tracto digestivo de embriones de aves. De estos trabajos, y en lo que se refiere al tema de nuestro estudio, concretan que,las neuronas ganglionares entéricas,toman su origen en los niveles del tubo neural que corresponden a los de los centros parasimpático vagal y lumbosacro. Desde estas áreas, las células migran a la mayor parte de la totalidad del intestino, durando la migración a la zona más posterior 6 días más.

WESTON (1963,1970) y WESTON y BUTLER (1966) estudian el origen, migración,localización y diferenciación de la cresta neural en embriones de pollo, mediante estudios autorradiográficos,así como también,los factores temporales que afectan a la localización de las células de la cresta neural. Suponen que el origen de las células de los gánglios simpáticos es la cresta neural del tronco, y que, a partir de la cresta neural, las células que dan origen a los ganglios espinales migran más tarde que los que van a formar los ganglios simpáticos.Dice que estas células son pluripotentes cuando dejan la cresta neural.

ANDREW (1964,1969,1970,1971),mediante distintos tipos de análisis experimentales de depleción e injertos en embriones de pollo, indica que la cresta neural del tronco y/o tubo neural es un origen probable de células ganglionares entéricas, sin excluir la contribución vagal. También, hace una revisión crítica y discute el estado del problema sobre el origen de los ganglios entéricos.

Desarrollo del Sistema nervioso autónomo.

Sobre el desarrollo del sistema nervioso autónomo,también se ha insistido bastante en la cuestión. Un resumen de los hallazgos fundamentales obtenidos a partir de la primera mitad del siglo pasado y hasta la actualidad, es el que a continuación presentamos.

REMAK (1847), en el intestino describe un nervio impar que yace en el mesorrecto, mesocolon y mesenterio del pollo. Después de 8 días de incubación, se extiende hasta el "umbilicalremnant" y después de 10 días alcanza el límite caudal del duodeno.

RAMON Y CAJAL (1893 b), al estudiar el desarrollo de los ganglios y plexos nerviosos del intestino, observa que las ramas colaterales toman su origen en las fibras amielínicas que caminan entre los ganglios del plexo intestinal de los

mamíferos; que ellas son extremadamente delicadas, exhiben varicosidades y siguen un curso ondulado entre las células, formando un rico plexo que rodea a estas últimas; en algunos lugares, terminan en relación con las células en "extrémités libres renflées".Considera que estas fibras derivan también, de otros ganglios autónomos.

HIS Jr. (1897), basándose en procederes microscópicos y técnicas de impregnación argénticas, describe el desarrollo del sistema nervioso autónomo, en las aves, de la siguiente manera: indica que, los ganglios preceden en su formación a las fibras de las ramas comunicantes,observándose los simpaticoblastos en el pollo hacia el tercer día de incubación. Las aves desarrollan dos cordones ganglionares simpáticos.Al cuarto día, se encuentra desarrollado el ganglio de Remak, pero aún no se le observan conexiones con el sistema nervioso autónomo; en este mismo cuarto día, se extiende desde la región cloacal al ángulo cecal; y sobre el sexto día recibe una migración de células desde la región autónoma sacra, vía plexo pélvico. Del plexo celiaco se origina la inervación de las suprarrenales, pro y mesonefros, gónadas y, además, los plexos esplácnicos y mesentéricos. También apunta de este sexto día,que se observan tres nervios salir del plexo nervioso:uno que se dirige hacia el estómago, hígado y duodeno, siguiendo el tronco arterial celiaco; otro,para el páncreas, siguiendo la vía del mesenterio; y finalmente otro que lo

sitúa dentro del plexo mesentérico. Hacia el sexto día de incubación, igualmente, el tronco simpático secundario se encuentra en contacto con los plexos celiaco y pélvico,desde los segmentos caudales decimotercero al vigésimo que formarán el anlage de los nervios esplácnicos. Hacia el décimo día,el plexo celiaco está muy desarrollado y el vago derecho se une a él, y ya el patrón de los ganglios autónomos y plexos periféricos recuerda al del adulto.- En lo que se refiere a los elementos nerviosos de nuestro estudio, o plexos entéricos,indica lo siguiente: el plexo del intestino inferior deriva inicialmente del ganglio de Remak. Hacia el séptimo día de incubación, el vago se encuentra en el intestino superior y entre sus paredes se establecen rapidamente dos estratos o plexos: el submucoso de Meissner y el mientérico superficial o de Auerbach. El plexo mesentérico se desarrolla a partir del quinto día de incubación y,hacia el décimo, se conecta caudalmente con el ganglio de Remak en la región de las últimas asas del intestino.

KUNTZ, en los mismos trabajos citados sobre el origen (1909 a,b, 1910 a,b,1913 a,b,1914, 1920-21, 1922,1926, 1934, 1953), indica que el desarrollo del sistema nervioso autónomo se realiza de la siguiente manera en los estadios que a continuación se indican. En todas las clases de vertebrados analizados,los estadios de desarrollo de los ganglios simpáticos son notablemente similares. En lo que se refiere

a la evolución, indica los siguientes hechos: el plexo prevertebral deriva de la cadena simpática, durante los días 5º y 6º de incubación; y posteriormente, aumenta de tamaño en tres regiones, para formar los llamados: plexo celiaco, pélvico e hipogástrico. En lo que respecta a la migración de células a lo largo del trayecto del vago, observa que a partir del 7º al 8º día existe un plexo bien establecido en las paredes del esófago. Indica que los plexos pélvicos en embriones humanos y de cerdo hacen su aparición en la fase de 12 mm. de longitud. También, indica que el número de células derivadas de los segmentos sacros excede en número, con mucho, a las derivadas de los segmentos toracolumbares.

ABEL (1909,1912) estudia el mecanismo nervioso del desarrollo del tracto digestivo en el pollo mediante métodos morfológicos. Dice que las células nerviosas alcanzarían el esófago, el estómago y el intestino superior, del quinto al sexto día. En lo que se refiere al vago, entre el cuarto y quinto día ha alcanzado el estómago, formando un extenso plexo después del quinto día; durante el séptimo día, el vago se introduce dentro del intestino superior y se establecen las dos zonas plexiformes intestinales. También, indica que el plexo mesentérico se desarrolla hacia el quinto día a partir de los plexos prevertebrales.

TELLO (1924,1925,1942,1945,1949), en los trabajos citados sobre el origen del gran simpático, sobre el desarrollo

de tales elementos puntualiza los siguientes hechos: que los simpaticoblastos en los embriones de pollo,pueden ser observados al tercer día de incubación;que la cadena primaria,situada en la cara posterior de la aorta, desaparece alrededor del octavo día; la cadena secundaria, se sitúa junto al lado ventral de los ganglios espinales y persiste en el adulto; y ésta se origina por migración de neuronas de la cadena primaria. También indica, que la primera aparición de los ganglios entéricos en el embrión de pollo, se realiza alrededor de las 72 horas, antes del desarrollo interno de los nervios.

UCHIDA (1927), basándose en estudios morfológicos y experimentales, en distintas especies animales (aves, reptiles y mamíferos), observa la existencia de células que desde el cerebro posterior, y a lo largo del nervio vago, caminan hacia el esófago,estómago y duodeno.En estudios experimentales de extirpación unilateral de la cresta y parte del tubo neural del tronco, en embriones de pollo de 48 horas,encuentra posteriormente, ganglios simpáticos entéricos. Dice que, las células siguen el camino desde el tubo neural y ganglios espinales a los ganglios simpáticos, y desde éstos, al estómago e intestino. También, indica que los ganglios entéricos caudales al duodeno derivan también de estos mismos niveles.

JONES (1937, 1939, 1941, 1942 a,b.), para averiguar el origen y desarrollo, realiza una serie de experiencias de

extirpación en los primeros estadios embrionarios del pollo, permitiéndoles,posteriormente una supervivencia de alrededor de una semana de incubación. También,analiza animales normales en estos estadios. En los animales normales control, observa ganglios entéricos sobre los 6-7 días de incubación. Tras la destrucción del cerebro posterior y cresta neural adjunta, en embriones de 40-45 horas, no encuentra ganglios intramurales intestinales en animales sacrificados 8 días después de la intervención. Tras extirpar el extremo caudal del tubo neural en embriones de 48 horas de incubación, y tras la supervivencia correspondiente, no encontró ganglios en el extremo caudal del intestino. Tras este tipo de intervenciones concluye que,los ganglios entéricos derivan de las citadas áreas destruidas y que emigran al intestino siguiendo el curso de los nervios erectores en periodos precoces del desarrollo.

WINDLE (1940), en su libro sobre "Fisiología del feto" y refiriéndose al intestino en general, dice que: en el intestino aislado, la peristalsis aparece alrededor de la onceava semana del embarazo, y algunas enzimas en el 4º ó 5º mes. Basándose en tales hechos concluye " que el intestino fetal se halla preparado para desempeñar los procesos digestivos tanto de índole mecánico como algunos de índole químico, mucho antes del momento en que,efectivamente,debe emplearlos".

KEUNING (1945), mediante cultivos del complejo esófago-traquea-estómago de embriones de pollo de 72 a 108 horas de incubación y 96 horas de cultivo,se estudian cortes seriados de estas vísceras tras incluirlas en parafina y teñirlas por el método de Bodian. En el estadio de 96 horas, no encontró ningún tejido nervioso en la pared del esófago, ni en el mesénquima interbronquial; tampoco en este tiempo encontró desarrollo alguno de la capa muscular. Además, dice, que el tronco del vago aún no ha alcanzado el estómago. Después de unos días, se desarrolla una capa muscular, aparentemente normal, que mostraba una peristalsis irregular.En este mismo tiempo se había desarrollado un claro plexo nervioso. Dice que los neuroblastos se diferencian en el mesénquima que consta de células anastomosadas; en este sincitio de células mesenquimatosas, aparecen grupos de pequeños neuroblastos primitivos después de 12-24 horas de cultivo.En estadios más tempranos de desarrollo, se dispersan a través del mesénquima periesofágico, fuera de la capa muscular primitiva que va surgiendo al mismo tiempo. Este material nervioso primitivo va aumentando considerablemente en cantidad,tanto más cuanto más células mesenquimatosas se diferencian en células neuroblásticas,estableciéndose así gradualmente una relación plexiforme entre los grupos neuroblásticos primitivos. Gradualmente, el plexo nervioso formado se desplaza hacia la capa muscular.En los neuroblastos se forma una red neurofibrilar. Estructuras neurofibrilares, que brotan de los grupos neuro-

blásticos diferenciados, crecen intraprotoplasmáticamente en las ramas protoplásmicas del sincitio mesenquimal en los que yacen los neuroblastos. Por lo tanto, dice que la relación plexiforme entre los grupos de neuroblastos, y entre el plexo nervioso y las células musculares lisas se establece por medio de cadenas de células mesenquimales extendidas entre estos grupos celulares. Estas cadenas de células pierden su conexión con el sincitio mesenquimatoso para ser totalmente incluidas en el plexo.Las células mesenquimatosas de estas cadenas se diferencian todas en neuroblastos, que se cierran en grupos, de esta manera, el plexo nervioso consiste en grupos neuroblàsticos mayores y menores interconectados mediante haces nerviosos, sin que existan vainas de Schwann, ni células intersticiales de Cajal. Las ramas nerviosas terminales de este plexo entran en íntima relación con las células musculares lisas de la capa muscular.- En los complejos esofágicos con los ganglios vagos, los dos troncos vagales originados de éstos, van creciendo hacia el estómago, y después de alrededor de dos días de cultivo, se reunen en la región del cardias para formar un plexo vagal primario. También, se originan algunas fibras secundarias, que se esparcen por la pared del esófago. En estos últimos complejos esofágicos que analiza, los neuroblastos primitivos aparecen tras unas 24 horas de cultivo en el sincitio celular mesenquimal a lo largo de las fibras vagales.Después de unos 4-6 días,un número de fibras vagales se encuentran

entre los grupos neuroblásticos los que probablemente representan un contacto funcional (sinapsis) entre el sistema vago y el sistema nervioso autónomo.- Dice que las contracciones esofágicas aparecen usualmente a partir de 24 a 36 horas de cultivo, afectando, las primeras contracciones, sólo a las porciones craneales del esófago; más tarde, después de un par de días de cultivo se esparce gradualmente la peristalsis en dirección caudal hacia la totalidad del estómago. Este autor cree que en los estadios tempranos analizados las contracciones son de naturaleza miogénica, pues, todavía se encuentra indiferenciado el sistema autónomo, y no se ha establecido una conexión neuromuscular específica.

INDAR JIT (1955), en su trabajo sobre el desarrollo del abastecimiento nervioso de esófago y estómago humano, concreta los siguientes hechos: observa, por primera vez, los nervios vagos y sus ramas en la pared del esófago en embriones de 7,1mm. (CR). Indica también, la existencia del tronco simpático en dicho estadío, pero, sin conexiones con el esófago; también encuentra células ganglionares en la pared visceral. En embriones de 13-14mm., las células ganglionares intraparietales se encuentran en relación con las ramas vagales y forman una capa contínua fuera de la envoltura muscular circular (el plexo de Auerbach). En embriones de 17'5 mm., las células penetran dentro de la envoltura muscular circular. El tronco simpático en este último estadio no se extiende al esófago.

En el estadio de 21mm.,observa por primera vez a las células del plexo de Meissner. En el estadio de 30mm.,las fibras que conectan con las células ganglionares penetran , ya, dentro de la submucosa.También, en este estadio,el tronco simpático envía fibras al esófago, fundamentalmente a las arterias. No hay indicios de suministro de los nervios frénicos al esófago. Dice que, mientras que las células de los plexos entéricos en el esófago parecen ser de origen vagal, en el estómago algunas de sus células parecen emigrar a lo largo de las conexiones que tiene con el tronco simpático . Las fibras vagales alcanzan al estómago en embriones de 7,1mm; y las del plexo celiaco en estadios de 10mm. .En estadios de 13mm. las fibras nerviosas alcanzan al píloro,ya por nervios gástricos , y también, por las que pasan a través del omento menor. Las fibras simpáticas alcanzan al estómago a lo largo de los vasos sanguíneos. En el esófago, los plexos de Auerbach y Meissner que existen hasta su porción craneal, contienen más células en las porciones caudales, hallándose el máximo de células en el tercio inferior de este órgano. También, se hallaron algunas células ganglionares en el músculo constrictor inferior de la faringe. En el estadio de 17,5mm. ,el lado izquierdo del estómago está desprovisto de nervios, observándose,por primera vez en el estadio de 30mm. En el píloro, hay un gran acúmulo de células en el plexo de Auerbach. En el fundus encuentra menos células ganglionares.

SEMENOVA (1958) estudia el origen de las células nerviosas en la sección posterior del tubo digestivo y en relación con la histogénesis de éste último. Tales estudios los realiza en conejos, en diferentes periodos embrionarios, fetales , recién nacidos de tres a diez días , y en animales adultos,mediante cortes histológicos y tinciones argénticas. Encuentra,que los ganglios del plexo de Auerbach se formaban del 15 al 20 día del desarrollo embrionario, que coincide en el tiempo con el comienzo de la diferenciación del tejido conectivo (la aparición de las primeras fibras precolágenas) y de la capa circular muscular. Las neuronas multipolares aparecían en los ganglios del plexo de Auerbach al 20-25 día del desarrollo .Durante los mismos periodos, tuvo lugar la diferenciación del epitelio (apariencia de rígido, estructura enrollada, bordes cuticulados,etc.) y de la capa longitudinal del músculo, así como la formación de las vellosidades y las criptas. Los ganglios del plexo de Meissner no estaban formados en el momento del nacimiento; ésto coincidía con la puesta a punto de la diferenciación de la muscularis mucosa. La diferenciación del tejido intestinal se aceleró considerablemente después de la aparición de los elementos nerviosos en la pared del intestino (en el 15-20 día del desarrollo). Ambos, antes del nacimiento y en el periodo postnatal. Ello procedía paralelamente al desarrollo de los elementos nerviosos.

GUTNER y colb (1959) estudian la inervación gástrica e intestinal en embriones humanos, insistiendo en la fase en que los neuroblastos de los músculos intestinal y gástrico del feto humano se transforman en neuronas. Indican que el desarrollo celular del plexo de Auerbach tiene lugar después del sexto mes del embarazo.

LAUGE-HANSEN (1960) estudia el desarrollo de la anatomía embrionaria del tracto gastrointestinal humano a partir del embrión de 12mm. hasta el de 250mm.Como sólamente analiza la forma, posición, crecimiento y transposiciones del estómago e intestino sin tocar los elementos neurales, no insistimos en la cuestión .

GABELLA (1966, 1967,1971 a) estudia el número, tamaño y disposición de las neuronas de los plexos intramurales en ratas recién nacidas y adultas, utilizando, como procederes de tinción,técnicas histoquímicas fundamentalmente. Indica que el número de neuronas por unidad de superficie es mucho mayor en la rata recién nacida que en la adulta (7 veces más numerosa por cm^2). También, indica, que la superficie del intestino delgado incrementa alrededor de 28 veces en el adulto; ante tales circunstancias,supone que el número total de células del plexo de Auerbach se incrementa en cuatro veces durante el crecimiento postnatal.Calcula que,el número total de neuronas en el tubo digestivo, en las ratas, es de

unos 2 millones,y que el tamaño de las neuronas entéricas es mayor que en otros ganglios entéricos.- Que las neuronas del plexo submucoso del tubo digestivo de la rata son, en relación con el plexo mientérico, menores y menos variables y, que las neuronas pequeñas existen en mayor abundancia en la parte del tubo digestivo próxima a la unión mesentérica.

BENNETT y COOBS (1969) estudian el desarrollo del estómago y su inervación en embriones de pollo comprendidos entre los estadios 28 a 43 de Hamburger Hamilton. Los resultados obtenidos son los siguientes: en embriones de estadios 28 a 29 (6 días de edad),el "primordium" consta de un engrosamiento mesenquimal vascularizado del intestino. El plexo de Auerbach está claramente establecido; están presentes los neuroblastos colinesterasa positivos y negativos, pero están ausentes los nervios que contienen catecolaminas. La inervación de la musculatura no es extensa. En el estadio 30 a 31 (7º día), los miofilamentos en asociación con cuerpos densos se presentan dentro de los mioblastos. El plexo de Auerbach se extiende bajo la musculatura. Los fibroblastos se hacen activos en el estadio 35 a 36 (día 9) y el colágeno descansa debajo, delineando los mioblastos en haces.A este tiempo,los haces de axones positivos a la colinesterasa acompañan a los vasos arteriales sobre su longitud total; las ramas proximales de la arteria celiaca están también acompañadas por haces de axones noradrenérgicos. Se establecen áreas densas

a lo largo del lado citoplasmático de las unidades de membrana de los mioblastos en el estadio 36 a 37 (día 10) y, asociados con ellos,se desarrolla la lámina externa y un gap intercelular uniforme . El músculo longitudinal más externo "primordium" se pierde en este tiempo. Entre los estadios 37 a 42 (días 11 a 16) los axones noradrenérgicos se hacen evidentes en el plexo de Auerbach, y los axones en el plexo y la musculatura contienen vesiculas granulares grandes. Los haces de axones que inervan el músculo se hacen colinesterasa positivos y aparecen en ellos un gran número de vesículas agrananulares. El desarrollo de los haces de axones por las células de Schwann no ocurre antes del estadio 43 (día 17) y la mielinización de los axones individuales no ocurre aparentemente hasta 3 días después de la maduración. El periodo más activo de división mioblástica está alrededor de los estadios 28 a 29 (día 6), cuando las células están indiferenciadas pero se produce la división de los miofilamentos que contienen mioblastos.

BURNSTOCK (1969) estudia la evolución de los sistemas autónomos visceral y cardiovascular en los vertebrados, en peces teleópteros, anfibios ,mamíferos y aves. Dice, que el suministro vagal para los músculos viscerales, como estómago y pulmón,es primitivamente noradrenérgico e inhibidor.En los anfibios, la función excitadora colinérgica atribuida clásicamente al vago, ha sido transferida desde el simpático a la

efusión parasimpática. También indica que el desarrollo de las fibras preganglionares adrenérgicas que modulan la actividad de las células ganglionares intramurales noradrenérgicas en órganos como intestino y vejiga, no establece unidad en los mamíferos, aunque existe algún desarrollo rudimentario de esta clase en los reptiles y aves.

KUBOZOE y colb. (1969) estudian, mediante microscopía electrónica, el plexo de Auerbach en un embrión humano de 12 mm.. Indican, que en esta edad son ya reconocibles ganglios bien definidos en el intestino delgado.

CHAMPLAIN y colb. (1970) estudian la ontogénesis de las neuronas adrenérgicas periféricas en la rata. Sus observaciones se basan en estudios pre y postnatales. Sus resultados son los siguientes: en fetos de rata de 13 a 15 días, los simpaticoblastos del tronco simpático muestran una intensa fluorescencia especifica para las catecolaminas. Son visibles haces de nervios simpáticos fluorescentes en la periferia de varios órganos (glándula submaxilar, corazón, riñón, intestino delgado, tracto genital masculino) alrededor de los 20 días de gestación. Sin embargo, no es aparente una inervación terminal de esos órganos, sugestiva de un mecanismo funcional transmisor, hasta inmediatamente después del nacimiento. Cuando las fibras adrenérgicas nacientes penetran en los órganos efectores, forman delgadas ramas con varicosidades

fluorescentes débiles. La intensidad de la fluorescencia de las varicosidades incrementa rápidamente a niveles adultos, en tanto que decrece en la parte preterminal.- Se observa, mediante microscopia fluorescente, que la densidad de la inervación adrenérgica del intestino es considerablemente mayor que la del corazón.- Existe alguna dificultad para identificar mediante microscopia fluorescente los dos tipos de células en los tejidos embrionarios (células de soporte y precursores de las neuronas simpáticas y células cromafines).- La inervación adrenérgica del intestino delgado de la rata, parece desarrollarse más temprano que la del iris o la del conducto deferente. Así, al nacimiento los plexos mientérico y submucoso muestran un retículo bien desarrollado de fibras adrenérgicas alrededor de las células ganglionares.

GONZALO SANZ (1970) estudia la influencia del sistema nervioso vegetativo en el desarrollo del tracto intestinal mediante las siguientes experiencias en embriones de pollo: 1) introducción de laminillas de papel de aluminio (0'4 x 0'2 mm.) entre el tubo nervioso y los somitos;2) extirpación del tubo nervioso a diferentes niveles; 3) administración de 6-hidroxidopamina (sustancia que destruye las terminaciones simpáticas postganglionares) ; 4) extirpación parcial del romboencéfalo.- Los resultados que obtuvo fueron: la introducción de laminillas de papel de aluminio, así como la extirpación del tubo nervioso en una longitud de 3 a 4 mie-

lómeros, no consiguieron interrumpir la cadena simpática en el territorio de la inervación. Los neuroblastos craneales y caudales a dicho territorio emigraron, salvando, a ese nivel la solución de continuidad.- Cuando la zona de tubo nervioso extirpada ha comprendido más de 4 mielómeros, se consigue privar de inervación a determinados segmentos viscerales.Las principales alteraciones del tracto digestivo en las zonas carentes de inervación son las siguientes:1) alteraciones en la desembocadura recto-cloacal, cuando la zona del tubo nervioso destruida fue la correspondiente a los segmentos sacros; 2) vasodilatación y hemorragias en la submucosa del ciego e intestino grueso en los casos en que la lesión fue a nivel lumbo-sacro; cuando la destrucción correspondía a la región toraco-lumbar, las alteraciones aparecieron en el intestino delgado; 3) retraso en la diferenciación de las fibras musculares lisas y,con frecuencia, atrofia de un buen número de ellas.- La administración de 6-hidroxidopamina dió los siguientes resultados: 1) ausencia de sustancias adrenérgicas en las terminaciones simpáticas; 2) cambios en la colorabilidad de los tejidos: todos los tejidos perdieron en gran parte la apetencia tintorial, siendo ésto especialmente manifiesto en los núcleos; 3) considerable desarrollo de la mucosa intestinal; 4) gran riqueza ganglionar en los plexos intestinales,especialmente en el plexo mientérico.-La extirpación parcial del romboencéfalo sólo afectó al desarrollo del núcleo del vago en dos casos. La alteración visceral más

llamativa es la considerable dilatación del esófago a nivel cervico-torácico, en uno de los casos.

READ y **BURNSTOCK** (1970), en su trabajo sobre desarrollo de la inervación adrenérgica y células cromafines en el intestino humano fetal de 5-9 semanas de gestación, y mediante métodos histoquímicos de fluorescencia, obtiene los siguientes resultados: no se detectó ninguna fluorescencia específica dentro del intestino antes de las 9, 10 semanas, aunque los nervios fluorescentes se observaron siempre en el mesenterio. Sin embargo, tras la incubación del intestino con norepinefrina, se detectaron nervios fluorescentes en el plexo de Auerbach a la 8ª semana, indicando que el desarrollo de los nervios adrenérgicos pueden tomar la norepinefrina antes de que, sus almacenes transmisores endógenos se demuestren histoquímicamente. Los primeros nervios fluorescentes en el intestino (en el plexo de Auerbach cerca del borde mesentérico) son varicosos parcialmente y algunos están ya dispuestos sobre las células ganglionares intramurales (no fluorescentes) en una manera sugestiva de las redes pericelulares envueltas en la modulación de la actividad refleja en el intestino adulto. En fetos más tardios, los nervios fluorescentes se distribuyen más alrededor del perímetro intestinal, son más claramente varicosos y sus redes pericelulares son más extensas. En la capa muscular interna del estómago de fetos de 13 semanas o más, corren fibras

nerviosas varicosas fluorescentes junto a los haces musculares, lo que es indicativo de una inervación adrenérgica directa. En cualquier lugar todos los nervios fluorescentes en el músculo intestinal están asociados con vasos sanguíneos. En la submucosa, los primeros nervios fluorescentes se hallan en los plexos perivasculares a la 10ª semana. Las redes pericelulares sobre las células ganglionares submucosas aparecen a la 13ª semana pero permanecen dispersas. Los pocos nervios fluorescentes en la mucosa de los fetos más viejos están probablemente asociados con los vasos sanguíneos en la lamina propia.Tambien se describe la distribución de las células fluorescentes pequeñas en el intestino.

ERSHOVA (1973) analiza los problemas de diferenciación de los ganglios vegetativos en el embrión de pollo,obteniendo los siguientes datos: en el sexto día de incubación, únicamente se vieron los rudimentos del plexo de Auerbach del intestino delgado y el tronco simpático. Se observaron células nerviosas diferenciadas en la pared del intestino, colocadas en grupos compactos (de tres a cinco células) y situadas fuera del estrato circular desarrollado de la capa muscular del órgano. Durante el séptimo día de incubación,se encontraron en primer lugar,los ganglios intramurales de los pulmones (en formas de pequeños grupos de células en el mesénquima), y luego, los ganglios del plexo de Meissner del intestino delgado.Unicamente al 14º día de la embriogénesis,

se hizo aparente el carácter de la distribución de los ganglios intramurales. En la 2ª mitad de la embriogénesis, todos los ganglios vegetativos estudiados aumentaron de tamaño. Por otro lado , este crecimiento ganglionar se debió a un incremento en el número de neuronas en desarrollo (al 19 día de incubación el número de neuronas por sección de ganglios alcanzó de 25 a 30 células en las formaciones intramurales). Por otra parte, continuó la diferenciación y el crecimiento de los neuroblastos.

GERSHON y THOMPSON (1973) estudian la maduración de la función neuromuscular en estructuras con diferente inervación, mediante estudios combinados, histoquimicos y farmacológicos.Demostraron que en embriones de conejo la inervación intrínseca excitatoria colinérgica y la inervación intrínseca inhibitoria se desarrollan varios días antes que la inervación adrenérgica.Posteriormente,**GERSHON y colb.(1979)**, indicaron que las células entéricas ganglionares derivan de la placa neural del ectodermo embrionario , y se desarrollan neuronas con sustancias transmisoras especificas, en una secuencia paralela al desarrollo de algunas neuronas transmisoras-especificas en el cerebro. Las neuronas entéricas colinérgicas, serotoninérgicas , e inhibidoras intrínsecas aparecen, primero, durante la ontogénesis y son seguidas por el desarrollo de la inervación adrenérgica. Las neuronas peptidérgicas son las últimas en desarrollarse.

WEBSTER (1973) estudia la embriogénesis de los ganglios entéricos en ratones normales y en otros que desarrollaron un megacolon aganglionico congénito.Mediante tales estudios, concreta que ,contrariamente a los conceptos clásicos, todos los ganglios entéricos son de un único origen de la cresta neural vagal. Las células ganglionares inmaduras penetran primero en el intestino por vía de una excrecencia vagal nuevamente formada a los 10 días de gestación. Entonces, los neuroblastos migra. hacia abajo en el intestino en dirección cráneo-caudal, siendo reemplazados por más neuroblastos del vago. Hacia los 15 días y doce horas, el proceso es completo y las células ganglionares están presentes a través de todo el intestino, el proceso es continuo y no existen evidencias de un origen lumbosacro para algunos de los ganglios intramurales.En los ratones,en los que se desarrolla un megacolon aganglionico,el proceso es básicamente el mismo,excepto que, los neuroblastos parecen emigrar a una tasa más baja de la normal. El resultado es, que la migración de los neuroblastos y la elongación del intestino no coinciden, hasta el punto que los neuroblastos que migran no pueden alcanzar el final del intestino, a pesar del hecho de que ellos migran un periodo de tiempo de unos 6 a 7 días más tarde que en los casos normales.

LINARES (1976,1978) y **LINARES y SOLER (1976, 1979, 1981, 1982)**, en esta serie de trabajos, estudian los elementos intraparietales del intestino en general,y del recto en par-

ticular, en las últimas fases del desarrollo y en individuos adultos, combinando estos trabajos con otros experimentales en el gato. En estos trabajos se dan las bases morfológicas para la dinámica intestinal y las alteraciones que sufre en distintos tipos de lesiones nerviosas. También, se analizan las posibles causas de las alteraciones funcionales que ocurren en esta víscera ante diferentes tipos de transtornos psíquicos y lesiones orgánicas.

ALLAN y NEWGREEN (1980) estudian el origen y diferenciación de las neuronas entéricas del intestino de embriones de pollo, mediante transplantes de fragmentos de intestino de diferentes edades, sobre membrana alantoidea e injertos de codorniz isotrópicos e isocrónicos en el pollo. Sus resultados se pueden concretar en los siguientes. El estadio en el cual las últimas células dejan la cresta neural, se evalúa alrededor de 14 somitas;durante la progresión de las células nerviosas de las plasmopleuras del intestino, aparecen dispersas en el mesénquima laxo de las paredes intestinales; sobre el estadio 20 de Hamburger-Hamilton, alcanza el nivel intestinal del conducto pancreático y el ombligo sobre los 5 días de incubación.El colon y el recto no están totalmente colonizados antes de los 8 días de incubación. Cuando se organizan las estructuras muscular y conectiva del intestino, las células de la cresta neural se encuentran dispuestas en ganglios localizados a cada lado de la capa muscular circular.

LOPEZ SOLER (1983), LOPEZ SOLER y colb. (1984) y LOPEZ SOLER Y SOLER VIÑOLO (1984 a,b) estudian el desarrollo de las vísceras pelvianas del hombre en los últimos estadios fetales a partir del 5º mes y hasta los primeros días post-parto.Sus estudios los concretan respectivamente al análisis del plexo pélvico y de los plexos intramurales del recto,eje utero-vaginal y vejiga urinaria,utilizando cortes por congelación y métodos de tinciones argénticas. En cada una de las vísceras indicadas, se describe el crecimiento y diferenciación de los diferentes plexos nerviosos periintramurales en cada una de las vísceras y en los distintos periodos antes mencionados. Concretándonos al intestino, los hallazgos que obtienen son los siguientes: en el 5º mes del embarazo, se diferencian bien,topográficamente,sus tres clásicos plexos, adventicial, mientérico y submucoso, plexos formados como en el adulto por células y fibras nerviosas, si bien difieren de las de aquel en su estructuración. En este estadio, se encuentra iniciado el proceso de diferenciación de las células nerviosas entre las cuales en relación con la morfología, tamaño y afinidad por las sales de plata, las divide en argentófilas y argentófobas. Las argentófilas , de mayor volumen y morfología regular, son poco abundantes en este estadio, si bien, son las primeras que inician su diferenciación o al menos ella es más patente; observan que estas neuronas emiten prolongaciones somáticas a las cuales, en un principio, no se les puede seguir bién su trayecto y modo de

terminación debido a su tenuidad y escasa impregnación argéntica; en el protoplasma se le observan finas inclusiones argentófilas y en el núcleo se distinguen bien sus distintos componentes, los cuales son más argentófilos que en el soma. El resto de las células de los ganglios intramurales aparecen con poca diferenciación. Entre los elementos fibrilares se pueden distinguir los de tipo cerebroespinal y las tenues y escasas prolongaciones dichas de las células argentófilas.- En el 6º mes del embarazo, hay un escaso avance en la estructuración celular, si bien,se distinguen ya,en el plexo mientérico, sus distintos estratos: un estrato superficial, formado por fibras argentófilas tipo cerebroespinal; bajo este estrato,en los entrecruzamientos del retículo se hallan los acúmulos de células argentofílicas; y finalmente, bajo este estrato se sitúan, más profundamente las células argentófobas. En cuanto a la estructura de las células indicadas, las argentófilas se encuentran aún en fase de desarrollo, y las argentófobas inician su diferenciación. En el plexo submucoso empieza a aparecer una diferenciación celular similar a las del plexo mientérico en el anterior estadio.- En los meses lunares de embarazo 7º y 8º, continúan las diferencias paulatinas de sus distintos componentes, pero aún,las células argentófilas no alcanzan un grado de diferenciación,morfología y estructura que las asemeja a las del adulto.- Finalmente, hacia los meses lunares 9º y 10º del embarazo, es cuando aparecen en los distintos plexos intra-

murales, neuronas parecidas a las del adulto,en cuanto a su aspecto, morfología y ramificaciones, y en menor grado, en cuanto a volumen y estructuración. La diferencia entre neuronas argentófilas y argentófobas es más precisa,pero aún se encuentran bastantes elementos celulares indiferenciados. Entre los elementos fibrilares se distinguen, ya, bien las fibras argentófilas y las argentófobas; estas últimas procedentes de neuronas de igual cualidad. No obstante,aún faltan elementos fibrilares por formar, debido a la inmadurez dicha de algunas células nerviosas. El crecimiento numérico y de volumen, así como la diferenciación de los elementos nerviosos del recto, no terminan con el nacimiento; su evolución continúa hasta fases más posteriores.

BOEKELAAR y colb. (1985) estudian primero el desarrollo del sistema nervioso autónomo periférico en relación con el tracto gastrointestinal en la rata, a partir del estadio de 12'5 días postcoito hasta el nacimiento. Estos análisis los realizan mediante métodos histoquímicos enzimáticos aplicados a secciones y preparaciones "in toto". Establecen una sorprendente relación en tiempo, entre el crecimiento de los nervios vagos,así como los nervios simpáticos y la aparición de células acetilcolinesterasa positivas en la pared del tramo gastrointestinal superior. También, indican que la maduración de las células ganglionares entéricas superiores depende de la presencia de la influencia vagal. El creci-

miento vagal del estómago comienza alrededor del día 12'5 postcoito. En preparaciones "in toto"acetilcolinesterásicas, se establece que el patrón de distribución básica es como se describe en la rata adulta y se completa el día 15 postcoito. Sin embargo, en contraste con el estado adulto, las ramificaciones gástricas pueden ser seguidas hacia el píloro y la gran curvatura mayor hasta el día 18 postcoito. Durante el dia 18 postcoito, hay un tremendo incremento en el área superficial del estómago. Este incremento en el área superficial de la pared gástrica y el descenso relativo en el crecimiento vagal, conduce a la configuración adulta de las ramificaciones vagales en relación a la pared del estómago que, ya puede observarse sobre el día 19 postcoito.

Finalmente **BRANCHECK** y **GERSHON (1987)** investigan el desarrollo de los receptores neurales para la serotonina en el tracto intestinal de los múridos.El resumen de los resultados obtenidos por estos autores es el siguiente.Durante la ontogenia del sistema nervioso entérico,las varicosidades de los contactos neuronales maduros separan los precursores neuronales, los cuales persisten en el intestino de los múridos en desarrollo durante varias semanas postnatalmente. Este fenómeno condujo a la hipótesis de que la liberación de transmisores de las neuronas maduras puede influenciar al desarrollo subsiguiente de los neuroblastos no emigrados. A fin de sustentar esta hipótesis, es necesario conocer la

relación temporal de la expresión de los receptores postsi-
nápticos para los neurotransmisores entéricos. Ya que las
neuronas serotoninérgicas son unas de las neuronas entéricas
que se desarrollan más temprano (aparecen sobre el día E12
del desarrollo en el ratón), se estudió la ontogenia de los
receptores entéricos neuronales de serotonina.Estos recepto-
res se habían caracterizado previamente en el cobaya adulto
y conejo. En experiencias normales, se identificó la sero-
tonina en el intestino grueso de los múridos adultos ; sus
prop.edades se compararon con las de la serotonina del coba-
ya y conejo; se siguió su ontogenia durante toda la longitud
del desarrollo del intestino del ratón; y las propiedades de
la serotonina del intestino de los múridos en desarrollo se
compararon con aquellas del intestino maduro. Se observó que
los lugares de ligazón para la serotonina entérica de los
múridos es muy similar a los del cobaya y conejo. Mediante
autorradiografía , se encontró serotonina en los plexos
entéricos y en la mucosa de todas las regiones del intestino
del múrido adulto con la excepción del fundus del estómago.
También indican, que la serotonina neural entérica hace su
aparición más tarde que las neuronas serotoninérgicas en el
desarrollo; sin embargo, la serotonina está presente durante
el período en que están presentes los precursores neurales
proliferantes en el sistema nervioso entérico.Concluyen, que
la serotonina no tiene importancia sobre los precursores, en
la determinación del fenotipo serotoninérgico , y que las

observaciones realizadas están conformes con la hipótesis de que las neuronas serotoninérgicas influyen en el desarrollo de otros tipos de neuronas que siguen secuencialmente a la aparición de neuronas serotoninérgicas en desarrollo.

Estos son los datos encontrados en la bibliografía más relacionados con el tema de nuestro estudio.

IV. MATERIAL Y METODOS

Para la realización del presente trabajo hemos utilizado series totales de embriones humanos , pertenecientes al Instituto " Federico Olóriz " y al Departamento de Ciencias Morfológicas de la Facultad de Medicina de la Universidad de Granada .

Una vez analizadas las diferentes series embrionarias (33) con distintos estadios de evolución (embriones desde 4 mm. a 31 mm.) , seleccionamos , para este trabajo, 9 especímenes , cuya edad oscila entre los 28 días y los 57 días : los que consideramos más apropiados para seguir el proceso de evolución y evitar repeticiones , dada la similitud del desarrollo y características de los elementos neurales con neurales con estadios próximos.

Las características de las 9 últimas series embrionarias citadas son las siguientes.

- CARACTERISTICAS DEL MATERIAL -

1.- EMBRION HUMANO M A - 4. (Estadio 13 O'Rahilly)
Edad aproximada.....28 días.
Tamaño.....5 mm.
Coloración : hematoxilina-eosina de Harris.
Cortes : transversales de 8 micras.
Colección : Dpto. Ciencias Morfológicas.

2.- EMBRION HUMANO J D - 4. (Estadio 15 O'Rahilly)
Edad aproximada.....33 días.
Tamaño.....8 mm.
Coloración : hematoxilina-V.O.F.
Cortes : transversales de 10 micras.
Colección : Dpto. Ciencias Morfológicas.

3.- EMBRION HUMANO J D - 3. (Estadio 16 O'Rahilly)
Edad aproximada.....37 días.
Tamaño.....10 mm.
Coloración : hematoxilina-V.O.F.
Cortes : transversaales de 8 micras.
Colección:Dpto. Ciencias Morfológicas.

4.- EMBRION HUMANO J D - 5. (Estadio 17 O'Rahilly)
Edad aproximada.....41 días.
Tamaño.....13 mm.
Coloración: hematoxilina-V.O.F.
Cortes: transversales de 10 micras.
Colección : Dpto. Ciencias Morfológicas.

5.- EMBRION HUMANO X- 12 (Estadio 19 O'Rahilly)
Edad aproximada.....48 días.
Tamaño.....18 mm.
Coloración: hematoxilina-eosina de Harris.
Cortes: transversales de 10 micras.
Colección : Instituto "Federico Olóriz".

6.- EMBRION HUMANO H A - 2. (Estadio 20 O'Rahilly)
Edad aproximada.....51 días.
Tamaño.....19 mm.
Coloración : hematoxilina-eosina de Harris.
Cortes : transversales de 10 micras.
Colección : Instituto "Federico Olóriz".

7.- EMBRION HUMANO X - 14. (Estadio 21 O'Rahilly)
Edad aproximada.....52 días.
Tamaño.....23 mm.
Coloración : hematoxilina-eosina de Harris.
Cortes : transversales de 10 micras.
Colección : Instituto "Federico Olóriz".

8.- EMBRION HUMANO E A - 3. (Estadio 22 O'Rahilly)
Edad aproximada.....54 días.
Tamaño.....24'5 mm.
Coloración : hematoxilina-eosina de Harris.
Cortes : sagitales de 10 micras.
Colección : Instituto "Federico Olóriz".

9.- EMBRION HUMANO B B -4. (Estadio 23 O'Rahilly)
Edad aproximada.....57 días.
Tamaño.....26 mm.
Coloración : hematoxilina-eosina de Harris.
Cortes: transversales de 10 micras.
Colección : Instituto "Federico Olóriz".

- PREPARACION DEL MATERIAL -

El material , cuyas características hemos indicado anteriormente , fue preparado según las siguientes pautas:

Fijación.-

Se realizó por inmersión en una solución de formaldehído al 10%, neutralizado con carbonato de magnesio. No obstante, algunos embriones fueron fijados previamente en alcohol de 96º al extraer la pieza y para su transporte al Departamen-

to ; después,continuó la fijación en las mezclas formaldehídicas indicadas.

El tiempo de fijación fue aproximadamente de dos o más semanas , según el tamaño del especimen ; durante el citado tiempo se renovó el fijador con una cierta frecuencia , hasta que la pieza se encontró en un líquido totalmente transparente.

A continuación se procedió al lavado abundante en agua corriente , para eliminar el exceso de fijador.

Inclusión en Parafina .-

Para ello se siguieron los siguientes pasos :

-Deshidratación en series de alcohol etílico de graduación ascendente , hasta finalizar en alcohol absoluto , durante los tiempos precisos en relación con el volumen del embrion.

-Inmersión de la pieza en una mezcla de alcohol-benzol y , posteriormente , sólo en benzol , el líquido intermediario solvente de la parafina , hasta su total transparencia . (En algunos casos se utilizaron , previamente al benzol , inmersiones en benzoato de metilo y celoidina durante unos 60 minutos).

-Pase a soluciones de concentración creciente de parafina en benzol , en estufa termostatada a 40º C.

-Inmersión en parafina fundida a la temperatura de 45º-52ºC, según punto de fusión.

-Inclusión en parafina fundida, en molde adecuado y temperatura ambiente, y hasta la total solidificación del bloque.

Cortes microtómicos.-

Fueron realizados cortes seriados del bloque mediante microtomo de parafina . El grosor osciló generalmente entre las 8 y 10 micras. La orientación del corte se efectuó según planos transversales o sagitales al eje mayor del especimen.

Una vez obtenidos los cortes, se procedió a su fijación al portaobjetos, mediante albúmina de Meyer;desparafinazación con xilol; y, finalmente, lavado en alcoholes de graduación descendente, hasta finalizar en agua destilada.

Métodos de tinción.-

Se utilizaron varias técnicas de tinción : el método de hematoxilina-eosina de Harris (ROMEIS , 1928) , el método de hematoxilina-V.O.F. (GUTIERREZ y colb., 1963) y el azocarmín de Heidenhain (ROMEIS, 1928).

Técnica de hematoxilina-eosina de Harris (ROMEIS,1928):

1.- La tinción con hematoxilina se realizó mediante la fórmula clásica , durante un tiempo aproximado de 10 a 15 minutos.

(Se disuelve 1 gr. de hematoxilina en 10 cc. de alcohol absoluto,y,separadamente, 20 grs. de alumbre potásico en 200 cc de agua destilada caliente . Al cabo de 24 horas se mezclan ambas soluciones y se agrega a la mezcla 0'5 grs. de óxido mercúrico rojo o amarillo . A continuación se calienta el liquido hasta ebuliición y se enfría rápidamente ,quedando entonces de color rojo oscuro y listo para el uso).

2.- Lavado en agua corriente .

3.- Tinción en solución de eosina, durante un tiempo aproximado de 3 a 5 minutos .

(Solución madre de eosina al 1% en agua destilada , la cual se diluye en un volumen 3 a 20 veces mayor de agua destilada para su uso).

4.- Lavado de los cortes en agua corriente .

5.- Deshidratación en alcoholes de graduación ascendente, finalizando en alcohol absoluto.

6.- Transparentación en carbol-xilol (a partes iguales).

7.- Protección con bálsamo y cubreobjetos.

Técnica de hematoxilina- V.O.F. (GUTIERREZ y colb.,1963):

Previa tinción con hematoxilina , según la fórmula ya descrita, durante 3 a 5 minutos, y lavado en agua destilada, se procede a la tinción con el colorante V.O.F. , cuya preparación es la siguiente :

> Se mezclaron , en mortero , 0'2 grs. de verde luz S. F. amarillento , 0'25 grs. de orange G. y 0'30 grs. de fucsina ácida , obteniéndose un polvo castaño uniforme . A esta mezcla se añaden 50 ml. de agua destilada a más de 90º C , agitándose hasta disolver el polvo. Una vez enfriado , se agregan 0'75 grs. de ácido fosfotúgstico , 1'5-2 grs. de ácido acético glaciar y 100 ml. de etanol absoluto . El colorante así obtenido se puede guardar por tiempo indefinido,en frasco topacio.

A continuación , se procede al lavado , deshidratación , transparentación y montaje, como en la técnica anteriormente indicada.

Es preciso puntualizar que el tiempo empleado en las distintas etapas de las técnicas , depende del grosor del corte hasta conseguir el objetivo deseado.

-APARATO DE MICROSCOPIA Y MICROFOTOGRAFIA-

El estudio microscópico y microfotográfico ha sido realizado con un microscopio "Leitz" , modelo Orthoplan , con cámara automática de microfotografía , tipo Orthomat , de lentes variables (2:1 , 2'5:1 y 3'2:1) y tubo vario (1.0, 1.25, 2.0,). Las lentes empleadas han sido : ocular GW 10 x MF y los objetivos PLFL 4/014 y 10/030; PL 25/050 y 40/065.

Procederes de estudio y reconstrucción de los elementos nerviosos.

En todas las series embrionarias se realizó un análisis previo de ambos troncos del nervio vago , desde el plexo cardiopulmonar hasta la desaparición de las ramas terminales de los vagos anterior y posterior; también se observó el desarrollo de los diferentes plexos, intramurales del estómago y el plexo solar.

Para observar mejor estos detalles se hizo un estudio reconstructivo mediante microfotografías a diversos aumentos. Se realizó un promedio de 115 microfotografías aproximadamente , dependiendo del tamaño del embrión y del interes que éste tuviera , algunas de las cuales se presentan para la ilustración del presente trabajo.

V. RESULTADOS OBTENIDOS

En el hombre, según hemos indicado en el capítulo de "Resumen histórico", la inervación del estómago se realiza a través de unos dispositivos nerviosos intraparietales autónomos (plexos mientérico y submucoso) y un conjunto de fibras aferentes y eferentes que conexionan esta víscera con los centros neurales superiores, a través de ramas vagales y simpáticas. Estas últimas ramas vagales y simpáticas, antes de llegar al estómago, se reunen formando dos plexos básicos: uno el periesofágico, en el cual predominan las fibras del vago; y el otro, el plexo solar, mezcla fundamentalmente de fibras vagales y simpáticas, con predominio de estas últimas, cuyas ramas llegan al estómago predominantemente siguiendo el trayecto de las ramas arteriales que abastecen al estómago.

Este es a grandes rasgos, el abastecimiento visceral gástrico, en donde, debido a las citadas formaciones plexiformes pregástricas, es imposible aislar, por una parte, los componentes nerviosos de ambos vagos y cuáles son sus áreas de distribución, y lo mismo le ocurre a las fibras del simpático. Es más, en estas últimas tampoco es posible precisar las zonas metaméricas en donde se originan, pues, los nervios vagos van recibiendo conexiones simpáticas a lo largo de su trayecto, a partir de la región cervical alta, o sea, desde el ganglio cervical superior hacia abajo. Esta es, pues, la disposición que existe en el adulto.

Ahora bien, como en estadios embrionarios tanto el nervio vago como la cadena simpática se nos muestran en su expresión más sencilla, hemos intentado seguir el análisis de estas ramas y formaciones plexiformes a que dan lugar, a partir del estadio de 5mm. en que, tras los análisis, hemos observado los primeros vestigios objetivos. Pero como el aspecto en los primeros estadios, es tan diferente al del adulto, hemos creido conveniente, en este capítulo de "Resultados obtenidos", con fines didácticos, para una mejor comprensión, empezar la descripción por las fases más tardías, que presentan mayores aralogías con el adulto, e ir describiendo, paulatinamente, fases sucesivas hasta llegar a la más simple. No obstante, en el capitulo de "Resumen y conclusiones", lo haremos en sentido inverso, para mostrar la

evolución de los diferentes elementos nerviosos, tanto de la inervación intrínseca como extrínseca.

El análisis lo iniciamos a partir del embrión de 26 mm. y no de los últimos estadíos embrionarios de 30-31 mm.; esto es debido a que los citados estadios embrionarios finales presentan características morfológicas y estructurales muy similares a esta fase de 26 mm.. De esta manera pretendemos evitar repeticiones en el análisis,Y si, a pesar de esto, hemos introducido a continuación de la fase de 26mm., otras próximas que también presentan características morfológicas similares a la dicha (embriones de 24 y 23 mm.), ello ha sido debido a que presentan diferente orientación del corte, mostrando, por tanto, algunos rasgos diferentes en cuanto a sus relaciones topográficas o seguimiento de las distintas ramas durante cierto trayecto en sentido longitudinal.

Analicemos pues las características diferenciales que presentan los distintos embriones seleccionados para su análisis; análisis orientado fundamentalmente al estudio de las ramas del vago, insistiendo en las transformaciones que ambos vagos,derecho e izquierdo,sufren para transformarse en los llamados vagos anterior y posterior. Por ello y teniendo en cuenta que uno de nosotros (MORALES, 1989) ha estudiado las diferentes ramas vagales desde su origen hasta los plexos cardiacos, nuestro análisis se realizará a partir de dichos plexos y hasta las distintas regiones gástricas.

EMBRION HUMANO BB-4.

CARACTERISTICAS GENERALES:

Estadio O'Rahilly: 23.

Edad aproximada: 57 días.

Tamaño: 26mm. (C.R.).

Inclusión: parafina.

Cortes: transversales de 10 micras.

Coloración: hematoxilina-eosina de Harris.

Colección: Instituto "Federico Olóriz".

INERVACION GASTRICA: ASPECTO MORFOLOGICO-ESTRUCTURAL.

Para ver la disposición de los elementos nerviosos de nuestro estudio, conviene realizar la descripción haciendo un análisis sistemático seriado de los cortes que presentan

características más sobresalientes , a partir del plexo cardiopulmonar hacia abajo. De esta manera , pretendemos presentar las evoluciones que van sufriendo los troncos vagos, derecho e izquierdo, a fín de dar las formaciones plexiformes periesofágicas, troncos vagales anterior y posterior, ramas que estos últimos dan, áreas topográficas por las que se distribuyen y aspectos morfológicos y estructurales en este estadio de 26mm., no solo de las ramas del vago sino también de los plexos intramurales gástricos. Así:

En una sección a nivel del plexo cardiopulmonar (LAMINA I, figura 1), en que aparecen los últimos nexos de unión del mesocardio inferior o medial con el origen de las venas pulmonares, los nervios vagos,condensados a niveles superiores, empiezan a desdoblarse en múltiples cordones. Las ramificaciones del izquierdo están situadas, de delante a atrás, sobre el margen lateral del esófago, entre éste, la arteria aorta por detrás, y el arbol bronquial izquierdo por delante y a la izquierda.El vago derecho,desdoblado en varias ramas, en hilera, está orientado en el margen anteroderecho del esófago.De los vagos se desprenden algunas ramas pulmonares.

En una sección inmediata inferior a la de la figura anterior (LAMINA I, figura 2), el vago derecho sigue en una posición anàloga pero avanzando algunos fascículos hacia el margen posterior del esófago. En el vago izquierdo, con

topografía similar a la descrita en la figura anterior, empiezan a separarse más las distintas ramas, y , de entre ellas, da algunas pulmonares; la porción o fascículos más anteriores del vago izquierdo se dirigen hacia el margen anteroizquierdo del esófago.

Cuando ya el meso pulmonar se va adelgazando en ambos lados y el esófago ha avanzado hacia delante, quedando más espacio entre éste y la columna vertebral, cesan las ramificaciones vagales pulmonares (LAMINA II,figura 3).Los nervios vagos derecho e izquierdo siguen en igual posición, aunque más ramificados y con mayor separación de sus ramas.

Del vago derecho, que sigue situado en el margen lateral derecho del esófago (LAMINA II, figura 3), los fascículos más posteriores se han independizado y se han ido hacia el margen posterior del esófago, y los más anteriores,dirigiéndose hacia el margen anterior del esófago, tienden a unirse con los fascículos anteriores del vago izquierdo.

El vago izquierdo (LAMINA II, figura 3), al avanzar el esófago hacia delante, se extiende en sentido posteroanterior; la mayor parte de sus ramas quedan en igual situación topográfica que en cortes anteriores, delimitadas por el pulmón y mitad anteroizquierda del esófago y,por detrás, por la aorta. De este vago izquierdo se desprenden algunas

ramificaciones anteriores, que tienden a unirse con las, también anteriores, del vago derecho.

En una sección torácica inferior, próxima a la figura anterior (LAMINA II,figura 4),prácticamente han desaparecido los mesos pulmonares quedando escasos vestigios. El esófago continúa avanzando hacia delante. El vago derecho, en forma de semiluna, se adapta formándole un casquete al esófago por su margen anterolateral derecho. Por la parte anterior del esófago se observan algunas ramas independientes,formadas ya por la fusión de las ramas anteriores de los vagos derecho e izquierdo. En el margen posterior existen algunos pequeños haces que pertenecen aún al vago derecho. El vago izquierdo tiende a rodear al esófago por su margen lateral izquierdo, en su porción anterior; y algunas de sus ramificaciones más posteriores, tienden a separarse y dirigirse hacia el margen posterior del esófago.

La figura 5 (LAMINA III), corresponde a la transición o paso desde el tórax al abdomen, iniciándose la sección del diafragma, todavía aún indiferenciado. En el esófago su luz se va ampliando y aumenta de tamaño, en relación a cortes anteriores, iniciándose la transición entre el esófago y estómago, zona próxima al cardias. Esta víscera esofágica va avanzando hacia delante, haciendo que ya la aorta quede situada,con relación a ella, hacia el margen posteroizquier-

do. De los nervios vagos, las variaciones que han sufrido son las siguientes: el vago derecho, desdoblado en fascículos, los anteriores se han condensado en el margen anteroderecho del esófago; y los posteriores rodean al esófago, aproximadamente sobre la mitad posterior del margen derecho, quedando una extensa área entre los fascículos posteriores y el anterior. Del vago izquierdo, la mayor parte de los fascículos, junto con los que recibió del vago derecho, forman un grueso cordón situado en el margen anteroizquierdo del esófago. El resto de los fascículos se han separado bastante del anterior, formando un par de cordones que se sitúan aproximadamente sobre el cuarto medio posterior del esófago del lado izquiedo y con tendencia a dirigirse hacia el margen posterior esofágico. También entre los fasciculos anteriores y posteriores del vago izquierdo, existe un amplio espacio, dilucidándose ya los que van a corresponder a los vagos anterior y al posterior.

En una sección inmediata inferior, que coresponde al mismo área de transición del esófago entre tórax y abdomen (LAMINA III, figura 6), las variaciones con respecto a la figura anterior son muy escasas. La situación mediastínica del esófago ha avanzado un poco más hacia delante, de tal manera que la arteria aorta se localiza en un plano más posterior, ocupando un área posteroizquierda con respecto a aquél. De las ramas anteriores de los nervios derecho e iz-

quierdo, todas ellas avanzan hacia delante, ocupando ya una posición anterior al esófago,aunque todavía existe un cierto escalonamiento, tanto en las del lado izquierdo como en las del derecho. Ambas ramas derechas e izquierdas tienden a fundirse en un sólo tronco,aunque están separadas en cinco fascículos.Las ramas posteriores de ambos nervios derecho e izquierdo,también tienden a dirigirse hacia el margen posterior esofágico, observándose tres ramas condensadas en un sólo tronco, en el lado izquierdo, y otras tres, en el lado derecho, pero más separadas, en hilera, y ocupando la mitad posterior del margen posteroderecho esofágico.

En un corte, inmediatamente inferior al anterior (LAMINA IV, figura 7), entre tórax y abdomen, el aspecto que nos dan las distintas ramas,es similar al indicado.La diferencia más característica es que, a partir del conglomerado izquierdo del vago anterior, van a salir ramas que se unen al conglomerado posterior, también izquierdo, para ampliar el tamaño de éste. Las restantes ramas prácticamente ocupan posiciones similares. Sólo podemos indicar que las ramas posteriores avanzan más hacia el margen posterior del esófago.

Si seguimos el análisis en zonas inmediatas inferiores (LAMINA IV,figura 8) situadas todavía en el área de transición toracoabdominal, donde se pueden observar la sección posterior de los pulmones,en cuanto al tórax,y, en cuanto al

abdomen, la parte superior del hígado, en el plano más anterior, en estas áreas se puede decir que quedan prácticamente delimitados los cordones de los vagos derecho e izquierdo que van a formar los vagos anterior y posterior; ésto no quiere decir que, como formación plexiforme, aún existan, posteriormente, algunas conexiones entre ambos tipos de nervios, además de las ramas periesofágicas correspondientes, sobre las cuales, dada su delgadez y salirse fuera de nuestro análisis, no estamos insistiendo. Las porciones anteriores de los vagos derecho e izquierdo, ya se han fundido en esta zona, formándole al esófago una especie de casquete en V que, por su parte posterior, rodea al margen anterior del esófago, y por su parte anterior o vértice, origina un grueso tronco nervioso. En este nervio anterior aún se pueden diferenciar algunos cordones, que están adosados unos a otros formando un todo. Las ramas nerviosas correspondientes a los vagos derecho e izquierdo, que van a formar el llamado vago posterior, en esta área, se encuentran aún desdobladas en cuatro cordones nerviosos: dos situados en el margen posteroderecho del esófago, más gruesos, y otros dos, más delgados, situados en el margen posteroizquierdo. Las ramas posteriores de los cordones del lado derecho están formadas, también por ramas que, con anterioridad, le fue cediendo el nervio izquierdo.

En secciones inmediatas inferiores (LAMINA IV, figura 9) cuando aún continúa la zona de transición torácica, con

sección de la porción inferior de los pulmones, en el área superior de la micro,y la porción abdominal con sección del hígado en la parte anterior, en este nivel las ramas que van a formar el vago posterior se han hecho más posteriores al esófago, quedando aún pequeñas ramitas junto a la periferia posterior, que van a colaborar aún con el plexo esofágico. Las ramas vagales anteriores, que en la micro anterior se observaban formando un solo tronco, se van a subdividir en ramos derechos e izquierdos. Ambas ramas continúan dando pequeñas ramitas periesofágicas de pequeño calibre, pero,las fundamentales,descienden y avanzan hacia delante,por el meso de unión ente la porción superior del estómago, o zona del cardias, y el hígado; o sea, por el epiplón menor.

Hechos similares (LAMINA IV, figura 10), seguimos observando en un corte próximo al anterior. La única diferencia más evidente es que las ramas posteriores se van distanciando más del margen posterior de la zona de transición esófago-estomacal; e igualmente lo van haciendo las ramas anteriores.Procedentes tanto de las ramas anteriores,como de las posteriores, se ven pequeños filetes que rodean al esófago, formando el plexo periesofágico; filetes que seguirán descendiendo en cortes inferiores. Tanto el tronco vagal posterior, como los ramos del anterior, dan pequeñas ramas para la superficie del área de transición entre el estómago y esófago.

Cuando ya se corta la parte superior del estómago (LAMINA V, figura 11) , la disposición observada de los elementos nerviosos es similar: el nervio vago posterior,más condensado y dirigido hacia áreas posteriores y separado de él, sigue dando finas ramificaciones, que se sitúan por los márgenes posterolaterales . El tronco vagal anterior se desdobla en dos ramas gruesas, que se sitúan por delante del margen anterior del estómago, en el meso gastrohepático, y a partir de éstas,salen ramificaciones que ocupan los márgenes derecho e izquierdo, respectivamente,del estómago. Las ramificaciones que salen tanto del tronco posterior como de las dos ramas del tronco anterior vagal, siguen descendiendo por las áreas parietales correspondientes dichas, desdoblándose en pequeñas ramificaciones que se hacen cada vez más tenues.

Conforme seguimos descendiendo a niveles abdominales superiores nos aparece el estómago seccionado en dos porciones (LAMINA V,figura 12):una posterior,que va a corresponder al ensanchamiento gástrico del cuerpo, pero sin aparecer el fórnix en la curvatura mayor; y otra porción anterior, que corresponde a las proximidades de la zona pilórica. Rodeando a estas secciones gástricas continúan los elementos nerviosos.El tronco vagal posterior se separa del margen posterior del cuerpo gástrico; pero a partir de él se ven originarse pequeñas ramitas que circundan el margen posterior,avanzando hacia delante por sus caras derecha e izquierda. Los troncos

principales del vago anterior,bastante ramificados,se sitúan por la curvatura menor, avanzando los gruesos troncos por el margen anteroizquierdo. Los pequeños filetes adoptan posiciones más posteriores por la citada superficie gástrica izquierda, intentando circunvalar el cuerpo del estómago por toda la periferia, junto con los posteriores. En la zona correspondiente a la zona de transición pilórica, se ven también, a su alrededor, bastantes filetes nerviosos, parte de los cuales, sobre todo los posteroizquierdos,como veremos en cortes sucesivos, van a corresponder a ramificaciones terminales de los troncos vagales anteriores, desdoblados en múltiples ramas; los anteroderechos corresponden a ramas terminales del vago posterior.

En la figura 13 (LAMINA V) se muestra un aspecto, a mayores aumentos,de la porción superior del cuerpo del estómago de la figura anterior. En él se pueden ver, rodeando al estómago por su margen posterior, los pequeños filetes del tronco posterior que también dan pequeñas ramitas para la superficie gástrica derecha; y por su margen anterior, en la zona del meso gastrohepático, multitud de filetes nerviosos, más gruesos que los posteriores y situados en la base de dicho meso,cuyas ramificaciones más tenues invaden fundamentalmente la cara izquierda del estómago.

En una sección del embrión, próxima inferior a la anteriormente descrita (LAMINA VI,figura 14), de tipo trans-

versal y un poco oblicua, se observa en la zona superior de la micro, la sección de la porción superior del estómago, en la cual por su margen anterior y derecho, muestra una extensión que corresponde a la zona adventicial de la cúpula gástrica o fórnix; en un plano más anterior, inferior en la micro, la parte del antro pilórico, zona de transición ya con el píloro, con la porción antecavitaria del duodeno, sin conexión de luz aún con el antro pilórico.

En cuanto a elementos nerviosos nos encontramos: en el plano del margen posterior de la sección superior del estómago y fuera de la figura, el vago posterior; algunas ramificaciones se dirigen lateralmente hacia delante y por la izquierda hacia la zona de la cúpula gástrica. Las ramificaciones de este vago posterior, por el margen derecho del cuerpo del estómago, son muy finas y no se demuestran bien en la microfotografía. En el margen anteroizquierdo, en la zona de inserción del meso gastrohepático, se observan abundantes ramas, aún de grueso calibre, que siguen descendiendo por la curvatura menor. De estas ramas, algunas de las más posteriores se dirigen hacia la zona superior del fórnix.

En la porción del antro pilórico, con duodeno en su margen posteroizquierdo, se observa también el área de inserción del meso gastrohepático; en él se encuentran situadas topográficamente las ramas descendentes de los nervios vagos

anteriores. Estas ramificaciones, si bien en la mencionada zona se encuentran más condensadas y son de mayor volumen, dan también ramitas que se esparcen por la zona anterior del antro pilórico.

En la figura 15 (LAMINA VI) observamos a mayores aumentos la disposición de las ramas, fundamentalmente del vago anterior en la periferia del estómago margen posterior, y en la superficie derecha pequeñas ramitas descendentes del vago posterior. Entre unas y otras circunvalan la adventicia del estómago, formando el plexo superficial; plexo en cuya formación predominan hasta ahora,las ramas del vago anterior.

La figura 16 (LAMINA VI) corresponde a una ampliación de la zona del antro pilórico, con el estrangulamiento del píloro y pequeña luz del techo del duodeno. También rodeando a esta formación gástrica se encuentran abundantes fibras nerviosas, cuya mayoría y ramas más principales, van a pertenecer a las terminales del vago anterior que, siguiendo la curvatura menor del estómago llegan a esta zona.

Si seguimos el análisis seriado de este embrión de 26 mm. en una sección gástrica inmediata inferior y próxima a la de la figura anterior (LAMINA VII, figura 17) nos encontramos que esta sección, transversal y un poco oblicua, muestra la luz de la porción superior del cuerpo del estómago con la

estructura muscular, y próxima a ella, detrás y hacia la izquierda la luz de la cúpula gástrica o fórnix. En un plano anterior, inferior en la microfotografía, se observa el antro pilórico con el píloro, cuya luz comunica ya con la del duodeno. Uniendo ambas porciones gástricas se observan restos del epiplón gastrohepático.

La disposición de los elementos nerviosos, en este área, es similar a la descrita en la figura 14: el vago posterior muy condensado, está situado en el margen posterior del estómago formando un gran tronco nervioso, como ocurría en áreas superiores. Pertenecientes a este tronco nervioso y por el margen posterior del cuerpo gástrico, se observan algunos filetes nerviosos, que se originan en planos superiores, los cuales tienden a invadir la cara izquierda gástrica, hasta llegar a la curvatura mayor y toda la derecha; ambos tipos de filetes están situados en superficie y son de muy escaso volumen. Por la pared anteroizquierda del margen del cuerpo se observan abundantes hacecillos nerviosos más gruesos pertenecientes al vago anterior; filetes de los cuales se desprenden ramas para la porción anterior e izquierda del fórnix, por su parte posterior. Los gruesos filetes más anteriores son los que, siguiendo la curvatura menor del estómago, se van a dirigir hacia el margen izquierdo y anterior del antro pilórico, cuya conexión con dicha porción estomacal ya empieza a entreverse. La disposición de los

filetes nerviosos en el antro pilórico, píloro y duodeno es similar a la indicada en la figura 14.

En la figura 18 (LAMINA VII) presentamos a mayores aumentos, el cuerpo del estómago, en su porción superior, y su expansión de conexión con el fórnix. La disposición de los filetes nerviosos es la descrita en la figura 17.

En la figura 19 (LAMINA VII) presentamos una sección transversal y un poco oblicua del antro pilórico, con su conexión del píloro con el duodeno. También como en aquel los filetes nerviosos se disponen según hemos indicado en la figura 17.

En la figura 20 (LAMINA VII) presentamos una ampliación de la pared del antro pilórico para ver cómo se encuentran las estructuras nerviosas intramurales en esta fase embrionaria y, sobre todo, los dispositivos nerviosos y células cromafines en las distintas capas. Su análisis lo realizaremos al estudiar la estructura de los elementos nerviosos al finalizar el análisis de su morfología.

En un corte de la serie, inmediato inferior (LAMINA VIII, figura 21) que también muestra una sección transversal oblicua del estómago se observa: en la zona posterior (superior en la micro) el cuerpo del estómago con la cúpula gástrica; y

en la zona anterior (inferior en la micro) el antro pilórico, píloro y duodeno; alrededor de la porción posteroderecha del duodeno, los canalículos de los conductos pancreático biliares. Intermedio entre ambas porciones gástricas anterior y posterior se observa la raíz del mesogastrio, en la zona de la incisura angular.

En cuanto a los elementos nerviosos nos encontramos los siguientes: del tronco anterior vagal se observan finísimas ramas en la periferia izquierda de la cúpula gástrica y margen izquierdo del cuerpo gástrico. Ramas que, conforme son más anteriores, son de mayor calibre; pues éstas son las que tienen que inervar el resto de la cara izquierda del cuerpo del estómago de zonas más inferiores. En la incisura angular nos encontramos gruesos troncos, de parte de los cuales saldrán ramas para inervar los márgenes anteriores e izquierdos del antro pilórico, píloro y porción de la superficie izquierda del fundus gástrico. En cuanto al nervio vago posterior continúa en su situación retrogástrica. A partir de él salen algunas ramitas para el margen derecho de la cúpula gástrica. En esta sección el nervio vago posterior, aunque continua descendiendo, tiende a dar gruesas ramas que se dirigen hacia delante para situarse, en futuros cortes, como veremos, en la base del meso gastro-espleno-pancreático e inervar la superficie gástrica derecha del cuerpo del estómago, antro pilórico y píloro, en la zona delimitada por

ambos epiplones.

La figura 22 (LAMINA VIII) corresponde a la zona de la porción posterior del cuerpo del estómago de la micro anterior,y a mayores aumentos, donde se forma la incisura, entre el cuerpo y la cúpula gástrica. En ella se ve el nervio vago posterior en forma de cuña, cuyo vértice se dirige hacia delante, sobre la pared gástrica derecha. Próximo a la base de este nervio y por su margen izquierdo, se observan salir gruesas ramas nerviosas que se dirigen hacia la incisura angular.

La figura 23 (LAMINA VIII) muestra a mayores aumentos la zona del origen del meso gastrohepático de la incisura angular. En él,en medio de sus inserciones,se observan gruesas ramas nerviosas de las que saldrán ramas para inervar la cara izquierda del fundus gástrico y antro pilórico y algunas pequeñas para el margen superior.

En la figura 24 (LAMINA VIII) presentamos, también a mayores aumentos, la sección del antro pilórico en su porción inferior,cara inferior del píloro,y primera porción del duodeno; en el margen del duodeno formaciones cavitarias correspondientes a los conductos pancreático y hepático. En la periferia de estos elementos viscerales se encuentran ramas nerviosas, pero ya muy finas, las cuales para su

demostración se precisarían mayores aumentos.

Siguiendo el estudio de la serie de este embrión en el corte próximo inferior (LAMINA IX, figura 25) que presenta también una sección transversal y oblicua de atrás a delante y de arriba a abajo del estómago a nivel de la porción inferior de la cámara de los gases, pared inferior del antro pilórico y la segunda porción del duodeno cortada transversalmente, nos encontramos alrededor de esta porción duodenal y hacia el margen posterior, el páncreas, y por el margen derecho el higado. También en esta sección se inicia la raiz del meso gastro-espleno-pancreático, por la porción medial de la cara derecha gástrica en el corte.

En cuanto a los elementos nerviosos, si nos referimos a los del vago anterior, éstos se nos muestran ya como pequeños filetes nerviosos, que rodean la periferia izquierda del estómago y margen anterior del fundus y antro pilórico. De estas ramitas, las de la mitad posterior de este margen derecho, apenas se observan en la figura, ya que son filiformes, los de la porción medial izquierda, se observan mayores, porque son haces desgajados de las ramas próximas parietales de la raiz del meso de la incisura angular. Las del margen anterior del fundus y antro pilórico vuelven a hacerse más pequeñas, puesto que son terminales de otras superiores, de menor calibre que las anteriores situadas en el mismo área.

El vago derecho o posterior, en cambio, está aún representado por una gran estructura concentrada, situada en la prominencia gástrica posteromedial, que se forma como una continuación del esófago. De este grueso nervio siguen saliendo ramas, que se dirigen hacia la cara derecha gástrica posterior, continuación de la cúpula gástrica; ramas que, como veremos en cortes inferiores, tienden a dirigirse hacia el meso gastroesplénico, cuya raíz se asienta en esa zona. Pero las ramas fundamentales del nervio vago posterior, además de la descendente, que continuará hacia el plexo solar, son otras que se dirigen hacia delante, por la raíz del meso gastropancreático, ramas que, en esta sección, se observan como un tronco principal, y, en cortes sucesivos, dará las ramas correspondientes a la parte inferior del estómago por su margen derecho, y a las vísceras esplénica y pancreática. Junto al tronco principal del vago posterior, delante y detrás de él, se encuentran pequeñas ramitas arteriales correspondientes al plexo que se origina en la raíz de la arteria onfalomesentérica y áreas próximas superiores a esta raíz de la aorta abdominal, ramitas que, como **SOLER (1955)** indicara, son las que, en estadios más superiores, por fusión en sus orígenes, darán lugar al tronco celiaco y que, en algunas ocasiones, pueden mantenerse independientes las tres ramas. La zona donde está situado el nervio vago posterior, en esta sección gástrica, podemos considerarla como el área del pedículo vasculonervioso gastro-espleno-pancreàtico o

inferior, pues ya hemos descrito por su área posterior como se originaba y difundía el pedículo nervioso del vago anterior.

En el siguiente corte próximo inferior (LAMINA IX, figura 26) el esquema que presentan las vísceras es el siguiente: el estómago se nos muestra independiente del duodeno, al ser un corte inferior al antro pilórico. Por el margen posterior de la segunda porción del duodeno aparece, adosado a él, el páncreas; y rodeando a éste, por su margen anterior y derecho, se muestra la sección del hígado. Hacia el tercio posterior de la cara medial se sigue observando la eminencia gástrica correspondiente al área pedicular inferior; y en el tejido mesodérmico de este pedículo, situado junto a la eminencia gástrica, al vago se le ve desdoblado en dos ramas: una medial, que seguirá descendiendo para hacer conexión con los elementos del plexo solar; otra lateral izquierda, la rama gástrica inferior que venimos analizando, a partir de la cual se originan algunos filetes nerviosos que se dirigen hacia el bazo, por el meso gastroesplénico correspondiente; y, finalmente una tercera o anterior, anterior, la fundamental, que se dirige hacia delante, por la raíz del meso gastropancreático. Esta última rama, que en el corte anterior estaba formada por un grueso tronco, aquí se la ve desdoblada en multiples ramificaciones, la mayor parte de las cuales, como veremos en cortes sucesivos, siguen descendiendo

por la pared medial gástrica,para abastecer esa zona; además también dió unas ramitas anteriores que se dirigieron, por el margen posterior, al duodeno y páncreas.

Las ramas del vago anterior siguen siendo múltiples,para distribuirse por toda la extensión de dicho margen gástrico; y aún en este corte conservan las características del anterior, de que las ramas de la zona medial de dicha pared son de mayor grosor que las del resto de las áreas posteriores y anteriores.

En la figura 27 (LAMINA IX) presentamos una microfotografía de un área inferior gástrica de la zona pedicular posterior. Como elementos viscerales de nuestro estudio, nos encontramos, el cuerpo del estómago, por un lado,y,por otro, el duodeno, adosado como el corte anterior y por su margen derecho, al hígado. Por el margen interno o medial de este duodeno, se encuentra una sección del páncreas, situada en posición oblicua y con dirección posterior. Los mesos gastro-espleno-pancreático están más acusados, si bien el pancreático queda seccionado. En el área del pedículo vasculonervioso inferior, se observan las dos ramas del nervio vago posterior más separadas.La más medial sigue descendiendo junto con los elementos vasculares y en dirección hacia el plexo solar.La rama lateral izquierda se le observa dividirse en sus ramas posteriores que, a través del epiplón

gastroesplénico, se dirigen hacia este último órgano, dando, además, algunas ramitas gástricas posteriores derechas. La rama anterior está desdoblada en múltiples gruesas ramas, que se extienden en abanico por la parte anteromedial gástrica. De las ramas gástricas izquierdas, procedentes del vago anterior, solamente se observan pequeños filetes que siguen abarcando todo el margen izquierdo y anterior del estómago; de estos filetes, siguen aún siendo de mayor calibre los de su porción anteromedial gástrica.

En la figura 28 (LAMINA IX) presentamos una visión, a mayores aumentos, de la rama gástrica anterior medial del vago posterior. En ella se observa, junto a las ramitas terminales de la pared del estómago y capa muscular superficial, bastantes conglomerados de células cromafínicas precursoras del plexo mesentérico.

En la figura 29 (LAMINA X), se presenta una sección del cuerpo del estómago ya desprendido del área pedicular inferior, hacia el margen izquierdo de la micro. Detrás de él, el bazo y, rodeándolo por su margen externo e izquierdo, el hígado. En la porción derecha de la micro, una sección del duodeno, rodeado por el hígado por su margen anteroexterno, y, por el interno el páncreas. Entre ambos elementos, en la zona medial, se observa el mesenterio con distintas secciones de las arterias correspondientes: las más posteriores

corresponden a la red vascular del tronco celiaco; y las más anteriores a la arteria onfalomesentérica. Junto a los vasos posteriores se sigue observando la rama descendente del vago, ya desdoblada en varias ramitas. En la cara medial del cuerpo del estómago se observan las distintas ramas derechas del vago posterior, ocupando toda la extensión de su superficie;de estas ramas las de mayor calibre se observan en los dos cuartos mediales de este margen. Por el margen izquierdo del estómago, ya más introducidos en su pared, sólamente se observan pequeños filetes del vago anterior, de los cuales, los mediales, siguen siendo de mayor calibre.

La figura 30 (LAMINA X) presenta,a mayores aumentos, una visión del margen medial o derecho del estómago, con sus gruesos filetes nerviosos;las ramas derechas del vago posterior. En la zona del mesenterio, se encuentran algunas ramas vagales, alrededor de las cuales se aglutinan algunos infiltrados de células cromafines para formar el plexo solar alrededor de los vasos, por su cara anterior del retículo celiaco. De este plexo, algunas ramas, siguen el trayecto de la onfalomesentérica, por ello se observan en el mesenterio, tanto detrás de la sección del páncreas, como por la parte anterior.

Conforme vamos descendiendo hacia áreas más inferiores (LAMINA X, figura 31) los filetes del margen medial gástrico

se van haciendo más pequeños. En la zona mesentérica se siguen observando pequeñas arterias de la red celiaca y secciones de la arteria onfalomesentérica; junto a estas ramificaciones se localizan gruesos filetes nerviosos, los cuales se dirigen,por el margen derecho del mesenterio,hacia el duodeno; y otros,más mediales que siguen la dirección arterial,junto con los vasos onfalomesentéricos y se desdoblan en varias ramas,para abastecer de inervación al intestino, a través de estas raices mesentéricas.En este área el páncreas está desdoblado en dos porciones, que corresponden al cuerpo y cola; entre medio de ellas se ven pasar los elementos vasculares y nerviosos que se dirigen al intestino.

La figura 32 (LAMINA X) corresponde a una ampliación de la zona gástrica medial y del mesenterio de la figura anterior. En esta figura se observan, con mayor detalle, las distintas ramas nerviosas mesentéricas, tanto las derechas, que se dirigen al duodeno, como las más mediales que, entre las dos porciones del páncreas, se diriguen hacia las raices intestinales.En la pared medial del estómago,se observan las múltiples ramitas descendentes de la rama izquierda del vago posterior, que paulatinamente van disminuyendo de volumen; junto a ellas se encuentran grandes infiltrados de células cromafines.

En cortes más inferiores (LAMINA XI, figura 33) el

panorama que se observa sigue siendo similar. En la porción medial y en la zona correspondiente al mesenterio, se observan las ramas nerviosas mencionadas del plexo solar, junto a los vasos del plexo celiaco, de situación posterior, y a la arteria onfalomesentérica, de situación más anterior. Estos elementos se ven mejor a mayores aumentos, como ocurre en la figura 34 (LAMINA XI). En ella se presenta una visión del plexo solar, en este estadio, por delante de la arteria aorta y alrededor de ella; plexo que contiene gran cantidad de células cromafines.

La figura 35 (LAMINA XI), ampliación de la figura 33, corresponde a una visión anterior, de la zona comprendida entre el duodeno, ramas intestinales y las dos porciones del páncreas. En ellas se observa, cómo a través de las dos porciones pancreáticas, camina la arteria onfalomesentérica; y, a ambos lados de ella, grandes ramas nerviosas que, a través del mesenterio, se dirigen hacia las asas intestinales. Los elementos que constituyen este plexo, como es sabido, son de tipo simpático, más las ramas vagales derechas del vago posterior.

En las figuras 36 y 37 (LAMINA XII) presentamos dos cortes sucesivos descendentes. En cuanto al estómago, al corresponder a zonas inferiores próximas al fundus, ya sólo se observan pequeñas ramitas, de muy fino calibre. Las rami-

tas del margen anteroexterno corresponden al vago anterior; y las anterointernas, de un calibre un poco mayor, pero ya delgadas, corresponden a las ramas izquierdas del vago posterior.

En las figuras 36 y 37 (LAMINA XII) se observan las ramas que, a partir del plexo solar, situado entre aorta y cápsulas suprarrenales, se dirigen hacia el mesenterio, siguiendo el trayecto de la arteria onfalomesentérica, cuyo origen, a partir de la aorta, ocurre en planos más inferiores, que ya se va esbozando en la figura 37.

En la figura 38 (LAMINA XII), presentamos una visión a mayores aumentos, de la zona mesentérica posterior, de área comprendida entre la aorta, páncreas, duodeno y asas intestinales. En esta figura se distinguen mejor las distintas ramas nerviosas; además como en la parte posterior de este meso, por delante de la aorta y entre las cápsulas suprarrenales, se encuentran abundantes acúmulos de infiltraciones celulares neuroblásticas, en una fase aún de células cromafínicas.

La figura 39 (LAMINA XII) corresponde a una sección gástrica a nivel del fundus, donde los filetes nerviosos correspondientes al vago anterior apenas son perceptibles a estos aumentos; en cambio, los del vago posterior tienen un

calibre algo mayor,pero ya van reduciendo su tamaño. También se observa cómo entre las capas muscular externa e interna, existen abundantes infiltraciones cromafínicas.También existen células de este tipo entre las capas muscular interna y la futura submucosa; pero en esta última zona los acúmulos celulares cromafínicos están más esparcidos, difusos, y son de menor calibre.

Finalmente, en la figura 40 (LAMINA XIII),presentamos un corte que secciona la pared del fundus gástrico, en la parte lateral izquierda; en la porción medial se observan las suprarrenales y la raiz del mesenterio; y hacia delante y derecha de las glándulas suprarrenales se encuentra el hígado. También sigue observándose las porciones duodenales, ascendente y descendente, y algunas asas intestinales. Las porciones duodenales rodean la cabeza del páncreas. En esta micro, en el área posterior, se observa la aorta abdominal, en la cual ya se inicia la salida de la arteria onfalomesentérica.

Si ampliamos la imagen de la figura 40 en la zona correspondiente a la sección de la aorta y asas intestinales (LAMINA XIII, figura 41), vemos cómo a partir de la aorta se inicia el origen de la onfalomesentérica; en un plano anterior a la aorta, entre ésta y las cápsulas suprarrenales, observamos abundantes haces nerviosos cortados y acúmulos de

células cromafínicas correspondientes al plexo solar. A partir de este plexo y siguiendo el trayecto de las arterias; o bien de las ramitas de plexo celiaco de la arteria onfalomesentérica se va a realizar el abastecimiento nervioso sensitivo-motriz de las vísceras intestinales inferiores a partir del duodeno, tanto simpático como vagal.

En la figura 42 (LAMINA XIII) que corresponde a una sección de la cabeza del páncreas rodeada por las asas duodenales, vemos que, por la raíz mesentérica, llega abundante inervación que seguirá un trayecto anterior, mediante ramitas pequeñas para inervar las citadas vísceras.

En la figura 43 (LAMINA XIII) presentamos una sección tangencial del fundus gástrico, donde se observan algunos filetes nerviosos en su periferia, pero ya más introducidos en la pared; algunos de ellos, en la zona comprendida entre las capas musculares superficial y profunda; también se observa abundante infiltración de tejido cromafínico: los neuroblastos que formarán después el plexo mientérico.

Estas son pues las ramas que da el nervio vago y su modo de distribución, además de algunos datos correspondientes al tejido neuroblástico, que darán lugar a los ganglios intramurales.

Si analizamos los elementos autónomos,tanto intramurales como aquellos otros más distales que de un modo más o menos indirectamente puedan repercutir en la inervación gástrica, como el plexo solar,vemos que morfológica y estructuralmente muestran el siguiente aspecto:

Los plexos intramurales gástricos, según hemos venido analizando, ya están esbozados en este estadio. Dentro de estos plexos y, según su topografía, podemos distinguir tres estratos (LAMINA VII, figura 20): uno superficial o yuxtavisceral,situado entre la serosa y la muscular superficial, o sea en la adventicia, formadas por las ramas de división ya citadas de la inervación extrínseca gástrica fundamentalmente de la vagal, más pequeñas ramitas simpáticas,procedentes del plexo solar, que junto a los vasos llegan a este área. Los filetes nerviosos de este plexo son gruesos y apenas tienen células cromafínicas.

Los verdaderos plexos autónomos son el mientérico y el submucoso; el plexo mientérico en esta fase, situado como clásicamente se conoce en la estructura de tejido laxo situado entre las capas musculares superficial y profunda, ya esbozadas, se encuentra formado por delgados filetes nerviosos rodeados de abundantes células muy afines por los colorantes utilizados,de tal manera que forman una estructura casi continua;ello lo creemos debido al escaso tamaño del