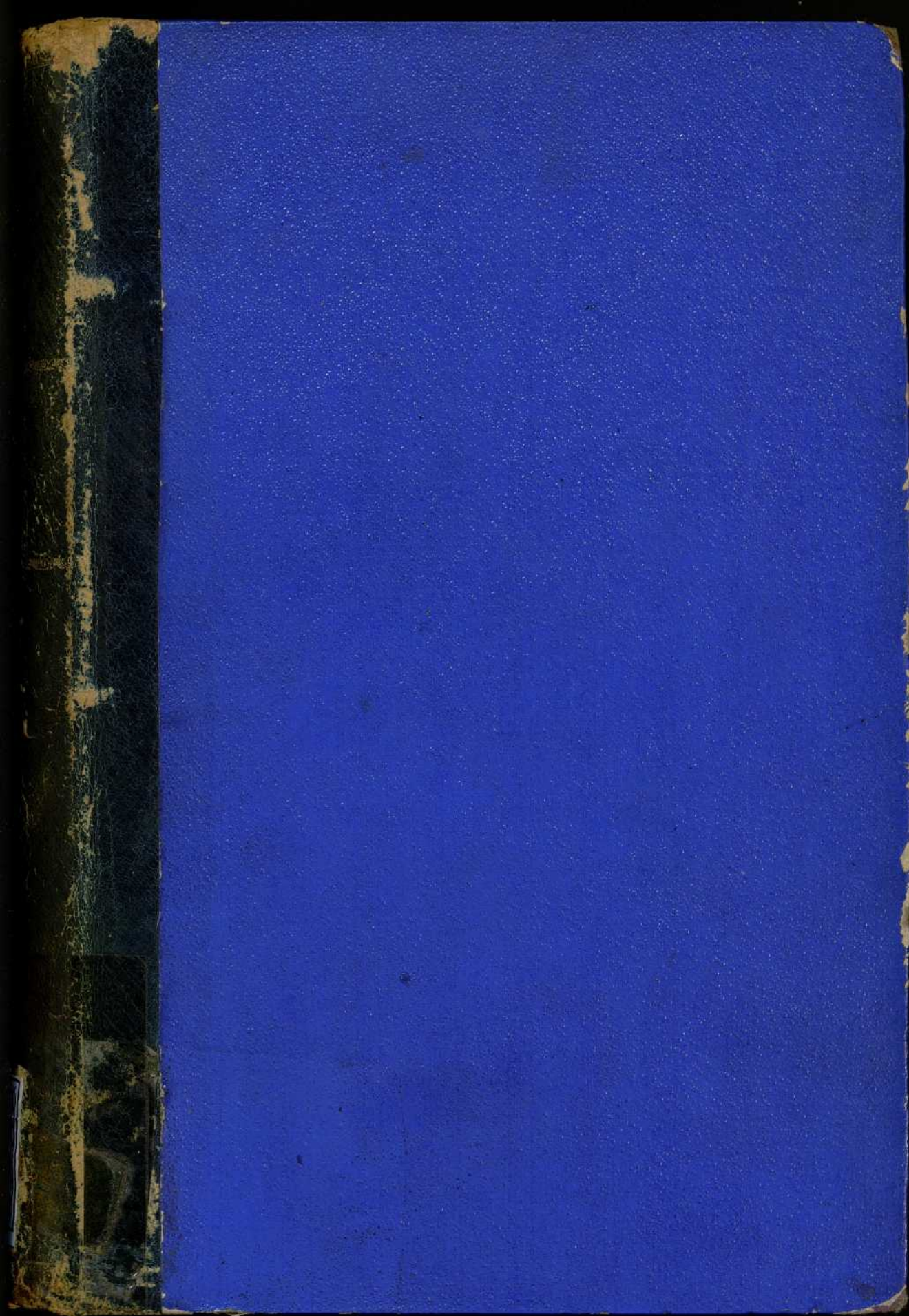


Impresso in Venezia per Gio. B. Zappalà

Cajal

SISTEMA  
NERVIOSO

IMP  
5  
12





Biblioteca Universitaria  
Facultad de Medicina  
GUAYAMA

Solo	D
Carpete	47
Volumen	25
Número	25



CID

FMEIFA 3329

611-018

TEXTURA DEL SISTEMA NERVIOSO

DEL

HOMBRE Y DE LOS VERTEBRADOS





1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA  
GRANADA  
N.º Documento 882338  
N.º Copia 926487

1407912

X R 4.223

# TEXTURA DEL SISTEMA NERVIOSO

DEL

# HOMBRE Y DE LOS VERTEBRADOS

ESTUDIOS SOBRE EL PLAN ESTRUCTURAL  
Y COMPOSICIÓN HISTOLÓGICA DE LOS CENTROS NERVIOSOS  
ADICIONADOS DE CONSIDERACIONES FISIOLÓGICAS  
FUNDADAS EN LOS NUEVOS DESCUBRIMIENTOS

POR

S. RAMÓN CAJAL

Catedrático de Histología en la Universidad de Madrid.

Con numerosos grabados en negro y en color.



MADRID  
IMPRESA Y LIBRERÍA DE NICOLÁS MOYA  
*Carreras, 8, y Garcilaso, 6.*

1899



BIBLIOTECA UNIVERSITARIA  
GRANADA  
N.º Documento 882338  
N.º Copia 926487

14079124

X R 4.223

# TEXTURA DEL SISTEMA NERVIOSO

DEL

# HOMBRE Y DE LOS VERTEBRADOS

ESTUDIOS SOBRE EL PLAN ESTRUCTURAL  
Y COMPOSICIÓN HISTOLÓGICA DE LOS CENTROS NERVIOSOS  
ADICIONADOS DE CONSIDERACIONES FISIOLÓGICAS  
FUNDADAS EN LOS NUEVOS DESCUBRIMIENTOS

POR

S. RAMÓN CAJAL

Catedrático de Histología en la Universidad de Madrid.

Con numerosos grabados en negro y en color.



MADRID

IMPRENTA Y LIBRERÍA DE NICOLÁS MOYA

*Carreras, 8, y Garcilaso, 6.*

1899

---

*Es propiedad del autor.*

---



## PRÓLOGO

El libro que hoy presentamos al público médico es una obra de investigación personal, donde exponemos, en forma resumida, pero con los detalles necesarios, todo el contenido substancial de nuestros numerosos trabajos (pasan de 80) sobre la fina estructura del sistema nervioso. En él hemos comprendido también las investigaciones de nuestros discípulos Pedro Ramón, Cl. Sala, C. Calleja, R. Terrazas, I. Lavilla, J. Olóriz Aguilera y otros; investigaciones poco conocidas de los sabios, por haber visto la luz casi exclusivamente en periódicos españoles apenas difundidos en el extranjero. Ocioso será advertir que hemos procurado reflejar también la fase actual de la ciencia neurológica, exponiendo con el detenimiento requerido las importantes conquistas realizadas fuera de España durante el último decenio.

El título del libro responde á su contenido. Nuestro propósito no ha sido hacer un nuevo Tratado de neurología preferentemente macroscópica, á la manera de los excelentes de Schwalbe, Obersteiner, Edinger y van Gehuchten, sino, adoptando el punto de vista de la textura, escribir un libro esencialmente citológico é histológico, donde hallen cómoda hospitalidad todos esos infinitos detalles de forma y estructura celulares que hoy sólo pueden leerse en las monografías especiales. Inspiradas en este criterio se hallan también la obra de Kölliker (1) y la bien escrita y pensada Mo-

(1) Lehrbuch der Gewebelehre des Menschen. 2 Band. 6. Aufl. 1894.

nografía de la médula de v. Lenhossék (1); empero tales producciones, por mil conceptos meritorias, no llenan completamente nuestro programa, pues la primera peca de harto enjuta y sucinta en muchos capítulos, y la segunda no abarca sino la teoría de las neuronas y la estructura de la médula espinal.

Por consecuencia de este plan, que excluye en gran parte la anatomía macroscópica, el lector deberá llegar á nuestra obra con suficiente preparación de la neurología descriptiva, y, sobre todo, con conocimientos *de visu* de la conformación interior y exterior del eje cerebro-raquídeo. Sin embargo, evitando exclusivismos, que pudieran ser dañosos á la claridad, allí donde lo macroscópico resulta precedente obligado para la comprensión de lo microscópico, como, por ejemplo, en el bulbo, protuberancia, tubérculos cuadrigéminos, etc., órganos de estructura harto difícil, damos también un resumen de la conformación exterior y de la estructura grosera deducida del examen de cortes macroscópicos.

La fase actual de la anatomía microscópica del sistema nervioso es de renovación, desde el doble aspecto de los hechos y de la doctrina. A las observaciones imperfectas, basadas en métodos falaces, han sucedido observaciones precisas, positivas, fácilmente confirmables. Y las teorías harto aventuradas, creadas menos por inspiración de los hechos que por imposición de ciencias forasteras, como la fisiología y la patología, han cedido su lugar á otras más satisfactorias, surgidas del examen directo de la naturaleza, iluminada por el vivo resplandor de métodos de investigación dotados de gran poder diferenciante, métodos con los cuales el factor subjetivo, compañero inseparable de toda observación y origen de infinitos errores, queda reducido á un mínimo casi despreciable.

Los libros aparecidos en estos períodos fecundos de crítica y renovación suelen ser afortunados, aunque no los avaloren méritos sobresalientes. Tal ocurrió con nuestro modesto trabajo de 1894, *Las nuevas ideas sobre la estructura del sistema nervioso*, del cual se agotaron rápidamente las ediciones española y alemana, y dos tiradas sucesivas de la excelente versión francesa del Dr. Azoulay. La obra actual representa una ampliación considerable de este pri-

(1) Der feinere Ban des Nervensystems. & 2 Aufl. 1895.

mer esbozo. A componerla nos han movido, además de las razones antes expuestas, el lisonjero éxito de dicho primer ensayo de sistematización, el favor verdaderamente inmerecido con que insignes investigadores acogieron otros trabajos nuestros sobre Neurología, y el deseo, significado por muchos, de ver reunidas en una obra de conjunto monografías españolas difíciles de hallar y de consultar en el extranjero.

Producciones de este género no pueden redactarse rápidamente. Cosa excelente sería que el autor, procediendo como el fotógrafo que copia instantáneamente un tren en marcha, reflejara de golpe y sin olvidos ni atrasos el estado actual de la ciencia. Desgraciadamente, la labor del crítico y del expositor no consienten instantáneas. Aun la obra de vulgarización más modesta exige, si ha de ser algo más que una producción de estilo, laboriosa preparación, durante la cual el tren de la ciencia avanza, y, lo que es peor, aumenta incesantemente su longitud por la yuxtaposición de nuevos vagones. En condiciones tales, el convoy no dará nunca, por muy luminoso que sea el objetivo del escritor, copias exactas, sino vagas siluetas. Y eso sin contar el riesgo que corre todo compilador de dar por importante lo accesorio, alucinado por el estrépito de la actualidad, de olvidar positivos progresos fiando harto de críticas á menudo interesadas, ó de silencios más interesados aún, de alterar, en fin, completamente la recta perspectiva moral de cada descubrimiento y de cada teoría.

Con frecuencia sucede que las conquistas científicas publicadas durante la redacción de un libro, son tan importantes ó pugnan tan abiertamente con ideas sustentadas por el autor, que éste no puede menos de suspender su labor, acudiendo al laboratorio con el fin de formarse un criterio sobre el valor y alcance de las recientes adquisiciones. A estos inevitables cambios de la pluma por el microscopio y del microscopio por la pluma, deberá achacar el lector, no sólo la lentitud de la publicación del libro, sino la falta de unidad del texto, y hasta cierta desproporción en el espacio consagrado á determinadas materias; defectos todos que sólo podían ser subsanados en una segunda edición, si á ella tenemos la suerte de llegar.

Como podrá observar quien tenga la paciencia de leernos, el libro actual dista mucho de ser solamente un almacén de observaciones micrográficas y de hechos menudos recogidos y registrados sin preocupación de su valor fisiológico respectivo. Al contrario, hemos procurado también fabricar, en cuanto nos ha sido posible, ciencia teórica. Abundan, pues, en el texto, teorías, hipótesis ó meras conjeturas destinadas á interpretar, desde el punto de vista de la utilidad funcional, las disposiciones estructurales de las células y focos nerviosos. Tal era el criterio de la anatomía antigua, la cual sabía bien que la fisiología es el fin de la anatomía, y que la interpretación dinámica del órgano representa uno de los frutos más preciados de la árida labor del disector. En histología, sobre todo, es imposible separar lo estático de lo dinámico. Además, la anatomía microscópica del sistema nervioso no ha llegado á tal grado de evolución que, por exigencias de la división del trabajo, resulte indispensable una separación de dominios (citología nerviosa estática, y citología dinámica). Fuera de que semejante división, siempre será más ó menos artificial en el terreno teórico, porque la forma es una propiedad inestable, sujeta á movimiento, á evolución incesante, viniendo á representar lo anatómico algo así como la faz visible de actividad íntima que escapa á la acción de nuestros sentidos. En realidad, la disposición de una neurona adulta representa el término de una serie de movimientos, de impulsos interiores y exteriores, que obraron durante la época embrionaria y juvenil, y cuya puntual determinación constituirá, andando el tiempo, la verdadera explicación de la organización celular. La razón de la forma está, pues, por entero en la función actual ó pasada. En lo futuro, cuando la ciencia haya alcanzado la plenitud de sus medios de acción, y la química y la física no sean sino dos aspectos de la mecánica molecular, el anatómico sólo dará por suficientemente esclarecida la significación de un hecho de estructura cuando pueda satisfacer estas tres preguntas : Dicha disposición, ¿ qué oficio útil desempeña en el organismo ? ¿Cuál es el mecanismo de esta función ? ¿ En virtud de qué procesos químico-mecánicos ha llegado á ser lo que es al través de las series históricas ontogénica y filogénica ?

Sólo á la ciencia del porvenir le será dado cumplir tan ambicioso y halagador programa. Por ahora no podemos sino balbucear, para un corto número de problemas, algunas respuestas interpretativas, tímidas, conjeturales, casi siempre prematuras, que ciertos lectores descontentadizos y harto pagados del rigor de las demostraciones, hallarán quizá enteramente ociosas. No seremos ciertamente nosotros quienes neguemos cuán débiles y mal fundadas son muchas de nuestras conjeturas, y cuán necesitadas andan de modificación, rectificación y aun de sustitución. Pero las hipótesis en ciencia cumplen un fin importante, aun siendo erróneas. Este fin no es siempre formular una verdad, sino marcar una ruta á la investigación. Ellas son ante todo grandes *despertadores de almas*, pues agitan el ambiente moral (ese mar muerto de la rutina fatal á todo progreso), provocan el espíritu de duda y contradicción, tan desarrollado en los hombres de laboratorio, y son el punto de partida de nuevas y fecundas observaciones y experimentos.

Yo bien sé que en materia tan difícil como el mecanismo funcional del cerebro, en presencia de problemas tan árduos que pueden estimarse como los más arriesgados que la ciencia moderna ha planteado, nuestras soluciones son groseras, simplistas, casi infantiles, y en cierto modo comparables á las que propondría un salvaje en presencia del fonógrafo ó de una máquina eléctrica. Pero primitivas y todo, ellas son necesarias al progreso y constituyen el único puente posible hacia la verdad.

Nadie ignora que nuestro esquema teórico sobre el funcionamiento de la substancia gris varía de lustro en lustro al compás de las nuevas conquistas metodológicas; pero nótese que en cada avatar, la teoría se depura de errores, precisa sus líneas, explica mayor número de hechos, conviene mejor con verdades pertenecientes á dominios afines, y sin representar todavía la verdad entera, contiene cada vez un mayor número de elementos de la verdad. Así, pues, deberemos considerar como plausible y temporalmente aceptable, toda hipótesis que, sin explicar totalmente un fenómeno, represente una fase necesaria de este proceso ideal hacia lo verdadero, y dé fruto de investigación; y sólo reputaremos inaccepta-



ble é inútil la que, por insuficiente, no pueda ser comprendida en dicho proceso ni posea virtualidad bastante á provocar en el campo científico corrientes de pensamiento y de acción. Lo que deberemos evitar siempre, será el tomar dichas teorías (construcciones transitorias destinadas á sintetizar artificialmente los hechos y hacer factible una ojeada de conjunto) como verdades firmes, como edificios definitivos donde reposar del áspero análisis, ceguera perniciosa de que podríamos citar muchos y bien altos ejemplos.

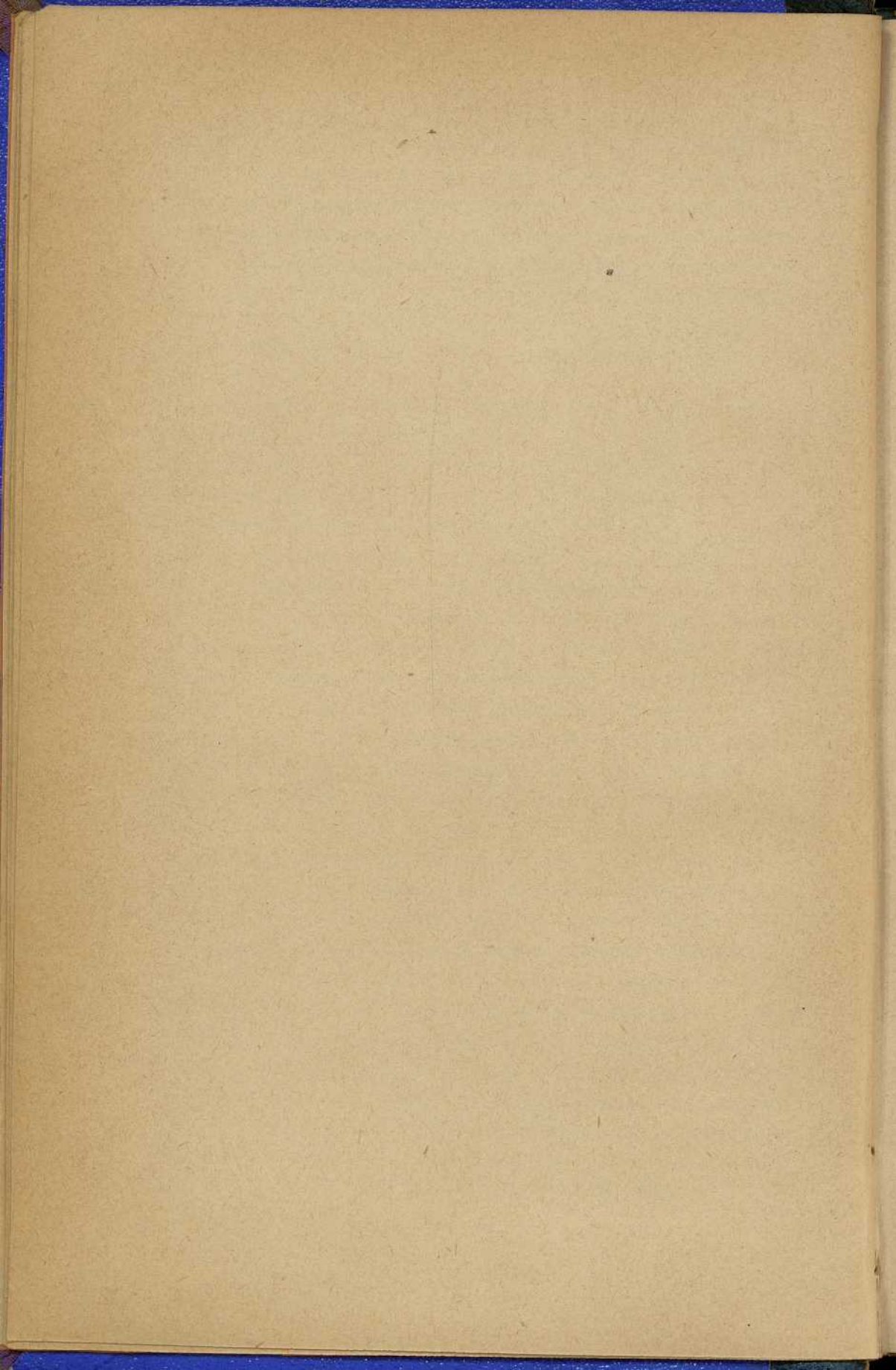
Según verá el lector, hemos ilustrado el texto con un gran número de figuras, reproducidas unas en negro y otras en color, y casi todas copiadas lo más exactamente posible de nuestras preparaciones microscópicas. En materia de claridad—pues á la fácil comprensión del texto se destinan—vale más pecar por carta de más que por carta de menos; cuanto más que en un libro anatómico los grabados son casi más esenciales que el texto: aquellos representan el factor objetivo, es decir, la naturaleza, y éste el subjetivo, ó sea el autor, cuya inteligencia, por fatalismos de organización cerebral, tiende constantemente á deformar y simplificar la realidad exterior. El buen dibujo como la buena preparación microscópica, son pedazos de realidad, documentos científicos que conservan indefinidamente su valor y cuya revisión será siempre provechosa, cualesquiera que sean las interpretaciones á que hayan dado origen.

Habiendo aparecido este primer tomo por cuadernos, distanciados por intervalos de tiempo algo considerables, y conteniendo cada uno de aquéllos algunas ideas y hechos de observación no publicados antes por nosotros en ninguna Revista, convendrá recordar aquí las fechas en que dichos fascículos vieron la luz. El primero, que comprende la parte general, es decir, los *Elementos del tejido nervioso*, se dió á la estampa en Diciembre de 1897; el segundo, que expone la *Médula espinal, ganglios raquídeos, terminaciones nerviosas y consideraciones fisiológicas sobre la marcha de las corrientes en la médula*, apareció en 1898; y el tercero, donde se trata de la *Histología comparada de la médula y del desarrollo del tejido nervioso*, se publicó en Julio de 1899.

Y con esto terminamos esta ya larga serie de advertencias y consideraciones. Ahora no queda sino suplicar al benévolo lector que al formular su fallo inapelable, mire, antes que á lo mezquino del resultado, al esfuerzo y tiempo que ha requerido el conseguirlo, y sobre todo, á la intención por demás sana y patriótica que ha guiado al autor.

*Madrid, Julio de 1899.*

---



# HISTOLOGÍA DEL SISTEMA NERVIOSO DE LOS VERTEBRADOS

---

## CAPÍTULO PRIMERO

### IDEA GENERAL DEL SISTEMA NERVIOSO PLAN DE ESTRUCTURA DE LOS CENTROS NERVIOSOS EN LA SERIE ANIMAL

El sistema nervioso representa el último término de la evolución de la materia viva y la máquina más complicada y de más nobles actividades que nos ofrece la naturaleza. En cuanto este sistema aparece, la unidad del sér viviente se acentúa, sus recursos para procurarse el alimento y sus defensas de los ataques del mundo exterior se multiplican, adquiriendo también mayor precisión, eficacia y congruencia; y en los peldaños más altos de la animalidad, á guisa de perfeccionamientos de estos aparatos defensivos, surgen fenómenos tan admirables como la sensación, el pensamiento y la voluntad.

Es positivo, empero, que las plantas y los invertebrados más sencillos, á pesar de carecer de sistema nervioso, gozan de irritabilidad, entendiendo por esta propiedad la capacidad que posee toda célula viva de entrar en acción bajo la provocación de los estímulos exteriores; mas no hay motivo para pensar que semejante propiedad vaya asociada á una representación consciente, ni que las respuestas á los estímulos exteriores tengan esa eficacia y congruencia que nos presentan los animales provistos de sistema nervioso. Tales manifestaciones sensibles obligan, en todo caso, á reconocer en el protoplasma de los protozoarios la existencia de un *substratum* conductor y motor que no debe ser otro que el *espongioplasma* ó *retículo* celular; la *membrana* tendría por destino la recepción de las impresiones y su transmisión al aparato motor. Las comunicaciones en forma de red, establecidas entre la membrana y el núcleo, por una parte, y por otra, entre todos los filamentos del retículo, aseguran la solidaridad funcional de las diversas partes celulares.

La aparición de pestañas ó flagelos en torno del infusorio, prestaría al aparato sensible y motor un mayor radio de acción, é iniciaría la localización ó concentración en determinados parajes de los fenómenos sensiti-

vos antes diseminados por todo el cuerpo celular. Esta diferenciación, que debe hacerse extensiva al retículo subyacente ó en directa continuación con los flagelos, establece probablemente también dentro del protoplasma vías preferentes para la propagación de la excitación sensitiva y caminos más fáciles para la transmisión de la reacción motriz. Pero todas estas acciones deben permanecer en un estado excesivamente rudimentario, porque el principio de la división del trabajo, y el perfeccionamiento consiguiente de las funciones celulares, exigen la repartición de cada oficio ó modo reaccional en elementos separados; lo que no puede realizarse sino en los animales pluricelulares.

En los animales pluricelulares desprovistos de sistema nervioso, en las esponjas, v. gr., la solidaridad funcional es menos evidente, porque falta un lazo de unión entre los diversos elementos de la colonia. Si el animal mantiene cierta personalidad y sus diversas funciones concurren al fin de la conservación de la vida del individuo y de la especie, ello se debe á la división del trabajo, en cuya virtud cada célula diferenciada y entregada á un particular oficio, no se basta á sí misma, y necesita de la función complementaria de los corpúsculos compañeros. Si los animales pluricelulares no hubieran llegado en ningún grado de su evolución á crearse un sistema nervioso, sus actividades no hubieran ido en punto á gerarquía mucho más allá de lo que vemos en el reino vegetal; porque la división excesiva del trabajo exige, al objeto de conservar la armonía y solidaridad de las diversas partes asociadas, el freno y dirección suprema de las células nerviosas.

Apreciado el sistema nervioso desde el punto de vista teleológico, se nos presenta como un aparato de perfeccionamiento, destinado á recoger del mundo exterior un gran número de excitaciones, clasificándolas y distinguiéndolas en especies, así como á imprimir mayor rapidez, extensión y precisión á las energías motrices, ahorrando en lo posible toda clase de reacciones inútiles, difusas ó perjudiciales. En efecto; imagine-mos un animal pluricelular cualquiera, un gusano, por ejemplo, á quien suponemos estructura normal, pero exento de sistema nervioso. A cada excitación arribada á un punto limitado de la piel, podría, por propagación directa del choque, entrar en contracción un grupo subyacente de fibras musculares; pero no existiendo comunicación entre dicho paraje del epidermis y otros grupos musculares distantes, resultaría imposible una reacción motriz en estos ó en la totalidad del animal. Y, sin embargo, es evidente que para los fines de la prehensión del alimento y de la defensa del animal serán mucho más oportunas y eficaces las reacciones extensas y enérgicas que las débiles, y las coordinadas ocurridas en puntos distantes, que las realizadas ciegamente en la musculatura inmediatamente subyacente al paraje estimulado. Este ejemplo sugiere también la idea de que el sistema nervioso representa una diferenciación del epi-

dermis, la cual trajo consigo, concomitantemente, el establecimiento de un lazo directo, de un camino fácil entre los corpúsculos cutáneos y musculares. Por eso vemos en la serie animal aparecer al mismo tiempo, como tejidos diferenciados y dinámicamente solidarios, ambos sistemas nervioso y muscular.

La primera manifestación inequívoca del sistema nervioso, se nos ofrece en los *colenterados*. Si hemos de dar crédito á las investigaciones de los zoólogos modernos (Blanchart, Hertwig, etc.), en los pólipos, existe ya un sistema nervioso compuesto de dos clases de neuronas: motrices y sensitivas.

La *sensitiva* corresponde substancialmente al corpúsculo sensitivo y sensorial de los vertebrados (células olfativas, por ejemplo), pues reside en determinadas regiones de la piel (tentáculos, disco bucal y esófago) y muestra una forma bipolar, presentando una expansión gruesa periférica acabada por una pestaña, y una expansión central más fina que se ramifica en el mesodermo subyacente, engendrando con las expansiones de corpúsculos vecinos, un plexo nervioso sub-epidérmico de gran riqueza. A la manera de la mucosa olfatoria de los vertebrados, ó como en la piel de los vermes, el corpúsculo sensitivo estaría separado de sus congéneres por ciertos corpúsculos epiteliales indiferentes (células de sosten ó de aislamiento).

Las *células nerviosas motrices* afectan forma estrellada y emiten varias expansiones destinadas, al parecer, á ponerse en contacto con las fibras musculares rudimentarias situadas por debajo.

Por lo demás, dista mucho la ciencia de haber dicho la última palabra sobre el sistema nervioso de los invertebrados más humildes. Ni el método de Ehrlich ni el de Golgi han sido aplicados con buen éxito en estos dominios (1). Así que, hoy por hoy, debemos resignarnos á los datos insuficientes, y á menudo envueltos en errores, que suministran los métodos de disociación ó de secciones finas teñidas con carmín ó hematoxilina. Por esta razón, no podemos saber si existe, además del sistema nervioso de dos *neuronas*, peculiar de los colenterados, otro más sencillo aún, constituido, verbigracia, por una sola *neurona* sensitiva, residente en la piel, y cuya expansión profunda ó nerviosa tuviera por misión propagar directamente la excitación á los corpúsculos motores mesodérmicos. Nuestra ignorancia en este punto es tanto más sensible cuanto que estas cuestiones tienen gran transcendencia para la resolución del problema del origen y diferenciación del sistema nervioso.

Un progreso considerable se opera ya en el sistema nervioso de los ver-

(1) Mi hermano ha practicado en vano numerosos ensayos de impregnación del sistema nervioso de las actinias, tanto con el cromato de plata como con el azul de metileno. Tampoco Retzius parece haber sido más afortunado en sus tentativas.

mes, bien conocido hoy gracias á los bellos trabajos de Lenhossék (1) y Retzius (2). Constituyen también este sistema nervioso las dos neuronas fundamentales, la *sensitiva* y la *motriz*, las cuales se disponen en una cadena que va de la piel á las fibras musculares; pero interviene por primera vez un nuevo factor, la *neurona intermediaria ó de asociación*, por virtud de la cual la excitación sensitiva puede propagarse, no sólo á los corpúsculos motores de un ganglio, sino á los residentes en los otros; de esta suerte, el animal es capaz de reaccionar, recibida una excitación en un paraje cualquiera de la piel, poniendo en actividad una gran parte ó acaso la totalidad del aparato locomotor.

En la fig. 1 reproducimos un esquema del sistema nervioso de un gusano, según los descubrimientos de Retzius y Lenhossék. Se ve por él que las neuronas sensitivas de forma bipolar residen, como en los colenterados, en la piel; mientras que las neuronas motrices son profundas y se concentran en ganglios dispuestos en una cadena que se extiende á lo largo del animal. Cada foco ganglionar está unido al vecino por un haz longitudinal de tubos nerviosos (comisura longitudinal), y á los músculos y piel mediante cordones nerviosos amedulados. Las células motrices residentes en los ganglios (fig. 1, B) son, en su mayor parte, unipolares, y su expansión nerviosa, después de caminar cierto espacio por dentro del ganglio y de suministrar á la porción central de éstos (*substancia puntiforme* de Leidig) varias ramitas colaterales (*prolongaciones accesorias* de Retzius), dirígese á la periferia para ramificarse en un grupo de fibras musculares. El cuerpo de la célula motriz puede residir tanto en el lado del ganglio correspondiente á la emergencia de la expansión principal, como en el opuesto (motrices cruzadas ó comisurales). No es raro ver que dicha expansión, después de seguir un curso longitudinal y de suministrar muchas ramas intra-ganglionares, sale por las raíces de un ganglio situado más abajo ó más arriba (motrices longitudinales).

Parecida morfología poseen los corpúsculos de asociación (fig. 1, D), los cuales se caracterizan por la circunstancia de que todas sus expansiones se ramifican dentro de uno ó varios focos gangliónicos, asociando verosímilmente las ramitas terminal<sup>es</sup> sensitivas de un ganglio con las neuronas motrices de otro.

Las ramitas cortas, varicosas terminales de las fibras sensitivas y las de las células de asociación se ponen en relación de contacto con los apéndices accesorios ó iniciales de las neuronas motrices; de lo que se infiere,

(1) *M. v. Lenhossék*: Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern beim Lumbricus. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. XXX, 1892.

(2) *Gustav Retzius*: Zur Kenntniss des centralen Nervensystems der Würmer. *Biolog. Unters.* Neue Folge. Bd. IV, 1892. Véase también: Das sensible Nervensystem des Polychäten. *Biol. Untersuch.* Neue Folge. Bd. IV, 1892, y Das sensible Nervensystem des Crustaceen. *Biol. Untersuch.* Neue Folge. Bd. VII, 1895.

como ha hecho notar v. Lenhossék, que dichos apéndices representan disposiciones similares á las prolongaciones dendríticas ó protoplásmicas de las células nerviosas de los vertebrados.

En suma: la cadena del acto reflejo se complica en los vermes, gasterópodos, crustáceos, insectos, etc., por la intervención de anillos intermedios á la neurona sensitiva, y motriz. La corriente recogida en la piel por la célula bipolar sensitiva marcha al foco gangliónico correspondiente

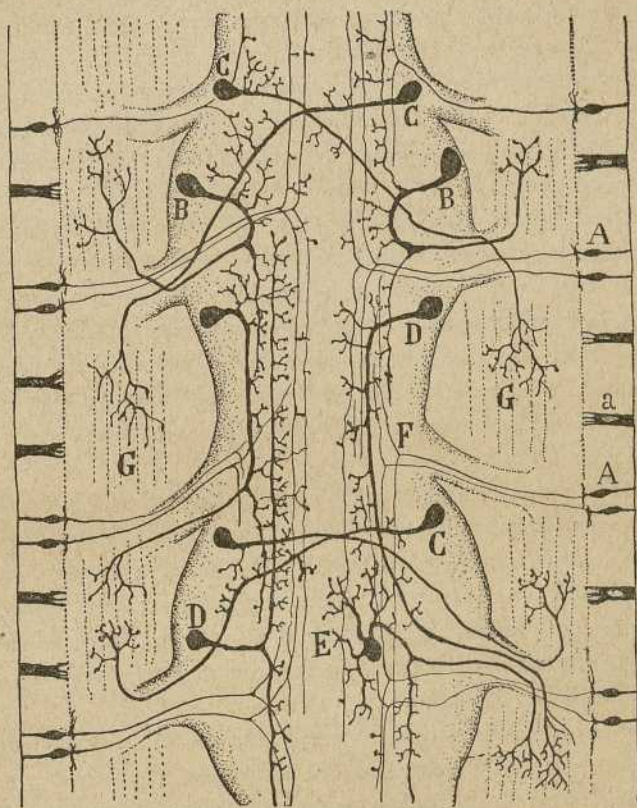


Fig. 1. — Esquema del sistema nervioso sensitivo y motor de un gusano (combinado de una figura de Retzius y otra de v. Lenhossék). — A, células sensitivas de la piel ; B, células motoras directas de los ganglios centrales ; C, células motoras cruzadas ; D, células de asociación interganglionar ; E, célula motriz multipolar ; G, ramificaciones terminales en músculos de las neuronas motrices.

donde, si la excitación es débil, puede reflejarse á los músculos de la misma metamera, á favor del contacto establecido entre la arborización central sensitiva y las expansiones de los neuronas motrices; pero si la excitación es enérgica, el movimiento se propaga merced á los corpúsculos de asociación, á neuronas motrices residentes en otros focos más ó menos alejados del punto de excitación. Estas vías de comunicación entre deter-



minados territorios cutáneos y órganos musculares, no están dispuestas al azar, sino que se hallan de tal suerte organizadas que á cada estímulo recibido por un corpúsculo sensitivo, el animal responde mediante un movimiento complejo, perfectamente coordinado en vista de un fin defensivo ó alimenticio (*combinaciones de movimientos* de Exner).

Conforme se asciende en la escala animal, un nuevo anillo aparece intercalado entre la neurona sensitiva y la motora, anillo cuya preponderancia imprime un sello especial al sistema nervioso de los vertebrados. Esta nueva neurona, que podríamos llamar *psico-motriz*, reside en el ganglio cerebroideo de los invertebrados y en el encéfalo de los vertebrados, y su misión es llevar á todos los focos nerviosos las órdenes de la voluntad, ya excitando la actividad de las neuronas motrices, ya suspendiendo los movimientos reflejos, es decir, dejando sin efecto las reacciones automáticas de los ganglios.

La preponderancia y acción directriz inhibitoria y excitadora del ganglio cerebroideo, es uno de los fenómenos más sorprendentes que nos ofrece la evolución del sistema nervioso. Con ella surgen la memoria, la voluntad y la inteligencia. Puesto que entre los corpúsculos del ganglio cerebroideo y los que pueblan los focos esofágicos y abdominales no existen substanciales diferencias estructurales, morfológicas, químicas y evolutivas, ¿á qué se debe esa superior gerarquía alcanzada por dicho foco ganglionar encefálico?

La causa principal de tan singular fenómeno, nos parece resultar de las superiores relaciones dinámicas establecidas entre el ganglio cerebroideo y el mundo exterior. En vez de recibir de éste, á la manera de los ganglios abdominales, meras é informes excitaciones táctiles y térmicas, recibe por los órganos de los sentidos (vista, olfato y oído), impresiones previamente organizadas, verdaderas imágenes del mundo exterior con relaciones fijas de espacio y tiempo.

El ojo y el oído, sobre todo, representan, según la feliz expresión de Max Nordau (1), verdaderos *aparatos numeradores*, es decir, que son colectores específicos de movimientos ondulatorios. Como hemos expuesto en otro trabajo (2), el filtro delicadísimo del órgano de Corti, así como el de los bastoncitos y conos de la retina, ha operado en el complexus de movimientos recibidos del ambiente una selección de ondulaciones, organizadas en imagen y proyectadas en haz sobre la corteza cerebral, la cual las transforma en sensaciones, ideas y voliciones. No necesita, pues, el cerebro de los vertebrados, ó el ganglio encefálico de los invertebrados, crear imágenes; se las dan hechas y perfectamente organizadas, con matices de intensidad proporcional á la energía de los estímulos, los ór-

(1) *Max Nordau*: Paradoxes psychologiques, Paris, 1896.

(2) *S. R. Cajal*: Prólogo al libro del Dr. P. L. Pelaez, Anatomía normal de la médula espinal humana, etc., 1897.

ganos de los sentidos, cuya maravillosa arquitectura constituye la causa primordial de la actividad mental superior de los animales. En una palabra, la morfología y composición química de una célula, con ser tan importantes para la forma del trabajo psíquico, no determinan exclusivamente la jerarquía de éste, que depende principalmente de la calidad de la excitación recibida del mundo exterior. Si esta excitación es incierta, difusa, sin relaciones precisas de extensión y forma, como las táctiles y térmicas arribadas á los ganglios abdominales de los invertebrados y á la médula espinal de los vertebrados, la elaboración de esta materia prima de sensación no da origen sino á impulsos motrices y (aceptando la hipótesis del polizoismo de Durand de Gros (1) y de Forel) (2), las representaciones conscientes asociadas al acto de la reacción medular, serán oscuras é indeterminadas (3). Por el contrario, el cerebro y ganglio cerebroideo, que reciben una superior materia de sensación, es decir, imágenes visuales, acústicas y olfativas, elaborarán verdaderas ideas, y el reflejo interior ó consciente que las acompaña, alcanzará un vigor y una claridad extraordinarios. Es para nosotros verosímil, que si fuera posible, por caprichosa anomalía, que el nervio óptico terminara directamente en la médula espinal, las neuronas de ésta, elaborarían en vez de excitaciones motrices, imágenes visuales; y si la adaptación y la selección hicieran presa en un tal organismo, dichos elementos adquirirían paulatinamente la forma y riqueza de expansiones, así como el lujo de asociaciones características de los elementos piramidales del cerebro; porque en la naturaleza viva parece imperar aquel principio teleológico de Pfluger, á saber: que *la causa de una necesidad orgánica es también la causa de la satisfacción de esta necesidad*.

Las precedentes consideraciones tienden á probar que la superior jerarquía del trabajo realizado por el ganglio cerebroide depende de sus especiales relaciones sensoriales; pero esto no hace sino trasladar la cuestión á un nuevo terreno. La verdadera solución del problema estri-

(1) *Durand*: Essais de physiologie psychologique, Paris, 1866. Véase también su libro: *Le merveilleux scientifique*, Paris, 1894.

(2) *A. Forel*: Un aperçu de psychologie comparée. *L'année psychologique*, 2 année, 1896.

(3) La hipótesis de la actividad consciente de los centros nerviosos inferiores, sostenida para la médula por Pfluger y ampliada por Durand de Gros y Forel para todos los corpúsculos nerviosos, es una concepción tan ingeniosa como atrevida. Su adopción acarrea no pocas dificultades, pero posee en cambio la ventaja de llenar el abismo dinámico que parece existir entre el ganglio cerebral y los focos nerviosos simpáticos y medulares. La cuestión, de todos modos, es árdua y suscitará seguramente graves controversias. Entre los autores que la combaten resueltamente y que consideran el cerebro como el único foco de la actividad psíquica consciente, debe ser mencionado Tanzi. Véase su reciente y bien meditado discurso: *I limiti della Psicologia. Discorso inaug. dell'anno accad. 1896 á 1897*.

baría en la demostración del cómo y por qué ciertas partes del epidermis situadas en la metamera del mencionado ganglio, se diferenciaron hasta transformarse en ojo, en oído y en aparato olfatorio. Este problema ha sido particularmente estudiado por Hebert-Spencer, quien atribuye la aparición de los órganos de los sentidos á la acción combinada de la adaptación y de la selección natural (1). Sin rechazar en absoluto la idea de que los órganos sensoriales, el ojo, por ejemplo, se deban á equilibraciones directas ó indirectas del organismo, es decir, á adaptaciones de ciertos parajes del epidermis á la acción de las ondulaciones del éter ó del aire, combinadas con la influencia perfeccionadora de la selección natural, hay que convenir que es casi imposible imaginar la aparición ó el modo de formación de ciertas variaciones iniciales que representan el punto de partida de la evolución. Así, por ejemplo: no se concibe bien por qué las manchas pigmentarias ú ojos rudimentarios de los vermes (*Turbellaria*, *Trematodes*, etc.) son redondas, pares, y residen precisamente sobre la piel que cubre el ganglio supra-esofágico y no sobre la correspondiente á otros focos nerviosos, ni porque andando el tiempo apareció delante de la mancha pigmentaria y del nervio subyacente, nada menos que un espesamiento epidérmico lenticular, cuyo radio, índice de refracción, etc., parecen calculados para proyectar una imagen distinta en la expansión del nervio óptico. Menester es confesar, que aun apelando al principio de la selección natural, es imposible explicar satisfactoriamente estos maravillosos aparatos de relación, causa eficiente, probable, como dejamos dicho, de la superior jerarquía dinámica del ganglio cefaloideo y del oficio rector que éste ejerce sobre todos los demás focos gangliónicos.

El último término de la complicación y perfeccionamiento del sistema nervioso nos lo ofrecen los vertebrados, y entre éstos los mamíferos. El ganglio cerebroideo ha adquirido proporciones considerables al compás del notable perfeccionamiento alcanzado por los órganos de los sentidos, y en él se distinguen segmentos de variada estructura (cerebro anterior, medio, intermediario, posterior, etc). Y en cuanto á la doble cadena ganglionar que nos presentan los invertebrados más inferiores, ha quedado fundida en un solo cordón nervioso, la médula espinal, protegido por una sucesión de anillos óseos ó cartilaginosos: las vértebras. A fin de reglar automáticamente todos los actos de la vida vegetativa (digestión, circulación, secreción, etc.), se ha diferenciado una nueva cadena ganglionar, el gran simpático, cuyas funciones son en parte independientes del eje cerebro-raquídeo. Finalmente, las neuronas sensitivas que en los vermes residen entre las células epidérmicas y en todo el tegumento del animal, prolongan y ramifican su expansión periférica, retiran el cuerpo proto-

(1) *H. Spencer*: Principes de Biologie. Tomo II, p. 399.

plásmico hacia el mesodermo, y después de ocupar posiciones variables en el espesor de éste, se aproximan á la médula espinal, concentrándose en acúmulos ganglionares metaméricos (1). Las distintas fases de este movimiento de concentración aparecen en la fig. 2, donde se esquematizan los descubrimientos de Retzius (2) y Lenhossék (3).

Por lo que hace á la estructura general, mantíénese el plan substancial de la cadena ganglionar de los invertebrados. A la manera de éstos, la médula de los vertebrados consta: 1.º, de *neuronas motrices*, cuya expansión funcional se ramifica sobre fibras musculares estriadas; 2.º, de *neuronas sensitivas* residentes en ganglios, fuera de la médula, á la cual envían una expansión ramificada en torno de las células motrices; 3.º, de *neuronas sensitivas de asociación* ó sensitivas de segundo orden, intercaladas entre las sensitivas primarias y las motrices; 4.º, de *neuronas motrices de segundo orden*, es decir, células residentes en el cerebro y cuya expansión funcional, corriendo á lo largo del eje cerebro-raquídeo, se arboriza en torno de las neuronas motrices; 5.º, por último, en el cerebro de los mamíferos existen neuronas sensitivas ó sensoriales de tercero (y quizá de cuarto orden), mediante las cuales, las excitaciones enviadas á la corteza por una neurona sensitiva ó sensorial de segundo orden, se propagaría á los corpúsculos de esta misma corteza, continuados con la vía piramidal ó neuronas motoras de segundo orden.

Desde el punto de vista morfológico, los elementos nerviosos de los vertebrados nos revelan un cambio importante. Las expansiones accesorias que en los invertebrados proceden de la prolongación principal, y las

(1) Las causas de esta concentración sucesiva de los corpúsculos sensitivos son difíciles de esclarecer. La primera que salta á la vista es la superior protección que las neuronas sensitivas pueden alcanzar contra las influencias nocivas del ambiente, abandonando el epidermis y concentrándose en planos mesodérmicos progresivamente más hondos. Esta emigración sería todavía más provechosa si se llegara á probar que las neuronas sensitivas cutáneas son incapaces de regeneración. También la ley de ahorro de protoplasma es aplicable á este caso, bien que no tan eficazmente como á otras disposiciones estructurales de los centros. Puesto que, conforme avanzamos en la serie animal, la prolongación periférica de los corpúsculos sensitivos se alarga y ramifica, invando zonas cada vez más extensas de la piel, la emigración de los somas ha podido economizar células nerviosas; dado que, cuando éstas residen en la piel y sólo emiten un ramo periférico ó un corto número de ramas breves, requiérese más caudal de neuronas que si la ramificación periférica alcanza gran extensión y proviene de somas hondamente emplazados. Acaso lo progresiva extensión de la arborización periférica haya sido mera consecuencia de la creciente amplitud que en la serie filogénica adquieren las superficies cutáneas. Las citadas causas suponen el juego tanto de la variación, como de la selección natural, ú otros resortes de acción análoga, capaces de fijar y exagerar las disposiciones útiles aparecidas.

(2) *Retzius*: Ueber die neuen Principien in der Lehre von der Einrichtung de sensiblen Nervensystems. *Biolog. Untersuch. Neue Folge*. Bd. IV, 1892.

(3) *v. Lenhossék*: Loc. cit.

cuales están destinadas á recoger corrientes nerviosas, nacen en las neuronas de los vertebrados del mismo cuerpo celular, tomando el nombre de *protoplásmicas* ó *dendríticas*. Esta dislocación del aparato receptor, se inicia ya, como Lenhossek ha hecho notar, en algunos corpúsculos motores de los vermes, pero sólo en los vertebrados alcanza absoluta constancia. Existen, empero, neuronas que no modifican su morfología originaria al pasar del invertebrado al vertebrado; tales son los corpúsculos sensoriales (células olfatorias, células bipolares acústicas, etc.), y en parte las neuronas sensitivas primarias, pues si bien éstas se hacen de bipo-

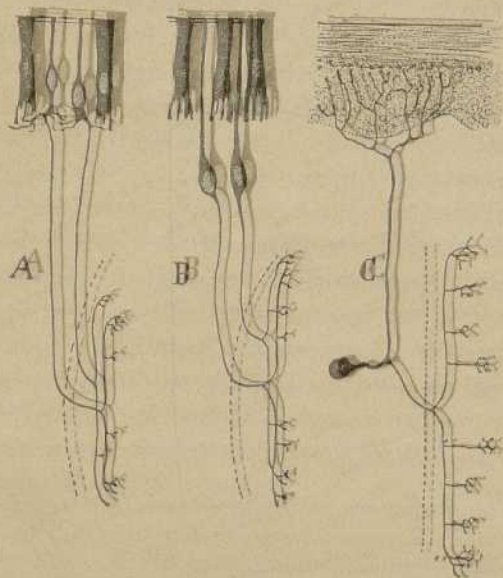


Fig. 2. — Concentración progresiva de las células sensitivas en la serie animal. — A, neuronas sensitivas de la lombriz; B, células sensitivas de un molusco; C, células sensitivas de un vertebrado. (Según Retzius).

lares monopolares, en nada se altera el número y modo de conexión de las expansiones central y periférica (1).

Si después de la rápida ojeada que acabamos de dirigir al plan fundamental del sistema nervioso, nos fijamos en las leyes que parecen haber presidido á la evolución y perfeccionamiento de este sistema, colaremos de ver que son las siguientes: 1.º, multiplicación de neuronas ó de conductores, á fin de multiplicar las asociaciones entre diversos órganos y tejidos; 2.º, diferenciación morfológica y estructural de las neuronas para adaptarlas mejor al papel transmisor que deben desempeñar; 3.º, unificar-

(1) Véase nuestro trabajo: Consideraciones generales sobre la morfología de la célula nerviosa. Madrid, 1895 (trabajo presentado al Congreso médico de Roma en 1894).

ción ó concentración de las masas nerviosas, ó ley del ahorro de protoplasma transmisor y de tiempo de conducción.

a) La multiplicación de neuronas es un hecho correlativo del progresivo aumento de las células epidérmicas, musculares y glandulares, conforme se asciende en la serie animal. Sin duda que la naturaleza pudo poner en comunicación todos los nuevos elementos musculares y epidérmicos aparecidos en cada etapa de la evolución filogénica, sin variar el número de neuronas, con tal de aumentar el número de las ramificaciones de las expansiones protoplásmicas y nerviosas de éstas. Pero si, como todo lo hace suponer, cada célula representa el conductor de una sola impresión en el espacio, la multiplicación de las ramas periféricas ó de recepción en las neuronas sensitivas, no hubiera tenido más consecuencia que disminuir sensibilidad al tegumento, ampliando demasiadamente los intervalos que deben separar dos impresiones coetáneas para que, arribadas al sensorio, suministren percepciones distintas; por otra parte, la excesiva ramificación de la expansión sensitiva central, hubiera tenido el inconveniente de diluir enormemente la conmoción aportada por la prolongación periférica; de suerte que arribado el movimiento á las neuronas motrices, carecería éste de la energía necesaria para provocar la contracción muscular. Iguales inconvenientes se seguirían de que el ganglio cerebral mantuviera, en presencia de un número creciente de neuronas motrices, la misma cantidad de conductores (vía piramidal, fascículo fundamental del cerebro anterior de los vertebrados). En fin, todo hace pensar que existe cierta proporcionalidad entre la capacidad de conducción del protoplasma y la cantidad de éste (por lo cual no sería conveniente disminuir esta cantidad por ramificación excesiva de las expansiones), así como entre el número de neuronas sensitivas y motrices y el de las impresiones distintas, capaces de ser simultáneamente transmitidas al sensorio ó al aparato locomotor.

b) La diferenciación morfológica de las neuronas es también un hecho revelado por la histología comparada de los centros nerviosos. Sobre él insistiremos más adelante, al tratar de la forma general de las células nerviosas. Séanos lícito, empero, adelantar aquí que dicha diferenciación obedece á los dos fines siguientes; 1.º, al enriquecimiento de las asociaciones celulares, cuando las neuronas multiplican y alargan las expansiones dendríticas, pasando de la figura monopolar ó bipolar á la multipolar; 2.º, á la celeridad de la transmisión, cuando, como ocurre en los ganglios raquídeos, la evolución va de la forma bipolar á la monopolar.

c) Si el progreso orgánico consistiera esencialmente en la sucesiva diferenciación y complicación macroscópica de las partes, en el sistema nervioso de los vertebrados hallaríamos casi una excepción á esta ley; sin embargo, la excepción es aparente, no real; toca á la forma general, no á la estructura íntima, que se va diferenciando y complicando á medida

que se asciende en la escala de los organismos. Semejante fenómeno, de aparente simplificación, no se ha escapado á la penetración de Herbert Spencer, que lo estudia con el nombre de *ley de integración longitudinal y transversal* del sistema nervioso (1).

«Durante la evolución de un organismo, dice el filósofo inglés, ocurren no sólo separaciones de partes, sino también coalición de ellas; no hay sólo segregación, sino agregación. En los animales anulados más bajos, en común con las larvas de los más elevados, el sistema nervioso está formado por una doble cadena de ganglios que corren de un extremo á otro del cuerpo, mientras que en los vermes superiores esa doble cadena se convierte en sencilla. En los estados primitivos del *astacus fluviatilis*, hay un par de ganglios separados para cada anillo; de los catorce pares correspondientes á la cabeza y al tórax, los tres de delante de la boca se consolidan en una masa que forma el cerebro ó el ganglio cefálico. Entre tanto, de los restantes, cada uno de los seis primeros pares se junta en la línea media, y el resto queda más ó menos separado... Aquí vemos, dice, que se verifican simultáneamente la integración transversal y la longitudinal». Añadamos que en los vertebrados, esta integración llega al sumo, pues á la cadena doble ó sencilla de los invertebrados, ha sucedido un órgano prolongado, la médula espinal, que representa la fusión de los focos separados del sistema nervioso de vermes, moluscos y crustáceos.

Cuanto á las causas de esta ley importante, Herbert Spencer no las esclarece; afirma solamente que la integración longitudinal y transversal, deriva de la tendencia que tienen á la unificación ó á la reunión las partes que desempeñan oficios semejantes. Pero la admisión de esta tendencia, sobre complicar el problema con una nueva cuestión (la de saber si existen realmente atracciones entre partes profesionalmente afines), no da cuenta del provecho que el organismo ha sacado de las citadas aproximaciones. En buena doctrina evolutiva, y con mayor motivo admitiendo el principio de la selección natural como causa eficiente de progreso morfológico y funcional, es preciso justificar todo fenómeno estructural aparecido en la serie filogénica ú ontogénica, por la utilidad real que de él pueda prometerse el organismo; pues de resultar inútil, la misma selección acabaría pronto por descartarlo. El fin utilitario, perseguido en el citado caso por la naturaleza, es sencillamente el ahorro de protoplasma combinado con la economía de tiempo.

Nada más fácil que mostrar, como puede notarse en los siguientes esquemas, que la concentración sucesiva de los corpúsculos ganglionares, primitivamente separados, economiza conductores, y permite el que una fibra, mediante una arborización terminal relativamente poco extensa, lleve la conmoción nerviosa á un gran número de corpúsculos.

(1) *Herbert Spencer*: El progreso, su ley y su causa. Traducción española de M. Unamuno, 1896.

En los esquemas A y B (fig. 3), aparece justificada la existencia de las neuronas motrices, así como la reunión de éstas en focos especiales situados lejos de los músculos. En efecto; si suponemos un sistema nervioso tan rudimentario que sólo conste de neuronas sensitivas y fibras musculares (A), sería preciso, para que una excitación cutánea pudiera abordar todos los músculos, la existencia de nueve conductores, producto de la multiplicación de los corpúsculos sensitivos por los motores. Mas si, como mostramos en el esquema B, y parece ser el caso en el sistema nervioso rudimentario de las actinias, la cadena consta de dos neuronas: la sensitiva, situada entre la piel y la motriz emplazada cerca del músculo correspondiente, la ventaja lograda desde el punto de vista del ahorro protoplásmico es casi nula, pues se hará preciso mantener todavía los nueve conductores sólo ligeramente acortados en la medida de la longitud de

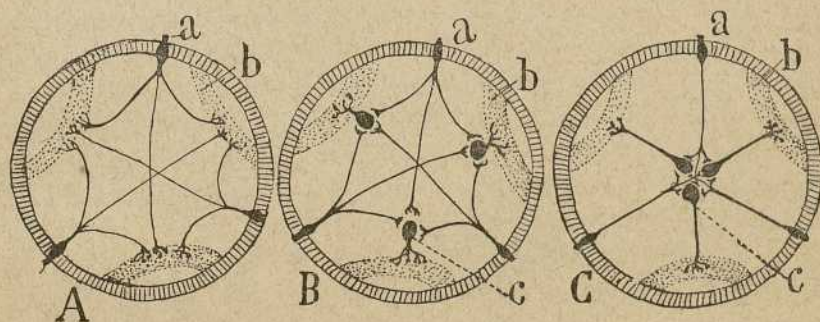


Fig. 3. — Esquemas que muestran la utilidad de la multiplicación de neuronas y la concentración de éstas en ganglios. — A, invertebrado ideal donde se supone existir solamente las neuronas cutáneas ó sensitivas; B, organismo (actinia?) en el cual existen ya las dos especies nerviosas motoras y sensitivas, pero en el cual no se ha operado aún la concentración de aquéllas; C, invertebrado en el cual (vermes) las neuronas motrices se han concentrado en ganglios.

la neurona motriz. El beneficio único, positivo, será prestar más energía al movimiento reaccional, en el supuesto probable de que la neurona motriz aporte algún contingente dinámico al acto reflejo.

Supongamos ahora la reunión en un foco ganglionar central de las neuronas motrices, es decir, lo que Herbert Spencer llamaría *integración transversal*. La simple inspección del esquema C, revela evidentemente que los mismos efectos de transmisión pueden lograrse con seis conductores tan sólo, y que, por consecuencia de la aproximación de los cuerpos celulares ó superficies de recepción de corrientes, una arborización nerviosa sensitiva, podrá ponerse en contacto con un gran número de neuronas motrices. Reducidos de este modo los conductores en la región intermedia del cuerpo del animal, quedan extensos espacios para la instalación de los grandes órganos viscerales móviles. Y, sin duda, para dar mayor albergue á estos órganos de la vida vegetativa, cuyos movi-



mientos pudieran menoscabar gravemente la integridad de los conductores, la naturaleza ha ladeado la posición de la cadena gangliónica, yuxtaponiéndola á una de las paredes de la gran cavidad hemal.

En virtud de esta misma tendencia al ahorro de protoplasma, los ganglios primitivamente pares se han reunido en la línea media (figs. 4 y 5), siendo evidente que con tal concentración ha disminuído la longitud de las comisuras transversales, necesarias para establecer solidaridad funcional en cada pareja gangliónica (corpúsculos de asociación transversal ó cruzada), así como la de los cilindros-ejes motores cruzados, es decir, los que provienen de neuronas motrices cuyo soma reside en el foco gangliónar opuesto (figs. 4 y 5, *a*). (En los mamíferos estas neuronas motrices cruzadas están reemplazadas por las comisuras sensitivas de colaterales).

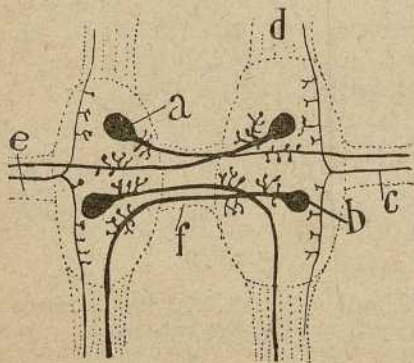


Fig. 4.—Comisuras transversales interfocales forzosamente largas en los invertebrados de doble cadena gangliónar. — *a*, neurona motriz cruzada; *b*, neurona comisural ó sensitiva de asociación; *c*, fibra sensitiva llegada de la piel; *e*, nervio; *f*, comisura transversal; *d*, comisura longitudinal.

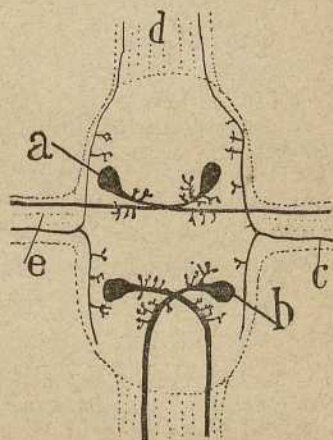


Fig. 5.—Acortamiento de los conductores transversales por fusión en sencilla de la doble cadena gangliónar. Las letras designan los mismos objetos.

A igual ley obedece la integración longitudinal de los focos nerviosos tan acusada en los vertebrados. El apartamiento de las neuronas distribuídas en grupos axiales reunidos por comisuras longitudinales de tubos nerviosos, acrecienta sin provecho la extensión, tanto de los conductores sensitivos de asociación interfocal (rama ascendente y descendente de los tubos sensitivos), como de los arribados del ganglio cefálico (vía piramidal y sus análogas), y como de los constitutivos de vías longitudinales sensitivas de segundo orden (células comisurales y de los cordones). Por consiguiente, la aproximación longitudinal de los citados focos disminuirá el curso de los citados conductores, economizándose protoplasma su-

pérfluo y obteniéndose mayor celeridad de transmisión. De todo lo cual saldrá particularmente ganancioso el cerebro, ya que, por una parte, le llegarán más pronto las excitaciones sensitivas (vía sensitiva central ascendente), y, por otra, podrá obrar con mayor rapidez sobre las neuronas motrices. Añadamos aún, que la disminución de las distancias longitudinales que median entre las neuronas motrices, permitirá á las fibras de la vía piramidal abarcar, con una relativamente poco extensa arborización, un considerable número de células.

Se ve, por lo expuesto, que la naturaleza ha resuelto á favor de la concentración longitudinal y transversal de los ganglios este importante problema: crear el mayor número posible de asociaciones con la menor longitud posible de conductores, y sin daño, antes con notable beneficio en muchos casos de la celeridad de las transmisiones (1).

Desde el punto de vista dinámico, la progresiva diferenciación del sistema nervioso parece responder á este fin esencial; mejorar y ampliar el acto reflejo haciendo intervenir en la conducción muchas series de neuronas de asociación, para que de este modo todos ó casi todos los músculos del organismo puedan entrar en juego y desenvuelvan actos admirablemente coordinados y congruentes á la defensa del animal. Como dice oportunamente Huxley (2) la máquina orgánica puede compararse á una caja de música en la cual, la presión de un resorte pone en acción un mecanismo que toca una ó varias melodías, ó también á esos aparatos de feria, en los cuales, si se echa una moneda, ejecutan una fotografía ó dan movimiento á un cilindro fonográfico.

Estos mecanismos inconscientes subsisten hasta en los vertebrados superiores y tienen su asiento tanto en la médula como en el cerebro. Ellos constituyen el gran fondo de las adaptaciones del sistema nervioso á las necesidades de la vida, adaptaciones fijadas por la herencia y acaso mejoradas por la selección natural, ú otros resortes orgánicos todavía desconocidos.

En los vertebrados superiores, coincidiendo con la aparición de la célula piramidal del cerebro, surge un nuevo factor dinámico (acaso existente ya de manera rudimentaria en los invertebrados): el almacenamiento de las impresiones sensitivo-sensoriales recolectados del mundo exterior y su transformación en ideas y voliciones. Tal excitación sensorial, una sensación visual, por ejemplo, no será enteramente reflejada por la reacción motriz automática, sino que será en parte absorbida y retenida indefinidamente por las neuronas cerebrales, para dar lugar mucho tiempo después, y con ocasión de nuevas excitaciones del mundo

(1) La doctrina aquí enunciada ha sido publicada en nuestro trabajo: *Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas. Revista trimestral micrográfica*, núm. 1, 1897.

(2) *Huxley: L'écrevisse*, trad. franc. de E. Anglave. París, 1880.

exterior ó de estímulos internos, á manifestaciones motrices de varia naturaleza. Esta absorción de la conmoción sensorial ó sensitiva, sobre la cual ha insistido particularmente Forel (1), representa una de las condiciones indispensables de los fenómenos que llamamos recuerdo, pensamiento, juicio y volición. El *subtractum* de tan elevadas actividades, no es probablemente otro que el conjunto de las neuronas de asociación de la corteza cerebral, es decir de aquellas células que establecen asociación entre todos los focos sensitivos y sensoriales centrales.

(1) A. Forel : Gehirn und Seele, 1894.

---

## CAPITULO II

### RESEÑA DE LOS MÉTODOS DE INVESTIGACIÓN Y PRINCIPALES DESCUBRIMIENTOS QUE Á ELLOS SE DEBEN

El sistema nervioso de los vertebrados es una trama resultante del entretrejimiento y superposición de tres factores principales: las células nerviosas, las células neuróglícas y los corpúsculos epiteliales. Los tubos ó fibras, que muchos autores consideran como elementos de composición del tejido nervioso, son meras expansiones de los corpúsculos ganglionares, y no pueden, lógicamente, estimarse como unidades citológicas y fisiológicas de aquél.

De la yuxtaposición, en variables proporciones, de los susodichos elementos, engéndranse los órganos nerviosos, entre los cuales deben distinguirse tres categorías: 1.<sup>a</sup> *Centros nerviosos*, es decir, órganos donde residen los somas ó cuerpos de las neuronas, y en donde tienen asiento las principales conexiones intercelulares. Estos centros deben subdividirse en: eje *cerebro-raquídeo*, *ganglios sensitivos* y *ganglios simpáticos*. 2.<sup>a</sup> *Nervios ó cordones nerviosos*, á cuya formación concurren especialmente las expansiones largas de las neuronas y los corpúsculos neuróglícos. 3.<sup>a</sup> Y, por último, las *terminaciones periféricas* de los cordones nerviosos, ó sean las disposiciones adoptadas por las expansiones largas de las neuronas para entrar en conexión, ora con músculos, ora con glándulas, ya con epitelios y aparatos sensitivo-sensoriales.

De todos estos órganos, los nervios y sus terminaciones en la piel y los músculos, fueron los primeros cuya estructura pudo ser suficientemente esclarecida. Pero los centros nerviosos, órganos de complicadísima arquitectura, han resistido durante muchísimos años á la curiosidad de los sabios, pudiendo afirmarse que sólo recientemente, y merced á la invención de métodos analíticos ingeniosísimos, nos van entregando progresivamente el ansiado secreto de su íntima estructura. Quien se extrañe de la tardanza con que la ciencia ha logrado rasgar una parte del velo que cubría la anatomía íntima de la substancia gris, considere que el eje cefalo-raquídeo es infinitamente más complicado que cualquier otro órgano ó tejido. Así, por ejemplo, los elementos de los sistemas cartilaginoso, epitelial, muscular, etc., son esféricos, poliédricos ó cilíndricos, y nada más fácil que ponerlos en evidencia, ora por la disociación, ora por el método de los cortes, resolviendo de una vez el problema de sus conexiones recíprocas. En cambio, la célula nerviosa, abstracción hecha de algu-

nos corpúsculos sensitivos ó sensoriales, afecta una figura estrellada, y sus expansiones son tan finas, largas y ramificadas, y se entremezclan tan íntimamente, que ni el método común de los cortes ni el de la disociación, son capaces de mostrarnos la terminación real de las expansiones, y por consiguiente, el modo de unión de las neuronas; todo lo más, podrían revelarnos la morfología del soma y la de las más espesas prolongaciones de éste. Añadamos aún, para que se acabe de comprender lo difícil de semejante análisis: la blandura, alterabilidad y extrema delgadez de las citadas expansiones, así como la extraordinaria longitud del axon ó prolongación funcional, que alcanza, á veces, centímetros y aun decímetros; la falta cuasi total de atracción de los susodichos apéndices por los agentes tintóreos; el ningún contraste de índice de refracción entre el cemento intercelular y el protoplasma, y, por último, la concurrencia en los plexos de la substancia gris de infinitos filamentos neuróglícos extremadamente parecidos, en aspecto y dimensiones, á las expansiones de los corpúsculos ganglionares. No es, pues, de extrañar que haya costado más de cincuenta años de trabajos porfiados la resolución del problema general de las conexiones intercelulares y del origen central de los nervios, y que hoy mismo, á pesar del perfeccionamiento de los métodos, quede todavía mucho que esclarecer tocante á la fina anatomía del cerebro, bulbo y médula espinal. Champolion, adivinando el lenguaje muerto de los geroglíficos egipcios, y Layard y Rawlinson, desentrañando el misterioso sentido de los caracteres cuneiformes de las inscripciones de Ninive y Babilonia, se han propuesto problemas mucho más sencillos que los neurólogos; pues éstos han tenido que adivinar primero, y con ayuda de métodos ingeniosos, la existencia de esos mismos caracteres misteriosos llamados células (de esas *estratificaciones de incógnitas*, como Letamendi llamaba á las capas de pirámides de la corteza cerebral), para luego después penetrar en el arcano de su significación y actividades.

En tan loable y audaz empeño han consumido su vida, sin lograr más que esclarecimientos parciales y síntesis prematuras, dos ó tres generaciones de investigadores, cabiendo vaticinar, sin temor de caer en exageración, que el perfecto acabamiento del edificio de la neurología demandará todavía la labor de muchos siglos.

Los métodos á los cuales debemos nuestro relativo conocimiento de la estructura de los centros nerviosos, son muy numerosos y han variado según las épocas y al compás de los progresos de la ciencias auxiliares: la física y la química.

Cuando el microscopio era un instrumento harto imperfecto aún, el único método de estudio consistía en la comprobación de los aspectos de las secciones macroscópicas de los centros, asistida por las enseñanzas que suministraba la disección con el escalpelo y las pinzas. Así procedieron

los anatómicos de fines del pasado y comienzo del presente siglo, tales como Vicq'd'Azyr, Arnold, Foville, Burdach, Henle, Reichert, etc. A pesar de la sagacidad y paciencia demostrada por estos ilustres anatómicos, la estructura del eje cerebro-espinal recibió pocos esclarecimientos; lo que se comprende fácilmente, dado que son microscópicos los elementos constitutivos de la substancia gris, y que, por consecuencia, sólo del microscopio, asociado al empleo de reactivos capaces de establecer diferencias entre las células nerviosas, cabe esperar positivos avances en el conocimiento de la intrincada urdimbre de la misma.

a) **Método de disociación.**— Un gran impulso se dió al conocimiento del tejido nervioso cuando los anatómicos sometieron éste ora á la disociación mecánica con las agujas, ora á la influencia de substancias, tales como el ácido crómico, el bicromato de potasa diluído, el suero iodado, etc., susceptibles de reblandecer el cemento intercalar de las células ganglionares y de facilitar notablemente la separación de las mismas.

Con este valioso método, asociado naturalmente al examen micrográfico, la anatomía balbucó las primeras incompletas respuestas á las reiteradas interrogaciones de la psicología y fisiología, que exigían una noticia precisa sobre la estructura del eje encefalo-raquídeo. Así, Ehrenberg, examinando con el microscopio los nervios disociados, descubrió en 1833 los tubos nerviosos de mielina; y más tarde (1847), sometiendo á igual método los ganglios y la trama gris de los centros, Remak, Hannover, Helmholtz, Wagner, etc., atisbaron por primera vez las células ganglionares y señalaron su forma comunmente multipolar. Créyose desde luego, que todos los apéndices brotados de aquellas células eran de igual naturaleza y se continuaban con los tubos de los cordones nerviosos; empero no tardó R. Wagner (1) en reconocer, estudiando los elementos gigantes del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo, que, de las citadas prolongaciones, sólo una afectaba caracteres de fibra nerviosa y alcanzaba considerable longitud. Parecida aserción emitió también Remack (2) en lo concerniente á las gruesas células multipolares de la médula espinal del cerebro y médula del buey.

Al ilustre Deiters (3), quien modificó ventajosamente el método de disociación, proponiendo por primera vez las soluciones débiles de bicromato potásico, estaba reservado generalizar la doctrina del dualismo anatómico y funcional de los citados apéndices celulares á todo corpúsculo ganglionar y á todos los vertebrados. En sentir de este sabio, al cual debe-

(1) *Wagner*: Neurologische Untersuchungen, 1847. Y Ueber den Bau d. electrischenorganen im Zitterrochen, 1847.

(2) *Remack*: Obserbat. anat. et mikros. de systema nervosi structura. Berol. 1838. Muller's Archiv. 1844.

(3) *Deiters*: Untersuchungen uber Gehirn und Rückenmark. Braunschweig. 1865.

mos también el descubrimiento de los corpúsculos neuróglícos ó células en araña, la célula nerviosa multipolar posee dos clases de prolongaciones: una fina, lisa, no ramificada y continuada con un tubo nervioso (cilindro del eje ó *Achsencylinderfortsatz* de dicho autor); y varias gruesas, cortas, de contorno áspero, notablemente ramificadas, que llamó apéndices *protoplásmicos*.

Grande fue el progreso realizado por Deiters, pues desde entonces se tuvo un criterio seguro — la existencia de una expansión fina continuada con un tubo nervioso — para caracterizar el corpúsculo ganglionar y distinguirlo de las células de la neuroglia. Los sabios que posteriormente estudiaron la substancia grís, ora por el método de la disociación, ora por el de los cortes finos y transparentes, introducido en la ciencia por Rolando y Stilling, apenas hicieron otra cosa, tocante á la morfología del corpúsculo nervioso, que confirmar en todas sus partes y en diversos vertebrados el esquema de Deiters (Schültze, Kölliker, Waldeyer, Henle, Gerlach, Ranvier, Schwalbe, Meinert, etc.).

Desgraciadamente, Deiters, fiando demasiado de las apariencias engañosas que ofrecen las expansiones protoplásmicas incompletamente disociadas ó examinadas en cortes, admitió la posibilidad de que brotasen del contorno de estas finas fibrillas, acaso continuadas con verdaderos tubos medulados. Semejante conjetura fue el germen de una teoría errónea formulada por Gerlach, la cual ha ejercido funesta influencia en la dirección de las investigaciones neurológicas durante más de veinte años.

Gerlach (1), basándose en los resultados obtenidos por el método de los cortes coloreados, ora por el carmín, ora por el cloruro de oro y potasio, afirmó que las expansiones protoplásmicas se resuelven en una red de mallas apretadas extendidas por toda la substancia grís. De semejante red, y por reunión de sus trabéculas, se formarían fibras nerviosas que, pasando á la substancia blanca, se continuarían con los nervios. Habría, pues, dos modos de origen de los tubos nerviosos: el *directo*, ya señalado por Deiters, y el *indirecto* ó por redes protoplásmicas intersticiales. Por lo que toca á la médula espinal, donde particularmente fue aplicada la doctrina de Gerlach, se admitía que los tubos de las raíces anteriores ó motrices nacían directamente en las células del asta anterior, mientras que los de las posteriores ó sensitivas, después de ramificarse prolijamente en el seno del asta posterior, se continuaban con la red protoplásmica engendrada en esta región por los corpúsculos ganglionares. Con semejante hipótesis, la misma doctrina de Deiters perdía generalidad, puesto que, para Gerlach, los elementos relacionados con fibras nerviosas sensitivas podrían carecer de prolongación funcional ó de cilindro-eje.

Esta doctrina dualista se apoyaba en un hecho positivo, pero mal in-

(1) Gerlach: Von dem Rückenmark, *Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben*. Bd. II, 1871.

terpretado: la existencia de un plexo intersticial de fibrillas en el seno de la substancia gris. A semejanza de lo que ocurre casi siempre con las hipótesis halagadoras de nuestra ingénita tendencia á encerrar lo complicado en una fórmula simple, la teoría de Gerlach, que, en realidad, descartaba más bien que explicaba el árduo problema de la estructura de la substancia gris, tuvo calurosos adeptos, y reinó despóticamente en la ciencia hasta hace pocos años. Entre los resueltos partidarios de la misma, es preciso mencionar á Boll, Remak, Meinert, J. Lenhossék y Bela Haller. Este último extendióla á los ganglios de los invertebrados, donde se ha mantenido tenazmente hasta hace pocos años.

No todos los espíritus, empero, fueron arrastrados por la sugestión ejercida por la doctrina de Gerlach. Así, Max Schülze, sólo con grandes reservas admitía las anastomosis, declarando que ni en las voluminosas células del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo ni en las pirámides cerebrales logró jamás demostrarlas (1). Parecidos escrúpulos manifestaba Henle (2), pues declaraba poco fundadas, tanto las redes finas de Gerlach, como las comisuras ó anastomosis, á favor de gruesas ramas, que habían mencionado R. Wagner, Clarke, Lenhossék (padre), Valentin, Remak, Bidder, Stilling, Beale, Frey, Courvoisier, etc. Las juiciosas razones alegadas por Henle contra la legitimidad de la interpretación de Gerlach y sus secuaces, son tan elocuentes, que hoy mismo pueden esgrimirse victoriosamente contra Dogiel (3), autor de mérito indiscutible, quien por una incomprensible terquedad, mantiene todavía el viejo error de las anastomosis.

Esta concepción *a priori* de Gerlach sólo es comparable á la aserción caprichosa de Harles (4). Este autor creyó percibir que la expansión nerviosa de las grandes células del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo salía del núcleo, y á seguida, como si se tratara del hecho más sencillo y verificable, toda una pléyade de observadores, algunos de mucho mérito, confirmaron tan singular disposición. Los nombres de Axmann, Wagner, Beale, Arnold, Frommann, Jolly, etc., prueban hasta qué punto son contagiosas las ideas erróneas, con tal de que lleven el sello del ingenio, y cuán fácilmente puede un sabio reflejar sobre el objeto de sus indagaciones la doctrina ó esquema científico á la moda.

Ciertamente, tales ilusiones sólo son posibles en presencia de las imágenes inciertas creadas por métodos insuficientes. Cuando ante nuestros ojos aparecen de manera neta y terminante los detalles de la morfología

(1) *Max Schülze*: Allgemeines ueber die Structurelemente des Nervensystems Stricker's Handbuch der Lehre von der Geweben 1. Band. 1871.

(2) *Henle*: Handbuch der Nervenlehre 2. Aufl. 1879.

(3) *Dogiel*: Zur Frage uber das Verhalten der Nervenzellen zu einander. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1893.

(4) *Harless*: *Muller's Archiv.* 1846, p. 347.



ó estructura buscadas, la hipótesis reinante pierde sus prestigios, y cesa el espejismo extraño que nos hace ver, exteriorizada en la preparación microscópica, nuestra concepción *a priori*. En micrografía, sobre todo, es donde más particularmente se aplica este principio: la fuerza sugestiva de las hipótesis reinantes sobre una cuestión dada, es inversamente proporcional á la perfección analítica de los métodos de estudio.

El método de disociación fue aplicado muy hábilmente por Max Schültze, quien se sirvió de preferencia del suero iodado. También Deiters fue peritísimo en el manejo de este método, hasta el punto que los dibujos que publicó de las células motrices de la médula espinal son tan perfectos y fieles, que hoy mismo podrían ventajosamente emplearse para ilustrar nuestros libros. La desventaja de este método estriba en la dificultad con que se aplica al cerebro, cuyos elementos poseen finos y largos apéndices, los cuales se rompen siempre en las tentativas de disociación. En compensación, los reactivos aisladores revelan claramente la verdadera morfología del soma y apéndices dendríticos gruesos, cuyos contornos aparecen libres y exentos de anastomosis. Por esta razón, los cultivadores del método de disociación evitaron los groseros errores en que han caído muchas veces los devotos del método de los cortes finos, en los cuales la enorme complicación del plexo protoplásmico intercelular de la substancia gris y la indispensable mutilación de las expansiones, imposibilita la persecución total de éstas, y, por ende, la determinación de sus verdaderas relaciones.

**Método de Stilling, ó de los cortes finos comparados.**—La introducción de este valioso recurso en el estudio de los centros nerviosos, débese á Stilling (1), quien ya en 1842 propuso el bicromato de potasa para endurecer la médula y cerebro, y efectuó series de cortes finos, cuyo examen comparado permitía la determinación del área ocupada por los focos grises y la persecución fructuosa de los haces de la substancia blanca. Este método fue perfeccionado por Gerlach (2), que acentuó el contraste de las diversas partes del tejido nervioso, coloreándolas con carmín amoniacal, así como con el cloruro de oro.

Ulteriormente, introdujeron todavía nuevas y transcendentales mejoras, Exner (3) con su procedimiento de coloración (por el ácido ósmico y el amoníaco) de los tubos nerviosos medulados, Freud con su procedimiento de impregnación con el cloruro de oro (4) y sobre todo C. Weigert (5), á quien debemos agradecer un excelente procedimiento de te-

(1) *Stilling*: Ueber den Bau der optischen Centralorgane. Cassel. 1852.

(2) *Gerlach*: *Centralbl. f. der medicin. Wissensch.* 1867, y *Mikroskopischen Studien.* 1858.

(3) *Exner*: *Sitzb. d. k. Akad. Wissensch. Wien.* 1881.

(4) *Freud*: *Centralbl. f. die med. Wissensch.* 1884.

(5) *C. Weigert*: *Fortschritte der medicin.* Bd. II u. III. 1884.

ñido de la mielina de las piezas induradas en bicromato potásico, procedimiento fundado sobre la propiedad que la hematoxilina posee de formar lacas oscuras en presencia de las sales de cromo. Simplificado y mejorado por Pal, el citado método de Weigert se emplea hoy constantemente en todos los laboratorios (1). Las modificaciones de Wassalle (2), Kultschitzky (3) y Schaffer (4) son también ventajosas en casos determinados.

En estos últimos años han aparecido todavía nuevos métodos de coloración de las secciones del tejido nervioso: el de Nissl, que consiste en impregnar de rojo Magenta ó de azul de metileno  $\beta$ , cortes finos de piezas induradas en alcohol, con lo que se consigue demostrar la existencia de inclusiones cromatófilas dentro del protoplasma celular (5); el de Weigert para la neuroglia (6), especie de método de Gram modificado, por virtud del cual se tiñen selectivamente en azul las fibrillas neuróglícas que surcan la substancia gris y blanca; el de Azoulay (7), basado en la coloración negra que el ácido tánico produce, en presencia del ácido ósmico, y por virtud del cual los tubos medulados destacan en moreno obscuro ó color negro sobre fondo gris pálido; el de Rehm (8) y el de Rosin (9), por virtud de los cuales se aprecian ciertas particularidades de composición química del protoplasma y núcleo, etc.

Grandes han sido las conquistas histológicas logradas con los referidos métodos: el conocimiento de la estructura del protoplasma y del núcleo (coloración con carmín, con el rojo Magenta, etc.); el esclarecimiento del curso de muchos haces de tubos medulados (método de Exner, Weigert, Freud, Azoulay, etc.); la observación de centrosomas en determinados corpúsculos ganglionares, según ha demostrado Lenhossék (10), á favor de la hematoxilina (método de M. Heidenhaim); pero ninguno de los referidos recursos puede revelarnos el curso y modo de terminación de las expansiones protoplásmicas, ni el itinerario y destino de los axones

(1) Pal: *Wiener med. Wissensch.* 1886.

(2) Wassalle: *Rivista sperimentale di freniatria.* Tom. XV y XVII.

(3) Kultschitzky: *Anatomischer Anzeiger.* Bd. IV u. V. 1889 u. 1890.

(4) Schaffer: *Anatomischer Anzeiger.* Bd. V. 1890.

(5) Nissl: Ueber die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde: *Tagebl. d. Naturforsch. zu Strasburg.* 1885, y Ueber eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgane: *Centralbl. f. Nervenheilk. u. Psychiatr.* Bd. 22. 1894.

(6) Weigert: Beitrage zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia. Frankfurt. 1895.

(7) Azoulay: *Anatomischer Anzeiger.* Bd. X. 1894.

(8) Rehm: Einige neue Farbungsmethoden. *Munch. med. Wochenschrift.* 1892.

(9) Rosin: Ueber eine neue Farbungsmethode des gesammten Nervensystems. *Neurol. Centralbl.* 1895.

(10) v. Lenhossék: Centrosom u. Sphaere in der Spinalganglienzellen des Frosches. *Aus d. Sitzungsab. d. Würzb. Phys. med. Gessellsch.* 1895.

más finos y arborizaciones nerviosas terminales. Con ninguno de ellos cabe tampoco abordar fructuosamente el espinoso problema de las conexiones intercelulares.

Esta gran laguna técnica se llenó con el hallazgo del método de las impregnaciones metálicas. En 1873, Golgi (1), un sabio italiano de gran mérito, creó un método que por primera vez nos permitió contemplar enteros, y en su posición y forma naturales, los corpúsculos nerviosos de los centros, convirtiendo en fácil y llana empresa la persecución de las ramificaciones protoplásmicas y nerviosas terminales. Como todos los descubrimientos notables, debióse quizás á la casualidad, puesto que hoy mismo no puede darse racional explicación de la singular reacción sobre que se funda el método del sabio de Pavía. Este método consiste esencialmente en someter por veinticuatro horas á la acción de una solución al 0'75 de nitrato de plata, piezas nerviosas previamente endurecidas, ora en líquido de Müller, ora en una mezcla de éste y de ácido ósmico. La solución argéntica produce un precipitado rojo ladrillo de bicromato de plata, que tiene la singular virtud de depositarse exclusivamente en ciertos elementos ó en determinadas fibras nerviosas á quienes presta un color negro ó pardo casi opaco. Como el fondo no teñido se muestra totalmente transparente, y como de ordinario los corpúsculos impregnados son pocos, desaparece ó se aminora notablemente aquella dificultad extraordinaria de interpretación ofrecida por el plexo nervioso intersticial de la substancia gris, examinado en los cortes finos coloreados con carmín ó con hematoxilina. Ante la clarísima imagen que nos ofrecen los corpúsculos nerviosos impregnados, se desvanecen, tanto la famosa red de Gerlach, como los brazos protoplásmicos de Valentín y Wagner.

Asistido por un método analítico tan poderoso, Golgi completó rápidamente la noción morfológica de la célula nerviosa con los siguientes datos, confirmados plenamente después por Sala, Fusari, Mondino, Hansen, Tartuferi, Kölliker, Forel, nosotros, van Gehuchten, His, P. Ramón, Martinotti, Retzius, Edinger, Schaffer, Calleja, Cl. Sala, Held, Oyarzum, Lugaro, Azoulay, etc. :

- 1.º Las expansiones protoplásmicas terminan por cabos libres.
- 2.º Todo corpúsculo nervioso posee una expansión funcional, la cual emite en su curso fibrillas colaterales repetidamente ramificadas.
- 3.º Por lo que hace al comportamiento del cilindro-eje, existen dos tipos de corpúsculos nerviosos : el *tipo primero*, es decir, aquel cuya expansión funcional conserva su individualidad, marchando á la substancia

(1) Golgi : *Sulla struttura della sostanza grigia del cervello*. GAZETTA MÉDICA LOMBARDA. T. VI, 1873.—Véase también su obra de conjunto, *Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso*, Milano, 1886, y la reciente colección de todas las Monografías del sabio de Pavía, publicada bajo el título de *Untersuchungen ueber den feineren Bau der centralen und peripherischen Nervensystems*. Jena, 1894.

blanca ó á las raíces motrices (médula) después de emitir filamentos colaterales; y el *tipo segundo*, ó sea aquel cuyo axon se resuelve inmediatamente, y en plena substancia gris, en una ramificación terminal (1).

En la labor de Golgi había dos cosas fecundas: el método y los hechos; pero existía un elemento perturbador y reaccionario, la interpretación fisiológica de los datos estructurales adquiridos. Nadie puede sustraerse á la influencia del ambiente científico. Y Golgi, confirmando esta regla, tomó del medio intelectual que le rodeaba el prejuicio de las redes intersticiales de Gerlach, y el supuesto, no menos equivocado, del dualismo de origen de los nervios, con lo que, merced á su gran autoridad, impidió, durante más de diez años, la eclosión de la verdadera concepción estructural de la substancia gris. Como nosotros hemos demostrado primeramente, y tendremos ocasión de exponer más adelante, ninguna de las tres hipótesis cardinales del sabio italiano—existencia de una red nerviosa intersticial, papel meramente nutritivo de las expansiones protoplásmicas y distinción de dos tipos fisiológicos de células nerviosas, el motor y el sensitivo—está de acuerdo con los hechos de observación.

Nuestras investigaciones, recayentes en muchas provincias del sistema nervioso, é iniciadas ya en 1887 (2), nos llevaron á rectificar algunas de las inducciones fisiológicas de Golgi, y á añadir algunos datos esenciales que pueden formularse así:

1.º Las colaterales de los cilindros-ejes y las ramificaciones terminales de éstos acaban por ramitas libres, del mismo modo que las prolongaciones protoplásmicas. La célula nerviosa representa, por tanto, una individualidad perfecta, una *neurona*, para emplear la expresión imaginada por Waldeyer.

(1) Antes que Golgi había ya señalado Gerlach las ramificaciones del cilindro-eje de algunas células, por ejemplo, de los corpúsculos de Purkinje del cerebelo (*Gerlach: Mikroskopischen Studien y Handbuch d. Gewebelehre*, 5 Aufl. 1867). También Meinert las dibuja en la expansión funcional de las gruesas células del asta de Ammon. Pero tales aserciones deben estimarse como vislumbres ó adivinaciones, por cuanto sólo el método de Golgi demuestra claramente la existencia de las referidas ramillas colaterales (*Meinert: Manual de Stricker*, 1871, *Von Gehirne der Säugethiere*).

(2) *Cajal: Estructura de los centros nerviosos de las aves. Revista trimestral de Histología*, 1888 y 1889.

— Conexión general de los elementos nerviosos. *Med. práctica*, 1889.

— Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. *Anat. Anzeiger*, n.º 3 y 4, 1890.

— Contribución al estudio de la médula espinal. *Rev. trim. de Histol.*, números 3 y 4, 1889.

— A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses, & *Anat. Anzeiger*, n.º 21, 1890.

— Sur l'origine et la direction des prolongements nouveaux dans la couche moléculaire du cervelet. *Int. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, 1889.—El resto de nuestras publicaciones será oportunamente citado.

2.º La terminación libre del cilindro-eje se comprueba también durante la época embrionaria (*cono de crecimiento*).

3.º Las ramificaciones nerviosas terminales no se juntan á otras ramillas de igual naturaleza, sino que se aplican por contacto, ora sobre el cuerpo, ora sobre las expansiones protoplásmicas de otros elementos nerviosos.

4.º Las corrientes nerviosas pasan, pues, desde las fibras nerviosas terminales al protoplasma celular, el cual goza también de propiedad conductriz, contra la opinión dominante que asignaba á las prolongaciones cortas ó dendríticas un oficio meramente nutritivo.

5.º Los nervios sensitivos y sensoriales tienen su origen, como ya señaló His, en células ganglionares extra-centrales, de las cuales representan la continuación de la expansión funcional. A su arribo á los centros ésta se bifurca, engendrando una rama ascendente y otra descendente, de las cuales brotan numerosas fibras colaterales aplicadas sobre el cuerpo de las neuronas motrices y de asociación.

6.º El cilindro-eje de muchas células nerviosas centrales, se bifurca asimismo en cuanto llega á la substancia blanca. En ocasiones, esta división genera tres y más tubos destinados á diversas regiones de la substancia blanca.

Las referidas adquisiciones del método de Golgi, modificado por nosotros en algunos detalles, han sido confirmadas en diversos vertebrados por un gran número de observadores, entre los cuales deben citarse: Kölliker, Van Gehuchten, Retzius, Lenhossék, Held, P. Ramón, Cl. Sala, Azoulay, Petrone, Lugaro, Edinger, Calleja y otros. Algunos sabios, tales como Retzius y v. Lenhossék, han aplicado también el cromato de plata (nuestro método de *doble impregnación*) á los invertebrados, logrando confirmar los datos esenciales de la morfología de las neuronas, y haciendo grandes descubrimientos en el sistema nervioso ganglionar de vermes, moluscos y crustáceos. En los vertebrados inferiores, los autores que más han trabajado con este método han sido Fusari (1), P. Ramón (2), L. Edinger (3) y Cl. Sala (4).

(1) *Fusari*: Untersuchungen uber die feinere Anatomie dei Gehirnes des Teleostier. *Intern. Monatschr. f. Histol. u. Physiol.*, 1887.

(2) *P. Ramón*: Investigaciones de Histología comparada en los centros ópticos de los vertebrados. Tesis: Madrid, 1890.

— El encéfalo de los reptiles, 1891.

— Investigaciones micrográficas en el encéfalo de batracios y reptiles, etc. Zaragoza, 1894.

— Estructura del encéfalo del camaleón. *Rev. trim. microg.*, 1896.

(3) *Edinger*: Consúltese aparte otros trabajos que se citarán oportunamente y su reciente libro: Vorlesungen uber den Bau der nervösen Centralorgane, &. 1896.

(4) *Cl. Sala Pons*: Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona, 1892.

— La corteza cerebral de las aves, 1893.

— La neuroglia de los vertebrados. Tesis, 1894.

Los cultivadores del método de Golgi, y singularmente Kölliker (1), Van Gehuchten (2), Retzius (3), Lenhossék (4) y Held (5), no se han limitado á confirmar las conquistas debidas á Golgi y á nosotros, sino que, buscando nuevos objetos de estudio, y escudriñando con rara sagacidad la íntima estructura de la médula, cerebello, bulbo olfatorio, centros ópticos, ganglios raquídeos y simpáticos, bulbo y protuberancia, etc., han realizado importantes descubrimientos: de ellos hablaremos oportunamente.

(1) *A. v. Kölliker*: Los principales trabajos de este sabio en lo tocante al sistema nervioso son:

- Dans Kleinhirn. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 49. 1890.
- Das Rückenmark. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 51. 1890.
- Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. II. 1893 á 1896. El último tomo de esta obra contiene un voluminoso y detallado estudio de la estructura de los centros nerviosos.

(2) *v. Gehuchten*: La Structure des centres nerveux: la moelle epinière et le cervelet. *La cellule*, T. VI, 2 fasc. 1890.

— *v. Gehuchten et Martin*: Le bulbe olfactif de quelques mammiferes. *La cellule*, T. VII, 1891.

— La Structure des lobes optiques de l'embryon de poulet. *La cellule*, T. VIII, 1 fasc. 1892, &.

— Contribution à l'étude de la moelle epinière chez les vertebres. *La cellule*, 1897, &.

(3) *Retzius*: Ueber der Bau der Oberflächenschichte der Grosshirnrinde beim Menschen und bei der Säugethieren. *Biologiska Foreningens Forhandlingar*, 1891.

— Ueber die Golgi'schen Zellen und die Kletterfasern Ramón Cajal's in der Kleinhirnrinde. *Biol. Untersuch. Neue Folge*, Bd. IV, 1892.

— Studien über Ependym und Neuroglia. — Die nervösen Elemente im Rückenmarks der Knochenfische. — Zur Kenntniss der Ersten Entwicklung der nervösen Elemente im Rückenmarks des Hühnchens, & *Biologischen Untersuchungen Neue Folge*, Bd. V, 1893.

— Ueber den Typus der sympathischen Ganglienzellen der höheren Thiere. *Biol. Untersuch.*, Bd. III.

— Weiteres über die Endigungsweise des Gehornerven. *Biol. Unter.*, Bd. V, 1893. Y otros muchos trabajos que oportunamente se citarán.

(4) *v. Lenhossék*: Die Nervenendigungen in den Maculae und cristae acusticae. Sonder Abdruck aus den «*Anatomischen Heften*». Herausgegeben von F. Merkel u. Bonnet.

— Zur Kenntniss der Neuroglia des menschlichen Rückenmarks. *Verhandl. d. Anat. Gessellschaft.* Mai 1891.

— Beobachtungen an der Spinalganglien u. Rückenmarks v. Pristiurus Embryonen. *Anat. Anz.*, Bd. VII, 1892. Y sobre todo su libro importante, ya citado, sobre la médula espinal.

(5) *Held*: Die Endigungsweise der sensiblen Nerven im Gehirn. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1892.

— Die centrale Gehorleitung. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1893.

— Beiträge zur feineren Anatomie des Kleinhirns und des Hirnstammes. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1893.

En 1886, un ilustre sabio alemán, Ehrlich (1), creó otro método de estudio, que posee la gran ventaja de colorear intensa y selectivamente, á la manera de cromato de plata, las expansiones protoplásmicas y ramificaciones nerviosas. En manos de histólogos tan expertos como Arnstein, Dogiel, Smirnow, Retzius, Biedermann, Allen, Bethe, Rina Monti, Kallius, etc., este método ha aportado grandes esclarecimientos al conocimiento de las terminaciones nerviosas periféricas y singularmente al de la estructura de la retina. Retzius (2), sobre todo, aplicó el azul de metileno, con éxito notable, al sistema nervioso de los crustáceos, moluscos y vermes, confirmando en gran parte, y por lo que toca á la morfología general de la célula nerviosa, las revelaciones del cromato de plata. De las indagaciones concienzudas del ilustre anatómico sueco, ampliadas en algunos puntos (sobre todo, en lo concerniente al sistema nervioso sensitivo de los vermes) por Lenhossék, resulta que :

1.º Las células de los invertebrados afectan de ordinario figura monopolar, emitiendo una larga expansión que representa el cilindro del eje de las neuronas de los invertebrados. En algunos casos, las células son multipolares, distinguiéndose ya dos especies de expansiones: las receptoras protoplásmicas, y la transmisora ó expansión funcional (Lenhossék).

2.º Tanto las ramificaciones terminales como las colaterales de los cilindros-ejes, se terminan por arborizaciones libres varicosas, las cuales entran en contacto con el soma y expansiones receptoras de otros elementos nerviosos.

3.º La substancia puntiforme de Leidig, no es, pues, una red de fibrillas nerviosas, sino un plexo en el cual se tocan íntimamente las prolongaciones receptoras con las ramificaciones terminales de las expansiones principales ó axones.

4.º Los corpúsculos sensitivos, emiten, como en los vertebrados, una expansión central, la cual penetra en los ganglios, y después de dividirse en rama ascendente y descendente, suministra algunas cortas colaterales. Las neuronas motrices residen en los ganglios y envían á los músculos la expansión funcional.

Por lo expuesto se ve, que la doctrina de la neurona y de las relaciones por contacto, es aplicable á vertebrados é invertebrados, y que el plan del sistema nervioso se complica pero no cambia substancialmente al ascender en la escala animal.

Entre los sabios que se han servido con gran éxito del azul de metileno, debemos citar á A. Dogiel (3), quien con ayuda de este reactivo, ha

(1) *Ehrlich*: Ueber die Methylblaureaction der lebenden Nervensubstanz. *Deutsch. mediz. Wochens.*, núm. 4, 1886.

(2) *Retzius*: *Biologischen Untersuchungen. Neue Folge*, Bd. 1890.

(3) *Dogiel*: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Gallen, Reptilien, Vögel u. Säugethiere. *Anat. Anzeiger*, 1888.

realizado importantes descubrimientos en la retina, en el gran simpático y en las terminaciones sensitivas de los vertebrados. Por este camino fecundo y siguiendo sus huellas, han marchado histólogos peritísimos como Renault, Bouin, Kallius y otros.

Recientemente Bethe (1), ha mejorado la fijación de la coloración de Ehrlich, aplicando, en vez del picrato amónico, usado por Dogiel, una solución concentrada de molibdato amónico, la cual da una combinación azul casi insoluble en el alcohol. Esta modificación ha permitido practicar secciones finas conservables en bálsamo de las piezas nerviosas, así como aplicar el método al estudio de la médula espinal, cerebro y cerebelo. Gracias á dicha mejora, nosotros hemos logrado últimamente teñir de azul las bifurcaciones de las raíces posteriores y de muchos tubos nerviosos, las colaterales de la substancia blanca del cerebro y médula, la ramificación varicosa terminal libre de algunas expansiones nerviosas, etc.

**Método de las degeneraciones secundarias.** — Los métodos que llevamos expuestos, tienen por objeto la elucidación de la fina anatomía de los centros nerviosos; pero existen otros complementarios de los citados, cuyo fin es determinar la marcha á través del eje cefalo-raquídeo, de los nervios y sistemas de fibras de una misma conducción, suministrándonos por consiguiente datos referentes á las conexiones establecidas entre los diversos focos de substancia gris.

En 1852, Waller descubrió el hecho fundamental del método de las degeneraciones secundarias. Cuando se corta la raíz anterior de un nervio raquídeo, la porción central mantiene su estructura, mientras que la periférica degenera rápidamente, desorganizándose la mielina y absorbiéndose los cilindros-ejes. Si la sección recae en la raíz posterior ó sensitiva, entre el ganglio y la médula espinal, la degeneración se limita al cabo central, respetando al periférico que mantiene todavía sus relaciones normales con las células ganglionares. De tales experimentos indujo Waller la siguiente ley: el centro trófico de las raíces anteriores reside en la porción anterior de la médula espinal, en tanto que el de las raíces posteriores está representado por las células ganglionares ó sensitivas. O, en otros términos: todo tubo separado de su célula de origen, se desorganiza y muere; al contrario, aquella parte de la fibra, unida todavía á la célula, mantiene su vitalidad y probablemente sus funciones transmisoras.

No tardó en aplicarse esta importante ley al estudio del trayecto de los tubos nerviosos en el espesor del eje cerebro-raquídeo.

Ya Türck (2) antes que Waller (1851), había notado que las lesiones de

(1) *Bethe*: Studien ueber das Centralnervensystem von Carcinus Maenas, & *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 44, 1895.

(2) *L. Türck*: *Sitzungsber. Kais. Akad. d. wissensch. Wien*, Bd. VI, 1851 y Bd. XI, 1853.





la médula espinal provocaban degeneraciones sistematizadas de la sustancia blanca. Y á seguida, fundándose en este hecho, numerosos neurólogos, tales como Charcot, Boucharđ, Flechsig, Kahler y Piek, Schultze, Vulpian, Leiden, Westphal, etc., y entre los modernos Dejèrine, Marie, etc., estudiaron el curso á traves de los centros de los manojos de tubos nerviosos que degeneran sistemáticamente por consecuencia de lesiones patológicas naturales (heridas, esclerosis, hemorragias, embolias y otros procesos destructores de las células y fibras nerviosas). Entre tanto, otros sabios aplicaron este método al estudio del sistema nervioso de los animales, en los cuales produjeron experimentalmente las citadas degeneraciones, mediante la extirpación de las raíces posteriores, sección de cordones de sustancia blanca, ablación de focos de sustancia gris, isquemias artificiales, etc. Vulpian, Pitres y Frank, Singer, Schiefferdecker, Kahler, Langley, Sherrington, Lowenthal, Marchi, Singer y Münzer y otros, han sido los que más particularmente han trabajado este método, al cual debemos numerosos datos sobre el curso de las raíces posteriores de la médula, sobre la situación de la vía piramidal en la médula y bulbo, sobre los orígenes de los nervios craneales, etc.

La degeneración secundaria se ha atribuído á una influencia nutritiva ejercida por el cuerpo celular sobre sus expansiones. Mas tales perturbaciones tróficas no son privativas del corpúsculo nervioso; ocurren constantemente en todo segmento protoplásmico violentamente separado de la región del soma ocupado por el núcleo. Cuando un protozoo se divide artificialmente en dos partes (experimento realizado por Nussbaum, Gruber, Balbiani, Hofer, Verworn y otros), sólo el fragmento que encierra el núcleo, mantiene su vitalidad y goza de virtud regenerativa. De donde se infiere que el principio rector del metabolismo nutritivo de la célula, no es otro que el núcleo y acaso la cromatina nuclear. Por tanto, la ley trófica de Waller podría más exactamente formularse así: *La conservación de la vitalidad del axon y expansiones dendríticas, depende del mantenimiento de las conexiones naturales de estos apéndices con el núcleo.* Tales relaciones tienen quizás por *substratum* el espongioplasma, el cual, como parece demostrar el método de Nissl, parte de la membrana nuclear y se continúa con el armazón filamentososo del axon y expansiones protoplásmicas. La influencia trófica se efectúa acaso por difusión en el espongioplasma de alguna materia elaborada por el núcleo.

El fenómeno, sin embargo, no admite por complejo una sola condición, pues no hay que olvidar que en la degeneración secundaria no se destruye solamente el cilindro-eje, sino, además, la vaina de mielina que le rodea. Esta desorganización no puede explicarse por la teoría del reposo funcional, formulada por nosotros (1) independientemente de Marines-

(1) S. Ramón Cajal: Manual de Anatomía patológica general, primera edición, pág. 354, 1890.

co (1) y de Goldscheider (2), y por la cual se atribuía la desorganización del axon y mielina á la ausencia de esos productos de desasimilación puestos en libertad por el cilindro-eje durante su fase de actividad; pues no hay que echar en olvido que cuando se corta un nervio sensitivo por fuera del ganglio, el cabo central no degenera ó degenera en corto trecho, á pesar de faltarle por completo el estímulo de las corrientes sensitivas.

La desorganización de la mielina parece ser simple consecuencia de la muerte del axon. Como lo acredita el desarrollo histogénico de los tubos centrales, dicha substancia representa un producto de secreción del cilindro-eje, dado que éste, en la época de la aparición de la mielina, carece de vaina de Schwann y de células conectivas envolventes. Esta dependencia nutritiva del axon y su vaina, que ha sido admitida por Kölliker, nosotros, Wignall, Westphal y Lenhossék, explica por qué la mielina se desorganiza en cuanto su órgano productor, su verdadero centro trófico, el axon, se destruye.

La teoría del reposo nos parece particularmente aplicable á las atrofas secundarias sobrevenidas en los focos sensitivos, ya de primero, ya de segundo orden, una vez separados de los nervios periféricos, así como á esas atrofas de los núcleos motores provocadas por la amputación de los miembros ó por lesiones de la vía piramidal. Por lo demás, tales atrofas por inacción tienen un curso lentísimo, y por lo que respecta á las arborizaciones protoplásmicas, nosotros podemos afirmar que tarda meses y acaso años en desarrollarse (3).

**Método de Gudden (1870).** — Consiste en extirpar ó arrancar cerca de su origen y en animales recién nacidos, nervios motores, con lo que los focos ganglionares de origen, se atrofian y aun desaparecen al cabo de algunas semanas. Citemos algunos ejemplos: Gudden extirpa el facial en el acueducto de Falopio del conejo recién nacido, y semanas después sacrifica el animal notando una atrofia en el núcleo de donde dicho nervio procede; Mayser (4) á su vez destruye en el mismo animal el nervio ciático y comprueba, llegada la época adulta, la desaparición de las células motrices de la médula lumbar y la conservación de los elementos

(1) *Marinesco: Neurol. Centralbl.*, 1892.

(2) *Goldscheider: Ueber die Lehre von den trophischen Centren. Berl. Klin. Wochens.*, 1894.

(3) Nosotros hemos ensayado la reacción de Golgi, con bastante buen éxito, en las células mitrales del bulbo olfatorio del conejo de Indias, dos meses después de arrancada gran parte de la mucosa olfatoria, y en el lóbulo óptico de la rana un mes después de la ablación de los globos oculares. En ambos casos, tiñéronse muchas expansiones protoplásmicas enlazadas con arborizaciones, ya del nervio olfatorio, ya del óptico; sólo se advirtió cierta exageración del aspecto varicoso, que no sabemos si constituye un fenómeno constante.

(4) *Mayser: Experim. Beitr. zur Kenntniss des Baues des Kaunichenrückemarks. Arch. f. Psychiatr. Bd. VII, 1877.*

del asta posterior, circunstancia esta última que indica, según este sabio, la ausencia de unión substancial entre tales corpúsculos y las raíces posteriores.

Según Forel (1), la atrofia secundaria no dependería de la edad, pues tanto en el adulto como en el recién nacido, la destrucción de las expansiones funcionales, provoca la absorción de las células de origen, con tal que la sección nerviosa sea practicada cerca de la emergencia de la raíz, y sobre todo, por el procedimiento del arrancamiento. La ventaja de este método cuando se aplica en recién nacidos, depende de que las células motrices degeneradas se absorberían con mucha rapidez; mientras que en el adulto, la atrofia se desenvuelve con gran lentitud y se acentúa mucho menos. Si la sección del nervio se verifica lejos de la emergencia, no se destruyen ni las células de origen ni el cabo central; solamente degenera, en armonía con la ley valleriana, el cabo periférico.

Mendel ha modificado este método, estudiando las atrofas ocurridas en los focos motores de la médula y bulbo, previa separación, en los animales recién nacidos, de masas musculares.

El método de Gudden y sus variantes han dado excelentes resultados en el estudio de los focos motores del bulbo y protuberancia (nervios motores del ojo, facial, hipogloso, trigémino, etc.). También se ha aplicado con éxito á la determinación del origen de ciertos manojos de sustancia blanca del eje encefalo-raquídeo y de los órganos de los sentidos. Así, Ganser ha visto atrofas en la capa ganglionar de la retina después de la extirpación del tracto óptico; y v. Monakow ha notado atrofas de la región motriz de la corteza cerebral, consecutivas á una lesión de la vía piramidal.

La interpretación de los resultados suministrados por el método de Gudden es difícil, pues aquí no puede aplicarse la teoría del reposo ó la de la cesación de la influencia trófica del núcleo. Lo único que cabe conjeturar es que el tallo inicial de los cilindros-ejes (antes de la emergencia de las primeras ramas) es incapaz de regenerarse una vez separado del soma, sobreviniendo ulteriormente atrofas por reposo, tanto en las células de origen, como en los corpúsculos dinámicamente enlazados con las ramificaciones del axon (2).

**Método de Marchi.** — Con el método de coloración de la mielina llamado de Weigert-Pal, aplicado á la demostración de las degeneraciones secundarias, los manojos degenerados, no toman el color y resaltan, por tanto, en claro, sobre fondo obscuro. Además, para que los resultados sean correctos, es preciso sacrificar el animal varios meses después de

(1) *Forel*: Ueber das Verhältniss der experimentellen Atrophie und Degenerationsmethode zur Anat. und. Histol. des Centralnervensystems, &. Zurich, 1891.

(2) Es evidente que este reposo no puede ser aquí primario, sino secundario y como por acomodación á la ausencia del conductor.

producida la lesión, cuando todos los restos de la mielina de los tubos necrosados han sido absorbidos. Por el contrario, el método de Marchi (1) colorea en negro las zonas degeneradas y tiene la ventaja de exigir mucho menos tiempo de espera, puesto que á los catorce ó veinte días de provocar la lesión experimental, puede ya tentarse la reacción.

Consiste este procedimiento en indurar las piezas de órganos nerviosos (previa ablación de focos grises ó sección de manojos conductores) en el líquido de Müller, durante ocho días, sometiéndolos después, por otra semana, á la acción de una mezcla de dicho reactivo y ácido ósmico (dos partes del primero y una del segundo en sal al 1 por 100). Previo lavado en mucha agua al objeto de eliminar el ácido ósmico sobrante, las piezas se induran en alcohol y encastran en celoidina. Examinados los cortes, que no deben teñirse con ningún otro reactivo, mostrarán colorados en gris los tubos nerviosos normales, y salpicados de gotas grasientas negras los degenerados, es decir, aquellos que fueron violentamente separados de su centro trófico.

Tiene este método la ventaja de permitir el reconocimiento de una sola fibra degenerada entre muchas normales, dando, por tanto, imágenes positivas en vez de las negativas suministradas por la coloración de Weigert. Mas para obtener resultados fehacientes, es preciso eliminar tres causas de error, las cuales no parecen haber sido suficientemente descartadas por el mismo Marchi y los preconizadores de su método.

1.º No atribuir á la operación la presencia de toda fibra degenerada aparecida en los nervios motores ó sensitivos, pues como S. Mayer ha demostrado y nosotros hemos tenido ocasión de comprobar, los cordones nerviosos presentan casi constantemente en estado normal tubos cuya mielina se halla fragmentada y en vías de degeneración y regeneración.

2.º Tener en cuenta que, además de los tubos separados de su centro trófico, degeneran constantemente los de todas las células nerviosas inmediatas á la lesión, por hallarse más ó menos comprometidas en su vitalidad por el exudado y demás lesiones asociadas á la inflamación.

3.º Recordar que hasta en parajes lejanos al foco inflamatorio y totalmente desprovistos de conexión dinámica con él, pueden hallarse, errantes por entre los intersticios de las células y fibras, leucocitos portadores de gotas grasientas tomadas de las fibras degeneradas.

El método de Marchi ha sido muy empleado estos últimos años, ora para la persecución de la vía piramidal á través de la médula, ora para la determinación del itinerario de las raíces sensitivas, ya para fijar la marcha de los pedúnculos cerebelosos, etc. Marchi y Algheri, Mott, Sherrington, Dejèrine, Marinesco, K. Schaffer, etc., son los que con mejor éxito le han empleado.

(1) *Marchi e Algheri*: Sulle degenerazioni discendenti consecutive a lesioni della corteccia cerebrale. *Rivista sperim. di fren.* Tom. XI, 1885.

**Método de Flechsig (1).** — Habiendo notado este sabio que en los centros nerviosos del embrión cada sistema de fibras de una misma conducción adquiere la mielina en épocas diferentes, tuvo la idea de colorear con el método de Weigert finos cortes seriados de la médula y encéfalo de embriones y animales recién nacidos. En tales cortes, los manojos no medulados aparecen en blanco entre los provistos de mielina que se coloran en negro, por lo cual cabe perseguir cada sistema de fibras desde su origen hasta su terminación. De este modo ha logrado Flechsig descubrir el trayecto, á través del cerebro, protuberancia y médula, de varios fascículos que ningún otro método permite distinguir claramente (fascículo cerebral de la calota, vías sensitivas, vías acústicas centrales, etc.). Von Bechterew, Westphal, Lenhossék, Pierret, Edinger, Darkschewitch, Cramer, Held, Kölliker y otros, han cultivado especialmente dicho método, el cual, para ser debidamente aplicado, exige algunas precauciones. Con el fin de evitar posibles equivocaciones (cometidas por algunos autores, como de ello habremos de convencernos cuando estudiemos el bulbo y protuberancia), ténganse presentes estas tres causas de error: 1.<sup>a</sup>, como ha hecho notar Dejèrine, los tubos de una misma conducción no adquieren la mielina simultáneamente en todo su curso, corriéndose el riesgo de tomar como distintas vías segmentos diversos de un mismo sistema: así, por ejemplo, el cordón de Goll, que contiene, como el de Burdach, vías sensitivas directas, se medula después que éste; 2.<sup>a</sup>, á menudo, manojos de naturaleza y origen diversos, marchan reunidos y adquieren al mismo tiempo la cubierta medular, pudiendo, por ende, ser englobados en un solo sistema; 3.<sup>a</sup>, puesto que las colaterales, y á veces hasta las ramas de bifurcación de los tubos nerviosos, se medulan más tarde que los tallos de origen, cabe el error de considerar aquéllas como sistemas distintos de los tubos progenitores.

**Método de la Anatomía comparada.** — Por consecuencia del gran desarrollo que en los centros nerviosos del hombre y de los mamíferos superiores han adquirido los sistemas de asociación, el plan fundamental de estructura se halla enmascarado, corriéndose el riesgo de tomar lo principal por accesorio y, al revés, de estimar una disposición de mero perfeccionamiento y aparecida en los últimos peldaños de la evolución filogénica, como un factor general de la construcción del eje cerebral del tipo vertebrado. Existe, empero, un método, el de la Anatomía comparada, que nos presenta, descargado de disposiciones accesorias, el esquema general del sistema nervioso, proporcionándonos una clave segura para la interpretación del complicado mecanismo del cerebro humano.

Dicho método fue primeramente aplicado á la morfología exterior de los centros nerviosos por Leuret y Gratiolet, Valentín, Göttsche,

(1) *P. Flechsig: Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig, 1878.*

Viault, etc. Más tarde, Reissner y Stieda perfeccionaron con el procedimiento de los cortes comparados, y lograron determinar las líneas generales de la estructura del encéfalo de los vertebrados inferiores. Y, por último, siguiendo por la misma senda, y mediante la asociación del citado método á las coloraciones selectivas de Exner, Weigert, Golgi y Ehrlich, otros histólogos, entre los cuales deben citarse Maysner, Fritsch, Allborn, Rabl-Rückhard, Spitzka, Osborn, Bellonci, Forel, Köppen, Sanders, Edinger, Fusari, Honnegger, Ganser, Dogiel, Retzius, van Gehuchten, Lenhossék, P. Ramón, Cl. Sala, C. Calleja, etc., han impulsado notablemente el conocimiento de la fina anatomía del eje encefaloespinal de los peces, batracios, reptiles, aves y mamíferos. Gracias al trabajo de estos sabios, se ha logrado establecer la homología de los distintos focos nerviosos, se ha hecho la determinación del curso de los principales sistemas de fibras, y se ha conseguido averiguar la textura fundamental de la médula, cerebelo, lóbulo óptico, retina y cerebro.

Descendiendo todavía más abajo, en la escala zoológica, otros observadores (Leidig, Retzius, Viallanes, Biederman, Lenhossék, Binet, Allen, Bethe, Kenyon, etc.), han llevado el método comparativo á los invertebrados, y han recogido, como dejamos expuesto en anteriores páginas, importantes datos referentes á la morfología y modo de relación de los corpúsculos nerviosos.

Del método comparativo reporta también gran provecho la fisiología. La confrontación de un mismo órgano nervioso en animales de costumbres y aptitudes diversas, enseña á menudo el papel fisiológico desempeñado por el mismo. Así, en el topo, donde no existen los nervios ópticos, ni los focos de origen de los músculos del ojo, se presentan atrofiados los tubérculos cuadrigéminos anteriores, circunstancia que nos enseña la íntima conexión dinámica que tales tubérculos ofrecen con el nervio de la visión. En cambio, la porción posterior ó comisural del kiasma de las cintas ópticas permanece normal, lo que excluye toda relación de esta comisura con la retina y centros ópticos (Ganser).

**Método histogénico.** — Si fecundo en enseñanzas es el examen de los centros en la serie animal, no lo es menos el estudio de la ontogenia del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados; pues á medida que nos remontamos en las fases del desarrollo individual, la estructura de los focos de substancia gris se simplifica, las neuronas reducen la longitud y número de sus expansiones, y el problema de las conexiones intercelulares se nos plantea en condiciones de más llana solución. Examinando fases suficientemente tempranas del desarrollo, podemos descartar sucesivamente de la substancia gris, las colaterales nerviosas, las expansiones protoplásmicas, las fibras de neuroglia, y reducir la estructura exclusivamente á los elementos epiteliales y neuroblastos, es decir, á ciertos corpúsculos piriformes provistos exclusivamente de un axon no ramificado.

Este método, primeramente aplicado por Boll, Hensen, Unger, Wignal, Lahouse, y sobre todo por His, ha sido en estos últimos tiempos asociado á la coloración selectiva de Golgi, suscitando en manos de His mismo, Golgi, Hansen, Lachi, Falzacappa, Magini, Cajal, Lenhossék, Kölliker, Retzius y van Gehuchten, importantes hallazgos, concernientes tanto á la neurogenia como á la elucidación del plan estructural del eje encefalo-raquídeo y origen de los nervios.

## BIBLIOGRAFÍA

**Obras de conjunto relativamente antiguas, donde se puede todavía estudiar con fruto la fina anatomía del sistema nervioso.**

- DEITERS : Untersuchungen über Gehirn u. Rückenmark, 1865.  
 LUYS : Recherches sur le système nerveux cérébrospinal, 1865.  
 TH. MEINERT : Vom Gehirn der Säugethiere, 1872 (Manual de Histología de Stricker).  
 HUGUENIN : Allgemeine Pathologie der Krankheiten des Nervensystems, 1873.  
 W. KRAUSE : Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover, 1876.  
 HENLE : Handbuch der Nervenlehre. 2. Aufl., 1879.  
 G. SCHWABE : Lehrbuch der Neurologie. Erlangen, 1881.  
 WERNICKE : Lehrbuch der Gehirnkrankheiten. Bd. I. Cassel, 1891.  
 P. FLECHSIG : Plan des menschlichen Gehirns., 1883.  
 MENDEL : Gehirn : artículo de la Enciclopedia de Eulenburg. 2 Aufl., 1886.  
 RANVIER : Traité technique d'histologie 2<sup>e</sup> édition, 1889.  
 KAHLER ; Die nervösen Centralorgane (capítulo de la Histología de Toldt.), 3 Aufl., 1888.  
 MINGAZZINI : Manuale di anatomia degli organi nervosi centrali dell'uomo, 1889.  
 WITAKER : Anatomy of the brain and spinal cord. 2 edit., 1892.  
 FERÉ : Traité élémentaire d'Anatomie médicale du système nerveux. 2 edit. Paris, 1891.  
 V. HORSLEY : The structure and function of the Brain and spinal cord. London, 1892.  
 BRISSAUD : Anatomie du cerveau de l'homme. Atlas y texto, 1893.

**Libros de conjunto modernos donde se contienen las nuevas ideas sobre la estructura de los centros nerviosos.**

- C. GOLGI : Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1886, y Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems. Jena, 1894.  
 S. EDINGER : Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, etc., 4.<sup>a</sup> edición, 1893. — Véase sobre todo su nuevo libro considerablemente ampliado : Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere, 5.<sup>a</sup> edición. Leipzig, 1896.  
 VAN GEHUCHTEN : Le système nerveux de l'homme. Lierre, 1893. — Véase también la nueva edición considerablemente ampliada : Anatomie du système nerveux de l'homme, 2<sup>e</sup> édit. Louvain, 1897.  
 S. RAMÓN CAJAL : Neue Darstellung vom histologischen Bau des Centralnervensystems. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, trad. de Held, 1893. — Consúltese, sobre

- todo, la traducción francesa, más correcta y notablemente ampliada: *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux*. París, 1895. Traducción de Azoulay.
- Elementos de Histología normal y técnica micrográfica. Madrid, 1895.
- SCHAFFER: *The spinal cord and Brain*. Vol. III. *Quain's Elements of Anatomy*. London, 1893.
- POIRIER: *Traité d'Anatomie humaine*, tomo III. París, 1894. (La parte histológica está redactada por A. Nicolás).
- BECHTEREW: *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmarck*. Leipzig, 1894.
- RAUBER: *Nervenlehre*, 4 Aufl., 1894.
- J. DEJERINE ET DEJERINE-KLUMPKE: *Anatomie des centres nerveux*. Tomo I. París, 1895.
- M. V. LENHOSSÉK: *Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen* (2.<sup>a</sup> edición notablemente aumentada). Berlín, 1895.
- A. V. KÖLLIKER: *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, 2 Band. *Nervensystem des Menschen und der Thiere*. Leipzig, 1893 á 1894. (Esta es la obra histológica más detallada relativa al sistema nervioso).
- H. OBERSTEINER: *Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane*, 3. Aufl. Leipzig u. Wien, 1896.
- PELAEZ: *Anatomía normal de la médula espinal humana*, etc. Madrid, 1897.
- M. DUVAL: *Precis d'Histologie*. París, 1897.
- A. BRASS: *Atlas der Gewebelehre des Menschen*. Göttingen, 1896.

**Resúmenes de los nuevos descubrimientos y teorías científicas en ellos basadas.**

- FOREL: Einige hiranatomische Betrachtungen u. Ergebnisse. *Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten*. Bd. XVIII. 5 Heft, 1887.
- CAJAL: Conexión general de los elementos nerviosos. *La medicina práctica*, número 88, 1889.
- HIS: Histogenese und Zusammenhang der Nervenlemente. *Referat. in der anat. Section des Intern. medic. Congress zu Berlin. Sitzung. vom. 7 August, 1890*.
- CAJAL: Réponse à M. Golgi à propos des fibrilles collatérales de la moelle et de la structure générale de la substance grise. *Anat. Anzeiger*, 1890.
- A. KÖLLIKER: Discurso de apertura de las sesiones de la Sociedad anatómica alemana. Munich, 1891. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*.
- VAN GEHUCHTEN: Les découvertes récentes dans l'anatomie et l'histologie du système nerveux central. *Conferencias ante la Sociedad belga de microscopia*, 25 Abril 1891.
- VON LENHOSSÉK: Neuere Forschungen über den feineren Bau des Nervensystems, 14 Mai 1891.
- RIESE: Ueber die Technik der Golgi'schen Schwarzfärbung durch Silbersalze und über die Ergebnisse derselben. *Centralblatt f. allgemeine Pathol. u. pathologische Anatomie*, núm. 12, 1891.
- GOLGI: La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso. *Estratto dei Rendiconti del R. Instit. Lombardi*. Ser. 2. Vol. XXIV, Abril 1891.
- W. WALDEYER: Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralsystems. *Deutsche medicinische Wochenschrift*, núm. 44, 1891. Traducido del francés por el Dr. Devic, en *Province médicale*, 1893 y 1894.
- CAJAL: Significación fisiológica de las expansiones protoplásmicas y nerviosas de las células de la substancia gris. *Memoria leída en el Congreso médico valen-*



- ciano. Sesión del 24 de Junio de 1891. *Revista de Ciencias Médicas de Barcelona*, núms. 22 y 23, 1891.
- OBERSTEINER: Die neueren Anschauungen über den Aufbau des Nervensystems. *Sonder-Abdruck aus der Naturwissenschaftlichen Rundschau*. Jahrg. VII, núm. 1 u. 2, 1892.
- J. DAGONET: Les nouvelles recherches sur les éléments nerveux. *La médecine scientifique*, pp. 11, 20, 38, 55 et 69, 1893.
- V. IZQUIERDO: Los progresos de la Histología de la médula espinal y del bulbo raquídeo. Santiago de Chile, 1893.
- W. HIS: Ueber den Aufbau unseres Nervensystems. *Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte, Verhandlungen*, 1893; Leipzig, 1893, et *Berliner Klin. Wochenschrift*, núms. 40 y 41, 1893.
- BERDER: La cellule nerveuse. *Thèse d'habilitation*. Lausanne, 1893.
- E. A. SCHAFER: The nerve cell considered as the basis of neurology. *Brain*, 1893.
- BERGONZINI: Le scoperte recenti sulla istologia dei centri nervosi. *La Rassegna di science mediche*. Anno 8, 1893.
- F. BAKER: Recent Discoveries in the Nervous System. *New York Medical Journal*, 1893.
- E. TANZI: I Fatti e le induzione nell odierna istologia del sistema nervoso. Reggio Emilia, 1893. Véase además: I limiti della Psicologia. Discurso académico, 1896.
- C. v. KUPFFER: Die Neuren-Lehre in der Anatomie der Nervensystems. *Münchener med. Wochenschr.*, 1894.
- S. R. CAJAL: *The Croonian Lecture*. La fine structure des Centres nerveux. *Discurso leído ante la Real Sociedad de Londres en 8 de Marzo de 1894*.
- Consideraciones generales sobre la Morfología de la célula nerviosa. (Trabajo presentado al Congreso médico internacional de Roma en 1894). (Existe una traducción francesa del Dr. Carvallo y otra alemana del Dr. Bressler).
- Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas. Marzo 1897.
- J. SOURY: Histoire des doctrines contemporaines de l'Histologie du système nerveux central, Theorie des neurones. *Archives de Neurologie*, Vol. III, número 16, 1897.
-

## CAPÍTULO III

### ELEMENTOS CONSTITUTIVOS DEL TEJIDO NERVIOSO — CÉLULA NERVIOSA — TALLA Y MORFOLOGÍA GENERAL DE ÉSTA

Como hemos expuesto anteriormente, todos los órganos nerviosos, cualquiera que sea su complicación, resultan del entretrejimiento de tres factores: la célula nerviosa, el tubo ó fibra conductora, mera continuación de la célula, y el corpúsculo neuróglíco.

#### CÉLULA NERVIOSA

El estudio general de la célula nerviosa, abarca tres propiedades anatómicas: la talla, la forma y la estructura.

##### a) Talla.

El corpúsculo nervioso posee, por comparación con las demás células de tejido, una talla considerable. Esta puede llegar, medida de un extremo á otro del soma y sin contar las expansiones, á 70  $\mu$  y más. De esta dimensión suelen ser los gruesos corpúsculos motores de la médula del buey y los todavía más robustos del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo. Existen, empero, células de talla muy reducida; tales son los granos del cerebelo y los corpúsculos de la capa granulosa del bulbo olfatorio, células cuyo diámetro oscila entre 6 y 8  $\mu$ .

En general, y sin salir de los vertebrados, cabe afirmar que la talla de las células nerviosas disminuye conforme se desciende en la serie animal. Esta disminución no es exactamente proporcional á la pequeñez del animal, ni marcha simultáneamente con el grado de simplicidad morfológica de la célula; pero es lo bastante acentuada para compensar, en ciertos límites, la reducción macroscópica ocurrida en la totalidad del eje cerebro-espinal. Merced á esta compensación relativa, el cerebro de los peces, batracios y reptiles, dista mucho de ser tan sencillo como parece anunciar su pequeñez. Esto explica también por qué, con ser el cerebro del conejo, conejillo de Indias y ratón, de tamaños diversos, la diferencia intelectual y estructural son casi nulas.

¿Existe alguna relación constante entre la talla y el fisiologismo de la célula nerviosa? ¿Hay alguna correlación, como creía Pierret, entre la

dimensión del soma y la longitud del axon ó expansión principal? A primera vista parece confirmarse esta presunción, puesto que las células motrices de los engrosamientos dorsal y lumbar de la médula (células cuyo axon debe recorrer una gran parte de la longitud de las extremidades), poseen estatura superior á la de los corpúsculos de igual clase de la médula dorsal: pero si llevamos nuestro examen á otras provincias del sistema nervioso, y, sobre todo, si descendemos en la serie animal, la regla de Pierret tropieza con tantas excepciones, que pierde enteramente su valor. Así, por ejemplo, en la retina, al lado de ganglionares pequeñas, encuéntrase otras de talla gigante, y junto á espongioblastos diminutos, véanse otros de gran dimensión, sin que podamos comprobar en la expansión principal de tales elementos una diferencia bien acusada de longitud. Hay más; corpúsculos de cilindro-eje cortísimo, como el de los de Golgi del cerebelo, alcanzan volumen mayor que otros portadores de un axon larguísimo; y en los invertebrados, y á pesar de la cortedad de las distancias, las células tienen á menudo estaturas colosales. Recordemos, además, que en los peces y batracios (y aun en los que se hallan en estado embrionario y presentan escasas dimensiones), existe una célula y un tubo nervioso colosales, mucho más grandes que la mayor parte de los elementos correspondientes de los grandes vertebrados (tubo nervioso de Mauthner).

Tampoco el carácter fisiológico parece relacionarse con la talla, porque si los corpúsculos motores suelen ser grandes, los hay también diminutos, y porque entre los elementos de gran talla, figuran las células sensitivas raquídeas y no pocos corpúsculos gangliónicos de la retina.

Por donde se ve que el tamaño del soma no parece guardar relación ni con la longitud del cilindro-eje, ni con la naturaleza de la actividad fisiológica. Por nuestra parte, juzgamos mucho más probable que el volumen del cuerpo celular se subordine al diámetro del axon, y sobre todo al número y robustez de las ramificaciones colaterales y terminales de éste. Verbigracia: las células motrices de la médula, los corpúsculos gigantes del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo, los corpúsculos de Golgi del cerebelo, y las grandes células horizontales de la retina, exhiben un axon prolijamente ramificado, y por tanto relacionado con un gran número de elementos; mientras que los granos del cerebelo, las bipolares de la retina, los granos de la fascia dentata y otras neuronas igualmente diminutas, se hacen notar por la escasa ramificación terminal del axon. En suma: la dimensión del soma es aproximadamente proporcional al número de ramificaciones del axon, y por tanto (con algunas restricciones), á la cuantía de los elementos con quienes dicha expansión se relaciona.

En el sistema nervioso, como en todos los tejidos, la talla de las células llega hasta un cierto límite, que nunca sobrepasa. Este límite está

determinado por la cantidad de protoplasma, capaz de mantener su vitalidad sin menoscabo de los cambios nutritivos y del acto respiratorio. Es indudable, como ha indicado Bullot (1), que un tamaño excesivo y una ausencia de ramificaciones, harían casi imposible la rápida penetración en todo el protoplasma del oxígeno y de las sustancias asimilables, así como dificultaría la pronta expulsión del ácido carbónico y materias desasimiladas. De lo que se infiere, que el metabolismo nutritivo debe ser mucho más vivo en los corpúsculos diminutos, como los granos del cerebelo, que en los voluminosos, como los corpúsculos motores de la médula.

#### b) **Morfología de la célula nerviosa.**

Puesto que las neuronas representan un aparato generador y conductor de la onda nerviosa, se comprende perfectamente que la morfología de las mismas ha de subordinarse á dicha función, presentando expansiones ó conductores que puedan poner en relación directa ó indirecta las superficies orgánicas de recepción (piel y sentidos) con los órganos del movimiento y de secreción (músculos y glándulas). Bajo este aspecto, la forma es uno de los atributos más importantes de los corpúsculos nerviosos. Ella no puede mostrarnos sin duda qué cosa sea la excitación nerviosa, pero nos enseña el camino que ésta recorre á través de los centros y el mecanismo de propagación de unos á otros elementos.

Se concibe también que el número de expansiones ó conductores brotados de las neuronas guardará relación con el número de asociaciones creadas entre las mismas, y discurriendo *a priori*, podrá razonablemente esperarse que la forma de dichos corpúsculos alcance mayor complicación en los vertebrados donde las asociaciones de la substancia gris llegan al sumo, que en los invertebrados donde hay relativa pobreza de conexiones. La histología comparada del sistema nervioso muestra, en efecto, una gradación morfológica, que va desde el corpúsculo monopolar del invertebrado hasta el elemento multipolar del cerebro del mamífero.

Prescindiendo ahora de esta evolución morfológica y abarcando el conjunto de las células nerviosas, advertiremos que, desde el punto de vista de la forma, se distribuyen las neuronas en los grupos siguientes: *células monopolares*, *células bipolares* y *células multipolares*. Las primeras poseen una sola expansión, la cual unas veces se descompone en una arborización complicada, como en las *amacrinas* de la retina, y otras se bifurca, engendrando dos fibras de dirección contrapuesta, según ocurre con los corpúsculos sensitivos raquídeos. Las *bipolares* constan de dos prolongaciones opósito-polares, de las cuales una, ordinariamente más gruesa, se dirige á una superficie sensible, y la otra marcha hacia regio-

(1) Bullot: Sur le volume des cellules. *Bulletin de la Société royale des sciences médicales*. Séance I. Fevrier, 1897. Bruxelles.

nes profundas, y penetra á veces en el eje encefalo-medular (células de la mucosa olfatoria, bipolares de la retina, células del ganglio espiral del caracol, corpúsculos sensitivos de los peces y de los invertebrados). Por último, las *células multipolares* han tomado esta designación por exhibir tres ó más prolongaciones, generalmente ramificadas y terminadas libremente. A este tipo pertenece la inmensa mayoría de los corpúsculos ganglionares de la médula, cerebro, cerebelo y gran simpático.

La citada clasificación, como todas las basadas en el principio morfológico puro, es demasiado esquemática y artificial. Para obtener una distribución más natural de las especies celulares nerviosas, es fuerza atender, no sólo á la forma y al número, sino también á la estructura y longitud de las expansiones celulares, dado que la forma del soma y hasta el número de expansiones varían aun en las células de una misma especie, según la distancia que las separa de los corpúsculos con quienes mantiene relaciones, y según ciertas acomodaciones regidas por la economía de espacio y tiempo de conducción. En la retina, v. gr., las amacrinas son, indiferentemente, mono ó multipolares, según cuál sea el plano de ramificación de las expansiones; y en los ganglios raquídeos, las células afectan figura bipolar en los peces y monopolar en los vertebrados superiores. Pudiéramos citar otros muchos ejemplos, que prueban la poca importancia que tiene la forma del cuerpo celular y su riqueza en prolongaciones iniciales, y que mostrarían, además, cómo la adopción del criterio morfológico puro nos obliga á separar especies celulares dinámicamente similares y á juntar las más desemejantes.

Los atributos anatómicos esenciales de las expansiones celulares, son: la longitud, la estructura ó diferenciación anatómica, el modo de ramificación y las conexiones.

Desde el punto de vista estructural, es preciso distinguir, como ya lo hizo Deiters, dos especies de apéndices celulares: *los protoplásmicos ó dendríticos* (según la expresión de His), los cuales son gruesos, ásperos de contorno, se dicotomizan en ángulos agudos y acaban por puntas romas á no mucha distancia del cuerpo celular; y el *nervioso (prolongación nerviosa* de Gerlach) (1), llamado también cilindro del eje (Deiters) (2) *neuraxon y axon* (Kölliker (3) y Lenhossék) (4) *expansión principal* (Kallius) (5), el cual es liso, más fino y largo que las expansiones protoplás-

(1) Gerlach: Artículo. *Rückenmark* del Manual de Stricker, Bd. 1871.

(2) O. Deiters: Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere. Braunschweig, 1865.

(3) A. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. 1889.

(4) Von Lenhossék: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, & Berlin, 1895.

(5) Kallius; Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. *Merkel-Bonnet's Anatomische Hefte*, 1894. De todas las designaciones que han recibido, tanto la célula nerviosa como sus expansiones, nosotros emplearemos de preferencia la

micas, conserva su individualidad durante largas distancias, se ramifica comunmente en ángulo recto, y finalmente, se cubre frecuentemente, en una gran parte de su trayecto, de una vaina de mielina, pasando á ser un tubo nervioso. Añadamos todavía un rasgo fisiológico distintivo; las expansiones nerviosas conducen hacia la arborización terminal, es decir, que son *celulífugas* para emplear la expresión de van Gehuchten; mientras las prolongaciones protoplásmicas son *celulípetas*, es decir, que conducen hacia el soma, ó más exactamente, como hemos de ver más adelante, hacia el origen del axon.

Combinando la noción del sentido de la conducción con los datos anatómicos enunciados, pueden distribuirse las células nerviosas en los siguientes grupos:

1.º Células provistas exclusivamente de expansiones nerviosas ó apéndices somatófugos..	}	células de expansiones relativamente cortas. ....	amacrinas de la retina. granos del bulbo olfatorio.
		células de prolongaciones larguísimas.....	células especiales de la corteza cerebral. corpúsculos intersticiales de las glándulas y del gran simpático intestinal.
		células con una expansión medulada y larga. ....	corpúsculos monopoles del núcleo masticador superior.
2.º Células provistas de expansiones receptoras y axon ó expansión dendrífuga.....	}	células sensoriales, es decir, provistas de una expansión receptora y de axon. . . . .	bipolares olfatorias, retinianas, del ganglio espiral del caracol, del ganglio de Scarpa y ganglionares raquídeas.
		células provistas de varias expansiones receptoras y de axon largo .....	células motrices, simpáticas y de asociación y proyección de los centros.
		células portadoras de varios apéndices protoplásmicos y un axon corto.....	células de Golgi del cerebelo, cerebro, etc.
		células con expansiones dendríticas y un axon largo continuado con varias fibras nerviosas de la substancia blanca	células en T del cerebelo y médula, células de axon complejo.

a) Células exentas de expansiones protoplásmicas ó de conducción *axípetas*.—Tales son los espongioblastos de la retina, las células especiales de la capa molecular del cerebro y los elementos de la raíz superior ó descendente motriz del trigémino.

Los espongioblastos que nosotros hemos llamado *células amacrinas*, presentan varias formas: unos son monopoles, emitiendo un tallo descendente ramificado al nivel de un piso de la zona plexiforme interna de

voz *neurona* (Waldeyer) para designar la célula en conjunto, *axon* (Kölliker) para nombrar la expansión funcional, *apéndices dendríticos* ó *protoplásmicos* para las expansiones no nerviosas, y *soma* para el cuerpo celular.

la retina ; otros afectan figura multipolar, lo que depende de la emanación directa del soma de la arborización final.

En unos, las ramificaciones finales son finas y largas ; en otros estas aparecen espesas, cortas y flexuosas. En todo caso, las prolongaciones conservan el mismo carácter, sin que ninguna de ellas presente una morfología particular. Y como las corrientes nerviosas arriban por las fibras centrífugas retinianas, penetrando en las amacrinas por el soma, es na-

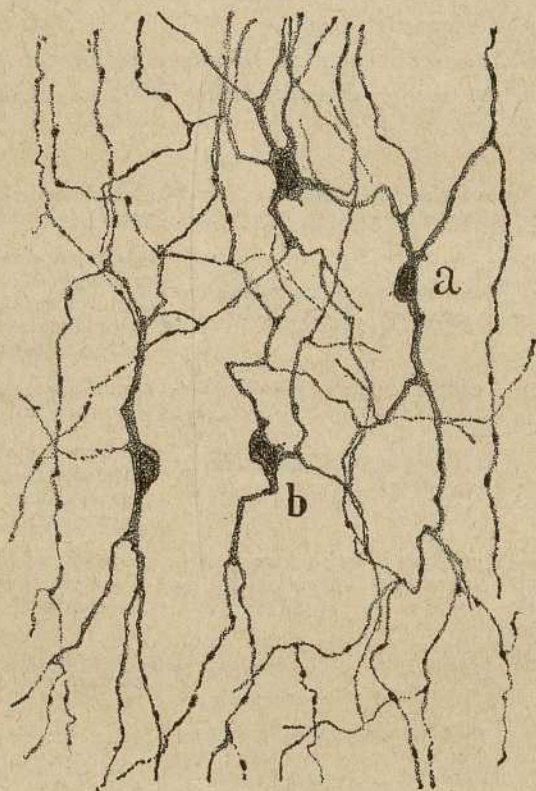


Fig. 6. — Células nerviosas intersticiales de la túnica muscular del intestino del gato. Método de Ehrlich-Bethe. — *a*, célula fusiforme ; *b*, célula estrellada.

tural estimar las prolongaciones de los espongioblastos retinianos como de naturaleza nerviosa ó somatófuga.

Otro ejemplo nos manifiestan las *células especiales* de la capa molecular del cerebro (*Cajal'sche Zellen* de Retzius). Estas células, descubiertas por nosotros y bien estudiadas por Retzius (1), que las ha impregnado en el feto humano, presentan una figura fusiforme, triangular ó poligonal, y sus expansiones, todas de igual aspecto, marchan más ó menos horizontal-

(1) *Retzius* : Biologischen Untersuchungen. Neue Folge, Bd. V, 1893.

mente por la capa molecular, dicotomizándose diferentes veces, y alcanzando sus últimas ramillas, que semejan, por lo finas y lisas, fibrillas nerviosas, distancias considerables. En un principio, creímos que algunas de dichas fibrillas representaban expansiones funcionales cubiertas de mielina; pero recientes investigaciones ejecutadas con el método de Ehrlich (1), nos han persuadido que tarde ó temprano todas las expansiones adquieren el aspecto de cilindros-ejes, pero sin exhibir en ningún punto de su trayecto vaina medular. Las células especiales de la corteza deben colocarse, pues, al lado de los espongioblastos de la retina, pues como éstos parecen desprovistos de expansiones receptoras, encargándose el soma de recoger las corrientes arribadas de fibrillas nerviosas terminales.

El tercer ejemplo de células exentas al parecer de expansiones receptoras, lo hallamos en el tejido intersticial de las glándulas y en los músculos de fibra lisa. Cuando se examina de plano un corte tangencial del intestino, coloreado por el método de Ehrlich, aparecen, diseminados por las mallas que dejan los ganglios del plexo de Auerbach, ciertos elementos fusiformes, triangulares ó estrellados, cuya expansiones delgadas y varicosas serpentean y se ramifican por entre los haces musculares, y acaban verosímilmente en la superficie de las fibrocélulas. Estos corpúsculos, en los cuales no es posible reconocer más que una sola especie de expansiones, fueron señaladas primeramente por nosotros en el intestino y páncreas, y han sido confirmados por E. Müller en las glándulas y por Dogiel en el tubo intestinal (*Cajal'sche Zellen de Dogiel*) (fig. 6).

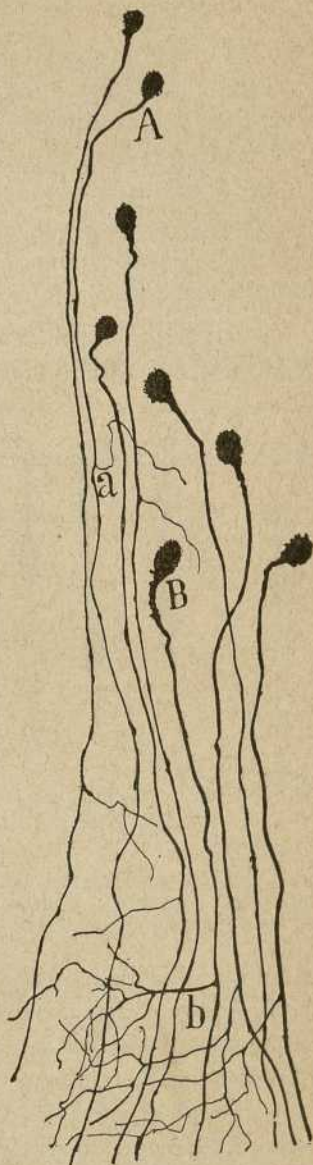


Fig. 7.—Células monopolares del núcleo motor superior del nervio masticador.

(1) *Cajal*: Revista trimestral micrográfica, Tomo I, fascículo 2 y 3, 1896.



Verosímilmente pertenecen también á la categoría celular que estudiamos los llamados granos del bulbo olfatorio, en donde hasta hoy no ha sido posible hallar expansión larga ó funcional. De ellos nos ocuparemos más adelante.

En los casos citados, las expansiones, aunque de naturaleza nerviosa, carecen de envoltura medular; pero hay un ejemplo en el cual la única expansión, de naturaleza somatófuga, está forrada de mielina. Tal ocurre con los corpúsculos piriformes, monopolares, que Golgi descubrió en la región de la calota de los mamíferos, y que Kölliker, Lugaro y nosotros, hemos descrito como pertenecientes á la raíz descendente motriz del nervio trigémino. En su camino, la expansión única—que representa el axon—suministra robustas colaterales, ramificadas en el núcleo motor principal.

b) **Células provistas de dos clases de expansiones.** — El soma de estos corpúsculos emite siempre una ó varias prolongaciones protoplásmicas ó celulípetas, y una celulífuga, comunmente más fina y larga, que lleva la conmoción nerviosa á otros elementos. Distínguense dos variedades principales: el *corpúsculo sensorial* y el *multipolar del eje cerebro-raquídeo*.

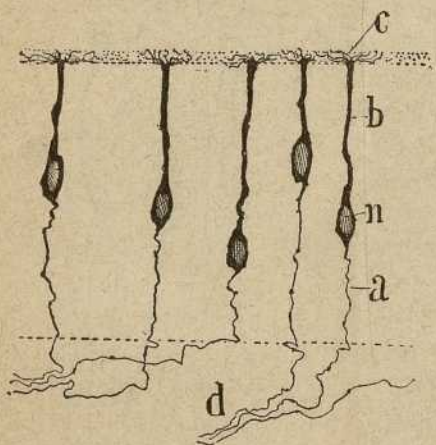


Fig. 8. — Células bipolares de la mucosa olfatoria. — a, axon; b, expansión periférica; c, apéndices libres de ésta.

dos del eje cerebro-raquídeo; de su polo periférico brota una sola expansión que se dirige por lo común á una superficie epitelial, donde se descompone en un haz de ramillas terminales; y de su polo interno ó profundo nace el axon, por lo regular más fino que la expansión periférica, y el cual se encamina á los centros nerviosos ó hacia corpúsculos más profundamente emplazados. Las citadas expansiones son igualmente transmisoras, pero el sentido de la conducción es diverso en cada una de ellas; en la periférica, el movimiento recogido en el mundo exterior es llevado al soma y, en la interna, dicha conmoción va desde el soma á los órganos centrales (fig. 8).

En algunas células sensoriales, tales como los corpúsculos bipolares de la retina, y los de la mucosa olfatoria, tanto la prolongación central

como la periférica, carecen de envoltura medular; mas en las células bipolares acústicas y vestibulares (ganglio espiral del caracol y ganglio de Scarpa), así como en los elementos de los ganglios raquídeos, ambos apéndices están protegidos por una vaina de mielina.

Lo esencial, pues, en la célula sensorial, es la existencia de la doble expansión, receptora la una y transmisora la otra. La presencia de vaina medular no es rasgo constante, puesto que falta en los corpúsculos sensitivos y sensoriales de los invertebrados y en las bipolares olfativas y retinianas de los vertebrados. Tampoco la forma oposito-polar, es decir, la emergencia directa del soma, de las citadas expansiones, puede reputarse atributo esencial, pues no hay que olvidar que los corpúsculos de los ganglios raquídeos afectan bipolaridad en los peces y monopolaridad en batracios, reptiles, aves y mamíferos. Por lo demás, esta interesante transformación, de cuya significación funcional nos ocuparemos más adelante, no afecta al curso y relaciones de las expansiones, puesto que, en definitiva, el tallo único del corpúsculo sensitivo de los vertebrados superiores se descompone también en rama periférica y rama central (1).

**CÉLULAS CON AXON Y VARIAS EXPANSIONES RECEPTORAS Ó DENDRÍTICAS.**—Este importante tipo ganglionar forma casi enteramente la substancia gris del eje cerebro-raquídeo y la de los ganglios del gran simpático.

Bajo el punto de vista de la disposición de las expansiones protoplásmicas, cabe distinguir las siguientes variedades:

1.<sup>a</sup> *Células estrelladas*, es decir, corpúsculos de cuyo soma brotan sepa-

(1) La idea de formar con todos los tipos de células sensitivas y sensoriales un grupo especial de neuronas, caracterizadas por la dualidad de expansiones y la perfecta polarización de las mismas, fue primeramente expuesta por nosotros en nuestro artículo: *Conexión general de los elementos nerviosos, Medicina práctica*, 1889. A fin de que dentro de esta síntesis cupiera el corpúsculo monopolar de los ganglios raquídeos, ontogénica y filogénicamente homólogo de los elementos bipolares olfativos y acústicos, supusimos carácter protoplásmico en la expansión periférica de aquél. Retzius no sólo aceptó esta generalización, sino que la amplió, extendiéndola á los invertebrados, y mostró que las diferencias que separan las distintas células sensitivas y sensoriales, son enteramente topográficas (*Biologischen Untersuchungen Neve Folge*. Bd.). v. Lenhossék con su bello descubrimiento de las células sensitivas de los vermes, y v. Gehuchten, con sus ideas relativas al dinamismo de los apéndices protoplásmicos, robustecieron los cimientos de la que, á primera vista, pareció muy atrevida doctrina. No debemos olvidar, en este apunte histórico, la preciosa colaboración de His, quien con sus importantes investigaciones (confirmadas después por nosotros, Lachi, Lenhossék, van Gehuchten, Retzius, y otros), sobre la histogénesis de los ganglios, preparó el terreno de la citada teoría, demostrando, entre otras cosas, la bipolaridad originaria de los corpúsculos monopolares raquídeos, y enseñándonos que todo nervio sensitivo representa la expansión central, penetrante en la médula ó en el bulbo, de células ganglionares extracentrales (His: *Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark*. Arch. f. Anat. v. Entwickl. 1887).

radas y en todas direcciones expansiones dendríticas, varias veces dividi-

das, ásperas de contorno, y, á menudo, cubiertas de finos apéndices espinosos (células motrices, corpúsculos de los cordones de la médula y bulbo, corpúsculos simpáticos, etc.) (fig. 12).

2.<sup>a</sup> *Corpúsculos de penacho protoplásmico*, caracterizados por la emisión monolateral de una robusta y larga expansión protoplásmica que se termina por un haz de fibrillas repartidas en el espesor de una capa molecular ó superficial. Las células piramidales del cerebro y los corpúsculos mitrales del bulbo olfatorio, son los tipos más genuinos de esta variedad celular (fig. 9). En el lóbulo óptico de los reptiles y batracios se hallan también, como mi hermano ha descubierto, elementos de penacho múltiple relacionado con las fibras nerviosas llegadas de la retina; las ramitas de estos penachos son cortas, flexuosas y varicosas, carecen de espinas y se disponen en el espesor de capas moleculares concéntricas.

3.<sup>a</sup> *Corpúsculos arboriformes* ó de penachos oposito-polares. Estas células poseen, como los árboles, un haz de dendríticas descendentes que semejan raíces, un tallo más ó menos prolongado brotado de lo alto del soma y un penacho ascendente de gran dimensión, que representa muy exactamente la copa del árbol. Tanto las raíces como las ramas, suelen estar cubiertas de espinas.

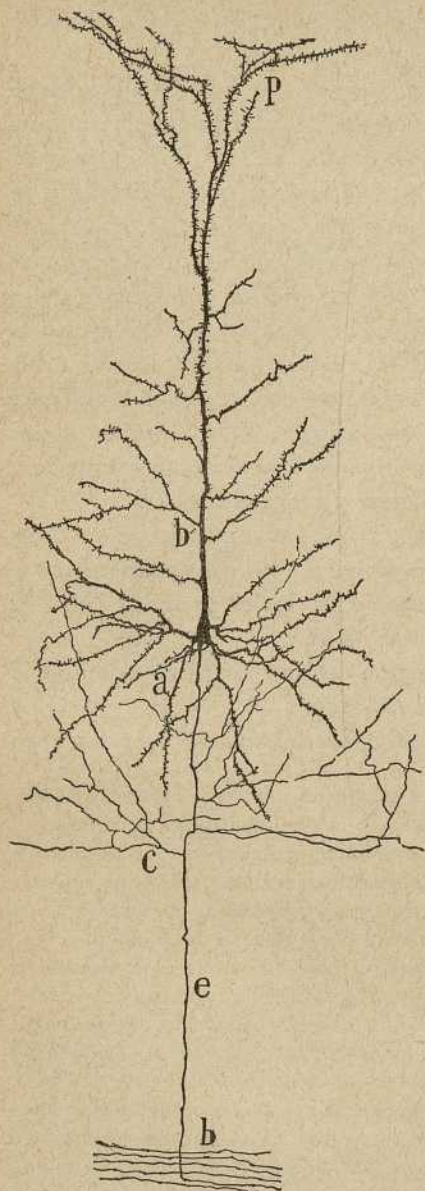


Fig. 9. — Célula piramidal del cerebro del conejo. Tipo celular de penacho protoplásmico. — *a*, expansiones protoplasmáticas basilares; *b*, tallo y sus ramas; *c*, colaterales del cilindro-eje; *e*, cilindro-eje largo; *d*, sustancia blanca.

El axon brota, á menudo, de una dendrítica descendente. Los mejores

ejemplos de esta elegante forma celular, los hallamos en los elementos del asta de Ammon (particularmente de los pequeños mamíferos) y en la región olfatoria del lóbulo esfenoidal del cerebro (fig. 15). Tipos morfológicos semejantes abundan sobremanera en el lóculo óptico de aves, reptiles y batracios. Tales corpúsculos ofrecen la particularidad de que el axon brota á menudo del tallo ascendente ó de una de las ramas del penacho superior (corpúsculos de cayado).

4.<sup>a</sup> *Células de arborización protoplásmica monopolar.*—En tales elementos (células de Purkinje del cerebelo, granos de la *fascia dentata*, corpúsculos ganglionares de la retina, etc.), se reproduce la polarización de expansiones características de los corpúsculos sensitivos y sensoriales. De

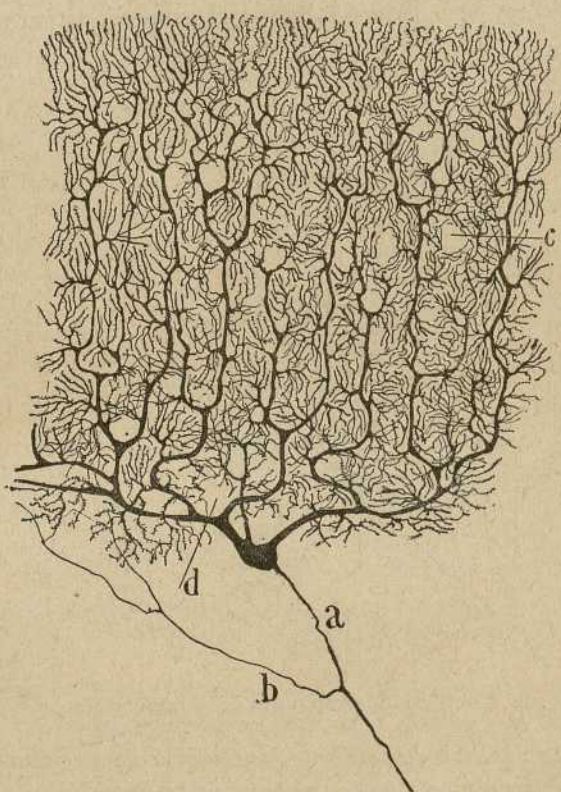


Fig. 10. — Célula de Purkinje del cerebelo humano. Método de Golgi.

un polo generalmente vuelto á la superficie del órgano, brota un tallo ó un grupo de tallos rápidamente descompuestos en un penacho terminal de gran complicación; y, del otro, nace aisladamente la expansión funcional. En la fig. 10, reproducimos una célula de Purkinje del cerebelo humano; en ella se puede formar idea de la extraordinaria riqueza de

ciertas arborizaciones protoplásmicas y de lo angosto de los espacios reservados á las fibrillas nerviosas terminales.

En lo tocante á la disposición del axon, la distinción más principal que debe establecerse en los corpúsculos multipolares, estriba en la longitud de dicha expansión. Como descubrió Golgi y han confirmado muchísimos autores, el axon de las células de la médula, cerebelo y cerebro, se comporta de una de estas dos maneras :

*Primer tipo* : Dicha expansión funcional se resuelve á poca distancia de su origen en una ramificación nerviosa terminal, muy complicada, cuyas mallas están ocupadas por numerosos elementos nerviosos (*células sensitivas* de Golgi ó de *axon corto* de Cajal, *células de Golgi*, como las designa Retzius) (1). Este tipo celular es común en el cerebelo, cuerpo estriado y cerebro, pero parece faltar en el gran simpático y en los ganglios raquídeos.

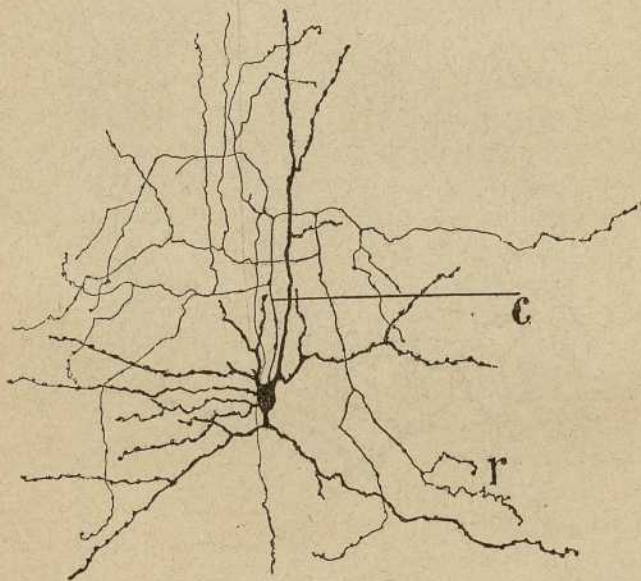


Fig. 11. — Célula de axon corto de la corteza cerebral.

*Segundo tipo* : *Células motrices de Golgi* ó de *axon largo* de Cajal. — Tal es el tipo morfológico primeramente descubierto en el eje cerebro-raquídeo, y á él pertenecen la inmensa mayoría de las células de la médula, cerebro, bulbo, protuberancia, etc. De un soma, ora estrellado, ora empenachado, bien arboriforme, bien de aparato de recepción

(1) Nosotros emplearemos indistintamente para designar estos corpúsculos la denominación de *células de Golgi* (en honor de su descubridor) y la de *células de axon corto* que tiene la ventaja de traducir fielmente y sin prejuicios fisiológicos la disposición de la expansión funcional.

monopolar, brota un axon, cuyo itinerario, casi rectilíneo, puede perseguirse hasta la substancia blanca vecina, donde se continúa con una fibra medular de asociación, ó con un tubo radicular motor. Durante su camino, tanto por la substancia gris como por la blanca, emite numerosas ramitas colaterales, nacidas, por lo regular, en ángulo recto, y ramificadas en torno de otros corpúsculos nerviosos. Por último, el axon acaba mediante una ramificación libre y varicosa que se pone en relación con los corpúsculos de otro foco nervioso (células de asociación, células de proyección del cerebro) ó con células musculares (elementos motores de la médula, bulbo y protuberancia).

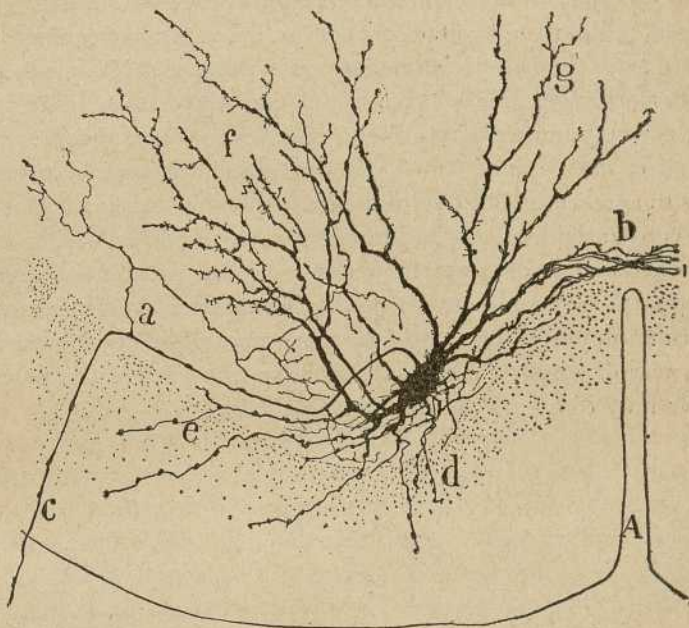


Fig. 12. — Célula motriz de la médula espinal. Feto de gato. — *c*, axon; *a*, colaterales de éste; *b*, *f*, *g*, expansiones dendríticas.

En resumen; mientras los elementos de axon corto llevan su influencia á neuronas residentes en el mismo foco gris, y casi siempre cercanas, los de axon largo transmiten la corriente, tanto á corpúsculos cercanos (á favor de las colaterales iniciales del axon) como á neuronas yacentes en otros segmentos del eje encefalo-raquídeo (á favor de las colaterales de la substancia blanca y arborización terminal). Los primeros representan, pues, vías cortas intra-focales; los segundos vías largas intercentrales ó interfocales. Entre ambos tipos celulares, hállanse transiciones que dificultan á veces la clasificación de ciertas neuronas. Como formas de transición, pueden contarse, entre otras: el corpúsculo estrellado grande de la capa molecular del cerebelo (células de

cesta de Kölliker) y ciertos elementos de Martinotti ó de cilindro-eje ascendente del cerebro y del asta de Ammon, en todos los cuales el axon, sin traspasar las fronteras del foco nervioso, recorre distancias considerables dentro de la substancia gris y emite en su curso numerosas colaterales para las células yacentes en su itinerario (fig. 19).

*Células con axon bifurcado.*—Esta forma de axon, descubierta por nosotros en el eje cerebro-raquídeo, se observa en los granos del cerebelo, en muchos elementos funiculares de la médula y en no pocas pirámides de asociación del cerebro y bulbo. En general, la bifurcación, que puede tener ya la forma de T, ya la de Y, genera ramas iguales ó desiguales, las cuales marchan en opuesta dirección, se continúan con dos tubos de la substancia blanca, y llevan la excitación nerviosa á dos territorios muy apartados entre sí. Del curso de las ramas pueden brotar colaterales ramificadas en la substancia gris, y tanto la una como la otra se resuelven, por último, en una ramificación terminal más ó menos complicada.

*Células de axon complejo.*— Tanto en la médula espinal como en el bulbo y el cerebro, existen células cuya expansión funcional, después de un trayecto variable por la substancia gris, se divide en dos, tres ó más ramas continuadas con otros tantos tubos de la substancia blanca. En vez de producirse, como en el tipo celular anterior, dos fibras meduladas de dirección opuesta, fórmanse dos, tres ó más tubos, que marchan á cordones ó vías diversas de dicha substancia, y que pueden terminar en localidades muy diferentes de la substancia gris.

---

## CAPITULO IV

### CONTINUACIÓN DE LA MORFOLOGÍA DE LAS CÉLULAS NERVIOSAS MODO DE TERMINACIÓN DE LAS EXPANSIONES DENDRÍTICAS Y NERVIOSAS. — CONEXIONES INTERCELULARES.

**Modo de terminación de las expansiones protoplásmicas.** — En el capítulo anterior hemos presentado las expansiones protoplásmicas como apéndices relativamente gruesos, de contorno áspero, dicotomizados repetidas veces y terminados en el mismo foco gris en donde reside la célula de origen. Mas ¿cómo se realiza esta terminación?

En la reseña histórica de los métodos, hemos referido la opinión de Gerlach. Recordemos aquí que, según este autor, en el espesor de la substancia gris existe una red tupida, resultante de las anastomosis de las expansiones protoplásmicas entre sí y de la unión de éstas con las ramificaciones de tubos nerviosos sensitivos. Este dictamen, que no descansaba en ninguna observación concluyente, reinó durante muchos años en la ciencia, ya por la casi imposibilidad de sustituirlo por otro que pareciese más aceptable, dada la penuria de los métodos analíticos, ya por lo bien que armonizaba con los postulados de la fisiología, ciencia que exigía, para la fácil explicación del curso de las corrientes nerviosas á través de la substancia gris, la continuidad protoplásmica entre los corpúsculos ganglionares. A Golgi debemos el servicio de haber refutado definitivamente el error de Gerlach, mostrando por primera vez y con entera evidencia, la terminación libre de las últimas ramas protoplásmicas. Numerosos autores, entre los cuales se encuentran Mondino, Fusari, Sala, Tartuferi y Lugaro, discípulos del sabio de Pavía, y Forel, His, Kölliker, Hansen, Lenhossék, Retzius, van Gehuchten, Schaffer, Held, Edinger, Azoulay, Cl. Sala, P. Ramón, Calleja y nosotros entre los observadores de fuera de Italia, confirmaron en este punto las aserciones de Golgi.

Cuando se estudian las expansiones protoplásmicas por el método de Golgi, aprécianse algunos detalles morfológicos que conviene conocer, porque acaso andando el tiempo alcancen trascendencia fisiológica. Uno de ellos es la presencia de ciertos apéndices cortos ó espinas colaterales, nacidas en ángulo recto del contorno de las expansiones dendríticas y terminadas por un engrosamiento redondeado ó elipsoide. Estas espinas,



mencionadas primeramente por nosotros en nuestros trabajos sobre el cerebro y el cerebelo (1), han sido confirmadas por Retzius (2), Schaffer (3), Edinger (4), Azoulay (5), Berkley (6), Monti (7) y otros. En ninguna parte se ven mejor que en las ramas protoplásmicas de las células de Purkinje del cerebelo, así como en las pirámides de la corteza cerebral. Su riqueza, longitud y espesor, varían en los diversos tipos celulares: así, mientras en las células cerebrales, dichas espinas son finas y largas, en los elementos de Purkinje se muestran cortas, espesas y numerosas.

A pesar de lo evidente de semejantes apéndices, y á despecho de la absoluta constancia de forma y dimensión que nos presentan en cada tipo celular y en diversos vertebrados, no han faltado autores, Kölliker (8) y Meyer entre otros, que han negado la existencia de las citadas espinas, tomándolas como productos artificiales del cromato de plata, acaso como precipitados irregulares. S. Meyer (9) añade que no ha logrado colorearlas con el azul de metileno.

El excepticismo de estos autores no tiene fundamento alguno, porque, como hemos demostrado en otro trabajo: 1.º Las espinas aparecen, tanto por el método de Golgi como por el de Cox. 2.º Se presentan constantemente en los mismos parajes de la arborización protoplásmica, faltando siempre al nivel de ciertos sitios, por ejemplo, en el cilindro-eje, cuerpo celular y apéndice protoplásmicos gruesos. 3.º Examinadas con objetivos apocromáticos, no poseen aspecto de cristales ni de depósitos irregulares, sino de finos hilos, ya simples, ya ramificados, continuados, sin línea divisoria marcada, con la masa de las prolongaciones dendríticas. 4.º Y finalmente, el método de Ehrlich, convenientemente empleado, tiñe perfectamente dichos apéndices, los cuales se presentan formados por un pedículo pálido, terminado en un grumo esferoidal, intensamente coloreado

(1) *S. Ramón Cajal*: Sur la Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La cellule*, t. VII, 1891.

(2) *Retzius*: Ueber den Bau der Oberflächenschichte der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugethiere. *Biologiska Foreningens Forhandlingar*, 1891.

(3) *Schaffer*: Beitrag zur Histologie des Ammonshornformation. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd., 39, 1 Heft. 1892.

(4) *Edinger*: Vergleichend Entwickelungsgechichtliche und anatomische Studien im Bereiche der Hirnanatomie. *Anat. Anzeiger.*, núms. 10 y 11, 1893.

(5) Véase en la obra de *Dejerine*: Anatomie des Centres nerveux, t. I, varias figuras de pirámides cerebrales, dibujadas y preparadas por el Dr. Azoulay.

(6) *J. Berkley*: Studies on the lesions produced by the action of certain poisons on the nerve-cell, *The medical News*, 1895.

(7) *Monti*: Sur l'anatomie pathologique des elements nerveux dans les processus provenant d'embolisme cérébral. *Arch. ital. de Biol.*, t. XXIV, 1895.

(8) *A. Kölliker*: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6 Aufl. Zweiter Band, zweite Hälfte, pág. 647, 1896.

(9) *Semi Meyer*: Ueber eine Verbindungweise der Neuronen, etc., *Arch. f. mikros Anat.*, Bd. 47, 1896.

de azul (1). Las preparaciones de las espinas de los corpúsculos cerebrales, que hemos logrado por el azul de metileno son tan terminantes, que consideramos cerrado definitivamente todo debate sobre este punto.

Ignórase la significación de las espinas colaterales. ¿Son chupadores nutritivos que conducen los jugos orgánicos al espongioplasma de la arborización protoplásmica? ¿Representan líneas de carga ó de absorción de corrientes nerviosas, como declara Berkley? Plausible nos parece esta última opinión, que, por otra parte, se concilia bien con la idea expuesta por nosotros en otro trabajo, á saber: que por virtud de las susodichas espinas, la ramificación protoplásmica aumenta su superficie colectora y se establecen contactos más

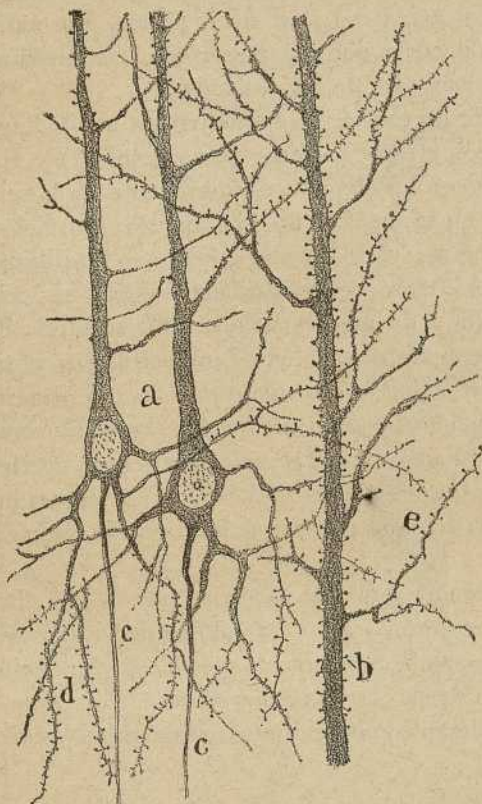


Fig. 13. — Células piramidales de la corteza cerebral del conejo de Indias. Espinas colaterales de los apéndices protoplásmicos colorados por el azul de metileno.

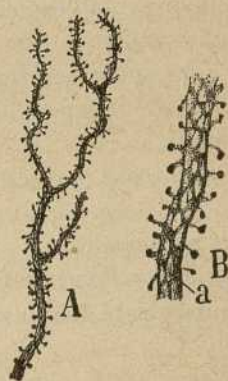


Fig. 14. — Detalles de las espinas de las dendríticas de corpúsculos de Purkinje. Método de Ehrlich.

íntimos entre aquélla y las arborizaciones nerviosas terminales. La presencia de los apéndices espinosos, tiene también grande importancia para la teoría de las neuronas, pues en ellos debemos ver la prueba absoluta

(1) *Cajal*: Las espinas colaterales de las células del cerebro teñidas por el azul de metileno. *Rev. trim. microgr.*, núms. 2 y 3, 1896.

Véase también: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. microgr.*, núm. 4, 1896.

de la existencia de apéndices protoplásmicos libremente terminados (1).

Otra particularidad morfológica de las expansiones protoplásmicas, es el aspecto varicoso que presentan cuando se coloran por el azul de metileno. En efecto, si se examina una pirámide cerebral ó un corpúsculo del asta de Ammon, impregnados por el método de Ehrlich, se nota que todas las ramitas protoplásmicas finas, particularmente las provistas de espinas, exhiben un aspecto arrosariado, á consecuencia de la concentración en ciertos parajes de la materia ávida del azul de metileno. Los tallos espesos y el cuerpo celular, es decir, aquellas partes exentas de apéndices espinosos, no son asiento, sino rara vez, de varicosidades.

Las varicosidades ó perlas de las expansiones dendríticas, han sido señaladas por diversos histólogos y especialmente por Dogiel (2) y Renault (3), que las han estudiado en los elementos ganglionares de la retina. Examinadas con objetivos apocromáticos de gran ángulo (1,40 Zeiss), se presentan bajo dos modalidades: varicosidades elípticas ó fusiformes, uniformemente teñidas de azul intenso; y varicosidades huecas, es decir, formadas de una costra cianófila y de una vacuola central incolora. En ocasiones, la varicosidad contiene varias vacuolas. Tampoco es raro notar que en el contorno de una varicosidad asoma una espina medio absorbida, lo que establece cierta relación topográfica entre las unas y las otras. En general, cuanto más desarrolladas están las varicosidades, más difícil es hallar apéndices espinosos íntegros. A esto se debe que las espinas hayan pasado desapercibidas para los autores que se han servido del azul de metileno.

Las citadas perlas ó varicosidades han sido tomadas por Dogiel, Renault y otros como disposiciones normales de las células nerviosas. Renault ha llegado hasta á fundar sobre su existencia y modo de formación una teoría sobre la transmisión de las corrientes nerviosas. Otros autores, singularmente Kölliker, las estiman como productos artificiales. Nosotros

(1) Recientemente ha aparecido un trabajo de Stéfanowska (Sur les appendices des dendrites. *Bulletin de la Societe royale des sciences medicales et naturelles de Bruxelles*, séance du 9 Avril 1897) en donde, con el nombre de *corpúsculos piriformes*, se confirma la realidad de las espinas. Este autor las reputa también como una disposición que permite aumentar la superficie colectora del protoplasma. Además, tales cuerpecitos piriformes podrían modificar durante la vida su forma y dimensión, aflojando más ó menos sus contactos con las fibras nerviosas. Este último dictamen nos parece algo aventurado, pues las alteraciones varicosas á que dicho autor se refiere y las cuales pueden transformar las espinas, nos parecen simples producciones artificiales, consecuencia de una fijación tardía de las preparaciones.

(2) Dogiel: Zur Frage uber den Bau der Nervenzellen und der Verhältnisse ihres Axencylinderfortsatzes. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. 41. Die Retina der Vögel. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd 44, 1895, &.

(3) Renault: Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer. *Bull. de l'Ac. de Medicine de Paris. Séance 5 Mars.*, 1895. •

nos atenemos por completo á este dictamen (1). En nuestro sentir, el fenómeno se debe á una acumulación especial de la *materia cianófila* del protoplasma, que ocurriría de preferencia en las expansiones finas, acaso

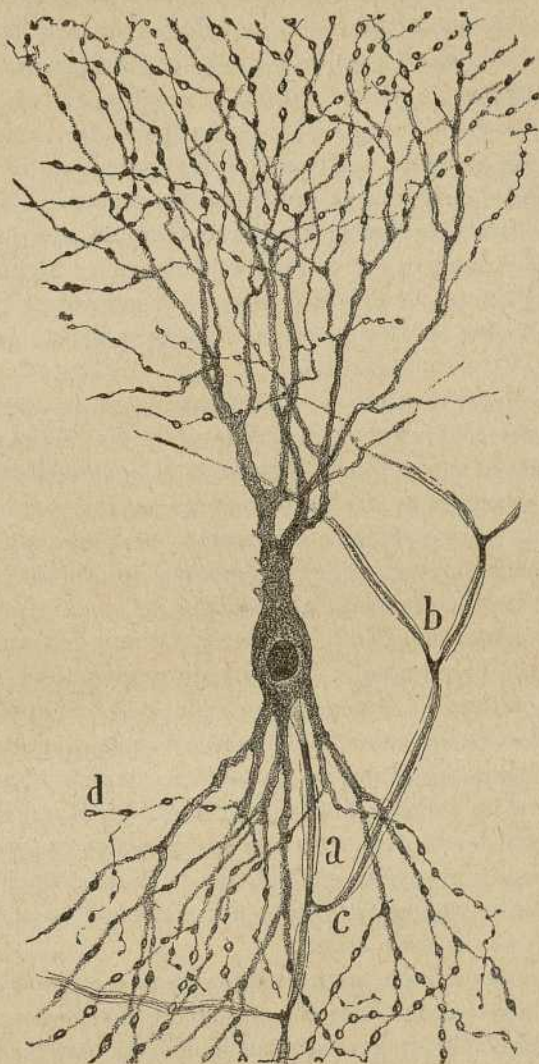


Fig. 15. — Célula gigante de la porción inferior del asta de Ammon del conejo. Método de Ehrlich-Bethe. — *a*, axon; *c*, colateral de éste ramificada en *b*; *d*, varicosidades de las expansiones dendríticas.

por la menor resistencia que opondría á dicha concentración la delicada membrana ó capa cortical de éstas. Semejante alteración, que cabría de-

(1) Véase *Cajal: Nouvelles contributions à l'étude histologique de la retine, & Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, &, n° 5, 1896.

signar *degeneración varicosa*, es un fenómeno *post mortem* sobrevenido fatalmente en todas las células media, ó una hora después de la suspensión de su vitalidad. En los corpúsculos embrionarios, la degeneración varicosa se desarrolla más precozmente, hasta el punto de que ni aun la súbita fijación del método de Golgi es poderosa á evitar la desorganización protoplásmica. En determinados estados patológicos, como resulta de las indagaciones de varios autores (Azoulay, Colella, Andriezen, Monti, Berkley), dicho fenómeno degenerativo se daría durante la vida, aunque no puede excluirse por completo la hipótesis de una muerte anterior de los corpúsculos que la presentan. La concentración de la materia cianófila deforma las expansiones protoplásmicas, absorbe las espinas, determina adelgazamientos y estrangulaciones preternaturales, y, como veremos más adelante, da cuenta de varios errores cometidos por diversos autores en la interpretación de las relaciones de las prolongaciones celulares.

Que este modo de ver tiene positivo fundamento, lo persuaden los siguientes hechos: 1.º Cuando las células nerviosas adultas son rápidamente fijadas por la mezcla osmio-bicrómica del método de Golgi, las varicosidades no aparecen en las preparaciones teñidas con el cromato de plata. 2.º Dichas varicosidades se presentan, en cambio, de modo constante en las buenas preparaciones del método de Ehrlich, porque esta coloración supone forzosamente el abandono de las células durante más de media hora á la acción desorganizante del aire y del azul de metileno. 3.º Cuanto más temprano se examina un preparado de Ehrlich, menos acusada se muestra la degeneración varicosa. 4.º Si antes de someter las piezas nerviosas á la acción fijadora de la mezcla osmio-bicrómica del método de Golgi, se las abandona por algunas horas á sí mismas, la alteración varicosa se acentúa notablemente. 5.º En el interior de piezas algo voluminosas, donde la penetración de los reactivos fijadores es tardía, las expansiones protoplásmicas exhiben en las preparaciones de Golgi, varicosidades de que están exentos los elementos superficiales rápidamente fijados por el ácido ósmico.

**Modo de terminación de las fibras nerviosas ó expansiones funcionales.**—En la hipótesis de Gerlach se reconocen dos modos de origen de las fibras nerviosas: 1.º, por continuación directa con la expansión de Deiters de la célula ganglionar; 2.º, por continuación indirecta, es decir, mediante reunión y convergencia de los trabéculos de la red protoplásmica intercelular. Esta última disposición se aplicaría, sobre todo, á los nervios sensitivos.

Como hemos dicho anteriormente, Golgi, influído por estas ideas, no supo romper del todo con la tradición, y á pesar de que su método no suministraba indicio alguno de la existencia de redes, aceptó las anastomosis intercelulares, aunque limitándolas exclusivamente á las ramificaciones

nerviosas terminales. Para este sabio existen también dos modos de origen de las fibras nerviosas: 1.º, el directo ó de Deiters, que sería propio de los tubos nerviosos motores; 2.º, el indirecto, peculiar de los tubos sensitivos, que se verificaría por la reunión y convergencia de los filamentos de una red intercelular, formada por las anastomosis de la arborización nerviosa terminal de las células de cilindro-eje corto, y por las ramillas colaterales y terminales nerviosas emanadas de las células de axon largo (1). Este dualismo, de origen de las fibras nerviosas, elevado por Golgi á la categoría de ley general de la estructura de los centros nerviosos, ha encontrado en Italia, y en discípulos tan aventajados como Luigi Sala, R. Fusari, Mondino, Tartuferi y Martinotti, entusiastas partidarios.

Fuera de Italia, el acogimiento hecho á la teoría de las redes nerviosas no fue tan caluroso. His primeramente y Forel después, pero con independencia uno de otro y basándose en hechos y consideraciones diversas, combatieron la doctrina de las redes y prepararon los espíritus para la admisión de la teoría de los contactos y de la libre terminación de las expansiones nerviosas. El excepticismo de His (2) se fundaba en que, durante las primeras fases del desarrollo de las células nerviosas, la superficie de éstas se mostraba lisa, sin anastomosis, brotando del protoplasma un solo apéndice: la expansión funcional, también libremente terminada. « La embriología demuestra—dice His en un trabajo ulterior (3)—que las fibras nerviosas representan la continuación de las expansiones de los neuroblastos; por consiguiente, cada fibra debe, durante un largo período de su evolución, crecer por extremos libres. No se ve la razón en virtud de la cual esta disposición debería modificarse ulteriormente. Además, nosotros conocemos desde hace mucho tiempo una serie de terminaciones nerviosas libres, por ejemplo: las de la córnea, piel, corpúsculos de Pacini, las musculares, etc., las cuales se verifican ya por un cabo libre, ya por una ramificación no anastomosada. Parece, pues, muy poco razonable admitir una distinción fundamental entre las terminaciones nerviosas centrales y periféricas ».

Por su parte, Forel (4) combatía la teoría de las redes y establecía el

(1) Golgi: Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1886.

(2) W. His: Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. *Abhand. de math.-phys. Klasse d. Königl. Sachs. Gesellsch. d. Wissensch.* Bd. XV. 1889. Las primeras indicaciones acerca de la teoría de las neuronas constan en un folleto anterior: Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und des Nervenwurzeln. October, 1886.

(3) W. His: Ueber den Aufbau unseres Nervensystems. *Verhandlungen* 1893.

(4) A. Forel: Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse. *Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten.* Bd. 18, 1887. Véase también: Ueber das Verhältniss der experimentellen Atrophie und Degenerationsmethode zur Anat. u.

principio del contacto basándose en los resultados de los experimentos de Gudden y en consideraciones teóricas muy ingeniosas. Pero, como dice v. Lenhossék (1), las ideas de Forel y de His, no teniendo por base la observación histológica en el adulto, no podían llevar la convicción al ánimo de los partidarios de la teoría reticular.

Era preciso demostrar *de visu*, y en el adulto, la terminación libre de las ramificaciones nerviosas, y en condiciones tales, que no cupiera objetar ni el carácter embrionario de las disposiciones presentadas, ni lo incompleto de la coloración de las fibras. Tal es la obra que creemos haber realizado, demostrando primeramente en el cerebelo (1888) y después en la médula espinal, cerebro, retina y gran simpático, la existencia, en torno del cuerpo de ciertas neuronas, de ramificaciones nerviosas terminales continuadas con el axon de otros corpúsculos nerviosos.

Por esta vez fueron los hechos los que hablaron é impusieron la nueva doctrina, á la cual fuimos conducidos sin tener conocimiento de las ideas de His y Forel, y después de tres años de continúa investigación (2). Dichos hechos, mirados al principio con excesiva reserva, no tardaron en ser sancionados por A. von Kölliker, el ilustre histólogo de Würzburgo, tras del cual, vinieron las valiosas adhesiones de His, Etinger, Forel, van Gehuchten, Waldeyer, v. Lenhossék, Retzius, Azoulay, Duval, Falcone, Lugaro y otros muchos.

La independencia de las células nerviosas ha sido demostrada también en los ganglios de los invertebrados. Retzius, el célebre histólogo de Stockholm, en una serie de concienzudos trabajos ejecutados con el método de Ehrlich, ha puesto de manifiesto que la llamada *Punktsubstanz* (*neuropilema*) de los ganglios de los crustáceos, moluscos y vermes, no contiene una red nerviosa, como se había admitido desde Béla Haller, sino un plexo complicado engendrado por el entrelazamiento y contacto de las arborizaciones terminales y colaterales de los cilindros-ejes y las

Histol. des Centralnervensystems, &. *Aus der Festschrift zur Feier des Fünfzigjährigen Doctor Jubiläums der Herren Prof. Dr. Karl. v. Nägeli u Prof. A. v. Kölliker.* Zurich, 1891.

(1) v. Lenhossék: *Die feinere Bau des Nervensystems*, &. 2 Aufl. 1895.

(2) La demostración de la terminación libre de las fibras nerviosas, tanto colaterales como terminales, aparece primeramente mencionada en nuestro trabajo *Estructura de los centros nerviosos de las aves.* *Revista trim. de Histol. nor. y patol.*, núm. 1, 1.º de Mayo de 1888, y en otro aparecido poco después: *Estructura del cerebelo,* *Gaceta méd. catalana*, 15 de Agosto de 1888. En este artículo se indica también la necesidad de explicar el paso de la conmoción nerviosa de una célula á otra, á favor de un contacto establecido entre el soma y las ramitas nerviosas, ó mediante una suerte de influencia inductiva, á la manera de lo que ocurre en las bobinas eléctricas. En realidad, las observaciones en que se fundan estas inducciones, se remontan ya á los años 1886 y 1887; pero deseando alcanzar plena certidumbre en los resultados, sólo en 1888 resolvimos publicar el fruto de nuestra labor.

prolongaciones accesorias de otras expansiones nerviosas. Parecida disposición ha sido confirmada en los vermes por Lenhossék, en los crustáceos, por Biedermann, Binger, Allen y Bethe y en los insectos por Kenyon.

Expongamos ahora algunos detalles relativos á la arborización terminal de las fibras nerviosas. Por punto general, el tubo nervioso en cuanto cesa su vaina medular, para resolverse en su ramificación terminal, pierde la lisura de sus contornos, gana algo en espesor y aparece, de trecho en trecho, abultado por varicosidades ovoideas ó fusiformes. Las ramas, también varicosas, brotan en diversidad de ángulos, pero más comunmente en ángulo recto y aun obtuso, y describen un trayecto más ó menos tortuoso, para acomodarse á las curvas de las células nerviosas. Por lo común, las últimas ramillas se engruesan todavía, muestran un contorno muy desigual y acaban por una varicosidad; á veces, el extremo aparece adelgazado y estirado en punta, de lo que tenemos un ejemplo en la arborización terminal de las células de cesta de la capa molecular del cerebelo (fig. 19). Las varicosidades de los cilindros-ejes y ramitas terminales, preséntanse asimismo en los invertebrados. Allen, que las ha estudiado atentamente en los ganglios de los crustáceos, las estima como productos artificiales (1). Es positivo, como hemos probado en un reciente trabajo, que las gruesas varicosidades de las expansiones protoplásmicas y nerviosas resultan de alteraciones *post mortem*, pues se exageran tanto más, cuanto más tiempo transcurre entre la muerte de las células y la acción de los agentes fijadores; pero, las pequeñas varicosidades ó espesamientos de las arborizaciones nerviosas terminales, nos parecen corresponder á disposiciones normales, puesto que se presentan los mismos caracteres con ambos métodos de Ehrlich y de Golgi, y no faltan nunca, aun cuando la fijación se haya efectuado inmediatamente después de la muerte. Recordemos además que

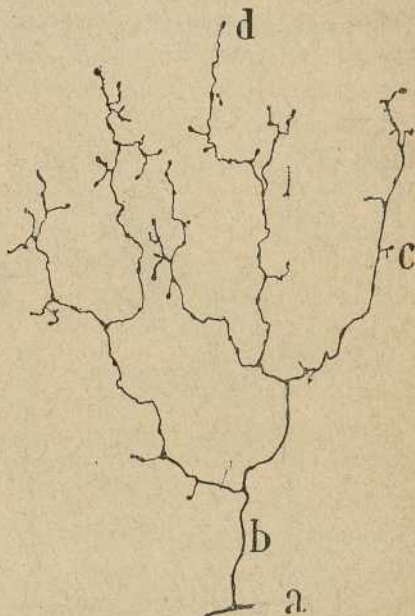


Fig. 16. — Arborización nerviosa de una rama colateral del cordón anterior de la médula espinal.—*a*, tubo nervioso; *b*, colateral; *d*, abultamiento terminal; *c*, abultamiento ó ramita fina terminal.

(1) Allen: Studies on the Nervous System of Crustacea: *The Quarterly Journal of micr. science*. Vol. 36, 1894 y vol. 39, 1897.



tales abultamientos aparecen en las ramificaciones terminales de las fibras de la córnea teñidas con el azul de metileno y examinadas en el órgano íntegro y vivo, así como en las placas motrices impregnadas en el cloruro de oro.

En cuanto á la extensión de las arborizaciones, al espesor de los ramos que las constituyen y al número de células contenidas en los huecos de aquéllas, existen grandes diferencias. Unas veces la arborización es pobre y consta de ramas cortas, varicosas, acabadas en un abultamiento; tales son, por ejemplo, las eflorescencias de las fibras musgosas del cerebelo, las ramificaciones terminales de las fibras auditivas en el ganglio ventral acústico, y, sobre todo, las ramas terminales de las fibras centrífugas de la retina (fig. 17). Por el contrario, son extensas, difusas y finas las arbo-

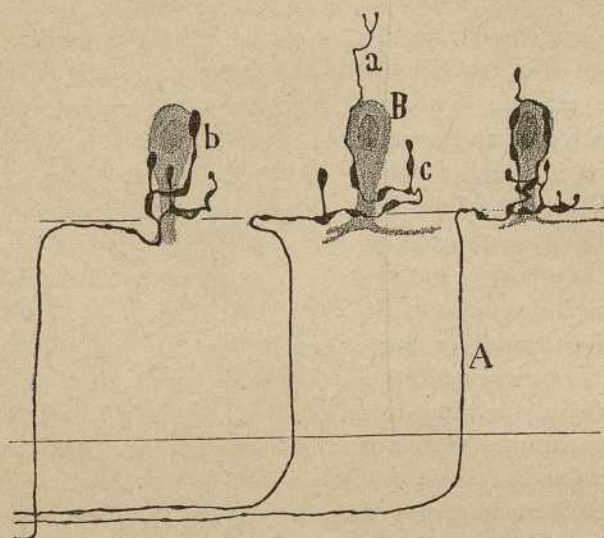


Fig. 17. — Fibras centrífugas de la retina de las aves. Coloración por el método de Ehrlich-Bethe. — A, fibra nerviosa; B, célula rodeada por la arborización; a, b, c, ramitas varicosas terminales.

rizaciones de las colaterales de la sustancia blanca de la médula y cerebro, las formadas por las fibras ópticas en el tubérculo cuadrigémino anterior de los mamíferos y en el lóbulo óptico de las aves, y sobre todo la de los corpúsculos de Golgi del cerebro y cerebelo (fig. 16).

Con relación al número de células contenidas en los huecos de la arborización, pueden también notarse grandes variantes. Así, mientras los bellos nidos de Held, descubiertos por este autor, en el núcleo del cuerpo trapezoide, forman una sola arborización pericelular, íntimamente aplicada al protoplasma de un corpúsculo esferoidal (fig. 18), otras arborizaciones, v. gr., las del ganglio de la habénula, las formadas por las células de cesta del cerebelo, las del cuerpo estriado, y, por último, casi

todas las extendidas por un área considerable, engendran un gran número de nidos pericelulares, y llevan, por tanto, la acción nerviosa á un grupo considerable de elementos ganglionares.

Las citadas arborizaciones se refieren á los órganos centrales. En los ganglios del gran simpático de la rana (ganglios cardíacos), hace ya tiempo que Arnold, Ehrlich, Arstein y Retzius, observaron genuínas ramificaciones nerviosas pericelulares, las cuales se muestran también según resulta de las investigaciones de Ehrlich, nuestras y de Dogiel, en los ganglios raquídeos de los vertebrados (batracios y mamíferos).

Respecto de las terminaciones nerviosas periféricas (piel, glándulas, músculos, órganos táctiles), hace tiempo que las indagaciones concordantes de Cohnheim, Ranvier, nuestras y de Dogiel, sobre la córnea; las de Krause, Kühne, Loewit, Ranvier, Arnstein y nuestras sobre los músculos lisos y estriados; las de Golgi, Cataneo, Ciaccio, etcétera, sobre los órganos músculo-tendíneos; las de Ranvier y, recientemente, de Dogiel, Retzius y van Gehuchten, sobre la piel, mucosas y pelos; las de Arnstein, Müller, Cl. Sala, Retzius y nuestras sobre las glándulas, etc., han demostrado que las últimas ramificaciones de las fibras nerviosas, después de mostrarse más ó menos engruesadas y varicosas, acaban por extremos libres algo engruesados, aplicados íntimamente á la superficie de las células musculares, glandulares ó epiteliales.

En todas estas formas de terminación de las fibras nerviosas, el método de Golgi da exactamente los mismos resultados que el de Ehrlich (azul de metileno) y el de Loewit ó el de Ranvier (cloruro de oro), coincidencia que debe quitarnos todo escepticismo sobre la realidad de las disposiciones reveladas por el método de Golgi en las fibras nerviosas centrales.

El acuerdo de los neurólogos relativamente á la libre terminación de las fibras nerviosas y protoplásmicas, es casi unánime. Quedan todavía empero, algunos espíritus que, en una ú otra forma, continúan rindiendo culto á la teoría de las redes de Gerlach ó de Golgi.

Entre los partidarios del retículo nervioso de Golgi, se cuentan, como ya podrá suponerse, algunos fervientes discípulos del sabio de Pavia: Fusari, Mondino, Luigi Sala y Rina Monti. Satisfaciendo una ley, que pocas veces desmiente la experiencia, el celo por el sostenimiento del error es mayor en los discípulos que en el maestro, el cual en modernos trabajos

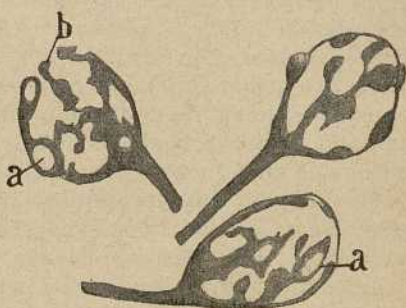


Fig. 18. — Cestas terminales de Held, situadas en torno de las células del núcleo del cuerpo trapezoide.

emplea, al tratar de la teoría de las redes, un lenguaje lleno de reservas; y deja sospechar que por la expresión *rete difusa*, no ha querido designar una verdadera red de mallas cerradas, sino un plexo nervioso difuso (1). Hagamos notar de pasada, que en Italia mismo la doctrina del contacto y de la transmisión de fibras nerviosas á expansiones protoplásmicas se extiende de día en día, como resulta de los trabajos, ora de investigación, ora de síntesis científica, debidos á Lachi, Tanzi, Lugaro, Falcone y otros.

El principal mantenedor de la teoría de las redes nerviosas fuera de Italia es Dogiel (2). Fundándose en sus observaciones en la retina, efectuadas con el azul de metileno, sostiene la existencia, en las capas moleculares de dicha membrana, de dos clases de redes: una formada por las anastomosis de las expansiones protoplásmicas de un grupo ó colonia de células ganglionares (red protoplásmica); y otra engendrada por convergencia de ramificaciones nerviosas terminales. La independencia celular existiría, sin embargo, pero no en las células mismas, sino en las colonias constituidas por éstas.

Nosotros hemos estudiado recientemente las imágenes equívocas que el método del azul de metileno produce en las células de la retina, y que han dado margen á las ideas de Dogiel, y el resultado de nuestro examen ha sido convencernos de que dicho sabio ha tomado meras yuxtaposiciones de prolongaciones protoplásmicas emanadas de células vecinas, por casos de continuidad substancial. El error es tanto más fácil, cuanto que la acción del aire necesaria para la coloración de Ehrlich, provoca, como llevamos dicho, grandes alteraciones en los apéndices protoplásmicos (estado varicoso, coalescencias ó fusiones de masas cianófilas pertenecientes á fibras próximas, espesamientos preternaturales de éstas), alteraciones simuladoras de verdaderas anastomosis, y las cuales faltan por completo, ó son poco graduadas y, por tanto, incapaces de inducirnos á error, cuando las células nerviosas son fijadas en fresco con la mezcla osmio-biómica del método de Golgi.

A mayor abundamiento, recientemente hemos logrado ver sin asomo de duda, y sirviéndonos del método de Ehrlich, libremente terminadas las expansiones protoplásmicas y sus apéndices espinosos en los corpúsculos de Purkinje, en los granos del cerebelo, en las células del asta de Ammon y en otros elementos del encéfalo del gato, perro y conejo. Lo único que nos enseñan las pretendidas anastomosis de Dogiel, es la gran cautela con que debe interpretarse la coloración del método de Ehrlich. Esta coloración, que ha sido calificada de *vital* por haberla supuesto contemporánea de la vida de los elementos nerviosos, sólo se obtiene, por lo contrario, cuando los apéndices celulares están muertos y deformados por la degeneración varicosa. Regla de prudencia será, por tanto, no fiar sino de las coloraciones logradas en el período inicial de la reacción de Ehrlich, cuando las alteraciones de las expansiones dendríticas son todavía poco graduadas. Por lo demás, recientes trabajos del sabio

(1) *C. Golgi*: Le réseaux nerveux diffus des centres du système nerveux. *Arch. ital. de Biol.* Tomo XV, 1891.

(2) *Dogiel*: Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen, *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 38, 1891, y Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und das Verhältnis ihres Achsencylinder, etc. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 41, 1893.

ruso (1), acusan ya un principio de rectificación en sus opiniones, pues nos habla ya de arborizaciones pericelulares y de transmisiones por contacto, no sólo en la retina, sino en el cerebelo de las aves y mamíferos.

Tampoco Kallius (2) y Retzius (3), quienes han estudiado modernamente la retina, tanto por el método de Ehrlich como por el de Golgi, han podido sorprender las redes interprotoplásmicas é internerviosas de Dogiel.

Renaut (4) y Bouin (5), son menos categóricos, pues el primero sostiene para ciertos casos alguna anastomosis interprotoplásmica, y el segundo cree haber observado una real continuidad entre fibras nerviosas centrifugas y las expansiones de los espongioblastos, continuidad que, dicho sea de pasada, ha sido para este caso particular abandonada por Dogiel, quien acepta nuestra opinión sobre la terminación pericelular libre de las referidas fibras centrifugas.

Añadamos aún, para ser completos, otros pareceres. Masius (6) cree haber visto en preparaciones de la médula del conejo, coloreadas por el método de Golgi, tanto las anastomosis interprotoplásmicas de Gerlach, como las internerviosas de Golgi, y hasta verdaderas fusiones entre expansiones protoplásmicas y ramillas nerviosas. Los dibujos de este autor prueban que ha caído en el error de tomar casos de superposición de ramas, ó de cesación de imprégnación de una expansión en las inmediaciones del curso de otra, como ejemplos de continuidad substancial. Las mismas críticas pueden dirigirse á las redes nerviosas descritas por L. Sala en el encéfalo de los teléosteos (no confirmadas por Edinger, mi hermano y van Gehuchten), á las anastomosis de los nervios cutáneos del *petromyzon*, señaladas por Ballowitz (no confirmadas por Retzius), á las que Rina Monti ha creído notar en los insectos y planarias, y, en fin, á las que Heimans y Demoor (citados por van Gehuchten) han indicado en las arborizaciones nerviosas del corazón de los vertebrados inferiores.

A pesar de todo lo expuesto, nosotros no negamos en absoluto la presencia, en determinados casos, de anastomosis. A nuestro juicio, éstas faltan por completo en el sistema nervioso cerebro-raquídeo de los vertebrados y en la cadena ganglionar de los invertebrados. Pero acaso existan en ciertos corpúsculos nerviosos de categoría inferior, por ejemplo, en los elementos fusiformes ó estrellados yacentes entre los *acini* de las glán-

(1) *Dogiel*: Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliösen Schicht der Vögelsretina. *Anat. Anzeiger*, núm. 23, 1895.

Véase también: Zwei Arten sympathischer Nervenzellen. *Anat. Anzeiger*, número 22, 1896. En este trabajo, Dogiel dibuja ya libremente terminadas las expansiones protoplásmicas, y se abstiene de hablar de redes intercelulares.

(2) *Kallius*: Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. *Aus den anat. Heften, herausgeb. v. Fr. Merkel u. Bonnet*, 1895.

(3) *Retzius*: Ueber die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. *Biol. Untsrsuch. Neue Folge*. Bd. IV, 1892.

(4) *Renaut*: Sur les cellules nerveuses multipolaires et la theorie du neurone &c. *Bull. de la Acad. d. Médecine de Paris*. Mars. 1895.

(5) *Bouin*: Sur les connexions des dendrites des cellules ganglionnaires de la rétine. *Bibliographie anat.*, n° 3, 1894.

(6) *Masius*: Recherches histologiques sur le systeme nerveux central. *Arch. de Biol.*, tomo XII, 1892.

dulas y en los plexos celulares sub-epiteliales de la mucosa intestinal(1). Recordemos que Jacques (2) ha descrito células estrelladas anastomosadas en torno de los vasos, que Bethe (3) ha visto en la piel del cangrejo una red engendrada por corpúsculos estrellados de naturaleza, al parecer, nerviosa, y que iguales disposiciones han sido señaladas por Holgrem (4) y por Rina Monti (5) en la piel de los insectos. Acaso se trate en estos ejemplos de un tipo nervioso especial, probablemente destinado á reglar la secreción de las glándulas cutáneas ó mucosas. Más adelante tendremos ocasión de estudiar detenidamente esta singular especie de corpúsculos, cuya naturaleza nerviosa ha sido también negada por algún histólogo.

La doctrina de las neuronas se funda sobre demasiadas observaciones positivas para que, ante el anuncio de un hecho aislado de anastomosis aparente, deba abandonarse. Para apreciar debidamente la legitimidad de la doctrina de la transmisión por contacto, es preciso apelar al conjunto de los datos concordantes suministrados por la neurogenia, el método de las degeneraciones y atrofias, la observación positiva con los métodos de disociación, de Ehrlich, de Golgi y de Cox. Si en algún caso pudiera demostrarse la existencia de anastomosis, sería preciso reputar el hecho como excepcional, como una singularidad relativa á tal ó cual punto del sistema nervioso, nunca como ley general de la morfología de las células ganglionares.

Hé aquí resumidos, y tales como han aparecido en otro trabajo nuestro, los principales argumentos en que se apoya la teoría de la terminación libre de las expansiones protoplásmicas y nerviosas (6):

1.º Los corpúsculos nerviosos embrionarios, según resulta de las investigaciones de His, nuestras, de Lenhossék, Retzius y otros, poseen un axon y apéndices protoplásmicos cortos y libremente terminados. El axon mismo acaba en la fase de neuroblasto por un cono libre erizado de espinas cortas, especie de rudimento de la arborización terminal (*cono de crecimiento* de Cajal).

2.º En la médula embrionaria y adulta, en el cerebelo, cerebro, asta de Ammon, cuerpo estriado, bulbo olfatorio, gran simpático, bulbo ra-

(1) *Cajal*: Nuevas aplicaciones del método de Golgi, Septiembre 1889, y *Cajal y Cl. Sala*: Terminación de los nervios y tubos glandulares en el páncreas, 1891.

(2) *Jacques*: Journal de l'Anatomie et de la physiologie, n.º 6, 1894.

(3) *Bethe*: Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. *Anat. Anzeiger*, n.º 1, 1896.

(4) *Holgrem*: Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. *Anat. Anzeiger*, n.º 19 y 20, 1896.

(5) *Rina Monti*: Ricerche microscopiche sull sistema nervoso degli insetti. *Boll. Scientifico*, n.º 4, 1893 y n.º 1, 1894.

(6) Véase *Cajal*: Nouvelles contributions à l'étude histologique de la rétine et à la question des anastomoses des prolongements protoplasmiques. *Journal de l'Anatomie et de Physiologie*, etc., núm. 5, 1896.

quídeo, retina, etc., tanto el método de Golgi como el de Cox demuestran la terminación libre de las ramificaciones nerviosas y protoplásmicas. Y la prueba de que allí donde cesa la impregnación no deben existir fibrillas incolorables dispuestas en red (suposición gratuita hecha por Renault), nos la da el hecho de que los apéndices celulares terminan constantemente en los mismos parajes y siempre del mismo modo.

3.º También el método de Ehrlich, de que nos hemos servido recientemente en nuestras observaciones sobre el cerebro, cerebelo y médula espinal (1) revela las arborizaciones nerviosas y protoplásmicas como el método de Golgi. Iguales observaciones han hecho con el azul de metileno Retzius en la médula espinal de los peces (2), y S. Meyer (3) en los corpúsculos del cerebro y bulbo de los mamíferos.

4.º Hasta en la retina, en donde se ha sostenido la existencia de anastomosis, el método de Ehrlich permite ver (como han declarado Bouin y Renault) que la mayor parte de las expansiones dendríticas acaba por ramificaciones libres. Las apariencias de anastomosis, relativamente raras, pueden explicarse, ya por alteraciones *post mortem* (degeneración varicosa, coalescencias de las partes cianófilas de fibras vecinas), ya por errores de examen.

5.º La doctrina de las neuronas armoniza perfectamente con los hechos bien demostrados de las degeneraciones secundarias de los centros nerviosos. La perfecta localización de esta degeneración, tras la ablación de las células ó sección de las fibras, no se comprende bien sino suponiendo una completa independencia de los conductores. Es más, si se admitiera en fisiología la teoría del retículo, el patólogo no tendría más remedio que descartarla, descomponiendo los centros nerviosos en tantas unidades tróficas y dinámicas como territorios celulares existen á los cuales se limita la degeneración ó la atrofia causadas, ora por la sección, ora por el arrancamiento de los tubos nerviosos.

6.º En los invertebrados, tanto el azul de metileno como el cromato de plata, muestran completamente libres las ramificaciones nerviosas terminales (Retzius, Lenhossék, Allen, Bethe, Samassa, etc.).

7.º Aun cuando se demostrara para ciertos casos la existencia de puentes inter-protoplásmicos ó inter-nerviosos, no se alteraría profundamente nuestra concepción del dinamismo de los corpúsculos nerviosos. Desde el punto de vista morfológico, tales puentes deberían considerarse como fusiones secundarias sobrevenidas en la época adulta ó en períodos tardíos de la evolución ontogénica; y bajo el aspecto fisiológico las expansiones

(1) *S. Ramón Cajal* : El azul de metileno en los centros nerviosos. *Revista trimestral Micrográfica*, núm. 4, 1896.

(2) *Retzius* : *Biologische Untersuchungen*. Neue Folge. Bd.

(3) *Semi Meyer* : Ueber eine Verbindungweise der Neurone, etc. *Arch. f. mikros. Anat. u. Entwickl.* Bd. 47, 1896.

protoplásmicas seguirían siendo lo que son, pues fusionadas ó no, su misión sería siempre, como lo demostraremos más adelante, recoger las corrientes remitidas por las arborizaciones nerviosas con las cuales se ponen en contacto. Aunque por el hecho de la anastomosis, hubiese alguna filtración colateral, el sentido convergente de la corriente hacia el soma se mantendría y, por tanto, no sufriría substancial alteración el esquema dinámico de las neuronas.

**Conexiones generales de los corpúsculos nerviosos.**—Puesto que las expansiones protoplásmicas y nerviosas se terminan libremente, es preciso suponer, entre dichas expansiones, un contacto más ó menos íntimo, capaz de explicar el paso de las corrientes á través de una cadena de conductores. Este contacto ¿cómo se efectúa? Nuestras observaciones han permitido establecer de un modo positivo que la articulación ó contacto útil entre dos neuronas, no se verifica entre arborizaciones nerviosas solas ni entre arborizaciones protoplásmicas, sino entre las ramificaciones nerviosas colaterales ó terminales, y el soma y expansiones protoplásmicas. La conmoción nerviosa, pasa, pues, desde las ramificaciones del axon de una célula al cuerpo y prolongaciones dendríticas de otra ú otras células. En un principio, habíamos creído que existían contactos entre expansiones dendríticas procedentes de uno ó de varios elementos ganglionares; lo que hacía verosímil la existencia de comunicaciones dinámicas interprotoplasmáticas, aunque limitadas á una colonia de neuronas cuya actividad ofrecía de este modo cierta solidaridad funcional comparable á la de una batería de pilas eléctricas; pero ulteriores y más minuciosas pesquisas nos han persuadido de que las yuxtaposiciones interprotoplásmicas son rarísimas y carecen probablemente de significación fisiológica importante. En general, tales contactos entre apéndices de igual naturaleza, son cuidadosamente evitados gracias á la interposición de multitud de fibrillas de neuroglia ó de expansiones de corpúsculos epiteliales. En cambio, la neuroglia, falta por completo en las superficies de descarga, es decir, en los parajes en donde los cuerpos y apéndices dendríticos contraen íntima conexión con las ramificaciones terminales del axon. La necesidad de apartar las expansiones de la misma especie ó las de naturaleza distinta, pero dimanadas de células que no deben entrar en conexión, da cuenta de la relativa abundancia (demostrada recientemente por Weigert, merced á un método especial de coloración) de fibrillas neuróglícas en aquellas regiones de la substancia gris donde concurren en gran número, expansiones protoplásmicas y fibrillas ameduladas (capas moleculares del cerebro y cerebelo, oliva superior, capas moleculares de la retina, etc.).

La relación ó articulación nervioso-protoplásmica, se verifica de las siguientes maneras, según resulta de nuestros estudios en todos los centros nerviosos:

1.º *Relación entre el soma y arborizaciones nerviosas.*—Esta conexión es comunísima y la más fácil de estudiar. Las ramificaciones terminales, varicosas y engruesadas, procedentes de uno ó de varios cilindros-ejes, se aplican íntimamente al cuerpo de una célula, engendrando una disposición que yo comparé primeramente á un nido, y otros autores, Kölliker por ejemplo, á una cesta (*Endkörben*, de este autor). La capa de fibrillas pericelulares, puede ser tan espesa, que sea imposible el contacto de todas ellas con la superficie del soma. Tal acontece en muchas ramillas superficiales de los nidos pericelulares de los corpúsculos de Purkinje, en las arborizaciones que rodean las células del ganglio de la habénula y hasta en el plexo nervioso pericelular de los elementos motores de la médula espinal. Por esta razón, nosotros juzgamos verosímil la existencia

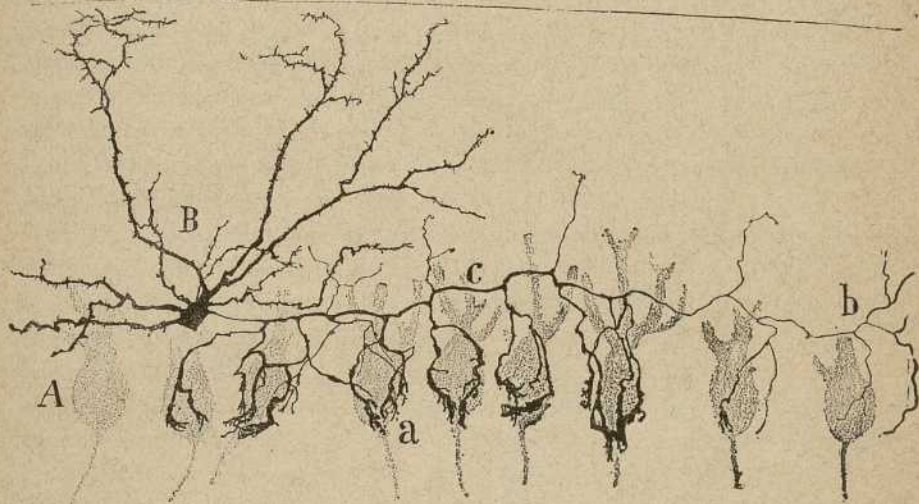


Fig. 19. — Célula de cesta del cerebelo de la rata blanca. — A, células de Purkinje; a, ramificaciones nerviosas pericelulares; c, axon.

entre los huecos interfibrilares de dichos nidos, de una materia conductriz, merced á la cual las ramillas más periféricas podrían comunicarse con el protoplasma del corpúsculo rodeado. En el caso citado de los elementos de Purkinje, se advierte, además (fig. 19, a), que los filamentos de la cesta terminal se prolongan un tanto á lo largo del cono inicial del axon, circunstancia que habla en favor de la naturaleza protoplásmica ó axípeta de dicha eminencia, la cual está desprovista de vaina medular.

Existen otros casos muy típicos de arborizaciones pericelulares. Recordemos la descubierta en torno de las células simpáticas del corazón de la rana por Arnold y confirmada y mejor estudiada por Ehrlich, Arstein y Retzius; las halladas por Ehrlich y nosotros en los corpúsculos



ganglionares de los raquídeos; las descubiertas por Held y confirmadas por nosotros, S. Meyer y Kölliker en el núcleo del cuerpo trapezoide del bulbo; las constituídas por las fibras centrífugas de la retina de las aves, según resulta de mis investigaciones y de las de Dogiel; las señaladas por Retzius en torno de las células gangliónicas de los invertebrados, etc.

2.º *Relación entre tallos protoplásmicos y arborizaciones nerviosas longitudinales.*—El mejor ejemplo que puede citarse de este tipo de conexión

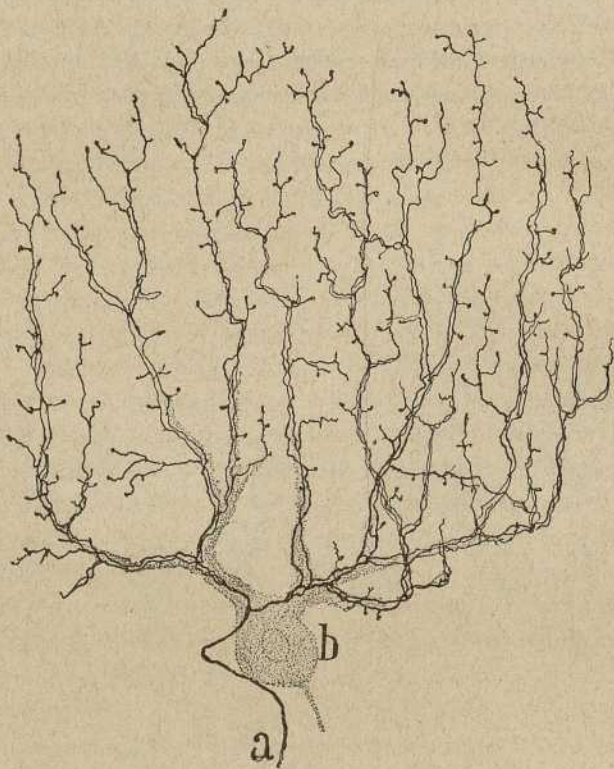


Fig. 20. — Fibra terminal trepadora del cerebelo humano: *a*, fibra nerviosa; *b*, corpúsculo de Purkinje.

es el ofrecido por los gruesos tallos ascendentes de las células de Purkinje. Dichos tallos son lisos, y por su superficie corre una arborización terminal de ramas paralelas, las cuales provienen de ciertas fibras nerviosas que nosotros hemos designado *fibras trepadoras*. Parecidas conexiones son de notar en los gruesos tallos de los corpúsculos del ganglio de Deiters y en los robustos apéndices brotados de los elementos del núcleo rojo. Pero en estos últimos corpúsculos, la ramificación nerviosa superpuesta á los tallos dendríticos parece continuarse con la perisomática, mientras que, en los elementos de Purkinje, las arborizaciones trepado-

ras representan una terminación nerviosa exclusiva de los apéndices protoplásmicos gruesos.

3.º *Relación crucial de fibrillas nerviosas con apéndices protoplásmicos delgados.* — Esta conexión es peculiar de casi todos los apéndices dendríticos de segundo y de tercer orden brotados del tallo ó de los ramos gruesos de las pirámides cerebrales, de los corpúsculos de Purkinje, de las células motrices de la médula, etc. El caso más típico está representado por los corpúsculos de Purkinje, cuyos apéndices dendríticos terminales exhiben unos surcos colaterales destinados á recibir, como en una mortaja, las fibrillas nerviosas terminales de los granos. Según Berkley, en las pirámides cerebrales la relación tendría lugar por una suerte de engranaje formado por ciertas esférulas colaterales y terminales que ofrecerían las fibrillas nerviosas, y los huecos ó escotaduras que en el contorno de los apéndices protoplásmicos dejan las espinas de éstos.

4.º *Relación por contacto longitudinal de expansiones protoplásmicas finas con ramificaciones nerviosas terminales.* — Este caso se observa en la retina, donde las expansiones terminales de los espongioblastos y células ganglionares se disponen horizontalmente en ciertas capas, en las cuales corren también en sentido horizontal los penachos terminales ó nerviosos de las células bipolares.

Por virtud del establecimiento de dichas zonas ó segmentos protoplásmicos separados de conexión, cada célula puede entrar en contacto con especies distintas de fibras nerviosas. Así, por ejemplo: las células de Purkinje reciben, por el soma, las arborizaciones de las células de cesta; por el tallo, las ramillas emanadas de las fibrillas trepadoras, y por las dendríticas terminales, las fibrillas paralelas ó de los granos. Disposiciones semejantes nos revelan los elementos del núcleo del cuerpo trapezoidal, las células mitrales del bulbo olfatorio y otras muchas; bien que en estas especies celulares, la diversa naturaleza de las arborizaciones nerviosas articuladas con segmentos separados del protoplasma, no se halla tan perfectamente esclarecida como en los elementos de Purkinje.

Los hechos precedentes nos dan la clave de la significación fisiológica de las expansiones dendríticas, y explican asimismo los motivos que ha tenido la naturaleza para variar al infinito la forma y longitud de dichos apéndices. En efecto, á poco que meditemos sobre este punto, veremos claramente que la riqueza y longitud de dichas expansiones guarda relación con el número de fibrillas nerviosas terminales, con quienes la célula debe mantener contactos íntimos. Así, los espongioblastos de la retina y las células monopolares raquídeas, cuyo cuerpo posee un solo apéndice, relaciónanse exclusivamente (mediante el soma) con una sola especie de fibrillas nerviosas; en cambio, los elementos de la médula espinal, cerebro y cerebelo, que poseen muchos apéndices dendríticos, reciben la influencia de distintas especies de fibrillas terminales.



Al propósito de establecer conexiones separadas con diversas categorías de fibrillas nerviosas, obedece también la existencia de esos largos tallos protoplásmicos provistos de penachos que observamos en los robustos elementos del asta de Ammon, corteza cerebral y cerebelo (células de Purkinje). En virtud de esta notable disposición, un solo corpúsculo, cuyo aparato protoplásmico se extiende por todo el espesor de la capa gris donde reside, podrá ponerse en relación con todos los pisos ó estratos de arborizaciones nerviosas de esta última, y podrá, por consecuencia, recibir, por vías separadas, corrientes arribadas de multitud de neuronas próximas ó lejanas.

Hemos visto ya células ganglionares cuyo aparato protoplásmico está únicamente representado por el soma; y otras, en donde el aparato de recepción de corrientes se complica con la aparición de una ó varias prolongaciones protoplásmicas. De esto se infiere que los apéndices dendríticos son de la misma naturaleza que el soma, y tienen por objeto la ampliación de la superficie de relación representada por éste, ampliación motivada por la progresiva riqueza de asociaciones creada en el sistema nervioso conforme se asciende en la escala animal.

**MORFOLOGÍA COMPARADA DEL CORPÚSCULO NERVIOSO.** — Los datos morfológicos precedentes, refiérense de modo principal á las células nerviosas de los mamíferos, entre las cuales dominan los tipos multipolares con diferenciación de expansiones. Mas la morfología celular se simplifica conforme se descende en la serie animal ó á medida que nos remontamos á las fases más tempranas de la ontogenia.

Paralelamente á esta simplificación, se advierte una diferenciación menos acusada entre el axon y las expansiones dendríticas, y aun llegan éstas á faltar, al menos como emanación directa del soma. He aquí las formas principales de los corpúsculos nerviosos, comparativamente estudiados en las series fotogénica y ontogénica.

1.º **Forma monopolar.** — Es una célula piriforme, de superficie lisa, provista de una sola expansión: el cilindro del eje, que se termina dentro ó fuera de los centros mediante ramitas colaterales y terminales.

Este tipo celular constituye la mayor parte de los elementos de los ganglios de vermes, moluscos, crustáceos é insectos, según resulta de las investigaciones de Retzius, Biedermann, Allen, von Lenhossék, Samassa, Kenyon, etc. En la ontogenia de los mamíferos y aves, la forma monopolar corresponde al *neuroblasto* de His, antes de que en él se inicie la formación de los apéndices dendríticos. No obstante, también en los ganglios de los invertebrados existen algunas formas multipolares que recuerdan las de los vertebrados.

Ya sean monopolares, ya multipolares, las neuronas de los invertebrados carecen de diferenciación de expansiones. Pero esto es solamente exacto desde el punto de vista anatómico, no bajo el aspecto fisiológico.

Las investigaciones de Retzius y Lenhossék han probado que los citados elementos poseen asimismo apéndices destinados á recoger las corrientes, sólo que en vez de brotar del soma y de aparecer con caracteres especiales, nacen del curso inicial del axon y no pueden morfológicamente distinguirse de las colaterales de emisión ó de terminación de la expansión funcional.

**2.º Forma monopolar dominante con diferenciación de expansiones protoplásmicas.** — En la médula y encéfalo de los peces y batracios dominan todavía neuronas piriformes provistas de una sola expansión continuada con el axon; pero del curso de éste proceden ramas de propiedades muy diversas: unas, las ramas iniciales, son espesas, exhiben un contorno más ó menos áspero y poseen los caracteres de las expansiones protoplásmicas; otras ramas, las colaterales ó terminales nerviosas, son finas y brotan en ángulo recto de la última porción del axon, porción que se traduce también por el adelgazamiento, lisura y demás caracteres de los verdaderos cilindros-ejes. En suma, el estudio de los corpúsculos nerviosos de los vertebrados inferiores, y particularmente de los estados larvares de estos, nos enseña que las colaterales iniciales del tallo principal de las neuronas de los invertebrados, son el germen de las expansiones protoplásmicas de los vertebrados superiores. Estas prolongaciones se han diferenciado en el curso de la evolución filogénica, adquiriendo mayor grosor y contorno más áspero que las colaterales nerviosas, y sobre todo se han dislocado de su posición originaria, corriéndose progresivamente hacia el origen del axon y acabando, finalmente, por dimanar directamente del soma, como ocurre ya en casi todos los elementos centrales de reptiles, aves y mamíferos.

También en la evolución ontogénica es perceptible esta fase, aun cuando tiene muy corta duración, y no es acaso constante. En los embriones de ave y mamífero, está representada por aquellos neuroblastos, en donde el trayecto inicial de la expansión principal, presenta todavía una ó varias expansiones protoplásmicas.

**3.º Forma multipolar con axon independiente y apéndices dendríticos brotados del soma.** — Tal es el tipo más comunmente ofrecido por los órganos nerviosos de los mamíferos, aves y reptiles. Obsérvanse también en algunos centros de los batracios (cerebro, cerebelo, médula) y de los peces, asociado ó no á las formas primitivas monopulares antes descritas. La forma, dimensión y riqueza de las expansiones dendríticas, varían mucho en las mismas células de los distintos vertebrados.

Como hemos declarado en otro trabajo (1), el progreso de una célula en la serie filogénica, se traduce por la aparición de nuevas expansiones protoplásmicas, de tal modo dirigidas y situadas, que consienten la crea-

(1) *Cajal*: Consideraciones generales sobre la morfología de las células nerviosas. Trabajo presentado al Congreso médico internacional de Roma (1894).

ción de nuevas asociaciones intercelulares. Así, por ejemplo, las células piramidales del cerebro de los batracios, carecen de apéndices dendríticos basales ó descendentes, exhibiendo exclusivamente un penacho protoplásmico dirigido á la periferia; en los reptiles, las expansiones basales se inician ya creándose simultáneamente un tallo radial; y, por último, en los mamíferos, los apéndices basales y somáticos laterales alcanzan la plenitud de su desenvolvimiento. Parecida gradación, aunque menos acusada, nos presentan las llamadas células mitrales del bulbo olfatorio: en los peces, estos corpúsculos no poseen más expansiones que las destinadas á entrar en relación con las fibras olfatorias; mientras que en los mamíferos, además de estas últimas, aparecen otras acabadas libremente en plena substancia gris, sin conexión con los glomérulos. Buenos ejemplos son también los granos del bulbo olfativo, que en los peces, batracios y reptiles, carecen de expansiones basales, las cuales constituyen una disposición constante en los mamíferos.

La diferenciación del cilindro-eje es tanto más acentuada, cuanto más alto en la escala animal se halla el vertebrado que se investiga. En los peces, batracios y reptiles, hay células en que cuesta trabajo distinguir las expansiones protoplásmicas de la prolongación nerviosa ó funcional.

Cabe afirmar igualmente, que el número, extensión y ramificaciones secundarias y terciarias de los cilindros-ejes de las células nerviosas, crecen á medida que se asciende desde los batracios á los mamíferos.

No todos los elementos nerviosos del hombre y de los mamíferos han recorrido completamente las fases morfológicas citadas. Mientras que las células cerebrales han alcanzado un superior desenvolvimiento, otros corpúsculos, tales como los espongioblastos de la retina, los granos del bulbo olfativo, las células especiales de la capa molecular del cerebro, corresponden á estados ontogénicos y filogénicos muy atrasados, puesto que carecen todavía de esa diferenciación de expansiones nerviosas y protoplásmicas que hemos reconocido ya en los peces más inferiores y aun en ciertos ganglios de los invertebrados. Dichas células podrían compararse á esos corpúsculos estrellados dotados de expansiones exclusivamente nerviosas que residen en el mesodermo de los pólipos y de las planarias (R. Monti). De donde se infiere que, si la disposición monopolar de las neuronas de los invertebrados, representa morfológicamente el término más simple de la evolución, en el orden dinámico, resulta ya un corpúsculo complicado, porque, según dejamos dicho anteriormente, posee en el arranque del axon ciertas ramas especiales destinadas á recoger las excitaciones nerviosas. La forma que bajo el aspecto fisiológico debemos estimar más sencilla, no es precisamente la monopolar, sino la que sólo ofrece una ó varias expansiones de la misma especie. Por esta razón, los espongioblastos estrellados ó los corpúsculos simpáticos intersticiales de las glándulas, representan en la jerarquía histológica, tipos más primiti-

vos de neuronas que los elementos sensoriales ó sensitivos, donde, en definitiva, se encuentran siempre, nacidas ó no de un tallo común, dos clases de prolongaciones, la protoplásmica y el axon.

El examen comparativo de las transformaciones de las neuronas en la serie animal, nos enseña un hecho curioso. Tanto en el sistema nervioso de los invertebrados como en el de los vertebrados, se ven, al lado de corpúsculos sucesivamente diferenciados, otros completamente refractarios á todo progreso morfológico. A esta especie pertenecen los corpúsculos sensitivos y sensoriales (bipolares olfatorios, sensitivas raquídeas, bipolares, retinianas, acústicas, etc.), pues todos ellos, cualquiera que sea el tipo animal estudiado, afectan figura bipolar y de las dos expansiones, la una marcha á la periferia donde se pone en conflicto con el mundo exterior, y la otra penetra en los centros nerviosos á donde propaga la conmoción sensitiva ó sensorial. El paso de la bipolaridad á la monopolaridad, ocurrido en los corpúsculos sensitivos, no implica, como veremos más adelante, progreso ni retroceso morfológico.

Existe, pues, en la serie animal, un sistema nervioso, *el sensitivo sensorial* (ganglios periféricos), que ha terminado su desarrollo por diferenciación, creciendo sólo por extensión ó multiplicación de células, y otro sistema nervioso, *el cerebral*, que se perfecciona en la serie animal, tanto por extensión como por diferenciación morfológica de sus neuronas constitutivas. Desde el principio de la formación del tipo vertebrado, la naturaleza parece haber hallado ya el plan definitivo de la organización de los sentidos, en los cuales y limitándonos á las partes nerviosas, no hallamos desde el pez al hombre sino mínimos cambios de estructura, acaso motivados por la acomodación á las condiciones especiales de existencia de cada animal. Por consiguiente, la retina del ave y del reptil, no son precisamente superiores en organización á la de los peces y batracios; todo se reduce á que este órgano se halla mejor acomodado á la impresión de las excitaciones visuales que el animal debe recoger, dados sus medios de vida y las condiciones del ambiente. Tales mudanzas no afectan al plan y desaparecen muchas veces al compas que se asciende en la escala animal. Citemos, por ejemplo, entre las disposiciones propias de los vertebrados inferiores, los glóbulos coloreados de los conos de la retina de las aves y los bastones verdes de la de los batracios.

En cambio, el plan de construcción de los órganos centrales y particularmente de la vesícula cerebral anterior, experimenta grandes mutaciones y perfeccionamientos desde el invertebrado al hombre; y todo hace suponer que el cerebro humano no representa el término infranqueable de la organización del *substractum* del pensamiento, sino la fase actual de estructura á que ha llegado un órgano susceptible de muchísimas mejoras histológicas y químicas (1).

(1) Para evitar equívocos acerca del concepto de *progreso morfológico y funcional*,

séanos lícito consignar algunas aclaraciones. En nuestro sentir, cada animal posee un sistema nervioso perfecto en su clase, porque ninguno otro podría servir mejor, sin redundancias ó superfluidades de estructura, las especiales exigencias del organismo que lo posee. Cuando decimos que las neuronas de un mamífero son más perfectas que las de un pez, intentamos expresar solamente la idea de que aquéllas son capaces de desenvolver actos más complejos y de servir de *abstractum* á un número mucho mayor de reacciones nerviosas. Entre el sistema nervioso de un verme y el de un vertebrado, hay la misma relación que entre un reloj de bolsillo que marca solamente las horas, y un reloj de torre capaz de marcar y sonar las horas, los días, las semanas y los meses. Ambos son perfectos y útiles para el objeto á que se les destina, pero el mecanismo del uno tiene que ser mucho más complicado que el del otro. Cada organismo posee el sistema nervioso que necesita, porque la naturaleza repugna lo superfluo tanto como lo inadecuado. ¿De qué le serviría al molusco ó al verme la retina del ave, ó al pez el cerebro del mamífero? Por esta razón consideramos que las células monopolares de los invertebrados llenan su misión en éstos mucho mejor que lo harían los corpúsculos multipolares de los mamíferos; probablemente, la dislocación de las expansiones protoplásmicas de aquéllos (que, como se sabe, brotan del axon) representa alguna disposición económica de materia ó de tiempo de conducción, ó sirve otros designios utilitarios actualmente desconocidos. En suma: la correlación más absoluta impera en los sistemas orgánicos de cada animal; y los centros nerviosos, cuya misión es asociar y transformar movimientos recaídos en diversos tejidos, sólo complican sus mecanismos al compás de las ampliaciones y perfeccionamientos ocurridos en la piel, las vísceras y los músculos. Es decir, que las complicaciones del aparato nervioso representan quizá, no la causa, sino el efecto, por adaptación, de las mejoras iniciadas en los demás tejidos.

---

## CAPITULO V

Inducciones fisiológicas de la morfología y conexiones de las neuronas.—Papel conductor de las expansiones protoplásmicas y del soma. — Refutación de la teoría de Golgi sobre el oficio nutritivo de las expansiones dendríticas.—Teoría de la polarización dinámica.—Teoría de la polarización axipeta.—Leyes de ahorro de espacio, de tiempo y de materia que rigen la morfología de las células y el curso y arranque de los cilindros-ejes.

**Oficio conductor del soma y de las expansiones dendríticas.**—Se recordará que Golgi (1), en sus trabajos sobre la fina anatomía de los centros, había defendido la idea de que la conducción nerviosa á través de la substancia gris se efectúa exclusivamente por los cilindros-ejes, las colaterales nerviosas y la red nerviosa intersticial; las expansiones protoplásmicas desempeñarían un oficio meramente nutritivo, y, para mejor satisfacerlo, pensaba el sabio italiano que todas ellas se dirigen hacia las células de neuroglia perivasculares ó hacia los vasos mismos, con los cuales entrarían algunas veces en contacto. Lo que indujo á Golgi á sostener estos asertos fue una observación incompleta, á saber: que las expansiones dendríticas se reunen precisamente donde faltan las fibrillas nerviosas (capas moleculares del cerebro, cerebelo y asta de Ammon), concentrándose de preferencia en las zonas limitantes de substancia gris ricas en corpúsculos de araña.

La doctrina del oficio meramente nutritivo de las expansiones dendríticas fue acogida con aplauso aun por los que negaban la existencia de redes intersticiales, hallando muy natural una idea que, á poco que hubiese sido meditada, habría sido rechazada por inverosímil. ¡Como! toda esa admirable arquitectura representada por las arborizaciones protoplásmicas de las células de Purkinje del cerebelo y por las pirámides cerebrales (que llenan con sus apéndices casi toda la trama gris), no tiene más fin que chupar jugos de los vasos y células neuróglícas para conducirlos al soma y expansión funcional? Según eso, las células monopolares de los invertebrados y las multipolares de los invertebrados inferiores que no tienen células de neuroglia peri-vasculares con quienes relacionarse, deben nutrirse muy mal. Iguales deficiencias nutritivas deberían suponerse en los corpúsculos bipolares olfatorios, en las células ganglionares raquídeas y en las que el mismo Golgi descubrió en la protuberancia—y que

(1) *C. Golgi*: Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1886, pág. 27.



hoy se sabe que pertenecen á un núcleo de origen del nervio masticador—pues todas estas neuronas no tienen más aparato chupador de jugos que la superficie del soma y la de los apéndices nerviosos.

El primer autor que emitió algunas dudas tocante á la función meramente nutritiva de las prolongaciones dendríticas fue Kölliker (1), quien en un breve resumen acerca del método de Golgi, declaró poco fundado el argumento que el sabio de Pavía había dado para negar la naturaleza nerviosa de los apéndices dendríticos (falta de fibras nerviosas en los puntos donde concurren estos apéndices). De las observaciones efectuadas por Kölliker en las llamadas capas moleculares del cerebro y *fascia dentata*, resultó que las fibrillas nerviosas abundaban notablemente en las mismas (método de la potasa y procedimiento de Weigert); pero Kölliker no se atrevió á romper del todo con la doctrina dominante, que consideraba á las prolongaciones dendríticas susceptibles de continuarse con tubos nerviosos; así que, si por un lado negaba, como Golgi, la existencia de las redes interprotoplásmicas, y hasta de las internerviosas, por otro, se inclinaba á la opinión de Gerlach acerca del doble origen de las fibras meduladas.

Ya desde nuestras primeras investigaciones sobre la estructura del sistema nervioso (2) combatimos resueltamente este modo de ver de Golgi, señalando numerosos hechos totalmente inconciliables con la función exclusivamente nutritiva de los apéndices dendríticos, y los cuales hablan en favor de un papel conductor, tanto del soma como de las prolongaciones protoplásmicas.

He aquí algunos de estos hechos, repetidamente comprobados por autoridades científicas indiscutibles.

1.º Las expansiones protoplásmicas no tienen tendencia á dirigirse hacia los vasos, sino que se acumulan allí donde existen arborizaciones nerviosas terminales.

2.º La red vascular aparece dispuesta, poco más ó menos, de igual manera en todas las masas grises, y sin embargo, las expansiones protoplásmicas cambian de forma, de longitud y de orientación en cada foco gris.

3.º En los vertebrados inferiores existen focos nerviosos desprovistos de vasos ó escasos de ellos (glomérulos olfativos, capas moleculares de la retina, etc.), á pesar de lo cual, la riqueza y disposición de las expansiones protoplásmicas acumuladas en dichos focos, son iguales que en los mamíferos.

4.º Algunos apéndices protoplásmicos, ó que dinámicamente hacen el

(1) A. Kölliker: Die Untersuchungen von Golgi über den feineren Bau des centralen Nervensystems. *Anat. Anzeiger*. Julio 1888, n.º 18.

(2) Véase sobre todo, *Cajal*: Reponse á Mr. Golgi á propos des fibrilles collaterales de la moëlle epinière et de la structure générale de la substance grise. *Anat. Anzeiger*, n.º 20, 1890.

oficio de tales, se terminan ora en superficies libres, ora por debajo de epitelios (células horizontales de la retina, células bipolares retinianas, células bipolares, olfativas, etc.), es decir, en parajes totalmente desprovistos de capilares y de células neuróglícas.

5.º Existen numerosos ejemplos en los cuales, de no admitir el oficio conductor del soma y de los apéndices dendríticos, es imposible comprender cómo las corrientes nerviosas pueden propagarse hasta los centros.

6.º La virtud conductriz del protoplasma ó cuerpo celular aparece evidente en los siguientes hechos: *a*) contacto del soma de las células de Purkinje con las cestas terminales (ramificaciones nerviosas del axon de los corpúsculos estrellados de la capa molecular del cerebelo); *b*) el del soma de los corpúsculos ganglionares de la retina con el penacho descendente de ciertas bipolares; *c*) el del soma de los elementos del núcleo del cuerpo trapezoide con las cestas terminales de Held; *d*) el de los corpúsculos motores con las colaterales sensitivas largas, etc.

7.º En pro del oficio transmisor de las ramas dendríticas, hablan estos hechos: *a*) el contacto del penacho protoplásmico terminal de las células mitrales del bulbo olfatorio con las arborizaciones nerviosas de las bipolares olfativas; *b*) el contacto, en ciertos pisos de la capa plexiforme interna de la retina, de las arborizaciones protoplásmicas de los corpúsculos ganglionares, con los penachos nerviosos de los elementos bipolares; *c*) el engranaje de la arborización de las células de Purkinje con las fibrillas paralelas de la capa molecular; *d*) la articulación del penacho protoplásmico periférico de las células del lóbulo óptico, con las arborizaciones nerviosas de las fibras llegadas de la retina.

Las antedichas observaciones, algunas de las cuales fueron expuestas en un trabajo especial de crítica contra las teorías de Golgi (1), parecieron tan terminantes, que llevaron la convicción al ánimo de casi todos los neurólogos (2).

(1) Cajal: *Réponse à Mr. Golgi*, & *Anat. Anzeiger.*, 1890. Véase también: Conexión general de los elementos nerviosos. *Medicina práctica*, 1889.

(2) Recientemente, C. Schaffer (*Zur feineren Struckur der Hirnrinde und über die funktionelle Bedeutung der Nervenzellenfotsätze. Arch. f. mikros. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 48, 1897) ha vuelto á resucitar la teoría de Golgi acerca del papel exclusivamente nutritivo de las expansiones protoplásmicas. Según dicho autor, sólo las colaterales nerviosas y el axon tienen capacidad conductriz, pero con la diferencia de que las colaterales vendrían á ser un aparato de recepción de corrientes, y el axon un aparato de emisión de las mismas. Para que esta opinión de Schaffer pudiera aceptarse, habría que borrar casi todos los hechos de estructura descubiertos en los centros nerviosos y órganos de los sentidos durante estos últimos diez años. Los hechos en que Schaffer pretende apoyar su concepción, ó son totalmente falsos, ó son caprichosamente interpretados, y en vista de las necesidades de la hipótesis. He aquí algunos de los que Schaffer estima más importantes: 1.º, el curso recurrente del axon, que, según este autor, sería la regla,

**Polarización dinámica.** — En nuestras primeras indagaciones sobre la estructura de los centros nerviosos, pusimos de manifiesto el papel conductor, tanto del soma como de los apéndices dendríticos; mas tocante al sentido de la conducción, no nos pronunciamos de un modo definitivo, bien que en diferentes pasajes de nuestras Monografías se defiende más ó menos explícitamente la idea de que las expansiones protoplásmicas toman ó recogen las corrientes, aportadas por las arborizaciones nerviosas terminales. Pero sólo en 1891, y en vista de los nuevos trabajos propios y ajenos que daban contestación á las posibles objeciones, nos resolvimos á adoptar la fórmula general de la polarización dinámica, que expusimos en los siguientes términos: «La transmisión del movimiento nervioso, se verifica desde las ramas protoplásmicas y cuerpo celular á la expansión nerviosa. Toda célula nerviosa posee, pues, un *aparato de recepción*, el cuerpo y expansiones protoplásmicas, un *aparato de conducción* el cilindro-eje, y un *aparato de aplicación ó de emisión*, la arborización terminal varicosa de la expansión funcional.

Un deber de imparcialidad nos obliga á reconocer que algunas de las ideas fundamentales de esta hipótesis habían sido ya expuestas, en tono más ó menos dubitativo, por diversos autores. Así, Gowers y Bechterew, habían ya supuesto la conducción celulífuga del axon, y Kolliker (1) y

cuando en realidad es la excepción (recuérdense multitud de colaterales no recurrentes de los axones de la médula espinal, de las pirámides cerebrales, de los granos de la *fascia dentata*, etc.); 2.º, el carácter de colateral gratuitamente otorgado á la expansión periférica de los corpúsculos sensitivos raquídeos (aserción que pugna contra todos los datos de la filogenia y ontogenia de estas células, y por la cual se califica además de colateral la rama gruesa y de axon la rama delgada de una bifurcación); 3.º, la falta de mielina de las expansiones protoplásmicas, hecho contrario, según Schaffer, á la naturaleza nerviosa de éstas, como si no hubiese infinitos axones exentos de mielina y capaces, sin embargo, de conducir (fibras del nervio olfatorio, fibras ópticas de la retina, cilindros-ejes del gran simpático, axon de los granos del cerebelo, axon de los invertebrados, etc.). Para que se vea la debilidad de la argumentación de Schaffer, baste decir que no ha tenido en cuenta para nada los importantes hechos siguientes, ante los cuales la teoría de este autor cae sin apelación: 1.º, las células ganglionares de la retina, los granos del cerebelo, los corpúsculos bipolares acústicos, los olfativos, las células simpáticas, etc., que carecen de colaterales nerviosas, ¿dónde tienen el aparato de recepción? 2.º, ¿por qué las expansiones protoplásmicas de las células mitrales se ramifican en los glomérulos olfativos, no sólo en los mamíferos, sino también en los batracios, reptiles y peces, animales en que dichas regiones carecen de capilares, ó no los poseen sino en cortísimo número? 3.º, ¿cómo será posible eliminar el papel conductor de las expansiones protoplásmicas de las células ganglionares de la retina? 4.º, ¿qué significación vamos á dar á todos los numerosos casos de células cuyo soma ó apéndices protoplásmicos aparecen rodeados de cestas terminales nerviosas? ¿Vamos á olvidar todas estas importantes disposiciones, como hace Schaffer, sólo porque prueban la conductibilidad del aparato protoplásmico?

(1) Kolliker: Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Das Rückenmark. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool.* Bd. LI, Heft. 1, 1890.

Waldeyer (1), la habían también defendido, con sus esquemas de la marcha de las corrientes, en las neuronas de las vías sensitivas y motrices de la médula. Añadamos que el poder conductor celulípeto de las expansiones protoplásmicas había sido ya señalado como conjetura racional por Gad (2). Este autor se apoyaba en el hecho de que cuando se excita el cabo central de las raíces motrices, no se provoca ningún movimiento; lo que parece indicar que la corriente llegada al soma, no puede propagarse después á las expansiones protoplásmicas ni á otros territorios nerviosos motores, á causa del referido carácter celulípeto de éstas. Mas tarde, van Gehuchten (3), partiendo de nuestra demostración de la capacidad conductriz, en muchos casos celulípeta, del soma y apéndices dendríticos, así como de nuestra hipótesis sobre la naturaleza protoplásmica de la expansión periférica de los corpúsculos sensoriales, decía en una nota de su Monografía sobre la médula y cerebro: «Il nous semble difficile d'admettre l'hypothèse très ingénieuse d'ailleurs, de Ramón y Cajal d'après laquelle le prolongement périphérique (se refiere á las células ganglionares sensitivas), serait un prolongement protoplasmique, tandis que le prolongement central représenterait le véritable prolongement nerveux. Ramón y Cajal est arrivé à cette hypothèse en comparant, par exemple, les éléments bipolaires de la muquense olfactive aux éléments des ganglions spinaux. Mais si cette comparaison est possible pour les éléments des ganglions des vertébrés inférieurs, elle ne l'est plus quand on s'adresse aux éléments nerveux des ganglions spinaux des mammifères. Ici nous trouvons un seul prolongement cylindraxil, qui, à une distance quelquefois très grande du corps cellulaire, se bifurque non pour donner un prolongement protoplasmique périphérique et un prolongement cylindraxil central, comme Ramón y Cajal semble disposé à l'admettre, mais à notre avis, pour donner deux prolongements cylindraxils qui tous deux vont devenir le cylindre-axe d'un nerf périphérique... L'idée de considérer le prolongement périphérique comme un prolongement protoplasmique est ingénieuse en ce sens qu'elle léverait toute difficulté pour établir une différence sinon morphologique au moins fonctionnelle entre les prolongements protoplasmiques et le prolongement cylindraxil. Les prolongements protoplasmiques auraient la conduction *cellulipète* et serviraient à conduire au corps cellulaire les ébranlements nerveux venus des éléments voisins, et le prolongement cylindraxil aurait la conduction *cellulifuge* servant à mettre l'élément nerveux dont il provient en rapport avec d'autres... Ces considérations prouvent assez que nous n'attribuons pas comme Golgi, une fonction différente aux prolongements protoplasmiques et au prolongement cylindraxil. Pour nous, d'accord en cela avec Ramón Cajal, l'élé-

(1) Waldeyer: Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Leipzig, 1891. «La corriente nerviosa, dice este sabio, puede marchar tanto de la célula á la arborización nerviosa terminal, como al revés. La excitación motriz marcha solamente desde la célula á la arborización nerviosa, mientras la sensitiva va ya en una, ya en otra dirección». Como se ve, aun en el punto concreto del sentido de la transmisión en el axon, Waldeyer no se resuelve á adoptar una fórmula única.

(2) Gad: Artículo Rückenmark en *Realencyclopædie d. ges. Heilkunde*. 2 Aufl. Separat druck., p. 13.

(3) Van Gehuchten: La moëlle épinière et le cervelet. *La cellule*. Tomo VII, 1891.

ment nerveux dans toutes ses parties peut servir à la conduction nerveuse; la difference reside peut-etre uniquement dans la direction suivant laquelle les divers prolongements effectuent cette conduction. Mais pour admettre cette hypothese il faudrait changer completement l'idée que nous avons d'un prolongement protoplasmique et admettre que ce prolongement peut devenir le cylindre-axe d'une fibre nerveuse, ce qui nous paraît difficile».

La idea de considerar las expansiones protoplásmicas como de conducción exclusivamente celulipeta, había cruzado más de una vez por nuestra imaginación, como lo indica algún pasaje de nuestro trabajo de *La Medicina práctica* (1), en el cual se consideran como protoplásmicas las expansiones periféricas de las células sensoriales, posean ó no cubierta medular.

La existencia de la mielina, decíamos, depende, no de la especial naturaleza de la expansión, sino de la extrema longitud, de ésta que hace precisa una superior protección de las corrientes. Cuando dichas expansiones sensoriales periféricas son cortas, como ocurre, v. gr., con los corpúsculos bipolares olfativos, la expansión protoplásmica se presenta desnuda.

Pero para adoptar la fórmula general de la polarización dinámica, era preciso explicar, no sólo los hechos que impidieron á van Gehuchten adoptarla resueltamente, sino otros varios, entre los cuales, como totalmente insuperable por entonces, se nos presentaba uno: la existencia en diferentes partes de los centros nerviosos, de plexos exclusivamente formados de expansiones protoplásmicas (haces protoplásmicos de la substancia blanca en la médula embrionaria, plexo perimedular de los reptiles, plexos protoplásmicos del lóbulo óptico, retina, existencia de fibras centrifugas en la retina, etc.). El encuentro de fibras nerviosas en parajes donde creíamos que habitaban exclusivamente apéndices dendríticos, los esquemas que Kölliker y Waldeyer publicaron de la marcha de las corrientes en la médula, y la lectura del trabajo antes citado de van Gehuchten, llevaron nuestras meditaciones hacia el problema del sentido de la conducción en los apéndices protoplásmicos, y nos movieron á ensayar si los hechos conocidos de conducción, es decir, los concernientes á las vías sensoriales sensitivas y motoras, donde el origen de las corrientes es conocido, venian en apoyo de la citada doctrina. En un trabajo escrito expreso sobre este asunto (2) y leído en el Congreso Médico de

(1) *Cajal*: Conexión general de los elementos nerviosos. *Medicina práctica*, Octubre de 1889. « Este oficio de *tomar corrientes* — decíamos hablando de las expansiones protoplásmicas de las células centrales — nos parece indubitable en dos ejemplos: en los glomérulos olfatorios (donde se ponen en relación las fibrillas nerviosas olfatorias con gruesas expansiones protoplásmicas de las células mitrales), y en las células de Purkinje, cuyos ramajes protoplásmicos se ponen en contacto con las fibrillas paralelas». Nuestro ánimo fluctuaba, sin embargo, como revelan otros pasajes, entre la idea de la polarización y la de la conducción indiferente. La anatomía de la substancia gris no era entonces suficientemente conocida para poder formular una teoría general del dinamismo de las células nerviosas.

(2) *S. Ramón Cajal*: Significación fisiológica de las expansiones protoplásmicas y nerviosas de las células de la substancia gris. *Congreso médico valenciano*, sesión del 24 de Junio de 1891. Publicado en las actas del Congreso y en la *Revista de Ciencias Médicas de Barcelona*, núms. 22 y 23, 1891.

Valencia en la sesión del 24 de Junio de 1891, pasamos revista á todos los centros ó focos nerviosos, en los cuales el sentido de las corrientes es determinable, y vimos plenamente confirmada la ley de la polarización dinámica.

Las pruebas principales de la teoría de la polarización dinámica expuestas por nosotros en la referida Memoria, son las siguientes :

*Bulbo olfatorio.* — El movimiento nervioso, decíamos, brota del cabo externo de las células bipolares, el cual representa una expansión protoplásmica ; transmítese luego por el cilindro-eje, y acaba en el glomérulo olfativo correspondiente. Llegada aquí la excitación, es tomada por

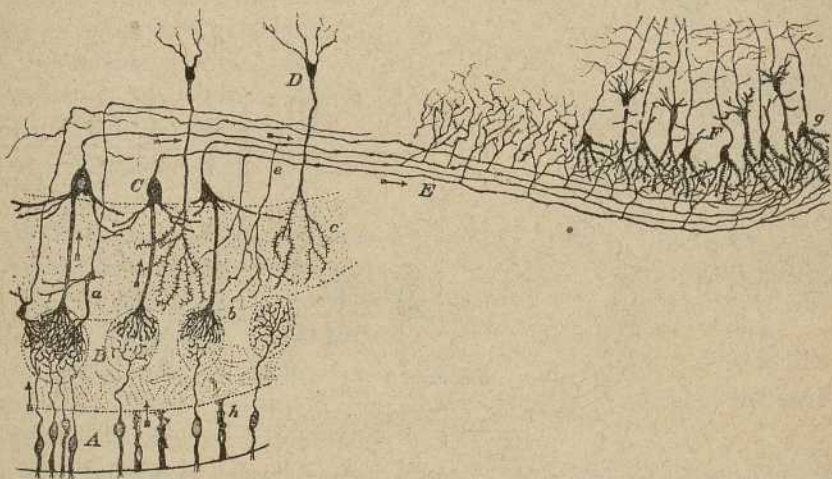


Fig. 21.—Esquema de la estructura del bulbo olfatorio y corteza esfenoidal del cerebro. — A, mucosa olfatoria ; B, glomérulos ; C, células mitrales ; D, granos ; E, raíz externa del nervio olfatorio ; F, pirámides de la corteza esfenoidal que reciben por sus penachos las arborizaciones colaterales y terminales de las fibras llegadas del bulbo olfativo. Nota : Las flechas indican la dirección del movimiento nervioso.

ciertas ramas protoplásmicas larguísimas de los elementos mitrales del bulbo olfativo, los cuales, á favor de sus expansiones nerviosas, la envían á los penachos protoplásmicos de ciertas pirámides del cerebro (lóbullo esfenoidal) (fig. 21).

*Retina.*—Los conos y bastones, decíamos, sobre todo los primeros, pueden estimarse como corpúsculos nerviosos bipolares semejantes á los olfativos, pero con algunas diferencias relativas á la especialidad de su trabajo ; su extremidad gruesa puede estimarse como apéndice protoplásmico y la fina ó central como cilindro-eje. Igual representación tienen las expansiones externas é internas respectivamente de las bipolares, y en cuanto á los elementos ganglionares de la retina, nadie podrá dudar de que las expansiones que envían á la capa molecular interna son verdaderos apéndices protoplásmicos.

Nada más fácil que confirmar ahora en dicho órgano, en donde como es sabido, existen dos empalmes ó articulaciones nervioso-protoplásmicas—la primera formada en la zona plexiforme ó molecular externa, por los pies de los conos y bastones y penacho periférico de las bipolares, y la segunda, por los penachos descendentes de éstas y arborización protoplásmica de las células ganglionares—que la conmoción visual marcha de atrás adelante, entrando constantemente en las células por los apéndices protoplásmicos y saliendo por el cilindro del eje. Lo mismo ocurre en los centros, es decir, en los lóbulos ópticos y cuerpo geniculado externo; la onda nerviosa es repartida por arborizaciones nerviosas ópticas, y es tomada por las ramificaciones y tallos protoplásmicos de ciertos corpúscu-

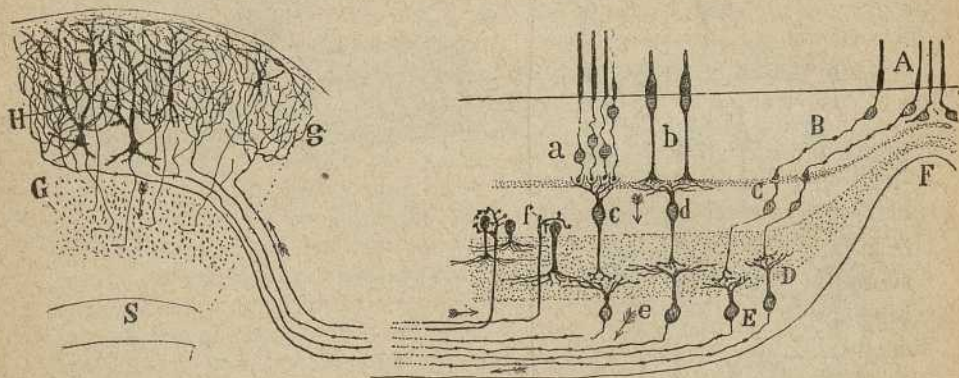


Fig. 22. — Esquema de la marcha probable de las corrientes en la retina y centros ópticos.—A, conos de la foseta central; B, cuerpo de los conos; C, enlace entre los conos y las bipolares de la foseta; D, unión de las bipolares con las células ganglionares; F, foseta; H, células nerviosas del tubérculo cuadrigémino anterior; a, cuerpos de bastón; b, cuerpos de cono de una región ordinaria de la retina; c, bipolar para bastones; d, bipolar para conos; e, células ganglionares; f, arborizaciones, sobre los espongioblastos, de fibras llegadas de los centros ópticos.

los alargados, según resulta de nuestras investigaciones sobre la estructura del lóbulo óptico, plenamente confirmadas por mi hermano (en todos los vertebrados) y por van Gehuchten en el embrión del pollo

*Vías motrices centrales.*—La polaridad dinámica se comprueba asimismo en la vía de los movimientos voluntarios, como ya supusieron Kölliker y Waldeyer. El impulso motor se transmite desde luego á las células (probablemente á su penacho periférico) piramidales de la región psico-motriz de la corteza cerebral, de las cuales, sale por los cilindros-ejes, para pasar á las expansiones protoplásmicas de los corpúsculos de los núcleos motores de la protuberancia, bulbo y médula espinal; desde las expansiones dendríticas de estos corpúsculos, va á las fibras radicales motoras ó cilindros-ejes de los nervios musculares, para terminar en las pla-

cas de Rouget de las fibras contráctiles (fig. 23). Consideramos probable que el movimiento centrífugo ó motor voluntario transmisible á lo largo de las dos neuronas motrices, tenga su fuente en los penachos protoplásmicos de las pirámides, es decir, en plena capa molecular, porque ésta es el punto de llegada de las fibras sensitivas, callosas y de asociación. Cuando las fibras sensoriales de segundo orden pueden ser seguidas en toda su extensión, como ocurre con las olfativas (raíz externa del nervio olfatorio), se comprueba que, en efecto, la estación terminal más importante de las mismas, es la zona molecular, en donde se ponen en relación con penachos de pirámides.

*Vías acústicas.* — La excitación acústica es recogida en el órgano de Corti, por la expansión protoplásmica de las células bipolares de ganglio espiral del caracol, y llevada por el axon ó expansión central al ganglio ventral y tubérculo lateral acústicos del bulbo, en los cuales es recogida por el cuerpo y expansiones protoplásmicas de las células yacentes en tales focos; la corriente sale por el axon y pasa, mediante las colaterales de las fibras del cuerpo trapezoide, al protoplasma de los elementos de la oliva superior y corpúsculos del núcleo del cuerpo trapezoide; de aquí, la excitación es llevada por otros cilindros-ejes al tubérculo cuadrigémino posterior, donde la toman á su vez expansiones protoplásmicas y somas, etc. (1).

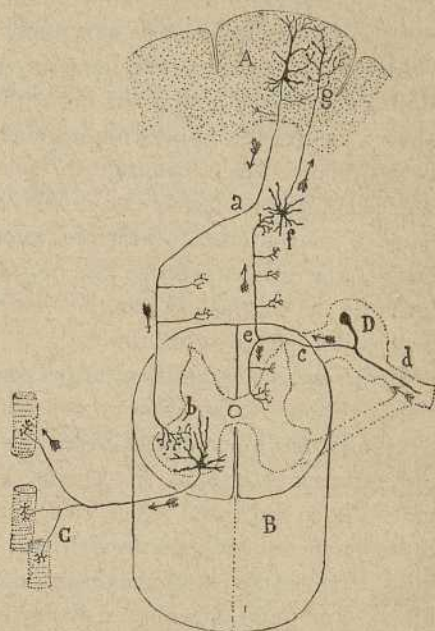


Fig. 23.—Esquema de la marcha de las incitaciones motrices voluntarias y de las sensitivas conscientes.—A, región psicomotriz de la corteza cerebral; B, médula espinal; C, fibras musculares; D, ganglio espinal. La corriente motriz desciende por *a* (cilindro-eje de una célula piramidal de la corteza), empalma en *b* con una célula del asta anterior de la médula y termina en *c* en varias fibras musculares. La corriente sensitiva viene de la periferia por *d*, camina por la fibra radicular *c* hacia la médula, y mediante la rama de bifurcación *e*, sube probablemente hasta el bulbo *f*; aquí una nueva célula conduce verosímilmente el movimiento hasta el cerebro *g*, donde se ven arborizaciones nerviosas terminales que pudieran afectar por contacto las ramas protoplásmicas de las pirámides.

(1) Este esquema de la transmisión en las vías acústicas está fundado en los trabajos de Retzius, Lenhossék y van Gehuchten, concernientes á las terminaciones del oído, y en los de Held, Kölliker y nuestros, sobre los ganglios y vías centrales del nervio coclear.



Podríamos multiplicar todavía los ejemplos, pero basta con los expuestos para adquirir la convicción de que por lo menos en las vías sensoriales y motrices, la polarización dinámica es un hecho indubitable. Y creemos asimismo que, sin traspasar los límites de la inducción legítima, cabe generalizar dicho fenómeno de polarización dinámica á todos los corpúsculos de los centros nerviosos.

Mas según dejamos expuesto anteriormente, la teoría de la polarización dinámica debe eliminar una dificultad de importancia, si ha de aspirar á erigirse en una fórmula general del fisiologismo de las neuronas. Esta dificultad es la conducción evidentemente celulípeta de la expansión periférica de las células monopolares de los ganglios raquídeos, expansión aparentemente nerviosa, puesto que posee, como los tubos nerviosos, una vaina medular. En igual caso se hallan la prolongación externa de las células del ganglio espiral del caracol y las del ganglio de Scarpa del nervio vestibular.

Para resolver esta dificultad es preciso tener presente que la existencia de cubierta de mielina no constituye propiedad constante de las expansiones nerviosas; todos los axones largos la suelen presentar, al paso que falta en casi todos los cortos. Y es que la verdadera característica morfológica del axon, reside en su longitud notable por comparación con la de las prolongaciones dendríticas; mientras que su característica dinámica estriba en su conducción cellulífuga ó dendrífuga. Si los axones exhiben, á menudo, aunque no siempre, vaina de mielina, particularmente cuando tienen que recorrer grandes distancias, también los apéndices dendríticos la pueden ofrecer si, como ocurre en los ganglios raquídeos, tales apéndices alcanzan grandísima extensión. Por esta razón, la expansión periférica ó protoplásmica de las bipolares de la retina, cuyo recorrido es breve, no posee vaina medular. Y como, por lo común, los apéndices protoplásmicos son cortos y los axones largos, de ahí que los primeros carecen casi siempre de mielina y pocas veces los segundos. Por donde se ve que la dificultad es más aparente que real; nace del prejuicio de estimar la vaina de mielina como atributo privativo del axon, y su falta, como prueba de la naturaleza dendrítica de las expansiones, cuando según acabamos de ver, la medulización representa una disposición secundaria que no se relaciona con la naturaleza fisiológica de la expansión, sino con la longitud de la misma. Recordemos, además, que en las células centrales los tallos protoplásmicos son receptores en toda su extensión, porque en toda ella se ponen en contacto con fibrillas nerviosas terminales; por lo cual la presencia de capa mielínica hubiera estorbado las conexiones. Esta circunstancia no concurre en las fibras periféricas de los ganglios, las cuales sólo reciben corrientes por la arborización terminal.

En cuanto á la forma monopolar de las células de los ganglios raquídeos, es dificultad que no debe detenernos. Como Lenhossék ha descu-

bierto en los vermes y Retzius en los moluscos y crustáceos, tales células son originariamente bipolares, y exhiben una expansión gruesa, en un todo comparable con la periférica de los corpúsculos olfativos de los vertebrados. Añadamos que los susodichos elementos sensitivos son todavía bipolares en los peces, y afectan igual forma en las primeras fases de la ontogenia de los mamíferos, aves, reptiles y batracios, según acreditan las investigaciones de His, las nuestras, y las de Lachi, von Lenhossék, van Gehuchten, Retzius, etc. La expansión periférica de los ganglios representa, pues, la externa ó protoplásmica de las células olfativas ó acústicas, y la variación de origen de aquéllas, sin modificación del trayecto y modo de terminación, constituye solamente un detalle de valor fisiológico secundario, cuya significación acaso se refiera al aumento de la velocidad de las transmisiones (véase más adelante), aumento que en los vertebrados superiores sería más necesario á causa de la gran longitud de los conductores.

La teoría de la polarización dinámica fue acogida con benevolencia y hasta con aplauso por diversos autores, que hallaron en ella una clave de la explicación de la marcha de las corrientes en los focos centrales. Los hechos en que apoyamos la hipótesis, fueron confirmados, y nuestra refutación de las principales objeciones que podían dirigirse á la misma, fue aceptada por sabios ilustres.

Uno de los primeros en afiliarse á la nueva teoría, fue van Gehuchten, quien, como hemos expuesto nosotros, la había formulado ya, á título de hipótesis inadmisibles, deducida de nuestras ideas; pero ahora, desvanecidas sus dudas por los hechos y argumentos aducidos por nosotros, defendióla calurosamente en sus trabajos sobre la estructura del lóbulo óptico y ganglios espinales (1).

Para evitar toda dificultad nacida de los prejuicios morfológicos y funcionales relativos á las expansiones celulares, propuso el sabio de Lovaina la división de éstas en *celulípetas* (las dendríticas) y *celulífugas* (axon); con lo cual otorgaba al criterio fisiológico la primacía en la distinción de las prolongaciones celulares, relegando á segundo término los caracteres anatómicos aprovechados por Deiters y sucesores, para establecer la separación de ambas especies de apéndices. Después de van Gehuchten, la teoría tuvo la fortuna de granjear las valiosas adhesiones de neurólogos tan insignes como Retzius, Lenhossék, Edinger y Kölliker.

**Nueva fórmula de la polarización dinámica.**—La clasificación de expansiones hecha por van Gehuchten y la fórmula de la teoría de la polarización dinámica establecida por este autor y nosotros, son aplicables á muchos casos, pero no á todos. La forzosa intervención conductriz del

(1) *Van Gehuchten*: Nouvelles recherches sur les ganglions cerebro-spinaux. *La Cellule*. Tom. VIII, 2 fascículo, 1892.

— La structure des lobes optiques de l'embryon de poulet. *La Cellule*. Tomo VIII, 1 fasc., 1892.

soma, el cual, según el sabio belga, vendría á ser el depósito común de las corrientes arribadas por las dendríticas, así como el curso necesariamente cellulípeto atribuido á la conmoción nerviosa circulante por éstas, tienen algunas excepciones totalmente inconciliables con la primitiva fórmula. Nosotros, después de detenida meditación y de haber examinado imparcialmente todos los hechos morfológicos difícilmente interpretables, hemos llegado á adoptar una nueva fórmula que nos parece absolutamente general, pues se aplica tanto á los vertebrados como á los invertebrados. La nueva teoría se enuncia así: *Las expansiones protoplásmi-*

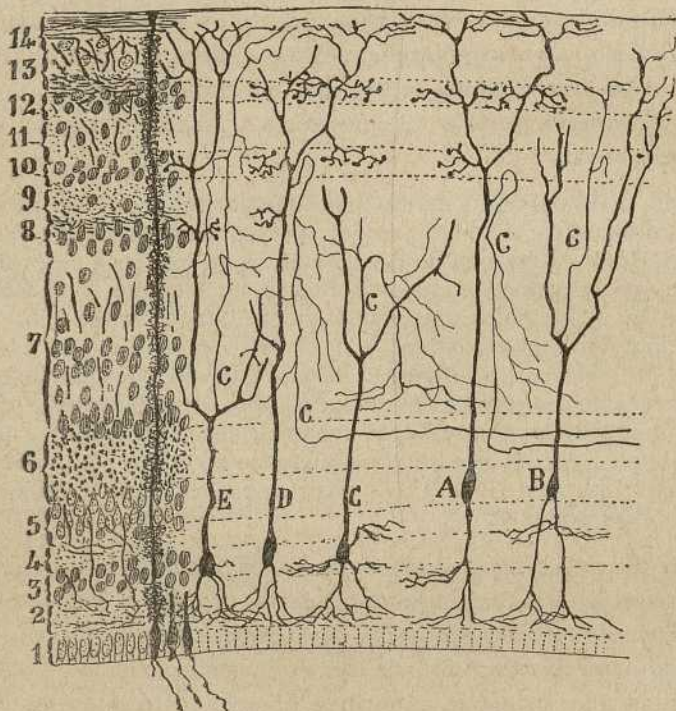


Fig. 24.—Lóbulo óptico del camaleón.—A, C, D, variedades de células de cayado; B y E, células de cilindro-eje ascendente (según P. Ramón). El cilindro-eje está marcado por una c.

*cas y cuerpo celular poseen una conducción axipeta (es decir, hacia el axon); mientras que el axon posee una conducción dendrifuga y somatófuga (es decir, que viene, ya de las dendríticas, ya del cuerpo celular).*

La corriente, pues, recogida por las dendríticas, no tiene necesidad de pasar siempre por el soma, sino que, desde una expansión protoplásmica, puede ir directamente al axon, para seguir en éste la marcha ordinaria ó dendrifuga (1).

(1) La doctrina que sigue ha sido tomada de nuestro artículo: *Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas. Rev. trim. microgr.*, núm. 1, 1897. Una

He aquí algunos ejemplos que militan en pro de la nueva teoría.

*Células de axon brotado de una dendrítica.*—Nosotros descubrimos en el lóbulo óptico de las aves (1) un tipo nervioso fusiforme en el cual la prolongación funcional brota de lo alto de una larga expansión dendrítica, y, á menudo, después que ésta ha emitido varias ramas. Tales corpúsculos han sido confirmados por mi hermano (2) en el lóbulo óptico de los peces, bratracios y reptiles, y por van Gehuchten (3) en el embrión de pollo.

La simple inspección de la fig. 25, donde la dirección de las corrientes aparece marcada con flechas, prueba que, si suponemos la corriente exclusivamente celulípeta en las expansiones protoplásmicas, el tallo intermedio entre el cuerpo celular y el arranque del cilindro-eje, vulnera la regla, pues conducirá de un modo celulífugo. De igual modo las expansiones brotadas en el curso de dicho tallo enviarán la corriente, no hacia la célula sino hacia la expansión funcional.

Mas si, aceptando la corrección antedicha, suponemos que la conmoción nerviosa marcha siempre en las prolongaciones dendríticas y cuerpo celular hacia el cilindro-eje, la dificultad desaparece, y las células en cayado, entran en el plan dinámico general. Se ve, pues, que la onda nerviosa no necesita pasar forzosamente por el cuerpo celular, y que éste, en el sistema de corrientes convergentes constituido por la arborización protoplásmica, no viene á ser otra cosa que

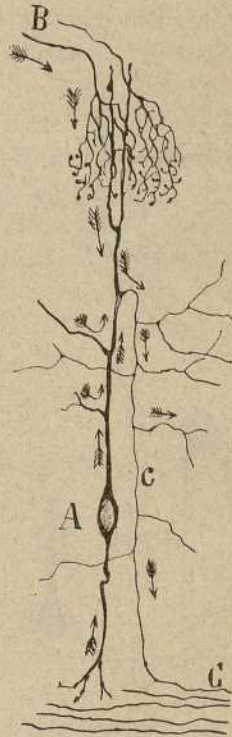


Fig. 25.—Célula de cayado del lóbulo óptico del gorrión.— A, soma; B, fibras llegadas de la retina; C, substancia blanca central; c, axon; las flechas señalan la dirección de las corrientes.

parte de las ideas expuestas en dicho artículo fue desarrollada en nuestra conferencia del Ateneo del 6 de Febrero de 1897, y gallardamente resumida en la *Gaceta Médica de Granada* del 15 de Febrero de 1897 por nuestro querido amigo y sabio antropólogo Dr. Olóriz.

(1) *S. Ramón Cajal*: Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, 1891. Tom. VII. Hef. 9 y 10.

(2) *Pedro Ramón*: Investigaciones de histología comparada en los centros ópticos de los vertebrados. Tesis. Madrid, 1890. Véase también: El encéfalo de los reptiles, 1891, y El encéfalo del camaleón. *Rev. trim. microgr.*, núms. 1 y 2, 1896.

(3) *Van Gehuchten*: La structure des lobes optiques chez l'embryon du poulet. *La cellule*. Tom. VIII, 1892.

el lugar de esta arborización donde el núcleo y las inclusiones residen, lugar variable en cada neurona.

La emergencia del axon, de una expansión protoplásmica, es un hecho comunísimo. Obsérvase, por ejemplo, en los granos del cerebelo, en muchas pirámides de la corteza cerebral, en los corpúsculos de Martinotti, en las células motoras de la médula, etc.

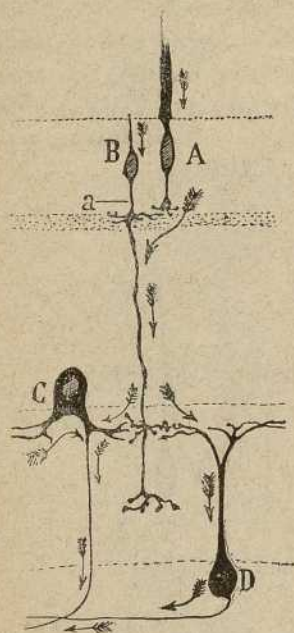


Fig. 26.— Varias células de la retina del lagarto.— A, cono; B, bipolar dislocada, cuyo cuerpo yace en la zona de los granos externos; C, célula de Dogiel ó ganglionar dislocada; D, una ganglionar de la misma especie, pero emplazada en su lugar natural; a, tallo descendente del soma donde la corriente tiene que ser celulífuga. Las flechas marcan la dirección de la conmoción luminosa.

*Células retinianas dislocadas.*— Las bipolares dislocadas descritas por Dogiel y nosotros en la retina de los batracios y reptiles, prueban asimismo la posibilidad del paso directo de la corriente de las dendritas al axon. Como se ve en la fig. 26, B, la bipolar yace en la capa de los granos externos, recibiendo la corriente principal por debajo del soma; de lo que resulta que, ó la conmoción nerviosa retrocede hasta el soma, con lo cual un trozo de expansión de naturaleza protoplásmica conduce celulífuga y celulípetamente (celulífugamente para las excitaciones tomadas por la maza de Landolt, y celulípetamente para las recibidas por las expansiones ramificadas por la zona plexiforme externa), ó lo que parece más racional, la conmoción óptica va directamente á la expansión descendente, y entonces la conducción entra en absoluto en la nueva fórmula, pues resulta axípeto tanto en el soma como en las dendritas.

Otro ejemplo nos presentan los espongioblastos nerviosos de Dogiel (fig. 26, C), en los cuales también, por virtud de la dislocación del soma (que habita en la zona de los granos internos en vez de yacer en la de los ganglionares), el axon brota de una dendrita y la corriente tendría que retrograda-

dar si debiera arribar hasta el soma.

*Células de los invertebrados.*— Las importantes investigaciones de Retzius, Biedermann, Lenhossék, Allen, etc., en los invertebrados, han puesto de manifiesto que las expansiones receptoras ó colectoras de corrientes proceden en las neuronas de los vermes y crustáceos, no del cuerpo celular (por lo menos en la mayor parte de los casos), sino del curso inicial de la expansión principal ó cilindro-eje.

Como mostramos en la fig. 27, arreglada de los dibujos de Lenhossék y de Retzius, en los vermes, la conmoción nerviosa sensitiva aferente, recorre: 1.º, expansiones accesorias ó colaterales iniciales del cilindro-eje (*d*); 2.º, el axon ó expansión principal por donde el movimiento se encauza en sentido celulífugo (*e*); 3.º, la arborización nerviosa terminal, mediante la cual la corriente es llevada ya á las fibras musculares ya también á las colaterales iniciales de otros cilindro-ejes. En este ejemplo, la conmoción nerviosa aportada por dichas colaterales, se refleja inmediatamente sobre el cilindro-eje sin ir al cuerpo celular, que puede representar por su parte un aparato colector especial de otras corrientes.

Si se admite el retroceso de la corriente hacia el soma, el arranque ó porción inicial de la expansión funcional poseería á un tiempo conduc-

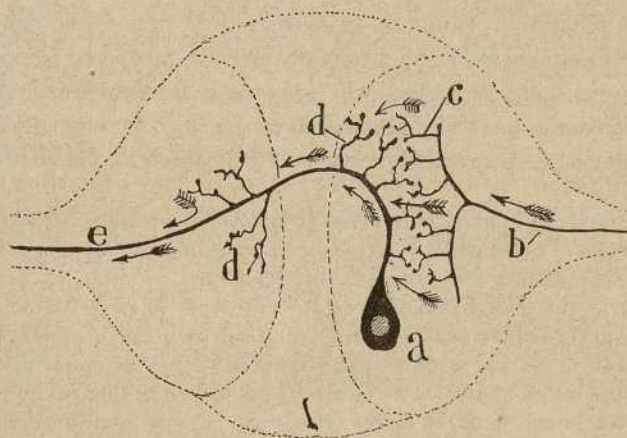


Fig. 27. — Esquema del enlace entre una neurona sensitiva y otra motora en un ganglio de la lombriz. — *a*, neurona motriz-cruzada; *b*, fibra sensitiva aferente y bifurcada; *c*, colaterales de ésta; *d*, expansiones iniciales del cilindro-eje ó aparato de recepción de las neuronas motrices.

ción celulífuga y celulípeta, lo que es contrario á la teoría y muy poco probable, pues la marcha retrógrada de la excitación ocasionaría un retardo en la celeridad de la transmisión. Mas si se aplica á este caso la teoría de la marcha *axípeta* en las expansiones de recepción y cuerpo celular, y la de la *dendrífuga* ó *somatófuga* en el cilindro-eje, toda dificultad queda vencida, y las neuronas de los invertebrados entran en el plan general dinámico de las de los vertebrados.

*Ganglios raquídeos de los vertebrados.* — Como hemos expuesto repetidas veces, las células sensitivas de los ganglios raquídeos afectan en los peces forma bipolar, pero adquieren figura monopolar en los batracios, reptiles, aves y mamíferos.

Cuando la neurona es bipolar, lo que ocurre en los embriones de todos los vertebrados y en la fase adulta de algunos peces, la teoría de la pola-

rización dinámica tiene fácil aplicación, con tal de considerar, como nosotros habíamos sugerido, la expansión periférica ó receptora como una prolongación protoplásmica; mas cuando el corpúsculo es monopolar, la interpretación de la marcha del movimiento no corresponde á la fórmula antigua.

En la fig. 28 reproducimos la marcha de la corriente en un corpúsculo monopolar gangliónico de los mamíferos. Aceptando la teoría ordinaria, deberíamos suponer que por el pedículo circulan á la vez una corriente celulípeta, recibida por la expansión periférica y otra celulífuga, que desde el cuerpo celular se dirige á la prolongación central. El subterfugio de tomar el tallo principal por continuación del cuerpo celular, aumenta la dificultad, pues nos fuerza á reconocer conducción celulífuga en una expansión de igual valor que el soma, cuya misión hemos visto ser siempre receptora. Tampoco es verosímil la ingeniosa conjetura de van Gehuchten, aceptada recientemente por Lugaro, quienes consideran dicho tallo como el resultado de la fusión de las porciones iniciales de las dos expansiones central y periférica, pues ni la estructura en el adulto, ni la histogenesis, autorizan tan atrevida hipótesis (1). En efecto, en esta

(1) Recientemente Lugaro, para evitar la dificultad que para la teoría de la polarización ofrece la presencia del tallo común en los corpúsculos monopolares raquídeos, ha defendido la conjetura de van Gehuchten, es decir, la idea de que el referido tallo se compone en realidad de dos haces paralelos de fibras, uno celulípeta, continuación de la expansión periférica, y otro celulífugo, prolongación de la expansión central. En apoyo de esta concepción, afirma que en las preparaciones fijadas é induradas en bicromato y coloreadas en hematoxilina, no ha podido ver, al nivel de la bifurcación del tallo, las fibrillas de la rama periférica directamente continuadas con las de la interna, como debiera suceder si nuestra hipótesis de la polarización axípeta fuera cierta, sino que en el mencionado paraje los dos fascículos formarían un ángulo para pasar al soma por el tallo.

Pero, aun suponiendo que este detalle constituya una disposición preexistente, ¿cómo sabe Lugaro que las fibrillas aparecidas en las preparaciones del bicromato (fibrillas que han sido atribuidas también á coagulaciones) representan el camino de la onda nerviosa? ¿No podríamos, con igual y acaso con superior motivo, atribuir este oficio conductor al líquido interfilar, es decir, al que llena las mallas del espongioplasma incoloro? ¿No podría asimismo desempeñar dicho papel la substancia especial *cianófila* que parece empapar uniformemente las expansiones celulares, y que se caracteriza por su viva selección por el azul de metileno en el método de Ehrlich?

En vista de estas aseveraciones de Lugaro, nosotros hemos sometido el hecho concreto de la bifurcación del tallo de las células monopolares raquídeas á nuevas observaciones, las cuales no hablan en favor de la hipótesis del sabio italiano. He aquí algunas: 1.ª, durante la época embrionaria, el tallo no se forma por adosamiento de las dos ramas polares, sino por huida del núcleo á la periferia, fenómeno que acarrea consecutivamente el estiramiento del espongioplasma que media entre el punto de arranque de las expansiones y la región nuclear del soma, permaneciendo invariables la posición y dirección de las fibras central y periférica; 2.ª, el método de Golgi muestra en todas las fases del desarrollo de los citados

clase de expansiones es imposible descubrir por ningún método un cambio de aspecto que establezca distinción entre la porción del tallo que se supone celulípeta y la celulífuga. En cambio, toda dificultad desaparece con nuestra corrección á la hipótesis ordinaria.

La excitación sensitiva aportada por la expansión periférica (D), iría directamente á la médula (M) sin pasar por el cuerpo celular, es decir, que el movimiento en la prolongación protoplásmica ó periférica sería axípeta, y dendrífugo en la nerviosa ó central. La conducción del soma y tallo de bifurcación, sería igualmente axípeta para las corrientes apor-

elementos, al nivel de la bifurcación, no una rendija, sino un contorno, ya recto, ya anguloso, pero sin discontinuidad, el cual pasa de la expansión central á la periférica; 3.<sup>a</sup>, examinadas dichas bifurcaciones coloreadas por el método de Ehrlich, con el obj. 1,40 de Zeiss, no hemos podido percibir el doble haz de fibrillas descrito por Lugaro, sino una materia granulosa azul, extendida sin solución de continuidad desde la expansión periférica á la central; 4.<sup>a</sup>, las fibrillas que Lugaro ha observado en preparaciones fijadas con bicromato de potasa, no se confirman en las fijadas por el alcohol, en las cuales, y al nivel de la bifurcación, el obj. 1,40 muestra solamente una rejilla ó espongioplasma de finísimos trabéculos incoloros, nunca haces de hilos independientes. En suma: la disposición señalada por Lugaro nos parece ser, ó un fenómeno excepcional, ó mero resultado de coagulaciones provocadas por la acción del bicromato de potasa. Y en todo caso, y aunque dicha fibrilación fuera un hecho demostrable en las células vivas (cosa que niegan algunos, y que nosotros estimamos poco verosímil, porque otros métodos, el de Nissl, por ejemplo, no revelan jamás al nivel del axon y expansiones protoplásmicas fibrillas independientes, sino un retículo continuo), esto no autoriza á suponer que ella sea el único cauce intracelular de las ondas nerviosas. (Véase Lugaro: A proposito di alcune varianti alla formula della polarizzazione dinamica. *Monitore Zoologico italiano*, n° 4, 1897).

Por lo demás, la teoría fibrilar pierde terreno de día en día. Los dos autores que recientemente han tratado este asunto, Lenhossék y Held, se muestran contrarios á ella, haciendo notar con razón que con buenos aumentos, el protoplasma nervioso muestra una textura esponjosa análoga á la señalada por Butchli en todas las células. Hasta esta misma trama alveolar sería para Held resultado de la acción de los reactivos (vacuolización causada por la penetración de líquidos), pues no hay que olvidar que en el estado vivo, tanto las expansiones protoplásmicas, como el axon, aparecen completamente homogéneas ó finísimamente granulosas. Véase Held: Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1897.

El prejuicio de estimar el soma (que no es en último análisis más que un pedazo de conductor) como cauce obligado de toda corriente arribada por las dendritas, no descansa en ninguna experiencia positiva. La fisiología y la anatomía patológica nos enseñan solamente que el cuerpo celular, ó más exactamente el núcleo, ejercen una influencia trófica sobre el axon y las expansiones dendríticas. ¿Pero qué motivos tenemos para suponer que esta influencia se extiende al acto mismo de la transmisión? Si aun después de separado un nervio de su célula de origen conserva su excitabilidad, siendo capaz de provocar contracciones musculares; si la corriente misma puede brotar del extremo periférico de un conductor sensitivo, es decir, antes de pasar por un soma, ¿no parece indicar todo esto que el núcleo es ajeno, al menos de un modo inmediato, al fenómeno de la conducción?



tadas por las arborizaciones nerviosas pericelulares descubiertas por Ehrlich y nosotros, y confirmadas por Dogiel (fig. 28, E); pero en ningún caso intervendría el soma y tallo en la transmisión de la conmoción sensitiva arribada de la piel. El cuerpo celular se ha apartado de las ramas de la bifurcación con la mira de ofrecer una mayor extensión á la conexión pericelular, y al objeto de satisfacer otra importante exigencia, de que luego hablaremos.

Hemos visto ya que el cuerpo celular tiene función receptora, porque á menudo se relaciona con fibrillas nerviosas terminales. En la hipótesis

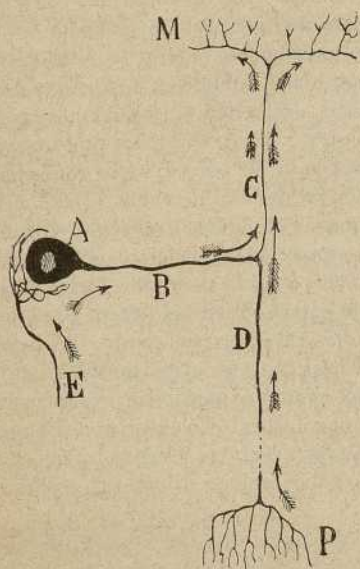


Fig. 28.—Esquema de la marcha de las corrientes en una célula ganglionar sensitiva de los mamíferos.—A, soma; B, tallo; D, expansión periférica ó axípeta que aporta la corriente; C, axon que lleva la conmoción á la médula; E, fibra constitutiva de la arborización pericelular; M, médula.

antigua de la polaridad, esta función del soma representaba una dificultad que obligaba á suponer dos maneras de movimiento: el celúpeto de las expansiones protoplásmicas, y el meramente kariópeto, ó mejor axípeto, del protoplasma perinuclear. La nueva fórmula permite identificar por completo el cuerpo con sus prolongaciones dendríticas, pues en ambas, la conmoción lleva un mismo sentido: el convergente al arranque de la expansión funcional.

Considerando atentamente la significación fisiológica del soma, se cae en la cuenta de que éste no representa otra cosa que el punto de convergencia (engruesado por razón de la presencia del núcleo) de las expansiones protoplásmicas en el origen del cilindro-eje. La forma adoptada por esta confluencia protoplásmica, así como el espesor de la capa perinuclear, depende de

dos condiciones: de la presencia ó ausencia de inclusiones cromáticas, y del número y posición de las expansiones dendríticas. Si la célula carece de inclusiones, la zona perinuclear es delgada, como que se reduce exclusivamente al protoplasma conductor; mas cuando, por el contrario, los grumos cromáticos son abundantes, el soma adquiere gran tamaño, porque dichas inclusiones se depositan donde no estorben la transmisión, es decir, en los ángulos entrantes que resultan de la convergencia en el axon de las expansiones protoplásmicas. Si tales grumos faltaran, veríamos en todas las gruesas células (motrices, de Purkinje, etc.), los trayec-

tos ó cauces de conducción intra-somáticos convertidos en apéndices dendríticos.

Si las inclusiones del soma (grumos cromáticos de Nissl) representan, como parece probable, una reserva alimenticia, el cuerpo celular tendría dos oficios: el meramente conductor común á las expansiones protoplásmicas, y el nutritivo, desempeñado por el núcleo y las citadas granulecillas cromáticas.

**Leyes de ahorro de espacio, de tiempo y de materia conductriz.**— Hemos visto que tanto la posición del soma como la dirección y modo de origen del axon, varían en las diversas células nerviosas. Estas variaciones ¿son meros caprichos de la naturaleza, disposiciones sin importancia, ó tienen alguna significación fisiológica?

Todo parece indicar que tales disposiciones presenten alguna utilidad real para el dinamismo del órgano que las posee. A nosotros, al menos, nos cuesta trabajo admitir que la emergencia del axon de una expansión dendrítica ó la monopolaridad de los corpúsculos raquídeos, no responden á ningún designio fisiológico, sino que son simple resultado de los mecanismos evolutivos (crecimiento, dislocación de ciertos somas, etc.). La ontogenia de tales disposiciones nos explicaría el cómo éstas llegan á ser lo que son en el adulto, pero no nos daría la clave del fin ó designio utilitario perseguido por la naturaleza al adoptarlas solamente en determinados focos de la substancia gris.

Antes de la rectificación de la fórmula de la polarización, en vano habíamos meditado sobre la utilidad de los referidos hechos; así, la emergencia anticipada del axon, ó la dislocación del soma, se nos antojaban disposiciones desfavorables, ora á la rapidez de la conducción, ora á la conveniente separación de las corrientes celulípetas y celulífugas de cada neurona. Pero en cuanto hubimos descartado la necesidad del paso de la conmoción nerviosa por el soma, todo fueron facilidades; pues caímos en la cuenta de que las referidas dislocaciones constituyen adaptaciones morfológicas regidas por la ley de economía (leyes de ahorro de tiempo, de espacio y de materia).

Estas leyes de ahorro deben considerarse como las causas teleológicas que han presidido á las variaciones de posición del soma y emergencia del axon. Ellas son tan generales y evidentes, que si se consideran atentamente, se imponen con gran fuerza al entendimiento, convirtiéndose, una vez aceptadas, en firmes apoyos de la teoría de la polarización axípeta.

1.º **Ley de economía de tiempo.**— Así enunciamos una regla que rige el origen y curso de muchos axones y que explica tanto las mutaciones morfológicas de ciertas neuronas como las variaciones macroscópicas de muchos órganos nerviosos.

Como ejemplos en los cuales se hace patente la referida ley, debemos

mencionar : las células monopolares de los ganglios raquídeos ; la sustancia blanca de la médula y cerebro ; los ganglios de los invertebrados ; las bifurcaciones en Y de los tubos nerviosos, etc.

α) *Monopolaridad de las células sensitivas raquídeas.* — Como es sabido, en las neuronas sensitivas la evolución ontogénica y filogénica, va desde la bipolaridad á la monopolaridad, es decir, que se da el hecho paradójico de que el progreso consista en marchar de lo complejo á lo simple. Pero, á poco que se piense sobre la utilidad de semejante variación, se hará patente que merced á ella, se acorta sobremanera el tiempo de conducción de la excitación sensitiva, convirtiendo en recto ó casi recto un trayecto primitivo é indispensablemente flexuoso.

Los siguientes esquemas (fig. 29, A y B), revelan con toda claridad las diferencias de longitud de trayecto y, por consiguiente, de tiempo de

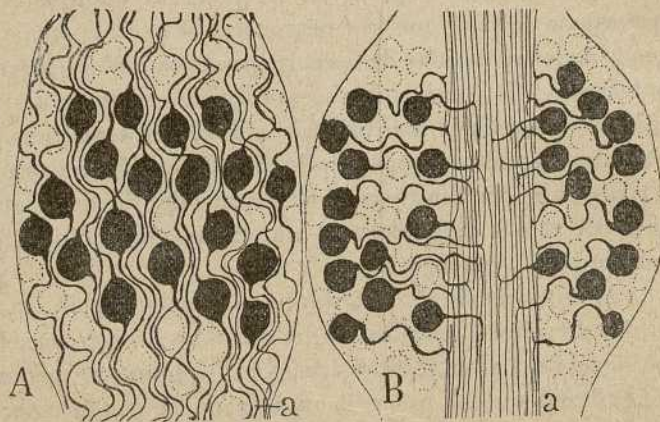


Fig. 29.— Esquemas de la estructura de los ganglios raquídeos.—A, ganglio raquídeo de un pez (raya) ; B, ganglio raquídeo de un mamífero (gato) ; a, trayecto seguido por la excitación sensitiva.

conducción que presentan los ganglios raquídeos de los peces y vertebrados superiores. Como se ve en A, la forma bipolar de las neuronas, por consecuencia del apretamiento de los cuerpos de éstas, obliga á las expansiones central y periférica á trazar numerosas flexuosidades de acomodación á los intersticios intersomáticos, con lo que se prolonga en grado considerable el itinerario que debe recorrer la excitación sensitiva. En las neuronas más periféricas del ganglio, dicha mayor longitud del camino sensitivo se exagera todavía, á causa de la dirección general curvilínea ó arciforme de las fibras nerviosas. Estos aumentos de ruta que son tanto mayores cuanto más grande es el ganglio, constituyen hechos reales, que cualquiera puede comprobar fácilmente examinando cortes de un ganglio raquídeo de un pez (la raya, por ejemplo), previa coloración con el ácido ósmico.

En la fig. 29, B, representamos el esquema de un ganglio raquídeo de mamífero. Los cuerpos celulares se han refugiado en la periferia, abandonando la región central del ganglio, donde los conductores sensitivos se disponen en haces rectilíneos. Las flexuosidades se hallan exclusivamente en el pedículo que junta la bifurcación con el cuerpo celular; ellas son tan exageradas, que han llamado la atención de los autores, particularmente de Dogiel (1) que las ha coloreado con el método de Ehrlich en el gato adulto. Por nuestra parte, las hemos teñido igualmente con el azul de metileno, en la paloma, gato y perro. La existencia de estas flexuosidades en la porción de las células que no conduce las excitaciones sensitivas, tiene extraordinaria significación; pues prueba la legitimidad de nuestro supuesto al atribuir los rodeos de los tubos sensitivos en los peces, á la interposición de los cuerpos celulares en el camino de la corriente.

Mediante esta curiosa disposición, se ha evitado el rodeo que la posición periférica de ciertas bipolares imponía, y además se ha abreviado el camino de la conducción sensitiva de dos modos: 1.º, situando los conductores en el eje mismo del ganglio, es decir, en la dirección de la raíz posterior, precisamente en el sentido del más corto camino hacia la médula; 2.º, convirtiendo la vía flexuosa de los peces en vía recta, á consecuencia del emplazamiento en la periferia ganglionar de los cuerpos celulares. Como se ve, es imposible aplicar de más completa é ingeniosa manera, la ley del ahorro de tiempo, con el fin de llevar al sumo la rapidez de las percepciones sensitivas, y, por consiguiente, la de las reacciones motrices. Para lograr este beneficio, la naturaleza no ha reparado en añadir á la célula sensitiva un conductor casi supérfluo, el pedículo de origen de la bifurcación, sacrificando la economía de materia al ahorro de tiempo. Que semejante disposición es ventajosa para el animal, no hay que dudarlo; pues á nadie puede ocultarse los grandes servicios que la rápida llegada al sensorio de las impresiones táctiles y dolorosas ha debido procurar á los vertebrados superiores, ora para la defensa contra las influencias nocivas del ambiente, ora para la captura del alimento y de la presa viva. Por ser altamente útil la citada disposición monopolar ha sido, quizá, progresivamente perfeccionada por la selección natural ó por otros resortes evolutivos actualmente desconocidos. Las investigaciones de Lenhossék han probado que la consabida transformación monopolar comienza á operarse ya en algunos peces.

A iguales causas obedece la monopolaridad dominante en los corpúsculos de los ganglios de los invertebrados (vermes, moluscos, crustáceos é insectos), y la emergencia de la porción inicial del axon de los apéndi-

(1) Dogiel: Zur Frage über den feineren Bau des Spinalganglien und deren Zellen bei Säugetieren. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* H. 4 u. 5. Bd. XIV, 1897.

ces receptores; porque mediante la primera disposición puede constituirse en el eje de cada ganglio una vía conductriz de tubos rectos ó casi rectos, y á favor de la segunda lógrase dar mayor celeridad al curso de las corrientes, puesto que éstas no tienen necesidad, para derivar por el axon, de retroceder hasta el soma, pasando directamente de las expansiones colectoras al cilindro del eje.

β) *Substancia blanca de los centros.*—Uno de los más elocuentes ejemplos de la ley de economía de tiempo, hallámoslo en el comportamiento de las fibras nerviosas constitutivas de los cordones de la médula y substancia blanca del cerebro. Dichas fibras son perfectamente rectas y recorren siempre el menor espacio posible entre sus dos estaciones de comienzo y terminación. Es evidente que si dichas fibras se hallaran como en los ganglios raquídeos de los vertebrados inferiores ó en los simpáticos de los vertebrados, entremezcladas con células, su curso sería tortuoso y los rodeos apreciados en la totalidad del conductor, verdaderamente enormes (es fácil notar, mediante una representación geométrica, que el itinerario de dichos tubos en un órgano tan largo como la médula, se triplicaría ó cuadruplicaría). En el cerebro, la disposición irradiada y divergente de la vía piramidal, la de las vías sensitivas centrales, la dirección y posición del cuerpo caloso y comisura anterior, la posición central y divergente de la substancia blanca del cerebelo, etc., obedecen á la misma ley de la economía de tiempo, combinada casi siempre con el ahorro de materia ó de conductor nervioso.

A nuestro juicio, toda fibra bien comisural, bien de asociación, ora de proyección, ora sensitiva ó sensorial central, ya terminal, ya colateral, marcha á través de la substancia blanca, según el camino más corto posible. Y á esta ley se debe la localización de los tubos nerviosos cerebrales en el centro encefálico, á fin de llegar antes á los focos centrales, y por ser el eje cerebral la ruta más corta de la corteza al bulbo y médula espinal. Organos hay, como la bóveda de tres pilares, el fascículo de Meinert, el de Vicq d'Azyr, los pilares anteriores del triángulo, etc., cuya significación, á título de partes distintas ó segregadas de la substancia blanca general del cerebro, no se explica sino á la luz de la referida ley económica.

γ) *Bifurcaciones.*—Otro caso curioso en que se patentiza la citada ley de ahorro de tiempo, se presenta en las bifurcaciones de los tubos nerviosos, y particularmente en las de las raíces sensitivas á su llegada al cordón posterior de la médula espinal.

Como se ve en la fig. 30 e, si la citada división se efectuara en ángulo recto, la distancia recorrida por la corriente sería más larga de lo que es en realidad, y habría en consecuencia un trozo de conductor completamente supérfluo. Casi todas las bifurcaciones de las fibras nerviosas meduladas, vengán éstas de donde vinieren, ofrecen dicha división en Y,

primeramente vista por mí en los órganos centrales del sistema nervioso; mas si la dicotomía recae en una fibra terminal desprovista de mielina, cuyas ramas deben establecer conexión desde el principio con determinados elementos, éstas pueden separarse del tallo en ángulo recto ó casi recto (granos del cerebelo). Por lo demás, la división en Y es un indicio más de la conducción dendrífuga y somatófuga de los cilindro-ejes, por cuanto si se imagina un movimiento diverso, ya desde la rama de bifurcación hacia la compañera, ya desde una de éstas hacia el tallo, sería inevitable un retardo más ó menos considerable de tiempo, por ser posibles, para cada uno de ambos supuestos, disposiciones de la división más favorables á la velocidad de la transmisión.

En ciertos casos, la naturaleza tiene interés en que la corriente que debe derivar por una colateral, gane en velocidad, aunque se alargue algo de resultas de ello, el conductor principal. Tal ocurre con las colaterales sensitivas, y singularmente con las reflejo-motrices que arrancan del vértice de un ángulo formado por las ramas ascendente y descendente de la bifurcación de las radiculares sensitivas (fig. 30, *c*). Esta inflexión no es una disposición embrionaria, porque la hemos confirmado plenamente con el método de Ehrlich en la médula adulta de batracios, reptiles, aves y mamíferos. Por lo demás, dichas inflexiones no se hallan en todos los tubos de la substancia blanca: faltan casi por completo en el cordón anterior y lateral, y pudiera suceder que constituyeran una disposición, si no exclusiva, preferente de la vía sensitivo-motora (colaterales reflejo-motrices, nacidas no lejos del ángulo de bifurcación).

En este plan económico de tiempo, entra también la existencia misma de las colaterales de la substancia blanca. Si se dibuja el curso de una radicular posterior ó el de una fibra de la vía piramidal, en el supuesto de que caminan por la substancia gris, se verá que el curso tortuoso de las mismas al tropezar, no sólo con células, sino con capilares (éstos forman redes tupidas en la substancia gris, y son pocos y se orientan longitudinalmente en la blanca, á fin de moderar los rodeos), alarga mucho más el camino de la excitación sensitiva destinada á cualquiera colateral,

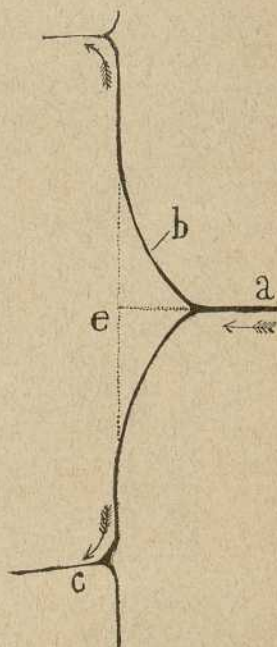


Fig. 30. — Esquema de la bifurcación y curso de las corrientes en una fibra de las raíces posteriores de la médula espinal. — *a*, tubo aferente; *b*, rama de bifurcación; *c*, colateral larga; *e*, trayecto más largo que resultaría de la división en T.

sobre todo si ésta brota lejos del origen del tubo, que si suponemos la marcha rectilínea de éste por las regiones periféricas de la médula. La naturaleza, al crear las colaterales, parece haberse preocupado mucho menos del ahorro de conductores que del propósito de hacer llegar rápidamente la excitación sensitiva á un territorio motor dado y situado á gran distancia.

La ley del ahorro de tiempo impera también en otros muchos casos, que luego analizaremos, en los cuales se combina más ó menos con la economía de materia (células de cayado de los lóbulos ópticos, granos del cerebelo), etc.

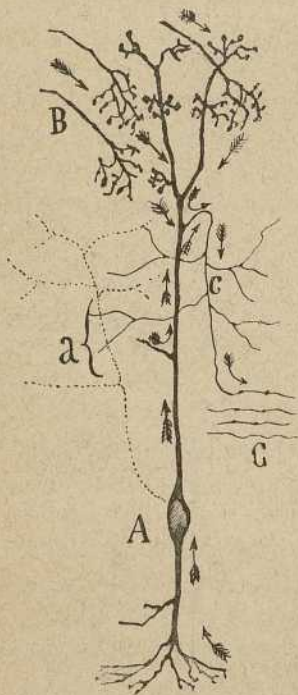


Fig. 31.—Célula de cayado del lóbulo óptico de los reptiles (P. Ramón).—A, cuerpo celular; B, fibras ópticas; C, sustancia blanca profunda; a, trayecto del axón economizado, suponiendo la emergencia de éste del soma mismo.

2.º Ley del ahorro de materia.— La atenta consideración de la hipótesis de la polarización axípeta, nos ha sugerido la explicación racional de muchos hechos singulares de morfología, que habían escapado hasta hoy á toda tentativa de esclarecimiento. ¿Por qué, por ejemplo, en las células en cayado la expansión funcional sale de lo alto de una expansión protoplásmica? ¿Por qué en los granos del cerebelo y en muchos corpúsculos cerebrales acontece lo mismo, bien que no en grado tan acentuado? La explicación es tan sencilla como terminante. Por economía de protoplasma, es decir, de trayecto inútil, ya del cilindro-eje, ya de las ramas terminales de éste, ya, en fin, de las expansiones dendríticas.

Supongamos los corpúsculos del cayado del lóbulo óptico de los reptiles ya más atrás referidos (fig. 31, A). La excitación luminosa aportada por las expansiones terminales externas, si como hemos supuesto no necesita alcanzar el soma, derivará rápidamente por el cilindro-eje, se distribuirá por las colaterales de éste y marchará, por último, á la capa de las fibras nerviosas profundas,

residente en dichos animales, así como en los batracios y peces, por encima de los cuerpos de los corpúsculos del cayado (C).

Si imaginamos que el axón brota del soma y que debe forzosamente llegar en lo alto á la zona donde se reparten las colaterales ínicas, el itinerario de dicha expansión sería casi el doble, y en el supuesto de no ser precisa la ascensión total del axón, lo alargado supérfluamente ven-

drían á ser las colaterales iniciales, porque en vez de dimanar de lo alto del lóbulo, brotarían en las zonas medias (*a*). Es evidente que, con la disposición adoptada, la naturaleza, no sólo economiza materia, sino tiempo de transmisión, dado que la excitación óptica no debe descender hasta el soma para remontar después á la capa de las fibras nerviosas profundas (fig. 31, *c*).

Otro buen ejemplo de la economía de materia, es el elemento fusiforme que presentamos en la fig. 32, *A*, y que es muy común en el lóbulo óptico de las aves, así como en la de los peces, batracios y reptiles, como mi hermano ha demostrado. Dicho elemento es fusiforme, muy prolongado, y ora del tallo (aves), ora de una rama protoplásmica (reptiles), brota el axon, el cual se dirige á la periferia después de repartir colaterales. La principal superficie de recepción de estas células, debe ser el penacho protoplásmico inferior, desde el cual la corriente cruza primero el soma, luego el tallo ascendente y deriva por el cilindro-eje para marchar quizá hasta la retina. La inspección de la fig. 32, *a* revela con toda evidencia que la naturaleza, al establecer la salida del axon en lo alto de las expansiones dendríticas y no en el cuerpo, se ha economizado todo el trayecto que media entre el soma y el punto de origen. Aquí, pues, no hay ahorro de tiempo, pero sí de materia.

El principio de ahorro de protoplasma tiene plena confirmación en muchas células de la médula, protuberancia y cerebro, en donde se ve á menudo que la expansión funcional brota de un ramo dendrítico dirigido hacia la sustancia blanca. Hasta tal punto es fiel la regla, que cabe, discurriendo por deducción, adivinar cuál será el punto probable de origen de un cilindro-eje, del cual nos es conocida la situación de la arborización nerviosa terminal. Así, por ejemplo, nosotros hemos previsto, en virtud del principio del ahorro de protoplasma, que en los granos del cerebelo, la expansión protoplásmica de donde brota el axon, debe ser forzosamente más ó menos ascendente, y que solamente cuando todas las prolongaciones dendríticas afectan dirección horizontal ó descendente, procederá directamente del soma, pero de lo alto de éste (fig. 33, *C*). El

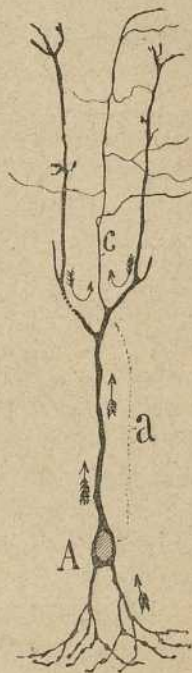


Fig. 32. — Célula de cilindro-eje periférico, tomada del lóbulo óptico de un reptil (P. Ramón). — *c*, axon; *a*, trayecto de éste economizado por su brote en lo alto. Las flechas marcan las corrientes que desembocan en el axon. (Hay ahorro de tiempo para las llegadas de lo alto).



examen *a posteriori* de todas nuestras ya antiguas preparaciones donde se presentan granos bien impregnados, ha confirmado plenamente nuestra previsión. En la fig. 33 mostramos los casos más típicos de granos. En el grano A, que ofrecía una dendrítica ascendente, el cilindro-eje brotaba de la inmediación de la arborización terminal; en cambio, en el grano C, cuyas expansiones descendían, el axon nacía del cuerpo. El grano B residía en plena substancia blanca y exhibía una larga dendrítica ascendente, de la que nacía dicho filamento.

No cabe duda que, en los citados casos, la naturaleza se propone ahorrar protoplasma, aprovechando para la conducción ascendente toda la extensión útil de una dendrítica, y haciendo también más rápida la transmisión, pero sólo de aquellas corrientes aportadas por el cabo periférico de la expansión, que sirve de soporte al axon. Es claro que en el resto de la arborización protoplásmica, no puede darse ahorro de tiempo.

La certidumbre de la citada ley, permite prever otros hechos de la misma naturaleza. Así, en las células ganglionares gigantes de la retina de los mamíferos, se ve á menudo brotar al axon del arranque de una gruesa expansión protoplásmica; ahora bien, de la verificación á que hemos sometido recientemente este hecho, resulta que la dendrítica de donde brota dicha prolongación funcional, es siempre la más cercana á la entrada del nervio óptico.

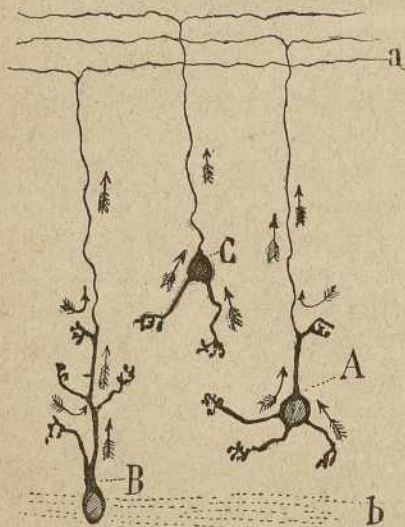


Fig. 33.—Granos del cerebelo de la rata.— A, grano en el cual el axon dimana de una expansión dendrítica; B, otro de igual tipo, pero cuyo soma yace en plena substancia blanca; C, grano donde el axon nace en el soma; a, capa molecular; b, substancia blanca.

Cuando el cilindro-eje nace de lo más bajo del cuerpo, es porque el polo inferior de la célula representa la porción más próxima, ya de la substancia blanca á donde va el axon, ya de la arborización nerviosa terminal. Tal ocurre, por ejemplo, en las células de Purkinje, en muchas pirámides cerebrales, etc.

Citemos, para terminar, otros dos casos de corpúsculos, donde la emergencia del axon viene también en apoyo de la ley de ahorro: las células de Martinotti del cerebro, en muchas de las cuales brota la expansión funcional de una dendrítica ascendente; y las neuronas motrices, en don-

de el axon procede á menudo de un tallo protoplásmico dirigido hacia la raíz correspondiente.

La emergencia del axon de una expansión dendrítica tiene un límite : la necesidad de dejar libre para la conducción axípeta ó absorción de corrientes un segmento periférico más ó menos grande del tallo protoplásmico de origen. Por esto no vemos que el axon brote nunca de la arborización misma terminal de la dendrítica de un grano, sino que nace por debajo de ésta, particularidad que, dicho sea de pasada, habla también en favor del papel receptor y axípeto de las ramificaciones dendríticas, pues de no ser así, no se comprende por qué el cilindro-eje no sale á menudo, y en virtud de la ley de ahorro protoplásmico, del cabo mismo de las susodichas ramificaciones.

Si en algún caso aparece vulnerada la ley de ahorro, por ejemplo, cuando el axon da un gran rodeo, inmediatamente después de su emergencia, para dirigirse á la substancia blanca, esta trasgresión de la ley no es más que aparente, porque siempre, mediante el citado rodeo, se acorta el trayecto de las colaterales iniciales, y llega más pronto la excitación á los corpúsculos con éstas enlazados.

La ley del ahorro regula asimismo la disposición y dirección de las expansiones protoplásmicas, las cuales marchan siempre lo más rectamente posible hacia las arborizaciones nerviosas terminales con quienes deben mantener relación. En virtud de este principio, cuando el soma se disloca habitando fuera de su posición habitual, por ejemplo, en plena substancia blanca, como puede verse en el grano B (fig. 33), el corpúsculo cambia de forma, tornándose á menudo monopolar, y envía exclusivamente los apéndices del lado en que la distancia entre el soma y las arborizaciones nerviosas es menor.

Donde mejor se muestra la economía de materia es en los tallos protoplásmicos de ciertas células, á saber : las pirámides cerebrales, los corpúsculos del asta de Ammon, células ganglionares y espongioblastos de la retina, etc. Para comprender la efectividad de este ahorro protoplásmico, hay que tener en cuenta que sumados los espesores de todas las prolongaciones brotadas de un tallo, darían un diámetro muy superior al de éste. La economía de materia es tanto mayor cuanto más lejana se halla la zona en la que se distribuye el penacho terminal del tallo protoplásmico. El nacimiento separado del soma de varios apéndices protoplásmicos es seguro indicio de la proximidad del campo de ramificación de los mismos, pues en semejante caso la producción de un tallo hubiera sido una disposición supérflua y además incompatible con la economía de tiempo de conducción.

A igual designio obedece la existencia del axon mismo, en cuanto tallo inicial del cual brotan ramificaciones nerviosas terminales, porque gracias á la producción de un tronco común ó cauce nervioso general,

se ahorra la salida separada en el soma, tanto de las colaterales como de las ramitas terminales.

A pesar de lo expuesto, es claro que el curso de las expansiones nerviosas ó protoplásmicas no será siempre rigurosamente rectilíneo, pues en la substancia blanca se opondrán á ello los capilares, y en la gris, tanto éstos como los cuerpos y tallos de otras células ganglionares. Respecto de la neuroglia, se limita á ocupar los intersticios de células y fibras, sin que á su nivel cambie, al menos de modo apreciable, el curso de las expansiones celulares.

**Ley de economía de espacio.**—En todo foco nervioso las células están dispuestas de tal modo que, sin menoscabo de la extensión de las superficies de contacto ó conexión intercelular, el cuerpo y las expansiones ocupan el menor espacio posible, evitándose la formación de vacíos. Para satisfacer esta importante ley, la naturaleza emplea un procedimiento tan sencillo como ingenioso, consistente en alojar los somas ó partes más voluminosas de las neuronas (por contener el núcleo y las inclusiones cromáticas), en aquellos sitios pobres de expansiones protoplásmicas y escasos ó faltos de arborizaciones nerviosas terminales. A tal propósito tiende sin duda la disposición estratificada de las somas y arborizaciones protoplásmicas en el cerebelo, cerebro, lóbulo óptico y, sobre todo, en la retina, donde la ley de economía de espacio se cumple con minucioso rigor. Repárese, en efecto, cómo el cuerpo de las células ganglionares, elementos bipolares y somas de las células visuales (granos externos) ocupan precisamente aquellos estratos de la retina totalmente privados de ramificaciones nerviosas, dejando, por consiguiente, libres y desembarazadas las zonas moleculares ó plexiformes, para el establecimiento de articulaciones nervioso-protoplásmicas.

Cuando en una especie animal los elementos de tal ó cual capa de la retina, del cerebelo ó del nervio óptico aumentan en número, sin disminución correlativa de volumen, la naturaleza no dilata los espacios ocupados por el cemento, ni amplía por compensación las formaciones neuróglícas, como imagina Weigert (1) (autor que estima la neuroglia como un material pasivo destinado á rellenar los huecos que resultan entre los elementos nerviosos), sino que emplea un procedimiento más expeditivo. Este consiste en la dislocación del cuerpo de las células sobrantes, el cual en vez de residir junto á sus congéneres, habita en capas superpuestas ó subyacentes. Que el corpúsculo dislocado pertenece á la misma especie de aquellos de que suponemos se separó, lo persuade el mantenimiento de la posición y conexiones, tanto del aparato protoplásmico ó de recepción cuanto de la arborización nerviosa terminal.

(1) *C. Weigert: Beiträge zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia. Frankfurt, a. M., 1895.*

Entre los muchos ejemplos que se podrían citar de este interesante fenómeno, merecen conocerse, por expresivos, los siguientes: las células de Dogiel (1) de la retina (células ganglionares dislocadas), residentes en la capa de los granos internos; los espongioblastos dislocados que, según resulta de nuestras observaciones, pueden habitar en plena capa plexiforme interna y hasta en la zona de los corpúsculos ganglionares; las bipolares dislocadas ó residentes en la zona de los granos externos, halladas por Dogiel y nosotros (2) en la retina de los batracios, reptiles y aves; los corpúsculos de Golgi, que nosotros hemos visto recientemente en la zona molecular del cerebelo del conejo, los granos de la capa molecular de la *fascia dentata*, etc., etc.

Los hechos mencionados nos condujeron hace tiempo á formular un principio, cuya utilidad para la interpretación de la naturaleza de las células ha sido reconocida por v. Lenhossék (3) en su bello trabajo sobre la retina de los cefalópodos, á saber:

*En toda célula, la forma y posición del soma son indiferentes, pues varían en consonancia con las exigencias de la ley de economía de espacio; el único criterio seguro que nos permitirá reconocer la naturaleza de un elemento, es la posición y conexiones de las ramificaciones tanto nerviosas como protoplásmicas, pues sólo estos últimos caracteres se mantienen idénticos en los elementos de igual naturaleza.* Por consiguiente, la identidad ó disparidad fisiológica de las células ganglionares se basará exclusivamente en la similitud ó desimilitud de sus relaciones.

Recientemente, Tanzi (4) y Lugaro (5) han expuesto algunos reparos, no á la existencia, pero sí á la importancia de las citadas leyes económicas, consideradas como causas teleológicas de ciertas disposiciones morfológicas de las neuronas. Así, después de reconocer el espíritu de economía que reina en la construcción de los órganos nerviosos, han creído refutar la ley de economía de tiempo de conducción, apoyándose en la insignificancia de las distancias evitadas, y, por ende, en la mínima ventaja que, para la celeridad de la transmisión se logra, con que el axon salga de una ó de otra parte de la célula.

Fuerza es confesar que, en efecto, las ventajas conseguidas son muy pequeñas; pero en el estado actual de la ciencia, es harto peligroso medir, con nuestro sentido antropomórfico, la utilidad de una pequeña mud-

(1) Dogiel: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina des Ganoïden, Reptilien, Vögel und Säugethiere. *Anat. Anzeiger.*, 1888.

(2) Cajal: *La rétine des vertébrés. La cellule.* T. IX, Fasc. I. 1892, y *Nouvelles contributions à l'étude histologique de la rétine, &c.* — *Journ. de la Anat. et de la Physiol.*, n° 9, 1896.

(3) Von Lenhossék: Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. *Archiv. f. mikr. Anat.* Bd. 47, 1896.

(4) Tanzi: *Rivista di Patologia nervosa e mentale* (trabajo de análisis de mi memoria Leyes de la morfología, etc.), núm. 3, Marzo 1897.

(5) Lugaro: *Monitore zoologico italiano*, n° 4, 1897.

tación anatómica. Consideremos que la naturaleza lo crea todo con menudencias, y que sus economías deben forzosamente realizarse en lo pequeño. Tratándose, además, de cadenas de neuronas, la pequeña economía alcanzada en un conductor, sumada á la conseguida en otros, dinámicamente enlazados con él, puede llegar á cifras nada despreciables. ¿Ha calculado Lugaro el peso del protoplasma ahorrado con que el axon de los granos brote en vez del soma de unas cuantas  $\mu$  más arriba, es decir, del tallito de un apéndice protoplásmico? Dada la extrema delgadez del axon mencionado, y supuesto el cortísimo trayecto economizado en éste, es seguro que la cifra que el cálculo arrojaría, representaría una fracción de miligramo, bastante más insignificante que la fracción de tiempo ahorrado con las disposiciones referidas de los ganglios raquídeos.

Aunque sumada en muchos granos, la referida economía de materia alcance una proporción menos exigua, siempre resultará un ahorro insignificante, del cual, sin embargo, la naturaleza se ha preocupado realmente, como lo prueba la constancia del susodicho fenómeno en los granos de todos los vertebrados.

Recordemos, además, que la cifra de los 28 metros por segundo que los fisiólogos dan como velocidad de transmisión de la onda nerviosa, se refiere sobre todo á los nervios ó cilindros-ejes, y que hay fundados motivos para creer que dicha celeridad es menor en las expansiones protoplásmicas y empalmes ó articulaciones de las neuronas, es decir, en los focos de substancia gris donde residen aquellas disposiciones económicas relativas á la emergencia del axon.

Por otra parte, ni Tanzi ni Lugaro han procurado explicar las disposiciones morfológicas sobre las cuales se funda la teoría de la polarización axípeta.

La mejor manera de refutar una hipótesis, es sustituirla por otra que sintetice un mayor caudal de hechos ó los explique de un modo más natural y satisfactorio. ¿Por qué las células sensitivas raquídeas son monopolares en los vertebrados superiores? ¿A qué causa obedece la formación de la substancia blanca? ¿Por qué motivo brota el axon, á veces, lejos del soma? ¿Cuál es la razón de la existencia de células dislocadas? He aquí las cuestiones que debemos explicar (dentro, naturalmente, de los conocimientos actuales de la fisiología y ciencias auxiliares), problemas que, por lo menos en parte, creemos haber esclarecido con las leyes de ahorro y con la teoría de la polarización axípeta del protoplasma.

En la realización de las disposiciones morfológicas á que aludimos, han podido seguramente influir condiciones evolutivas; empero, la histogénesis, si es capaz de explicar el cómo una disposición ha llegado á ser lo que es, no puede darnos la clave utilitaria de ésta, es decir, la causa teleológica en virtud de la cual los mecanismos de la evolución embrionaria se pusieron al servicio del nuevo detalle morfológico.

**Causas de la polarización dinámica.**—Como dejamos dicho, en el estado fisiológico, las corrientes nerviosas provocadas en las neuronas, van desde las expansiones dendríticas y soma al axon, y desde éste á sus ramificaciones terminales. Pero esta orientación dinámica ¿es absolutamente fija ó puede variar en condiciones patológicas ó artificiales? Dos

contestaciones se han dado á esta pregunta : la teoría de van Gehuchten y la nuestra.

*Teoría de van Gehuchten.* — Para este sabio, la polarización es un fenómeno invariable, dependiente de la estructura misma de las expansiones ó quizá de la naturaleza de las corrientes. Cualesquiera que sean los cambios eventuales, patológicos ó artificiales, ocurridos en la puerta de entrada de la excitación, la onda nerviosa sólo puede propagarse de las dendritas al soma, y de éste al axon, pero nunca al revés. Por razón de esta repugnancia esencial á la retrocesión de las ondas, la naturaleza no ha cuidado de evitar los contactos entre expansiones protoplásmicas ó entre arborizaciones nerviosas, los cuales, con ser numerosísimos en la substancia gris, en nada perturban la marcha habitual de las corrientes.

La hipótesis de van Gehuchten es tan ingeniosa como satisfactoria ; empero, tropieza en el terreno fisiológico con dificultades, á nuestro juicio insuperables. Aunque todos los experimentos aducidos por los fisiólogos en pro de la tesis de la conducción indiferente de las células nerviosas, no están exentas de reproche, hay que confesar que las expuestas por Babuchin, Kuhne y Sherrington, tienen positiva fuerza. He aquí en substancia estos experimentos.

1.º El órgano eléctrico del *Malapterurus electricus*, recibe un sólo tubo nervioso colosal que se reparte en infinitos ramos. Si se corta este tubo grueso y después se excita una de sus ramas, cuyo extremo periférico se halla también seccionado, se produce una descarga en todo el órgano eléctrico, descarga solamente explicable admitiendo que la excitación ha sido propagada centripetamente en la rama cortada, para reflejarse centrifugamente por el tronco nervioso y sus ramas no cortadas (Babuchin, Mantey).

2.º Hay músculos, como el vasto interno de la rana, cuyas dos porciones reciben sendos ramos de bifurcación de un mismo tubo nervioso. Si se excita mecánicamente una de las citadas ramas, provócase contracción no sólo en el segmento muscular correspondiente, sino en el innervado por la otra rama de bifurcación. Este fenómeno se ha interpretado por Kühne como probatorio de una conducción desde las ramas nerviosas hacia el tubo progenitor, y desde éste á sus otros ramos de división.

3.º Cuando se excita un paraje cualquiera del itinerario de un nervio motor, la onda nerviosa se propaga tanto en dirección central como periférica, según parece probarlo un fenómeno eléctrico concomitante, á saber : la propagación en ambos sentidos de la *variación negativa* de la corriente eléctrica característica del nervioso en reposo.

4.º Recientemente (1) Sherrington ha provocado movimientos muscu-

(1) C. S. Sherrington : Doppelte Leitung im Central-nervensystem. Comp. made to The Royal Society of London, Trad. alem. *Monatschrift. f. Psychiatr. u. Neurol.*, número 6, 1897.

lares en el gato y mono á favor de la excitación eléctrica y mecánica de los cordones de Burdach y de Goll del bulbo raquídeo. Los experimentos se han efectuado, previa sección del bulbo debajo de los núcleos de los cordones de Goll y de Burdach, estimulando el extremo inferior de la sección, y evitando en absoluto toda acción sobre la vía piramidal. La corriente, dice Sherrington, ha tenido que descender por la rama superior de las raíces posteriores, y retrogradar hasta las colaterales excitato-reflejas, para actuar sobre las neuronas motrices, contra la marcha ordinaria de la excitación, que va siempre celulífugamente en todas las ramas del axon (1).

*Nuestra opinión.*—La polarización dinámica depende de las relaciones preestablecidas entre las neuronas, ó sea de la posición inicial de las puertas de entrada de la excitación. En estado fisiológico, la excitación provoca una onda que marcha en una sola dirección, penetrando en la célula por las expansiones dendríticas para salir por las ramificaciones nerviosas; mas semejante fenómeno de polarización no es de necesidad absoluta ni proviene de la especial estructura de las expansiones. Si, como ocurre en las citadas experiencias fisiológicas, el punto de entrada de la corriente varía, el sentido de la propagación variará también, y la onda podrá pasar desde el axon á la célula ó desde una rama nerviosa á su tallo. Si en condiciones normales, las expansiones protoplásmicas recogen corrientes, ello es mera consecuencia de la articulación de tales apéndices con ramificaciones nerviosas, es decir, con los conductores directos ó indirectos por donde afluyen las excitaciones sensitivas ó sensoriales.

Todo el sistema nervioso representa en puridad una cadena neuronal tendida desde la piel y sentidos, donde se hallan las superficies colectoras de corriente, á los músculos y glándulas donde se hallan las superficies de emisión. La polarización que vemos en el conjunto del sistema, se repite en cada uno de sus anillos, porque el sentido general de las corrientes se mantiene en la totalidad del arco sensitivo-motor.

Hablan en pro de esta hipótesis: 1.º La ninguna diferencia apreciable de estructura entre las expansiones protoplásmicas finas y los axones, ni entre los tubos nerviosos sensitivos y los motores. 2.º Lo inverosímil que resulta la suposición de un movimiento ondulatorio (2) tan singular que

(1) Sherrington pretende en vano combatir con esta experiencia la teoría de la polarización; en realidad, sus argumentos no hieren sino la hipótesis de van Gehuchten acerca de la imposibilidad intrínseca de la conducción retrógrada. Por lo demás, el mismo ilustre fisiólogo de Liverpool confiesa que, en estado normal, la corriente sensitiva marcha desde el axon á sus ramas.

(2) Los fisiólogos consideran la conmoción nerviosa como un movimiento oscilatorio cuya longitud de onda—apreciada por la extensión de la *variación negativa* durante la excitación eléctrica de un nervio—es de unos 18 milímetros, siendo la velocidad de propagación de 28 metros por segundo. Para más detalles, consúlten-

sólo pueda propagarse en una sola dirección y á lo largo de un conductor apropiado, cuando todos los movimientos oscilatorios conocidos (calor, electricidad, luz, etc.), marchan en todas direcciones. 3.º Los hechos experimentales antes citados, en virtud de los cuales aparece posible, aunque en condiciones extraordinarias, la conducción inversa en el axon. 4.º El cuidado exquisito con que la naturaleza ha evitado los contactos entre axones, entre somas y entre expansiones protoplásmicas de distinta procedencia (recuérdese la neuroglia de la retina, cerebelo, etc.), cosa que no se comprende supuesta la imposibilidad intrínseca de comunicación lateral entre expansiones de igual naturaleza. 5.º El amplio horizonte que nuestra hipótesis, gracias á su flexibilidad, abre á la interpretación patogénica de las afecciones nerviosas, al dar como posibles, bien por consecuencia de destrucción de la neuroglia separatoria de las expansiones, bien mediante dislocaciones accidentales de las superficies de articulación nervioso-protoplásmica, ora por ruptura de axones y de los apéndices protoplásmicos, ora por interposición de leucocitos y derrames entre las citadas superficies de contacto, etc., trastornos en las puertas de entrada de las corrientes, y, por ende, perturbaciones en el sentido, energía, y congruencia de las mismas. ¡Qué de trastornos de la palabra, de la motilidad, de la asociación misma de ideas no hallarían cumplido esclarecimiento, si la Anatomía patológica, justificando nuestras presunciones, llega algún día á fijar para cada especie morbosa las supradichas alteraciones del régimen de conexión de las neuronas!

Cuando se medita sobre la utilidad de la polarización en las células, es decir, sobre el hecho de que en condiciones normales, por sus apéndices no puedan ir sino ondas de igual dirección, no puede menos de sospecharse que la naturaleza ha querido evitar la acumulación de trabajo en un mismo conductor, y sobre todo, la interferencia de las ondas. De ser para el organismo indiferente el sentido de la conducción, no veríamos dobles vías, una para el aparato motor y otra para el sensitivo; no existirían, por ejemplo, en el músculo dos especies de tubos, unos centrífugos ó motores y otros centrípetos ó sensitivos (los terminados en los husos de Kühne), sino una sola especie, de la cual brotarían á la vez tubos destinados á las placas motrices y tubos acabados en las terminaciones sensitivas. Mas con semejante disposición sería casi imposible evitar las interferencias. Acaso sean éstas frecuentes en condiciones patológicas cuando, variado el punto de aferencia de las ondas, se susciten á un tiempo en las neuronas corrientes normales y retrógradas.

En resumen; la polarización es un fenómeno constante, pero sólo en el

se, entre otras obras de Fisiología, la de Forster: *A Text Book of Physiology*, 6.ª edición, 1893, y la de Landois, *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, 8.ª edición, 1893.



*organismo vivo y normal.* Ella aparece desde que se inicia el sistema nervioso en la serie animal, y es simple consecuencia de la diferenciación de una superficie de recepción (piel y sentidos) y de una superficie de emisión (músculos y glándulas).

En el curso de la evolución, si pudo facilitarse dicha polarización, por adaptación estructural de los conductores, ésta no llegó hasta el punto de hacer absolutamente imposible, en condiciones eventuales, una propagación retrógrada de las ondas.

**Avalancha de conducción.** — La onda sensitiva, recibida en la periferia por una expansión protoplásmica, y transmitida á los centros por una sóla fibra nerviosa, no se propaga á lo largo de una cadena de neuronas, sino que puede difundirse por varias cadenas, creciendo como en avalancha el número de células interesadas en la conducción.

Citemos algunos ejemplos de esta ley, que ya fue entrevista por Golgi, pero que sólo ha recibido plena demostración desde que se han sorprendido las verdaderas terminaciones nerviosas en el eje cerebro-espinal.

En la foseta central de la retina, paraje donde la acuidad visual es mayor, un cono impresionado por la luz lleva su conmoción á una célula bipolar; ésta la conduce después á un corpúsculo ganglionar subyacente (célula de la capa ganglionar), cuya expansión funcional, ramificándose prolijamente en el tubérculo cuadrigémimo anterior, difunde el movimiento por un grupo considerable de células; en fin, los cilindros-ejes de este grupo celular terminan en la región occipital de la corteza del cerebro, donde merced á sus ramificaciones, tocan los penachos terminales de infinidad de corpúsculos piramidales. Resulta, pues, que la *unidad de impresión* (1), recogida por un sólo cono, ha logrado afectar cientos y quizá miles de células nerviosas de un centro cortical.

Lo mismo sucede en el aparato acústico. Una ó dos células ciliadas del órgano de Corti transmiten la impresión á una fibra nerviosa acústica (célula del ganglio espiral del caracol), la cual la conduce á su vez al ganglio ventral acústico del bulbo; aquí, merced á una bifurcación (Kölliker, Held, etc.), y á la emisión de numerosas colaterales, cada fibra radicular acústica propaga el movimiento á muchas células nerviosas. Cada uno de los conductores ó cilindros-ejes de los elementos del ganglio ventral marcha al cuerpo trapezoide del bulbo, donde, merced á sus numerosas colaterales, entran en la cadena de conducción nuevas series de neuronas yacentes en el núcleo del cuerpo trapezoide, oliva superior, núcleo pre-olivar, ganglio del tubérculo cuadrigémimo posterior, etc. Finalmente, la excitación arriba al cerebro, en donde es de suponer que se difunda todavía por un grupo considerable de pirámides.

(1) Llamamos unidad de impresión á la onda simple recogida durante la acción de un estímulo por un cono retiniano, por una célula ciliada del órgano de Corti, ó por una expansión protoplásmica olfativa ó sensitiva.

La avalancha de conducción en el aparato olfativo, en los nervios sensitivos, etc., es también evidentísima, y ha sido confirmada por cuantos histólogos han estudiado recientemente la estructura del bulbo olfatorio y la de la médula espinal (Golgi, Cajal, von Lenhossék, van Gehuchten, Kölliker, Retzius, etc.).

Al tratar más adelante de la interpretación dinámica de la estructura cerebral, estudiaremos más á fondo el fenómeno de la avalancha, cuya extensión es preciso no exagerar, pues la unidad de impresión no alcanza nunca tal difusión que resulte imposible la localización, en determinados parajes de la corteza cerebral, de las imágenes sensitivas y sensoriales.

---

## CAPITULO VI

### ESTRUCTURA DE LA CÉLULA NERVIOSA

Membrana celular. — Protoplasma (grumos cromáticos, espongioplasma, granulaciones de Altmann y Held, pigmento y centrosoma). — Estructura del axon y de las expansiones protoplásmicas. — Núcleo (membrana, red cromática, jugo nuclear y nucleolo).

Inducciones fisiológicas de la estructura celular. — Significación del espongioplasma y grumos cromáticos. — Conductibilidad transversal y longitudinal de las expansiones celulares. — Consideraciones acerca de la unidad de impresión. — Esquema dinámico de la célula nerviosa.

#### MEMBRANA

Dos clases de membranas nos ofrecen los corpúsculos nerviosos: 1.º, la membrana fundamental, cutícula delicadísima, que no falta en ninguna célula de la substancia gris; y 2.º, la cápsula conjuntivo-endotelial, que es peculiar de las células del gran simpático y de los corpúsculos ganglionares raquídeos.

La *membrana fundamental* ha sido negada por casi todos los autores, los cuales estiman los corpúsculos de la substancia gris como células desnudas, de contorno áspero, y semejantes á leucocitos. Sin embargo, un examen atento del contorno protoplásmico de las gruesas células, practicado con ayuda del objetivo 1'30 ó el 1'40, permite reconocer, no precisamente una membrana aislable, pero sí una zona fronteriza, especie de fina capa cortical análoga á la señalada por diversos autores en el cilindro-eje. He aquí algunos casos en que la demostración de dicha cutícula puede hacerse con facilidad.

a) Cuando se examina un corte de médula ó de bulbo, previa coloración con el método de Nissl, no es raro ver algún corpúsculo retraído, en torno del cual se percibe una gran vacuola (fig. 34). Examinando ésta minuciosamente se reconoce que el hueco en cuestión yace por debajo de una fina cutícula, cuya extensión mantiene todavía sus relaciones con el cemento intercelular, mientras que por dentro se muestra, ora libre, ora parcialmente recubierta de fragmentos de espongioplasma. Estas preparaciones enseñan, pues, no sólo la presencia de una cubierta granulosa limitada por un doble contorno, sino la íntima conexión que ésta contrae con las trabéculas de la red incolora.

b) Valiéndose de la coloración azul del método de Ehrlich, ciertas células y particularmente las ganglionares gigantes de la retina, revelan con toda evidencia una cubierta ó capa cortical que se impregna más intensamente que el protoplasma. Lo que persuade de que semejante corteza azul corresponde realmente á una membrana y no á un mero depósito de color, es que, en ciertas células, dicha costra se halla separada del protoplasma por resquicios ó vacuolos lineales surcados á menudo por trabéculas protoplásmicas.

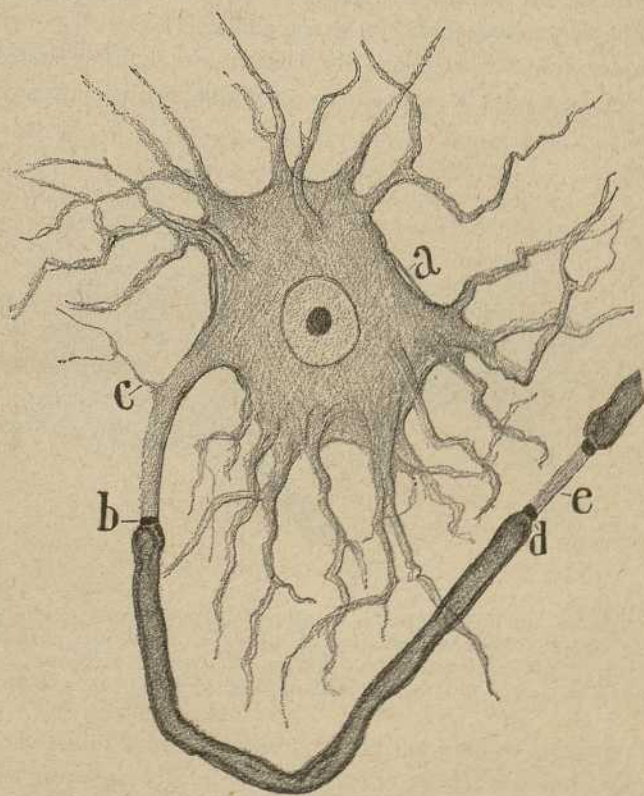


Fig. 34.—Célula del lóbulo cerebral eléctrico del torpedó. Coloración por el líquido de Boberi. Disociación. — *a*, membrana ligeramente apartada del protoplasma; *b*, disco de cemento; *c*, rama nerviosa colateral; *d*, disco de cemento de una estrangulación de Ranvier; *e*, región del axon exenta de mielina.

*c*) Cuando se coloran por el método de Boberi (fijación y coloración en un líquido compuesto á partes iguales de solución de ácido ósmico al 1 por 100 y nitrato de plata en igual proporción) las células del lóbulo cerebral eléctrico del torpedó, no es raro hallar algunas, como aparece en la fig. 34, cuya membrana se presenta más ó menos apartada del protoplasma y teñida de un color moreno obscuro (fig. 34).

*d*) En pro de la existencia de una membrana, tanto en torno del soma

como de los apéndices dendríticos, hablan también el fenómeno de la formación de las varicosidades en las ramas protoplásmicas finas, y el de la dislocación cromática del protoplasma, fácilmente apreciable en muchas células fijadas por el alcohol absoluto. En efecto; si en derredor de los apéndices protoplásmicos no existiera una fina película, no se comprende cómo en las preparaciones de Ehrlich, largamente expuestas al aire antes de la fijación, la substancia cianófila (que evidentemente es líquida ó semilíquida y se acumula á veces en gotas enormes) se mantiene constantemente unida á los apéndices dendríticos sin dar origen, sino muy excepcionalmente, á masas cianófilas extracelulares.

Asimismo es difícil de explicar el fenómeno revelado en las células de la fig. 35 *c*, en las cuales la cromatina protoplásmica (que aparece unifor-

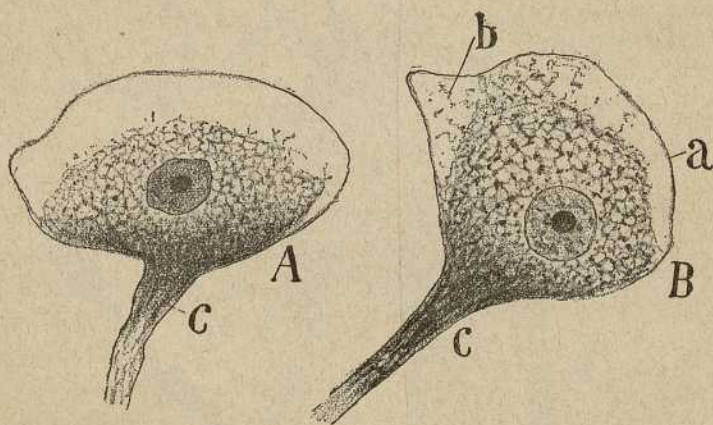


Fig. 35. — Células del núcleo ventral ó anterior del acústico. Fijación en alcohol absoluto y coloración por el método de Nissl. — *a*, membrana desprendida del protoplasma; *b*, trabéculas aisladas del espongioplasma; *c*, apéndice dendrítico en el cual se ha concentrado la cromatina protoplásmica (Ob. 1'60 apoc. Zeiss).

memente repartida cuando se fija con sublimado) ha sido dislocada y concentrada por el alcohol hacia el cabo hondo del protoplasma y en el origen de una dendrita. De donde se infieren dos cosas: 1.<sup>a</sup>, que la cromatina protoplásmica es una materia líquida ó semilíquida capaz de dislocarse dentro del soma; y 2.<sup>a</sup>, que esta dislocación, á través del espongioplasma, se ha detenido en el mismo contorno celular, porque en este paraje existe un obstáculo, la membrana.

*e*) En ciertos estados patológicos que más adelante exponaremos (*chromatolisis* por sección de los axones), el jugo celular aumenta notablemente, y el núcleo, fuertemente empujado hacia la periferia, forma eminencia en el contorno protoplásmico; lo que resulta incomprensible, si no se admite la existencia de una cutícula resistente que se opone á la emigración nuclear.

La cubierta celular es perfectamente homogénea, exigiendo para ser apreciable los mejores apocromáticos, singularmente el 1'60 á inmersión en el monobromuro de naftalina, objetivo verdaderamente precioso para este fin, pues merced á su alto poder resolutivo da con entera claridad el doble contorno de las más finas membranas, así como los detalles de estructura de las partes poco ó nada coloreadas. También goza dicha membrana de extensibilidad y elasticidad, como lo prueba el citado fenómeno de las varicosidades. Si en ciertos casos la cubierta protoplásmica no sigue los movimientos de retracción del espongioplasma (como aparece en la figura 35), ello depende quizás de la íntima adherencia mantenida por aquélla con las ramificaciones nerviosas pericelulares.

La cubierta de las células nerviosas centrales, ha sido negada por casi todos los histólogos. Sin embargo, ya en 1888, anunciamos nosotros la existencia de dicha envoltura en las células gigantes del lóbulo cerebral eléctrico del torpeda (1); y más adelante generalizamos este encuentro á todas las neuronas (2). Por último, Renaut (3) la ha comprobado en las células de la retina teñidas por el método de Ehrlich; y en recientes trabajos, hemos logrado también nosotros revelarla tanto en las células de la médula, del cerebro y cerebelo coloreadas por el procedimiento de Ehrlich-Bethe, como en las fijadas en alcohol é impregnadas por el método de Nissl (4).

*Cápsula adventicia.* — Además de la membrana fundamental, que probablemente no falta en ningún elemento nervioso, ciertas células ganglionares, como por ejemplo, los corpúsculos monopoles de los ganglios raquídeos y las células del gran simpático, poseen una cápsula protectora construída de un endotelio reforzado exteriormente por la agregación de algunos corpúsculos conjuntivos. Al tratar de los ganglios, estudiaremos detalladamente dicho aparato protector (fig. 39 c).

#### PROTOPLASMA

Este importante factor de la célula no falta en ninguna neurona normal, pero su cuantía ofrece grandes variantes. Hay células, como los granos del cerebelo, cuyos núcleos aparecen recubiertos de una finísima capa de dicha materia; en tanto que otras, por ejemplo, los corpúsculos motores, la poseen en gran cantidad. Por punto general, las neuronas son

(1) *Cajal*: Nota sobre la estructura de los tubos nerviosos del lóbulo cerebral eléctrico del torpeda. *Rev. trim. de Histol. nor. y patol.*, núm. 2, 1888.

(2) *Cajal*: Elementos de histología normal, 1895, p. 203.

(3) *Renaut*: Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du «Neurone» *Bulletin de l'Acad. de Medicine de Paris*, séance du 5 Mars 1895.

(4) *Cajal*: Estructura del protoplasma nervioso. *Rev. trim. micr.*, año I, número 1, 1896. Véase también: Nouvelle contribution à l'étude histologique de la rétine, & *Journ. de l'Anat. et de la Physiologie*, t. XXXII, 1896.

tanto más ricas en protoplasma somático cuanto más robustas y numerosas son las expansiones dendríticas á que dan nacimiento.

La *consistencia* del protoplasma es semilíquida, y su *reacción*, si hemos de creer á Geschleiden, Liebreisch, Heidenhain y Edingen, sería ácida. No obstante, Langendorff (1) opina que esta acidez sobreviene solamente después de la muerte; durante la vida, la reacción sería alcalina.

El examen del protoplasma de las células nerviosas vivas, no consiente discernir el menor rasgo de estructura; á lo más, y haciendo uso de los mejores objetivos, aciértanse á ver finas granulaciones dispersas por el soma y aparentemente libres. Mas en cuanto el protoplasma nervioso se coagula, bien espontáneamente, bien bajo la influencia de los agentes fijadores (alcohol, formol, ácido crómico, bicromatos, etc.), la masa homogénea ó finamente granulosa, se diferencia en varias partes, más ó menos coloreables por las materias tintóreas. Estas son: el *armazón protoplásmico ó espongioplasma*, los *grumos y granos cromáticos*, el *jugo celular* ó porción transparente del protoplasma, y las *inclusiones*, entre las cuales deben mencionarse los *granitos de pigmento* y las *granulaciones fuchinófilas* de Altmann y Held. En ciertos corpúsculos gangliónicos, aparece todavía un granito que Lenhossék ha logrado identificar con el *centrosoma*.

**Espongioplasma ó armazón cromático.**—En las células nerviosas fijadas en alcohol ó sublimado y fuertemente coloreadas por la tionina, révelase una reticulación pálida, formada de trabéculas cortas, recias, á veces membraniformes y limitantes de mallas poligonales de corta extensión. Estos trabéculas, señalados por Nissl y Lenhossék, y confirmados por nosotros, Marinesco, v. Gehuchten y Held, ponen en comunicación ciertos conglomerados cromáticos de que luego hablaremos; toman por dentro inserción en la membrana nuclear y átanse periféricamente en la protoplásmica. En las nudosidades de la red y á veces en el mismo trayecto de los trabéculas, se columbran unas finísimas granulaciones de materia basiófila, semejante á la de los grumos (fig. 38 b).

Al nivel de las expansiones protoplásmicas, los filamentos del retículo se adelgazan, aproximan y se hacen más ó menos paralelos, las mallas resultantes entre los mismos se alargan, y en los apéndices más delgados la trama se aprieta tanto, que, ni aun con los objetivos más poderosos, puede satisfactoriamente resolverse. En ciertas expansiones protoplásmicas gruesas (células de Purkinje, corpúsculos motores, etc.), la impresión que se saca del examen de cortes excesivamente delgados (fijación en sublimado, secciones en parafina y coloración en azul de metileno y eosina ó eritrosina), es la existencia de un armazón reticular formado de trabé-

(1) *Langendorff*: Die chemische Reaction des grauen Substanz. *Neurol. Centralbl.*, 1885.

culos longitudinales gruesos, más ó menos paralelos y unidos entre sí por travesaños cortos, desiguales y mucho más delgados.

En el cono pálido de donde brota el axon, el espongioplasma pierde sus granitos (Simarro, Schaffer, Lenhossék, etc.), sus trabéculas toman una dirección convergente que paulatinamente adquiere los caracteres de la fina y pálida reticulación del cilindro-eje.

Como acabamos de ver, ni el cono de origen del axon ni éste mismo, poseen una estructura especial. En conformidad con los resultados obte-

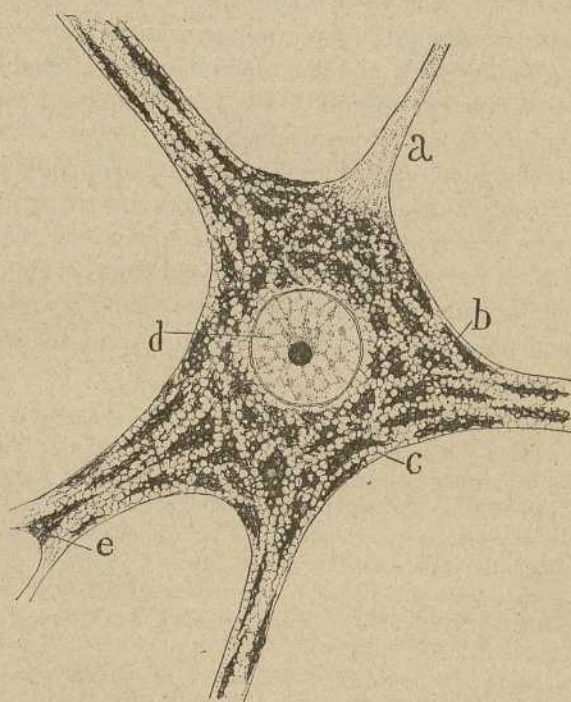


Fig. 36. — Célula motriz de la médula espinal del conejo. Coloración por la tioni-na.—a, cilindro-eje; b, grumo cromático; d, núcleo; c, espongioplasma; e, grumo de bifurcación.

nidos por Held, nosotros creemos que ambos órganos contienen un espongioplasma incoloro, sin otra diferencia que la resultante de la forma del segmento protoplásmico de que forman parte. A masas protoplásmicas anchas corresponden también mallas amplias y sin orientación dominante; á cordones protoplásmicos estrechos, sean nerviosos ó dendríticos, corresponden también huecos angostos, orientados en la dirección general de las expansiones. La apariencia netamente fibrilar, señalada en el cono de origen por Reinke, Flemming, Dogiel, Lugaro y Marinesco, de-



pende á nuestro juicio de que, por causa de su delicadeza y cortedad, los filamentos transversales ú oblicuos del espongioplasma resultan casi invisibles. La presencia, además, de finas granulaciones pálidas, situadas entre los citados filamentos, dificultan todavía el análisis estructural del cono de origen del axon y explican la vaguedad y contradicciones de algunos de los autores que han tratado este punto (1).

**Grupos cromáticos.**— Cuando las células nerviosas, previamente fijadas por el alcohol, el formol ó el sublimado, se colorean mediante una anilina básica (azul de metileno  $\beta$ , rojo magenta, tionina, etc.), el protoplasma aparece sembrado de unos granos más ó menos espesos, intensamente teñidos y reunidos entre sí por un armazón de trabéculas casi incoloras. Estas granulaciones, que han recibido diversos nombres (*gránulos* de Nissl, *concreciones cromófilas* de Benda, *husos cromáticos* de Simarro y Quervain, *estrias cromáticas* de Friedmann, *bloques y elementos cromáticos* de v. Gehuchten, etc.), fueron ya señaladas en las células de los ganglios por Arndt (2) en 1874, por Key y Retzius (3) en 1876, y por Flemming (4) en 1882; pero es necesario confesar que sólo desde los trabajos de Nissl (5) se conocen con precisión dichos grupos cromófilos, gracias al sencillo cuanto perfecto método imaginado por este sabio para ponerlos en evidencia, y con el cual los reveló en casi todos los corpús-

(1) Por ejemplo, Lenhossék, que en su primer trabajo abogaba por una textura esponjosa delicadísima del cono de origen (*Der feinere Bau der Nervensystems*, 1896), se inclina hoy, basándose en sus estudios de los ganglios raquídeos, por una trama fibrilar. Las fibrillas formarían al nivel del cono de origen una especie de espiral, cuyo centro estaría representado por el comienzo del axon (*Ueber den Bau der Spinalganglienzellen des Menschen. Arch. f. Psychiatr.* Bd. 29. 1897, y *Ueber Nervenzellenstructuren. Verhandl. der anatom. Gesellschaft zu Berlin*, 1896).

(2) Arndt: Untersuchungen über Ganglienzellen des Nervus sympathicus. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. X, 1874.

(3) A. Key u. G. Retzius: Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm., 1876, II Hälfte.

(4) Flemming: Vom Bau des Spinalganglienzellen. *Beitr. zur Anat. und Embryol. (als Festgabe f. J. Henle von seinen Schülern.)*, 1882.

(5) Nissl ha dado á conocer su método de estudio y sus notables observaciones en multitud de trabajos, de los cuales mencionaremos aquí los siguientes:

Ueber die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde. *Tagebl. d. Naturforschervers. zu Strassburg.*, 1884.

— Ueber den Zusammenhang von Zellstruktur und Zellfunktion. *Tagebl. d. Naturforschervers. zu Köln.*, 1889.

— Die Kerne des Thalamus beim Kaninchen. *Tagebl. d. Naturforschervers. zu Heidelberg*, 1890.

— Mittheilungen zur Anatomie der Nervenzelle. *Allgem. Zeitschrift f. Psychiatrie.* Bd. 50, 1894.

— Ueber eine neue Untersuchungsmethode des Centralorgane speziell zur Feststellung der Localisation der Nervenzellen. *Centralbl. f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie.* Bd. XVII, 1894.

culos nerviosos. Las observaciones de Benda (1), H. Virchow (2), Simarro (3), Friedmann (4), A. Sarbó (5), Querbain (6), Schaffer (7), Rossin (8), Hammarberg (9), Vas (10), Lambert (11), Man (12), Lugaro (13), Lenhossék (14), nosotros (15), Marinesco (16), Van Gehuchten (17),

(1) *Benda*: Ueber eine neue Färbenmethode des Centralnervensystem und Theoretischen über Hamatoxylinfärbungen. *Verhandl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin*. Sitz. 8 Mai 1886. — Véase también: *Neurol. Centralbl.*, 1895.

(2) *H. Virchow*: Ueber grosse Granula in Nervenzellen des Kaninchenrückenmarkes. *Centralbl. f. Nervenheilkunde Jahrg.*, XI. 1888.

(3) *Simarro*, citado por A. Perales en su tesis: Investigaciones sobre la estructura de las células nerviosas. Mayo. 1890.

(4) *Friedmann*: Studien zur pathologische Anatomie der akuten Encephalitis. *Arch. f. Psych.* Bd. XXI, 1891.

— Ueber die degenerativen Veränderungen der Ganglienzellen bei akuter Meningitis. *Neurologische Centralblatt*, 1891.

(5) *A. Sarbó*: Ueber die normale Struktur der Ganglienzellen des Kaninchenrückenmarkes und über deren pathologische Veränderungen bei Vergiftung mit Phosphor und Morphinum. *Ungar. Arch. f. Med.*, 1892.

(6) *Querbain*: Ueber die Veränderungen des Centralnervensystems bei experimenteller Cachexia thyreopriva der Thiere. *Virchow's Archiv.* Bd. 133-1893.

(7) *Schaffer*: Kurze Anmerkung über die morphologische Differenz des Achsen-cylinder im Verhältnis zu der protoplasmatischen Fortsätzen bei Nissl's Färbung. *Neurol. Centralbl. Jahrg.* XII, 1893.

Véase también: Beitrag zur Histologie der Ammonshornformation. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. XXIX, 1892.

(8) *Rossin*: Ueber eine neue Färbungsmethode des gesammten Nervensystems. *Neurol. Centralbl.*, 1893.

(9) *C. Hammarberg*: Studien über Klinik und pathologie der Idiocie &c. Upsala, 1895 (la edición sueca es de 1893).

(10) *Vas*: Studien über d. Bau. d. Chromatins in der sympathischen Ganglienzelle. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. 40, 1892.

(11) *Lambert*: Note sur les modifications produites par l'excitation électrique dans les cellules nerveuses des ganglions sympathiques. *Comp. rend. Acad. des Séances de la Société de Biologie*, 1893, núm. 31.

(12) *Man*: Histological changes induced in sympathetic, motor, and sensory nerve cells by functional activity. (Read before the scientific microscopical society, 13 Mai, 1894).

(13) *Lugaro*: Sulle Modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali. Palermo, Maggio 1893. — Sull valore rispettivo della parte cromatica. *Rivista di Patologia nervosa e mentale*, 1896.

(14) *Lenhossék*: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, 1895.

(15) *Cajal*: Estructura del protoplasma nervioso. *Rev. trim. micr.*, 1896.

(16) *Marinesco*: Pathologie générale de la cellule nerveuse. *La Presse Médicale*. Janvier 1897.

— Nouvelles recherches sur la structure fine de la cellule nerveuse. *La Presse Médicale*, Juin 1897.

(17) *v. Gehuchten*: Véase su Anatomie du système nerveux, 2.<sup>e</sup> ed., 1897, y su Monografía presentada al Congreso de Moscú: L'Anatomie fine de la cellule nerveuse. Louvain, 1897.

Held (1) y otros, han ampliado los importantes hallazgos de Nissl, y han permitido establecer la naturaleza y estructura, así como las curiosas alteraciones ofrecidas por dichos grumos en diversos estados funcionales y en distintos procesos patológicos.

El diámetro de los granos cromáticos es muy variable, oscilando desde 0'1  $\mu$  hasta 2 y más  $\mu$ ; su longitud puede ser muchísimo mayor (hasta 10  $\mu$ ). Para evitar confusiones, designaremos á los robustos y medianos acúmulos cromáticos, *grumos* ó *husos* (según la forma) y *gránulos* á los más finos y apenas perceptibles.

No todas las neuronas encierran granos y grumos cromófilos; como ya demostró Nissl, ciertos corpúsculos diminutos, v. gr., los granos del cerebelo, las células bipolares de la retina y muchos elementos de pequeño volumen de la substancia de Rolando de la médula, etc., poseen un protoplasma poco ó nada coloreable por las anilinas básicas; de donde se infiere que dicha materia cromófila no es condición privativa de la actividad nerviosa, aserción que se robustece todavía recordando que el protoplasma de muchos corpúsculos de extirpe mesodérmica encierra también masas de granulaciones basiófilas, perfectamente colorables por el método de Nissl. Citemos, entre otros casos, las células conectivas plasmáticas de Unna (nuestros *corpúsculos conectivos cianófilos*), cuyo protoplasma ostenta en su periferia gran cantidad de material cianófilo finamente granuloso (2); las mieloplasias que, según C. Calleja (3), encierran también gruesos grumos basiófilos; ciertos elementos neuróglícos robustos del cerebelo dotados de acúmulos cromáticos marginales, etc.

La forma y dimensiones de los grumos varían en las diversas neuronas, y estas modificaciones, ajenas por completo á la naturaleza fisiológica del corpúsculo, parecen depender de la estructura del espongioplasma y del número y dirección de las expansiones dendríticas (Lenhossék, Lugaro, Cajal, Marinesco, van Gehuchten Levi, etc.). En general, cabe afirmar que los grumos más voluminosos y largos, habitan en células gigantes provistas de numerosos apéndices dendríticos. En ausencia de éstos, los grumos son menudos, cortos y carecen de orientación bien marcada. Los tipos celulares mejor individualizados bajo el aspecto de su contenido cromático, son: el *sticocromo* ó de gruesos y separados grumos; el *arkhocromo* ó de finos grumos dispuestos en forma de red; el *griocromo* constituido de granos cromáticos sueltos y sin orientación bien marcada; y finalmente el formado por grumos periféricos situados debajo de la membrana. Tales tipos diferenciados y bautizados por

(1) H. Held: Beitrage zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. *Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abh.*, 1895 y 1897.

(2) Cajal: El estroma de las neoplasias. *Rev. trim. micr.* Año I, 1896.

(3) C. Calleja: Distribución y significación de las células cebadas de Ehrlich. *Rev. trim. micr.* Año I, 1896.

Nissl, no son formas separadas é irreductibles; entre ellas véense transiciones.

1.º *Tipo de gruesos grumos.* — Entran en esta categoría todas las células voluminosas, por ejemplo: las células motrices de la médula, bulbo y protuberancia, los corpúsculos del núcleo de Deiters, las gruesas y medianas pirámides cerebrales, las células de Golgi del cerebelo, etc.

Supongamos una célula motriz como la que reproducimos en la fig. 36, que fue coloreada por la tionina y observada con el objetivo 1'60. En ella vemos dispuesta la materia cromófila: 1.º, en granitos finos yacientes á lo largo de ciertas trabéculas del espongioplasma ó en las nudosidades de éste; y 2.º, en bloques voluminosos, de un tamaño oscilante entre 1 y 4  $\mu$ , y de forma sumamente irregular.

Estos bloques, gruesos y poliédricos cerca del núcleo, se alargan, como han descrito los autores, en la periferia celular, y sobre todo en el espesor de las expansiones protoplásmicas, en las cuales toman la forma de husos prolongados. Nada más fácil que observar al nivel de las bifurcaciones de dichas expansiones los grumos triangulares, llamados por Nissl *conos de bifurcación*. También se advierte á menudo, como ha hecho no-

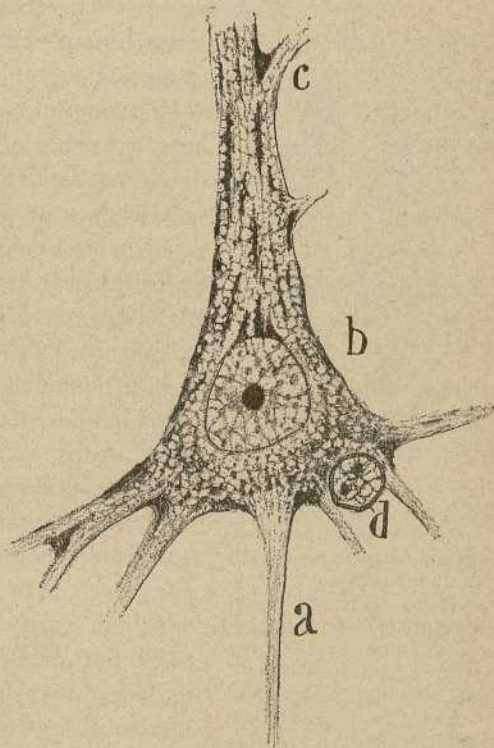


Fig. 37. — Célula piramidal gigante del cerebro humano. Fijación en alcohol. Coloración en azul de metilo y eritrosina. — *a*, axon; *b*, grumos superficiales; *c*, grumo de ramificación; *d*, núcleo de neuroglia.

tar Lenhossék, que algunos grumos cromáticos de las expansiones protoplásmicas forman eminencia en el contorno de éstas, engendrando probablemente los espesamientos revelados por el método de Golgi. Del lado del arranque del cilindro-eje, el protoplasma carece de grumos cromáticos, formando una masa pálida continuada con la prolongación nerviosa, disposición demostrada independientemente, y con métodos diversos, por Simarro y Schaffer (figs. 36 *a* y 37 *a*).

La orientación de los grumos alargados es más ó menos paralela al contorno celular. Si en vez de practicar el examen en corpúsculos motores, lo hacemos en elementos de menor talla, como son las células comisurales ó las de los cordones, dichos grumos aparecen dispuestos según la dirección misma de las expansiones protoplásmicas emergentes: así cuando la célula es fusiforme, los husos cromáticos presentan todos una dirección longitudinal y paralela; mas si el corpúsculo afecta figura multipolar, los husos constituyen sistemas diversamente polarizados. Esto

depende de que, como luego veremos, los trayectos vacuolares, situados entre los grumos, se continúan según líneas rectas, desde una expansión protoplásmica al axon.

El grumo cromático no es homogéneo: sus contornos se muestran festoneados y erizados de espinas que dan inserción á trabéculas acromáticas, y en su espesor exhibe, como ya notaron Nissl y Lenhossék, vacuolas de forma casi perfectamente esférica y de dimensión variable. El número de estas vacuolas depende de la magnitud del grumo: en los más grandes (fig. 38) pueden existir seis y ocho de ellas. Considerando atentamente con el objetivo 1'60 Zeiss, la disposición de semejantes cavidades, se adquiere la convicción de que el grumo cromático no es una red sencilla, sino una especie de esponja, por lo menos en algunos parajes, porque en todo huso algo espeso, al lado de vacuolas claras completamente incoloras, se advierten otras mucho menos distintas y veladas por el matiz general del conglomerado cromático. Estas vacuolas, relativamente obscuras, son, á nuestro juicio, huecos labrados en el

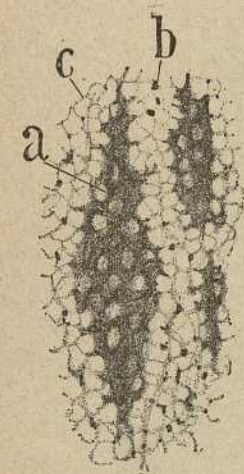


Fig. 38.—Grupos cromáticos y espongoplasma de un corpúsculo motor de la médula del conejo. Método de Nissl. Objetivo apocr. 1'60 Zeiss.—*a*, vacuola de los grumos; *b*, grano cromático del espongoplasma; *c*, trabéculas pálidas de este.

mismo espesor del grumo: su relativa obscuridad depende de que entre ellas y el ojo del observador existe una capa más ó menos gruesa de substancia cromática.

En suma: cada grumo cromático grueso, lejos de ser macizo, consta en realidad de dos partes: una red ó quizá un sistema de alvéolos formados de materia acromática continuada con los trabéculos del espongoplasma general; y una substancia granulosa basiófila, la cual se ha depositado en forma de costra en derredor de aquéllos. Si el depósito cromático es excesivo, la disposición alveolar originaria desaparece y el grumo ó parte de él parece maciza; pero por lo común, la referida materia no hace sino espesar los trabéculos del espongoplasma y angostar

sus cavidades. Añadamos todavía que de los bordes del grumo cromático parten cuatro, seis ó más expansiones angulosas, en cuyos vértices se insertan los trabéculos del espongioplasma general. Por lo demás, la estructura esponjosa de los grumos y sus relaciones con el retículo han sido confirmados por v. Gehuchten y Marinesco.

Hemos dicho ya que la materia cromática posee aspecto granuloso. Es muy posible, conforme aseguran Benda (1), Juliusburger (2), Lenhossek (3), Flemming (4), etc., que la referida substancia conste de granitos basiófilos independientes, mantenidos en masa coherente mediante una substancia protéica homogénea é incoloreable.

¿Cuál es la consistencia del grumo cromático? ¿Representa una materia fija, semisólida, localizada en los mismos parajes en donde la revelan las preparaciones de Nissl, ó por el contrario se trata, como quiere Held, de una substancia líquida uniformemente esparcida por el soma y capaz de precipitarse en grumos por la acción de los reactivos? Que la substancia basiófila es blanda, lo persuade un fenómeno fácilmente observable en muchas células fijadas por el alcohol absoluto, en las cuales las corrientes de difusión, nacidas de la penetración del reactivo, han producido una dislocación y concentración de dicha materia en el polo profundo del protoplasma (fig. 35 *c*). Este fenómeno, al cual hemos aludido ya al hablar de la membrana celular, no implica, sin embargo, la liquidez del material basiófilo; dichas dislocaciones se conciben igualmente bien suponiendo en aquél una consistencia viscosa y cierta independencia del espongioplasma que le sirve de soporte. Además, la figura especial de los husos en las expansiones protoplásmicas, y la posición de los grumos en aquellos parajes por donde no pasan directamente las ondas, son hechos que abogan por la preexistencia de los grumos.

*Células de cromatina reticulada.* — En rigor, no existe célula cuyo espongioplasma entero se halle incrustado de cromatina; pero se ven algunos corpúsculos cuyos grumos cromáticos finos é irregulares, no sólo residen en las nudosidades del espongioplasma, sino que en parte se extiende á lo largo de los trabéculos de éste, sin adoptar una orientación marcada. Entre estas células y las del tipo de gruesos é individualizados grumos, existen todas las transiciones.

Un buen ejemplo de cromatina reticulada nos presentan las células del núcleo ventral del acústico. En tales corpúsculos, el espongioplasma engendra una red tupida, y en los trabéculos de ésta se observan finísimos

(1) *Benda*: Ueber die Bedeutung der durch basische Anilinfarben darstellbaren Nervenzellstrukturen. *Neurol. Centralbl.*, 1895.

(2) *Juliusburger*: Bemerkungen zur Pathologie der Ganglienzelle. *Neurol. Centralbl.*, 1896.

(3) *Loc. citat.*

(4) *Loc. citat.*

granitos cromáticos, casi uniformemente esparcidos; no obstante, al nivel de las nudosidades, los granos se reúnen en mayor número, formando un grumo más ó menos voluminoso.

También las células de Purkinje del cerebelo, pertenecen al tipo reticulado; en ellas se inicia ya la formación de grumos gruesos, pues se halla á menudo encima del núcleo, y mirando á la gruesa expansión protoplásmica, una masa semilunar ó triangular de materia cromática (capuchón nuclear). En el hombre, no es raro ver también algunos grumos voluminosos, fusiformes ó irregulares, situados en la periferia del soma ó en

el espesor del tallo ascendente. El corpúsculo de Purkinje representa, pues, una transición entre el tipo de cromatina reticulada y el de gruesos grumos.

*Células grioceromas.* — El prototipo de esta variedad hallámoslo en los corpúsculos ganglionares raquídeos. En ellos, la materia cromática es muy escasa, hallándose dispuesta en granitos ó grumos pequeños, irregulares, angulosos, diseminados sin orden por todo el protoplasma. El tamaño y número de estos grumos, varía en las diversas células de un ganglio y hasta en las distintas especies animales. Así, según Lenhossék, mientras en las células ganglionares del perro y gato se ven gruesos bloques cromáticos, á menudo dispuestos en capas concéntricas, en

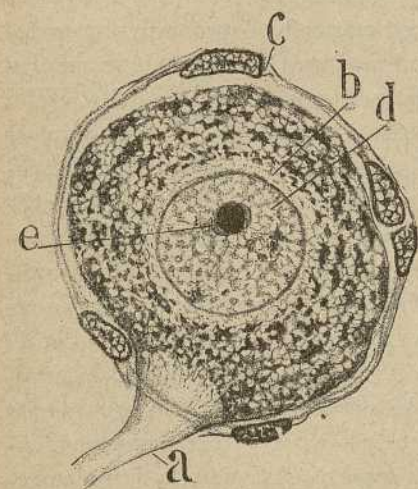


Fig. 39.—Célula monopolar de un ganglio raquídeo del conejo. Fijación en sublimado. Coloración por Nissl. — *a*, axon ó expansión principal; *b*, zona peri-nuclear pobre en grumos; *d*, red de linina del núcleo; *c*, cápsula; *e*, grumos peri-nucleolares formados por cromatina básica (grumos de Levi). El protoplasma se ve sembrado de grumos cromáticos irregulares.

las del buey los grumos son diminutos y se hallan dispersos, sin orientación marcada por todo el soma. Este mismo autor, en un trabajo reciente, tocante á las células de los ganglios espinales del hombre, señala la existencia de una zona periférica de protoplasma, exenta de granitos cromáticos. En el conejo, esta pobreza cromática se aprecia también en torno del núcleo (fig. 39 *b*). Como en las células motrices, el cono de origen del axon carece de grumos cromáticos, exhibiendo un aspecto más ó menos fibrilar. La zona cromática del soma yace separada de la cromática de dicho cono por una frontera en forma de foseta.

Por lo que toca á la parte acromática, los dictámenes de los sabios distan mucho de poder armonizarse. De ellos hablaremos por la menuda al

tratar de dichos ganglios en la sección especial de este libro. De todos modos, nuestras observaciones con el método de Nissl, recaídas en los ganglios del gato y conejo, nos permiten afirmar que la materia acromática no consta de fibrillas sueltas, como creen Flemming, Dogiel y Levi (1), sino de un verdadero espongionplasma de mallas poligonales, cuyos trabéculos granulados, flexuosos y más ó menos anchos, juntan entre sí los pequeños bloques cromáticos, y se concentran y regularizan en el origen del axon, donde el predominio de los hilos longitudinales presta á la expansión funcional aspecto más ó menos vagamente fibrilar. La estructura reticulada de la materia acromática, ha sido también observada por Lugaro, Marinesco y van Gehuchten. El mismo Lenhossék, tras alguna vacilación, se inclina recientemente á considerar dicha materia como *granulo-esponjosa* (2).

*Células con grumos periféricos.* — Cuando la cantidad de protoplasma es muy escasa, como sucede con los elementos de la porción interna del ganglio de la habénula, en los corpúsculos de la capa molecular del cerebro, en muchas células de la substancia de Rolando, etc., los grumos cromáticos, ó son pequeños y yacen por debajo de la membrana, reservando casi todo el espacio que media entre ésta y el núcleo para el paso de las corrientes, ó son relativamente gruesos, triangulares ó semilunares, residiendo en torno del núcleo, y constituyendo espolón enfrente del arranque de la principal expansión protoplásmica (células de la substancia de Rolando).

*Espacios vacuolares.* — Toda célula fijada por el alcohol, sublimado ó bicromatos, y reducida á cortes finísimos, muestra además de los grumos y espongionplasma, unas vacuolas ó espacios poligonales más ó menos lineales, exentos de materias coaguladas y ocupados por el vehículo que ha servido para conservar el preparado. Si tales espacios preexisten, deben hallarse llenos de un líquido rico en albuminoides, los cuales, con toda probabilidad, al sufrir su coagulación, se han depositado en torno de los trabéculos del espongionplasma, espesándolos é irregularizándolos. Por lo cual, juzgamos muy posible que durante la vida sea mucho más delicado el armazón protoplásmico, de lo que nos revelan los preparados de Nissl.

Entre las sustancias disueltas en el jugo celular, merece mencionarse ese principio especial, que en las células vivas ó casi vivas atrae fuertemente el azul de metileno (método de Ehrlich). Dicha substancia posee consistencia líquida, y en cuanto ocurre la muerte de las células, se concentra en gotas ó varicosidades, al nivel de las dendritas, cuya mem-

(1) *Levi*: Contributo alla fisiologia della cellula nervosa. *Rivista di patologia nervosa e mentales*, 1896.

(2) *Lenhossék*: Ueber den Bau der Spinalganglienzellen des Menschen. *Arch. f. Psych.* Bd. 29. 1897.



brana distiende frecuentemente sin romperla. Sin embargo, al nivel de las dendritas de células cerebrales, la ruptura acaece con relativa frecuencia, y la substancia cianófila infiltra las inmediaciones del apéndice protoplásmico, engendrando manchas azules más ó menos redondeadas (*cromatorragia*).

La cantidad de materia cianófila, varía mucho en las diversas células, y en los distintos parajes de sus expansiones. Las más ricas en dicho principio, suelen ser precisamente las más pobres en grumos cromáticos (hay excepciones); por lo cual, de todos los elementos de los centros, ningunos se tiñen más difícilmente con el método de Ehrlich, que las células

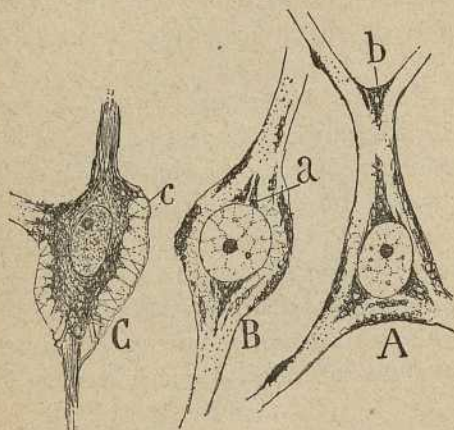


Fig. 40.—Células de mediano volumen (funiculares) de la médula del perro recién nacido (método de Nissl).—A, célula triangular con grumos cromáticos vueltos hacia las expansiones; B, célula fusiforme con dos capuchones nucleares; C, célula retraída con vacuolas periféricas.

nerviosas, en presencia de los venenos y productos microbianos.

En las células de protoplasma cromático reticulado (células *arkyocromas* de Nissl), en el cual no existen grumos voluminosos, el hueco de las mallas no presenta orientación bien precisa; pero en los elementos provistos de husos ó triángulos cromáticos, por ejemplo, en los elementos del asta anterior de la medula, los huecos ó mallas de la red forman trayectos rectilíneos que se dirigen de unas á otras expansiones, convergiendo en el cono de origen del cilindro-eje. Cuando el protoplasma es escaso, casi todos los grumos yacen periféricamente, á menudo por debajo de la membrana, reservando un espacio perinuclear, por donde se establece la comunicación de los huecos ó trayectos intergrumosos de las expansiones celulares. El núcleo, empero, puede estar rodeado de alguna masa

(1) Nissl: Die Hypothèse des spezifischen Nervenzellenfunktion. *Allg. Zeitschr. f. Psychiatr.* Bd. 54, 1897.

motrices, los corpúsculos de Purkinje y las pirámides cerebrales. Esta diversidad de apetencias por el azul de metileno, prueba que los corpúsculos nerviosos no poseen exactamente la misma composición química, siendo muy probable, como asegura Nissl (1), que dentro del oficio general de la transmisión nerviosa, cada tipo ganglionar ofrezca alguna variante funcional actualmente indeterminable.

En favor de este dictamen, habla sobre todo el hecho de la distinta sensibilidad ofrecida por las células

cromática (capuchón cromático de Nissl); pero esto sucede solamente en el lado nuclear que mira al arranque de alguna prolongación protoplásmica, es decir, en aquellos parajes en que dichos acúmulos cromáticos no pueden estorbar la continuación rectilínea de los trayectos pálidos desde unas á otras expansiones. Jamás hallaremos un grumo que por su posición transversal corte el diámetro de una dendrita ó que intercepte el camino establecido entre las expansiones protoplásmicas y el axon (figura 40).

Semejante disposición, hallada también independientemente de nosotros por Lugaro, tiene alguna importancia, pues parece darnos á entender que los referidos trayectos claros representan el cauce ó camino preferente de la onda nerviosa á través del cuerpo celular. La referida orientación de los trayectos vacuolares prueba, además, que en la célula viva existe positivamente un armazón fibrilar ó reticulado, porque en el supuesto de que el espongioplasma ó las fibrillas se generasen por un fenómeno de coagulación *post mortem*, resultaría incomprensible el orden y dirección guardados por los acúmulos cromáticos.

Para dar á entender gráficamente cómo los grumos cromáticos ocupan los lugares de la célula donde menos pueden estorbar la conducción, hemos reproducido en la figura 41 el esquema dinámico de un corpúsculo piramidal. Dicho esquema, donde los trayectos ó cauces de conducción se han dibujado reuniendo mediante líneas todas las dendritas del axon, da cuenta de varios hechos de estructura señalados por los autores. Teniendo necesidad de modelarse la materia cromática en los intervalos de dichas vías intracelulares, se comprende que los grumos afecten gran espesor donde los huecos son considerables (capuchón nuclear, grumos triangulares de bifurcación), y sean finos y prolongados donde los vacíos son angostos y lineales. De esta suerte se explica, tanto la figura en huso de los grumos

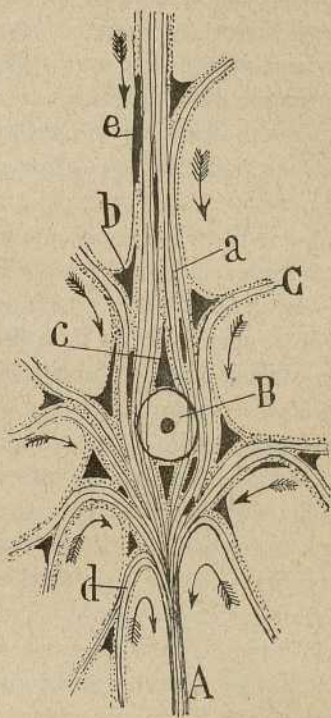


Fig. 41.—Esquema de la marcha de las corrientes en el cuerpo de una pirámide cerebral. — A, cilindro-eje; B, núcleo; a, cauces de la corriente nerviosa; b, grumos cromáticos de ramificación; c, grumo ó capuchón nuclear; d, marcha recurrente de la conducción en la expansión cercana al axon; e, grumo longitudinal.

del tallo radial y de algunas expansiones protoplásmicas compuestas de varios cauces, como la delicadeza de aquéllos cerca del arranque del cilindro-eje, y su ausencia en el cono de origen de éste. Hasta la presencia misma del cono de emergencia del axon aparece plenamente justificada en el mencionado esquema, pues forzosamente las corrientes que convergen en el cilindro-eje, y particularmente las procedentes de dendritas inferiores, habrían de engendrar una forma cónica ó de embudo al concentrarse en el axon, para seguir en éste una marcha paralela. Igualmente se demuestra que el diámetro de los conductores intrasomáticos sufre al llegar al axon una reducción notable, que acaso se relacione con algún cambio en la velocidad de la corriente.

**Granos fuchinófilos.** — Hace ya tiempo que Altmann (1), sirviéndose de un método especial de coloración, mostró en el protoplasma de muchas células, incluso las nerviosas, unos finos granitos esféricos, ora sueltos, ora reunidos en series, y especialmente coloreables por la fuchina ácida (fijación en una mezcla osmiobicrómica, inclusión en parafina, cortes de una milésima, coloración en la fuchina ácida y decoloración en una solución hidro-alcohólica de ácido pícrico). Tales granitos, que Altmann calificó de *bioblastos* y consideró cómo las unidades vivientes del organismo, habitarían según dicho sabio en todos los protoplasmas. Ellas formarían en las neuronas el elemento activo y conductor, quedando reservada á la materia intergranular el papel de ganga amorfa primitiva.

Los bioblastos de Altmann constituyen un hecho positivo, confirmado por diversos autores y particularmente por L. y R. Zoja (2), que los han observado en casi todos los tejidos y en diversas especies animales; pero la teoría biológica fundada por Altmann sobre el citado hecho, es harto atrevida y ha sido con razón desechada por los sabios. Acaso en esta reacción contra las lucubraciones de Altmann se ha ido demasiado lejos, envolviendo en el descrédito de la doctrina la de los hechos mismos en que se funda. No cabe duda de que al escepticismo reinante en este punto contribuyeron no poco las críticas de Fischer (3), quien apoyándose en experimentos de coagulación *in vitro* de diversos albuminoides, sacó la conclusión de que los bioblastos de Altmann no son otra cosa que precipitados granulosos de peptona provocados por la acción de los fijadores ácidos. Pero es lo cierto que, en diversos tejidos, los citados granitos tienen existencia real, habiéndoseles podido observar en estado fresco y previa coloración por diversos métodos, como para las granulaciones fuchinófilas de las células glandulares han demostrado, entre otros autores, Nico-

(1) Altmann: Die Elementarorganismen. Leipzig, 1890.

(2) R. Zoja: Intorno ai plastiduli fuchinofili (bioblasto de Altmann). *Memorie del Real Istituto Lombardo*. Fasc. 3, 1891.

(3) Fischer: Zur Kritik der Granularmethoden. *Anat. Anzeiger*. Bd. IX, 1894 y 1895.

lás (1) y E. Müller (2); y por lo que se refiere á los granos fuchinófilos, del protoplasma nervioso, recientemente Held (3) ha conseguido ponerlos de manifiesto, no sólo por el método clásico de Altmann, sino por un procedimiento especial, que viene á ser una combinación de dos coloraciones: una básica, encomendada al azul de metileno, y la otra ácida debida á la eritrosina.

Según Held, cuyas ideas en este punto podemos confirmar plenamente, la materia acromática de las células de Purkinje, corpúsculos motores, cerebrales, etc., muestra, de trecho en trecho, unas esférulas finísimas (*neurosomas* de Held), residentes, ya dentro de las mallas, ya en el espesor de los trabéculos del espongioplasma. Tales microsomas, colorables en violado por el método de Held, aparecen tanto en las dendritas como en el axon y soma, en los cuales formarían á menudo series paralelas. De todos los factores morfológicos de la neurona, las arborizaciones nerviosas terminales serían las más recargadas de neurosomas; así, en la ramificación terminal de las fibras trepadoras del cerebelo los granitos fuchinófilos estarían casi en íntimo contacto.

No participa Held, empero, de la opinión de Altmann tocante á la virtud conductriz de los neurosomas; estima, y nosotros estamos de acuerdo con él, que los bioblastos son meras inclusiones del protoplasma, en el cual desempeñan actividades secundarias, actualmente indescifrables.

Según Levi (4), quien valiéndose de un método especial algo distinto del de Altmann ha confirmado también la existencia de los bioblastos (fijación en el líquido de Hermann, coloración con la fuchina ácida, decoloración con alcohol y teñido complementario con verde de metileno), las granulaciones fuchinófilas serían productos del recambio nutritivo de las células nerviosas. En los ganglios raquídeos, donde particularmente han recaído las observaciones de este autor, dichos granos, escasos y esféricos en estado de reposo, ganarían en diámetro y se harían más numerosos y largos en el estado de actividad, es decir, durante las dos primeras horas de excitación eléctrica de los nervios sensitivos. Semejante incremento de los granos fuchinófilos sería mera consecuencia del acrecentamiento del metabolismo celular.

**Pigmento.**—Muchas células nerviosas grandes, singularmente las ganglionares raquídeas, las simpáticas, las motrices, las pirámides gigantes del cerebro, etc., poseen en un lado del soma un acúmulo de esférulas, de

(1) Nicolás: Contribution à l'étude des cellules glandulaires. *Arch. de Physiologie norm. et pathol.* París, 1892.

(2) E. Müller: Drusenstudien. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1896.

(3) Held: Beitrag zur Struktur der Nervenzellen, &c. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.*, 1895 y 1897.

(4) Levi: Contributo alla fisiologia della celula nervosa. *Riv. di patol. nervosa e mentale.* Vol. I. fasc. 5, 1896.

un color amarillento ó moreno verdoso, constituídas según se cree, aunque á mi ver sin pruebas decisivas, por la melanina. No es raro ver, en vez de uno, dos acúmulos melánicos colocados en puntos opuestos de la célula (figura 42).

Otros corpúsculos nerviosos poseen ciertos granos de color moreno obscuro y de aspecto francamente melánico. Esta clase de pigmento es menos común que el otro. Su residencia preferente parece ser el *locus ceruleus* y la *substantia nigra* de Soemmering.

Entre ambos pigmentos existen sin duda diferencias químicas: así, el claro ó amarillento se colora intensamente con el ácido ósmico. En los invertebrados (moluscos) lo hemos teñido nosotros también con el procedimiento de Heidenhain á la hematoxilina ferruginosa (método de teñido de los centrosomas). En cambio, el pigmento obscuro permanece insensible en presencia de los precipitados reactivos.

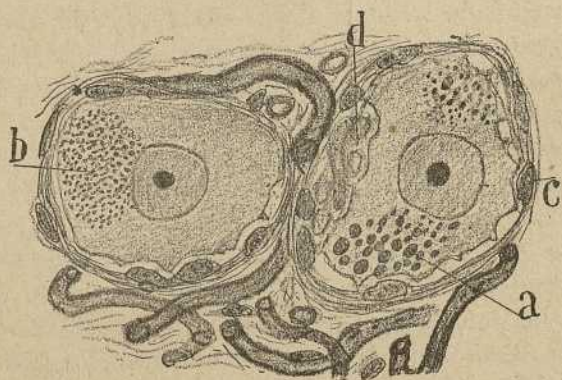


Fig. 42.—Dos células ganglionares de un ganglio raquídeo de un anciano. Coloración por el ácido ósmico.—*a*, granos pigmentarios gruesos; *b*, granos más finos; *d*, glómérulo de origen del axón.

Las inclusiones pigmentarias no representan un factor constante de las células nerviosas. Todas las células pequeñas y medianas del cerebro, cerebelo y médula, y hasta algunas de gran talla, como las de Purkinje y Golgi del cerebelo, la de los núcleos de Deiters del bulbo, etc., carecen de él. En los vertebrados inferiores dichas inclusiones figuran casi exclusivamente en los ganglios.

De la estructura de dichos gránulos, nada puede decirse; los mejores objetivos los presentan como masas redondeadas, de diámetro variable y perfectamente homogéneas. En los moluscos se comprueba que cada gránulo corresponde á una nudosidad del espongioplasma.

Tampoco cabe conjeturar la significación funcional de dichos granitos. Sin embargo, la circunstancia puesta en evidencia por Pilez, de que el pigmento amarillo crece con la edad, apareciendo algunos años después

del nacimiento (á los seis años en los ganglios espinales, á los ocho en la médula, á los veinte en el cerebro), da cuerpo á la sospecha de que se trata de algún producto de desasimilación que, por su fijeza, la neurona no podría eliminar.

**Centrosoma.** — Discurriendo *a priori*, parecía poco probable que las células nerviosas, incapaces de proliferar, encerraran un centrosoma, órgano que, según resulta de las investigaciones de los modernos citólogos, inicia el proceso mitótico por un acto de división. Pero habiendo Lenhossék aplicado con resultados positivos á las células ganglionares de la rana, el excelente método imaginado por Heidenhain (1) para la revelación de los centrosomas, cabe ya afirmar que dicho órgano no tiene significación exclusivamente generativa, puesto que se halla también, de modo permanente, en células cuya virtud reproductiva puede estimarse como definitivamente suspendida.

El centrosoma de las células ganglionares raquídeas de la rana, yace según Lenhossék (2), en el centro de la masa protoplásmica, excluido el núcleo, cuya posición es constantemente excéntrica. Consta dicho cuerpo de un grupito de finos granos sumamente próximos é intensamente coloreados por la hematoxilina de Heidenhain. En torno del centrosoma se ve una esfera pálida casi hialina, acaso correspondiente á la esfera atractiva de van Beneden; y finalmente, rodeando ambos órganos, centrosoma y esfera, el citoplasma dispone sus granos cromáticos en círculos concéntricos.

El centrosoma ha sido también hallado por Doehler (3) en las células simpáticas de la rana, y por Lewis (4) en los corpúsculos ganglionares gigantes de ciertos anélidos.

Las células del eje cefalo-raquídeo carecen de centrosoma; si le tienen los métodos actuales, son insuficientes para revelarlo. Nuestros ensayos de coloración del centrosoma en la médula y cerebro de batracios, reptiles y mamíferos, han dado constantemente resultados negativos. Tampoco Lenhossék ha sido más afortunado en sus tentativas (5).

Puesto que la observación positiva de centrosomas en células nerviosas, se ha logrado hasta ahora exclusivamente en ganglios periféri-

(1) *M. Heidenhain*: Neue Untersuchungen über die Centalkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 43, 1894.

(2) *v. Lenhossék*: Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 46, H. II, 1896.

(3) *Doehler*: Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzellen des Frosches. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 46, H. IV, 1896.

(4) *Lewis*: Centrosome and Sphere in certain of the Nerve Cells of an Invertebrate, *Anat. Anz.*, núms. 12 y 13, 1896.

(5) *Lenhossék*: Ueber Nervenzellenstructuren. *Verhandl. der anatom. Gesellschaft, auf d. zehnten Versammlung in Berlin*, 19-22 April 1896.

cos, esto parece indicar que los elementos gangliónicos de invertebrados y de vertebrados inferiores, han conservado la capacidad regenerativa propia de casi todos los tejidos. Desgraciadamente, nadie que sepamos, ha ensayado en la rana, con la mira de dilucidar este punto — que tiene gran importancia teórica — experimentos encaminados á probar dicha virtud proliferatoria. Cierta que experimentos de esta clase, han sido ya practicados y con resultados negativos en lo tocante al poder regenerativo de las células gangliónicas, por Colella (1), Tirelli (2), Monti y Fieschi (3); pero las conclusiones de estos trabajos tienen poco valor para el esclarecimiento de la significación del centrosoma gangliónico, por referirse á mamíferos cuyas neuronas ganglionares sensitivas y simpáticas, carecen, al parecer, de dicho órgano reproductor.

### NÚCLEO

El núcleo es un órgano que no falta en ningún corpúsculo nervioso. Ordinariamente único, puede ser doble en algunas células, entre las cuales deben contarse muchas de los ganglios del gran simpático del conejo (Remak, Gaye y Ranvier), y las de igual clase del conejo de Indias (Schwalbe) del perro, gato (4) y hombre (Mayer).

La forma del núcleo es generalmente esférica; existen también núcleos ovoideos y hasta de sección triangular con los ángulos redondeados (algunas pirámides cerebrales). En tesis general, cabe afirmar que toda célula abundante en protoplasma, posee un núcleo esférico, mientras que en aquellos corpúsculos en donde dicha materia se dispone en delgada capa periférica, el núcleo, que sufre los efectos de la presión de los elementos inmediatos, adopta una figura más ó menos poliédrica con aristas redondeadas; tal ocurre, por ejemplo, en muchos granos del cerebelo y en ciertas bipolares retinianas.

El tamaño del núcleo es harto variable, aunque menos que el de la célula. Oscila desde 4 ó 5  $\mu$  (granos del cerebelo), hasta 14 y 16  $\mu$  (corpúsculos motores de la médula). El término medio es de 7 á 10  $\mu$ .

**Estructura del núcleo.** — La estructura del núcleo de las células nerviosas no discrepa substancialmente de la del núcleo de los elementos conjuntivos epiteliales ó musculares. Como el de éstos, posee una mem-

(1) *Colella*: Sulla degenerazione e sulla rigenerazione dei gangli del sistema nervoso simpatico. *Giorn. internaz. delle Scienze mediche*. Anno XIII, 1891.

(2) *Tirelli*: Dei processi riparativi nel ganglio intervertebrale. *Annal. di Frenatria e Scien. affini*, vol. V, 1895, y *Arch. ital. de Biologie*. Tom. 23, 1895.

(3) *Monti e Fieschi*: Sur la guerison der blesures des ganglions du sympathique. *Arch. ital. de Biol.* Tom. XXIV, fasc. III, 1895.

(4) Sin embargo, mis observaciones en el gato, efectuadas con el azul de metilo, prueban que sólo existe un núcleo por célula.

brana acromática, un jugo nuclear transparente, una red pálida constituida probablemente de linina, y uno ó más bloques centrales formados de una materia semejante á la cromatina de Flemming. Las desviaciones entre el núcleo nervioso y los comunes, conciernen á la forma y posición de la substancia cromática, la cual, á diferencia de la disposición reticulada bien conocida de los corpúsculos epiteliales, conectivos, etc., se concentra á menudo en un grano robusto central, exento de estructura (*nucleína nucleínica* de Carnoy y van Gehuchten).

La textura del núcleo puede apreciarse bien en las preparaciones de Nissl, en las cuales el núcleo ó nucleolos cromáticos se coloran intensamente, mientras que la red de linina aparece incolora. Todavía son más demostrativas las coloraciones por los métodos dobles (toluidina y eritrosina de Lenhossék, eritrosina y azul de metileno de Held, ó mezcla de Biondi diluida según aconseja Levi). En estas mixturas, la materia ácida (eritrosina, eosina, fuchina ácida, etc.), tiñe la red acromática, los granos incoloros de ésta y la membrana nuclear, mientras que la básica (azul de toluidina, tionina, azul de metileno, etc.), impregna los nucleolos, y á veces, y menos intensamente, ciertos grumos situados en los puntos nodales de la citada red (*edematina*).

**Cromatina.** — Estudiada por el método de Nissl, se muestra bajo varias formas, entre las cuales las siguientes nos parecen las más constantes y características (1).

*Cromatina reticulada.*— Los núcleos de los corpúsculos de pequeño tamaño, tales como los granos del cerebelo, las células bipolares de la retina, etc., recuerdan por completo el de las células epiteliales ó conjuntivas; pues exhiben la materia basiófila esparcida, bajo la forma de granos ya alargados ya redondeados, por las trabéculas y nudosidades de una red de linina de angostas mallas. Esta red, que abarca todo el núcleo, se concentra especialmente debajo de la membrana, donde á menudo da la impresión de una capa cromática. Casi siempre uno ó dos grumos cromáticos centrales son más voluminosos que los demás, y toman el aspecto de nucleolos.

La disposición de la cromatina de los granos, ofrece grandes variantes según los reactivos fijadores empleados. Así, utilizando al efecto el alcohol, que nosotros preferimos, dicha materia se presenta francamente reticulada; pero si se usa el sublimado, el líquido de Hermann, etc., la red cromática desaparece á menudo, concentrándose casi toda la substancia basiófila en grumo central, y quedando solamente restos de ella bajo la membrana. Tal es la disposición hallada por Levi (2) en los granos del cerebelo teñidos por la mezcla de Biondi. Semejantes variantes enseñan

(1) Los detalles principales de esta descripción están sacados de mi opúsculo: *Estructura del protoplasma nervioso. Rev. trim. microgr.* Año I, fasc. I, 1896.

(2) Levi: Su alcune particolarità di struttura del nucleo delle cellule nervose. *Rivista di patol. nervosa e mentale.* Vol. I, fasc. 4, 1896.



la prudencia con que debe procederse á considerar como normal una disposición cualquiera de la cromatina. En mi sentir, todos los reactivos fijadores son alterantes, y ninguno debe, por lo tanto, merecernos una fe absoluta; sin embargo, de nuestras observaciones realizadas con casi todos los fijadores, resulta que el alcohol absoluto es uno de los menos ofensivos, por lo menos en lo tocante á la textura nuclear. Para el análisis de la trama protoplásmica fiamos más del formol y el sublimado.

*Cromatina central dispuesta en gránulos, unos gruesos y otros finísimos.* — Tal es el tipo nuclear presentado por la inmensa mayoría de las células nerviosas de mediana talla, como son los granos de la *fascia dentata*, los elementos de los cordones y de la substancia de Rolando de la médula, las pequeñas pirámides del cerebro, etc.

La cavidad nuclear es recorrida por una red de linina sumamente delicada, cuyas trabéculas son en gran parte convergentes á los nucleolos. En el espesor de estos hilos pálidos ó en sus nudos, se advierten algunos finísimos granos cromáticos, sólo perceptibles con los más potentes apocromáticos, y dos, tres ó más nucleolos, es decir, acúmulos cromáticos

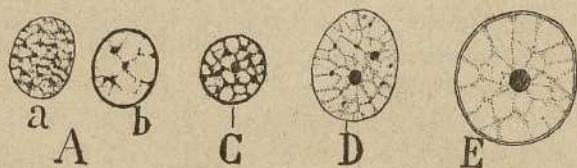


Fig. 43. — Diversos tipos de núcleos de células nerviosas del conejo. Coloración por la tionina. — A, núcleo de neuroglia, en el cual *a* representa el enfoque superficial y *b* el ecuatorial; C, núcleo de un grano del cerebelo; D, núcleo de una pirámide cerebral; E, núcleo de una célula motriz.

robustos, á menudo irregulares, sin orientación determinada, y uno de los cuales suele ser mucho mayor que los otros. Por debajo de la membrana no existe red ni granos de nucleína.

En los reptiles, batracios y peces, las células de este tipo nuclear, como por ejemplo, las pirámides del cerebro y los corpúsculos de los cordones de la médula, ostentan más abundancia de granos cromáticos finos, y presentan en algunos parajes una verdadera reticulación, que recuerda ya la arquitectura cromática de los granos.

*Cromatina concentrada en un sólo nucleolo homogéneo, esférico y más ó menos central.* — Tal es la disposición cromática en todas las células de gran talla, como son: los corpúsculos motores, los de los ganglios raquídeos, las células de Purkinje del cerebelo, las pirámides gigantes del cerebro, los elementos de Golgi del cerebelo, etc.

En todas estas células el jugo nuclear está recorrido por una red irregular de linina, en cuyos nudos no puede verse ningún grano cromático. El nucleolo, robusto y perfectamente esférico, puede en algunos casos ser doble, y cuando esto sucede, una de las esferas cromáticas alcanza

mayor tamaño. Esta duplicidad del nucleolo, visible sobre todo en los elementos gigantes menos voluminosos, establece una transición entre el tipo nuclear que estudiamos y el precedente. Notemos de pasada que el carácter mononucleado de los elementos gigantes se advierte también en los peces, batracios, reptiles y aves.

Todo lo coloreado intensamente en el núcleo por las anilinas básicas, usadas con el método de Nissl, ¿corresponde realmente á la cromatina de Flemming ó nucleína de otros autores? Tal es la cuestión planteada por Levi y Lenhossék, en vista de ciertas desviaciones de apetencias tintóreas notadas en el núcleo de las células gangliónicas.

Recordemos ante todo, que la opinión clásica sostenida por casi todos los histólogos, y singularmente por Flemmig, Carnoy, Kölliker, nosotros, v. Gehuchten, etc., consiste en suponer que la nucleína de la célula nerviosa está, en los gruesos elementos, exclusivamente representada por el nucleolo ó nucleolos, únicas partes intensamente coloreables por el carmín, hematoxilina y anilinas básicas.

Mas, recientemente, Levi (1), fundándose en los resultados obtenidos con la mezcla de Biondi, ha puesto aquel dictamen en tela de juicio. Según este sabio, la mezcla de Biondi diferencia la supuesta cromatina en dos substancias bien distintas por sus propiedades: una que atrae el verde de metileno y se dispone en dos ó más grumos semilunares que rodean parcialmente el nucleolo ó nucleolos, y otra muy afine de la fuchina ácida que estaría representada por los nucleolos, es decir, por esas masas esféricas intensamente coloreables por las anilinas básicas. La primera materia, de indudable basiofilia, sería, según Levi, la nucleína; mientras la acidofila tendría naturaleza distinta, asemejándose á los nucleolos acidófilos de las células ordinarias (*paranucleína*).

También Lenhossék (2), que ha estudiado cuidadosamente el nucleolo de los corpúsculos raquídeos del hombre, emite algunas dudas sobre la naturaleza química del nucleolo. «Vemos, por un lado, dice este autor, que el nucleolo se colora á la manera de la cromatina nuclear ordinaria por los colores básicos, á saber: la tionina, azul de toluidina, azul de metileno, etc.; pero, por otro, hay que reconocer que, si emplean dobles coloraciones, en las cuales el color ácido obre con gran energía (mezcla de Biondi), la *basiofilia* del nucleolo se convierte en *acidofilia*. Así, en la mezcla de Biondi, el nucleolo, en vez de fijar el verde de metileno como la nucleína de las células conectivas y neuróglícas, atrae la fuchina ácida. Las mezclas de dos colores, uno básico enérgico y otro ácido débil, por ejemplo, la mezcla de azul de metilo y eosina ó de azul y eritrosina, no son poderosas á arrebatár al nucleolo el tinte del color básico. En conclusión, el nucleolo de las neuronas grandes no corresponde exactamente á la cromatina ordinaria (basieromatina de M. Heidenhain), sino á un producto análogo, pero de basiofilia más débil. Los bloques cromáticos,

(1) Levi: Su alcuni particolarità di struttura del nucleo delle cellule nervose. *Riv. di patol. nervosa e mentale*. Vol. I, fasc. 4, 1896.

— Recherche citologíche comparate sulla cellula nervosa dei vertebrati. *Rivista di patol. nervosa e mentale*. Vol. II, fasc. 5-6, 1897.

(2) v. Lenhossék: Ueber den Bau des Spinalganglienzellen des Menschen. *Arch. f. Psychr.* Bd. 29, H. 2, 1897.

limpiamente basióficos de Levi, no existirían en el hombre; acaso sean privativos de los vertebrales inferiores».

Por nuestra parte, y después de pesar maduramente las razones alegadas por Levi y Lenhossék, y de comparar con las nuestras las observaciones de estos sabios, nos inclinamos á estimar el grueso nucleolo de los corpúsculos nerviosos como cromatina ordinaria, pero algo modificada en virtud de largo descanso mitótico á que se hallan sometidas las neuronas. Las razones militantes en pro de esta opinión, son:

1.<sup>a</sup> Las neuronas de la médula embrionaria no poseen más que una especie de cromatina tan ávida del verde de metileno (mezcla de Biondi), como del azul del método de Nissl. En la médula del embrión humano, por ejemplo, de cuatro semanas, sólo los corpúsculos motores poseen un grano cromático central; los demás exhiben un armazón cromático irregular, colorable en verde por dicha mezcla.

2.<sup>a</sup> En aquellas neuronas adultas que han conservado la disposición reticulada de la cromatina, falta el corpúsculo central acidófilo, como resulta de las mismas indagaciones de Levi (células de la capa molecular del cerebelo, granos de éste, granos internos de la retina, muchas células pequeñas de la médula espinal).

3.<sup>a</sup> La variación de colorabilidad correlativa de la centralización de la cromatina nuclear, no es un hecho privativo del sistema nervioso; hállese en otros tejidos, y particularmente en el cuerpo de Malpigio de la piel y en el de ciertos epitelomas y papilomas cutáneos. En el epidermis profundo de tales formaciones, se advierten todas las transiciones de concentración y colorabilidad de la cromatina observadas en el sistema nervioso, desde la disposición reticulada de la nucleína propia del estrato profundo ó germinal de la piel, hasta el bloque central y único de nucleína visible en los corpúsculos malpighianos medios y superficiales. En este caso no puede haber duda tocante al origen del grano cromático central, que resulta evidentemente de la coalescencia y fusión de todos los granitos basiófilos antes esparcidos por el retículo acromático. Para que la semejanza entre la concentración cromática de las neuronas y la de los corpúsculos epiteliales sea mayor, añadamos aún, que va también unida á una debilitación de la basiofilia, lo que puede demostrarse, ora con la mezcla de Biondi, ora con la mezcla bibásica (mezcla de fuchina básica y azul de metileno). Con la primera, los nucleolos de las células malpighianas superficiales dejan de atraer el verde, colorándose en tintas mixtas violáceas ó anaranjadas; con la segunda, se nota que dichos nucleolos son más afines del rojo que del azul (la fuchina, en la citada mezcla, se muestra menos básica que el azul de metileno).

4.<sup>a</sup> Se conocen muchos hechos de mutación, por edad, de la colorabilidad de las células y materias fundamentales. Citemos: las fibras elásticas, que siendo, de ordinario, indiferentes por las anilinas básicas, atraen en determinadas regiones de la piel la fuchina básica; y los haces conectivos que, de fuertemente acidófilos que son, se transforman en el dermis de los viejos y en el tejido conectivo de ciertos órganos, en enérgicamente basiófilos.

Estos hechos, descubiertos por Unna (1) y confirmados por nosotros (2),

(1) *Unna: Monatshefte f. praktische Dermatologie*, 1894.

(2) *Cajal: Estudios histológicos sobre los tumores epiteliales. Rev. trim, microgr. N. 2. Tom. I, 1896.*

enseñan que la mera senilidad de un producto, ú otras influencias de origen local y acaso puramente físicas, pueden cambiar notablemente la afinidad de los principios inmediatos por las anilinas, sin alterar substancialmente sus atributos físico-químicos.

En resumen : la cromatina de las células nerviosas adultas y de gran talla, adquiere, al compás de su concentración en bloque esférico, algunas modificaciones, que consisten en cierta limitada acidofilia, sin perder, empero, su apetencia básica. Una parte acaso del material cromático de dichos corpúsculos, quizá disuelto en el jugo nuclear, ha conservado sus propiedades primitivas, precipitándose en torno del bloque nucleico principal. En las células donde la concentración nucleica es poco acentuada ó falta por completo, ningún bloque cromático ofrece virtud acidófila. Esta opinión concilia, pues, todos los hechos recientemente descubiertos, y tiene la ventaja de armonizarlos también con los datos suministrados por la ontogenia y filogenia del núcleo nervioso.

De todo lo dicho resulta, que la disposición de la cromatina nuclear no depende de la especie funcional de las neuronas, puesto que la presentan idéntica los corpúsculos motores, los gangliónicos sensoriales y los de los corpúsculos de las vías de asociación ; antes parece relacionarse con el tamaño del núcleo y con el grado de diferenciación del protoplasma. Cuanto más rica es la célula en protoplasma, y por tanto, en acúmulos cromáticos, mayor concentración y simplificación experimenta la nucleína. Las formas nucleares caracterizadas por la presencia de cromatina reticulada, ya periférica, ya dispersa por todo el armazón de linina, corresponden siempre á elementos de escasa dimensión y de limitada diferenciación protoplásmica.

¿Qué significación otorgaremos al fenómeno de la centralización cromática? ¿Se relaciona con la intensidad funcional de las neuronas ó es un efecto de vejez sexual? Sin descartar en absoluto la primera opinión, nosotros hallamos más natural y justificada la segunda. Semejante unificación, que implica la destrucción del arreglo morfológico de la substancia hereditaria, incapacita probablemente á la neurona para la actividad reproductriz ; pero, por compensación de la pérdida de su actividad generadora, el núcleo ha mejorado quizá su cualidad de órgano nutritivo y la influencia trófica que ejerce tanto en el soma como en las expansiones (1). Una opinión semejante ha sido también recientemente expuesta por Levi (2).

**Red de linina.** — En todos los tipos nucleares descritos, hemos hecho mención de un armazón pálido compuesto de hilos más ó menos rectilí-

(1) *Cajal* : Estructura del protoplasma nervioso. *Rev. trim. micro.*, núm. 1. Marzo de 1896.

(2) *Levi* : Ricerche citologiche sulla cellula nervosa, &. *Riv. di patol. nerv. e mentale*, fasc. 5-6, 1897, p. 39

neos, á menudo convergentes al nucleolo ó nucleolos, y dispuestos en red de mallas irregulares. Este armazón, llamado de *linina*, no falta en ninguna neurona y aparece con toda evidencia coloreando los núcleos con las mezclas de anilina ácidas y básicas. La eosina y la eritrosina, por ejemplo, tiñen dicha trama de un tinte rojo más ó menos intenso.

En el espesor de los trabéculos de linina, yacen granulaciones irregulares, entre las cuales cabe por lo menos distinguir dos especies: 1.<sup>a</sup> Granos gruesos, esféricos ó poliédricos, yacentes en los núcleos de la red, refractarios á los colores básicos y algo afines de las anilinas ácidas y de la hematoxilina del método de Heindenhain — como demostramos nosotros en las neuronas de los invertebrados (1) y ha confirmado Lenhossék en los mamíferos —; y 2.<sup>a</sup>, granulaciones finísimas, pálidas, concentradas en acúmulos situados, ya en torno del nucleolo, ya en diversos puntos de la red de linina. Estas últimas granulaciones, incoloreables por las anilinas básicas y hematoxilina de Heindenhain, corresponden quizás á algún precipitado protéico, producido por los agentes fijadores; mientras las primeras, de diámetro bien perceptible, no son quizás otra cosa que los granos de *edematina* señalados por Reinke y Schloter (2) en muchos núcleos de tejidos ordinarios. También Lenhossék se inclina á esta interpretación.

**Jugo nuclear.**—Preséntase en los núcleos vivos como una masa perfectamente transparente y sin estructura. Los agentes coagulantes lo enturbian, prestando al contenido de las mallas de linina una apariencia finamente granulosa. Es posible que una buena parte de las granulaciones de la red de linina, no sean otra cosa que depósitos originados por coagulaciones del jugo nuclear.

**Membrana nuclear.**—Examinada en los núcleos voluminosos, se muestra perfectamente homogénea y con un doble contorno bien apreciable. En su cara interna se insertan los trabéculos de linina y en su externa se fijan los del espongioplasma protoplásmico. Los agentes colorantes no impregnan la membrana; solamente las anilinas ácidas la colorean algo. No hemos podido confirmar la membrana cromática señalada por Flemming en ciertos núcleos nerviosos. De acuerdo en esto con Levi y Lenhossék, nosotros hemos observado siempre desnuda de cromatina la superficie interna de dicha cubierta, exceptuados el núcleo de los granos y el de las células neuróglícas, donde cabe reconocer una reticulación marginal de aspecto membranoso.

**ESTRUCTURA COMPARADA DE LA CÉLULA NERVIOSA.**—Descendiendo en la escala animal, el corpúsculo nervioso varía poco en estructura. En toda neurona, sea cualquiera la especie animal examinada, existe un protoplasma compuesto de armazón acromático y grumos cromáticos, un nú-

(1) Reinke: Zellstudien. Arch. f. mikros. Anat. Bd. 43, H. 3, 1894.

(2) Schloter: Zur morphologie der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49, 1895.

cleo voluminoso provisto de cromatina concentrada en uno ó varios nucleolos y una membrana celular delicada y difícil de percibir.

No creemos preciso pasar aquí revista á los corpúsculos nerviosos de toda la serie animal. Un estudio de este género, basado en el método de Nissl, ha sido ya hecho, aunque fragmentariamente, por nosotros, Levi y Lugaro. Aquí, en obsequio á la brevedad, daremos solamente dos ejemplos: las células de un vertebrado inferior (rana) y las de un invertebrado (caracol).

**Células motrices de la rana.** — En el asta anterior de la médula espinal de la rana yacen unos corpúsculos gruesos, fusiformes ó triangulares, estirados en largas expansiones protoplásmicas. Fijadas por el sublimado y coloreadas por el método de Nissl, dichos elementos permiten ver con absoluta claridad un protoplasma sembrado de grumos y granos cromáticos, y el núcleo provisto de un nucleolo basiófilo.

Los *grumos gruesos* se muestran francamente reticulados y constan de acúmulos de granitos basiófilos englobados en un espongioplasma pálido muy aparente. En algunas células, los grumos son anchos, escotados é irregulares y se anastomosan entre sí, constituyendo en la periferia del protoplasma una capa cromática interrumpida por islotes claros (figura 44). En otros elementos, los grumos

gruesos se concentran especialmente en la capa cortical del espongioplasma de las gruesas expansiones. En todo caso, existe un espacio amplio perinuclear exento de cromatina, continuado con el espongioplasma incoloro del cilindro-eje y de los apéndices protoplásmicos (fig. 44).

Las expansiones protoplásmicas gruesas, singularmente las que se dirigen hacia la periferia de la médula, ofrecen en una parte de su trayecto husos relativamente mucho más finos y largos que los correspondientes de los mamíferos, pero con una estructura vacuolar muy aparente. El núcleo muestra un nucleolo de cromatina y un gran número de gránulos, quizás de edematina, que atraen especialmente el verde de metileno, cuando se coloran los cortes en una mezcla de tionina y este reactivo.

Conforme se desciende en la escala de los vertebrados, la cromatina

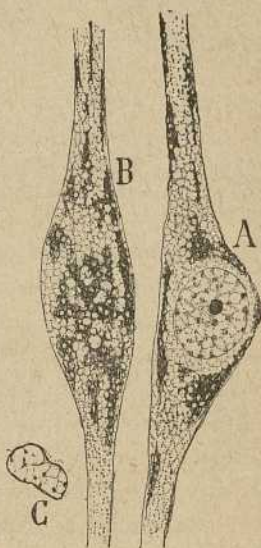


Fig. 44. — Dos células motrices de la médula espinal de la rana.—A, célula enfocada ecuatorialmente; B, célula enfocada por su cara superior; C, núcleo de una célula neuróglia. Método de Nissl.

protoplásmica tiende á concentrarse en grumos por debajo de la membrana, abandonando casi por completo el espongioplasma perinuclear.

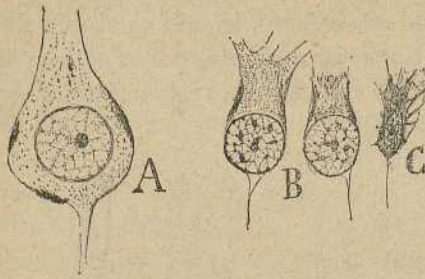


Fig. 45. — A, célula de Purkinje de la rana ; B, pirámides cerebrales ; C, pirámide retraída con vacuolas periféricas. Obj. 1'40 apoc. Zeiss.

pecial, más semejante al corpúsculo ganglionar raquídeo de los vertebrados, que á los elementos del eje cerebroespinal de éstos.

Como se ve, en la fig. 46, donde reproducimos un corpúsculo nervioso del caracol, estas neuronas son por lo común monopolares.

El núcleo, generalmente voluminoso, revela, además de su cápsula acromática, dos clases de gránulos: unos gruesos, en número de dos á siete, y fuertemente coloreables en rojo violado por la tionina (nucleolos cromáticos), y otros más numerosos y finos esparcidos por todo el espesor del órgano y coloreables en azul grisáceo pálido por dicho reactivo. Estos últimos granos, que acaso correspondan á los globos de *edematina* de Reinke, toman con el método de Heidenhain una tinta morena menos intensa que la obtenida por los nucleolos.

El protoplasma consta de un espongioplasma muy perceptible, que se colora no muy intensamente por el método de Nissl y que se prolonga con la delicada trama del cilindro-eje. Como en los ganglios raquídeos de los vertebrados, la red citada pierde los gránulos cromáticos en el arranque de la expansión funcional, pero no de un modo brusco, sino por gradaciones.

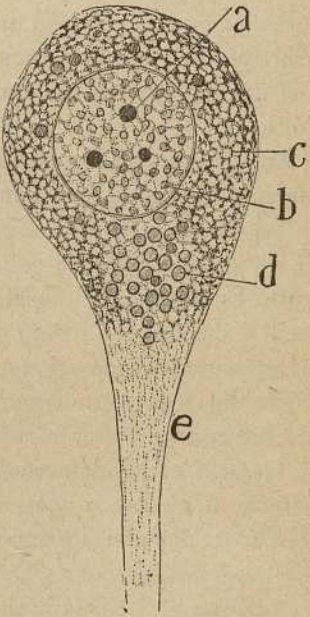


Fig. 46. — Célula nerviosa del ganglio cerebroideo del caracol. (Reunión de los detalles revelados por el método de Nissl y el de Heidenhain).—a, nucleolos de cromatina ; b, granos de edematina ; c, retículo cromático del protoplasma ; d, esferas de pigmento ; e, cilindro eje.

Esto es lo que aparece claramente en las células de Purkinje y corpúsculos cerebrales de la rana representados en la fig. 45. La claridad del diseño nos dispensa de una descripción detallada.

**Invertebrados.**—En los moluscos, crustáceos y vermes, etc., la neurona está construída bajo un tipo especial,

El cilindro-eje se tiñe de azul pálido por la tionina, y revela una fina estriación longitudinal, que, bajo la acción de un objetivo de gran ángulo (1'60 apocromático Zeiss) nos ha parecido resultar de la existencia de una rejilla. Al nivel del origen del axon, el espongioplasma se torna incoloro; sus mallas se alargan, continuándose paulatinamente con la trama pálida apretada de la expansión principal. Esparcidas por el protoplasma, pero más á menudo concentradas en el polo profundo del mismo, muéstranse unas esferas amarillas ó amarillo-verdosas (fig. 46 d), coloreables por el método de Heidenhain y formadas de un pigmento especial. Estos granos pigmentarios han sido mencionados por varios autores, particularmente por Wignall (1), que los ha tomado como un alimento de reserva, y por Nabias (2), que los relaciona con estados funcionales de las células nerviosas. En los corpúsculos pequeños faltan por completo (3).

#### OPINIONES SOBRE LA ESTRUCTURA DEL PROTOPLASMA NERVIOSO Y EL CILINDRO-EJE

En las páginas precedentes, hemos hablado de los distintos aspectos que el protoplasma nervioso ofrece en presencia de los reactivos; pero no hemos expuesto más que una de las hipótesis á que dichos aspectos han dado lugar. Un deber de imparcialidad nos obliga, sin embargo, á dar cuenta de otras opiniones mantenidas por neurólogos tan expertos como autorizados.

Preciso es confesar que en lo concerniente á la fina anatomía de la cé-

(1) *Vignall*: Recherches sur le système nerveux des invertébrés. *Arch. de Zool. exper.*, 1893.

(2) *Nabias*: Theses sur le système nerveux des Gasteropodes. Bordeaux, 1894.

(3) No hemos podido confirmar la opinión de Rohde (Ganglienzelle, Axencylinder, Puntsubstanz und Neuroglia. *Arch. f. mik. Anatomie*. Bd. 45, H. 3, 1895), quien describe en las células del *Helix* dos redes de espongioplasma, una situada periféricamente y formada por finos hilos; otra colocada más concéntricamente y constituida por gruesos trabéculos: el cilindro-eje se continuaría con el espongioplasma fino. Tampoco hemos logrado reconocer la penetración en el interior del protoplasma de filamentos de neuroglia, ni la existencia de núcleos de células neuróglícas en el espesor del cuerpo celular. En el lóbulo eléctrico del torpedo y en otros animales, describe Rohde células nerviosas, cuyo protoplasma sería atravesado por vasos (*Arch. f. mik. Anat.* Bd. 42, 1893). Este hecho es cierto, pero no nuevo, pues ya lo expusimos nosotros en 1888 en nuestra Memoria, casi desconocida de los sabios (tampoco Lenhossék la cita en su reciente trabajo sobre la textura de las células nerviosas del torpedo), titulada *Nota sobre la estructura de los tubos nerviosos del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo* (*Rev. trim. de Histología*, Agosto 1888).

De las investigaciones de Apathy sobre la estructura de las células de los vermes, hablaremos más adelante.



lula, pisamos un terreno menos firme que el de la morfología exterior. En este difícil dominio nadie puede estar seguro de no haber tomado una disposición *post-mortem* creada por los reactivos fijadores por una estructura preexistente, atribuyendo así al mecanismo normal de la vida lo que no es sino la obra de la muerte. Acaso ningún reactivo fijador está exento de este reproche, y puede ocurrir muy bien que el alcohol, el ácido ósmico, el crómico, etc., susciten en el jugo celular coagulaciones reticuladas que velen ú oscurezcan la verdadera textura de la célula viva.

Estas reservas, desgraciadamente muy justificadas, nos obligan á moderar el tono afirmativo de nuestros juicios y á no menospreciar dictámenes que, andando el tiempo, y en virtud de importantes hallazgos técnicos, pueden resultar más verosímiles que los nuestros.

**Teoría fibrilar.** — Remak (1) fue el primero en percibir una textura fibrilar en el protoplasma nervioso, textura que no tardaron en admitir y defender para los corpúsculos ganglionares Leidig, Beale, Fromann, Arnold, Kölliker y otros. Preciso es declarar, empero, que el principal y más autorizado defensor de dicha doctrina, el que la perfeccionó y generalizó á todas las neuronas, logrando el asentimiento casi unánime de sus contemporáneos, fue el célebre Max Schultze (2).

Consagró este sabio á la doctrina susodicha un luminoso artículo del *Manual de histología* de Stricker, en el cual la apoyó é ilustró con figuras y demostraciones tan claras y sugestivas, que aun hoy mismo son aceptadas como exactas por los partidarios de la teoría fibrilar.

Para Schultze, el protoplasma nervioso consta, tanto en el soma como en las expansiones, de dos elementos: *fibrillas* y *substancia granulosa interfibrilar*. Las fibrillas son finísimas, no nacen del soma, sino que vienen de las expansiones, cruzando la célula y continuándose desde una dendrita á otra, ó desde éstas al axon. Durante su trayecto, no se anastomosarían ni ramificarían, de suerte que el cuerpo celular no vendría á ser otra cosa que un punto de entrecruzamiento y distribución de las fibrillas. Las más finas ramificaciones protoplásmicas y nerviosas estarían representadas solamente por hebras elementales; las gruesas constarían siempre de un haz de dichos filamentos primitivos.

Esta hipótesis, que se conciliaba bien con la conductibilidad longitudinal de las fibras nerviosas, se apoyaba sobre todo en la observación del protoplasma de gruesas neuronas (asta anterior de la médula del buey, corpúsculos gigantes del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo, células de Purkinje del cerebello, etc.), disociadas en suero iodado, bicromato potásico ó alcohol al tercio (Ranvier). Entre los actuales mantenedores de esta

(1) *Remak*: Monatsber. d. Akad. de Wissensch. zu Berlin, 1893.

(2) *M. Schultze*: Allgemeines über die Strukturelemente der Nervensystems. *Stricker's Handbuch.*, 1871.

teoría, cuéntanse Ranvier (1), Kronthal (2), Flemming (3), Dogiel (4), Lugaro (5) y Apathy (6).

Todos estos micrógrafos creen haber observado directamente las fibrillas. Así Ranvier las descubre en las células ganglionares de la raya, fijadas en ácido ósmico; Kronthal en los gruesos elementos del asta anterior medular; Flemming, en los corpúsculos ganglionares raquídeos de los mamíferos, previa fijación con ácido crómico muy diluido; Dogiel, en las células de la retina teñidas por el método de Ehrlich; Apathy, en los corpúsculos de la lombriz coloreados por métodos especiales (cloruro de oro).

Aunque concordantes en lo principal, las opiniones de estos sabios difieren en algún detalle. Así Ranvier (7) admite la posibilidad de que una gran parte de las fibrillas primitivas tenga su origen en el protoplasma somático, desde el cual se harían periféricas, marchando á las expansiones.

Para Flemming (8), los filamentos serían absolutamente independientes, pasando de una expansión á otra, y convergiendo en el axon. Durante su curso por el soma, ofrecerían espesamientos de formas varias, correspondientes á los grumos cromáticos de los autores. Contra v. Lenhossék, que ha negado dichos hilos, afirma que el alcohol y las anilinas básicas usadas en el método de extracción, decoloran dichos filamentos, y recomienda para percibirlos claramente la hematoxilina de Delafield muy diluída.

Dogiel acepta casi en toda su pureza la doctrina de Schültze, pues admite en el protoplasma ciertas fibrillas lisas, independientes, que pasarían de unas á otras expansiones protoplásmicas, y de éstas al axon. Los más delicados ramos protoplásmicos estarían constituidos por una hebra elemental. El protoplasma contendría además una substancia fundamental homogénea, y grumos y granulaciones cromatófilas situados en los intersticios de las fibras.

(1) *Ranvier*: *Traité technique d'Histologie de Paris*, 1874.

(2) *Kronthal*: *Histologisches von den Grossenzellen in den Vordenkornen. Neurol. Centralbl.*, 1890, Bd. IX.

(3) *Flemming*: *Vom Bau der Spinalganglienzellen. Beitrage zur Anat. u. Embryol. als Festgabe f. J. Henle*, 1882.

(4) *Dogiel*: *Die Structur der Nervenzellen der Retina. Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 46, 1895.

(5) *Lugaro*: *Riv. di patol. nerv. e mentale*. Vol. II, 1897.

(6) *Apathy*: *Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitheil. an der Zool. Station zu Neapel.* Bd. 12, H. 4, 1897.

(7) *Ranvier*: *Traité technique d'histologie*, 2<sup>e</sup> edit., 1889, p. 547.

(8) *Flemming*: *Loc. cit.* y *Ueber den Bau des Spinalganglienzellen bei Säugethieren und Bemerkungen über den der centralen Zellen. Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 46, 1895.

Lo interesante de la opinión de Dogiel, estriba en las condiciones en que dice haber practicado el examen. El sabio ruso asegura haber sorprendido dichas fibrillas en las gruesas células de la retina de las aves, coloreadas en vida por el método de Ehrlich. En tres períodos distingue este autor los cambios inducidos por el azul de metileno en las células vivas: *Primer período ó granular*. El protoplasma aparece sembrado de gránulos azules menudos, dispuestos muy á menudo en series; el núcleo se muestra incoloro; al final de esta fase, los granos pueden juntarse por la aparición de los hilos independientes ó filamentos primitivos que destacan en azul sobre el fondo incoloro. *Segundo período ó de los granos gruesos*: Se caracteriza por la aparición de granos gruesos, irregulares, esquinados ó fusiformes, y al parecer independientes, los cuales corresponderían á los grumos de Nissl; al final de este período, los hilos se mostrarían lisos y fuertemente coloreados. *Tercer período*: En éste el azul colorea la materia fundamental y los hilos, así como los grumos cromófilos, resultan definitivamente invisibles.

En suma; según Dogiel, la textura fibrilar del protoplasma sería demostrable en una fase de la acción del azul, contemporánea de la vida celular. Si esta circunstancia se confirmara y las fibrillas de Dogiel fuesen fácilmente perceptibles, la doctrina fibrilar resultaría inatacable. Desgraciadamente, las fibrillas de Dogiel no son fáciles de apreciar. Nuestros recientes experimentos con el método de Ehrlich en la retina viva del gato, conejo y paloma, nos han permitido observar desde la primera media hora de acción del azul, granos y grumos, pero no filamentos. Es cierto que algunos corpúsculos exhiben, una vez fijados en molibdato ó picrato, ciertas plegaduras de la membrana y hasta del citoplasma azulado superficial, simuladoras de fibras. Estas arrugas, son tanto más falaces cuanto que, á menudo, se prolongan hasta las gruesas expansiones dendríticas. La sospecha de un error tan grosero en un observador tan experto como Dogiel (sospecha que también ha sido insinuada por Apathy), no nos parece verosímil. De todos modos, la cuestión demanda todavía nuevos estudios, si ha de fallarse con pleno conocimiento de causa.

También Lugaro (1) acepta sin reservas la teoría fibrilar, pero difiere de Flemming en suponer que los grumos están emplazados, no en el espesor de las fibrillas, sino en sus intervalos. El método de Nissl, daría según Lugaro una imagen negativa de la textura celular; teñiría la cromatina, es decir, las inclusiones, y dejaría incoloras las vías fibrilares que sirven á la conducción. La cromatina sería una materia blanda susceptible de acomodarse pasivamente á los intersticios de las fibras.

(1) Lugaro: Sul valore rispettivo della parte cromatica e della acromatica nel citoplasma delle cellule nervose. *Riv. di patol. nervosa e mentale*. Vol. I, fasc. 1, 1896.

Opinión análoga profesa Collucci (1) en un trabajo hecho con independencia del de Lugaro.

Apathy admite la existencia de fibrillas en el protoplasma nervioso; pero su concepción de estos elementos conductores difiere mucho de cuanto acabamos de exponer. Sus estudios, que han recaído particularmente en los ganglios de los vermes, se han realizado con un método especial de impregnación áurica, que tiene la propiedad de teñir exclusivamente en violado las fibrillas intraprotoplásmicas.

Dichas fibras conductoras, estudiadas en los corpúsculos monopares de los vermes, engendrarían en el soma una red de anchas mallas, cuyos trabéculos, convergiendo en la expansión principal, desaguarían en un sólo conductor grueso, espiróideo, homogéneo, situado en el centro de ésta.

En las células multipolares de los mismos animales (células cuya morfología ha sido determinada por Lenhossék y Retzius), la red del soma recibiría periféricamente tantos hilos aferentes como expansiones protoplásmicas existen, y, por el lado del axon, se pondría en comunicación con el conductor principal situado en el eje de éste. En suma; la red vendría á ser una especie de sistema capilar, cuyas arteriolas estarían representadas por los tallitos aferentes y las venas por robusta fibra del cilindro-eje. Semejante sistema de conductores, es defendido también por Apathy para los corpúsculos del eje cerebro-raquídeo de los vertebrados; confiesa, empero, que su método produce en éstos, coloraciones menos distintas y concluyentes, inclinándose á admitir, como Dogiel, tanto en el axon como en las dendritas, no un conductor solamente, sino un haz de conductores. Por lo demás, las redes de Apathy no tendrían nada que ver con la reticulación del espongioplasma revelado por el método de Nissl, pues se trataría de fibras gruesas, lisas y perfectamente homogéneas (2).

**Teoría reticular.**— Es la profesada en el fondo por casi todos los neurólogos que han aplicado el método de Nissl ó sus análogos al análisis del protoplasma nervioso. Entre ellos deben citarse Butschli, Nissl, v. Lenhossék, van Gehuchten, Marinesco, Dejerine, etc.

No detallaremos aquí dicha teoría que ha sido ya circunstanciadamente expuesta en el texto; recordaremos solamente que, según los referidos autores, el protoplasma nervioso contiene tres cosas: los grumos cromáticos, el retículo ó espongioplasma, y la materia fundamental sin estructura. Cada grumo cromático estaría unido á los demás por intermedio de la red, la cual alargaría sus mallas y apretaría sus trabéculos al continuarse con la expansiones nerviosa y dendrítica.

(1) *Collucci*: Sulla morfologia et sul valore della parte costituente la cellula nervosa. *Atti della R. Accad. med. chirurg. di Napoli*, núm. 3, 1896.

(2) *Apathy*: Das leitende Element des Nervensystems u. seine topographischen Beziehungen zu der Zellen. *Mittheilung. aus der Zool. Station zu Neapel*. 12, Bd. 4, H. 1897.

La forma de las trabéculas de la red es un punto sobre el cual los neurólogos no están todavía de acuerdo. A decir verdad, tratándose de formas tan diminutas y tan difíciles de discernir con limpieza, se explican bien las dudas y vaguedades de los autores tocante á este particular. Por ejemplo: es imposible saber si el trabéculo de las mallas del espongioplasma representa la sección óptica de una verdadera laminilla dispuesta en alvéolos ó si está positivamente formada por un hilo más ó menos granuloso, ordenado en red de tres dimensiones. No es extraño, pues, que ciertos sabios (Butschli (1), Lenhossék y, con ciertas reservas, Held) admitan una textura francamente espumosa, mientras que otros (v. Gehuchten, Marinesco, nosotros, Levi, etc.), se inclinan por una textura fibrilar reticulada. Sin embargo de la dificultad extrema del problema, nosotros estimamos más verosímil la última que la primera, atendiendo á los siguientes hechos: 1.º, con buenos apocromáticos se descubre la existencia de verdaderos hilos en la porción periférica desgarrada de las células nerviosas, cuyo protoplasma se apartó de la membrana (fig. 35 *b*); 2.º, la facilidad con que la cromatina protoplásmica se corre á lo largo del retículo en ciertas condiciones anormales de fijación del tejido nervioso (fig. 35 *c*), se compadece mejor con la idea de un sistema de mallas abiertas que con el supuesto de un conjunto de alvéolos de paredes continuas y cerradas.

No niegan los partidarios de la teoría reticular que en ciertos casos el protoplasma parezca contener fibrillas independientes, pero explican esta apariencia: 1.º, por la facilidad con que cabe tomar por fibras los husos cromáticos, largos y delgados, vagamente perceptibles en los preparados teñidos en carmín ó hematoxilina; 2.º, por la circunstancia de que, al nivel del axon y expansiones protoplásmicas, los trabéculos longitudinales del espongioplasma son más perceptibles que los transversales y oblicuos, y ofrecen cierto paralelismo semejante al que ofrecería un haz de filamentos independientes.

**Teoría del protoplasma homogéneo.**—Sostenida por Strasburger para las células de las plantas, tiene pocos partidarios en histología nerviosa. Responden, sin embargo, á esta teoría Altmann, que supone homogénea la materia intergranular, y exenta de vitalidad, pues según este sabio sólo los gránulos ó bioblastos gozarían de propiedades fisiológicas (2), Held, autor que, si bien describe y dibuja las redes del espongioplasma y sus grumos cromáticos, insinúa la posibilidad de que todo ello resulte de la acción vacuolizante y coagulante de los reactivos. Held insiste, sobre todo, acerca de la no preexistencia de los husos y grumos, los cuales, en su sentir, ni serían observables en las células vivas ni en las fijadas en

(1) *Butschli*: Untersuchungen u. mikr. Schäume und das Protoplasma. Leipzig, 1892.

(2) *Altmann*: *Loc. citat.*

alcohol adicionado de potasa. En cambio aparecerían en toda célula espontáneamente coagulada ó fijada por el alcohol y líquidos ácidos.

El escepticismo de Held nos parece injustificado. Por lo demás, en favor de la preexistencia de los grumos cromáticos militan los siguientes hechos :

1.º Cuando se colora la retina viva de mamífero ó de ave por el rojo neutro (substancia que actúa durante la vida y que no parece obrar ni como álcali ni como ácido), los grumos cromáticos aparecen desde el primer cuarto de hora coloreados en rosa más ó menos vivo.

2.º Como Dogiel ha demostrado, y nosotros hemos confirmado, las células de la retina viva examinadas en porta-objetos, previa inyección con el azul de metileno, revelan, desde los primeros minutos, granos ó inclusiones basiófilas coloreables en azul.

3.º Conforme Lenhossék ha manifestado, la forma y posición siempre constantes de los husos en las expansiones protoplásmicas de las gruesas células, hablan en favor de la preexistencia de los mismos.

4.º En igual sentido milita el hecho, demostrado por Lugaro y nosotros, de residir constantemente los husos en los parajes del citoplasma donde no pueden estorbar al paso de las corrientes llegadas de las dendritas.

5.º Los grumos de Nissl son colorables, no sólo en los preparados fijados en alcohol, sino en los endurecidos en formol, cloruro platínico, sublimado, licor de Kleinenberg y hasta en ácido crómico y bicromato potásico. En piezas induradas en este último, los hemos coloreado nosotros con el método de Nissl, con sólo someter los cortes antes del teñido á la acción de un álcali (potasa, sosa, carbonato de litina, etc.).

#### INDUCCIONES FISIOLÓGICAS SACADAS DE LA TEXTURA CELULAR

*A) Significación de los grumos cromáticos.*— Imposible es en el estado actual de la ciencia determinar el papel fisiológico desempeñado por la materia basiófila del protoplasma. Las opiniones expuestas por los autores no pasan de ser meras conjeturas, pues ni los estudios hechos acerca de las modificaciones experimentadas por dicha materia en los distintos estados patológicos, ni las alteraciones sorprendidas en las células fijadas en distintas fases de su actividad funcional, nos permiten llegar á una conclusión definitiva. He aquí, sin embargo, los pareceres más autorizados.

Rosin estima los citados grumos como inclusiones del protoplasma, en un todo comparables á las granulaciones basiófilas señaladas por Ehrlich en los leucocitos y células cebadas.

Benda considera los grumos como un protoplasma embrionario indife-

renciado, en oposición al fibrilar ó diferenciado situado entre los mismos, y encargado de la misión conductriz.

Otros autores toman los grumos como depósito de materia nutritiva, algo así como un fermento de que la neurona echaría mano durante la fase de actividad. Van Gehuchten, por ejemplo (1), le concede la cualidad de material de reserva, acumulable en el espongioplasma durante el estado de reposo, y destinado á gastarse durante la fase funcional. Este material sería susceptible de desagregarse y disolverse en cuanto la neurona es atacada en su integridad anatómica ó perturbada en su actividad fisiológica.

En sentir de Marinesco, que ha consagrado á este punto varios trabajos (2) y suma atención, los grumos basiófilos gruesos serían depósitos de una materia dotada de alta tensión química (*kinetoplasma*); en tanto que las granulaciones finas y la red de espongioplasma constituirían un aparato conductor de las corrientes. La onda nerviosa aportada por las expansiones protoplásmicas (polo de recepción), llega al soma con una floja tensión; pero en presencia de los grumos (que están unidos, como hemos demostrado nosotros, á la red incolora ó conductriz de espongioplasma), la energía de la onda aumenta, alcanzando el máximo de energía en el axon (polo de emisión). Ciertos venenos producen un gran consumo de estos grumos; de lo que se sigue aumento en la tensión de las corrientes (venenos tetánicos, estrienina, etc.): ciertos otros, los destruyen ó desagregan, provocando, por consiguiente, la paresia y la debilidad nerviosa.

Difícil es escoger entre las opiniones que dejamos expuestas, dada nuestra ignorancia sobre las condiciones químicas determinantes de la transmisión de la descarga nerviosa. Ni siquiera podemos, discuriendo por analogía, llevar al tejido nervioso inducciones sacadas del fisiologismo de las materias basiófilas contenidas en otros corpúsculos; porque hasta hoy, nadie ha logrado esclarecer la significación funcional de los granitos basióficos de leucocitos, células cebadas de Ehrlich y mieloplaxias.

El único dato positivo que tenemos para conjeturar la función de los grumos, es el hecho demostrado, al parecer, por diversos autores (véase más adelante) del consumo de los mismos durante el estado de actividad de las neuronas. Y si este hecho es cierto, hay que confesar que la opi-

(1) v. *Gehuchten*: Le système nerveux de l'homme, 2 ed. Louvain, 1897.  
— L'Anatomie fine de la cellule nerveuse. *Rapport présenté au Congrès international de Médecine de Moscou*, 26 Août, 1897.

(2) *Marinesco*: *Compt. rend. des séances de l'Acad. des Sciences*, Abril, 1897.

— *La Presse Médicale*, 16 Juin 1897.

— Pathologie de la cellule nerveuse. *Rapport présenté au Congr. intern. de Médecine de Moscou*. Août 1897.

nión de Marinesco no parece aventurada. Dicha materia basiófila representaría, pues, no un material necesario á la producción de la onda nerviosa, sino un alimento subsidiario exigido solamente por la actividad funcional de las células más voluminosas, que son precisamente las que transmiten corrientes á un gran número de corpúsculos.

No deja de ser favorable á esta opinión la circunstancia de que, cuando los conductores son cortos ó las células donde las ondas se inician se conexionan con un reducido número de elementos, falta la referida materia (bipolares de la retina, bipolares olfatorias, etc.); mas si las ondas deben recorrer grandes trayectos ó repartirse por un gran número de neuronas — lo que exige, naturalmente, una mayor tensión del movimiento nervioso — la substancia basiófila aparece (células sensitivas, corpúsculos de Golgi, elementos motores, células de las vías sensitivas centrales, etc.).

Mas si abandonando el terreno de las generalidades, deseamos puntualizar el mecanismo de acción del mencionado alimento, las dudas nos asaltan por todos lados. La referida materia, ¿se halla dotada, como asevera Marinesco, de alta tensión química, cediendo por oxidación al espongoplasma ó elemento conductor de la neurona cierta cantidad de calor transformable en movimiento ondulatorio? ¿Actúa, acaso, á guisa de fermento destinado á transformar en dinamógenos otros principios arribados de la sangre durante la fase de actividad funcional? ¿Representa simplemente un alimento de reserva y fácilmente asimilable, cuya misión sería reparar rápidamente el desgaste orgánico sufrido por las gruesas neuronas tras las violentas excitaciones? En el estado actual de la ciencia no es posible disipar estas dudas.

*B) Significación funcional del retículo celular.* — Hemos consignado ya en páginas anteriores, que las vías intracelulares preferentes de la onda nerviosa, son los espacios claros ó acromáticos, en los cuales el microscopio denuncia solamente el retículo y el jugo celular incoloro. ¿Cuál de estas dos materias es la conductora? Con excepción de Leidig, Nansen y algún otro autor, que otorgan este papel al hialoplasma, casi todos los fisiólogos ó histólogos se deciden en favor de la misión conductriz del espongoplasma ó de los filamentos de Schültze.

A la verdad, esta opinión se aceptó en un tiempo en que todos los fisiólogos creían en la textura fibrilar del protoplasma nervioso; y á ello debió contribuir poderosamente el hecho, ya descubierto por Galvani (1), de la excitabilidad eléctrica exclusivamente longitudinal de las fibras nerviosas. Parecía, en efecto, muy verosímil que, pues los tubos nerviosos

(1) Para que la excitación eléctrica determine una descarga en los tubos nerviosos, es preciso que los reóforos se sitúen, no transversalmente al nervio, sino en sentido longitudinal. Este experimento ha sido invocado por Pflüger y otros en favor de la estructura fibrilar de los cilindros-ejes y de la inconductibilidad transversal de los mismos.



conducen á lo largo, los axones y células contengan exclusivamente fibrillas independientes ó conductores más ó menos paralelos.

Admitiendo como probable (lo que, después de todo, no es más que una conjetura más ó menos racional) que el elemento conductor de las neuronas esté representado por el armazón semi-sólido de las mismas, es preciso confesar que la teoría reticular del espongioplasma se aviene mucho mejor que la fibrilar, como Held ha puesto de manifiesto, con todos los hechos bien demostrados de comunicación dinámica intercelular.

La ausencia de conducción transversal podría defenderse á lo sumo para los axones, pero no para los somas, las expansiones protoplásmicas y las ramificaciones nerviosas terminales, en todos los cuales es fuerza admitir que las ondas circulan tanto transversal como longitudinalmente. De rechazar esta doctrina, que juzgamos perfectamente probada, todas las interesantes disposiciones presentadas por las arborizaciones nerviosas pericelulares, así como los hechos bien establecidos de contacto entre ramitas nerviosas terminales y expansiones protoplásmicas, quedarían sin valor funcional (arborización terminal de las fibras trepadoras, contacto entre el penacho terminal de las células mitrales del bulbo raquídeo y las arborizaciones de las fibras olfatorias, contacto en la retina entre bipolares y expansiones protoplásmicas de las neuronas ganglionares). Es más, de no admitir en las neuronas otras superficies receptoras que las puntas de las dendritas, ni más superficies emisoras que los cabos de las ramitas nerviosas, resultaría incomprensible la morfología de las últimas ramificaciones nerviosas y protoplásmicas: en vez de extensos contactos longitudinales entre las unas y las otras, en lugar de esas arborizaciones pericelulares, en las cuales la naturaleza se ha propuesto multiplicar sobremanera las superficies de contacto, veríamos tan sólo puntas de fibras nerviosas en contacto con puntas protoplásmicas, ó somas rodeados de fibrillas nerviosas convergentes (1).

(1) De los autores que han trabajado con el método de Golgi, uno solo, Berkley, se decide por la conducción longitudinal exclusiva; mas no pudiendo este sabio salvar las dificultades suscitadas por los mencionados hechos de conexión pericelular, supone que á lo largo de las fibras nerviosas terminales existen ciertos parajes de emisión de corrientes, representados por las varicosidades, y á lo largo de las dendritas, ciertos otros formados por las espinas colaterales. Entre varicosidad y varicosidad, las fibrillas nerviosas terminales hallaríanse protegidas por fina cutícula de mielina. Esta conjetura cae ante la sola consideración de que las espinas faltan precisamente en los somas y tallos protoplásmicos cubiertos de arborizaciones nerviosas pericelulares (recuérdense las células de Purkinje y sus nidos nerviosos). Añadamos que es imposible confirmar la existencia de mielina en las partes intercalares de las varicosidades nerviosas, al nivel de las cuales no se muestra ningún cambio estructural. Dichas varicosidades son sencillamente acúmulos de materia cianófila, normales en las ramificaciones nerviosas, pero acaso que se exageran notablemente algún tiempo después de la muerte. (Véase: *The intracortical End-Apparatus of the Nerve-fibres. Anat. Anzeiger*, núm. 2, 1896).

Para acabar de refutar la doctrina de la exclusiva conductibilidad longitudinal de los axones, recordemos todavía, que las fibras terminales de los aparatos sensitivos (corpúsculos de Merkel y de Pacini de la lengua de las aves, corpúsculos de Pacini y de Meissner en el hombre) se orientan paralelamente á los epitelios, de manera que toda la extensión del tallo terminal del axon puede recibir los impulsos exteriores.

Todos estos pasos de corrientes de fibra nerviosa á expansión protoplásmica y de ramificación pericelular al soma, tan difícilmente armonizable con la teoría fibrilar, concuerdan perfectamente con la estructura reticular del protoplasma. Recordemos que los trabéculos del retículo marchan en todas direcciones, y que tanto al nivel del cuerpo celular como en las dendritas, muchos de sus filamentos se insertan periféricamente debajo de la cubierta. En el axon y dendritas, el predominio en grosor de los trabéculos longitudinales, da cuenta también de la preferencia de la transmisión longitudinal.

Por el contrario, en la doctrina fibrilar de Schültze, ¿cómo será posible comprender la entrada en el soma de las corrientes aportadas por las arborizaciones pericelulares, ó las que llegan á los apéndices protoplásmicos por contacto crucial ó longitudinal de fibrillas nerviosas terminales? En estos casos ó habrá que admitir una suerte de inducción de fibra á fibra, ó suponer conductibilidad en la materia líquida interfibrilar, ó, lo que no está probado, ni es opinión profesada, que sepamos, por ningún partidario de la teoría fibrilar, imaginar que ciertos filamentos nacen de la cubierta del soma ó de las dendritas. ¿Cómo compaginar además la existencia de aquellas fibrillas arciformes dirigidas de una expansión protoplásmica á otra (fibrillas comunísimas si hemos de creer á Schültze, Ranvier y Dogiel), con la ley de la polarización dinámica, la cual exige la marcha de las ondas desde las dendritas al axon y no desde dendritas á dendritas de igual origen?

C) **Unidad conductriz y unidad de impresión.** — Una cuestión íntimamente enlazada con el problema de la estructura celular, es la de saber si el axon y soma representan un conductor único ó un haz de conductores independientes, ó en otros términos, si la célula y su expansión funcional son cruzadas á un tiempo por varias ondas separadas y correspondientes á diversas impresiones en el espacio ocurridas en el aparato de recepción, ó si, por el contrario, las conmociones simultáneamente aportadas por este aparato se funden en una sola en cuanto llegan al axon.

La primera solución, más ó menos tácitamente admitida por Schültze y Ranvier, es actualmente defendida por Lugaro (1), quien estima el

(1) *Lugaro*: *Sulle connessioni tra gli elementi nervosi della corteccia cerebellare*, &. Reggio-Emilia, 1894.

soma como un punto de paso ó cruce de numerosos conductores, que tendrían comienzo independiente en los apéndices protoplásmicos y terminación separada en las más finas ramillas nerviosas. Según dicho autor, la célula nerviosa podría conducir de dos maneras: 1.<sup>a</sup> Conducción en totalidad ó por difusión del movimiento á toda la célula cuando las corrientes llegan, ora por las arborizaciones nerviosas peri-celulares, ora mediante contactos entre fibrillas y apéndices dendríticos; 2.<sup>a</sup>, conducción elemental ó individual, cuando las corrientes entran en el soma por las fibrillas del axon, el cual transmitiría indiferentemente en sentido celulífugo y celulípeto. El primer mecanismo daría origen á reacciones difusas, no circunscritas, transmitidas á la vez á todas las fibrillas del soma y axon; mientras que por el segundo, ó sea aquel en el cual la transmisión va de un cabo á otro de la fibrilla elemental, las reacciones provocadas serían circunscritas y perfectamente definidas, pudiendo, por ejemplo, pasar la onda desde un filamento conductor del axon hasta una fibrilla de una dendrita sin intervención de los demás hilos conductores de la neurona (1).

La segunda solución, es decir, la que considera al axon como una unidad fisiológica, y supone que todos sus componentes (fibrillas, retículo ó lo que sea), propagan á la vez la misma ondulación, ha sido defendida, más ó menos ostensiblemente, por nosotros (2). He aquí algunas razones, que si no prueban perentoriamente la citada doctrina, la presentan como singularmente verosímil:

1.<sup>a</sup> Si cada ramilla terminal de una fibra sensitiva fuera un conductor separado, la acuidad táctil, es decir, la propiedad que nuestro sistema

(1) Lugaro acepta la transmisión por contacto y la posibilidad del paso de las ondas desde las fibrillas nerviosas á los somas y apéndices protoplásmicos, pero no para todos los casos. Según este autor, las fibrillas nerviosas podrían también entrar en contacto con otras fibras de igual naturaleza, resultando que el movimiento en el axon unas veces sería celulípeto y otras celulífugo. Inútil es advertir que tales aserciones de Lugaro no descansan en ningún hecho positivo de observación; son meras suposiciones nacidas de prejuicios teóricos. No parece tampoco mejor fundada su teoría del doble mecanismo transmisor, la cual suscita dificultades insuperables hasta en el terreno meramente teórico. Una de dos: ó el citoplasma ó jugo celular tiene virtud transmisora, ó no la tiene: si no la posee, la conducción *in toto* de las corrientes arribadas por las arborizaciones pericelulares, es imposible; y si la posee, entonces no se concibe tampoco la conducción individual (segundo modo de transmisión), pues claro está que la onda arribada al soma por un filamento elemental del axon se comunicaría á otros filamentos vecinos, y la transmisión resultaría tan difusa en el uno como en el otro mecanismo de recepción. Y caso de restringir la virtud conductriz del jugo celular, limitándola solamente á cortas distancias, la transmisión *in toto* (por arribo de corrientes mediante las arborizaciones pericelulares) vendría á ser parcial y determinada.

(2) Cajal: Algunas conjeturas sobre el mecanismo anatómico de la ideación, asociación y atención. *Rev. de Medicina y Cirugía prácticas*. Madrid, 1895.

nervioso posee de percibir dos impresiones simultáneas correspondientes á puntos del espacio próximos, sería incomparablemente mayor. El intervalo medido por el compás de Weber vendría á ser de centésimas de milímetro y no de milímetros (1).

Es más; dada la proximidad á que se hallan unas de otras las ramillas de una misma arborización sensitiva, sería casi imposible obtener, mediante la presión de una punta, una sensación única; la regla sería en tal caso la impresión doble ó múltiple, dado que, por delgado que fuese el instrumento estimulante, casi siempre serían tocadas más de dos fibras de una misma arborización.

Entretanto, los fisiólogos nos dicen que las áreas cutáneas correspondientes á una sola modalidad sensitiva son muy extensas (puntos de calor, de frío, de presión, etc.), correspondiendo bastante bien al perímetro de una arborización nerviosa terminal ó al radio de acción de un corpúsculo táctil (2).

2.<sup>a</sup> Análogo argumento nos suministran las demás terminaciones sensoriales. Si cada pestaña terminal de las células bipolares olfatorias ó de las ciliadas del órgano de Corti representaran un conductor independiente, la acuidad, tanto acústica como olfatoria, sería incomparablemente superior á la que poseemos. Así, en el aparato auditivo, la cantidad de sonidos distintamente perceptibles, vendría á ser mucho mayor que el total de las células ciliadas, las cuales ascienden en el hombre, según Hensen y Waldeyer, de 16.000 á 20.000 (3). Si en vez de otorgar individualidad funcional á las pestañas se la otorgamos á cada ramita nerviosa terminal, la desproporción entre los sonidos perceptibles y el número de conductores aparece nuevamente, bien que no tan acentuada, pues de nuestras pesquisas en el ratón resulta que dichas ramitas terminales pueden ser de 6 ú 8 por cada expansión nerviosa penetrante en el órgano de Corti. Cada arborización parece envolver una ó dos células ciliadas.

(1) El grado de apartamiento de las ramas del compás, sería para las impresiones táctiles de 1'1 milímetro en la lengua, de 2 á 2'3 en el pulpejo de los dedos, de 6 en la nariz, etc. Parecidas distancias se consignan por los fisiólogos para el sentido de la temperatura. Cuando las ramas del compás se aproximan hasta producir una impresión única, debemos admitir, ó que ambas puntas tocan en ramitas de una misma arborización (y este supuesto parece el más probable), ó que mientras una de ellas toca en dichas ramitas, la otra corresponde á un intersticio exento de nervios de presión.

(2) Añadamos todavía que hay expansiones sensitivas que tienen valor de axones, ó al menos de ramas muy gruesas, como ocurre con la fibra central del corpúsculo de Pacini, la del de Krause, etc. ¿Vamos también en estos casos á suponer dichas fibras compuestas de un haz de conductores independientes?

(3) Sólo las células ciliadas externas llegan, según Retzius, á 12.000 en el hombre, y como cada célula posee 16 ó 20 pestañas, al suponer que cada una de éstas se continúa con un filamento conductor y recibe una particular impresión, el número de sonidos diferenciales subiría á cerca de 300.000, número á todas luces excesivo.

3.<sup>a</sup> La acuidad visual (capacidad de discernir dos puntos luminosos próximos) de la *fovea centralis* de la retina, corresponde, según los fisiólogos, á  $3 \mu$  ó  $5.4 \mu$ , que es precisamente la distancia mediante entre el centro de un cono y el otro vecino. El cono, pues, no es un haz de conductores, sino un solo conductor independiente. Nuestras investigaciones en las aves y reptiles demuestran, además, que en la *fovea*, la arborización periférica de la célula bipolar subyacente á los corpúsculos visuales, se pone exclusivamente en contacto con el pie de un solo cono; de donde resulta que la bipolar constituye una individualidad conductriz. En aquellos parajes de la retina donde las ramificaciones de las bipolares son muy extensas y entran en contacto con muchos pies de conos, la acuidad visual decrece notablemente, cosa incomprensible en la hipótesis de la pluralidad conductriz de cada neurona.

En efecto; en este último supuesto, cada ramita protoplásmica de la bipolar debiera transmitir separadamente la acción recibida de cada célula visual, y la capacidad de discernir dos puntos luminosos próximos debería disminuir solamente en la medida del incremento del diámetro de los conos, lo que no está conforme con las aserciones de los fisiólogos, que asignan á las regiones periféricas de la retina una acuidad diferencial enormemente inferior á la de la *fovea* (1).

4.<sup>a</sup> Si cada neurona fuese un haz de conductores sería incomprensible esa multiplicación de las células y fibras nerviosas allí donde la naturaleza necesita exaltar la acuidad sensitiva ó sensorial y aumentar la virtud analizadora de los órganos sensoriales. En vez de disponer muchas células bipolares en el ganglio espiral del caracol, unas cuantas tan sólo, pero provistas de extensísima arborización protoplásmica, hubieran bastado para obtener una considerable gama de impresiones acústicas. Tampoco es explicable la multiplicación de los conos y bipolares en la *fovea centralis*, ni la riqueza nerviosa de la lengua, etc.

En nuestro concepto, si las expansiones periféricas de las células sensoriales ó las protoplásmicas de las motrices se ramifican, engendrando extensas arborizaciones, esto tiene por objeto multiplicar simplemente la superficie de recepción, para absorber la energía mecánica, luminosa ó nerviosa, etc., de un gran número de elementos. Las corrientes recibidas por cada rama protoplásmica serían independientes en el tiempo, pero no en el espacio. En otros términos: las excitaciones arribadas simultáneamente al axon se fundirían en éste en una sola, la cual resultará débil si la onda entró exclusivamente por un apéndice protoplásmico, y fuerte si

(1) Wolkman y Aubert han probado que para que la imagen de un punto luminoso sea visible á  $60^\circ$  de la *fovea*, debe poseer un diámetro 150 veces más grande que la imagen distintamente perceptible en dicha foseta. La percepción de dos puntos exige una separación mucho mayor todavía.

penetró por muchos de ellos á la vez (1); mas las excitaciones arribadas al aparato de recepción con intervalos superiores al tiempo límite de la apreciación diferencial, conservarán su independencia, caminando sucesivamente por el axon, desde el cual la onda se fragmentará en tantas corrientes parciales como ramas nerviosas colaterales y terminales existan. De este modo disminuirá progresivamente la tensión del movimiento, alcanzando el mínimo en las más finas ramillas.

Una cuestión difícil de resolver es el modo de repartición de las corrientes circulantes por el axon. En un principio (2) nosotros habíamos supuesto que, si la excitación es débil, deriva casi del todo por las primeras colaterales nerviosas, mientras que cuando es fuerte se propaga también hasta la arborización terminal. Pandi (3), por el contrario, supone que la corriente principal, débil ó fuerte, marcha siempre por el tallo nervioso, hasta las arborizaciones terminales. Con las reservas consiguientes—bien justificadas por nuestra ignorancia de la naturaleza del movimiento nervioso—nosotros nos inclinamos actualmente á la opinión de Pandi, por habernos convencido de que los hechos militantes en favor de la primera hipótesis (emergencia temprana de las colaterales reflejomotrices, producción de reflejos bajo las excitaciones débiles, y de reacciones conscientes bajo las enérgicas, etc.), pueden recibir diversas interpretaciones y algunas en perfecta armonía con la nueva hipótesis. La corriente, pues, en nuestro juicio, es tanto más copiosa cuanto mayor sea el diámetro del conductor nervioso, análogamente á lo que sucede con la circulación sanguínea. Más adelante, al tratar de la médula, haremos aplicación de esta doctrina.

(1) A primera vista, parece que las excitaciones llegadas al soma por un apéndice protoplásmico largo deben subseguir en su marcha por el axon á las arribadas por una rama protoplásmica más corta; pero si recordamos la velocidad de transmisión nerviosa (28 metros por segundo) y tenemos en cuenta la cortedad de las diferencias de camino de las ramas protoplásmicas, así como el fenómeno bien conocido de la persistencia ó almacenamiento de las impresiones recibidas por las neuronas, aparece verosímil la hipótesis de que todas las excitaciones arribadas á un mismo aparato de recepción se funden en el soma, ó al llegar al axon, en una sola ondulación. En efecto, calculando el tiempo invertido por la conmoción nerviosa en recorrer un medio milímetro (longitud á que podrá ascender, á lo sumo, la diferencia de longitud de las ramas de un mismo tallo protoplásmico), se obtiene sobre  $\frac{1}{60 \cdot 000}$  de segundo, es decir, un intervalo incomparablemente inferior al necesario para fundir en una sola dos excitaciones sucesivas táctiles, ó visuales ó acústicas. Este intervalo resulta para las impresiones visuales de 0'027, para las acústicas de  $\frac{1}{133}$  y para las táctiles de  $\frac{1}{640}$  de segundo.

(2) *Cajal*: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona, 1890.

(3) *Pandi*: Du mecanisme cortical des phénomènes réflexes. Paris, 1895.



## CAPÍTULO VII

Continuación de la interpretación fisiológica de la estructura de las neuronas. — Variaciones estructurales correlativas de las diversas fases funcionales. — Variaciones morfológicas de las neuronas. — Mutaciones por influencias patológicas. — Significación de la cromatolisis.

### VARIACIONES DE ESTRUCTURA APRECIABLES EN LOS FOCOS NERVIOSOS NORMALES

Cuando se examinan las células de un mismo foco nervioso, ora por el método de Nissl, ora con la coloración en carmín ó hematoxilina, se advierte que no todas las células tienen el mismo aspecto: unas son oscuras, es decir, que se coloran intensamente por los colores básicos, y aparecen más ó menos retraídas; y otras son más extensas, menos alargadas, y atraen con mucha menos viveza dichas materias colorantes. Semejantes diferencias, indujeron á Flesch y sus discípulos H. Koneff (1), Anna Gittis (2), Anna Kottarewsky (3), á admitir en los ganglios y otros centros nerviosos dos especies celulares: elementos *cromófilos*, que atraen la hematoxilina, carmín y anilinas básicas, y células *cromófobas*, que se caracterizan por su palidez y escasa fuerza de selección por dichos colores. El ácido ósmico distingue también, como ya indicó Bellonci (4), estos dos tipos de células, tiñendo las cromófilas de un moreno mucho más intenso que las cromófobas.

Por lo que toca á la significación de estos dos tipos celulares, Flesch y sus discípulos se inclinan á estimarlos como razas diversas de elementos, ó mejor, como células de distinta composición química, y por tanto, de diverso valor funcional.

Según Nissl, los estados cromófilo y cromófobo de Flesch, no implicarían diferencias químicas, sino que dependerían de la abundancia variable y grado de aproximación y apretamiento de los grumos cromáticos:

(1) *M. Koneff*: Beitrage zur Kenntniss der peripheren Ganglien. (Dissertatio. Berna, 1886).

(2) *Anna Gittis*: Beitrage zur verglei. Histoilogie der peripheren Ganglien. (Diss. Berna, 1887).

(3) *Kottarewsky*: Physiol. u. mikrochem. Beitrage zur Kenntniss der Nervenzellen, &c. Diss. Berna, 1887).

(4) *Bellonci*: Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool.* Bd. 47, 1888).

en ciertas células de un mismo ganglio, los grumos yacen próximos y el protoplasma resulta obscuro (células *pyknomorfas*); en otras, los depósitos cromáticos se hallan distantes, á causa de la existencia de grandes espacios claros (células *apyknomorfas*). Semejante diversidad de aspectos, obedecería á los distintos estados funcionales en que son sorprendidas en el momento de la fijación las células de un mismo foco. El estado obscuro ó *pyknomorfo* correspondería á la fase de fatiga del protoplasma, el claro ó *apyknomorfo* al de reposo, y el de *parapyknomorfo* al de reposo relativo. Recientemente, sin embargo, Nissl (1) ha cambiado de opinión, invirtiendo los términos y estimando el estado obscuro como expresión anatómica del reposo, dando así la razón á sus contradictores Hodge y Mann.

Para Kölliker, esos diversos estados de las células representan alteraciones provocadas por los reactivos fijadores, el alcohol y el bicromato de potasa. Pero esta opinión, es difícil de admitir, porque las células claras y oscuras se presentan en todos los focos nerviosos, cualquiera que sea el fijador empleado (ácido ósmico, líquido de Flemming, sublimado, alcohol, formol, etc.), é independientemente de la posición superficial ó profunda de las mismas. A menudo, cabe sorprender, tanto en la corteza cerebral como en los focos motores y sensitivos, corpúsculos oscuros salteados irregularmente con los claros; y en este caso, parece poco probable que el reactivo fijador, llegado al mismo tiempo á una profundidad dada de la pieza, haya obrado de manera diversa sobre corpúsculos de igual naturaleza yacentes á la misma distancia de la superficie.

Por otra parte, el examen de las células retraídas no muestra sólo, como parece creer Nissl, un mero aumento en la cantidad de la cromatina protoplásmica, sino cambios positivos de posición de los grumos cromáticos. Por ejemplo: cuando se comparan los elementos oscuros con los claros en el ganglio de Deiters, oliva cerebelosa, núcleo del facial, etc., se advierte que el protoplasma ha sufrido una retracción tal, que los cuerpos celulares, en vez de conservar su figura ordinaria, afectan formas prolongadas, fusiformes, triangulares ó cuadrilongas. Los grumos y granos cromáticos han adquirido notable delgadez y gran longitud, particularmente al nivel de las expansiones protoplásmicas, y la materia clara que los separa se halla tan disminuída, que en ciertos parajes se diría que había desaparecido por completo. Esto explica el aspecto obscuro, opaco del cuerpo celular y lo difícil del reconocimiento, sobre todo en torno del núcleo, de los husos cromáticos. El núcleo se presenta obscuro, empequeñecido, y sólo se discierne en los cortes notablemente delgados. En suma, el protoplasma no experimenta una retracción concéntrica y uniforme, sino una contracción en cierto sentido, que suele ser perpendicular á la

(1) Nissl: Die Beziehungen der Nervenzellensubstanzen zu den thätigen ruhenden und ermüdeten Zellsubstanzen. *Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie*, 1896.



dirección seguida por las principales expansiones protoplásmicas, y además todos los grumos cromáticos se han alargado, orientándose en el sentido opuesto á la retracción y corriéndose, mucho más que en el estado cromóforo ó pálido, por el espesor de las expansiones protoplásmicas.

Tocante á la significación del estado obscuro, nuestras investigaciones no son completamente decisivas; no obstante, si hubiéramos de escoger una opinión, optaríamos, á ejemplo de Nissl, Mann, Hodge y otros, por la que considera el estado obscuro ó pyknomorfo, como expresión anatómica del reposo de las neuronas. Como ya indicamos en otro trabajo (1), son indicios vehementes de la legitimidad de este supuesto, los siguientes caracteres de las células oscuras: la disminución notable del jugo celular, el angostamiento de los trayectos acromáticos ó intergrumosos, la flojedad del contacto establecido entre el soma y las arborizaciones nerviosas pericelulares. Por el contrario, el incremento del jugo celular, indicio de activa nutrición, la dilatación de los espacios conductores ó acromáticos, la turgencia entera del soma, seguida, por consecuencia natural, de un más íntimo contacto entre éste y las citadas arborizaciones, rasgos todos peculiares de los elementos claros, se compaginan mejor con un estado de actividad funcional.

La cuestión de las modificaciones asociadas al estado funcional de las neuronas, ha sido estos últimos años tratada por la vía experimental. Los resultados, empero, son todavía harto variables y en muchos puntos contradictorios. El método empleado por los experimentadores, ha consistido, en la mayor parte de los casos, en excitar enérgicamente, á favor de las corrientes eléctricas, los ganglios sensitivos ó simpáticos de un lado, comparando las alteraciones estructurales ocurridas en éstos con el estado normal de los focos del lado opuesto.

El primero que marchó por este nuevo camino fue Hodge (2), quien aplicando el estímulo eléctrico sobre los ganglios espinales de la rana y otros centros nerviosos, señaló como característicos de la fatiga celular, la disminución en tamaños y colorabilidad del núcleo, el empequeñecimiento, con producción de vacuolas (ganglios espinales) del protoplasma, y la creación de espacios pericelulares extensos (células del cerebro y cerebelo). La técnica histológica seguida, harto imperfecta por cierto, no consintió determinar las alteraciones sufridas por los grumos cromáticos.

Vas (3), después de ensayar la excitación eléctrica en el ganglio cervical superior del gran simpático, creyó notar que los núcleos aumentan

(1) *Cajal*: Estructura del protoplasma nervioso. *Rev. trim. micr.*, tom. I, 1896.

(2) *Hodge*: *Centralbl. f. Physiol.*, 1889, Bd. III, y *Journal de Morphology*, volumen VII, 1892.

(3) *Vas*: Studien über den Bau des Chromatins in der sympatischen Ganglienzellen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 40, 1892.

de volumen, ocupando una posición excéntrica en el protoplasma, y, además, que la cromatina de éste se disloca hacia la periferia, dejando en torno del núcleo un limbo exento ó casi exento de granos basiófilos.

Repetidos por Lambert (1) los experimentos de Vas, quedó confirmada la dislocación del núcleo, así como la situación periférica de los granos cromáticos del soma, pero no las supuestas diferencias de volumen del núcleo y cuerpo celular.

A parecidas conclusiones llegó Mann (2), que repitió los experimentos de Vas y de Lambert, sosteniendo que en estado de reposo se acumulan materiales cromáticos en el protoplasma; la fase de actividad se caracterizaría por la hipertrofia, tanto del soma como del núcleo y por el consumo de las granulaciones cromáticas perinucleares.

Por su parte, Lugaro (3) ha reproducido, con todas las precauciones experimentales, los ensayos de excitación farádica del ganglio cervical superior del conejo, llegando á las siguientes conclusiones: 1.<sup>a</sup> La actividad de la célula nerviosa se acompaña de un estado de turgescencia del protoplasma. 2.<sup>a</sup> La fatiga induce una progresiva disminución del cuerpo celular. 3.<sup>a</sup> Si la actividad es continua y de larga duración, el núcleo sufre también modificaciones análogas al cuerpo celular, aunque siempre menos intensas y más tardías. 4.<sup>a</sup> La cantidad de la materia cromática varía según la magnitud celular. En las primeras fases de actividad, es probable un aumento de la parte cromática y en las últimas fases, acompañadas de fatiga, se produce una disminución ó una distribución más difusa.

Magini (4), desviándose del camino trillado, ha dirigido sus pesquisas á determinar los cambios de posición del nucleolo durante la actividad funcional. Y habiendo escogido como objeto de estudio el lóbulo cerebral eléctrico del torpedo, ha creído notar que el nucleolo, cuya posición en fase de reposo es central ó poco periférica, se disloca rápidamente durante el estado de actividad, marchando en dirección del axon y aplicándose íntimamente á la membrana nuclear, hasta el punto de formar en ésta una gibosidad. Como en sentir de dicho sabio, el axon brota del citoplasma vecino al paraje de la membrana nuclear elevado por el nu-

(1) Lambert: Notes sur les modifications produites par l'excitation électrique dans les cellules nerveuses des ganglions sympathiques. *Compt. rend. de la Société de Biol.*, 4 Novem. 1893.

(2) Mann: Histological changes induced in sympathetic, motor and sensory nerve cells by functional activity. *Journ. of Anat. and Physiol.* Bd. XXIX. 1894.

(3) Lugaro: Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali. (Estratto dallo sperimentale. An. II, 1895).

(4) Magini: Communication faite au Congrès médical intern. de Rome. Avril 1894. — L'orientation des nucleoles des cellules nerveuses motrices dans le lobe électrique de la torpille dans l'état de repos et à l'état d'excitation. *Arch. italien. de Biol.* Tom. XXII, fasc. II, 1894.

cleolo, la dislocación de éste causaría en el axon un choque ó excitación mecánica, de la cual se seguiría la formación de una onda propagada al axon y destinada á producir una descarga en el órgano eléctrico.

Si este interesante fenómeno se confirmara y pudiera generalizarse al eje cerebro-espinal de todos los vertebrados, el descubrimiento de Magini constituiría un gran avance para el esclarecimiento de la mecánica fisiológica de la célula; desgraciadamente, Valenza, único autor que hasta ahora ha tratado de comprobar el fenómeno de la dislocación nucleolar, no le da valor alguno, suponiendo que la posición excéntrica del nucleolo es hecho normal y casi constante, tanto en reposo como en actividad.

En todos los citados experimentos, el excitante ha sido, ya la electricidad, ya la acción del aire, es decir, estímulos patológicos, sospechosos cuando menos de exagerar los efectos somáticos del estado funcional de las neuronas, y acaso responsables de la producción de alteraciones histológicas completamente anormales. A fin de eludir esta grave objeción, Demoor (1) y Pergens (2) han instituído experimentos consagrados á fijar la expresión anatómica del estado de actividad normal de las neuronas. El primero hace un estudio histológico comparado de los centros ópticos de los animales, en los cuales un ojo ha permanecido cierto tiempo cerrado, y encuentra, como característica somática de la fase de reposo, un aumento de la cromatina protoplásmica y un incremento en el volumen total de las neuronas. El segundo autor, analizando los efectos de la obscuridad sobre la retina de los peces, advierte, durante el reposo, aumento del volumen del núcleo y de la cantidad de cromatina de las células retinianas, y en la fase de actividad una retracción del núcleo y notable consumo de su cromatina.

Finalmente, Valenza (3), en un trabajo sobre los efectos de la excitación farádica en las células del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo, declara que, en la zona más fuertemente excitada, el núcleo de las neuronas se arruga, concentrándose la nucleína en el interior (*hipercromatosis central*); en tanto que en los territorios poco excitados, el núcleo se hincha y su cromatina se disloca hacia la periferia (*hipercromatosis periférica*). En cambio, no ha logrado confirmar las modificaciones señaladas por Hodge y Mann en la parte cromática del protoplasma, ni el aumento correlativo del cuerpo celular y núcleo, indicado por Hodge, Mann y Lugaro; antes al contrario, ha creído notar, durante la fase de fatiga, mengua marcada del volumen de estas partes. Niega también dicho autor to-

(1) Demoor: La plasticité morphologique des neurones cerebraux. *Arch. de Biol.*, 1896.

(2) Pergens: Action de la lumière sur les éléments de la retine. *Bull. de l'Acad. royale de médecine de Belgique*, 1896.

(3) Valenza: I cambiamenti microscopici delle cellule nervose nella loro attività funzionale, &. Napoli. 1896.

da relación entre la actividad funcional y la cantidad de cromatina protoplásmica. En su concepto, los estados *pyknomorfo* (oscuro) y *apyknomorfo* (claro) de Nissl, representarían caracteres celulares individuales, acaso debidos al grado de evolución de las neuronas.

En suma; del conjunto de los experimentos relatados, parece surgir como probable esta conclusión: el estado de actividad se asocia á una disminución tanto de la cromatina protoplásmica como del volumen del cuerpo celular; el estado de reposo se traduce por efectos contrarios.

De todos modos, demanda todavía este punto nuevas investigaciones, las cuales, si han de ser concluyentes, deben inspirarse en las ejecutadas por Pergens y Demoor, pues sólo haciendo obrar sobre los centros los estímulos fisiológicos, cabrá eliminar toda causa de error. Este criterio es el que defienden también Nissl y van Gehuchten.

#### CAMBIOS MORFOLÓGICOS CORRELATIVOS DE LOS DIVERSOS ESTADOS FUNCIONALES

La contractilidad de las células nerviosas ha sido aceptada por diversos autores, particularmente por Rabl-Rückhard, Ord, Duval y Lepine.

Mathias Duval (1), partiendo del hecho, descubierto por Wiedersheim, de la existencia de movimientos en las células cerebrales de un invertebrado (*Leptodera hialina*), ha imaginado una ingeniosa hipótesis, con la cual pretende explicar el sueño y los diversos estados funcionales de las neuronas. Para este sabio, las expansiones de las células nerviosas poseerían movimientos amiboides, y el contacto establecido entre el soma y ramificaciones nerviosas terminales, así como entre éstas y los apéndices dendríticos, podría aflojarse por retracción protoplásmica. De este modo se produciría la desasociación y el consiguiente reposo funcional de las células. Así, durante el sueño, las ramificaciones protoplásmicas de las pirámides se encogerían y dejarían de recibir las excitaciones arribadas de los órganos de los sentidos.

Por su parte, Lepine (2) independientemente de Duval, ha emitido también la idea de que, en diversos estados patológicos, especialmente en las parálisis motrices y sensitivas de las histéricas, las articulaciones establecidas entre las neuronas podrían hallarse aflojadas y suspenderse

(1) M. Duval: Hypothèses sur la physiologie des centres nerveux; théorie histologique du sommeil. *Société de Biol.*, 1895.

— Remarques à propos de la communication de M. Lepine. *Comp. rend. des séances de la Société de Biologie*, 1895.

(2) Lepine: *Revue de Médecine*. Août, 1894.

— Théorie mécanique de la paralysie hystérique, du somnambulisme, &c. *Compt. rend. des séances de la Société de Biol.*, 1895.

parcial ó totalmente el paso de las corrientes. Tambien Lugaro acepta, bien que con algunas reservas, el movimiento amiboide de los apéndices protoplásmicos.

Mientras que unos autores, como Kölliker, por ejemplo (1), combaten las citadas hipótesis, otros han tratado de apoyarlas en una base experimental, para lo cual han sometido los centros nerviosos á la acción de los anestésicos y observado después, sirviéndose del método de Golgi, las mutaciones morfológicas experimentadas por las neuronas. Demoor (2), el primero, ha creído sorprender en las células piramidales del conejo narcotizado por el hidrato de cloral, cloroformo, etc., un acortamiento y deformación de las dendritas, y sobre todo, la desaparición total ó parcial de los apéndices espinosos señalados por nosotros en las neuronas cerebrales. Como parece muy verosímil que las citadas espinas representen puntas de carga ó de recepción de corrientes, la retracción de las mismas (que de este modo se apartarán de las fibrillas nerviosas terminales, con las cuales se hallan en contacto) daría origen á la individualización ó desasociación de las neuronas. El estado de actividad correspondería, pues, á la turgencia y alargamiento de las espinas, y el reposo (sueño é inacción) á la retracción de estos apéndices.

Al mismo resultado han llegado asimismo Heger y Stefanowska (3). Mediante la eterización, y á favor de la excitación eléctrica de la corteza cerebral de los conejos de Indias, han observado también en ambos hemisferios, sobre todo en regiones profundas de la corteza, degeneraciones varicosas y desaparición de las espinas (*apéndices piriformes de Stefanowska*).

Para que estos hechos pudieran aceptarse sin reservas, sería preciso probar, primero, que no representan lesiones patológicas debidas á los agentes utilizados durante los experimentos, y después que las referidas mutaciones se dan también en las condiciones ordinarias del reposo fisiológico. Tanto más justificadas aparecen tales reservas, cuanto que, conforme hemos expuesto ya en otro lugar, basta una fijación tardía de las piezas nerviosas (cualquiera que sea el modo de muerte) en la mezcla osmiobicrómica (lo que precisamente ocurre en las partes profundas de éstas), para que el estado varicoso aparezca y las espinas se transformen ó falten por completo. En cambio, cuando las piezas destinadas al método

(1) *Kölliker*: Kritik der Hypothesen von Rabl-Rückhard und Duval über amoeboiden Bewegungen der Neurodendren. *Aus den Sitzungber. der Würzb. Physik-med. Gesellschaft. Sitzung.* 3 März 1895.

(2) *Demoor*: La plasticité morphologique des neurones cerebrales. *Arch. de Biol.* Tomo XIV, 1896.

(3) *M. Stefanowska*: Les appendices terminaux des dendrites cerebraux et leurs différents états physiologiques. *Travaux du Laboratoire de l'Institut Solvai*, fascículo III. Bruxelles, 1897.

de Golgi son pequeñas, las espinas se ven en todas las regiones del cerebro, y lo mismo en los animales muertos por hemorragia, que en los que se sacrifican por el cloroformo.

Acaso estas causas de error no han sido suficientemente eliminadas por Demoor, Heger y Stefanowska. De todos modos, creemos que el asunto exige nuevos experimentos. De él trataremos nuevamente con ocasión del estudio de la corteza cerebral y de las hipótesis histológicas del trabajo mental.

#### ALTERACIONES PATOLÓGICAS DE LA ESTRUCTURA CELULAR

Lejos de nuestro ánimo hacer aquí un estudio circunstanciado de la patología de las neuronas; este empeño nos arrastraría á un terreno extraño al plan de este libro; pero, no podemos tampoco desentendernos de algunas alteraciones estructurales recientemente descritas por los neurólogos, y las cuales, no sólo arrojan viva luz sobre los procesos nutritivos del protoplasma nervioso, sino que sirven de base á métodos valiosos de indagación anatómica.

Dividiremos los trastornos estructurales ocurridos en las células nerviosas, en cuatro grupos: *alteraciones traumáticas, tóxicas, infecciosas y nutritivas.*

**Alteraciones por influencia traumática.**—Como es sabido, Gudden y Forel, demostraron hace tiempo, que en un foco motor separado de sus raíces, las células nerviosas se atrofian y desaparecen con el tiempo, y que esta desaparición sobreviene tanto más pronto cuanto más joven es el animal y más cerca de las neuronas se practica la sección de los axones. Mas, tocante á las modificaciones íntimas producidas en las neuronas en los primeros días que siguen á la sección, las investigaciones de aquellos sabios dejaron un vacío que Nissl ha llenado brillantemente, aplicando su método de coloración con el azul de metileno. Los trabajos de Nissl (1) han probado, además, que, sea cualquiera el lugar de la sección del nervio y la edad del animal, las células separadas de sus axones reaccionan desde los primeros días, experimentando alteraciones cromáticas constantes y perfectamente revelables por las anilinas básicas. De la exactitud de las observaciones de dicho sabio, responden los trabajos de confirmación y

(1) *Nissl*: Ueber die Veränderungen der Ganglienzellen am Facialiskern der Kaninchen nach Ausreissung der Nerven. *Allg. Zeit. f. Psychiatr.* Bd. 48, 1892.

— Uber experimentell erzeugte Veränderungen an der Vorderhornzellen des Rückenmarkes bei Kaninchen. *Allg. Zeitschr. f. Psychiatr.* Bd. 48, 1892 (páginas 675-681).

— Uber eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgans, & *Centralbl. f. Nervenheilkunde und Psychatrie*, 1894.

ampliación llevados á cabo recientemente por Marinesco (1), Lugaro (2), Flatau (3), Colenbrander (4) y van Gehuchten (5).

*Focos motores.* — Las mutaciones de las neuronas motrices mutiladas, pasan por dos fases sucesivas: la *fase de reacción ó de licuación cromática*, y la *de reparación ó hipercromatosis*.

La *fase de reacción* se inicia desde las primeras veinticuatro horas subsiguientes á la lesión, llegando á su apogeo al sexto día para quedar estacionaria hasta el vigésimo quinto ó trigésimo. Esta fase se caracteriza por la desagregación (*cromatolisis* de Marinesco) de los husos cromáticos, la cual comienza cerca del axon, se propaga progresivamente á las regiones periféricas del soma, invadiendo, finalmente, las dendritas. La desaparición de los grumos sería para Marinesco consecuencia de la fragmentación ó pulverización de los mismos, cuya cromatina desagregada, teñiría casi uniformemente el soma; para v. Gehuchten, el proceso consistiría en una verdadera disolución de la substancia basófila en el jugo celular. Desapareciendo los husos, el retículo surge con gran evidencia, mostrándose hasta en los parajes antes ocupados por los gruesos grumos (van Gehuchten); lo que dicho sea de paso confirma plenamente nuestra opinión acerca de la naturaleza reticulada de los husos.

Al propio tiempo, el soma se hincha progresivamente, adquiriendo aspecto más ó menos vesiculoso, y el núcleo, incólume en lo referente á su estructura, es rechazado á la periferia, hasta ponerse en contacto con la membrana. Alguna vez, afirma van Gehuchten, se enclava el núcleo en el mismo cono de origen del axon. La dislocación del núcleo parece ser simple fenómeno mecánico resultante del aumento de la tensión del enquilema. En ocasiones, como se veía en la célula B (fig. 47), el núcleo forma eminencia en el contorno celular, cuya membrana se opone á su total eliminación.

*Fase de reparación.* — Iniciada desde el vigésimo ó vigésimo quinto día, llega á su apogeo al mes y medio de la lesión. El estado vesiculoso se modera; el soma disminuye de volumen; la cromofilia del protoplas-

(1) *Marinesco*: Théorie des neurones. *Presse Médicale*, París, 1894.

— Des polynévrites en rapport avec les lésions secondaires et les lésions primitives des cellules nerveuses. *Revue neurologique*, 1896.

— Pathologie de la cellule nerveuse. París, 1897.

(2) *Lugaro*: Nuovi dati e nuovi problemi nella patologia della cellula nervosa. *Rivista di patol. nervosa e mentale*, 1896.

(3) *Flatau*: Einige Betrachtungen über die Neuronlehre im Anschluss an frühzeitige experimentell erzeugte Veränderungen der Zellen des Oculomotoriuskern. *Fortschritte des Medicin*, 1896.

(4) *Colenbrander*: Over de structuur der Gangliencel nit den worsten Hoorn. Utrecht, 1896 (citado por v. Gehuchten).

(5) *v. Gehuchten*: Anatomie du system nerveux de l'homme, 2 ed. 1897, y

— L'Anatomie fine de la cellule nerveuse. Louvain, 1897.

ma, dependiente como hemos dicho de la disolución de los grumos, va progresivamente desapareciendo; finalmente, los husos se modelan, y el núcleo adopta su posición central. Durante este proceso de reparación, la materia basiófila del protoplasma no sólo se ha restaurado, sino que se ha hipertrofiado (*hipercromatosis*), ofreciendo las células del núcleo enfermo un aspecto más obscuro ó *pyknomorfo* que las del núcleo sano (Marinesco, v. Gehuchten).

Ulteriormente, según resulta de las investigaciones de Nissl, Marinesco y v. Gehuchten, etc., algunas, quizá muchas células del foco lesionado caen paulatinamente en atrofía y llegan á desaparecer. Otras,

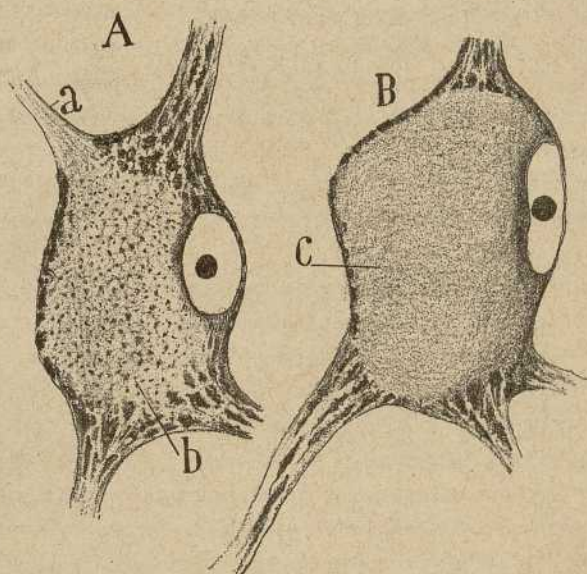


Fig. 47.—Dos células motrices del asta anterior de la médula dorsal del conejo, al cual, quince días antes, habíasele seccionado el nervio sacro-ciático mayor. — A, célula cuyos grumos cromáticos aparecen desagregados y cuyo núcleo yace periféricamente; B, célula con cromatolisis más adelantada. La cromatina subsiste solamente en las expansiones protoplásmicas y cerca del núcleo donde forma una masa homogénea. El núcleo estira fuertemente la membrana celular.

empero, descargadas de su hipercromatosis, recobran perfectamente su estructura normal, siendo imposible distinguir las por sus caracteres anatómicos de las neuronas del lado sano. Es probable, como afirma Flatau, que esas células atrofiadas y desaparecidas tres ó cuatro meses después de la lesión, correspondan á los axones seccionados cuyo cabo central no pudo entrar, durante su proceso regenerativo, en relación con las fibras musculares, y que las neuronas no atrofiadas pertenezcan á los axones que lograron reparar sus ramificaciones periféricas y engendrar nuevas placas motrices.



*Focos sensitivos.*—Las modificaciones tróficas provocadas por los traumatismos en los ganglios espinales, han sido estudiadas por Lugaro (1) en el conejo de Indias y perro con resultados bastante constantes y característicos. La sección nerviosa preliminar fue practicada tanto en la rama central como en la periférica.

Cuando la sección recae por fuera de los ganglios raquídeos, las células sensitivas, examinadas dieciocho ó veinte días después de la lesión, presentan una cromatolisis perinuclear manifiesta, que se prolonga hacia el cono de origen del axon. En ciertos casos, la cromatolisis se extiende á todo el protoplasma, pudiendo desenvolverse también el estado vesicular, y hasta la dislocación periférica del núcleo. Los resultados variables que se obtienen, dependerían, según Lugaro, de la diversa resistencia de las células á los efectos tróficos de la mutilación.

Ulteriormente, muchas células se destruyen sin pasar antes por la fase de regeneración cromática, y el tejido conectivo intersticial proliferaría rellenando los huecos.

Si la sección se efectúa entre los ganglios y la médula espinal, las células no sufren alteraciones esenciales; cuando más, presentan ligera disolución de la materia cromática.

Estos experimentos interesantes de Lugaro han sido confirmados substancialmente por Marinesco y v. Gehuchten. Los resultados obtenidos por Mering (2) y Flemming (Roberto) (3) son algo distintos.

Van Gehuchten, que en unión de M. Nelis ha estudiado en el conejo las alteraciones provocadas por la sección del pneumogástrico en el plexo gangliiforme de éste, ha notado, desde el cuarto día de la lesión, una cromatolisis central que progresa rápidamente hacia la periferia. Las células tienen aspecto de vesículas claras, uniformemente teñidas por el azul de metileno, y se hallan provistas de un contorno formado por granulaciones cromáticas todavía no disueltas. Desde el décimoquinto día de la sección, comienza la fase degenerativa que aboca á la destrucción definitiva de las neuronas. Falta, pues, la fase de regeneración cromática característica de los corpúsculos motores.

En suma; la sección del axon de los corpúsculos motores, así como la sección de la expansión periférica de los sensitivos, provoca en la cromatina un fenómeno de desagregación y disolución, iniciado en el centro celular y propagado progresivamente á la periferia. Pero mientras la cé-

(1) *Lugaro: Loc. cit.*, y *Sulle alterazioni delle cellule nervose dei gangli spinali in seguito al taglio della branca periferica ó centrale del loro prolungamento. Riv. di patol. nerv. e mentale*, 1896.

(2) *Mering: Neue experimentelle Arbeiten über die Pathologie der Nervenzelle. Fortschritte der Medicin*, 1897.

(3) *R. A. Flemming: The effect of ascending Degeneration on the Nerve Cells of the ganglia. The Edinburgh med. Journ. March.*, 1897 (citado por Flatau).

lula sensitiva muere de resultas de la mutilación, la motriz puede reparar sus grumos y alcanzar su perfecta normalidad.

La cromatolisis consecutiva á la lesión traumática de las expansiones celulares, es un fenómeno muy difícil de explicar. Sólo hipótesis nos ofrecen los sabios que se han consagrado al estudio de este árduo problema, y lo peor es que ninguna de ellas está al abrigo de graves objeciones. He aquí algunas :

*Teoría de Forel.*—Puesto que la célula nerviosa es una unidad, todas sus partes constitutivas son precisas para el buen régimen fisiológico de la neurona. El cuerpo celular influye sobre la nutrición de las expansiones y éstas influyen á su vez sobre la nutrición del soma. Cuando se extirpa una porción muy larga del axon, la neurona muere (arrancamiento de las raíces motrices), mas si se mutila una porción periférica de éste, la neurona puede restaurar la pérdida y recobrar su normalidad.

Contra este parecer milita el hecho referido por Lugaro de la destrucción completa de las neuronas sensitivas, aunque la sección de sus apéndices periféricos se verifique cerca de la piel.

*Teoría de Marinesco.*—La integridad anatómica de las neuronas está ligada al mantenimiento de las vías por las cuales aquéllas reciben las corrientes nerviosas. Un corpúsculo sensitivo cuya expansión periférica ha sido seccionada, degenera y muere, porque le falta la influencia trófica de la conmoción sensitiva arribada de la periferia; un corpúsculo motor cuyo axon ha sido mutilado sufre poco ó mucho, pero acaba por regenerarse, porque conserva integras sus conexiones con las colaterales reflejo-motoras y las de la vía piramidal, las cuales representan para aquél la fuente de las excitaciones funcionales. Hasta las células motoras no lesionadas podrían atrofiarse y desaparecer, á condición de faltarles la acción trófica de las colaterales sensitivas, como ocurre positivamente en la médula espinal de los amputados, años después de sufrida la mutilación (1).

Esta opinión de Marinesco es verdaderamente seductora, y no es extraño que haya obtenido los sufragios de neurólogos tan distinguidos como Goldscheider (2), Flatau y v. Gehuchten. Este último autor añade todavía que la suspensión de la acción trófica de las corrientes aferentes á las neuronas, puede acarrear la cromatolisis y atrofia de corpúsculos sensitivos de segundo orden, cuya ramificación nerviosa y protoplásmica no han sufrido ninguna lesión (atrofia del núcleo dorsal bulbar del vago de resultas de la sección de este nervio por debajo del ganglio yugular, atrofia de los focos terminales del acústico, previa sección del trayecto intra-cranial de este nervio en el conejo, etc.). Un hecho hay que parece contrariar esta teoría; en los focos motores separados de sus axones, no todas las células restauran su cromatina; algunas degeneran y mueren á pesar de hallarse, desde el punto de vista de sus conexiones, en las mismas condiciones tróficas que las compañeras. Empero, esta objeción podría perder toda su fuerza si, como cree van Gehuchten, se demostrara que algunos corpúsculos pierden el núcleo durante la fase de cromatolisis, por

(1) *Marinesco*: Ueber Veränderung der Nerven und des Rückenmarks nach Amputationen, & *Neurol. Centralblatt*, 1892.

(2) *Goldscheider*: Zur allgemeine Pathologie der Nervensystems. *Berliner klin. Wochenschrift*, 1894.

consecuencia de la exageración accidental de la dislocación periférica de dicho órgano.

Con la teoría de Marinesco convienen también las ideas de K. Schäffer (1). De resultas de la parálisis de la vía piramidal del cerebro, encuentra Schäffer graves perturbaciones de las células motrices de la médula, perturbaciones achacables á la suspensión de la acción trófica suscitada normalmente sobre los corpúsculos motores por las pirámides cerebrales. En sentir de este sabio, cuyas opiniones hallamos muy razonables, existen dos trofismos nerviosos: *el elemental* ó producido por lesión del axon ó de una parte de la célula en el resto de la misma; y *el sistemático*, provocado en una neurona por la lesión de otra célula dinámicamente enlazada con ella. Este trofismo sistemático se distingue en *homólogo* y *heterólogo*, según que se verifique entre dos ó más neuronas de igual naturaleza (motoras centrales y periféricas, por ejemplo), ó entre células de diversa significación (célula sensitiva con célula motriz).

Por nuestra parte, adoptaríamos de buena gana la teoría de Marinesco y van Gehuchten, la cual armoniza perfectamente con las ideas que tocante á la influencia desorganizadora del reposo funcional emitimos ya en 1890 (2); mas, para abandonar completamente nuestros escrúpulos, sería preciso probar que la mayor parte de los corpúsculos de los ganglios espinales carecen de arborizaciones peri-celulares. Porque si, como Dogiel parece admitir, casi todos ellos las ofrecen, la citada teoría resultaría inaplicable, dado que muchas neuronas aún desprovistas de expansión periférica continúan recibiendo corrientes por el soma, y acaso también por el glomérulo de arranque de la expansión principal (3).

*Teoría de Lenhossék*: En sentir de este sabio, los desórdenes acaecidos en las células nerviosas mutiladas no dependen del reposo funcional, sino de la imposibilidad en que se hallan de descargar sobre otras células las corrientes recibidas de las arborizaciones nerviosas. Así, la reacción inicial de los focos motores separados de sus raíces, provendría de la imposibilidad de dar salida á las excitaciones llegadas por la vía piramidal y colaterales sensitivas.

La hipótesis de von Lenhossék ha sido acogida, aunque con distingos y reservas, por Lugaro, el cual, para evitar la dificultad que implica el hecho de la persistencia de las neuronas sensitivas separadas de su prolongación central (con lo que, naturalmente, no pueden descargar éstas las excitaciones llegadas de la periferia ni las arribadas por las arborizaciones pericelulares), afirma que las células nerviosas presentan una resistencia muy variada á las acciones traumáticas; las sensitivas, por ejemplo, sufrirían graves daños por no recibir las excitaciones externas,

(1) K. Schäffer: Zur Lehre der cerebralen Muskelatrophie nebst Beitrag zur Trophic der Neuronen. *Monatschr. f. Psychiatr. u. Neurol.* H. I, 1897.

(2) Cajal: Manual de Anatomía patológica general, 1.ª edición, 1890, p. 354. Al hablar de las degeneraciones secundarias de los tubos nerviosos, decíamos: « Es preciso atribuir también este proceso al reposo ocurrido forzosamente en las fibras desde el momento en que se interrumpe su continuidad con el corpúsculo de donde reciben el movimiento. La teoría de Marinesco representa la generalización feliz de este principio á todos los desórdenes tróficos de las células.

(3) Véase Oloriz: Estructura de los ganglios sensitivos craneales. *Rev. trim. micr.*, núm. 3, 1897.

mientras que las motrices los experimentarían por no dar salida á los estímulos centrales.

Esta opinión, que viene á ser una transacción entre la de Marinesco y Lenhossék, tiene el inconveniente de no constituir una fórmula general, adoleciendo, además, de los defectos de las dos teorías que resume.

**Intoxicaciones.**—Numerosos son los trabajos que en estos últimos años se han emprendido al objeto de fijar las alteraciones estructurales ofrecidas por las neuronas en los diversos envenenamientos. Las perturbaciones celulares consignadas por la mayoría de los autores, son: cromatolisis y destrucción cromática, que va de la periferia al centro (Marinesco), lateralización del núcleo y, en algunos casos, vacuolización y hasta fragmentación del protoplasma. Estos resultados han sido confirmados por Detrio (1), Nissl (2), Frömmer (3), Marinesco (4) y Berkley (5), en las células nerviosas sensitivas y encefalo-raquídeas de los animales envenenados por el alcohol; por Nissl, Schäffer (6), Lugaro (7) y Marinesco (8), en los animales envenenados por el arsénico y por el plomo; por Nissl y Sarbo (9), en las neuronas de los animales intoxicados por el fósforo; por Vas (10) y Pandi (11), en los animales intoxicados por la nicotina; por

(1) *Detrio*: Experimentelle Untersuchungen über die Veränderungen der Ganglienzellen bei der acutem Alcoholvergiftung. *Centralbl. f. Nervenheilk. Psych.*, 1895.

(2) *Nissl*: Ueber experimentelle erzeugte Veränderungen an der Vorderhornzellen des Rückenmarkes bei Kaninchen. *Allg. Zeitschr. f. Psychiatr.* 1892. Bd. 48.

(3) *Frömmer*: Pathologische Veränderungen an Nervenzellen und ihre mikrophol. Darstellung. *Allg. Zeitschr. f. Psych.* Bd. 52, 1896.

(4) *Marinesco*: Nouvelles recherches sur la structure fine de la cellule nerveuse et sur les lésions produites par certaines intoxications. *La Presse Medicale*, n° 49. Juillet 1897.

(5) *Berkley*: Studies on the lésions produced by action of certains poisons on the Nerve-cell. *The medical News.*, 1897. Aug.

— Véase también su extensa monografía con microfotografías: Report in neurologie, III. *The Johns Hopkins Hospital Reports*. Vol. VI, n° 1, 1896.

(6) *Schäffer*: Ueber die Veränderungen der Nervenzellen beim experimentellen Blei-Arsens- und Antimonvergiftung. *Ungar. Arch. f. med.* Bd. II, 1893.

(7) *Lugaro*: Sulle alterazioni degli elementi nervosi negli avelenamenti per arsenico e per piombo. *Riv. di patol. nervosa e mentale*. Vol. II, fascic. 2, 1897.

(8) *Marinesco*: *Loc. cit.*

(9) *Sarbo*: Ueber die normal Structur der Ganglienzellen des Kaninchenrückenmarkes und über denen pathologische Veränderungen bei Vergiftungen mit Phosphor und Morphium. *Ungar. Arch. f. Medicin*, 1892.

(10) *Vas*: Zur Kenntniss der chronischen Nicotin und Alcoholvergiftung. *Arch. f. experimen. Pathol. u. Pharm.* Bd. 33.

(11) *Pandi*: Ueber die Veränderungen des Centralnervensystems nach cronischer Vergiftung mit Brom, Kokain, Nicotin und Antipyrin. *Ungar. Arch. f. Medicin*, 1896.

Acquisto y Pusateri (1), así como por Sacerdotti e d'Ottolenghi (2) en los animales envenenados por la urea ; por Etlinger et Nageotte (3), en las neuronas de la médula de animales auto-intoxicados por la separación experimental de las cápsulas supra-renales ; por Berkley (4), en los conejillos de Indias envenenados con el suero normal del perro, etc.

**Infecciones.** — Las toxinas segregadas por los microbios patógenos, provocan también en las neuronas motoras y sensitivas, alteraciones estructurales, cuyos rasgos más típicos son : la cromatolisis, bien periférica, bien difusa del protoplasma, y (cuando la lesión es muy graduada) la destrucción parcial del espongionplasma, y hasta el aspecto homogéneo del núcleo. En ocasiones, se ha observado además una proliferación compensadora de las células neuróglícas.

Las citadas lesiones han sido, con ligeras variantes, halladas por Beck (5) en la infección tetánica, por Marinesco en la rabia experimental del conejo (6) y en una infección especial provocada por el *bacillus botulinus* (7), por Lugaro (8), en la médula de los conejos de Indias muertos de peste bubónica experimental, por Sabrazès y Cabannes (9) en las células de la médula espinal del hombre muerto de rabia, por Piccinino (10) en la médula del hombre víctima de una enfermedad probablemente infecciosa : la *parálisis de Landry*.

**Lesiones nutritivas.** — Ciertos autores han fijado su atención en los desórdenes acaecidos en las neuronas más ó menos privadas de nutrimento, ora por causa de inanición, ora por efecto de las embolias, bien, en fin, por la influencia de focos hemorrágicos.

Los efectos de la nutrición insuficiente se distinguen en morfológicos y estructurales. Los *cambios morfológicos* han sido especialmente consig-

(1) *v. Acquisto y E. Pusateri* : Sull anatomia patologica degli elementi nervosi nell' uremia acuta sperimentale. *Riv. di patol. nerv. e mentale*, 1896, fasc. 10.

(2) *Sacerdotti e d'Ottolenghi* : Sulle alterazioni degli elementi nervosi nella dis-crasia uremica sperimentale. *Riv. di patol. nerv. e mentale*. Vol. II, fasc. 1, 1897.

(3) *Etlinger e Nageotte* : Lesions des cellules du systeme nerveux central dans l'intoxication addisonienne experimentale (decapsulation). *Compt. rend. de la Societ. de Biol.*, n° 31, 1896.

(4) *Berkley* : *Loc. cit.*

(5) *Beck* : Die Veränderungen der Nervenzellen beim experimentellen Tetanus. *Neurol. Centralbl.*, n° 24, 1894.

(6) *Marinesco* : *Loc. cit.*

(7) *Marinesco* : Lesions des centres nerveux produites par la toxine du bacillus botulinus. *Compt. rend. de la Societ. de Biol.*, n° 31, 1896.

(8) *Lugaro* : Alterazioni nervosi nella peste bubonica sperimentale. *Rivista d. patol. nerv. e mentale*. Vol. II, fasc. 6, 1897.

(9) *Sabrazès e Cabannes* : Note sur les lesions des cellules nerveuses de la moelle dans la rage humain. *Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière*, n° 3, 1897.

(10) *Piccinino* : Su di un caso di paralisi de Landry, &. *Annali di Neurologia*. An. XX, fasc. 2, 1897.

nados por aquellos sabios, Monti, por ejemplo (1), que se han servido preferentemente del método de Golgi. Estos trastornos son idénticos á los causados por el éter (véase más atrás), reduciéndose al aspecto varicoso de las dendritas, y á la desaparición de las espinas colaterales; el axon resistiría mucho tiempo sin alteración. Los *cambios estructurales*, entre los que deben mencionarse, sobre todo, la disminución progresiva de la substancia cromófila, la disgregación y licuación de los grumos cromáticos periféricos, la vacuolización y destrucción parcial del espongioplasma, etc., y la homogeneización del núcleo, han sido descritos por los cultivadores del método de Nissl, tales como Sarbo (2), Marinesco (3), Juliusburger (4), Schäffer (5), Dotto y Pusateri (6), Lugaro y Chiozzi (7), Ganfini (8), etc.

Las referidas alteraciones y singularmente la cromatolisis, han sido también halladas en estos últimos años, en muy diferentes enfermedades de los centros nerviosos: por Friedmann (9) en la mielitis aguda del hombre, por Alzheimer (10) en la atrofia muscular progresiva, por Schäffer (11), en la amiotrofia de los tabéticos, por Sadowsky (12) en las neuritis experimentales, por Juliusburger (13) en un enfermo víctima de la epi-

(1) *Monti*: Sur les alterations du système nerveux dans l'inanition. *Arch. ital. de Biol.* Tom. XXIV, p. 347.

— Sulla Anatomia patologica degli elementi nervosi nei processi da embolismo cerebrale. *Bolletino della Societ. medico-chirurgica di Pavia*, 15 Marzo 1895.

(2) *Sarbo*: Ueber die Rückenmarksveränderungen nach Verschlussung der Baucharterie. *Neurol. Centralbl.*, 1895.

(3) *Marinesco*: Lesions de la moelle consécutives á la ligature de l'aorte abdominale. *Compt. rend. á la Societ. de Biol.* Fev. 1896.

(4) *Juliusburger*: Bemerkungen zur Pathologie der Ganglienzellen. *Neurol. Centralbl.*, 1896.

(5) *Schäffer*: Ueber Nervenzellenveränderungen während des Inanition. *Neurol. Centralbl.*, n° 18, Sept. 1897.

(6) *G. Dotto y E. Pusateri*: Sulle alterazioni degli elementi della corteccia cerebrale secondari a focolai emorragici intracerebrali, &. *Riv. d. patol. nerv. e mentale*, n° 1, 1897.

(7) *Lugaro y L. Chiozzi*: Sulle alterazioni degli elementi nervosi nell'inanizione. *Riv. d. patol. nervosa e mentale*. Vol. II, fasc. 9, Octubre 1897.

(8) *Ganfini*: Sulle alterazioni delle cellule nervose de l'asse cerebrospinale consecutive á la inanizione. *Mon. zool. ital.*, n° 10, 1897.

(9) *Friedmann*: Ueber die degenerativen Veränderungen des Ganglienzellen bei akuter Myelitis. *Neurol. Centralbl.*, n° 1, 1891.

(10) *Alzheimer*: Ueber einen Fall von spinalen progressiven Muskelatrophie, &. *Arch. f. Psych.* Bd. 23, H. II, 1891.

(11) *Schäffer*: Sur l'origine de l'amyotrophie tabétique. *Revue neurologique*, n° 4, 1896.

(12) *Sadowsky*: Neurite experimentale par compression et lésions consecutives des centres nerveux. *Comp. rend. de Séances de la Soc. de Biol. Paris*, n° 12, 1896.

(13) *Juliusburger*: Bemerkungen zur Pathologie der Ganglienzelle. *Neurologisch. Centralbl.*, 1896, n° 9.

lepsia, por Colucci (1) en esta misma afección, por Crisafulli (2) en la parálisis progresiva de los enajenados, por Marinesco (3) y otros en diversas enfermedades de la médula y cerebro humanos.

Como era lógico esperarlo, en las afecciones crónicas de los centros, las alteraciones morfológicas corren parejas con las estructurales. El aspecto varicoso de las dendritas, la absorción de las espinas, la atrofia y deformación de los apéndices y aun de los tallos protoplásmicos gruesos, son lesiones particularmente notadas por Azoulay y Klippel (4) en la corteza cerebral de los afectos de parálisis progresiva de los enajenados, por Colella (5) en éste y otros trastornos mentales, por Tirrelli (6) en la locura epiléptica y otras alucinaciones, por Colluci (7) en la enfermedad epiléptica. No olvidemos tampoco que la citada atrofia varicosa fue ya consignada por Golgi (8) en las células nerviosas de los hidrófobos, por Andriezen (9) en el alcoholismo, por Ceni (10), y por Pernice y Scagliosi (11) en la difteria, etc.

Del conjunto de todas las observaciones que acabamos de exponer, y prescindiendo de algunos detalles en que los autores discrepan, se desprenden á nuestro juicio los siguientes datos: 1.º La materia cromática del protoplasma es un producto sumamente inestable que pasa rápidamente del estado semisólido al líquido en cuanto el dinamismo de la neurona sufre la menor perturbación. 2.º La cromatolisis, así como la disminución cromática del protoplasma, no son fenómenos específicos, es decir, característicos de tal ó cual estado morboso, pues se los halla en muy diversas enfermedades. 3.º Muy probablemente la cromatolisis re-

(1) *Colucci*: Contribuzione alla histologia patologica delle cellula nervosa in alcune malattie mentali. *Anal. di Neurologia*. Tom. XV, fasc. II, 1897.

(2) *Crisafulli*: Ulteriori contributo alla histologia patologica della paralisi generale progressiva. *Anal. di Neurologia*. Tom. XV, fasc. II, 1897.

(3) *Marinesco*: Des polynéuritis en rapport avec les lesions secondaries et les lesions primitives du cellules nerveuses. *Revue neurologique*, n° 5, 1896.

(4) *Azoulay et Klippel*: Des alterations des cellules de l'écorce cerebrale dans la paralyse générale, &c. *Compt. rend. des Séances de la Societé de Biol.* Paris, 19 Mai, 1894.

(5) *Colella*: Sulle fine alterazioni della corteccia cerebrale in alcune malattie mentali. *Atti della R. Acc. des Sciences*. Vol. I, 1893.

(6) *Tirrelli*: Sull' Anatomia patologica degli elementi nervosi in diverse frenosi e specialmente nella frenosi epiletica. *Annali di Freniatria*. Tom. V, fasc. II, 1895.

(7) *Colluci*: *Loc. cit.*

(8) *Golgi*: Ueber die pathologische Histologie der Rabies experimentalis. *Berliner klinische Wochenschrift*, n° 14, 1894.

(9) *Andriezen*: On some of the nervers aspects of the pathology of insanity. *Brain*, 1894.

(10) *Ceni*: Sulle effetti della tossina difterica negli elementi histologici del sistema nervoso. *Riforma medica*, n° 29, 30 y 31, 1896.

(11) *Pernice e Scagliosi*: Ricerche istologiche sul sistema nervoso nella infezione difterica. *Il Pisani*, anno 16, 2, 1895 (citado por Lugaro).

presenta un trastorno nutritivo accidental perfectamente compatible con la vida celular y casi siempre reparable, pues por un lado vemos restablecerse la disposición cromática normal en las neuronas previamente mutiladas, y por otro, se conocen casos citados por Goldscheider, Flatau (1) y Dejérine (2), en los cuales la cromatolisis no dió origen á ningún trastorno funcional, motor ó sensitivo. 4.º Conforme ha señalado Marinesco, la cromatolisis parece iniciarse de modo diferente, según que la neurona se afecte primaria ó secundariamente: cuando el trofismo de la neurona se altera por mutilación del axon, la licuación cromática comienza en el centro protoplásmico y cerca de la expansión funcional; mas si la perturbación nutritiva se debe á una alteración química del ambiente plasmático pericelular (hemorragias, anemias, intoxicaciones, inanición, etc.), la cromatolisis toma origen en la periferia del soma, corriéndose progresivamente á toda la célula. 5.º De los diversos factores constructivos de la neurona, el primero que se altera es la cromatina protoplásmica, sigue después el de las expansiones dendríticas, y sólo en último caso, se modifican el espongioplasma y el núcleo. La homogeneización, los desgarros, la vacuolización, etc., de estos dos últimos factores, acarrearán irremediabilmente la muerte celular.

(1) *Goldscheider u. Flatau*: Beitrag zur Pathologie der Nervenzelle. *Fortschrift. der Medicin.* Avril, 1897, n.º 7. Estos autores han provocado cromatolisis en la médula de animales envenenados por el hiposulfito de sosa y el nitrito malónico, ó simplemente sometidos á temperaturas elevadas, sin que dicha lesión acarreará durante la vida el menor trastorno nervioso.

(2) *Dejérine et Thomas*: Sur l'absence d'alteration des cellules nerveuses de la moelle épinière dans un cas de paralysie alcoolique en voie d'amélioration. *Compt. rend. des séances de la Société de Biol.*, 1 Mai 1897. En este caso, y á pesar de la persistencia de la parálisis, las neuronas de la médula se presentaban normales. En cambio, Dejérine señala muy acusada cromatolisis en la médula de una mujer muerta de pulmonía y sin perturbaciones funcionales del sistema nervioso. Véase *Dejérine*: Sur la chromatolyse de la cellule nerveuse au cours des infections avec hyperthermie. *Compt. rend. des séances de la Société de Biol.*, 17 Juill. 1897.

---



## CAPÍTULO VIII

### NEUROGLIA

Morfología de la célula de Deiters. — Tipo neuróglico de la substancia blanca. — Tipo neuróglico de la gris. — Célula epitelial. — Estructura de la neuroglia. — Consideraciones generales acerca de la significación funcional de los corpúsculos neuróglícos.

Las *células de neuroglia ó aracniformes* (por parecerse á una araña), llamadas también *corpúsculos de Deiters* — en honor de su descubridor — forman el armazón y soporte de la trama nerviosa de los centros. Este armazón separa por una parte las expansiones dendríticas y fibrillas nerviosas que no deben mantener contactos funcionales, y por otra, protege y sostiene los capilares sanguíneos.

El espesor de la urdimbre neuróglica varía mucho en los diversos centros; puede, sin embargo, afirmarse que es mucho más abundante en la substancia blanca que en la gris, y que en esta última, la cantidad de fibras neuróglícas guarda proporción con la cuantía de los tubos medulares que la recorren. Es de notar también la gran riqueza de este armazón fibrilar en las zonas limitantes ó superficiales de los focos encefálicos, así como en torno del epéndimo (Weigert).

#### MORFOLOGÍA DE LAS CÉLULAS NEURÓGLICAS

Por lo común, el corpúsculo neuróglíco, se caracteriza por su forma estrellada y por el extraordinario número de las expansiones radiadas que suministra; empero, su morfología cambia mucho en las distintas substancias de los centros, consintiendo una distinción en tres tipos celulares, anatómica y acaso fisiológicamente diversos: 1.º, la *célula neuróglíca fibrilar* ó de largas fibras (elementos de la substancia blanca); 2.º, la *célula neuróglíca de expansiones cortas* (*células protoplásmicas* de Andriezen) ó elemento neuróglíco de la substancia gris; y 3.º, la *célula neuróglíca epitelial*.

**Células neuróglícas de largas expansiones ó corpúsculo de la substancia blanca.** — Llamadas también *corpúsculos de largas radiaciones* (Langstrahler), por Kölliker, *elementos de radios lisos* por Retzius, *células fibrilares* por Andriezen, es el tipo conocido de más antiguo, gracias á la facili-

dad con que se puede aislar en las preparaciones disociadas; á él se refieren sobre todo las descripciones clásicas de Deiters, Ranvier y Golgi.

Trátase de un corpúsculo de soma diminuto (de 6 á 11  $\mu$ ) cuya superficie aparece erizada de crestas y de expansiones conoideas insinuadas en los intersticios de las fibras meduladas. De todo su contorno protoplásmico, y especialmente de los cabos de las crestas, parte un número considerable de filamentos (de 20 á 40 ó más) que divergen en todos sentidos, cruzando una gran parte de la substancia blanca é insinuándose, á menudo, en la gris inmediata. Estos hilos, brotados frecuentemente de un pedículo

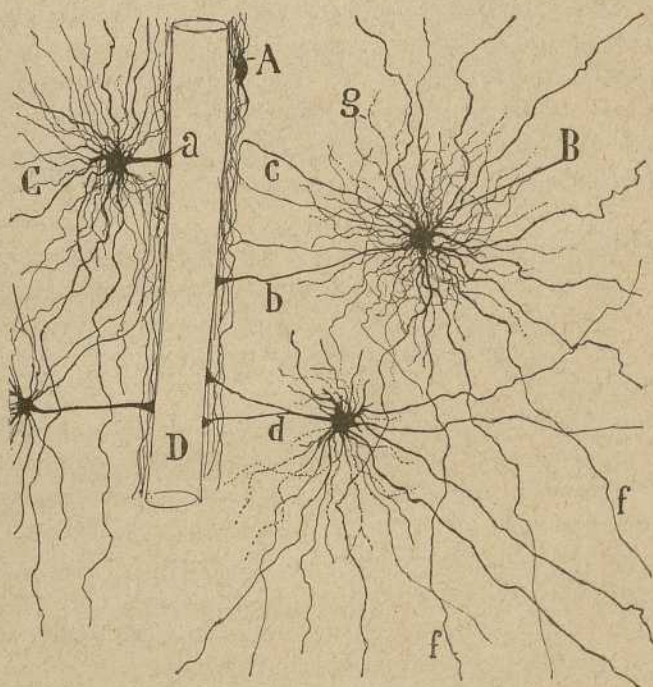


Fig. 48.—Células neuróglicas de la substancia blanca del cerebro del hombre adulto.—Método lento de Golgi.—A, célula neuróglica perivascular aplanada; B, célula neuróglica de largas expansiones; C, corpúsculos neuróglicos pediculados; D, vaso capilar; *a*, pedículo inserto en el endotelio vascular; *b*, otro pedículo vascular más largo y delgado; *d*, otro bifurcado; *c*, expansiones largas que se doblan al llegar al vaso para engendrar la adventicia perivascular; *f*, apéndices lisos y larguísimos; *g*, apéndices finos y cortos.

corto común á varios (fig. 48), son lisos ó ligeramente varicosos, y trazan ondulaciones para acomodarse á las curvas de los tubos conductores; en su camino rara vez se dicotomizan como no sea cerca de su origen, y después de un trayecto variable, parecen terminar libremente.

Un examen atento de las células neuróglicas de la substancia blanca del cerebro humano (fig. 48) nos ha persuadido de que no todas las ex-

pansiones tienen igual longitud ni el mismo paradero. Bajo este aspecto, cabe distinguir tres clases de filamentos: 1.º Filamentos divergentes, extraordinariamente finos, de aspecto granuloso, colorables en amarillo ó amarillo café por el cromato argéntico, y terminados libremente no lejos del soma (fig. 48, *g*). 2.º Filamentos gruesos, lisos y extraordinariamente largos (fig. 48, *f*), tan largos, que, á menudo y en preparaciones bien impregnadas por el cromato de plata, pueden seguirse más de un milímetro. Frecuentemente, como Andriezen ha descrito (1) dichas fibras, tras un curso variable, se aplican á los vasos, á lo largo de los cuales corren paralelamente, engendrando una especie de *adventicia neuróglia*, destinada, según el citado autor, á amortiguar los choques demasiado violentos de la onda sanguínea. 3.º Apéndices vasculares descubiertos por Golgi, los cuales, ordinariamente gruesos y no ramificados, se insertan, después de un curso casi rectilíneo, sobre el endotelio de un capilar vecino, y, á beneficio de un ensanchamiento cónico (fig. 48 *a, b*). En algún caso, dicha prolongación se bifurca ó trifurca generando dos ó más conos terminales.

De todas las expansiones citadas, sólo son constantes las gruesas y largas, que corresponden precisamente á las coloreables por el método de Weigert (véase más adelante); las finas y granulosas, así como los pedículos vasculares, faltan en muchas células y en determinadas regiones de la substancia blanca.

La trama fibrilar intersticial separatoria de los tubos nerviosos, está casi exclusivamente constituída por las fibras neuróglícas largas, las cuales se entrecruzan en todas direcciones, aunque dominando la paralela á los citados tubos, como Andriezen y Weigert han demostrado. Todo vaso delgado ó grueso lleva consigo un acompañamiento de hebras neuróglícas dispuestas en haces irregulares, y constitutivas de un forro ya completo ya incompleto (*adventicia neuróglia*). En ciertos vasos, los haces neuróglícos parecen marchar por solo un lado.

¿Cuál es la suerte final de las fibrillas neuróglícas largas? Ranvier, cuyos estudios han recaído preferentemente en el tipo neuróglíco de la substancia blanca, afirma que dichas fibras no tienen principio ni fin, continuándose las emanadas de una célula con las llegadas de otra. El cuerpo mismo del elemento neuróglíco, no sería otra cosa que un punto de entrecruzamiento de las fibrillas, las cuales podrían atravesar de parte á parte y en distintos sentidos el protoplasma granuloso de la célula (2).

(1) *Andriezen*: *British Medical Journal*, July 28, 1893. Véase sobre todo su trabajo: *On a system of fibre-cells surrounding the blood-vessels of the Brain of Man and Mammals and its Physiological Significance, & Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, 1893. Bd. X. H. 11.

(2) *Ranvier*: *De la neuroglie. Comp. rend.* Jun. 1892.

— *De la neuroglie. Arch. de physiol. nor. et pathologique*, 19 Feb. 1893.

Este dictamen, que había parecido harto arriesgado á los histólogos, ha tenido recientemente una brillante confirmación en los trabajos de Weigert (1), quien, fundándose en los resultados logrados con un método especial de coloración, afirma también la ausencia ó, al menos, la imposibilidad de reconocer la existencia de cabos terminales en los hilos neuróglícos; éstos no se anastomosan ni ramifican jamás, y pasarían de un corpúsculo á otro de la neuroglia, sin tener con el protoplasma sino relaciones de contigüidad.

Por lo contrario, todos ó casi todos los histólogos que han aplicado á la neuroglia el método del cromato de plata (Golgi, Cajal, Martinotti, v. Gehuchten, Kölliker, Retzius, P. Ramón, Azoulay, etc.), admiten la libre terminación de las fibras neuróglícas y su continuación substancial con el protoplasma celular.

Por nuestra parte, y después de nuevos estudios acerca de esta cuestión (2), y á pesar de las razones alegadas por Weigert, nos ratificamos en nuestro antiguo parecer de la terminación libre de las fibras neuróglícas, con el cual armonizan los siguientes hechos: 1.º Las expansiones de las células neuróglícas embrionarias se terminan libremente; 2.º, el pedículo vascular y las prolongaciones más finas de dichos corpúsculos acaban también por extremos libres; 3.º, las prolongaciones del tipo neuróglíco de la substancia gris (véase más adelante), cuyo parecido morfológico é histológico con el de la substancia blanca no puede desconocerse, acaban constantemente por puntas libres á muy corta distancia de la célula. En vista de estos hechos, parece poco probable que las fibras largas de los corpúsculos neuróglícos de la substancia blanca se comporten de otra manera. Añadamos aún, que en el cerebello, como Terrazas y nosotros hemos tenido ocasión de comprobar (3), las fibrillas largas cruzan á menudo la capa de los granos, así como la molecular, acabando libremente debajo de la *pia-mater* ó en la superficie endotelial de los capilares. En suma; á nuestro juicio, las fibrillas neuróglícas largas se terminan libremente (á menudo, en superficies exteriores ó en paredes vasculares); pero antes de alcanzar su fin, pueden recorrer larguísimas distancias á través de las substancias blanca y gris, y sustraerse, por consiguiente, á una persecución total de su itinerario.

Como resultado de adaptaciones al terreno, el corpúsculo neuróglíco de la substancia blanca, puede adoptar diversidad de formas, entre las cuales, las mejor definidas son: 1.º El *tipo normal estrellado* (la célula

(1) C. Weigert: Beitrage zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia, & Frankfurt a Main, 1895.

(2) Cajal: Algo sobre la significación fisiológica de la neuroglia. *Rev. trim. microgr.* Año II, n.º 1, 1897.

(3) Terrazas: La neuroglia del cerebello, etc. *Revista trimestral micrográfica*, número 1, 1897.

más común), cuyos apéndices marchan en todas direcciones. 2.º El *tipo aplanado perivascular* (corpúsculo descubierto por Andriezen), y caracterizado por su situación inmediata á un capilar y por emitir dos penachos polares destinados á la adventicia neurógica del vaso. 3.º El *tipo bifasciculado*, muy común en la sustancia blanca del cerebelo y médula (fig. 49), y en el cual los apéndices brotan de los polos del soma, constituyendo hacccillos dirigidos paralelamente á los tubos. 4.º El *monofasciculado* ó *monoradiado* descrito por Martinotti (1) en la superficie de la corteza cerebral (confirmado por Andriezen y otros), y el cual posee figura aplanada y sólo emite expansiones descendentes ramificadas, y tan largas que pueden pasar del tercio externo de la sustancia gris, etc.

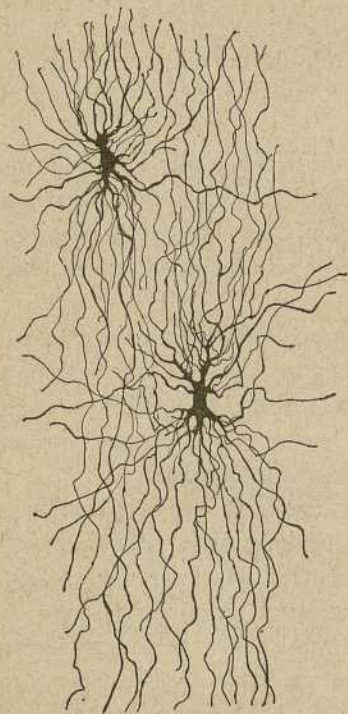


Fig. 49. — Células neurógicas de la sustancia blanca del cerebelo adulto del hombre. Método lento de Golgi.

**Células neurógicas de la sustancia gris** (*células de cortas radiaciones* de Kölliker (Kurzstrahler), *elementos de radiaciones rizadas* de Retzius (Krausskahlen), *células protoplásmicas* de Andriezen). — Los histólogos anteriores á Golgi, y aun este mismo sabio (2), no distinguieron claramente la neuroglia de la sustancia blanca, de la de la gris. Ya en 1888 (3), nosotros habíamos señalado en el cerebelo

de las aves, las profundas diferencias morfológicas que separan los tipos neurógicos de la capa de los granos, de los que pueblan la sustancia blanca; pero es preciso confesar que sólo Kölliker (4) y Andriezen (5) han insistido lo bastante en la referida distinción, estudiando minuciosamente la morfología de los elementos neurógicos de la corteza gris cerebral de los mamíferos. Estos elementos han sido también perfectamente

(1) *Martinotti*: Contributo allo studio della corteccia cerebrale e all' origine centrale dei nervi. *Annali di Freniatria*. Vol. 1, 1889.

(2) *Golgi*: Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1895.

(3) *Cajal*: Estructura de los centros nerviosos de las aves. *Revista trimestral de Histol. nor. y patol.*, n° 1, 1888.

(4) *Kölliker*: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. II, 1893.

(5) *Andriezen*: *British medical Journal*. Jul. 28, 1893.

descritos por Retzius (1) en el cerebro de los mamíferos, y por Azoulay (2) en la médula espinal humana. También Greppin (3), á vuelta de algunas aseveraciones que nos parecen arriesgadas, distingue ambos tipos neuróglícos: uno formado de cortas y rugosas expansiones, y otro caracterizado por la longitud notable de sus apéndices.

Aparte su exclusivo yacimiento en la substancia gris, cuatro rasgos caracterizan perfectamente dicha especie neuróglíca: 1.º, ofrecer un gran número de expansiones (mayor que el de las células neuróglícas de la substancia blanca) ramificadas y relativamente cortas, pues casi nunca pasan de 2 centésimas de milímetro; 2.º, presentar cada expansión cubierta, bien de excrecencias irregulares (á veces de verdaderas laminillas), bien de numerosas espinas ó apéndices cortos, varicosos y más ó menos ramificados; 3.º, acabar todas las expansiones á la misma distancia de la célula; 4.º, carecer en absoluto de afinidad por el violeta de metilo del método especial de Weigert para el teñido de las fibras neuróglícas.

Por la forma, situación y conexiones del soma y apéndices de las células neuróglícas pequeñas ó de la substancia gris, estas se distinguen en tres variedades:

1.º *Corpúsculos perivasculares*.—Poseen un soma triangular ó irregular, cóncavo por una cara que toca á un capilar y estrellado por la otra, de la que parten numerosos filamentos ramificados, flexuosos y penniformes (fig. 50 C).

(1) *G. Retzius*: Ueber den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugethieren. *Biologiska Foreningens Förhandlingar*. Mars. 1891, n.º 4 á 6.

— Véase también su importante trabajo: Die Neuroglia des Gehirns des Menschen u. beim Säugethiere. *Biol. Untersuch. Neue Folge*. Bd. VI, 1894.

(2) *Azoulay*: Note sur les aspects des cellules neuroglíques dans les organes nerveux de l'enfant. *Compt. rend. des séances de la Société de Biol.* Paris, 10 Mars 1894.

(3) *Greppin*: Ueber die Neuroglia der menschlichen Hirnrinde. *Anat. Anzeiger.*, n.º 9, 1893.

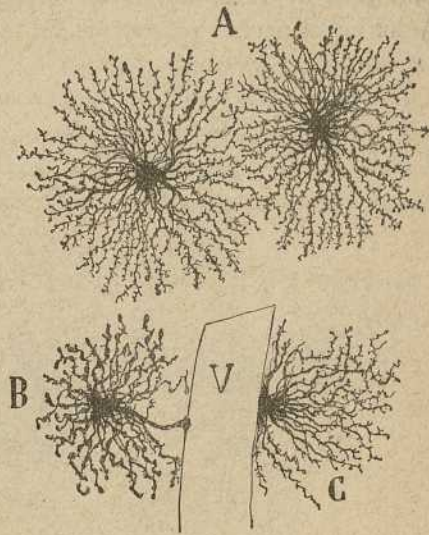


Fig. 50. — Células neuróglícas de la substancia gris del cerebro humano adulto.— A, corpúsculos independientes; B, célula con pedículo vascular; C, célula perivascular. (Método de Golgi).

2.º *Corpúsculos estrellados independientes*.—Estos son los más numerosos, exhibiendo un número extraordinario de expansiones divergentes, penniformes y onduladas, ninguna de las cuales parece hallarse en contacto con los capilares (fig. 50 A).

3.º *Corpúsculos pediculados*.—Bien descritos por Andriezen y Retzius, parecen menos abundantes que los anteriores, de quienes discrepan tan sólo por exhibir un corto ó largo pedículo, ya ramificado, ya liso, inserto, á favor de un ensanchamiento, en la pared de un capilar. Retzius, que los ha impregnado en la corteza del feto humano, los designa, por alusión á su forma, *podasteroide gliacitos* (fig. 50 B).

4.º *Corpúsculos caudales ó en forma de cometa, etc.*—Perfectamente descritos y dibujados por Retzius y señalados asimismo por nosotros y Andriezen, tales células son casi exclusivas de la primera capa cerebral. Entre ellas, domina el tipo caudal; pero afectan también otras figuras:

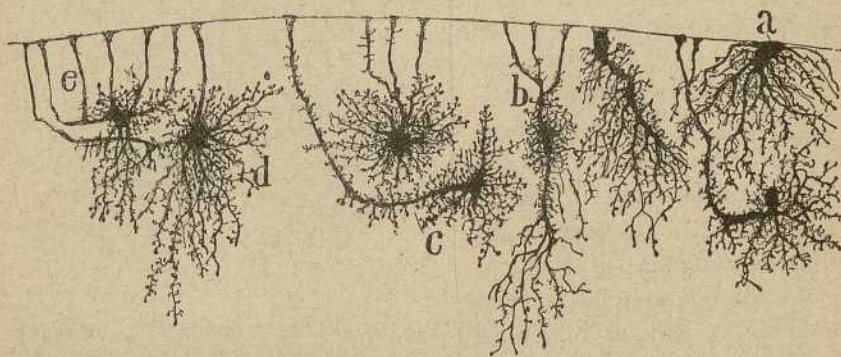


Fig. 51. — Células neuróglícas caudales y de otros tipos de la primera capa cerebral (gato de ocho días).

unas veces se modelan en estrellas provistas de un rabo penniforme, arqueado y dirigido á la pía-mater; otras afectan la figura de doble guirnalda ó de doble penacho, ya, en fin, el soma, yacente en la superficie de la pía, dirige el tallo y sus ramificaciones hacia abajo, produciendo una elegante arborización descendente. En la fig. 51, tomada del cerebro del gato de ocho días, casi todas las expansiones periféricas se veían terminar mediante eminencias cónicas en la superficie cerebral; verosímilmente, todos estos apéndices representan pedículos vasculares.

5.º *Células en forma de horquilla ó de cola de caballo*.—Residen en la corteza cerebelosa y fueron descubiertas por Golgi (fig. 52 a). El soma de tales corpúsculos carece inferiormente de expansiones, mientras que de su lado periférico brota uno, dos, á veces más tallos paralelos verticales y terminados en la pía por espesamientos cónicos. Durante su trayecto ascendente, estas fibras aparecen recubiertas de infinidad de excrecencias varicosas y ramificadas.

6.º *Corpúsculos neuróglícos peri-celulares*.—Golgi, Nissl y Andriezen y Lugaro (1) han mencionado la existencia de elementos neuróglícos aplanados y menudos, que se pondrían en íntimo contacto con el soma de las células nerviosas. Nuestras investigaciones con el método de Nissl (2), confirmadas por Lugaro (3), demuestran que las citadas células son á ve-

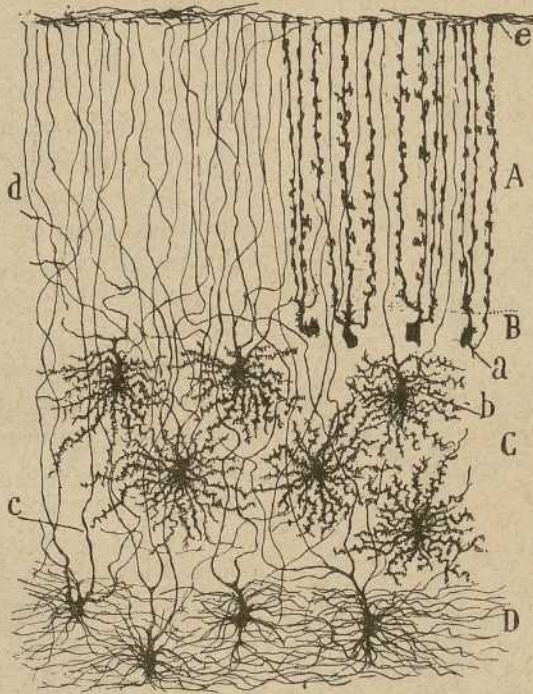


Fig. 52. — Neuroglia del cerebelo. (Reunión de las revelaciones de los métodos de Weigert y de Golgi). — A, zona molecular; B, células de Purkinje; C, zona de los granos; D, substancia blanca; a, células de penacho; b, células estrelladas con expansiones cortas para los granos y largas para la capa molecular; c, expansiones largas para la capa molecular procedentes de neuroglia de la substancia blanca (según Terrazas).

ces muy numerosas, pudiendo reunirse en torno del soma de una pirámide tres, cuatro y hasta seis de las mismas. A menudo, tales células residen debajo de la porción basilar del soma y como si escoltaran el segmento originario y amielínico del axon. Pero la disposición más interesante bajo

(1) Lugaro: Sulla struttura del nucleo dentato del cervelletto nell uomo. *Mon. zool. italiano*. Fasc. I, 1895.

(2) Cajal: Sobre las relaciones de las células nerviosas con las neuróglícas. *Rev. trim. microgr.* Año I, n.º 1, 1896.

— Algo sobre la significación de la neuroglia. *Rev. trim. micr.*, n.º 1, 1897. Año II.

(3) Lugaro: *Rivista di Patologia nervosa e mentale*. Vol. I, 1896.



este aspecto nos la ofrece la capa molecular del cerebelo del conejo (figura 54 B). En esta capa se hallan numerosas células de Golgi provistas de axon descendente, y debajo del soma, y sobre todo á lo largo del axon, se advierte una pléyade descendente formada por 6, 8 y hasta 10 ó 12 núcleos indudablemente de células neuróglícas, cuyo oficio parece ser el

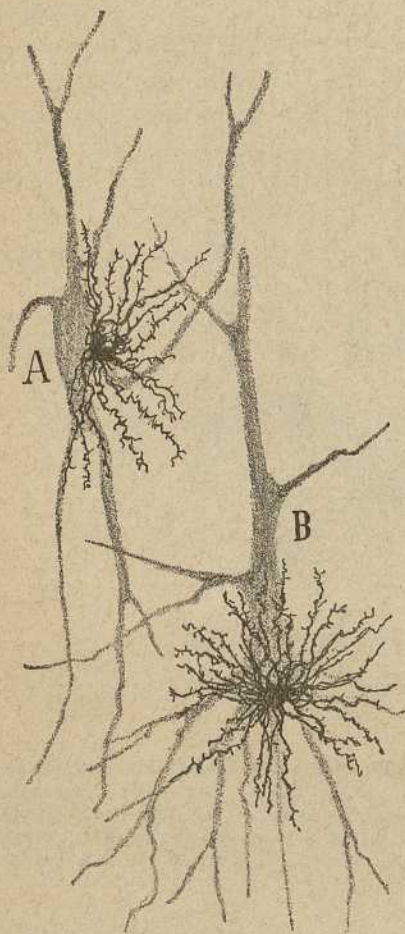


Fig. 53. — Células neuróglícas pericelulares de la corteza cerebral del hombre adulto. (Método de Golgi).

la substancia gris, se encuentran corpúsculos neuróglícos muy robustos, provistos de dos clases de expansiones: unas gruesas, cortas, ramificadas y recubiertas de apéndices colaterales vellosos, á menudo de verdaderas crestas ramificadas; y otras que, después de exhibir en su porción inicial este mismo aspecto veloso, se tornan paulatinamente lisas, adquieren afinidad por el color del método de Weigert, y, atravesando luego la capa molecular del cerebelo, se terminan en la *pia-mater*. Es indudable que

impedir el contacto del cilindro-eje con las expansiones protoplásmicas vecinas. En el cerebro hemos visto también algún corpúsculo neuróglíco íntimamente aplicado al tallo radial de las células piramidales. Respecto á sus propiedades morfológicas, los corpúsculos pericelulares coinciden completamente con los tipos anteriores; el soma, más ó menos curvilíneo, toca por un lado al protoplasma nervioso, en tanto que por el contorno y opuesta cara emite numerosas expansiones penniformes, en parte libres, en parte aplicadas á la superficie de los apéndices protoplásmicos. En la figura 53 reproducimos dos células neuróglícas de esta especie tomadas del cerebro del hombre adulto. La impregnación había á la vez ennegrecido la célula nerviosa y su neuroglia protectora; pero, merced al empleo de un buen objetivo de inmersión, cabía distinguir perfectamente las expansiones de ambas especies celulares.

#### Células neuróglícas mixtas. —

En la capa de los granos del cerebelo y quizá en otras regiones de

tales células, bien descritas recientemente por Terrazas (1), participan de las propiedades del tipo neuróglico ó protoplásmico de la substancia gris y del tipo fibrilar ó el de la substancia blanca, constituyendo, por tanto, una transición entre las mismas (fig. 52 b).

**CÉLULAS EPITELIALES.**—Representan casi la única neuroglia de los peces, batracios y reptiles, en los cuales, como más adelante tendremos ocasión de ver detalladamente, las cavidades ventriculares se hallan revestidas de un epitelio larguísimo provisto de: un cuerpo ovoideo portador del núcleo y yacente cerca de la citada cavidad; un tallo radial lar-

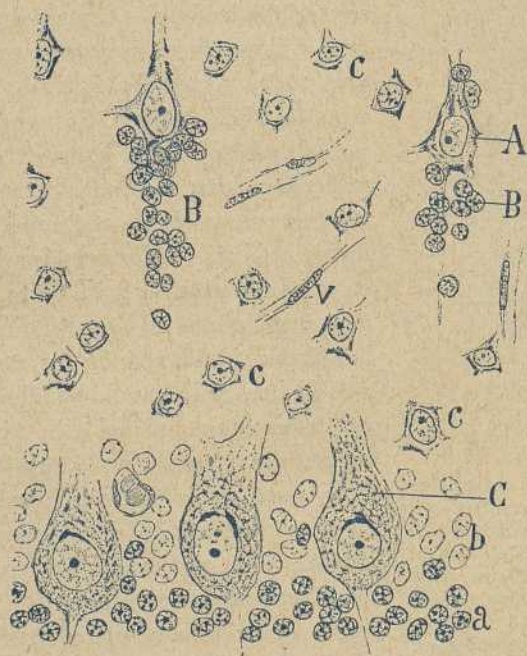


Fig. 54. — Capa molecular y células de Purkinje del cerebelo del conejo. (Método de Nissl). — A, células de Golgi dislocadas; B, pléyade de núcleos neuróglícos situados en torno del axon; C, células de Purkinje; a, núcleo de los granos.

guísimo que cruza gran parte de la substancia gris y blanca y exhibe colateralmente multitud de excrecencias irregulares y ramificadas; y un penacho de ramas periféricas continuadas con el tallo y terminadas todas, ó en su mayor parte, por espesamientos cónicos alineados en la superficie exterior del centro nervioso (fig. 55).

En las aves y mamíferos, las células epiteliales son mucho más cortas y pequeñas. Salvo algunos parajes de la médula y bulbo, en donde el epitelio se conserva casi tan largo como en los vertebrados inferiores, las ci-

(1) Terrazas: *Loc. citat.*

tadas células han atrofiado su cabo periférico, el cual, en vez de llegar á la superficie exterior del foco nervioso, se descompone cerca del soma en un penacho de filamentos varicosos y vellosos, terminados libremente en plena substancia blanca (cerebro) ó en plena substancia gris (médula espinal).

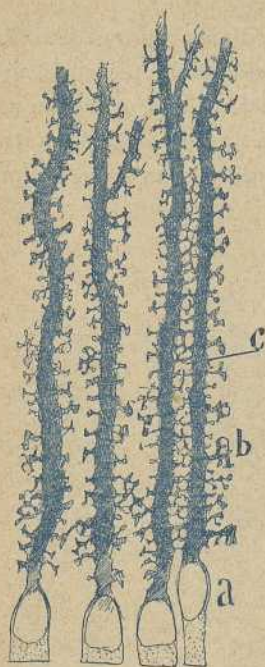


Fig. 55. — Células epiteliales del cerebro intermedio de la rana adulta. (Método de Ehrlich). Obj. 1'30, Zeiss. a, cuerpos celulares pálidos; b, excrecencias colaterales fuertemente coloreadas; c, crestas colaterales.

y provista de anchas expansiones laminares en la retina y mucosa olfativa de todos los vertebrados, se presenta mucho más delgada y guarnecida de más finas expansiones en el eje cerebro-raquídeo. El estudio circunstanciado de estas variantes morfológicas se hará en el capítulo correspondiente (2).

(1) Véase nuestro trabajo: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Revista trim. micr.* Tomo I, 1896.

(2) El que desee detalles acerca de la morfología de estas células, consulte: *Cl. Sala: La neuroglia de los vertebrados.* Tesis. Barcelona, 1894.

En los vertebrados inferiores, donde la célula epitelial ha conservado toda su importancia, los contornos del tallo periférico, particularmente durante el tránsito de éste por las zonas donde se esparcen fibrillas nerviosas terminales, exhiben, como dejamos dicho, gran número de excrecencias colaterales, revelables tanto por el método de Golgi (Oyarzum, Cajal, P. Ramón, Edinger, etc.), como por el de Ehrlich (1). Estas excrecencias ramificadas, entre las cuales vienen á alojarse las expansiones de las neuronas, representan las vellosidades de los corpúsculos neuróglícos de la substancia gris. Falta, pues, en dichos vertebrados el corpúsculo especial de la substancia blanca de los mamíferos; lo que dicho sea de pasada prueba la gran importancia funcional del tipo neuróglíco arborescente ó velloso de la substancia gris, y la ninguna subordinación (por lo menos en su primera aparición) de las expansiones neuróglícas vellosas al número, forma y posición de los capilares sanguíneos.

La forma de la célula epitelial varía mucho en los distintos focos nerviosos; gruesa

## ESTRUCTURA DE LAS CÉLULAS NEURÓGLICAS

Cuando, á ejemplo de Deiters, Ranvier, Kölliker y otros, se estudian las células neuróglicas de la substancia blanca en los preparados disociados (maceración de la substancia gris fresca en bicromato de potasa diluido, disociación por agitación, coloración en picro-carmin ó hematoxilina, examen en glicerina, etc.), el soma nos muestra un contenido finísimamente granuloso y una superficie cruzada por crestas que marchan en diversidad de direcciones. Como Ranvier señaló primeramente, cada una de estas crestas parece ser la continuación intracelular de un filamento neuróglico, el cual estaría envuelto en un magma de protoplasma gra-

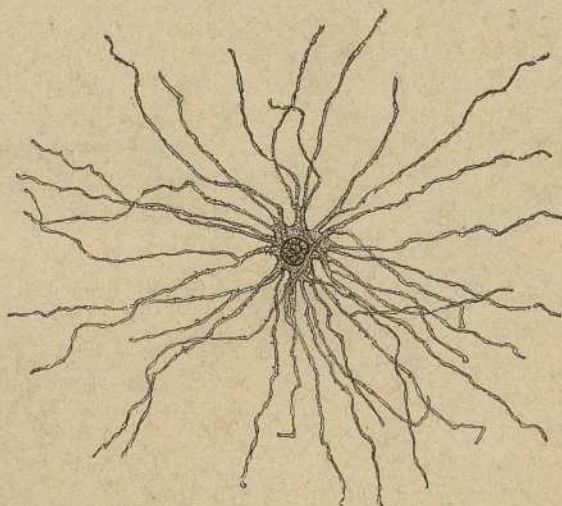


Fig. 56. — Célula de neuroglia de la substancia blanca de la médula espinal del buey. Disociación por el bicromato de potasa diluido (maceración por tres días). Coloración con picro-carmin.

nuloso. Con todo, en muchas células es imposible cerciorarse bien de las relaciones de dichos hilos con el protoplasma, semejando más bien simples expansiones ó prolongaciones de éste (fig. 56).

A Carlos Weigert, ilustre técnico y neurólogo, debemos un método de coloración de la neuroglia, que permite estudiar fácilmente la estructura del protoplasma neuróglico. Las investigaciones de este sabio, confirmadas plenamente por nosotros, demuestran que el corpúsculo neuróglico de la substancia blanca contiene dos cosas: 1.º, un protoplasma finamente granuloso, indiferenciado, acumulado especialmente en el soma y en el arranque de los apéndices principales, é incolorable por el violado de metilo; y fibras hialinas, cilíndricas, lisas de contorno, no

ramificadas ni anastomosadas, las cuales cruzan el protoplasma en diversos sentidos y atraen vivamente el violado de metilo del método de Weigert. Estas son aquellas fibrillas larguísimas cuyo curso total es tan difícil de perseguir, y las cuales, después de penetrar en las capas grises, se concentran en la superficie exterior del cerebro y cerebelo, así como en torno de los vasos, á los que forman la adventicia neurógica señalada por Andriezen. El protoplasma indiferenciado junta entre sí tales fibrillas, acompañándolas solamente en cortísimo trayecto.

En la fig. 57 A, mostramos dos células neurógicas de la substancia blanca del cerebelo humano, teñidas por el método de Weigert. Advier-

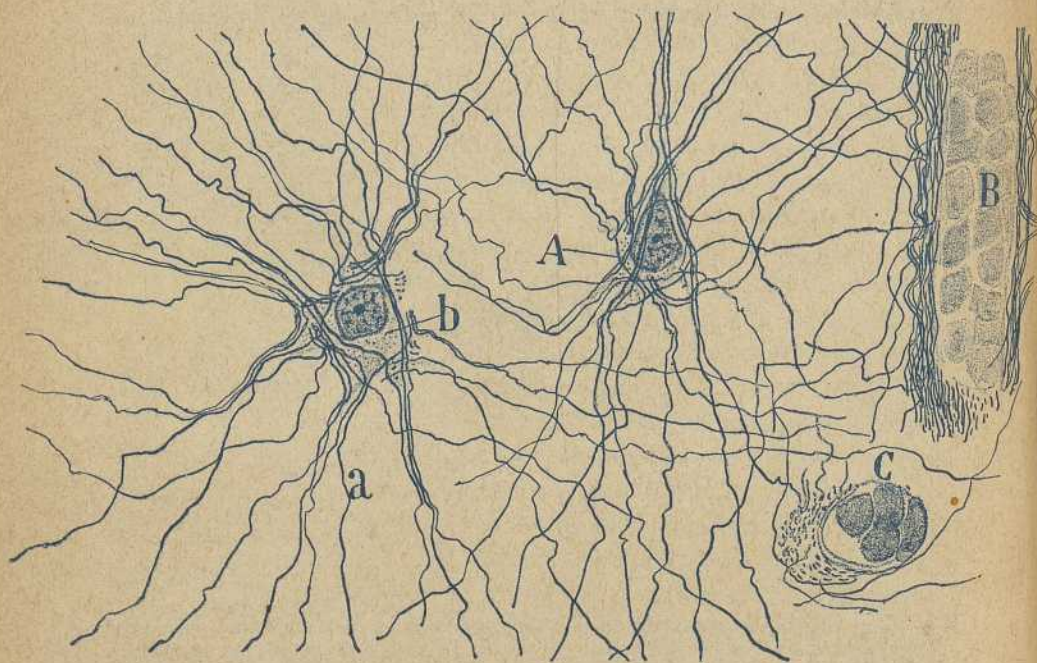


Fig. 57.—Células neurógicas de la substancia blanca del cerebelo humano. (Método de Weigert).—A, cuerpos celulares; B, vaso capilar cortado á lo largo; C, otro visto de través; a, fibrilla neurógica coloreada; b, protoplasma incoloro.

tase cómo las fibras cruzan el soma en diversas direcciones y cómo algunas, una vez llegadas al protoplasma, trazan un arco de concavidad exterior para emerger á veces por un radio no muy lejano. A menudo, las fibras, al pasar por el protoplasma, convergen en haces de tres ó más, y no es raro ver hacecillos cuyas hebras, extremadamente juntas, se separan á una distancia relativamente considerable de la célula. En los corpúsculos neurógicos de la substancia blanca de la médula espinal, es imposible á veces colorear bien el trayecto intercelular de estos hacecillos; parece como que la diferenciación en materias cromatófila y acromática

no se ha realizado por completo. Por lo demás, esta falta de apetencia del trayecto intrasomático de los hilos la hemos observado también en el cerebelo (células de la capa de los granos), en donde es frecuente hallar exclusivamente teñidas las fibras más largas penetrantes en la capa molecular.

Las fibrillas neuróglícas largas se han comparado muchas veces con los filamentos colágenos del tejido conectivo. Esta comparación, defendida particularmente por Ranvier, quien, según dejamos dicho, consideraba también el soma del elemento neuróglíco como una célula conectiva enclavada en el punto de entrecruzamiento de los hacecillos, no puede mantenerse ni en el terreno histogenético, ni en el histoquímico. Genéticamente, las hebras neuróglícas representan una diferenciación intraprotoplasmática sobrevenida en un corpúsculo ectodérmico, y bajo este aspecto, el elemento de neuroglia podría compararse mejor al corpúsculo muscular, en cuyo seno se diferencian también fibrillas de propiedades físico-químicas especiales; y químicamente, las citadas fibrillas constituyen una especie aparte, pues ni se coloran, como las elásticas, por la safranina (método de Martinotti), ni por la orceína (método de Unna), ni se hinchan por los ácidos, ni á la manera de los haces conjuntivos, atraen las anilinas ó colores ácidos (solución de picrofuchina ácida de v. Gieson, solución de carmín de índigo y ácido pícrico de Cajal, etc.).

Tocante á las células neuróglícas de la substancia gris (perivasculares, estrelladas, caudales, etc.), la disociación las revela como masas granulosas, oscuras, erizadas de apéndices flexuosos, los cuales brotan, no de crestas, sino de prolongaciones cónicas continuadas con el soma. El método de Weigert carece de afinidad por estas expansiones, como parece haber sospechado el mismo Weigert (1), y hemos demostrado Terrazas y nosotros. Preparadas por el método de Nissl, exhiben un protoplasma extraordinariamente pálido, escaso y totalmente exento de granitos cromáticos.

En cuanto á esos filamentos neuróglícos colorables por el método de Weigert que surcan la substancia gris y se concentran en determinadas regiones de ésta, no corresponden á las células neuróglícas de la misma, sino que proceden de células fibrilares (tipo de la substancia blanca) yacentes, ora en las zonas limitantes (primera zona cerebral, por ejemplo), ora en regiones fronterizas ó próximas de la substancia blanca.

(1) *C. Weigert*: Beitrage zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia, 1895, p. 109. Al tratar de la neuroglia de la corteza cerebral, este autor dice: «Las células de neuroglia llamadas protoplásmicas, que Golgi, Ranvier, Lloyd, Andriezen y Retzius han figurado en la substancia gris cortical, no pueden observarse con mi método. Si tales elementos protoplásmicos reconocieran, como quiere Andriezen, un origen mesodérmico diversamente de los legítimos astrocitos ó células neuróglícas de la substancia blanca que dimanarían del ectodermo, esto daría origen á una separación radical entre ambos tipos corpusculares, de los cuales sólo el último merecería el nombre de neuroglia».

*Núcleo.* — Cuando se examina con un buen apocromático el núcleo de las células neuróglícas fijadas por el sublimado, el alcohol ó el formol, y teñidas por el método de Nissl, se distinguen claramente tres partes: la membrana acromática nuclear, la red de nucleína y el jugo nuclear ó carioplasma.

La *membrana acromática* es una cutícula hialina, difícilmente perceptible aun con los mejores objetivos; de su cara externa parecen partir los finos hilos de la trama protoplásmica, y por su interna, sirve de punto de inserción al armazón cromático.

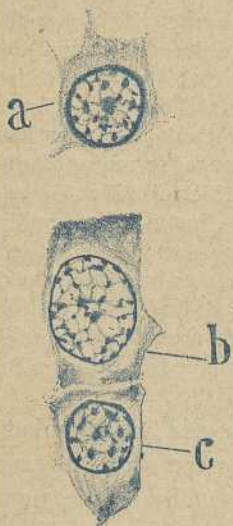


Fig. 58. — Células neuróglícas teñidas por el método de Nissl. Obj. 1'40, apocromático Zeiss. — *a*, neuroglia de la sustancia gris cortical del cerebro; *b*, célula gruesa de la sustancia blanca del cerebelo; *c*, otra más pequeña en contacto con la anterior; en ellas se ven masas cromáticas periféricas.

La *cromatina ó nucleína* exhibe en las células neuróglícas un aspecto característico, que basta para distinguir al primer golpe de vista un elemento de esta especie de un corpúsculo nervioso de la variedad menuda. Dicha materia, en vez de concentrarse en nucleolo central, engendra una red situada principalmente por debajo de la membrana y formada por granos y cordones cromáticos relativamente gruesos, unidos entre sí por filamentos de linina de gran tenuidad (fig. 58). Para observar bien este retículo, es preciso enfocar solamente el plano superficial del núcleo; si se baja el foco, la red desaparece, mostrándose entonces el centro nuclear, donde aparece un jugo incoloro, cruzado por algunos filamentos de linina, en cuyo espesor destacan tres, cuatro ó más granos cromáticos nodales. Esta red floja interior se continúa con la superficial. A la presencia de la mencionada red periférica, rica en cromatina, se debe esa apariencia de membrana cromática ofrecida por los núcleos neuróglícos examinados á regulares aumentos.

Por último, el *jugo celular* aparece totalmente incoloro; á veces se advierten en él finísimas granulaciones, algo coloreables por las anilinas ácidas. Nucleolo propiamente dicho parece faltar en las células neuróglícas.

El contraste de la disposición morfológica de la cromatina en los corpúsculos nerviosos y neuróglícos implica también un contraste radical de propiedades fisiológicas. Las neuronas, cuya cromatina avejentada se concentra en grumo esferoidal, carecen de aptitudes genésicas. Por el contrario, parece muy racional suponer que los elementos neuróglícos, cuya nucleína se dispone en red periférica, á la manera de todas las cé-

lulas de tejido susceptibles de mitosis, gocen de virtud proliferatoria.

Este prejuicio racional ha sido confirmado por los experimentos. Las observaciones de los anatomo-patólogos (Ziegler, Weigert, Valenza, etc.), tienden á probar que, cuando la substancia gris ó blanca sufre necrosis, las neuronas permanecen inactivas, mientras que la neuroglia correspondiente entra en proliferación, llenando con sus neoformaciones el vacío orgánico engendrado por la desaparición de las partes desorganizadas.

#### CONJETURAS SOBRE LA SIGNIFICACIÓN FISIOLÓGICA DE LA NEUROGLIA

¿Qué significación funcional debemos otorgar á la neuroglia?

Desgraciadamente, en el estado actual de la ciencia, no es posible contestar á esta pregunta más que por conjeturas más ó menos racionales. En presencia de este importante problema, el fisiólogo se halla, por falta de métodos, totalmente desarmado. Los fenómenos de conducción y de reacción provocados por estímulos conocidos, y que el experimentador puede aplicar á su antojo, han servido de punto de partida en el esclarecimiento del mecanismo funcional de las neuronas; mas en lo tocante á la neuroglia, es preciso confesar que el fisiólogo está desprovisto de todo medio de acción, hallándose condenado á seguir un camino indirecto harto aventurado, á saber: la interpretación racional del oficio de la trama neuróglia, á la luz arrojada por los conocimientos de las ciencias físicas ó biológicas.

Semejantes conjeturas no pueden salir del círculo de esas analogías más ó menos seguras que nuestro espíritu puede establecer, ya entre la neuroglia y ciertas disposiciones adoptadas para aislar las corrientes en los aparatos eléctricos industriales, ya entre las fibras neuróglia y la trama fibrilar de otros tejidos, y cuyo oficio orgánico se supone bien esclarecido.

Esta última comparación, sobre todo, ha dominado siempre la fisiología del armazón neuróglia de los centros. El prejuicio de que las fibras neuróglia son á las células nerviosas lo que los haces colágenos del tejido conectivo á los corpúsculos musculares ó glandulares, es decir, una trama pasiva de mero relleno y de sostén (y cuando más, una ganga destinada á embeberse en jugos nutritivos), constituye sin duda el principal obstáculo que el observador necesita remover para formarse un concepto racional de la actividad de los corpúsculos neuróglia. He aquí, de todos modos, las opiniones principales de los neurólogos, tocante á este particular.

*Teoría nutritiva ó de Golgi.* — Según este sabio, las expansiones protoplásmicas de las neuronas, se pondrían en relación, ora con vasos capilares, ora con elementos de neuroglia; y como estos últimos envían tam-



bién á los vasos los cabos de muchas prolongaciones, resulta que capilares, células de neuroglia y apéndices dendríticos, constituyen un conjunto funcional solidario, cuya misión sería llevar al soma de las células nerviosas los plasmas nutritivos necesarios. Esta opinión, acogida por L. Sala (1) y otros discípulos de Golgi, tiene en contra suya graves reparos: 1.º, como Kölliker, Weigert, Lavdowski y otros han demostrado, las expansiones dendríticas de las neuronas, no terminan nunca ni en vasos, ni en fibras neuróglícas; 2.º, cuando las neuronas aparecen rodeadas por elementos neuróglícos especiales, estos no envían ninguna prolongación á capilares vecinos; 3.º, las células neuróglícas de la substancia gris faltan en los peces, batracios y reptiles, y los corpúsculos epiteliales que las representan no poseen ninguna conexión vascular, etc.

*Teoría del relleno ó de Weigert.* — A juicio del ilustre neurólogo de Frankfort, la neuroglia tendría por misión llenar pasivamente los huecos que dejan entre sí los cuerpos y expansiones de las células nerviosas. En pro de este dictamen, hablarían los hechos siguientes: 1.º, allí donde los plexos nerviosos son flojos y dejan muchos espacios, la neuroglia abunda; pero en los parajes cuya trama es apretada, las fibras neuróglícas escasean; 2.º, cuando, por condiciones patológicas, se destruyen los corpúsculos ganglionares, la neuroglia vegeta y ocupa el hueco fraguado por la necrosis.

La citada hipótesis del *relleno* se nos antoja una petición de principio. Dáse en ella como probado lo que ante todo habría que probar, á saber: que la disposición de los corpúsculos nerviosos deja en ciertos parajes de la substancia gris vacíos que deben ser rellenados por células neuróglícas. Merced á este razonamiento vicioso, Weigert presupone huecos allí donde halla acumulaciones de fibras neuróglícas, sin reparar que en lugar de ser este último hecho consecuencia del primero, pudiera ocurrir que, por el contrario, los huecos hubieran sido creados para que, en determinados parajes, allí donde la particular función de los elementos neuróglícos es muy necesaria, éstos hallaran fácil acomodo.

Como hemos mostrado en otro capítulo, existe una ley, *la ley de economía de espacio*, merced á la cual las células nerviosas se disponen de tal suerte, que, sin menoscabo de la extensión de las superficies de conexión intercelular, son evitados los vacíos, y aquellas ocupan siempre el menor espacio posible.

Por ejemplo: cuando en una especie animal los elementos de tal ó cual capa de la retina, del cerebelo ó del lóbulo óptico, etc., aumentan en número sin disminución correlativa de volumen, la naturaleza no disminuye la neuroglia (con el método de Golgi al menos no puede apreciarse

(1) L. Sala: Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool.* Bd. LII, Heft. 1, 1891.

cambio alguno de esta clase), sino que emplea un procedimiento más expeditivo: este consiste en la dislocación del cuerpo de las células sobrantes, el cual, en vez de residir con sus congéneres, habita en capas superpuestas ó subyacentes. Recordemos, en confirmación de este aserto, las células de Dogiel de la retina (células ganglionares dislocadas), residentes en la capa de los granos internos; los espongioblastos de la capa plexiforme interna; las bipolares dislocadas de la capa de los granos externos en los batracios, reptiles y aves; los corpúsculos de Golgi de la capa molecular del cerebelo del conejo, etc.

La doctrina de Weigert tropieza, en su aplicación á la estructura comparada del cerebro y cerebelo, con grandes dificultades, algunas de las cuales no han escapado á la penetración del neurólogo de Frankfort. En efecto, este sabio confiesa paladinamente que ignora por qué en la capa superficial del cerebelo falta el plexo neuróglíco tan abundante en la zona molecular del cerebro. Menos explicación tiene todavía el hecho de la concentración de los elementos neuróglícos en la proximidad de las cavidades del epéndimo medular y ventrículos, donde tan fácil hubiera sido evitar los huecos orgánicos con sólo ampliar dichas cavidades y acortar los corpúsculos epiteliales. Tampoco es convincente el argumento que saca Weigert de la proliferación de la neuroglia en caso de lesiones cerebrales. La circunstancia de que ésta rellene, por neoformación, los huecos que en la substancia gris determina la necrosis de los corpúsculos nerviosos, no excluye en manera alguna la idea de que, en condiciones normales, los elementos neuróglícos cumplan otros oficios. Discurrir de este modo, sería tanto como afirmar que las células glandulares, las musculares y otras, carecen, por el mero hecho de su regenerabilidad, tras las violencias traumáticas, de toda profesión orgánica. En las cicatrices neuróglícas de la substancia nerviosa, debemos ver el resultado de la incapacidad regenerativa de las células ganglionares, y de la virtud que los corpúsculos en araña han conservado de responder, mediante actos de proliferación, á la acción de los estímulos inflamatorios. Por lo demás, la hipótesis de Weigert, fundada en las revelaciones de su método, sólo puede aplicarse á la neuroglia de largas expansiones; la de la substancia gris no se colora por el violado de metilo, ignorándose por tanto, su comportamiento en condiciones patológicas.

*Teoría de la misión aisladora de la neuroglia* — Imaginada por mi hermano P. Ramón Cajal, defendida por nosotros (1), Cl. Sala (2) y Terrazas (3), y no malquista de neurólogos tan eminentes como v. Lenhossék,

(1) *S. R. Cajal*: Significación fisiológica de las expansiones protoplásmicas, etcétera. *Comunicación al Congreso médico de Valencia*, 24 Junio 1891.

(2) *Cl. Sala*: La neuroglia de los vertebrados. Tesis, 1894.

(3) *Terrazas*: Notas sobre la neuroglia del cerebelo y el crecimiento de los elementos nerviosos. *Rev. trim. micr.* Tomo II, fasc. II, 1897.

puede formularse así: Las expansiones de los corpúsculos epiteliales de los vertebrados inferiores y los apéndices de las células neuróglícas de la substancia gris (células *protoplásmicas* de Andriezen) representan un medio resistente al paso de las ondas nerviosas, y se disponen de tal suerte, que impiden los contactos, ya entre las fibrillas no meduladas, ya entre expansiones protoplásmicas, ya, en fin, entre éstas y aquéllas, pero sólo al nivel de los puntos en que ambas especies de expansiones no deben mantener relaciones de continuidad.

He aquí algunos hechos que nos parecen favorables á esta hipótesis y poco conformes con la teoría del relleno:

1.º Las fibras de neuroglia de la substancia gris ó las expansiones colaterales de células epiteliales (vertebrados inferiores), abundan notablemente en los parajes donde se reunen muchas prolongaciones dendríticas; lo que se explica por la necesidad de impedir contactos, no sólo entre las dendríticas emanadas de células vecinas, sino entre estos apéndices y las fibrillas nerviosas de paso y no meduladas. Recuérdense á guisa de ejemplos: la capa molecular del cerebelo (donde existen apéndices colaterales, en gran número, procedentes de los elementos epiteliales en forma de horquilla); la capa molecular del cerebro y las del asta de Ammon y *fascia dentata*; las zonas plexiformes de la retina, etc.

2.º Allí donde existen plexos nerviosos pericelulares, las fibrillas neuróglícas escasean (cuerpos de las células de Purkinje, capa de los granos de la *fascia dentata*, cuerpos de las pequeñas pirámides del cerebro, zona de los espongioblastos de la retina, zonas granulosas del lóbulo óptico de los peces, reptiles y batracios, zona de los cuerpos de las pirámides cerebrales en los batracios y reptiles, etc.). La escasez de apéndices neuróglícos ó de expansiones epiteliales en tales parajes, se comprende bien, porque reuniéndose, por lo común, en ellos arborizaciones nerviosas de una misma conducción, no hace falta interponer á las mismas ningún soporte aislador, á fin de individualizar las corrientes. Por el contrario, en las zonas donde concurren innumerables fibrillas nerviosas terminales de diverso destino y de conexiones diferentes, como ocurre en las capas moleculares del cerebelo y cerebro, era preciso establecer un gran número de soportes intermediarios para evitar el paso de la conmoción nerviosa de unas á otras expansiones, bien nerviosas, bien protoplásmicas.

De lo expuesto, resulta que la neuroglia abunda donde las conexiones intercelulares son numerosas y complicadas, y no por el hecho de existir contactos, sino con la mira de reglarlos y dirigirlos de manera que cada expansión protoplásmica sólo se ponga en relación íntima con un grupo especial de ramificaciones nerviosas terminales.

3.º Si en los plexos protoplásmicos faltara una substancia aisladora, los contactos entre dendritas de diversa procedencia serían numerosos,

y las corrientes rebasarían sus cauces naturales, difundiéndose por toda la substancia gris.

4.º En la capa de las fibras del nervio óptico de la retina, los cilindros-ejes, aun los llegados de la *fovea*, carecen de vaina medular; no obstante lo cual, la individualización de las corrientes no sufre el menor detrimento. En cambio, entre dichos cilindros-ejes, existe un número considerable de células en araña, de la especie de las de la substancia gris, que engendran un plevo inter-axil, tan tupido, que todo contacto es evitado en absoluto, como puede uno de ello persuadirse examinando cortes de retinas bien coloreadas por el azul de metileno. Es de notar que esta riqueza neuróglia se halla justamente allí donde más falta hacía un sistema aislador, porque las expansiones descendentes de las fibras de Müller carecen de apéndices colaterales para las fibras del nervio óptico, y, además, no se interponen á los cilindros-ejes, sino que pasan entre los hacecillos de éstos.

5.º Las células epiteliales, filogénica y ontogénicamente emparentadas con las células neuróglia de expansiones cortas, poseen evidentemente misión aisladora. Así, en la retina, las células de Müller suministran láminas y apéndices que impiden por completo los contactos en todas aquellas localidades en las cuales no existen conexiones protoplasmico-nerviosas (capa de los bastones, capa de los granos internos y externos, capa ganglionar). Al contrario, donde estas relaciones se dan, v. gr., al nivel de los espongioblastos y en las zonas plexiformes, los tabiques epiteliales son incompletos ó se reducen á finos apéndices, que reservan numerosos huecos (capas plexiformes). No existiendo vaina medular ni en las expansiones de las bipolares, ni en las células ganglionares, etc., y en la suposición de que el protoplasma de las células de Müller carece de función aisladora ¿cómo se mantiene en la retina la independencia dinámica de cada conductor? (1).

6.º Lo que sucede en la retina, ocurre en ciertas mucosas sensoriales. Así, en el órgano de Corti, en las crestas y manchas acústicas, en la mucosa olfatoria, vemos siempre los elementos nerviosos receptores (células bipolares y células ciliadas), cuidadosamente aislados unos de otros á favor de ciertos corpúsculos prolongados que se han llamado *células*

(1) v. *Lenhossék* (Histologische Untersuchungen am Schlappen der Cephalopoden. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. XXXXVII, 1896) ha comprobado en la retina de los cefalópodos (lóbulo visual) la existencia de células epiteliales, las cuales emiten ramificaciones exclusivamente distribuidas en las zonas plexiformes, es decir, allí donde existen numerosos plexos nerviosos que separan para impedir los contactos perjudiciales. Este hecho milita en contra de la teoría del relleno y del sostén, pues si la misión de la neuroglia fuera ocupar huecos, no se comprende cómo no se hallan también sus filamentos entre los somas de los diversos corpúsculos nerviosos de la retina de los cefalópodos. Por tal motivo, v. *Lenhossék* se inclina en favor de la hipótesis de mi hermano y abandona la de Weigert.

*de sostén*, y las cuales representan evidentemente á las fibras de Müller de la retina.

7.º En la *fovea* de la retina del camaleón, precisamente en aquellos parajes en que la individualización de la corriente es más precisa, cada fibra de cono posee dos forros epiteliales: uno colectivo, representado por la fibra de Müller ordinaria, cuyos contornos ofrecen canales donde se alojan aquellas fibras; y otro especial que, tomando dirección oblicua, acompaña á cada expansión de cono durante un larguísimo trayecto, hasta la zona plexiforme interna (1).

8.º Como hemos expuesto anteriormente, en ciertas células del cerebro, cerebelo y médula, los elementos neuróglícos rodean el soma ó la porción inicial desnuda de mielina del cilindro-eje. Estas disposiciones carecen de explicación en la teoría del relleno, pero se comprenden bien en la del aislamiento, porque parece natural que aquellas partes de las neuronas desprovistas de contacto con arborizaciones nerviosas estén convenientemente resguardadas de las fibrillas de paso, ora dendríticas, ora nerviosas.

9.º La mielina no monopoliza (caso de que la posea realmente, lo que no está demostrado) la función aisladora. Los tubos nerviosos de los invertebrados, los del gran simpático de los vertebrados, las fibras del nervio olfatorio, la inmensa mayoría de los cilindros-ejes del cerebro, cerebelo y lóbulo óptico de peces, batracios y reptiles, carecen de vaina medular y no parecen tener otra protección contra las filtraciones laterales de corriente que el plexo neuróglíco interfibrilar.

10. En los centros nerviosos de los mamíferos falta asimismo la mielina en muchas fibras nerviosas, tanto al nivel de las arborizaciones, como durante el paso de aquéllas á través de zonas con las cuales no deben mantener ninguna conexión. Citemos como fibras ameduladas: el cilindro-eje ascendente de los granos del cerebelo, el largo axon de los granos de la *fascia dentata*, muchas colaterales y axones de la substancia de Rolando de la médula, y la porción horizontal de los cilindros-ejes de las células estrellados de la capa molecular del cerebelo, etc. En fin, mencionemos todavía las largas estrangulaciones ameduladas que muestran los tubos nerviosos de la substancia blanca y gris del cerebro, cerebelo y médula, sobre todo al nivel de las divisiones. La filtración de corrientes al nivel de todas estas partes desnudas del axon, sería inevitable si no viniera la neuroglia á suplir la falta de la vaina medular. Por lo demás, la mielina nos parece representar una disposición de perfeccionamiento de la función aisladora, aunque cabría asignarle también otros oficios (2).

(1) Véase: La rétine des vertébrés, p. 230.

(2) Las consideraciones precedentes tocantes á la función de neuroglia están tomadas de nuestro trabajo: Algo sobre la significación fisiológica de la neuroglia. *Rev. trim. microgr.* Tomo II, fasc. 1, 1897.

En cuanto á la significación funcional de las células neuróglícas de la substancia blanca, poco puede decirse. Andriezen, fundándose en la preferencia que los largos filamentos de estos corpúsculos tienen por los vasos, á quienes forman verdaderos forros protectores, supone que desempeñan oficios mecánicos y nutritivos importantes. Merced á la resistencia y elasticidad de los referidos hilos, las células nerviosas inmediatas á los vasos serían resguardadas de la violencia de las ondas sanguíneas, al paso que el fieltro de la neuroglia vendría á representar un medio poroso, fácilmente atravesable por los plasmas nutritivos. Nada impide otorgar también á esta neuroglia función aisladora, pues como llevamos dicho anteriormente, muchas de sus fibras cruzan la substancia gris y llegan hasta las capas más superficiales del cerebro y cerebelo; sin embargo, es preciso reconocer que la abundancia de la misma en la substancia blanca (cuyos tubos nerviosos están ya defendidos de filtraciones y contactos por una vaina medular), la ninguna tendencia que posee á rodear las neuronas ó sus apéndices, y su total ausencia en los centros nerviosos de los vertebrados inferiores, así como en la retina y otros centros de los mamíferos, son hechos poco favorables á esta suposición, induciendo á sospechar otras actividades actualmente indeterminables.

---

## CAPÍTULO IX

### TUBOS NERVIOSOS

Tubo nervioso medular periférico (forma, volumen, estructura, etc.).—Tubo nervioso medular de los centros.—Fibras de Remak.—Asociación de las fibras nerviosas para constituir los nervios, etc.

El tubo nervioso representa la mera continuación del cilindro-eje ó expansión funcional de las neuronas: bajo este aspecto no cabe ser considerado como un elemento especial; mas los detalles de estructura que en su camino hacia su arborización terminal nos presenta, le imprimen un sello tan especial, que se justifica el estudio, en capítulo aparte, de este importante factor del sistema nervioso.

Tres especies de tubos nerviosos debemos distinguir: los tubos nerviosos de los órganos centrales ó del eje cerebro-raquídeo; los tubos nerviosos de los nervios ó conductores periféricos, y los tubos nerviosos del gran simpático, llamados también fibras de Remak.

#### TUBO NERVIOSO PERIFÉRICO

Por consideración á la regla didáctica de pasar de lo sencillo á lo complicado, deberíamos dar comienzo al estudio de los tubos nerviosos, por los de estructura más simple, que son las fibras de Remak ó los tubos nerviosos centrales; empero, existiendo dudas aún tocante á la textura de estos últimos, preferimos iniciar la exposición por el tubo nervioso periférico medular que fue primeramente descubierto, y es actualmente mejor conocido que los otros.

Los tubos constitutivos de los nervios de la vida de relación, son órganos de composición anatómica compleja, que se distinguen fácilmente al microscopio por la obscuridad de sus bordes y la presencia de un doble contorno.

La *forma* de estos tubos, examinados en estado de moderada distensión, es cilíndrica: en relajación, aparecen más gruesos y limitados por numerosas arrugas y gibas que les prestan aspecto de intestino. En las preparaciones fijadas con ácido ósmico, es frecuente encontrarlos un tanto deformados por presión recíproca.

El *espesor* de los tubos es sumamente variable; los más gruesos alcan-

zan de 8 á 10  $\mu$ , en tanto que los delgados pueden no pasar de 2  $\mu$ . Entre estos dos extremos existen todas las dimensiones intermedias. El diámetro es sensiblemente uniforme en cada tubo, excepto en ciertos parajes en donde súbitamente disminuye en una mitad ó más, constituyendo unos estrechamientos designados, en honor de su descubridor, *estrangulaciones de Ranvier*. Repítense estos cuellos ó angosturas, de trecho en trecho, y á distancias regulares de 1 á 2 milímetros para los tubos gruesos, y de medio á 1 para los delgados (rana). El trozo de tubo comprendido entre dos estrangulaciones se llama *segmento interanular* (figs. 59 b, y 60 d).

La estructura del tubo nervioso es bastante compleja: en ella se comprenden varias partes principales: *la membrana de Schwann, los núcleos, discos de soldadura, cisuras de Lantermann, vaina de Mauthner, la mielina y el cilindro-eje*.

*Membrana de Schwann.* — Es una cubierta finísima, hialina, eminentemente elástica, que se moldea exactamente á la forma de la mielina. Su extrema delgadez no consiente distinguirla directamente en los tubos íntegros, pero se la discierne cuando la mielina ha sido extraída de éstos, bien por presión, bien por la acción de sus disolventes. En todo caso, la capa de Schwann se observa bastante claramente en la proximidad de las estrangulaciones de Ranvier, donde se halla, sobre todo en las fibras tratadas por el ácido ósmico, algo apartada de la mielina. Dicha cubierta se comporta ante los reactivos como una membrana celular, pues resiste á los ácidos diluídos, no se disuelve en la potasa, ni se tiñe por ninguna clase de materias colorantes.

Como una parte accesoria de la membrana de Schwann, debemos citar los *núcleos nerviosos*: éstos son corpúsculos alargados, convexos por dentro y albergados en una foseta de la mielina, y de configuración cilindroide hacia fuera, por donde adhieren íntimamente á la membrana de Schwann. En el intervalo que media entre dos estrangulaciones, existe solamente un núcleo, el cual ocupa la parte central del segmento interanular. En torno del núcleo, pero sobre todo en sus extremos, se observa

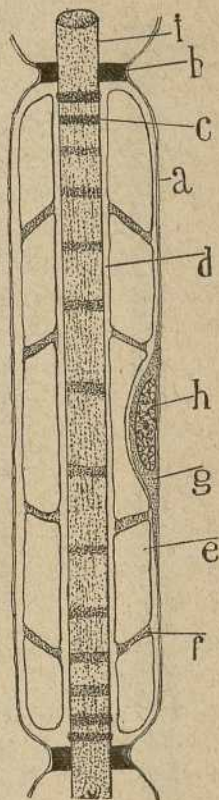


Fig. 59. — Esquema de un tubo nervioso medulado. — a, vaina de Schwann; b, disco transversal; c, estria de Frohmann; d, vaina de Mauthner; e, cilindros-conos de mielina; f, cisuras de Lantermann; h, núcleo g, protoplasma que envuelve el núcleo; i, cilindro-eje.



un acúmulo de protoplasma finamente granuloso, que se extiende por entre la mielina y la vaina de Schwann á una distancia que no es fácil precisar (figs. 60 *p* y 61 *f*). La adherencia de este protoplasma á la membrana de Schwann es perfecta, diríase que se continúa substancialmente

con ella, mientras que los vínculos que lo mantienen unido á la mielina son flojos, despegándose de ésta con la mayor facilidad.

*Mielina.* — Es una substancia albumino-grasienta, sumamente refringente, semilíquida, que constituye una cubierta gruesa alrededor del cilindro-eje. Observada en las fibras vivas, aparece como un doble contorno grisáceo, á veces ligeramente verdoso y rigurosamente trazado. El centro del tubo, que corresponde al axon, se presenta claro y brillante.

Como hemos dicho, en los tubos nerviosos vivos y moderadamente distendidos, la capa de mielina es homogénea y sus bordes correctos; mas tan pronto como cesa la excitabilidad de aquéllos, la mielina se coagula, disponiéndose en grumos que afectan las más extrañas formas, tales como hilos, redes, anillos, esferas más ó menos regulares, etc. La varia configuración de estos depósitos, así como su acúmulo desigual, dan al tubo nervioso aspecto tortuoso y moniliforme.

El ácido ósmico, aplicado sobre las fibras vivas, fija la mielina en masa homogénea de color negro pardo. Si el ácido ósmico ha obrado poco tiempo, ó su concentración no es suficiente, la mielina no se coagula en masa homogénea, sino que exhibe vacuolas transversales y convergentes al axon, que prestan al tubo, cuando se enfoca por sus bordes, aspecto estriado. En ocasiones, el ácido descompone la mielina en bastoncitos perfectamente limitados, que los cortes transversales revelan á guisa de radios curvos entrecruzados. El alcohol, el éter, el cloroformo, etcétera, disuelven las grasas de la vaina medular y producen una red proteica primeramente descrita por Ewald y Kühne (1). Todas estas formas nos

parecen disposiciones artificiales.

Posee la mielina una composición química muy compleja. Según Küh-



Fig. 60.—Tubo nervioso tratado por el ácido ósmico.—*d*, disco de soldadura y estrangulación de Ranvier; *c*, cisuras de Lanterman; *n*, núcleo del segmento interanular; *p*, protoplasma que le rodea.

(1) *Ewald et Kühne*: Die Verdauung als histologische Methode. *Verhandl. de Natur.-Hist. Vereins zu Heilderberg*, 1877.

ne y Chittenden (1), encerraría *albúmina, colágena, elastina, nucleína*, además de los materiales propiamente mielínicos, que son: la *colesterina*, el *protagon*, la *lecitina*, la *cerebrina* y la *neurokeratina*. Semejantes materiales hallaríanse íntimamente mezclados en el forro mielínico, menos la neurokeratina que, según Unger y Witrowski, Joseph, Gedoelts (2) y otros, preexistiría bajo la forma de red de mallas poligonales.

La disposición reticular de la neurokeratina aparece muy claramente en los tubos nerviosos macerados en alcohol, éter ó cloroformo (Tizzoni, Pertik, Kölliker), así como en los incompletamente fijados por el ácido ósmico (fig. 62 b); pero todo induce á pensar, como sostienen Waldstein y Weber (3), Kölliker, Schon, Pertik (4), etc., que semejante disposición

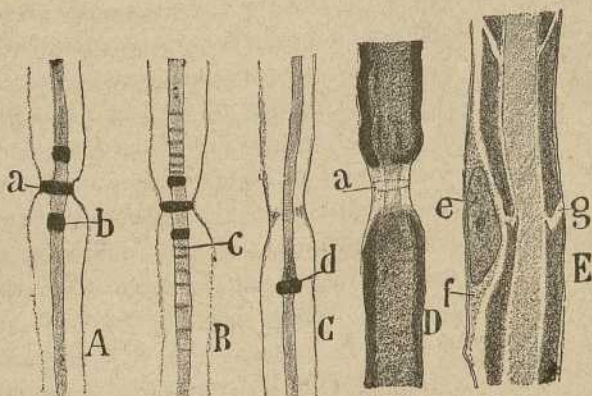


Fig. 61. — Detalles de los tubos nerviosos medulados. — A, tubo nervioso del ciático de la rana tratado por el nitrato de plata; *a*, disco de soldadura; *b*, disco complementario; B, otro tubo que, tratado igualmente, mostraba las rayas de Fromann (*c*); C, tubo también nitrado, cuyo disco de cemento fue dislocado por tracciones; D, fibra tratada por el ácido ósmico; E, tubo que revela la región del núcleo (*e*), el protoplasma (*f*) y las cisuras de Lanterman (*g*).

reticular representa el resultado de una coagulación *post-mortem* ó de mutaciones debidas á los reactivos. En efecto, no se la observa en el tubo en estado fresco ni en el fijado en cloruro de oro, ácido ósmico ó sublimado. La forma del precipitado de neurokeratina varía también mucho, presentándose á menudo, en los preparados fijados en alcohol absoluto y coloreados en tionina, bajo la forma de láminas gruesas, ya libres, ya anastomosadas é impregnadas, por un fenómeno de metacromasia, en rojo he-liotropo.

(1) Kühne y Chittenden: Ueber das Neurokeratin. *Zeitschrift, f. Biol.* Bd. XXVI, 1890.

(2) Gedoelst: Etude sur la constitution cellulaire de la fibre nerveuse. *La Cellule*. Tomo III, 1886.

(3) Waldstein y Weber: Etudes histochimiques sur les tubes nerveux à miéline. *Arch. de Physiol.*, 1882, tomo X.

(4) Pertik: *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XIX, 1881.

*Discos de soldadura.*—La mielina está interrumpida transversalmente, al nivel de la estrangulación de Ranvier, por un disco homogéneo, de naturaleza protéica, que cierra el intervalo que existe entre el cilindro-eje y la membrana de Schwan. Cuando se tratan las fibras nerviosas medulares frescas por el nitrato de plata, aparecen (previa reducción á la luz) ciertas cruces negras (cruces de Ranvier) situadas al nivel de las estrangulaciones (fig. 61 A, B). La raya transversal de la cruz es la sección óptica del disco de la soldadura, y la vertical corresponde al *cilinder axis*. Esta raya vertical, de ordinario menos acusada que la transversal, se desvanece suavemente hacia las zonas centrales del segmento interanular (fig. 61). Cuando se disocian los tubos nerviosos de una preparación nitrata, no es raro ver algunos en los cuales el cilindro-eje se ha desprendido de su yacimiento, ya dejando en su lugar, ya llevándose consigo el disco de soldadura (fig. 61 C). En el primer caso, el axon en el punto en que estaba enclavado en el espesor del disco, se muestra algo espesado (*espesamiento bicónico de Ranvier*); y en el segundo, la membrana de Schwan conserva su estrangulación, presentándose continua y ligeramente teñida en pardo por los restos del disco dislocado. Este último hecho es muy importante, pues da gran verosimilitud á la opinión de que el disco transversal no es un cemento de unión ni una materia intercelular como muchos autores afirman, sino una placa de apoyo del *cilinder*, adherida á la superficie interna de la vaina de Schwan.



Fig. 62.—Tubo nervioso tratado por el alcohol y éter y coloreado por la hematoxilina. Las cisuras de Lantermann (*a*) aparecen como embudos granulados que acaban cerca del axon; *b*, red de neurokeratina; *c*, axon.

dicho tabique. No nos ha sido dable confirmar semejante disposición, que acaso represente un producto artificial de los reactivos.

*Cisuras de Lantermann* (2).—Además de las gruesas interrupciones si-

(1) *P. Poirier*: *Traité d'Anatomie humaine. Histología del sistema nervioso*, por A. Nicolás. Tomo III, 1894.

(2) *Lantermann*: *Ueber den feineren Bau der markhaltigen Nervenfasern. Arch. f. mikr. Anat.*, 1876. Bd. XII. Las citadas cisuras fueron también señaladas por

tuadas al nivel de los discos de soldadura, revela el ácido ósmico otras más pequeñas y numerosas que fragmentan el segmento interanular en numerosos anillos ó pedazos de cilindro superpuestos (figs. 60 *c*, y 61 *g*). Tales cisuras separatorias son circulares y completas; su dirección es oblicua con relación á la del tubo nervioso, y en su interior albergan una materia granulosa pálida susceptible de teñirse, en ciertas circunstancias, por el nitrato de plata (Boberi, Schiefferdecker, Cajal, Segall), lo que le presta el carácter de un cemento de separación análogo al disco de soldadura. De éste se diferencian, aparte de otros caracteres, por su menor extensión, pues la materia de las cisuras no llega por dentro hasta el axon, ni por fuera hasta la membrana de Schwann, limitándose no más á los extremos de los segmentos mielínicos. Por virtud de la oblicuidad de las cisuras, los trozos de mielina aparecen imbricados (fig. 60). A veces el bisel se complica, adquiriendo la sección de la cisura una figura de V ó de ranura, como observaron ya Boll (1), Zaverthal (2) y más modernamente Segall (3). Por lo demás, existen grandes variedades, tanto en lo que se refiere á la forma y dirección de las cisuras, como en lo que respecta á la extensión de los segmentos mielínicos.

*Vaina de Mauthner* (4).—En torno del cilindro-eje, y por debajo de la mielina, existe una capa de una materia transparente, probablemente líquida, en la cual producen los reactivos precipitaciones albuminoides. Esta capa ha sido estimada por Ranvier como una continuación del protoplasma que envuelve el núcleo del segmento interanular, opinión que no

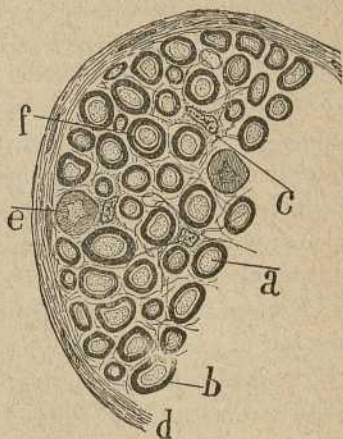


Fig. 63. — Corte transversal de un fascículo nervioso. Coloración con ácido ósmico. — *a*, cilindro-eje; *b*, mielina; *c*, célula conectiva intersticial; *e*, corte de un tubo al nivel ó cerca de la estrangulación; *d*, vaina laminosa.

Schmidt. On the construction of the dark or double-bordered nerve-fibre. *Monthly Microscopical Journal*, 1 Mar. 1874.

(1) Boll: Studi sulle immagini microscopiche della fibra nervosa medollare. *R. Acad. dei Lincei*. Roma, 1877.

(2) Zaverthal: Contribuzione allo studio anatomico della fibra nervosa. *Rendiconti della R. Acad. Napoli*, 1874.

(3) Segall: Sur les anneaux intercalaires des tubes nerveux produits par impregnation d'argent. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1893, y *Compt. rend. des séances de la Société de Biol.*, 30 Avril 1892.

(4) Mauthner: Beiträge zur Kenntniss der morpholog. Elemente des Nervensystems. *Academia de Ciencias de Viena*, Vol. 34.

puede aceptarse, porque dicha capa, examinada en vivo ó en los cortes transversales de las fibras osmicadas, no presenta nunca ni el aspecto granuloso ni las afinidades tintóreas del protoplasma. Así es que conceptuamos mucho más probable el parecer de Schiefferdecker (1), que la estima como un plasma de nutrición del axon, en comunicación con el exterior á través de las cisuras de Lantermann y discos de soldadura (véase la figura 59 d).

*Cilindro-eje ó axon.* — Así se llama á la expansión celular nerviosa que ocupa el centro del tubo formado por la reunión de los segmentos interanulares. La *forma* del axon es la de un cordón más ó menos aplastado y perfectamente liso de superficie. Su *consistencia* es semilíquida, como lo da á entender su fácil deformación por las más débiles presiones, por ejemplo: la que ejercen sobre él los grumos de mielina coagulada. Así que sólo en las preparaciones fijadas con ácido ósmico, es dable encontrar el *cilinder* sin deformaciones. La materia del cilindro es pálida, casi homogénea en estado fresco, poco refringente, susceptible de colorearse por el carmín, las anilinas y la hematoxilina.

Examinado el axon con los fuertes apocromáticos (1'40) y previa coloración con las anilinas ácidas ó la hematoxilina diluída, etc., se presenta francamente reticulado, aunque dominando en espesor las trabéculas longitudinales sobre las transversales y oblicuas.

Este aspecto podría conciliarse con la teoría fibrilar, si se demostrara, ó que las trabéculas transversales son de naturaleza distinta que las longitudinales, ó que las primeras resultan de coagulaciones *post-mortem*. El debate entre los *reticularistas* y *fibrilaristas*, dista mucho de hallarse cerrado, siendo para nosotros indudable que la técnica actual no permite resolver definitivamente el problema de la textura del axon vivo.

No olvidemos que, durante la vida, el axon se presenta homogéneo ó finamente granuloso. Igual aspecto homogéneo exhibe el cilindro-eje, teñido en vivo, ó inmediatamente después de la muerte, con el método de Ehrlich (azul de metileno). Como Dogiel y otros han hecho notar, el tono azul tomado por el axon en presencia del aire, se acentúa notablemente al nivel de las estrangulaciones de Ranvier y parajes inmediatos á las mismas, disposición exagerada todavía por la acción ulterior de los agentes fijadores del color (ácido pícrico, picrato amónico, molibdato amónico, etc.). A nuestro juicio, semejante concentración del azul en las estrangulaciones reconoce dos causas: 1.<sup>a</sup>, al nivel de las mismas falta la mielina, y el obstáculo á la penetración del color, así como del oxígeno del aire, es menor que en otros puntos de la fibra; 2.<sup>a</sup>, por esta misma causa los agentes fijadores precipitan más rápidamente el azul en dichos

(4) *Schiefferdecker*: Beitrage zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. XXX.

parajes, abordando más tardíamente la porción medulada del axon, y en ocasión en que el azul ha palidecido mucho.

En ciertas condiciones, conforme ha mostrado Dogiel, el azul de metileno se precipita también secundariamente, es decir, por acción del fijador, sobre los discos de soldadura (fig. 64 *c*).

*Estrías de Frommann* (1).—Ocurre á menudo que los cilindros-ejes de los tubos sometidos á la acción del nitrato de plata, presentan rayas ó anillos negros alternos con bandas incoloras ó ligeramente amarillentas. Todas las zonas del axon son capaces de estriarse de este modo; pero, á menos

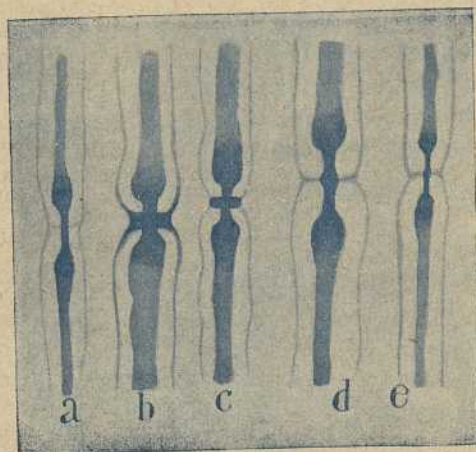


Fig. 64. — Diversos aspectos de los tubos nerviosos periféricos coloreados por el azul de metileno. (Método de Ehrlich-Bethe).—*a*, axon delgado, desprovisto de espesamiento bicónico; *b*, tubo grueso, en el cual se ha coloreado el disco de soldadura y membrana de Schwann; *c*, otro tubo con disco de soldadura, pero sin coloración de la membrana de Schwann; *d* y *e*, tubos cuyo axon poseía espesamientos bicónicos.

que éste no se ponga enteramente al descubierto por disociación mecánica, el único punto que aparece teñido es el próximo al disco de soldadura, desvaneciéndose suavemente el color hacia las regiones centrales del segmento interanular. Las estrías son superficiales, constituyendo verdaderos anillos granulados, tanto más oscuros, estrechos y apretados, cuanto más próximos se hallan al disco de soldadura. A menudo, á corta distancia de éste se halla una raya más ancha y negra que las demás, á cuyo nivel el *cilinder* está bastante engruesado, simulando casi un disco de soldadura (*disco complementario*) (fig. 61 *b*).

Otro detalle, denunciado por el método de Ehrlich, es la brusca dilatación del axon á cierta distancia del disco de soldadura. Diríase que la cutícula que protege exteriormente el cilindro-eje, está singularmente re-

(1) *Frommann*: Zur Silberfärbung der Axencylinder. *Virch. Arch.* Bd. 31, 1864.

forzada en dicha región, impidiendo la acción dilatante producida por los reactivos en el interior del mismo. En la fig. 64, mostramos esta disposición comunísima en las preparaciones de Ehrlich; en ella se ven también ciertas fibras (*d, e*) que ostentan claramente coloreados los *espesamientos bicónicos* de Ranvier; otras (*a*) desprovistas de tales espesamientos; y, por último, algunas (*c, b*) en donde el reactivo se ha depositado sobre el disco transversal y hasta en las regiones inmediatas de la membrana de Schwan.

No es cesa fácil la interpretación de las estrías de Frommann. Ningún otro reactivo las revela, y, por otra parte, su situación y dimensiones ofrecen muchísimas variantes, por lo que cabe dudar de su preexistencia en la fibra viviente. Ciertos autores las suponen constituidas por precipitaciones albuminoides del líquido constitutivo de la vaina de Mauthner; estos materiales reducirían el nitrato de plata y se depositarían sobre el axon, lo que explicaría por qué este filamento aparece algo engruesado al nivel de las rayas negras, así como en el paraje llamado ensanchamiento bicónico.

Sobre la significación de la envoltura de mielina, así como con respecto á la naturaleza de otras diversas partes del tubo nervioso (cisuras de Lantermann, vaina de Mauthner, etc.), existe gran diversidad de pareceres. Ranvier (1), á quien se debe el descubrimiento fundamental de las estrangulaciones y el no menos importante del carácter celular de los segmentos interanulares, supone que cada uno de estos segmentos es la representación de una célula grasienta, enormemente alargada y atravesada por el cilindro-eje. En esta hipótesis, la vaina de Schwan, los núcleos de esta membrana, la substancia granulosa que rodea al núcleo pareciendo prolongarse por las cisuras de Lantermann, y los cilindros imbricados de mielina, significan sucesivamente la cubierta, el núcleo, el protoplasma y las gotas de grasa de un corpúsculo adiposo. El disco transversal ennegrecible por la plata, sería el cemento de unión de dos elementos sucesivos: en este punto vendrían á terminar los extremos interrumpidos de la membrana de Schwan.

Boberi (2) extrema todavía más la opinión de Ranvier, considerando que la membrana de Schwan no cesa al nivel de la estrangulación, sino que se dobla hacia adentro para constituir un revestimiento interior á la mielina; por manera que el axon no atravesaría el contenido de la célula grasienta, sino que sería simplemente envainado por ésta.

Estas opiniones descansan sobre el hecho no probado, como hemos tenido ocasión de exponer anteriormente, de la interrupción de la membrana de Schwan al nivel del disco de soldadura. La observación atenta de este disco, tanto en las preparaciones nitratadas como en las osmicadas, demuestra que no es un cemento *inter*, sino *intracelular*, puesto que está situado por debajo de la membrana de Schwan. Así que en vez de *disco*

(1) *Ranvier*: Leçons sur l'histologie du système nerveux, 1878.

(2) *Boberi*: Beitrag zur Kenntniss der Nervenfasern. *Abhandl. d. math-phys. Cl. d. K. Bayerischen. Acad. v. Wissensch.* Bd. II, 1885.

de soldadura, sería más lógico denominarlo *disco de sostén*, pues su oficio parece ser muy principalmente mantener el axon en su posición axial dentro del forro aislador de mielina. También Schiefferdecker (1) estima probable la no interrupción de la vaina de Schwan, fundándose en los efectos que sobre las fibras produce el procedimiento de Kuhnt (maceración de los tubos osmicados por dos ó más días en amoniaco diluido). El amoniaco destruye todas las partes del tubo excepto la membrana de Schwan, que se conserva íntegra y continua. Añadamos aún que ni la potasa, ni el alcohol al tercio, ni la misma disociación mecánica, son susceptibles de despegar los segmentos interanulares al nivel de los discos transversales.

Los núcleos parecen corresponder á la membrana de Schwan, como sostienen especialmente Key y Retzius (2) y Schiefferdecker. La mielina representaría, no un contenido del corpúsculo envolvente del axon, sino una excreción de éste, dado que en las fibras nerviosas centrales, donde los núcleos faltan, la mielina existe también.

Cuanto á la significación de las cisuras de Lantermann, las opiniones distan mucho de armonizarse. Ranvier las estima como puentes de protoplasma destinados á poner en comunicación el que rodea á la mielina con el que, según él, envuelve al axon (vaina de Mauthner). Koch (3) ha demostrado con ayuda del nitrato de plata usado de un modo especial, que la materia de dichas cisuras se tiñe en negro como los cementos, y que por lo tanto representan también un verdadero disco de soldadura. Este cemento tendría la forma de un embudo que se fijaría por sus extremos al axon y á la membrana de Schwan. Kühn (4) participa casi de las mismas ideas, y Schiefferdecker considera estas cisuras como embudos de cemento, pero no prolongados hasta el axon, sino limitados á los extremos de los anillos mielínicos, dictamen á que también ha llegado recientemente Segall (5). De todos modos, y aunque la materia de las cisuras atraiga en ciertos casos el nitrato de plata, es preciso estimarla como un producto especial, pues no la colora el azul de metilo del método de Ehrlich (método que impregna muy á menudo los cementos, previa fijación con pierato amónico), y en cambio se tiñe á menudo por las anilinas y la hematoxilina del método de Weigert, circunstancia que no concurre en el disco transversal.

En el seno de estos embudos Rezzonico (6) y Golgi (7) han descrito un filamento espiral sumamente fino, colorable en pardo por el nitrato de plata (método de Golgi algo modificado).

(1) Schiefferdecker: *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 30, Heft. III, 1877.

(2) Key u Retzius: *Studien in der Anatomie der Nervensystems und des Bindegewebes*, 1875 á 1876.

(3) Koch: *Ueber die Marksegmente des doppelcontourirten Nervenfasern. Centrabl. de med. Wiss.*, n° 49, 1876.

(4) Kühnt: *Die periferische markhaltige Nervenfasern. Arch. f. mikr. Anat.* Vol. XIII, 187 .

(5) Segall: *Loc. citat.*

(6) Rezzonico: *Sulla struttura delle fibre nervose del midollo spinale. Arch. per le Science mediche*, 1879.

(7) Golgi: *Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali. Arch. per le Science mediche*, 1885.



Las mencionadas espirales han sido confirmadas por diversos autores, entre otros, por Ceni, Mondino, Cattani, Marengi y Villa, Pellizzi y Tirrelli; pero la mayoría de los sabios se inclinan á estimarlas como disposición artificial. Así Kölliker (1), al tratar de este particular, se muestra muy reservado; Gedoelst (2), halla al nivel de los mencionados embudos, en vez de fibra espiral, unos filamentos comunicantes paralelos, que pasarían de un segmento mielínico al inmediato, y se continuarían con la pretendida red de neurokeratina de la vaina medular; por último Furst (3), basándose en un método especial de preparación de los tubos nerviosos (decoloración en agua oxigenada de fibras previamente osmicadas, tratamiento ulterior por el alcohol y éter, en los cuales la mielina se disuelve, y los embudos aparecen claramente, mostrando gran diversidad de formas), se inclina á estimar como resultado de coagulaciones *post-mortem* ó efectos de reactivos, no sólo la espiral de Rezzonico sino hasta las mismas cisuras de Lantermann. Este escepticismo de Furst, nos parece excesivo, pues no cabe dudar de la preexistencia de las cisuras de Lantermann, las cuales se observan, como Ranvier, Schiefferdecker y otros han indicado, hasta en los tubos nerviosos vivos. Por nuestra parte, hemos logrado sorprenderlas muchas veces en las fibras nerviosas frescas del músculo pectoral cutáneo de la rana.

Donde creemos más justificado el escepticismo, es en lo tocante á las disposiciones estructurales señaladas en la mielina y cisuras de Lantermann, partes cuya apariencia varía al tenor de los reactivos empleados. Hallamos, pues, harto justificados los reparos expuestos por muchos histólogos contra la preexistencia de las redes de neurokeratina de Unger y Witrousky, la de los puentes intermielínicos de Gedoelst, la de las espirales de Golgi y Rezzonico, y hasta la de esas fibrillas neuróglícas señaladas por Paladino (4) en el espesor de la vaina medular.

Las mismas dudas nos asaltan con relación á la existencia en el estado fresco de las estriás de Frommann, señaladas también por Grandry y Jakimovtisch en el cuerpo de las células nerviosas centrales (método del nitrato de plata). Justifican tales dudas los experimentos de Demoor (5), quien ha provocado artificialmente precipitaciones laminares paralelas en el seno de la gelatina, donde se opera la doble descomposición del cloruro de cobre y nitrato de plata (tubos de gelatina, uno de cuyos extremos se baña en nitrato de plata, y el otro en nitrato en cloruro de cobre), y las de Fischel, para quien la referida estriación es un fenómeno de carácter físico, susceptible de reproducirse hasta en vasos, conductos biliares, etc.

Por fuera de la membrana de Schwan, hay ciertos autores (Abreu (6), Schiefferdecker), que señalan la existencia de una nueva cubierta, especialmente perceptible al nivel de las estrangulaciones. Esta cubierta, que

(1) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. Bd. 2, 1893.

(2) Gedoelst: Etude sur la constitution cellulaire de la fibre nerveuse. *La Cellule*. Tomo III, 1880.

(3) Furst: Ein Beitrag zur Kenntniss der Scheide der Nervenfasern. *Morphol. Arbeiten*, Herausgeb. v. Gust. Schwalbe. Bd. VI, 1897.

(4) Paladino: *Monit. zool. italiano*, 1893, n° 2.

(5) Demoor: La striation transversal du cylindreaxe. *Bull. de la Societé royale des sciences medicales, et naturelles*, etc. Bruxelles, 4 Mai 1896.

(6) Abreu: *Histologia do tubo nervoso*, etc., 1885.

Schiefferdecker titula vaina de la fibrilla (Fibrillenscheide), nos parece resultado de una ilusión: entre los tubos nerviosos, y adheridos á su superficie, existen numerosos fascículos conectivos finos, hialinos y extremadamente pálidos, que al nivel de las estrangulaciones, saltan de un segmento al subsiguiente, marchando en línea recta y simulando perfectamente, cuando su posición es lateral, la sección óptica de una membrana. La disociación mecánica desvanece el error, demostrando que son hebras ó fascículos conectivos, á veces ramificados, que se apartan de unos tubos para adherirse á otros, llevando una marcha casi siempre longitudinal. Los cortes transversales tampoco revelan dicha membrana, sino las secciones de los hilos mencionados que pueden acumularse más ó menos en torno de los tubos, pero sin constituir nunca capa continua.

Por lo que hace á la estructura probable del axon, ya hemos expuesto nuestro parecer en otros capítulos. Aquí recordaremos solamente algunas de las opiniones profesadas por neurólogos de indubitable autoridad.

1.º El axon está construído de una red delicada (espongioplasma) de sostén, cuyas mallas contienen un líquido (hialoplasma), á cuyo cargo está la función conductriz. Esta opinión de Leidig, está apoyada en el examen de los tubos nerviosos de los invertebrados.

2.º El axon resulta de la reunión de tubitos paralelos, dentro de los cuales reside un líquido de naturaleza conductora (Nansen).

3.º El axon consta de fibrillas paralelas, independientes y conductorces, separadas por un cemento ó hialoplasma semisólido (Kölliker, Jacobi, Retzius), ó totalmente líquido (Kupffer), ó dispuesto en red delicada, por cuyas mallas pasan los hilos conductores (Joseph).

#### TUBOS NERVIOSOS CENTRALES

Las fibras nerviosas constitutivas de la substancia blanca del cerebro y médula espinal, exhiben algunos caracteres especiales que importa conocer. En ellas, como en las de los nervios, puede reconocerse la existencia de *vaina medular*, *membrana* y *estrangulaciones*; pero estos factores de construcción experimentan importantes mutaciones.

*Mielina*. — Esta cubierta, que en los tubos centrales forma un forro menos regular que en los periféricos, se inicia siempre á cierta distancia del arranque del axon; de suerte que durante un trayecto variable, esta expansión se halla al descubierto, pudiendo ponerse en contacto con fibrillas nerviosas terminales (punta del pincel de las arborizaciones pericelulares de los elementos de Purkinje, etc.). Por punto general, este segmento inicial del axon, que parece tener representación funcional de expansión protoplásmica, no suministra ninguna colateral. En los vertebrados superiores no es posible teñir el cemento que cierra el espacio peri-axial (situado entre la mielina y el axon), en el arranque del forro mielínico; pero en los gruesos tubos del lóbulo cerebral eléctrico del torpeda, lógrese colorearlo muy á menudo con ayuda del nitrato de plata (figura 65 b).

Diversos autores, Ranvier por ejemplo, han descrito varicosidades irregulares de la mielina, denunciadas por el ácido ósmico. Tales varicosidades son muy frecuentes en las más delicadas fibras meduladas del cerebro y cerebelo, pero faltan ó son muy raras en los tubos espesos. La preexistencia de estos acúmulos medulares, no se halla, sin embargo, suficientemente probada, pues pudieran depender de un principio de alteración de la mielina, que el ácido ósmico habría fijado más ó menos im-

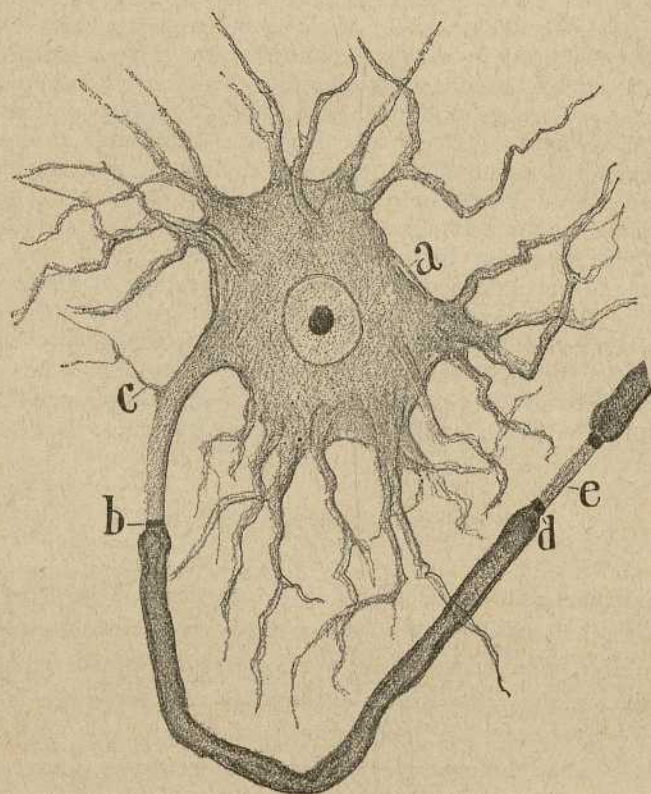


Fig. 65. — Célula del lóbulo cerebral eléctrico del torpeda. Coloración por el líquido de Boberi. Disociación. — *a*, membrana ligeramente apartada del protoplasma; *b*, disco de cemento; *c*, rama nerviosa colateral; *d*, disco de cemento de una estrangulación de Ranvier; *e*, región del axon exenta de mielina.

perfectamente. El forro medular es liso, y al parecer completamente homogéneo; las cisuras de Lantermann, señaladas por Ranvier en los tubos nerviosos de la médula, no han podido ser confirmadas por nosotros.

*Membrana de Schwann.*—Este forro perimielínico, negado por los autores, existe positivamente en los tubos medulados de los centros, sólo que su tenuidad es tal, que es preciso aplicar, para discernirlo, los más resolutivos objetivos (1'60 apocromático). Para ello conviene escoger fibras

precisamente coloreadas por el método de Ehrlich, fijadas por el molibdato amónico y conservadas en d'Amarr. En tales preparaciones, la mielina ha sido disuelta (fig. 66 *b*) y el hueco donde ésta residía, aparece netamente limitado por finísima cutícula, particularmente apreciable al nivel de las estrangulaciones. En algún caso, el azul se fija sobre ella, destacando con absoluta claridad.

*Estrangulaciones.*—El tubo nervioso central posee, de trecho en trecho, verdaderas estrangulaciones, al nivel de las cuales la mielina se interrumpe en un espacio mucho mayor que en los tubos periféricos.

Semejantes estrangulaciones fueron primeramente demostradas en la médula espinal (1) por Tourneaux y Le Goff (médula espinal del buey tratada por el nitrato de plata) y confirmadas por Schiefferdecker (2). Desgraciadamente los trabajos de estos sabios no llevaron la convicción al ánimo de los histólogos, en su mayoría atentos al dictamen de Ranvier (3) y Kölliker (4), autores que negaban rotundamente la existencia de las estrangulaciones de las fibras nerviosas de la médula espinal.

En el encéfalo ningún autor había podido sorprender estrangulaciones. Sin embargo, ya en 1888 (5), llamamos la atención de los sabios sobre la existencia de las mismas en los tubos nerviosos del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo, en los cuales señalábamos dos detalles interesantes: 1.º, el punto del axon donde comienza la vaina medular, posee un tapón anular de cemento coloreable por el nitrato de plata; 2.º, en cada extremo de las estrangulaciones—que por cierto son muy largas—hállase un disco de cemento destinado á cerrar el espacio existente entre el axon y la mielina. En suma: en vez de un disco de soldadura, las estrangulaciones de los tubos nerviosos del torpedo contienen dos, separados por un trozo de axon completamente desnudo (fig. 65).

Posteriormente acertamos nosotros á demostrar tales estrangulaciones en las fibras meduladas del cerebro y cerebelo de los mamíferos (método de Weigert-Pal), y algún tiempo después las señaló también Flechsig (6), en los tubos medulados del cerebro humano (7), aunque solamente al ni-

(1) *Tourneaux et Le Goff*: Note sur les étranglements des tubes nerveux de la moelle épinière. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1875, p. 403.

(2) *Schiefferdecker*: Beitrage zur Kenntniss der Bau der Nervenfasern. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 30, 1887.

(3) *Ranvier*: Sur les éléments conjonctifs de la moelle épinière. *Compt. rend. de l'Acad. de scienc.* Febr. 1877, y *Traité technique d'histologie*, 2 edition, p. 814.

(4) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre des Menschen, 1893.

(5) *Cajal*: Nota sobre los tubos nerviosos del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo. *Revista trimestral de histol. nor. y patol.*, n.º 2. Agosto 1888.

(6) *Flechsig*: Ueber eine neue Färbungsmethode der centralen Nervensystems. *Berichte der K. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaft. Math.-Phys. Classe.* Sitz. 5. August, 1889.

(7) *R. Cajal*: Contribución al estudio de la médula espinal, y Sobre las fibras  
CAJAL. — *Histología del sistema nervioso.*

vel de las bifurcaciones. El método de Ehrlich ha venido á sancionar plenamente nuestro descubrimiento, añadiendo algunos detalles estructurales (1).

Dos clases de preparados revelan dichas estrangulaciones: los del método de Weigert-Pal ó sus análogos (ácido ósmico), y los del método de Ehrlich. Los primeros nos dan una imagen negativa, puesto que presentan la estrangulación en blanco bajo la forma de una interrupción más ó menos larga de la vaina medular, al nivel de la cual el axon se halla al

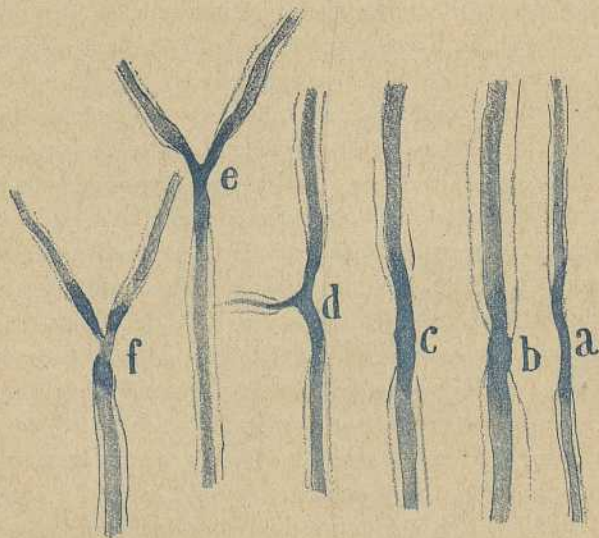


Fig. 66. — Fibras nerviosas de la sustancia gris profunda de la corteza cerebral del gato. (Método de Ehrlich-Bethe). — *a*, estrangulación de una fibra delgada; *b*, estrangulación con disco de soldadura en fibra gruesa; *c*, estrangulación con espesamiento bicónico; *d*, estrangulación de colateral; *e*, *f*, bifurcación de fibras. La membrana de Schwann aparece como una línea pálida.

descubierto; los segundos revelan una imagen positiva, dado que la porción desnuda del axon correspondiente á la estrangulación, exhibe un matiz azulado mucho más intenso que el mostrado por las partes meduladas.

Las estrangulaciones de los tubos nerviosos centrales se hallan por lo nerviosas de la capa granulosa del cerebelo. *Revista trim. de Histol. norm. y patol.*, números 3 y 4. Marzo de 1889.

(1) Dogiel ha dibujado dichas estrangulaciones en el cerebelo de las aves coloreado por el azul de metileno (Die Nervenlemente in Kleinhirn der Vögel und Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, & Bd. 47, 1896), y nosotros las hemos visto perfectamente coloreadas por dicho reactivo en la médula espinal, cerebro y cerebelo de los mamíferos. Véase nuestro trabajo: Las espinas laterales de las células del cerebro teñidas por el azul de metileno. *Rev. trim. microgr.*, núms. 2 y 3, 1896, y El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. micr.*, n° 4, 1896.

general más próximas entre sí que las de los periféricos. Por ejemplo: en el cerebro, dichos angostamientos (cilindros-ejes de las pirámides, fibras terminales de la corteza, etc.), que no parecen variar gran cosa con el diámetro de las fibras, yacen á una distancia oscilante entre 15 y 24 centésimas de milímetro (gato de un mes). Las distancias son mucho más cortas para las estrangulaciones de ramificación (de 5 á 10 centésimas). En la substancia blanca de la médula espinal, los segmentos interanulares son bastante más largos, llegando, á menudo, á 30 y 40 centésimas (gato de un mes). Existen, de todos modos, muchas excepciones dependientes en gran parte de la abundancia de colaterales, las cuales, á la manera de lo ocurrido en los nervios, brotan también al nivel de un estrechamiento.

Las imágenes obtenidas por el método de Ehrlich, ofrecen variantes que importa estudiar, porque denuncian algunos interesantes detalles de estructura, invisibles por los demás procedimientos de teñido. He aquí las principales:

*Tipo más común* (fig. 66 a). — El axon se presenta coloreado de azul intenso, atenuándose progresivamente el color hasta un poco más allá del comienzo del forro medular, en donde el matiz se mantiene uniforme y más ó menos claro (fig. 67 q). La porción desnuda del axon es mucho más larga que en los tubos nerviosos periféricos, y se halla un poco estrechada; á veces, singularmente en los tubos gruesos, obsérvase en el centro de la estrangulación un verdadero abultamiento bicónico (fig. 66 c). La mielina y la membrana de Schwann comienzan á distancia de este engrosamiento central, antes de la conclusión del segmento coloreado del axon.

En muchos tubos finos, el axon presenta, en los límites de la estrangulación, una fuerte dilatación que recuerda enteramente la que anteriormente hemos descrito en los tubos periféricos. Cuando la eminencia bicónica de Ranvier se asocia á esta disposición, la estrangulación ofrece tres dilataciones, una pequeña central y dos gruesas fusiformes, suavemente desvanecidas hacia afuera y enérgicamente coloreadas.

*Tipo de estrangulación con disco transversal.* — En los gruesos tubos de la médula y cerebro no es raro sorprender algunas estrangulaciones, generalmente más cortas de lo ordinario, cuya porción desnuda del axon, intensamente coloreada, exhibe en su centro un espesamiento que junta los extremos del forro medular. Este espesamiento puede, en ocasiones, interpretarse como un abultamiento bicónico de Ranvier; pero en ciertos casos nos parece corresponder á un verdadero disco de soldadura, ó mejor dicho, á un forro de cemento, destinado á proteger la porción libre del cilindro-eje (fig. 66 b).

*Estrangulación de centro pálido.* — En algunos estrechamientos, el segmento central del axon ha perdido enteramente, ó en gran parte, el color azul, mostrándose netamente coloreadas las regiones del mismo en el

punto donde se inicia el forro medular. Del lado del espacio claro, la tinta azul se halla correctamente limitada, pero del otro se disipa progresivamente (fig. 67, *p, h, j*).

Esta forma de coloración, que acaso dependa de un exceso de acción



Fig. 67.—Detalles de las bifurcaciones y colaterales de las raíces posteriores en el gato de quince días. Método de Ehrlich. — *a*, bifurcación normal de una fibra sensitiva; *b*, bifurcación homogénea y pálida; *c*, bifurcación desigual; *d, e*, trifurcación; *f*, fibrilla sensitiva no medulada; *g*, bifurcación con un espacio claro cuyo centro posee un disco azul; *h*, bifurcación con centro claro; *i*, colateral común de la substancia blanca; *j*, colateral con espesamiento inicial pálido; *m, n*, estrangulaciones con disco central azul limitado por límites claros; *p*, doble disco de una estrangulación sin colateral; *q*, otra estrangulación sin colateral.

del aire, es rara en el cerebro y cerebelo, pero se presenta frecuentemente en la substancia blanca de la médula espinal (1).

Como variante de este tipo debe mencionarse otro en el cual la porción clara central de la estrangulación muestra un forro azul bien limitado,

(1) Muchos de estos detalles están tomados de nuestro trabajo: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. micr.* Tomo I, n° 4, 1896.

pero menos intensamente coloreado que las partes teñidas del axon (figura 67, n, m, g).

Los citados tipos de coloración se presentan también en las estrangulaciones de donde brotan colaterales ó en donde ocurren bifurcaciones.

¿Qué interpretación daremos de todos los aspectos descritos? En nuestro sentir, toda estrangulación consta de dos factores: 1.º El cilindro-eje, más ó menos espesado en la región central, y el cual, por el hecho mismo de su carencia medular, fijaría más prontamente el color (fase positiva) y lo eliminaría también más tempranamente (fase negativa). Así se explicaría el hecho de presentarse la estrangulación fuertemente teñida en las coloraciones rápidas, y pálida, es decir, en fase negativa ó de eliminación del reactivo, en las impregnaciones tardías. La porción medulada de los cilindros-ejes fijaría más lentamente el azul, pero lo retendría también mucho más tiempo. 2.º Un cemento cilíndrico dispuesto unas veces en forro único y largo, otras en forro corto, el cual protegería la estrangulación anudando los dos cabos de la vaina medular. En una palabra, los tubos nerviosos centrales poseen, como los periféricos, un verdadero disco de Ranvier, que por su forma prolongada podría llamarse *cilindro-protector de cemento*. Este cilindro, que cuando es corto recuerda enteramente el disco susodicho y sobresale notablemente del contorno del cilindro-eje, se colorea á veces secundariamente en azul por la acción de los fijadores (picrato amónico, molibdato). Si la coloración de este forro de cemento sobreviene cuando la estrangulación ó porción cianófila del cilindro-eje se halla en fase positiva, el resultado es la reproducción algo alterada de la cruz de Ranvier de los tubos periféricos.

**División de las fibras centrales.** — Algunos autores, y singularmente Kölliker (1), han creído ver divisiones en tubos nerviosos medulados de los centros, previa coloración por el método de Weigert-Pal, que, como se sabe, tiñe exclusivamente la mielina. La mayor parte de los autores no han logrado confirmar dichas ramificaciones de la vaina medular, la cual se muestra constantemente indivisa así en los preparados teñidos por la hematoxilina como en los impregnados por el ácido ósmico. Semejante particularidad, que tanto contrasta con el aspecto ofrecido por las preparaciones de Golgi, nos indujo á sostener la opinión de que las colaterales, así como las ramas de bifurcación de los tubos nerviosos, nacen constantemente al nivel de parajes desprovistos de mielina, es decir, de verdaderas estrangulaciones (2). El método de Ehrlich ha confirmado plenamente esta previsión, sobre la cual Kölliker mostróse un tanto incrédulo.

(1) Kölliker : Handbuch der Gewebelehre 2. Band. 1896, p. 107.

(2) Cajal : Sobre las fibras nerviosas de la capa granulosa del cerebelo. *Rev. trim. de Histol. norm. y patol.*, núms. 3 y 4, Marzo de 1889.

— Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. *Anat. Anzeiger*, n.º 3, 1890.



Como se ve en las figs. 66 y 67, tanto el origen de las colaterales como las bifurcaciones de los tubos, tienen lugar en un punto de éstos intensamente coloreado por el azul y exento de vaina medular. A nivel del arranque de las colaterales el axon suele trazar un ángulo de vértice algo espesado. En las estrangulaciones de bifurcación aparecen, por lo común, tanto el axon generador como sus ramas hijas, algo disminuídos de volumen, mostrándose, en cambio, algo dilatados en el paraje donde el color comienza á palidecer. Diríase que en torno de la estrangulación, como en las fibras periféricas, la corteza superficial del axon es más inextensible que en otros puntos, preservando al protoplasma de la acción dilatante de los reactivos.

Por último, como hemos dicho anteriormente, la estrangulación de ramificación ofrece también las mismas variantes de color que los estrechamientos ordinarios. En la fig. 67, mostramos los distintos aspectos observados en las fibras de la médula espinal. Consideramos también muy verosímil la existencia de un forro especial de cemento en torno de las partes desnudas de la división, cemento que seguramente posee propiedades distintas que el de los tubos periféricos.

#### FIBRAS DE REMAK

Así se llaman unas fibras nerviosas, descritas primeramente por Remak (1) en los nervios simpáticos, y caracterizadas por la ausencia de vaina medular y presentar, de trecho en trecho, unos núcleos ovoides y prolongados.

Las fibras de Remak ó amedulares representan, como yo demostré primeramente (2) y han confirmado Retzius (3), V. Gehuchten (4), Cl. Sala (5), v. Lenhossék (6), Kölliker (7) y Dogiel (8), la continuación del axon ó expansión funcional de las células multipolares del gran sim-

(1) *Remak*: *Observationes anatomicae et microscopicae de systematis nervosi structura*. Berlín, 1838.

(2) *Cajal*: *Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamíferos. Gaceta Sanitaria*, 1.º Diciembre 1891.

(3) *Retzius*: *Ueber den Typus der sympathischen Ganglienzellen der hoheren Thiere. Biol. Unters. Neue Folge. Bd. III.*

(4) *Van Gehuchten*: *Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mamíferes et chez l'homme. La Cellule. Tomo VIII, 1 fasc., 1892.*

(5) *L. Sala*: *Sulla fina anatomia dei ganglii del simpatico. Mon. zool. ital.* Agosto 1892.

(6) *x. Lenhossék*: *Beitrage zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden, 1894.*

(7) *A. Kölliker*: *Ueber die feinere Anatomie und der physiol. Bedeutung des sympathischen Nervensystems. Wiener Klin. Wochens., n.º 40, 1894.*

(8) *Dogiel*: *Zwei Arten sympathischen Nervenzellen. Anat. Anzeiger, 1896, número 21.*

pático. También cabría considerar como verdaderas fibras de Remak las constitutivas de los nerviecitos olfatorios de todos los vertebrados, y las que forman los nervios del anfibio, de los ciclostomos y de todos los invertebrados. Hasta los mismos tubos medulados ofrecen, cerca de su terminación periférica, una porción conductora desprovista de vaina medular, guarnecida de núcleos, y en un todo comparable con las fibras del gran simpático.

El forro medular representa una disposición de perfeccionamiento, puesto que sólo se observa en los largos conductores de los vertebrados (excepto los ciclostomos); mas en éste como en otros muchos casos, la naturaleza, al crear una modificación estructural más favorable, no abandona por completo las disposiciones filogénicas primitivas: éstas son reproducidas transitoriamente en la ontogenia del tejido nervioso de la vida de relación (cuyos tubos carecen al principio de mielina) y mantenidas de modo permanente, y acaso por espíritu de economía, en la inervación de órganos de actividad secundaria y en todos aquellos conductores en donde, por lo corto de los trayectos, no son de temer graves filtraciones de corrientes (axon de las células de cilindro-eje corto, axon de los granos del cerebelo, etc.).

Para estudiar las fibras de Remak, preferiremos los nervios viscerales de los ganglios simpáticos de los mamíferos de gran talla, pues en aquellos se hallan casi de modo exclusivo. En los *rami-comunicantes*, en el cordón longitudinal de la cadena gangliónica, y, sobre todo, en los nervios de la vida de relación, las fibras de Remak se encuentran mezcladas con gran número de tubos medulados.

De todos los métodos aconsejados para la demostración de las fibras de Remak, el que más satisfactorios resultados da es el de Ehrlich. La observación de las imágenes precisas obtenidas con este método, nos preservará de caer en los dos errores más comunmente cometidos por los histólogos que trabajaron por el método falaz de la disociación, á saber: el tomar por axones independientes manojos de fibras de Remak, y el suponerlas anastomosadas ó dispuestas en red.

Dichas fibras, teñidas por el azul de metileno en un nervio visceral simpático (fig. 68 A), se presentan cilíndricas, de un espesor de 1 á 2  $\mu$ , constantemente mantenido, tanto durante su trayecto intra como extragangliónico. Su curso es algo flexuoso (lo que puede depender del examen de nervios retraídos ó relajados), y sus contornos aparecen lisos, correctos é independientes, es decir, desprovistos, como han mostrado Boveri, Dogiel, Thuckert (1) y otros, de esas anastomosis descritas y dibujadas por Ranvier (2) y cuya apariencia es debida á las adherencias anor-

(1) Thuckert: On the structure and degeneration of non medulated nerve-fibres. Journ. of Physiol. Vol. 19, n° 4, 1896.

(2) Ranvier: Traité technique d'histologie, 2 edic., 1889, p. 573 y siguientes.

males que establecen entre las fibras los agentes coagulantes (ácido ósmico, bicromatos, alcohol, etc.) utilizados para la disociación.

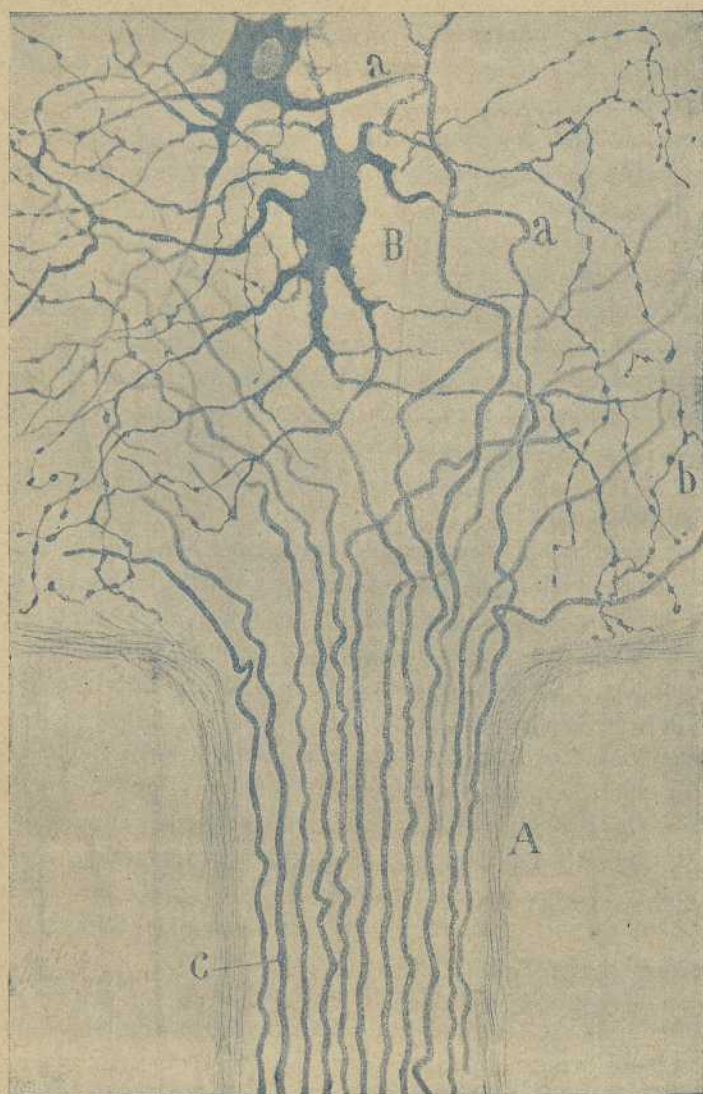


Fig. 68. — Trozo del ganglio cervical inferior del gran simpático del gato adulto. Método de Ehrlich-Bethe. — A, nerviecito visceral intensamente teñido de azul, y donde sólo se ven fibras de Remak; B, gruesas células simpáticas; a, axon; b, ramitas dendríticas varicosas; c, pequeños acúmulos de materia cianófila de las fibras de Remak. (Objet. apocr., 1'30, Zeiss).

Según hemos expuesto anteriormente, y es opinión clásica confirmada por numerosos histólogos, la fibra de Remak carece de forro de mielina, y

por consiguiente, de estrangulaciones. Esa vaina medular delgada, señalada en algunas fibras simpáticas por Boberi (1) y Dogiel (2), así como las estrangulaciones que este último sabio describe, son errores nacidos de haber tomado por de Remak los tubos medulados finos, de origen cerebro-raquídeo, residentes en gran número, tanto en los ganglios simpáticos como en los cordones anastomóticos. Tampoco Gad y Heimann (3), Thucket (4), Ranvier, etc., han podido descubrir rastro de mielina en las fibras simpáticas. Para cerciorarse de la positiva ausencia de dicha vaina, es preciso seguir, como lo hemos hecho nosotros, un gran número de axones, desde las células de origen en los ganglios, hasta los nervios viscerales ó comunicantes. En tales condiciones, que llenan cumplidamente las buenas preparaciones de Golgi y Ehrlich, es imposible sorprender el menor rastro de estrangulación. El tinte azul de las fibras, cuando se coloran por el método de Ehrlich-Bethe, es perfectamente uniforme; sólo en algún paraje se perciben ciertos pequeños acúmulos superficiales de materia cianófila, dispuesta en abultamientos redondeados y laterales, que no es posible confundir con la concentración cromática característica de la verdadera estrangulación (figura 68 c).

Estos abultamientos, que corresponden á las varicosidades denunciadas por el método de Golgi, se exageran notablemente, vacuolizándose con la larga permanencia de los preparados frescos en presencia del aire; por lo cual estimamos como resultado de alteraciones, las gruesas varicosidades dibujadas por Thucket y otros.

*Estructura.* — Tres cosas tiene que considerar la fibra de Remak: el axon, los núcleos y la vaina.

El axon se muestra completamente homogéneo en las preparaciones de Golgi y Ehrlich. El azul se deposita á veces en la capa cortical del mis-

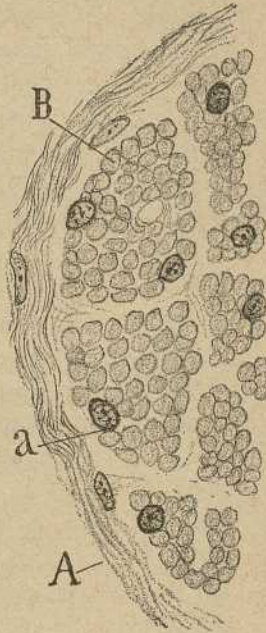


Fig. 69. — Pedazo de nervio visceral del buey. Induración en bicromato potásico. Coloración en hematoxilina. — A, vaina conectiva del nervio; B, sección de una fibra de Remak; a, un núcleo cortado de través.

(1) Boberi: Abhand. der kais. bayerisch. Akad. de Wissenschaften. zu München. Bd. XV, 1885.

(2) Dogiel: Arch. f. mikros. Anat. Bd. 46, 1896, y Anat. Anzeiger, n° 21, 1896.

(3) Gad u. Heimann: Du Bois Reimond's Archiv. f. Anat. u. Physiol., 1890.

(4) Loc. cit.

mo, dibujando una especie de cápsula granulosa, intensamente impregnada. En los preparados ordinarios (fijación con alcohol ó sublimado, disociación y coloración subsiguiente por el carmín, hematoxilina), el aspecto de dicho cilindro-eje es finamente granuloso y vagamente estriado á lo largo. Las hebras primitivas señaladas por los autores, nos parece corres-



Fig. 70.—Fibras de Remak de un nervio simpático del gato. Disociación con las agujas. Coloración de los núcleos por la hemateína.

ponder, no á la trama del axon, sino á fibras simpáticas independientes, por haber aquéllos considerado equivocadamente como unidad morfológica, un haz de fibras de Remak. Es muy posible que el protoplasma de dichos axones posea una trama reticular ó fibrilar semejante á la de los axones ordinarios; mas es preciso confesar, que la extrema delgadez de aquéllos impide un estudio fructuoso de su estructura.

*Núcleos.* — Ni el método de Ehrlich ni el de Golgi, revelan los núcleos de las fibras de Remak. Para observarlos, hay que apelar al método de disociación ó al de las secciones transversales, combinados con el empleo de la hematoxilina ó anilinas básicas (tionina, azul de metileno, fuchina, etc.).

Estudiados en los nervios simpáticos disociados, los núcleos aparecen ovoideos ó elipsoides, de 20 á 25  $\mu$  de largos por 3 á 4  $\mu$  de anchos, y situados, de trecho en trecho, en un lado de la fibra. En torno del núcleo y, sobre todo en sus polos, se observa cierta cantidad de protoplasma granuloso, que parece extenderse y continuarse con una fina membrana envolvente del axon. Los objetivos de gran apertura permiten discernir en el núcleo una fina membrana acromática, una red bastante tupida de nucleína, cuyas nudosidades gruesas, en número de tres ó más, tienen apariencia de nucleolos, y un jugo nuclear transparente. La red cromática, cuyas mallas son en gran parte transversales, se inserta periféricamente en la membrana, por debajo de la cual se condensa en retículo superficial, dando de este modo la impresión, en los enfocamientos ecuatoriales, de una cubierta cromática.

*Vaina.* — Las secciones transversales de las fibras de Remak, revelan, examinadas con el apocromático 1'60, una fina membrana situada á más ó menos distancia del axon, y en un todo comparable con la vaina de Schwann de los tubos medulados ó con la cubierta de las fibras de los invertebrados. Semejante forro, indicado por Boberi y confirmado por Thuckert, se-

ría quizá la continuación de la fina cápsula envolvente del corpúsculo simpático. Por debajo de ella yacerían los núcleos, guardando con la membrana la misma relación que los núcleos de los tubos medulados tienen con la vaina de Schwann.

No es posible determinar en los preparados ordinarios (disociación seguida de coloración con hemateína, anilinas, etc.), los verdaderos límites del protoplasma de los corpúsculos periaxiales.

En resumen; las fibras de Remak representan la continuación de los axones de las células simpáticas, envueltos en un delicado estuche membranoso, guarnecido interiormente de células conectivas delgadas y provistas de núcleo prolongado; pero tanto la vaina como dichas células, son totalmente extrañas al axon, como lo prueba el hecho de teñirse éste de manera exclusiva en los preparados de Ehrlich y Golgi.

### NERVIOS

Así se llaman los cordones constituídos por tubos nerviosos que llevan un mismo itinerario. Macroscópicamente, son masas cilíndricas ó acintadas, de color blanco amarillento, y estriadas en sentido longitudinal.

Todo tronco nervioso de la vida de relación, consta de tres especies funcionales de fibras: las simpáticas ó de Remak, las meduladas sensitivas y las meduladas motoras. Todos estos elementos se asocian en haces, de cuya reunión, á favor de tejido conjuntivo laxo y, á menudo, de tejido adiposo, resulta el nervio propiamente dicho.

La estructura del cordón nervioso tal y como aparece en los cortes transversales, ha sido bien estudiada por los neurólogos, particularmente por Key y Retzius (1) y Ranvier (2). En ella hay que considerar: el *neurilema*, la *vaina laminosa* ó *perineuro* y el *tejido conectivo intrafascicular* ó *endoneuro*.

**Neurilema.**—Así se designa una túnica conectiva, laxa, espesa, rica en vasos sanguíneos, que protege exteriormente los nervios, continuándose, al nivel del arranque de éstos en los centros, con la membrana *pia-mater*. De la superficie interior de dicha envoltura, parten gruesos tabiques conjuntivos insinuados entre los fascículos nerviosos. En ellos se albergan los gruesos vasos arteriales y venosos, así como (en los nervios robustos) numerosos islotes de tejido grasiento.

**Vaina laminosa de Ranvier.**—Cuando el nervio es delgado, sólo contiene un haz de tubos conductores; mas si es voluminoso, asóciase para formarlos varios haces de fibras, cada uno de los cuales posee una

(1) Key y Retzius: Studien in der Anatomie des Nervensystems. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. IX, 1873.

(2) Ranvier: *Traité technique d'histologie*. Véase también sus *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, 1878.

cápsula ó membrana especial, llamada por Key y Retzius *perineuro*, y por Ranvier *vaina laminosa*, por alusión á su disposición estructural. Esta membrana se muestra compacta, estriada concéntricamente y salpicada de núcleos aplanados en el sentido de la misma. Como Ranvier ha mostrado, consta en realidad de varias hojuelas concéntricas, construídas de hacecillos extremadamente delicados y entrecruzados en diversas direcciones. Entre tales membranas, yacen ciertas cavidades ó resquicios

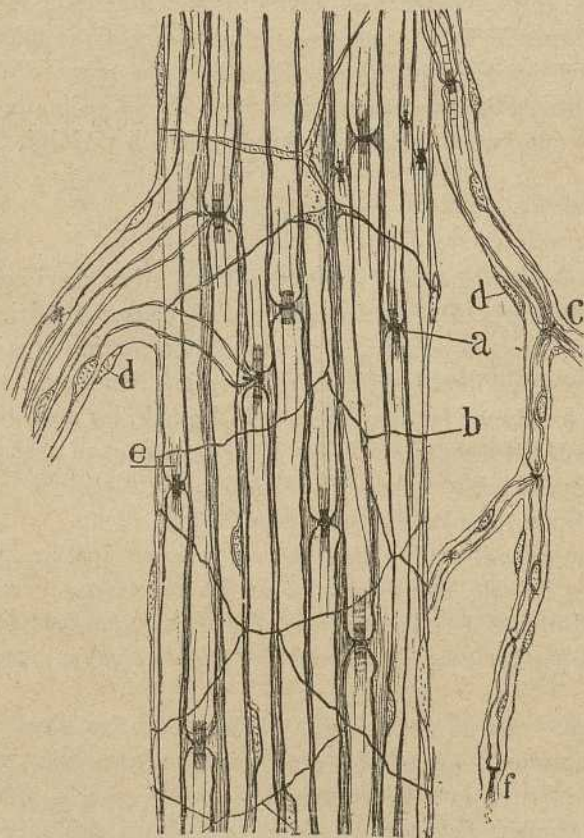


Fig. 71. — Nervio de rana teñido por el nitrato de plata. — *a*, disco de soldadura y estrangulación; *b*, líneas del endotelio que envuelve el haz nervioso; *e*, cilindro eje colorado por el nitrato de plata; *c*, división de un tubo nervioso.

anulares, tapizados verosímilmente por elementos endoteliales. La impregnación argéntica revela netamente los contornos de este endotelio, el cual, en los pequeños nervios de la rana (fig. 71 *b*), queda reducido á una sola hilera celular.

**Endoneuro.**—Así han llamado Key y Retzius una trama conectiva, delicadísima, separatoria de los tubos constitutivos de cada fascículo

nervioso. Esta trama consta de finísimos hacecillos, dirigidos en todos sentidos, pero especialmente orientados en la dirección de las fibras, sobre las cuales se aplican íntimamente. Las reacciones químicas prueban que tales hilos contienen materia colágena acidófila, pues se colorean vivamente, como los del tejido conectivo ordinario, tanto por la mezcla de ácido pícrico y fuchina ácida (Gieson) como por la de ácido pícrico é índigo-carmín (Cajal). Entre las fibras se hallan, y á menudo sobre los tubos, algunos corpúsculos conectivos estrellados, provistos de crestas de impresión y en un todo comparables á los del tejido conectivo laxo (fig. 72, *c*). Además de estas células, bien descritas por Ranvier, existirían otras aplanadas é íntimamente aplicadas á la membrana de Schwan, sobre la cual extenderían numerosos apéndices (Luigi Sala) (1).

En los nervios véanse también corpúsculos granulados de Ehrlich, albergándose de preferencia en el tejido conectivo separatorio de los fascículos nerviosos.

**Nervios minúsculos y divisiones nerviosas.** — En su camino hacia la periferia, los cordones nerviosos se descomponen en sus fascículos integrantes, y á su vez éstos se ramifican, resolviéndose la vaina laminosa de origen en tantas vainas laminosas hijas, como manojitos resultan de la referida división. Los hacecillos así generados, se ramifican á su vez; el perineuro se torna de cada vez más

delgado y transparente, hasta que por fin, dispersos todos los tubos del haz, dicha membrana forma un forro para cada uno de éstos, protegiéndolos ulteriormente hasta cerca de la arborización terminal. Esta fina cubierta que acompaña á los tubos aislados, fue señalada por Henle, de donde el nombre de *vaina de Henle* dado á la misma por Ranvier. Consta de una capa transparente, ligeramente granulosa, de trecho en trecho engruesada por núcleos alargados de sección óptica fusiforme (fig. 71, *d*). Entre la vaina de Henle y la cubierta de Schwan, existe un espacio tubular continuo lleno de plasma nutritivo y prolongado hasta el tejido conectivo intersticial de los manojos primitivos de los cordones nervio-

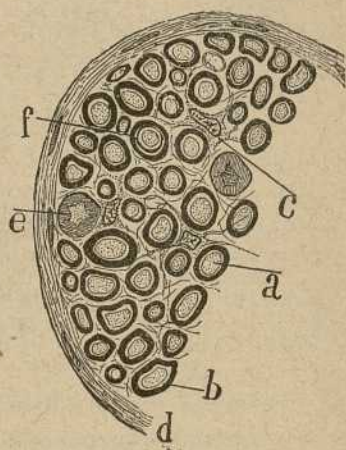


Fig. 72. — Corte transversal de un fascículo nervioso. Coloración con ácido ósmico. — *a*, cilindro-eje; *b*, mielina; *c*, célula conectiva intersticial; *e*, corte de un tubo al nivel ó cerca de la estrangulación; *d*, vaina laminosa.

(1) *L. Sala*: Contribution á la connaissance de la structure des nerfs périphériques. *Arch. ital. de Biol.* Tomo 24, fasc. III, 1895.



sos. Recientemente, Ruffini ha descrito debajo de la de Henle otra cubierta subsidiaria, pero exenta de núcleos (1).

*Divisiones.*—Los tubos nerviosos independientes se ramifican también, engendrando comunmente dos ramas hijas más delgadas, aunque no son raras las divisiones en tres y aun en mayor número de tubos hijos, como de ello hay frecuentes casos en los husos musculares y en las terminaciones

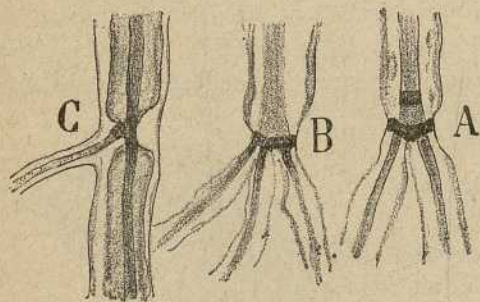


Fig. 73. — Detalles de las divisiones de los tubos nerviosos periféricos en su trayecto aislado y preterminal. Coloración por el nitrato de plata. —A, división en Y, provista de un disco anguloso; B, división en tres fibras; C, estrangulación de la cual partía una colateral amedulada (nervio del pectoral cutáneo de la rana).

nervias del órgano eléctrico del torpedó. La dirección de las fibras hijas es sumamente variable: unas veces se apartan en ángulo agudo (división en Y); otras en ángulo recto (división en T). Cuando el tubo progenitor origina tres ramitas, una de ellas suele continuar el curso primitivo, y las otras dos emergen en ángulo ya recto (división en cruz), ya obtuso (fibras recurrentes). El número de divi-

siones sucesivas que puede sufrir un tubo originario, es bastante considerable, variando comunmente entre tres y seis.

Como Ranvier descubrió, las divisiones de los tubos nerviosos se verifican siempre al nivel de una estrangulación, y los segmentos de las fibras engendradas son constantemente más cortos y delgados que los de las progenitoras. Cuando se observa atentamente una estrangulación divisoria, impregnada con el nitrato de plata, se advierte que el cilindro-eje del tubo segmentante se ensancha en cono cerca del disco de soldadura y se divide en dos ramitas más delgadas que se continúan con el cilindro de los tubos recién engendrados. El disco de soldadura se engruesa por abajo, adquiriendo un pico ó espolón penetrante en el ángulo formado por la divergencia de las ramas hijas. La materia del cemento está atravesada por un túnel en Y donde se aloja la división del cilindro-eje. Cuando el número de tubos originados pasa de dos, el disco puede presentar aberturas, no sólo en sus caras, sino en su circunferencia (figura 73, A, B),

(1) A. Ruffini: Di una nuova guaina nel tratto terminale delle fibre nervose periferiche. *Anat. Anzeig.* Bd. XII, n° 19, 1896.

## CAPÍTULO X

### CENTROS NERVIOSOS

Substancia blanca y gris. — Médula espinal ; su conformación exterior é interior.

Expuestos los datos esenciales relativos á los elementos del tejido nervioso, debemos entrar ahora en el estudio particular de los órganos llamados *centros nerviosos*.

Representa cada *centro ó foco nervioso* una estación de empalme y de asociación complicada, entre dos órdenes de conductores: *los sensitivos y sensoriales* que aportan la conmoción nerviosa ; y *los motores* que la propagan al aparato locomotor y glandular correspondiente.

Este concepto nos marca el orden de exposición que debemos seguir ; pues parece lógico tratar en grupo sistemático de las tres citadas partes constitutivas del foco nervioso (neurona sensitiva, motora é intermedia); con lo cual, además de reunir aquello que la naturaleza ha juntado, preparamos un fácil y llano camino á la interpretación fisiológica de la estructura de los centros. En armonía con este criterio (seguido también en parte por van Gehuchten), estudiaremos con la médula espinal las terminaciones nerviosas, sensitivas y motoras ; con el bulbo raquídeo, los orígenes y terminaciones de los nervios vestibular, coclear, vago y glossofaríngeo, etc. ; con los tubérculos cuadrigéminos, el nervio óptico y retina, además de los orígenes de los nervios motor ocular común, motor ocular externo y patético ; y con el cerebro propiamente dicho, el nervio olfatorio y su arranque periférico.

Los centros nerviosos se componen de dos tramas ó substancias de aspecto y color diversos: la *substancia blanca* y la *substancia gris*.

En la formación de la substancia blanca, entran los tubos nerviosos medulados y los corpúsculos neuróglícos de largas radiaciones: la substancia gris se forma de la agregación de células nerviosas más ó menos entremezcladas de tubos y de corpúsculos neuróglícos de cortas radiaciones.

Para llegar á una fórmula más precisa y completa de la textura general de la substancia gris, añadamos todavía que todo foco nervioso resulta del entretregimiento de estos cuatro factores: las neuronas de cilindro-eje largo con el total de sus expansiones dendríticas; las neuronas de axon corto, con sus arborizaciones completas, tanto nerviosas como dendríticas; las ramificaciones de las colaterales nacidas en los tubos ner-

viosos de la substancia blanca vecina ; y las arborizaciones nerviosas terminales de las neuronas de cilindro-eje largo (sensitivas, sensoriales, motoras voluntarias, de asociación, etc.) residentes en otros centros. En todo territorio gris varían notablemente en forma, tamaño, número y modo de asociación, los referidos factores ; por cuya circunstancia, la trama de cada foco gangliónico, exige un análisis particular.

#### MÉDULA ESPINAL

La médula espinal es un cordón de color blanco, alojado en el raquis, extendido desde el agujero occipital hasta la segunda vértebra lumbar (hombre). Este cordón, que no llena completamente el conducto vertebral, posee dos espesamientos correspondientes al arranque de los nervios de las extremidades: el *engrosamiento cervical* extendido desde la tercera ó cuarta vértebra cervical á la segunda dorsal ; y el *lumbar*, que va desde la décima dorsal á la primera lumbar.

Examinada exteriormente la médula espinal, presenta dos surcos medios ; uno anterior rectilíneo, profundo, dentro del cual penetra un repliegue de la *pia-mater* ; y otro posterior superficial, cuyo fondo se halla ocupado por un septo vertical de células epiteliales. Tales surcos dividen la médula en dos mitades, laterales, semicilíndricas y simétricas.

Cada mitad lateral se subdivide en tres cordones á beneficio de otros dos surcos: uno *antero-lateral* discontinuo y formado en realidad por una sucesión longitudinal de fosetas, de donde emergen las raíces anteriores ó motoras ; otro *postero-lateral*, más acusado, por donde ingresan las raíces posteriores ó sensitivas. La porción anterior de substancia blanca, es decir, la comprendida entre el surco medio ventral y la emergencia de las raíces anteriores, toma el nombre de *cordón anterior* ; la porción de esta misma substancia situada entre las dos raíces se denomina *cordón lateral* ; y finalmente, el grueso manojito situado entre las raíces posteriores y el surco medio dorsal se llama *cordón posterior*. Todavía describen los anatómicos otros dos surcos: uno, poco constante, situado en los labios de la cisura media anterior, y por cuya virtud el cordón anterior se subdivide en un segmento interno ó *fascículo de Türk*, y un segmento externo ó *porción fundamental del cordón anterior* (*vías cortas* del cordón anterior) ; y otro situado en el cordón posterior, pero solamente en la región cervical y porción superior de la dorsal, y merced al cual dicho cordón queda segmentado en porción externa ó *fascículo de Burdach*, y porción interna ó *fascículo de Goll*.

Tales son los cordones ó vías conductoras más ó menos bien individualizadas que consiente establecer el estudio de la confirmación exterior de la médula espinal. Pero si apelamos al método embriológico de Flechsig ó al de las degeneraciones secundarias, utilizado por Türk, Charcot,

Bouchard, Kahler y Pick, etc., echaron de ver que cada cordón, lejos de representar una unidad dinámica, contiene varias especies de fibras de origen y procedencia distintas. De estos varios sistemas de conducción, nos ocuparemos más adelante.

#### CONFORMACIÓN INTERIOR DE LA MÉDULA

Cuando se observa á simple vista, y teñido\* por un método cualquiera, un corte transversal de la médula espinal se advierten dos formaciones bien limitadas: la *substancia blanca*, que, al revés de lo que ocurre en el cerebro, constituye una gruesa corteza periférica; y la *substancia gris*, situada en el centro, en torno de un delgadísimo conducto, resto de la cavidad medular primitiva y designado con el nombre de *epéndimo*. Alrededor de la médula, é íntimamente adherida á la substancia blanca, se nota la membrana *pia-mater*, portadora de los vasos destinados á la nutrición de dicho centro.

CONFORMACIÓN INTERIOR DE LA SUBSTANCIA GRIS.—Esta substancia, que debe su color gris amarillento al pigmento moreno de sus células, consta esencialmente de corpúsculos nerviosos asociados en una masa continua sin estratificaciones manifiestas.

La substancia gris está dispuesta en dos medias cañas de concavidad externa, una derecha y otra izquierda, unidas por un robusto puente transversal y medio, situado en derredor del epéndimo. La prolongación de dicha substancia, dirigida hacia adelante, es gruesa y se llama *asta anterior*; la dirigida hacia atrás, que es delgada, terminando no lejos del surco colateral posterior, se designa *asta posterior*; y, por último, los puentes centrales y transversales que juntan las astas derechas con las izquierdas, se conocen con el nombre de *comisuras*, distinguiéndose una anterior llamada *comisura blanca*, emplazada delante del epéndimo y en el fondo del surco medio anterior; y otra posterior, situada detrás del conducto central, construída de células y fibras y calificada de *comisura gris*.

Cada asta de substancia gris, comprende varios territorios no siempre bien limitados, que conviene distinguir.

El área comprendida por el asta anterior es mucho más extensa que la ocupada por la posterior; su contorno aparece festoneado y cada pico ó festón corresponde á los septos ó tabiques de la substancia blanca vecina por donde arriban á la gris fibras nerviosas. Aunque mal limitadas, cabe separar en el asta anterior tres pléyades celulares ó territorios; uno antero-interno (fig. 74, *j*) fronterizo de la comisura blanca (foco comisural de los autores); otro antero-externo, á veces doble (fig. 74, *h, i*), situado enfrente de las raíces anteriores y ocupado por las células motoras (foco

motor); otro posterior ó postero-externo (fig. 74, *g*) residente cerca del cordón lateral (foco cordonal ó funicular antero-lateral).

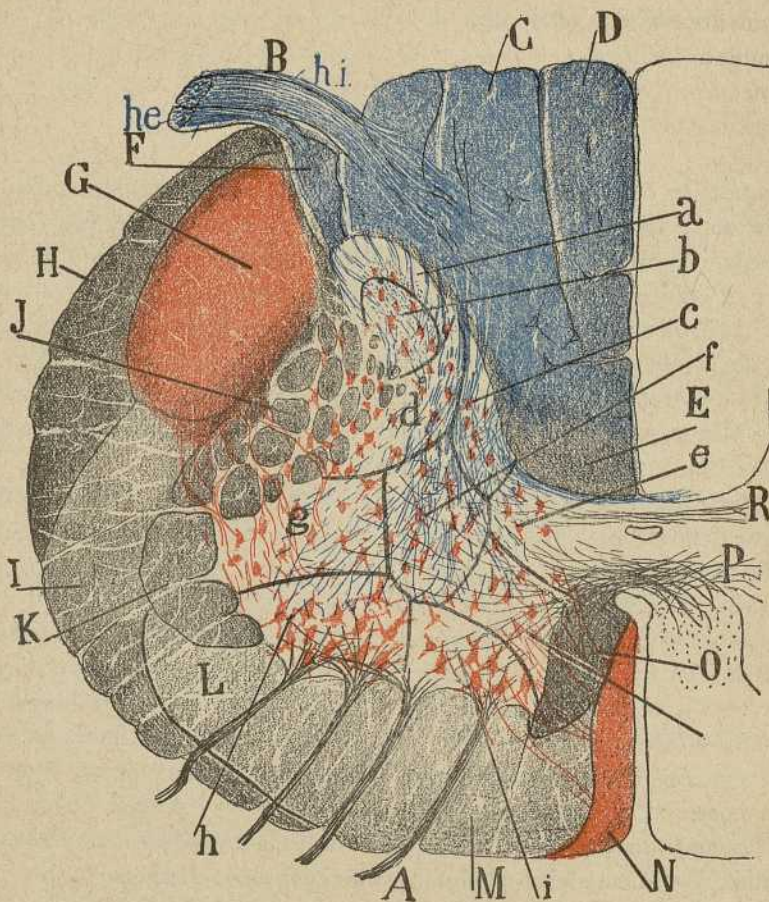


Fig. 74.—Esquema de la médula cervical humana, en el cual se marcan los diversos territorios de la sustancia gris y los sistemas de la sustancia blanca.—A, raíces anteriores; B, raíz posterior; C, cordón de Burdach; D, cordón de Goll; E, porción ventral del cordón posterior; F, zona marginal de Lissauer; G, haz piramidal cruzado; H, manjo cerebeloso de Flechsig; I, haz de Gowers; J, sistema ó manojos del asta posterior; K, sistema del foco gris intermediario; L, cordón intermediario; M, vías cortas del cordón anterior; N, haz piramidal directo ó cordón de Türk; O, cordón comisural; P, comisura blanca ó anterior; R, comisura gris ó posterior.—*a*, sustancia de Rolando; *b*, vértice ó cabeza del asta posterior; *c*, foco basal interno; *d*, foco basal externo; *e*, sustancia gris ó gelatinoso central; *f*, foco gris intermediario; *g*, foco del cordón antero-lateral; *h*, foco motor externo; *i*, foco motor interno; *j*, foco gris comisural.

NOTA: Para mayor claridad, la vía piramidal se ha reproducido en rojo y las vías sensitivas en azul.

El área del asta posterior es larga y estrecha, singularmente en las regiones cervical y dorsal. En ella se comprenden: 1.º, *la sustancia gela-*

*tinosa de Rolando* (fig. 74, *a*), especie de casquete ó limbo arciforme de aspecto finamente granuloso que cubre el vértice del asta posterior; 2.º, *la cabeza ó vértice* de dicha asta, territorio de forma ovoidea, situado inmediatamente por delante de dicha substancia de Rolando y punto general de confluencia de las colaterales del cordón posterior (fig. 74, *b*); 3.º, *la base del asta posterior*, territorio mal limitado continuado, hacia atrás, con la región del vértice del asta dorsal y, hacia adelante, con el foco gris intermedio; en él cabe establecer dos porciones: *interna ó foco basal interno* (*c*), situada entre el cordón posterior y el manajo sensitivo-motor, y *externa ó foco basal externo* (*d*), región mucho más extensa, situada por fuera de dicho haz y continuada lateralmente con el foco gris intersticial del manajo del asta posterior; 4.º, *la columna vesiculosa de Clarke*, masa celular de sección redondeada, vecina de la comisura posterior y cordón posterior (fig. 75, *C*), y sólo bien deslindada en la región dorsal y porción superior de la lumbar.

Por último, la substancia gris intermediaria ó zona de unión de las dos astas, encierra dos regiones que conviene distinguir: la *zona gris central* (fig. 74, *e*) (*substancia aelatinosa central* de los autores), correspondiente al anillo ó limbo que rodea el epéndimo; y una masa gris, de sección ovoidea, más ó menos prolongada en sentido antero-posterior, emplazada en el punto de unión de ambas astas, pero más cerca de la posterior que de la anterior. Este foco toma el nombre de *foco gris intermedio*; extenso en la región cervical, se estrecha mucho en la dorsal, aplicándose á la porción externa y anterior de la columna de Clarke. Este foco es el punto de tránsito de la mayor parte de las fibras del haz *sensitivo-motor* (figura 74, *f*).

El comportamiento de la substancia gris varía algo en las distintas regiones de la médula.

En la *región cervical* el asta anterior es más amplia que en la dorsal, y, al nivel del ensanchamiento cervical, presenta dos focos motores, uno antero-interno y otro antero-externo. En el punto de unión de ambas astas, sobre todo en el territorio de la base y vértice de la posterior, se advierte que la substancia blanca ha invadido, fragmentada en haces independientes, la substancia gris (fig. 74, *J*).

Semejante invasión, que se inicia ya en la región dorsal, pero que llega al *sumum* en lo alto de la cervical y bulbo raquídeo, da á la trama gris intercalar un aspecto reticulado (*procesus reticularis* de Lenhossék, padre). Nosotros llamamos á estos tabiques interfasciculares, *foco gris intersticial* (figuras 74 y 75).

La *región dorsal* se hace notar, sobre todo, por el notable estrechamiento transversal de la región motriz, por la existencia, en la parte externa de la región intermediaria á las dos astas, de una área angular penetrante en el cordón lateral (asta lateral de los autores), y por el notable

desarrollo de la columna de Clarke (fig. 75). Este último territorio falta en la región lumbar inferior, comienza á desarrollarse al nivel de las dos primeras vértebras lumbares, alcanza su máximo en la región dorsal inferior, y disminuyendo progresivamente hacia arriba, acaba en el límite inferior de la cervical.

La *región lumbar* se reconoce fácilmente por la escasez de la substancia blanca, por la cortedad y aspecto redondeado de las astas, entre las cuales la posterior es corta, casi semicircular, recordando por su aspecto y anchura la disposición característica de la época embrionaria.

Tanto en la región lumbar inferior como en la cervical falta, como hemos dicho ya, la columna de Clarke, pero en estas regiones subsiste, sin embargo, un territorio formado por pequeñas células homólogas de las de dicha columna, el cual llamamos, como dejamos dicho *foco basal interno* (figura 74, c). Todavía existe una zona media, extendida desde el cordón posterior al epéndimo, de límites inciertos, poco desarrollada en el hombre, pero bien desenvuelta en los animales (perro, gato), á que daremos el nombre de *foco comisural posterior*. En la región dorsal este núcleo está singularmente adelgazado en su región media por la proximidad de las columnas de Clarke.

CONFORMACIÓN INTERIOR DE LA SUBSTANCIA BLANCA.—Los tubos nerviosos constitutivos de los cordones aparecen distribuidos en haces de muy diverso diámetro, á favor de tabiques neuróglícos portadores de los vasos sanguíneos. Estos tabiques parten de la superficie medular, en donde se adhieren á la *pia*, penetran en la substancia blanca, en la cual engendran una red de mallas irregulares, y en gran parte orientadas en sentido radial, y, por último, desaguan, mediante cabos ensanchados, en el territorio de las astas.

El espesor de la substancia blanca guarda relación, aunque no absoluta, con la cantidad de substancia gris subyacente; así, es más abundante al nivel de los engrosamientos cervical y lumbar que en la región dorsal media. Si la substancia blanca contuviese exclusivamente vías cortas ó endógenas, esta proporcionalidad se mantendría con bastante rigor en todo el eje espinal; mas los cordones encierran además vías ó sistemas exógenas, cuyo volumen es independiente de la cuantía de la substancia gris, creciendo progresivamente de abajo arriba (vía piramidal y vías ascendentes sensitivas). Esto, naturalmente, quita mucho valor á la mencionada relación.

TERRITORIOS Ó SISTEMAS DE LA SUBSTANCIA BLANCA.—La substancia blanca consta de tubos nerviosos de muy diverso origen y de diferente significación fisiológica, cuya separación no puede hacerse con los métodos anatómicos comunes (método de coloración de Weigert, de Golgi, etc.), porque dichos sistemas de fibras, además de carecer de fronteras acusadas, no ostentan ningún carácter estructural propio. Para desembro-

llar, pues, en este complexus de conductores, de cuyo entremezclamiento y confusión resulta la substancia blanca, aquellos que reconocen el mismo origen y terminación, ha sido forzoso apelar á otros métodos de estudio. Estos son : el de las degeneraciones secundarias aplicado en los animales; el anatomo-patológico, es decir, la observación en el hombre de los sistemas que degeneran por consecuencia de lesiones hemorrágicas ó inflamatorias de los focos de origen ó de algún punto del itinerario de los mismos; y, por último, el de Flechsig, basado, como ya expusimos más atrás, en el hecho de la sucesiva é independiente medulización de las diversas vías de los cordones durante la época fetal y después del nacimiento.

Las enseñanzas de estos métodos, concordantes en lo fundamental, permiten desde luego separar en la substancia blanca de la médula dos categorías de conductores : 1.º Los *exógenos*, es decir, aquellos cuyas células de origen residen en otros centros ; tales son : la vía piramidal cuyas células moran en el cerebro; la *vía cerebelosa descendente* y las vías sensitivas del cordón posterior, cuyos elementos yacen respectivamente en el cerebelo y ganglios raquídeos. 2.º Los *conductores endógenos* ó sean aquellos nacidos en corpúsculos residentes en la substancia gris de la médula espinal. Estos últimos pueden dividirse en : *vías largas* representadas por los sistemas nacidos en la médula, pero extendidos á otros centros (*vía cerebelosa de Flechsig*, fascículo de Gowers); y *vías cortas*, formadas por los tubos nerviosos que tienen en la médula origen y remate. No existe ley que regule la posición en la substancia blanca de todos estos sistemas; sin embargo, y en lo referente á los exógenos, cabe afirmar que las vías cortas suelen ocupar una posición más cercana á la substancia gris que la correspondiente á las vías largas. Semejante hecho, ya notado por diversos autores, está probablemente regido por el principio de economía de protoplasma, porque siendo precisamente las citadas vías cortas las que reciben mayor número de axones de la substancia gris inmediata, así como las más ricas en colaterales, importaba emplazarlas cerca de los focos nerviosos, á fin de que la longitud de los citados conductores (marcha transversal de axones y colaterales) fuera la más corta posible.

Otra regla casi general es el que las vías, tanto exógenas como endógenas, consten de conductores descendente y ascendente, por más que en las endógenas largas domine la corriente ascendente sobre la descendente. Quizá no existe más excepción que la vía piramidal, exclusivamente constituida de tubos descendentes. Por lo demás, cada haz de una misma conducción contiene siempre en más ó menos cantidad fibras de otras procedencias, es decir que las citadas vías representan zonas ó territorios de la substancia blanca donde domina una determinada categoría de tubos nerviosos.

Sin perjuicio de ocuparnos más adelante del origen y naturaleza de los tubos incorporados á los citados sistemas, vamos á exponer aquí sumaria-



mente las principales vías reconocidas por los neurólogos en cada uno de los cordones medulares.

**Vías del cordón lateral.** — 1.º *Vía piramidal ó de los movimientos voluntarios.* — Representa este importante sistema el conjunto de los axones nacidos de la región motriz de la corteza y destinados á excitar el impulso motor en las neuronas radicales del asta anterior de la médula. Unica en cada lado, durante su trayecto cerebral y protuberancial, esta vía se divide en el bulbo en dos haces: uno fino, situado delante y por dentro del cordón anterior que se llama *fascículo directo* ó de Türk (fig. 74, N); y otro mucho más grueso que se entrecruza con el del lado opuesto (decusación de las pirámides en el bulbo), y desciende á lo largo del cordón lateral, en donde ocupa una área extensa, ovoidea, situada por fuera y delante del asta posterior, por dentro del haz de Flechsig, y exteriormente al *manejo del asta posterior* (fig. 74, G, y 75, P). Este fascículo, que representa el principal contingente de los tubos llegados del cerebro, se designa *vía piramidal cruzada*. Desciende, perdiendo progresivamente volumen, hasta la parte más inferior de la médula lumbar.

El trayecto descendente de las dos vías del manejo piramidal, ha sido establecido por las observaciones concordantes del método de las degeneraciones en el hombre (Türk, 1851; Bouchard, 1866) y del embriionario de Flechsig (1). Este autor ha probado además que en muchos mamíferos recién nacidos, y sobre todo en el niño, la vía piramidal carece todavía de mielina, destacando por su incolorabilidad, en las preparaciones teñidas por el ácido ósmico, del resto de los tubos del cordón anterolateral más precozmente medulados). Finalmente, el comportamiento del haz piramidal en los diversos mamíferos ha sido perfectamente estudiada por Spitzka (2), Lenhossék (3) y Bechterew (4), quienes se han servido de preferencia del método de Weigert.

El haz grueso residente en el cordón lateral, se entrecruza en el bulbo, según hemos expuesto. Algunos autores han creído que ocurría otro tanto con el directo ó de Türk, pero no en aquel órgano, sino á lo largo de la médula y al nivel de la comisura anterior. Pero en este supuesto sería muy difícil explicar estos dos hechos: cuando se excita la zona motriz de un hemisferio, provócanse movimientos en ambos lados del cuerpo, pero muy principalmente en el opuesto al lugar de la excitación; 2.º, en la parálisis de origen cerebral ó bulbar de la vía piramidal de un lado, existe

(1) *Flechsig*: Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. 1878.

(2) *Spitzka*: The comparative Anatomy of the Pyramidal tract. 1886.

(3) *Lenhossék*: Ueber die Pyramidenbahnen in Rückenmarke einiger Säugethiere. 1889.

(4) *Bechterew*: Ueber die verschiedenen Lagen der Pyramidenbahnen beim Menschen und den Thieren. 1891.

hemiplegia en el opuesto, pero además paresia y disminución de la energía contráctil, y hasta exageración de los reflejos tendinosos en la mitad sana del cuerpo. Añadamos que semejante nuevo entrecruzamiento no ha podido ser observado jamás por nosotros en los mamíferos superiores (mono, perro) y feto humano. En estos animales (y á mayor abundamiento en el conejo, ratón, aves, etc., donde no existe fascículo de Türk

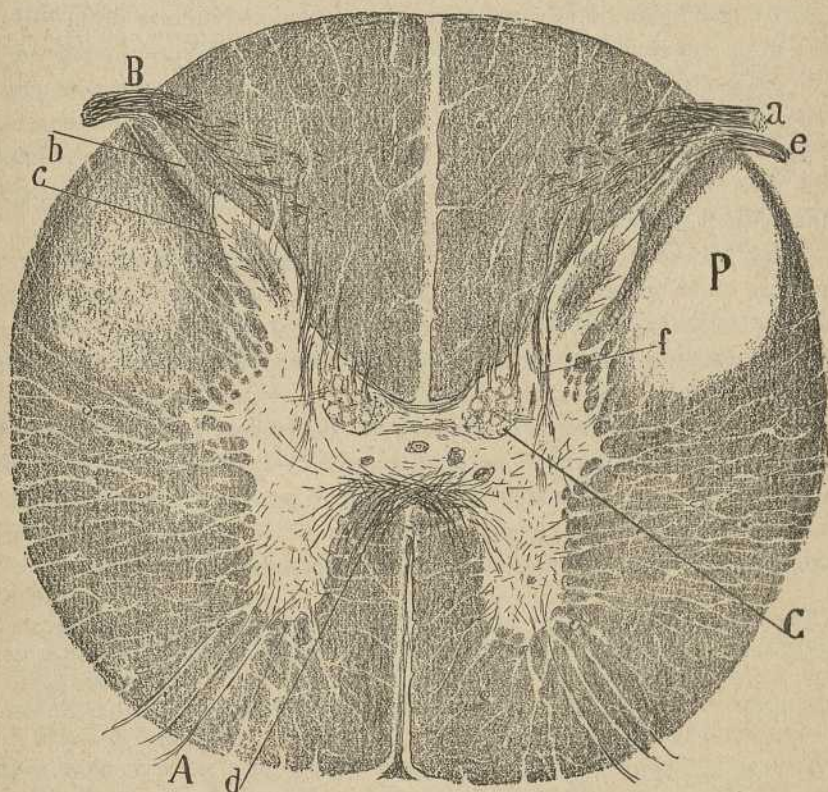


Fig. 75.—Corte de la médula dorsal de un afásico, en el cual la autopsia demostró la atrofia casi completa de la región motriz cerebral de un lado; la vía piramidal nacida del hemisferio lesionado, hallábase totalmente atrofiada. Método de Weigert-Pal.—A, raíces anteriores; B, raíz posterior; C, columna de Clarke; P, vía piramidal cruzada (la vía piramidal correspondiente al lado sano, muestra también una atrofia bastante avanzada).

ó está representado por escasísimos tubos), todas las fibras que cruzan la comisura resultan ser, ó colaterales del cordón anterior, ó axones directos continuados con células comisurales del opuesto lado. A nuestro juicio, la paresia y demás fenómenos mórbidos ofrecidos por la musculatura del lado sano de los hemipléjicos, se explica precisamente admitiendo el carácter directo del fascículo de Türk, es decir, suponiendo que mediante colaterales y ramas terminales se pone en relación con las células motri-

ces del lado sano. También podría explicarse la susodicha paresia, por el hecho, establecido por diversos observadores, de la existencia en el cordón lateral de un lado, precisamente en el área de la vía piramidal cruzada, de tubos no decusados pertenecientes á la vía lateral opuesta. Semejantes *fibras homolaterales*, señaladas en los animales por Russell (1), Mellus (2), Sherrington (3) y recientemente demostradas en el hombre por Dejerine y Thomas (4), fueron hace tiempo sospechadas por Pitres (5), que había notado en algunos hemiplégicos, además de la esclerosis de la vía cruzada principal, una lesión análoga aunque menos acusada en la vía piramidal indemne. Esta disposición, que acaso sea constante, bien que sometida á notables variaciones, aparece claramente en la fig. 75, en donde reproducimos la médula espinal de un hemiplégico que, merced á una embolia cerebral, presentaba completamente degenerado todo el sistema piramidal de un lado.

El haz piramidal cruzado disminuye progresivamente al compás de su descenso en la médula, pudiéndosele seguir hasta la región lumbar; pero en cuanto al de Türk ó directo, se extiende todo lo más hasta la mitad de la región dorsal; á veces se desvanece ya en el término inferior de la médula cervical.

Por lo demás, las variantes de volumen de ambos fascículos son muy numerosas, según ha hecho notar Flechsig. Así, el fascículo de Türk puede faltar ó ser notablemente pequeño, ó, al contrario, alcanzar desusado volumen, extendiéndose por fuera hasta las raíces anteriores. En tal caso, el haz cruzado disminuye proporcionalmente en robustez.

En los mamíferos, tales como el mono y perro, existe, aunque poco aparente, un fascículo de Türk. En el gato, como ha demostrado Bechterew, falta casi siempre ó se halla representado por escasísimas fibras, ausentándose en absoluto en el conejo, conejo de Indias y ratón. En este último, según hemos demostrado nosotros, la vía principal ó cruzada reside en la porción más anterior é interna del cordón posterior, delante de las vías sensitivas. Observación parecida había sido hecha ya por Bechterew en la rata. Por último, en las aves, reptiles, batracios y peces, se ignora la residencia de la vía piramidal; quizá no forma en ellos sistema separado, hallándose representada por tubos dispersos.

Yá hemos dicho que en el hombre la vía piramidal se medula tardía-

(1) *Russell*: Defective development et the centralnervous system in a cat. *Brain*. 1895.

(2) *Mellus*: *Proced. Royal Society*. 1894.

(3) *Sherrington*: On a secondary and tertiary Degeneration in the spinal cord of the Dog. *Journ. of Physiol.* Vol. VI. n.º 4. Véase también *The Lancet*: 1894.

(4) *Dejerine et Thomas*: Sur les fibres pyramidales homeolaterales, &. *Arch. de physiol.* n.º 2. 1896.

(5) *Pitres*: Recherches anatomo-cliniques sur les scleroses bilaterales de la moelle épinière consecutives a des lesions unilaterales du cerveau. *Arch. de physiol.* 1884.

mente (según Flechsig, dentro del primer mes después del nacimiento); lo mismo sucede con todos los animales incapaces de andar y de proveer por sí á sus necesidades en los primeros días de su vida; circunstancia que establece una relación estrecha entre la madurez funcional de un sistema y su perfecta medulización. Pero la producción, es decir, el ingreso de los axones de dicha vía en la médula, es mucho más precoz, remontándose, según Flechsig y Marie (1), al final del quinto mes de la vida fetal. Van Gehuchten (2), apoyándose en la imposibilidad de colorear sus fibras con el método de Golgi en el feto del séptimo mes, juzga que por este tiempo los axones piramidales no han rebasado aún el bulbo raquídeo. Sin embargo, este dictamen no se concilia bien con el hecho, fácil de observar, de hallarse ya en los fetos humanos del séptimo mes, perfectamente desarrollada, el área correspondiente á la vía piramidal. Además, examinando con buen objetivo de inmersión cortes de dicha área coloreados en carmín ó hematoxilina, hemos creído notar entre los corpúsculos neuróglícos campos granulosos relativamente espesos, que no son quizá otra cosa que las secciones de los axones piramidales. La cuestión, sin embargo, exige nuevas observaciones.

*Fascículo de Flechsig.*— Por fuera del haz piramidal cruzado y dispuesto en cinta superficial antero-posterior (fig. 74, H), hállase una vía larga ascendente indicada por Foville, pero mejor estudiada por Türk y Flechsig. A este autor se debe la demostración de que semejante vía, en gran parte ascendente, brota de la columna de Clarke. Comienza al nivel del décimo á undécimo par dorsal, se acrece sucesivamente sin entrecruzarse, gana la región del bulbo, situándose detrás del haz descendente del trigémino, se incorpora después al cordón restiforme, y termina, por último, si hemos de creer á Flechsig, en el vermis superior.

*Fascículo de Gowers.*— Por el método de las degeneraciones secundarias, así como por las observaciones anatomo patológicas en el hombre, logró Gowers demostrar, delante del punto de unión de los sistemas cerebelosos de Flechsig y piramidal cruzado, la existencia de un haz extenso curvilíneo (fig. 74, I), que degenera en sentido ascendente, comenzando en la región lumbar y terminando en el bulbo (3). Las fibras, cuya longitud parece muy diversa, nacerían de un territorio, todavía indeterminado, de substancia gris y se terminarían, después de entrecruzarse en su mayor parte y de recorrer un trayecto ascendente considerable, en lo alto de la médula cervical ó quizá en los núcleos de los cordones de Goll y Burdach. Contendría, pues, el fascículo de Gowers, fibras directas y cruzadas, y, en sentir de Sherrington, Edinger y van Gehuchten, representaría una vía sensitiva cruzada de segundo orden. Según Mott, su paradero sería el ce-

(1) Marie : Leçons sur les maladies de la moelle. Paris, 1892.

(2) V. Gehuchten : Faisceau pyramidal et maladie de Little. *Journal de Neurologie et d'Hypnologie*. Juin, 1896.

(3) Gowers : Bemerkungen über die antero-laterale aufsteigende Degeneration im Rückenmark. *Neurol-Centralbl.* n.º 9. 1886.

rebelo, viniendo á representar la porción ventral del fascículo de Flechsig ó vía cerebelosa ascendente; pero según Bechterew, sus fibras acabarían en parte en el bulbo, en el *núcleo lateral*. En fin, Tooth da esta terminación como exacta para las fibras finas, pero no para las gruesas, que según él, tendrían su remate en el cerebelo.

Sobre la significación de esta vía, hablaremos más adelante. Aquí recordaremos la opinión de v. Gehuchten, quien apoyándose en los síntomas característicos de la siringomielia, afección que compromete más ó menos la integridad del cordón lateral, imagina que el haz de Gowers representa la vía especial ascendente de la sensibilidad dolorosa y térmica, quedando reservado el cordón posterior para las excitaciones táctiles. Semejante dictamen está en oposición con los experimentos de Mott, quien no ha observado analgesia después de la sección, en el mono, del fascículo de Gowers.

*Cordón ó manajo del asta posterior* (fig. 74, J).—Llamado por Flechsig *capa limitante lateral*, es aquella parte profunda del cordón lateral, que contornea la base del asta posterior, en cuyos dominios penetra más ó menos, formando un ángulo de vértice truncado. Según dejamos expuesto, en la región dorsal superior y cervical, los tabiques separatorios de los manajos de dicho cordón, contienen numerosas células nerviosas (*foco gris intersticial*). Como nosotros hemos probado, el manajo del asta posterior representa una vía robusta, tanto ascendente como descendente, nacida en los elementos del asta posterior. Dominan los tubos finos en este fascículo, lo que se concibe bien recordando que en él se incorporan muchos cilindros-ejes de la substancia de Rolando (véanse *células del asta posterior*). Como hace notar Marie, este fascículo degenera difusamente y en corta distancia, tanto hacia arriba como hacia abajo, circunstancia que revela la notable cortedad de sus fibras constitutivas.

*Cordón intermediario*.—Así se califica la parte del cordón lateral remanente una vez excluidos los fascículos ó vías de Flechsig, Gowers, piramidal y del asta posterior (fig. 74, L). Este territorio, situado por delante del cordón lateral, sin límites precisos hacia adelante, consta de vías cortas ascendentes y descendentes. Entre ellas, figuran algunas fibras cerebelosas descendentes de Marchi (1). Este territorio recibe sus axones del asta anterior.

*Sistema del foco intermediario*.—La porción más anterior de la *capa limitante lateral* de Flechsig (fig. 74, K) no recibe tubos nerviosos del asta posterior, sino de la región gris intermediaria, y sobre todo, de aquel foco gris situado delante de la base del asta posterior, y el cual ha sido calificado por nosotros de *foco gris intermediario*. Esta conexión, que hemos determinado recientemente tanto en el embrión de pollo, como en

(1) *Marchi*: Origine et decorsio dei pedunculi cerebellari. *Riv. Speriment. di Freniatr. et Mediz. legale*. Vol. XVII, p. 367.

el de rata y gato, nos parece autorizarnos á designar dicha región de substancia blanca, *sistema del foco intermediario*. En él podrían también entrar axones del foco funicular lateral y aun de otros territorios del asta anterior.

*Fibras cerebelosas descendentes.* — Cuando á ejemplo de Marchi, se extirpa parcial ó totalmente el cerebelo, ó siguiendo nuestra práctica (1), se decortica no más una porción de este foco nervioso, todo el cordón anterior lateral de la médula espinal, aparece salpicado de fibras degeneradas (método de Marchi), que no parecen asociarse en sistema especial. Concéntrase especialmente la degeneración en el haz cerebeloso de Flechsig, en el limbo del cordón anterior y hasta en pleno haz marginal ó *surco-marginal* de Loventhal. Tales fibras serían descendentes y representarían los conductores, en cuya virtud obrarían sobre los corpúsculos motores de la médula, las fibras de Purkinje del cerebelo. Este órgano recibiría, por tanto, de la médula una categoría de fibras centripetas ó sensitivas (manejo de Flechsig y acaso de Gowers), las cuales aportarían á los corpúsculos de Purkinje una corriente sensitiva de segundo orden, que, reflejada después por los axones de estos á los focos motores del bulbo y médula espinal, provocarían una acción motriz coordinadora de naturaleza desconocida (véase más adelante). Como tras una lesión monolateral del cerebelo se producen degeneraciones en ambos lados medulares, hay que admitir que cada mitad cerebelosa tiene conexión con ambas mitades medulares, aunque más eficaz con la de su lado.

**Cordón anterior.** — En él se hallan el manejo comisural, el de Türk, de que ya hemos hablado, y el haz fundamental anterior.

*Manejo comisural* (fig. 74, O). — Así designamos nosotros esa porción más profunda y extensa del cordón anterior, fronteriza de la cisura y formada por axones de la substancia gris del lado opuesto. Este haz grueso hacia atrás, por donde toca á la comisura blanca, se adelgaza y desvanece hacia adelante y afuera, entremezclándose con las fibras del manejo fundamental del cordón anterior (2).

En el hombre, la presencia del fascículo de Türk, rechaza hacia afuera el haz comisural (fig. 74); no obstante, la porción más honda del cordón anterior, consta exclusivamente de fibras comisurales. Por lo demás,

(1) *Cajal*: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo. VI. Conexiones distantes de las células de Purkinje. *Anal. de la Soc. española de Historia natural*, 2.<sup>a</sup> serie, tomo III, sesión 1.<sup>o</sup> Agosto 1894. En nuestros experimentos de decorticación cerebelosa recaídos en el conejo de Indias, se ha procurado dejar incólumes los ganglios cerebelosos centrales; la degeneración descendente medular sobrevino casi lo mismo que tras de las hemisecciones cerebelosas de Marchi, lo que parece probar que dichas fibras descendentes nacen positivamente en las células de Purkinje.

(2) *Cajal*: *La fine Anatomie de la moelle epinière. Atlas des pathologischen Histologie des Nervensystems*. IV. Lief. Berlin. 1895.

el haz comisural, bien desarrollado en todos los vertebrados y formado de tubos gruesos, comprende, como veremos más adelante, vías cortas cruzadas, ascendentes y descendentes.

*Fascículo fundamental anterior.* — Corresponde á todo este extenso territorio, comprendido entre las raíces anteriores y el manjo comisural. La mayor parte de sus fibras representa vías cortas homeolaterales, es decir, nacidas de las células funiculares de la substancia gris del mismo lado. Su degeneración es ascendente y descendente.

Las fibras más superficiales son particularmente gruesas, y se disponen en limbo extendido hasta los labios de la cisura anterior. Este limbo, mejor desarrollado en los vertebrados que en el hombre, ha sido llamado por Læwenthal *haz marginal anterior*. Consta de vías relativamente largas, en parte cruzadas. Según Læwenthal, que no se pronuncia acerca de su origen y terminación, podrían llegar hasta el bulbo (1).

*Cordón posterior.* — Casi todo él está ocupado por las vías sensitivas ascendentes y descendentes, según veremos más adelante. Por ahora, haremos notar solamente las áreas en que los autores lo dividen.

*Cordón de Burdach* (fig. 74, C). — Así se califica la porción externa del cordón posterior, que comprende la masa principal del mismo.

Distínguense en él, según Flechsig y Bechterew, tres zonas llamadas radicales *anterior*, *media* y *posterior*. La anterior (cornu-comisural de Dejérine) ó profunda, fronteriza de la comisura gris, se medularía antes que las otras y consta de vías cortas, endógenas, nacidas en el asta posterior. La *mèdia* ó *zona de irradiación* de Lenhossék, es la que contiene las bifurcaciones de las radicales; su forma es triangular, extendiéndose en pico hacia adelante y adentro, y ofreciendo un ángulo externo agudo vecino de la zona de Lissauer. Esta es el área donde se inicia, por lo común, la degeneración tabética del cordón posterior. La *zona radical posterior*, corresponde á la corteza misma del cordón de Burdach, y consta también de fibras radicales sensitivas (fig. 74).

*Zona marginal de Lissauer.* — Así se designa un cordón triangular ó cuadrilátero, situado por fuera del cordón de Burdach, y entre el vértice de la substancia de Rolando y la misma superficie medular (fig. 74, F, y 75, b). Tanto del cordón lateral vecino como del de Burdach, sepáranle septos conjuntivos bien aparentes. En la zona marginal de Lissauer, cuya extensión superficial varía según las regiones, se bifurcan y marchan longitudinalmente los más finos tubos de las raíces sensitivas (véanse raíces sensitivas).

*Cordón de Goll.* — Este importante territorio del cordón posterior, es un haz prismático de sección triangular, emplazado junto á la cisura

(1) Læwenthal: La region pyramidale de la capsule interne chez le chien et la constitution du cordon anterolateral de la moelle. *Rev. med. de la Suisse romande.* 15 Septem. 1886.

posterior, y por dentro y detrás del haz de Burdach (fig. 74, D).

El cordón de Goll tiene seguramente representación en toda la médula; pero sólo en la dorsal superior, cervical y bulbar, se presenta bien deslindando hacia afuera, á favor de un robusto tabique neuróglíco terminado en un surco exterior bien perceptible.

Como más adelante veremos, el cordón de Goll comprende las vías largas de las raíces posteriores ó sensitivas. Este haz crece de abajo á arriba, alcanzando su máximo espesor en el bulbo, al nivel del foco llamado *ganglio del cordón de Goll*. Los experimentos de Flechsig y Bechterew, han probado que el cordón de Goll se medula después que el de Burdach; lo que equivale á decir que las fibras radicales largas terminadas en el bulbo, adquieren más tardíamente su vaina medular que las radicales cortas, acabadas en diversos segmentos de la médula espinal

---



## CAPITULO XI

Estructura de la substancia blanca de la médula. — Tubos nerviosos, células neuróglícas y colaterales nerviosas. — Variedades de colaterales, distinguidas por el área gris en que se terminan. — Sinfisis de la distribución de las colaterales. — Fibras nerviosas terminales. — Fascículos dislocados de la substancia blanca.

**ESTRUCTURA GENERAL DE LA SUBSTANCIA BLANCA.** — La substancia constitutiva de los cordones medulares, se halla comprendida en la descripción de los tubos nerviosos centrales dada en la *Parte general* de este libro; por tanto, aquí limitaremos á añadir pocos detalles.

Cuando se examina un corte transversal fino de dicha substancia blanca, previa coloración con el carmín ó la hematoxilina, preséntanse seccionados de través infinidad de tubos nerviosos paralelos, separados por células neuróglícas

*Tubos.* — Son de muy diverso volumen: los más robustos, que residen en el cordón antero-lateral, llegan á 12 ó 15  $\mu$ ; los más finos, pertenecientes á la vía piramidal, al manojito del asta posterior y al cordón de Goll, sólo poseen 2 á 3  $\mu$ . En general, todos los territorios de la substancia blanca contienen entremezclados tubos gruesos y finos, pudiendo dominar los primeros sobre los segundos ó al revés; por excepción se dan la zona marginal de Lissauer y el cordón de Goll, donde todas ó casi todas las fibras son delgadas. En general, los tubos gruesos y medianos representan cilindros-ejes emanados de células relativamente voluminosas de la substancia gris (asta anterior, columna de Clarke y centro del asta posterior); pero los tubos longitudinales más diminutos, ó representan axones de las pequeñas células de la substancia de Rolando, ó son ramas finas ascendentes ó descendentes continuadas con cilindros-ejes de bifurcación desigual.

En páginas anteriores, hemos hecho notar la textura de los tubos de la substancia blanca. Recordemos aquí que en los cortes transversales de la médula, cada tubo seccionado de través, muestra un axon central, cilindroideo, coloreable intensamente por el carmín ó la hematoxilina; una vaina de Mauthner ó espacio claro peri-axial lleno de plasma; una vaina medular más ó menos espesa que se presenta á menudo exfoliada ó dividida en capas concéntricas en las preparaciones de Weigert-Pal; y, por último, una finísima vaina de Schwan. Núcleos no pueden sorprenderse en los tubos adultos (fig. 76).

Los cortes longitudinales de la substancia blanca, coloreados por el mé-

todo de Ehrlich, completan las revelaciones de las preparaciones teñidas en carmín ó por el método de Weigert. Si el aire ha fijado suficientemente el color, distingúense las estrangulaciones, á cuyo nivel el axon atrae vivamente el azul y se advierte que de muchas de ellas brotan ramas colaterales de marcha horizontal (véase pág. 211). Después de un largo trayecto longitudinal, los tubos de la substancia blanca se arquean, tórnanse horizontales y se pierden en el eje gris, donde se desvanecen. De su enlace con las células nerviosas, hablaremos más adelante.

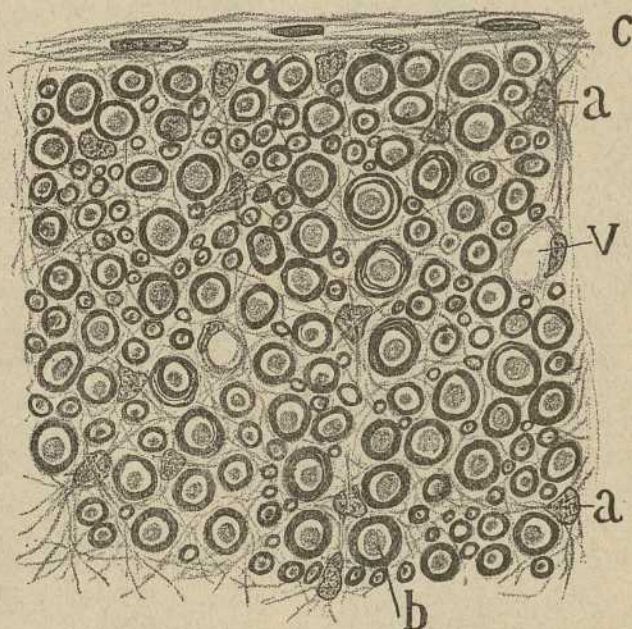


Fig. 76.—Corte transversal de una parte del cordón lateral de la médula del buey. Acido ósmico y picro-carminato. — *a, a*, núcleo de célula neuróglia; *b*, axon cortado de través; *c*, cubierta conectiva de la substancia blanca; *v*, vaso capilar. Nótese la existencia entre los tubos nerviosos de multitud de filamentos de neuroglia.

*Células de neuroglia.* — Los preparados teñidos en carmín, hematoxilina ó las anilinas básicas, denuncian entre los tubos nerviosos gran cantidad de núcleos pequeños, esféricos, en torno de los cuales se nota un protoplasma granuloso estirado en expansiones radiadas. El método de Golgi y Weigert (para la coloración de la neuroglia), enseñan que tales corpúsculos son células neuróglia robustas, pertenecientes al tipo de largas radiaciones (fig. 76, *a* y 77, B).

En la fig. 77, reproducimos algunos de estos elementos tomados de la médula espinal del niño de pocos días. Como se ve, los somas son estrellados, exhibiendo numerosas crestas de impresión, de las cuales proce-

den diez, doce ó más apéndices granulados de forma cónica, bien pronto resueltos en hacecillos de finísimos hilos. El número de los filamentos neuróglícos así formados, puede ascender á cuarenta y más por cada corpúsculo. Estos filamentos son lisos, marchan por entre los tubos medula-

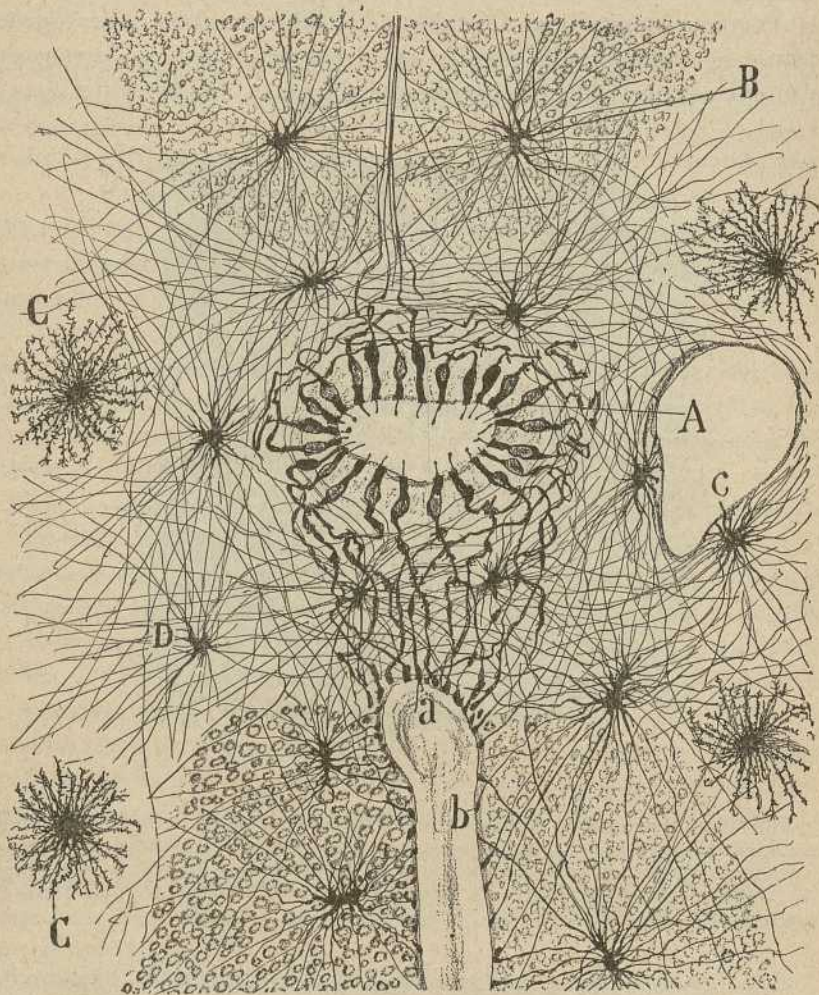


Fig. 77. — Neuroglia de la región central gris y porciones vecinas de la sustancia blanca de la médula espinal de un niño de ocho días (método de Golgi).—A, células del epéndimo; B, neuroglia de la sustancia blanca; C, neuroglia de cortas radiaciones; *b*, engrosamientos terminales de las hebras neuróglícas.

dos en dirección divergente y sin ramificarse, y, después de cruzar grandes extensiones de la sustancia blanca, parecen acabar libremente (*B*). Como Weigert ha demostrado (1), la longitud de los filamentos neuró-

(1) *C. Weigert*: Beitrage zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia. 1895, Frankfurt a M.

glicos es enorme, y, á menudo, no es posible precisar su remate. Aun en las preparaciones de Golgi, que no suelen presentar tan completamente como las de Weigert el itinerario de las hebras neuróglícas, es frecuente observar que algunas de éstas, nacidas en corpúsculos cercanos á la *pía*, cruzan todo el espesor de los cordones, desembocando en la substancia gris. Del propio modo cabe seguir filamentos brotados en la neuroglia del asta anterior hasta la misma superficie medular. De la reunión de estos filamentos, fórmase entre los tubos un plexo de hebras de dirección diversa, cuya procedencia no siempre es posible determinar. Se comprueba también que los tabiques separatorios de los hacecillos nerviosos encierran, no sólo cuerpos de células neuróglícas, sino paquetes apretadísimos de filamentos neuróglícos emanados de corpúsculos situados á gran distancia. Al nivel, pues, de tales tabiques, fibras neuróglícas de la substancia gris penetran en la blanca, y, al contrario, no pocas nacidas en la blanca se pierden en la gris.

En cuanto á su dirección, con relación á los tubos nerviosos, la mayor parte de las hebras neuróglícas marchan perpendicularmente á los mismos cruzándolos y rodeándolos de mil maneras; pero se ven también otras orientaciones. Así en los cortes longitudinales no faltan nunca hebras y aun hacecillos dispuestos paralelamente á los tubos nerviosos.

¿Cuál es el paradero de las hebras neuróglícas? En las médulas embriónicas, el método de Golgi nos presenta terminadas dichas hebras á no mucha distancia, en el espesor de los cordones ó en la superficie medular; pero en las médulas muy adelantadas (niño de quince á veinte días) ó adultas, las expansiones aparecen tan enormemente largas que puede dudarse acerca de su modo de terminar. Sin embargo, estudiando células neuróglícas no muy alejadas de las superficies libres, lógrase reconocer que las hebras periféricas acaban, mediante engrosamientos libres, debajo de la *pía* (*b*); otras hebras abordan los vasos á los que siguen durante largos trayectos, constituyéndoles el forro neuróglíco de que ya tratamos en la *Parte general*; finalmente, algunas rematan directamente á favor de engrosamientos en la superficie de los capilares. En suma: tarde ó temprano, todo filamento neuróglíco remata libremente, apoyándose ya en capilares, ya en la *pía-mater*, sin contraer con los demás apéndices congéneres sino relaciones de contacto.

COLATERALES DE LA SUBSTANCIA BLANCA. — En los cortes transversales ó longitudinales de la médula espinal, teñidos por los métodos que impregnan la mielina, se ven partir de todos los puntos de los cordones infinidad de fibras finas más ó menos horizontales que se pierden en la substancia gris subyacente. Semejantes fibras transversales son tan ostensibles, que debieron reconocerlas cuantos observadores examinaron cortes longitudinales ó transversales de los cordones coloreados por el cloruro de oro, ácido ósmico ó hematoxilina de

Weigert; pero los autores (Gerlach, Kölliker, Waldeyer, Schiefferdecker, Kahler, etc.) estaban dominados por la creencia de que cada tubo de la substancia blanca ó de la gris representa la continuación individual de un axon, y supusieron, por tanto, que dichas fibras transversales corresponden al trayecto inicial ó terminal de los tubos de los cordones. Y, sin embargo, una simple comparación entre el número de células visibles en cada corte transversal de la médula y el infinito caudal de tubos de todas dimensiones que surcan la substancia gris, así como la notable diferencia de diámetro que separa los tubos longitudinales de la substancia

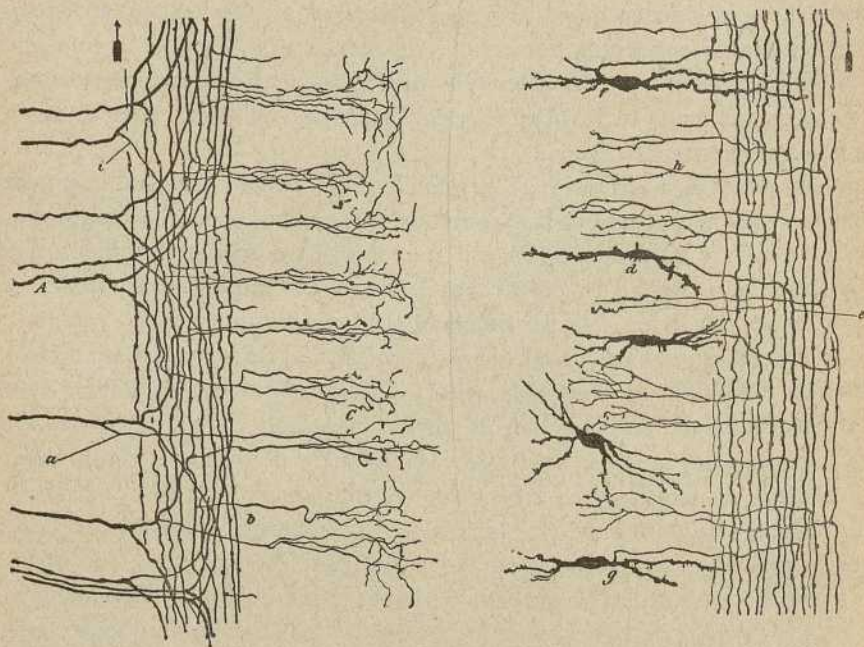


Fig. 78. — Corte longitudinal de la médula embrionaria del pollo, en el que se muestra la substancia blanca del cordón posterior y la del lateral, con sus colaterales arborizadas en la substancia gris. Nótase también (*d, g, f*), que los tubos de dicha substancia son axones de células nerviosas.

blanca de la inmensa mayoría de dichas fibras transversales, debieron haber bastado ya para sospechar otro modo de origen de éstas. Pero en tal ejemplo, como en otros, las deficiencias de la observación deben imputarse á la imperfección de los métodos. Ni el ácido ósmico ni la hematoxilina de Weigert podían servir para resolver el problema del origen de las fibras transversales, porque, como nosotros hemos probado, dichos métodos no colorean el trayecto inicial de las fibras, ni las largas estrangulaciones á cuyo nivel brotan las ramificaciones de los tubos medulados.

Gracias al método de Golgi, este punto pudo ser satisfactoriamente

resuelto. En 1889 (1) anunciamos que si se aplica dicho método á la médula embrionaria de pollo ó de mamífero, las fibras transversales se colorean correctamente, reconociéndose con entera claridad que la mayoría de las mismas no son otra cosa que colaterales, partidas en ángulo recto, de los tubos longitudinales de la substancia blanca, y terminadas por ramificaciones varicosas y libres en la gris.

La importancia que tiene el descubrimiento de las colaterales y bifurcaciones de la substancia blanca de la médula, del cual ha dicho Kölliker con razón que representa el avance más transcendental, dado en los últimos tiempos en el conocimiento de la estructura medular, nos obliga á exponer aquí algunos apuntes históricos.

Cuando en 1889, señalé la existencia de las colaterales de la substancia blanca, creía de buena fe que se trataba de un hecho enteramente nuevo. Así lo creyeron también Kölliker, v. Lenhossék, Eninger y cuantos neurólogos habían por aquel tiempo publicado trabajos relativos á la médula espinal, en todos los cuales no se hablaba, ni por asomos, de la existencia de la referida disposición. Pero una reclamación de Golgi (2) nos hizo reconocer que existía un precedente totalmente olvidado, y al cual el mismo sabio italiano pareció no haber dado importancia, pues hace caso omiso de él en su obra general de la estructura del sistema nervioso (3), á pesar de aludir repetidas veces á la fina anatomía de la médula espinal.

El precedente consiste en las siguientes líneas, que entresacamos de un texto del año 1880, publicado en un periódico médico de poca circulación y ajeno á las Ciencias anatómicas :

«De los tubos nerviosos de la substancia blanca (anterior, lateral y posterior) salen fibrillas que, después de penetrar horizontal ú oblicuamente en la substancia gris, se ramifican en ésta como las colaterales de los cilindros-ejes». En algún otro pasaje, añade que dichas fibras ingresarían en las redes que, según Golgi, existirían en la substancia gris.

Pero un hecho seca é incompletamente expuesto, mezclado con errores, sin figuras que garanticen su realidad y lo pongan al amparo de falaces subjetivismos, sin detalles de los métodos á los cuales se debe su observación, sin la asistencia de esas legítimas inducciones fisiológicas que avaloran su trascendencia, no suele ser creído jamás de los sabios ó pasa totalmente inadvertido (4). Tal sucedió con el descubrimiento de las cola-

(1) *Cajal* : Contribución al estudio de la estructura de la médula espinal. *Revista trimestral de histología normal y patológica*, núms. 3 y 4, 1 Marzo 1889.

(2) *Golgi* : Sulla fina Anatomia degli organi centrali del Sistema nervoso. Milano, 1886.

(3) *C. Golgi* : Studi Istologici sul Midollo Spinale. *Comunicación al tercer Congreso italiano de Psichiatria, reunido en Septiembre de 1880 en Reggio Emilia*. Esta comunicación fue traducida y publicada en el *Anatomischer Anzeiger*, año 1890, números 14 y 15, bajo el título *Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes*.

— Véase también: *Considérations anatomiques sur la doctrine des localisations cérébrales*. *Arch. ital. de Biol.* Tomo II, 1882.

(4) Véase *Cajal* : Reponse a M. Golgi á propos des fibrilles collaterales de la moelle epiniere et de la structure générale de la substance grise. *Anat. Anzeiger*. núm. 20, 1890.

terales, las cuales, olvidadas cerca de diez años, hubo necesidad de re-descubrirlas (1), tomando solamente carta de naturaleza en la ciencia, después de la descripción completa, detallada, ilustrada con figuras, que nosotros hicimos de ellas, después, en fin, de marcar su verdadero origen y terminación en los diversos cordones, y de formular sin reservas las condiciones técnicas de su demostración.

En mis Memorias de 1889 y 1890 (2) añadimos á la descripción sumaria de Golgi los siguientes hechos :

1.º Demostración de que las colaterales no acaban en redes, como suponía Golgi, sino mediante arborizaciones libres varicosas, aplicadas en torno de las células de la substancia gris, con las cuales entran en conflicto dinámico.

2.º Demostración del curso y disposición general de las colaterales en los distintos cordones.

3.º Demostración del hecho importante de la penetración en el asta anterior de colaterales sensitivas largas ó postero-anteriores, cuyas arborizaciones terminales, aplicadas á las neuronas motrices, llevan á éstas el impulso motor reflejo.

5.º Solución del problema de la estructura de las comisuras anterior y posterior, demostrando que constan, además de axones, de colaterales cruzadas y arborizadas en la substancia gris del opuesto lado.

6.º Por último, demostración de que las citadas colaterales existen igualmente en los animales adultos (aves y mamíferos), en los cuales están representadas por ese número extraordinario de fibras convergentes transversales, penetrantes en la substancia gris. Si en los preparados de Weigert-Pal no cabe reconocerlas, ello depende de que dichas fibras brotan al nivel de largas estrangulaciones privadas de mielina. De este modo entraban y adquirirían valor en la nueva doctrina los hechos demostrados por Waldeyer, Schiefferdecker, Edinger, Lenhossék, Flechsig, etc., tocantes al curso y distribución de las fibras nacidas de la substancia blanca, depurándolos de muchos errores imputables á la insuficiencia de los métodos.

La doctrina de las colaterales que acabamos de exponer, así como las nuevas nociones relativas al curso y comportamiento de las raíces posteriores (véase más adelante), fueron acogidas con marcada desconfianza, y acaso se habrían olvidado nuevamente sin una circunstancia feliz. Molestado por las dudas, así como por los injustos y hartos expresivos silencios con que algunos sabios habían recibido nuestros trabajos sobre el cerebelo, la retina y la médula, resolvimos acudir con nuestras preparaciones al Congreso anatómico de Berlín (1889). Allí tuvimos la fortuna de hallar en el ilustre A. von Kölliker la acogida más cariñosa, y lo que

(1) Consúltense, en prueba de mi aserto, todos los libros neurológicos aparecidos desde 1882 hasta 1890 (es decir, las obras de Schwalbe, Ranvier, Todt, Lenhossék, Obersteiner, Edinger, Flechsig, etc., etc., en ninguna de las cuales se halla la menor indicación de las colaterales. Tampoco el mismo Golgi habla de ellas en su obra voluminosa acerca de los centros nerviosos (*Sulla Anatomia degli organi centrali*, etc., 1886).

(2) *Cajal*: Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire, *Anatomischer Anzeiger*, núms. 3 et 4, 1890. Esta Memoria es traducción, con alguna adición, de la antes citada, aparecida en la *Revista trimestral de Histología nor. y patol.*, núm. 3 y 4, 1889.

para nosotros tenía más precio, un deseo sincero de estudiar nuestros preparados y de aprender al por menor la técnica de los mismos. Con su gran penetración y su larga experiencia de investigador, el eximio histólogo bávaro, comprendió bien pronto la importancia de las nuevas conquistas y prometió ocuparse en confirmarlas, á fin de presentarlas al mundo sabio, amparadas con su alto prestigio.

En efecto, poco tiempo después apareció la Monografía de Kölliker, sobre el cerebelo, y una nota relativa á la médula espinal, tras de las cuales, abandonado todo recelo, llegaron las valiosas adhesiones y trabajos de v. Gehuchten, Edinger, Lenhossék, Waldeyer, His y Retzius.

En lo relativo á la médula, Kölliker no se limitó á confirmar mis observaciones, sino que las amplió notablemente, escogiendo nuevos objetos de estudio (embriones humanos y de mamífero), y sacando conclusiones fisiológicas que nosotros, harto preocupados con la tarea de procurar la aceptación de la nueva doctrina de los contactos y de las conexiones pericelulares, no habíamos osado abordar resueltamente.

Entre los datos aportados por dicho sabio (1), deben constar la demostración de las colaterales de la columna de Clarke y substancia de Rolando, y el encuentro de bifurcaciones y de colaterales, semejantes á las de la médula, en las raíces centrales de los nervios sensitivos craneales. A Kölliker pertenece también la primera tentativa de explicación de los reflejos por el contacto establecido entre las colaterales largas y el soma de los corpúsculos motores.

Después de la nota preventiva de Kölliker, publicamos nosotros un nuevo trabajo (2) sobre la médula de los mamíferos. En él, y tocante á las colaterales, añadimos todavía : 1.º, un estudio circunstanciado de las colaterales de la columna de Clarke con los nidos terminales que rodean las células de este territorio; 2.º, la demostración del origen y terminación de los tres manojos de colaterales de la comisura posterior; 3.º, una reseña minuciosa, en los mamíferos, de las colaterales largas ó excitomotoras; 4.º, y por último, una representación esquemática de las vías reflejas sensitivo-motoras, así como de las vías cortas de asociación.

Poco tiempo después, y dentro del mismo año, apareció la Monografía extensa de Kölliker (3), ilustrada con magníficas litografías, la cual consagró en Alemania la nueva fórmula estructural del eje espinal. En ella, el sabio de Wurzburgo detalló y amplió notablemente las observaciones consignadas en la citada nota preventiva.

Mencionemos, por último, para cerrar este apunte histórico sobre las colaterales, el estudio de confirmación publicado por Gehuchten (4), la excelente descripción (con algunos detalles nuevos), hecha por v. Lenhossék del haz sensitivo-motor en los embriones de mamífero (5) y las mi-

(1) A. Kölliker : Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes (Vorläufige Mittheilung). *Aus den Sitzungsber. der. Würzburger. Phys.-med. Gesellschaft*, 8 Marzo, 1890.

(2) S. Ramón Cajal : Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos, 1.º de Abril 1890, Barcelona.

(3) Kölliker : Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. 2 Beitrag. Das Rückenmark. *Zeitch. f. wissensch. Zool.* Bd LI, Helf I, 1890.

(4) A van Gehuchten : La structure des centres nerveux : La moelle epiniere et le cervelet. *La cellule*, t. VII, I fasc. 1897.

(5) v. Lenhossék : Der feinere Bau des Nervensystems &, 2 Aufl. 1895, p. 303.



nuciosas y exactas referencias de estas fibras, que en diversos vertebrados, debemos á P. Ramón, Sclavunos y Cl. Sala (batracios), á Retzius (peces, embrión de pollo), á v. Gehuchten (peces, reptiles, etc.). Por último, nosotros mismos hemos publicado recientemente un trabajo de confirmación de las colaterales, realizado en diversos vertebrados con el método de Ehrlich (mamíferos, aves, reptiles y batracios). De todos ellos nos ocuparemos más adelante.

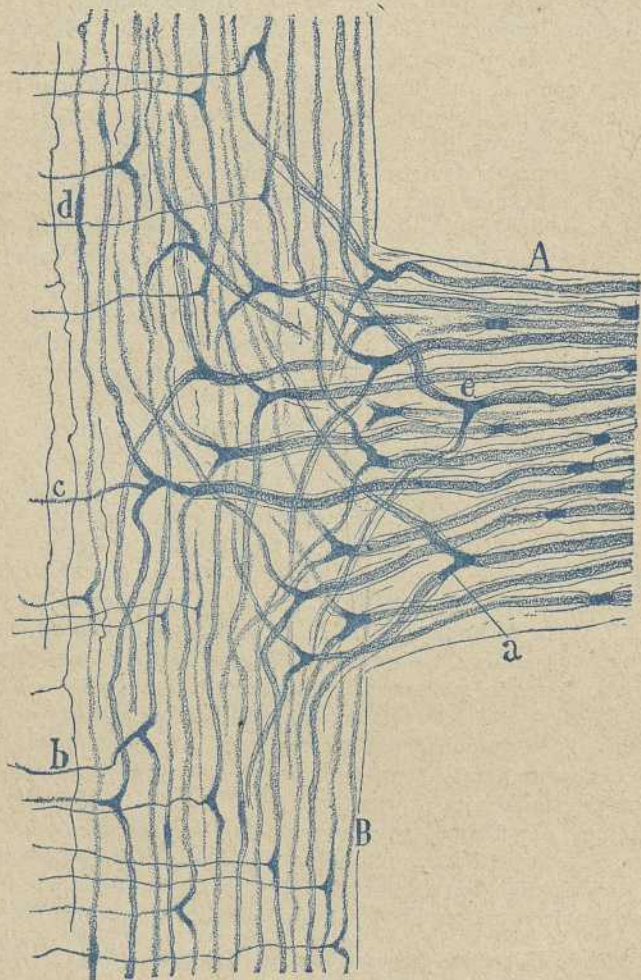


Fig. 79.—Raíces posterior y colaterales de la sustancia blanca de la rana adulta. Corte longitudinal del cordón posterior de la médula espinal. Método de Ehrlich-Bethe. Obj. 1'30, Zeiss.—A, raíz posterior; B, cordón posterior; a, bifurcación de una radicular en plena raíz; b, colaterales sensitivas; c, colateral de la bifurcación; d, estrangulación sin colateral; e, bifurcación desigual.

Las fibrillas colaterales brotan, en ángulo recto y al nivel de un espesamiento triangular, de las fibras longitudinales de la sustancia blanca.

Como hemos observado recientemente en preparaciones coloreadas por el método de Ehrlich (1), dicho espesamiento yace en el centro de una estrangulación y atrae vivamente el azul de metileno. Una disposición muy común, particularmente en el cordón posterior, es la existencia de una pequeña curva ó de un ángulo en el paraje de los tubos longitudinales de donde emerge la colateral. Esta particularidad se reconoce también en la médula embrionaria, habiéndonos parecido disposición constante en la salida de las colaterales gruesas ó reflejo-motrices (fig. 79, b).

Por lo común, durante su curso por la substancia blanca, la colateral no suele ramificarse, y marcha en línea recta; las dicotomías aparecen en la substancia gris. El azul de metileno nos enseña que, tanto el tallo principal como las ramas gruesas, poseen vaina medular, y que todas las divisiones tienen lugar al nivel de estrangulaciones. El número de bifurcaciones en una colateral robusta es de dos ó tres, rarísima vez de cuatro.

En cuanto la colateral llega á su área de distribución en el espesor de la substancia gris, pierde la vaina medular y se hace invisible, tanto en los preparados de Weigert-Pal como en los de Ehrlich. Sin embargo, alguna vez hemos logrado ver coloreada de azul la arborización terminal de estas fibras, como se nota en la fig. 80. Las últimas ramillas desprovistas de mielina (2), se mostraban fuertemente va-

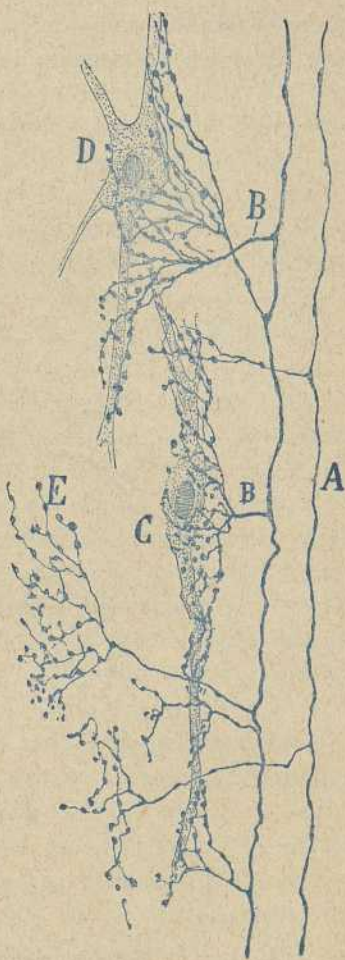


Fig. 80. — Colaterales del cordón posterior del gato de ocho días. Azul de metileno. Obj. 1'30. — A, fibras no meduladas del cordón posterior; B, colaterales cortas; C, D, células gruesas limitantes de la substancia de Rolando; E, arborización fuertemente varicosa terminal.

(1) Cajal: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. micrográfica*, vol. I. n° 4.

(2) Kölliker nos atribuye equivocadamente la opinión (*Handbuch der Gewebelehre*, p. 106, Bd. II), de que las arborizaciones de las colaterales tienen mielina, cuando precisamente decimos lo contrario en dos pasajes del *Anatomisch. Anzeig.*, 1890, número citado por dicho sabio. En nuestro sentir, poseen vaina medular el tallo inicial y ramas gruesas de las cola-

ricosas y se terminaban á favor de un grano cianófilo. Las varicosidades aparecían provistas de una vacuola incolora y central, disposición que estimamos fenómeno cadavérico. Por lo demás, en tales preparados muéstrase también de manera evidente la relación de contacto establecida entre la citada ramificación nerviosa y el cuerpo y dendritas de las neuronas.

Pero el estudio exacto de la ramificación terminal de las colaterales, exige el empleo del cromato de plata aplicado en la médula de los em-

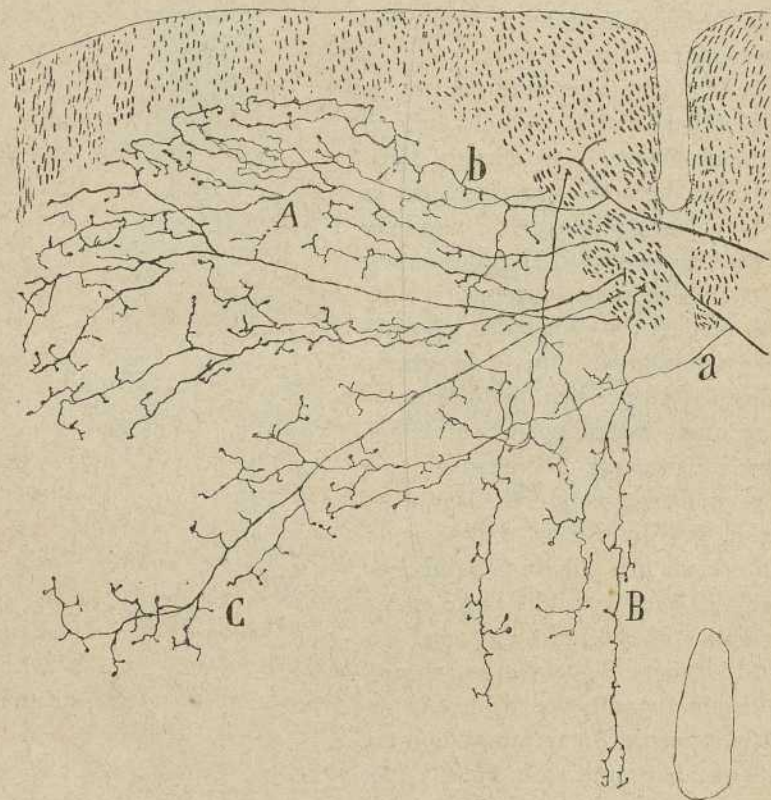


Fig. 81. — Colaterales del cordón comisural de la rata de pocos días.

briones ó de mamíferos jóvenes. Para que la arborización terminal aparezca en toda su extensión, hay que intentar la reacción en médula de una época muy próxima á la medulización de las colaterales (médula del gato de ocho días y del perro y la rata de diez). En fases más tempranas, la impregnación se logra mejor, pero la ramificación en la substancia

terales, pero carecen de ella las últimas ramillas varicosas aplicadas á las células de la substancia gris, con lo que se reproduce la disposición bien conocida de las terminaciones nerviosas periféricas.

gris es más sencilla y pobre. En la fig. 81 mostramos varias colaterales, rigurosamente copiadas de la médula de rata de veinte días. Nótese el espesamiento y mayor aspereza de la fibra al comenzar la arborización, el curso irregular y á menudo recurrente de las ramas principales y, sobre todo, la disposición de los pequeños ramúsculos, que son cortos, proceden á menudo en ángulo recto, y acaban por una pequeña nudosidad. Repárese, además, cuán frecuentes son los ramitos cortos, doblados en ángulo obtuso y dirigidos hacia atrás. Por último, los contornos de los ramos terminales son desiguales, á veces francamente varicosos; pero las varicosidades son más finas y menos pronunciadas que las presentadas por las preparaciones del azul de metileno, lo que prueba que este reactivo, como ya hicimos notar al tratar de las expansiones protoplásmicas, altera un tanto la disposición de la materia cianófila de las fibras nerviosas.

Para el mejor orden expositivo de las colaterales, conviene distinguir-las en: colaterales sensitivas de primer orden ó del cordón posterior; colaterales sensitivas de segundo orden ó del cordón antero-lateral; 3.º, colaterales motrices ó de la vía piramidal.

**Colaterales sensitivas directas ó de primer orden.** — Como más adelante veremos, la mayoría de los tubos constitutivos del cordón posterior son mera continuación de las ramas ascendente y descendente de las fibras sensitivas ó radicales posteriores; por consiguiente, dichas ramillas representan conductores centrípetos, mediante los cuales la excitación sensitiva se propagará á las diversas células de la substancia gris.

He aquí las principales variedades de colaterales sensitivas directas:

a) *Colaterales largas ó reflejo-motrices.* — Descubiertas por nosotros en el embrión del pollo y en los mamíferos recién nacidos (1), han sido bien estudiadas por Kölliker y Lenhossék (figs. 82 y 83).

En un principio habíamos creído que procedían indiferentemente de todo el cordón de Burdach, pero un examen atento nos ha persuadido de que su origen se halla en la *zona radicular media* (*zona de irradiación de otros autores*) de dicho cordón, es decir, cerca de la bifurcación de las fibras sensitivas. Ni el cordón de Goll, ni la capa radicular profunda del de Burdach, ni la zona limitante de Lissauer, envían jamás colaterales al fascículo sensitivo-motor.

Las colaterales sensitivo-motrices suelen ser muy robustas, tanto que muchas de ellas podrían estimarse como verdaderas ramas de bifurcación de los tubos radicales ascendente y descendente de las raíces. Una vez nacidas, constituyen en cada corte dos, tres ó más haces postero-anteriores; cruzan primeramente la porción más interna de la substancia de Ro-

(1) Cajal: *The Croonian Lecture*, Marsch. &, 1894. La salida preferente de las colaterales reflejos-motrices de las cercanías de la bifurcación, ha sido hallada después é independientemente de nosotros por Lenhossék. (*Der feinere Bau des Nervensystems*. &. 2.ª ed. 1894, p. 303 y 304).

lando y el vértice y base del asta posterior, sin suministrar á estas regiones rama alguna; siguen después, á través de la substancia gris central, y cuando llegan á la altura del epéndimo, emiten tal cual ramilla para el límite dorsal del asta anterior y foco gris intermediario (1); y, por último, al abordar el asta anterior, se diseminan en abanico, penetrando en el foco motor, las unas, es decir, la mayor parte, por delante y adentro (fibras reflejo-motrices internas), y entrando otras por la frontera externa y posterior (fibras reflejo-motrices externas). Las arribadas por dentro y delante, se incurvan hacia afuera, se ramifican prolijamente y engendran en torno de los somas y arranque de las dendritas, un plexo apretado, donde dominan las ramas transversales ó paralelas á las principales expansiones. Las fibras arribadas por detrás se ramifican lo mismo, extendiendo sus ramas de afuera á adentro, y relacionándose de preferencia con los corpúsculos motores postero-externos. Como en las preparaciones donde las colaterales se colorean bien no suelen tefirse los somas de las células motrices, éstas aparecen (fig. 84) á guisa de espacios claros, rodeados de nidos ó plexos nerviosos muy apretados. Las dicotomías de dichas fibras comienzan ya, al menos para muchas de ellas, en el límite posterior del foco motor y aun á cierta distancia de éste, como mostramos en algunas colaterales de la fig. 82; y la arborización se va complicando progresivamente hacia adelante y hacia afuera engendrando los plexos pericelulares.

Estos plexos terminales no se concentran solamente, como cree Lenhossék, en la frontera anterior de las células radiculares, sino en toda el área ocupada por éstas y hasta más atrás aún, es decir, en aquella parte del asta anterior á donde sólo pueden llegar las largas dendritas de los corpúsculos motores. Semejante disposición la hemos notado, tanto en el ratón y rata como en el conejo y gato (feto). Según v. Gehuchten, algunas ramillas de la arborización terminal podían alcanzar hasta la misma substancia blanca y entrar allí en contacto con las dendritas anteriores de las células motoras. En nuestras preparaciones no hemos podido cerciorarnos de la existencia de estas últimas ramitas; recientemente, sin embargo, estudiando el fascículo escito-motor del feto de gato, hemos sorprendido algunas ramificaciones destinadas á los hacillos protoplásmicos de la comisura anterior (fig. 84, a).

El sistema de colaterales sensitivo-motoras aparece muy distintamente en los preparados de Weigert-Pal, bajo la forma de dos ó tres haces medulados, que, después de cruzar la substancia de Rolando, se diseminan en abanico en la porción central del asta anterior, en donde,

(1) No todas las colaterales reflejo-motrices emiten ramas para el foco intermediario; algunas (la mitad ó más de las observadas en el ratón) cruzaban este foco sin dar colateral ninguna, arborizándose en el foco motor. Lenhossék parece haber observado solamente esta clase de fibras no ramificadas.

por cesar la mielina, se hacen invisibles mucho antes de alcanzar el foco motor (fig. 85, F). Como es natural, dichas fibras postero-anteriores me-

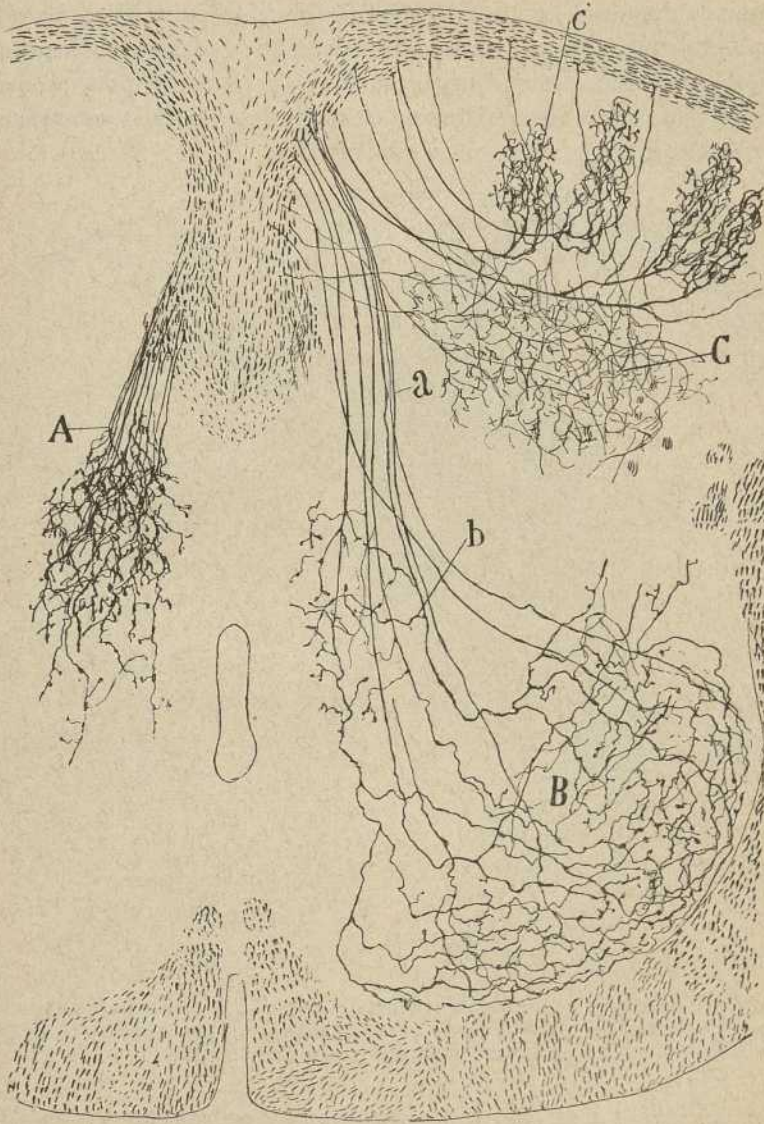


Fig. 82.—Principales colaterales sensitivas de la rata recién nacida.—A, colaterales del foco gris intermediario ; B, arborizaciones para los focos motores ; C, ramificaciones para el vértice del asta posterior ; a, haz sensitivo-motor ; b, colateral de una de las fibras para el foco gris intermediario ; c, colaterales profundas de la substancia de Rolando

duladas, fueron ya vistas por los neurólogos de la era antigua (Lenhossék, Edinger, Kahler, Obersteiner, etc.), que las consideraron como un grupo

de axones directamente llegados de las raíces posteriores y destinados á anastomosarse con las dendritas del asta anterior.

La disposición del haz sensitivo-motor, varía algo en los diversos animales, así como en las distintas regiones de la médula. En el hombre y mamíferos superiores, el haz es muy complejo, constando de varios fascículos robustos paralelos, que, brotando de parajes distintos del cordón de Burdach, cruzan separadamente el tercio interno de la substancia de Rolando, para diseminarse en el asta anterior.

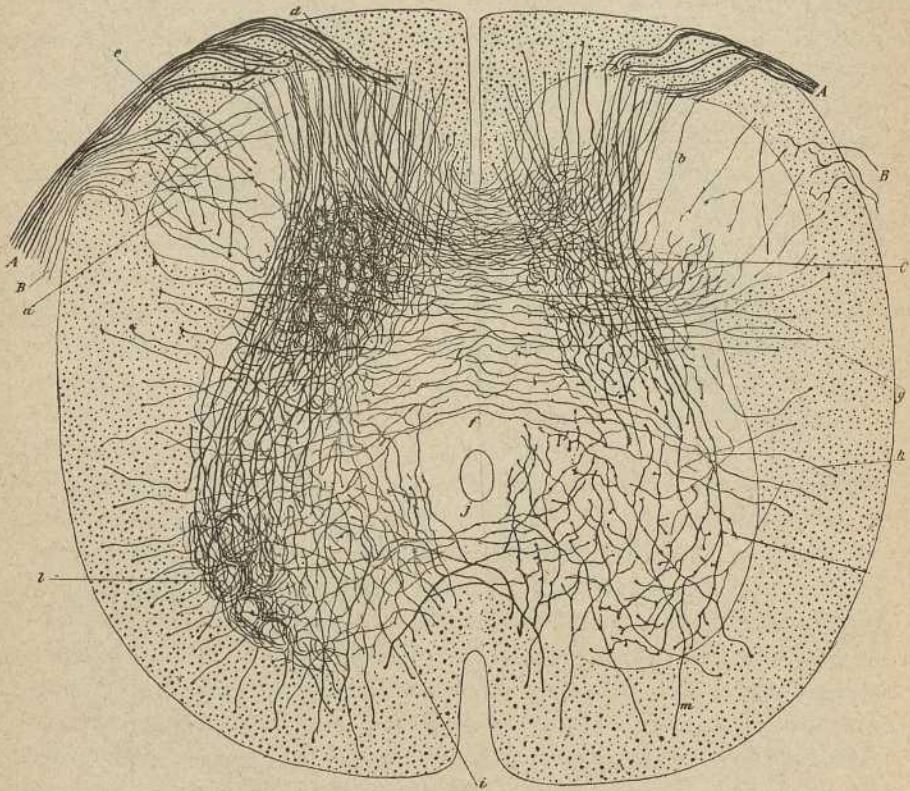


Fig. 83.—Colaterales de la médula espinal del embrión de pollo del décimo quinto día de incubación.—A, manojos de fibras gruesas de la raíz posterior; B, manojos de fibras finas; C, gruesas colaterales sensitivo-motrices.

En el ratón y rata (fig. 82), dicho haz puede constar de uno ó dos manojitos apretados, como Lenhossék ha representado bien. En las aves, dicho sistema de fibras suele condensarse en un sólo manojito, laxamente dispuesto y rápidamente diseminado en la región intermedia (figura 83, C). La mayor parte de las fibras, penetran en el foco motor (embrión de pollo), por la parte externa, ramificándose de fuera á dentro y cubriendo de ramillas una gran parte del asta anterior.

En las regiones de la médula donde la pléyade motriz aparece dife-

renciada en dos núcleos, externo é interno, por ejemplo, al nivel del engrosamiento cervical (fig. 84), el sistema sensitivo-motor, se divide tam-

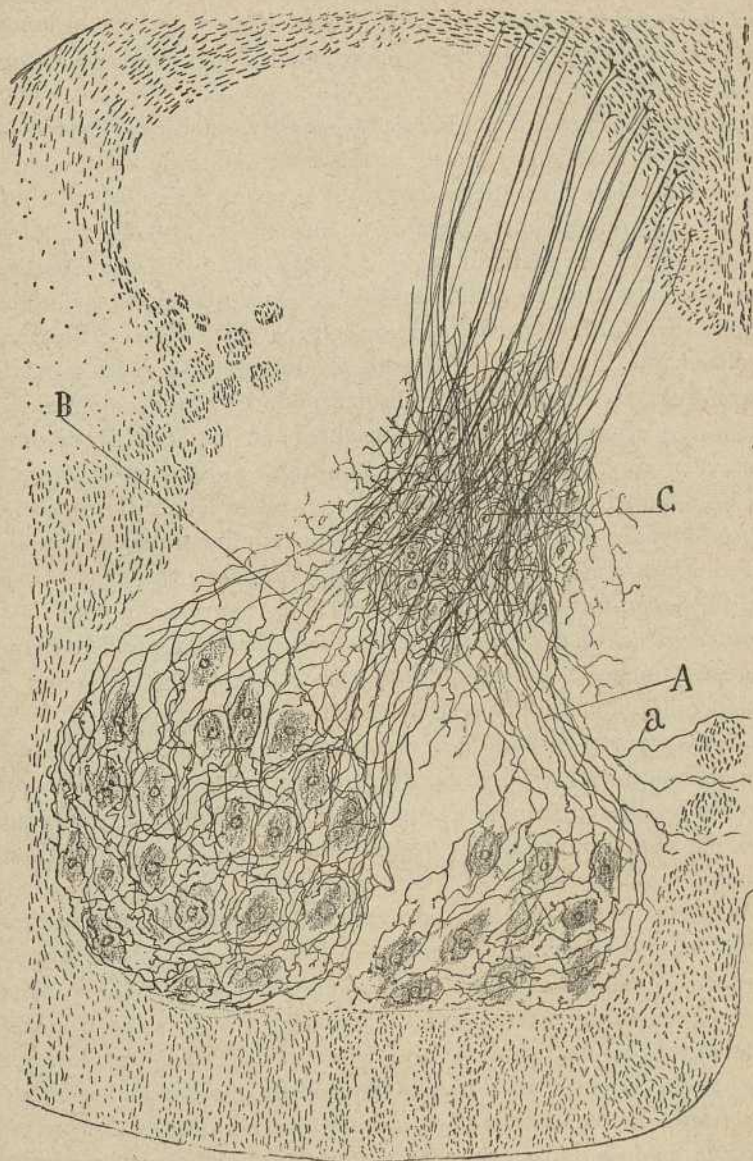


Fig. 84.—Corte transversal de la médula de gato al nivel del engrosamiento cervical (feto casi de término).— A, manajo destinado al foco motor interno ; B, manajo más grueso y ancho consagrado al foco externo ; C, plexo del foco gris intermedio ; a, algunas colaterales para la comisura protoplásmica.

bién, al abordar el foco gris intermedio, en dos haces: uno externo más robusto, arborizado por el foco postero-externo, y otro interno más delga-



do, ramificado en el núcleo antero-interno. No faltan tampoco algunas fibras erráticas destinadas á las regiones intermedias de ambos núcleos. Examinando cuidadosamente el punto en que ambos haces divergen, se advierte, á veces (embrión de gato), la existencia de bifurcaciones; la rama externa, á veces más gruesa, se incorpora al haz externo y la otra al interno.

En la fig. 84 reproducimos el manajo sensitivo-motor del engrosamiento cervical del embrión de gato. Gracias á un exceso de induración en la mezcla osmio-bicrómica, dicho manajo se presentaba exclusivamente impregnado. El área de emergencia en el cordón de Burdach, era muy extensa, constando en realidad de seis ó siete manajitos convergentes al núcleo intermediario, en donde podía observarse que algunos de ellos se entrecruzaban pasando desde la parte externa del cordón de Burdach, al foco motor interno. Muchas de las fibras suministraban ramitas colaterales para dicho foco intermedio. Sobre el modo de ramificación en los focos motores, advertíanse muchas variantes; en general, las dicotomías comenzaban muy precozmente, teniendo lugar no sólo en el límite posterior de los núcleos motores, sino hasta en pleno foco intermediario. A veces, colaterales destinadas al foco interno, suministraban ramitas para el externo y al revés. Las arborizaciones terminales, varicosas y complicadas, formaban un plexo tupidísimo entre las neuronas motoras.

*Colaterales del vértice ó centro del asta posterior.*—Extraordinariamente numerosas y menos robustas que las sensitivo-motrices, proceden también del cordón de Burdach (región radicular media y profunda de éste). En su mayor parte, brotan de la rama ascendente y descendente de las radiculares posteriores; algunas, sin embargo, nos ha parecido que se continúan con las colaterales del tallo (véase más adelante raíces posteriores). Varias, por último, proceden también de la zona marginal de Lissauer y región fronteriza del cordón lateral.

Todas estas fibras penetran por distintos meridianos en la substancia de Rolando, dispersándose en hacecillos de cuatro, seis ó más fibras, sin emitir, por lo común, colateral ninguna para esta substancia, y reuniéndose en el centro del asta posterior, engendran en ella á favor de sus arborizaciones libres, un plexo de gran riqueza. En el gato, perro y conejo recién nacido, el plexo así formado es tupidísimo, reservando ciertos espacios claros donde se alojan los corpúsculos nerviosos del asta posterior. En la médula de las aves nos ha parecido dicho plexo terminal mucho menos rico y tupido.

Las colaterales del vértice del asta posterior, descúbrese claramente en las preparaciones de Weigert Pal, en las cuales se presentan bajo la de haces medulados que después de cruzar la substancia de Rolando, se pierden en el vértice del asta dorsal. En la fig. 85 mostramos un corte del asta posterior de la médula dorsal adulta del hombre. En él reconoe-

remos fácilmente que la región del vértice del asta posterior, hállase formada por infinidad de tubos nerviosos longitudinales, cuyo diámetro es

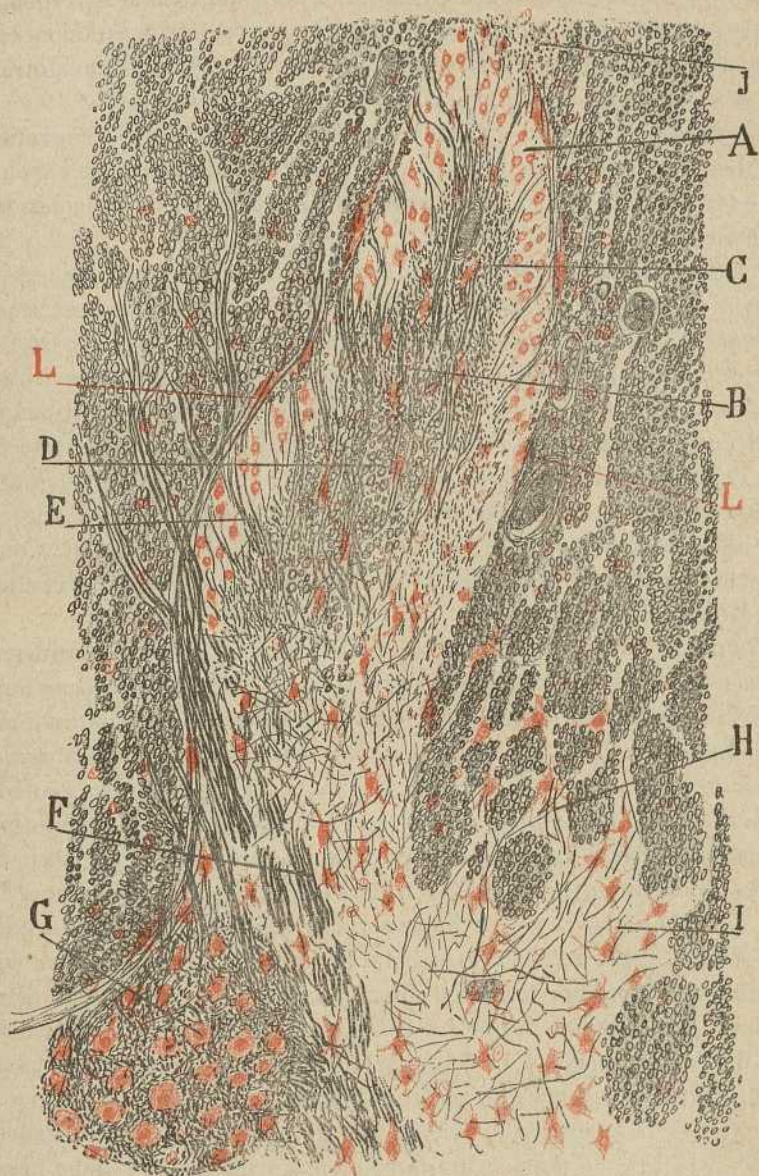


Fig. 85.—Corte de la región del asta posterior de la médula dorsal adulta del hombre. Método de Veigert-Pal. Carmin.—A, substancia de Rolando; C, tubos finos longitudinales del vértice del asta posterior; D, otros tubos gruesos; E, manojitos medulados para el vértice del asta; F, haces de las colaterales sensitivo-motoras; G, columna de Clarke; H, foco gris intersticial.

tanto menor, cuanto más nos acercamos á la substancia de Rolando. En-

tre estos tubos, dispuestos en haces irregulares, adviértense huecos para capilares y células nerviosas.

¿De dónde procede esa enorme cantidad de tubos finos longitudinales, residentes en el vértice del asta posterior y limbo profundo de la substancia de Rolando? Una comparación entre los preparados en donde la mielina se muestra teñida y las buenas preparaciones del método de Golgi, correspondientes á mamíferos recién nacidos, nos ha convencido plenamente de que los referidos tubos longitudinales, no son otra cosa que los ramos principales de la arborización terminal de las colaterales del vértice del asta posterior.

Dichas colaterales se bifurcarían ó ramificarían más complicadamente al llegar á dicha región apical del asta, engendrando ramos ascendentes y descendentes larguísimos, dispuestos en plexo irregular y provistos de vaina de mielina; y de estos tubitos verticales nacen las últimas ramificaciones amielínicas colorables por el método de Golgi, y destinadas á entrar en contacto con el soma y dendritas de las neuronas del asta posterior. Este curso longitudinal de las ramas gruesas, hémoslo comprobado, sobre todo en cortes longitudinales del asta posterior coloreados por el método de Golgi (perro y gato recién nacidos) (véase la fig. 97, D); su existencia no aparece claramente, sin duda, por defecto de desarrollo en la médula embrionaria.

*Colaterales del foco intermediario* (1). — Las colaterales de este foco se disponen en uno ó varios haces muy próximos, que de ordinario proceden de la porción media y externa del cordón de Burdach (región radicular profunda de Flechsig). A menudo, estos manojos marchan confundidos con los del sistema sensitivo motor (fig. 82, A). Después de cruzar dichos hacecillos la parte interna de la substancia de Rolando, así como el lado interno del centro y base del asta posterior, abordan el foco intermediario en el cual se resuelven en una arborización varicosa tupidísima, bastante bien limitada, en cuyos huecos yacen apiñadas numerosas células multipolares. En la región cervical el foco intermediario es muy extenso, resultando copioso, por tanto, el plexo de colaterales que en él tienen su paradero. En la región dorsal las colaterales de este foco marchan por fuera de las destinadas á la columna de Clarke y se ramifican en una área mucho más angosta que en la región cervical y lumbar.

Las fronteras de esta arborización determinan la del foco intermediario, cuyas células no pueden limitarse bien; en las preparaciones al carmín ó anilinas, de las residentes en el punto de unión de ambas astas. No faltan, sin embargo, colaterales que, después de haber suministrado lo principal de su arborización al núcleo intermedio, rebasan las fronteras de éste, ingresando en la región posterior del asta ventral.

(1) S. Ramón Cajal: Nueva contribución al estudio del bulbo raquídeo. *Rev. trimest. microgr.* Junio, 1897, fasc. II, tomo II.

*Colaterales de la columna de Clarke.* — En la región dorsal inferior y lumbar superior, se advierte un poderoso haz de colaterales brotado de la porción profunda del haz de Burdach, y destinado á la columna de Clarke, dentro de cuyo recinto se arboriza de un modo exclusivo, engendrando uno de los plexos más ricos y apretados que se ven en la substan-

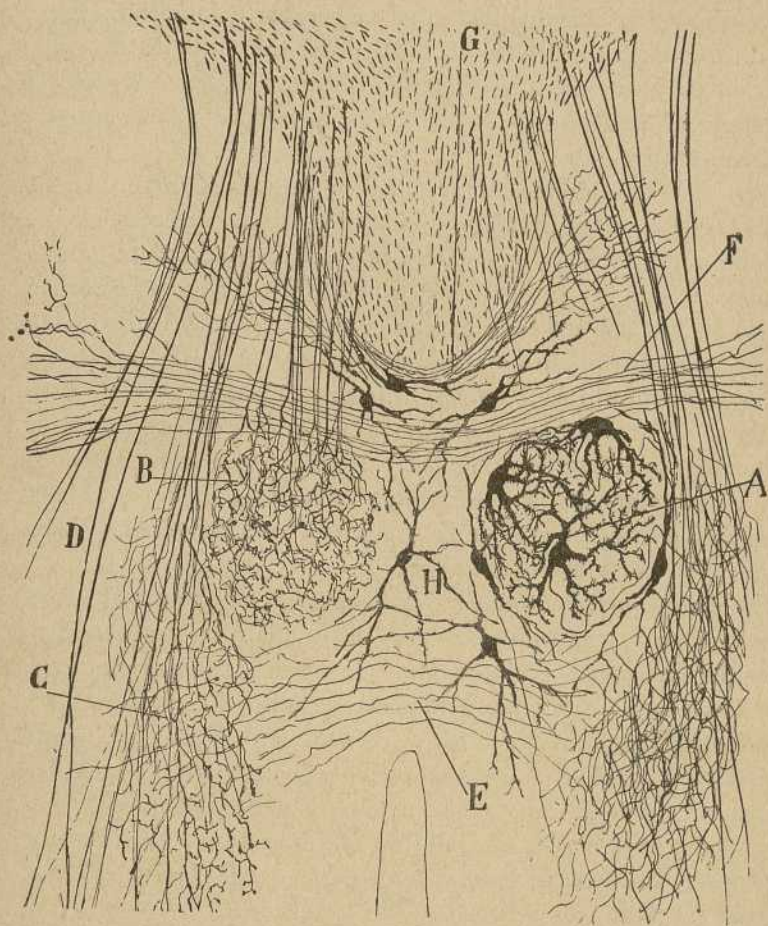


Fig. 86. — Corte horizontal de la región de la columna de Clarke del perro recién nacido (médula dorsal).—A, células de la columna de Clarke; B, arborizaciones de sus colaterales; C, colaterales del foco gris intermediario; D, colaterales largas ó reflejo-motrices; E, manojó comisural anterior; F, manojó comisural medio; G, manojó comisural posterior; H, células de la comisura posterior.

cia gris. En ocasiones, los hacecillos son dos ó tres, y marchan confundidos con algunas fibras sensitivo-motoras. Hasta ahora no hemos visto llegar á la columna de Clarke ninguna fibra de la porción más anterior del cordón posterior (zona *cornu-comisural* de Dejérine, porción endógena del cordón posterior) ni del cordón de Goll. Tampoco hemos logrado

sorprender el ingreso de dichas colaterales en la comisura posterior; por tanto, la vía sensitiva de segundo orden brotada en la columna de Clarke, es directa.

Cuando se examina un corte transversal de la columna de Clarke (figura 85, G), previa coloración con el método de Weigert-Pal, llama la atención la existencia entre las células de este territorio de un plexo apretado de tubos finos medulados, en su mayor parte longitudinales, por lo cual en las secciones horizontales se presentan cortados de través. Sin duda en virtud de esta dirección de los tubos, Lissauer (1) los había reputado axones nacidos en las células de la mencionada columna, y verticalmente dirigidos.

Como nosotros hicimos notar y han confirmado Kölliker y Lenhossék, dicho plexo de tubos nerviosos no contiene axones directos, sino exclusivamente ramificaciones de colaterales sensitivas, las cuales guardan vaina nodular (no en su totalidad, como equivocadamente nos atribuye Lenhossék) (2) en una gran extensión de sus ramos principales. Los más finos y varicosos, puestos en contacto con el cuerpo de las células, carecerían de mielina. Por lo demás, la ausencia de axones en la construcción de dicho plexo resultaba ya muy probable después de los trabajos de Leiden (3), Schultze (4), Lissauer y Redlich (5), los cuales han comprobado constantemente la desaparición en el mismo de las fibras susodichas, con mantenimiento de la integridad celular, tras las lesiones del cordón posterior y raíces sensitivas.

Una duda quedaba todavía por aclarar. ¿Por qué las fibras de dicho plexo aparecen longitudinales en la médula adulta, y orientadas en variedad de direcciones en la embrionaria coloreada por el cromato argéntico? Recientes observaciones nuestras recaídas en el gato y perro de algunos días, prueban que tales discordancias dependen de los distintos momentos evolutivos. Si las preparaciones de las colaterales de Clarke corresponden á épocas muy embrionarias, la arborización es breve, pobre en ramas y casi exenta de ramillos longitudinales; pero si apelamos á animales recién nacidos ó de pocos días, el comportamiento de la arborización recuerda completamente la disposición adulta.

Según acredita la fig. 87, que reproduce un corte longitudinal de la columna de Clarke del perro de cuatro días, las colaterales para este te-

(1) *Lissauer*: Ueber die Veränderungen der Clarke'schen Säulen bei Tabes dorsalis. *Fortschritte der Medizin*. Bd. IV, 1884.

(2) *Lenhossék*: Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl., 1895, pág. 353.

(3) *Leiden*: Die graue Degeneration der hinteren Rückenmarksstränge. Berlin, 1863.

(4) *F. Schultze*: Beitrag zur Lehre von der sekundären Degeneration. *Arch. f. Psychiatr.* Bd. 14, 1883.

(5) *Redlich*: Die hinteren Wurzeln des Rückenmarkes und die pathol. Anat. des Tabes dorsalis. *Trabajos del laboratorio de Obersteiner*, 1892.

ritorio, una vez llegadas á sus fronteras, se bifurcan ó se dividen progresivamente en tres ó más ramas, las cuales, y después de un curso horizontal más ó menos extenso por dicho foco, cambian bruscamente de dirección, haciéndose unas descendentes y otras ascendentes. Estas ramas tórnanse muy flexuosas, y después de marchar verticalmente durante largos trayectos, acaban libremente. En su curso emiten multitud de rami-

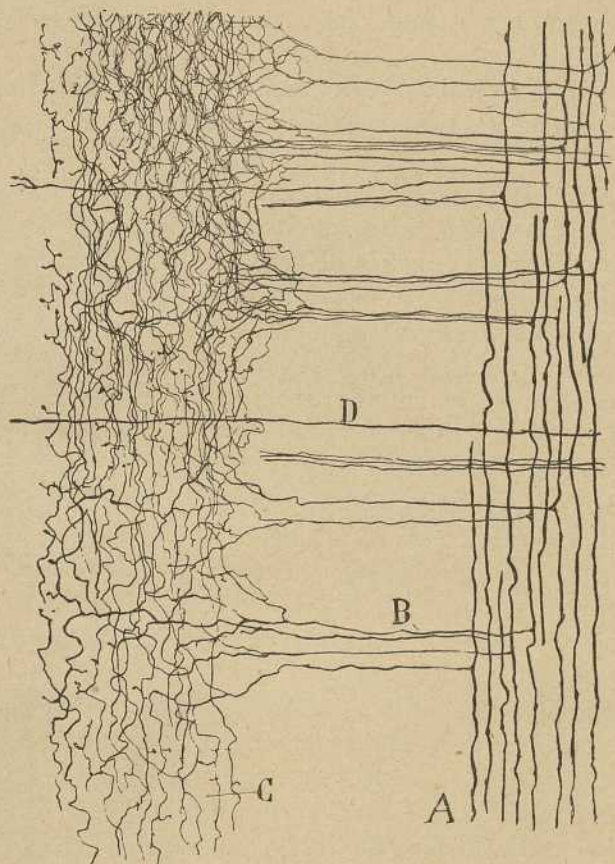


Fig. 87. — Corte longitudinal de una parte del cordón posterior y columna de Clarke del perro de cuatro días. — A, substancia blanca; B, colaterales para la columna de Clarke; C, ramas longitudinales de la arborización nerviosa terminal.

tas colaterales arborizadas prolijamente, y éstas son las que verosíblemente carecen de vaina medular y forman los plexos pericelulares terminales. Por lo demás, la disposición de la arborización terminal puede presentar grandes variedades, como se observa en la fig. 87.

En los parajes donde falta la columna de Clarke (región cervical y lumbar inferior), las colaterales de la porción profunda del cordón de

Burdach, se arborizan en el foco basal interno del asta posterior. Estas colaterales son notablemente finas y brotan hasta de los tubos más anteriores de dicho cordón.

*Colaterales comisurales.* — Engendran un importante sistema sensitivo cruzado, mediante el cual el cordón posterior y parte dorsal del lateral, se ponen en comunicación con la substancia gris del asta posterior del lado opuesto.

He aquí cómo describíamos dichos haces comisurales en nuestro trabajo sobre la *médula de los mamíferos* (1).

«En la médula espinal del perro, rata, etc., la comisura posterior aparece compuesta de tres haces: *arciforme posterior*, el *transversal* y el *arciforme anterior*.

»1.º El *arciforme posterior*, consta de fibras finas, varicosas, que se aplican íntimamente al cordón de Burdach ó á su región correspondiente, contorneándole en forma de herradura. Las fibras que le forman son, por lo menos, en su mayor parte, filamentos colaterales nacidos de los tubos del cordón de Burdach, que, después de entrecruzarse en la línea media con los del otro lado, rematan por arborizaciones libres y complicadísimas en la porción interna del vértice y zona central del asta posterior (fig. 86, G).

»2.º El *manejo medio*, lleva dirección casi transversal, cruza la columna de Clarke, sorteando por entre sus elementos, y se termina lateralmente en la parte externa de la base del asta posterior y contorno externo de la substancia de Rolando (fig. 86, F). Antes de llegar á este paraje, sus fibras componentes se disocian un tanto, irradiando y perdiéndose en una zona bastante extensa, zona que se dilata hacia atrás hasta la porción más externa del vértice del asta.

»El origen de estas fibrillas es todavía algo dudoso. Con todo, algunas de ellas, es indudable, representan ramillas colaterales de los tubos del cordón lateral del lado opuesto. Esta continuidad la hemos visto clarísimamente en la médula de la rata de pocos días. La región del cordón lateral que las origina es muy limitada, correspondiendo á la porción que rodea por fuera y atrás la substancia de Rolando. Semejante procedencia explica la dirección curvilínea que el manejo comisural en cuestión ofrece al originarse externamente al nivel del cordón lateral. Alguna vez, dicho fascículo está subdividido en dos ó más, de igual curso y origen.

»En cuanto á la terminación de estas fibras, no abrigamos dudas: se realiza por arborizaciones libres que abrazan muchos elementos de la parte externa del vértice ó porción central del asta posterior (y algo quizá de la región de la base) del lado opuesto.

(1) *Cajal*: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Abril, 1890.

»3.º El *fascículo anterior* está situado inmediatamente por detrás del epéndimo, y por tanto, delante de la columna de Clarke. Lo componen fibras finas y gruesas dispuestas en arco de concavidad anterior (fig. 86, E), las cuales, á cierta distancia de la línea media, se esparcen en todos sentidos. La terminación de algunas de estas fibras se efectúa á menudo en la substancia gris central ó en parajes más anteriores, verificándose por arborizaciones libres varicosas ».

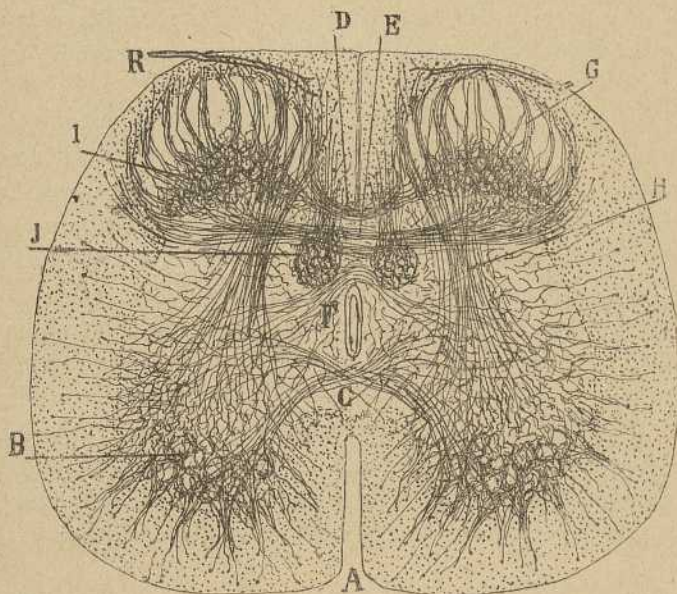


Fig. 88. — Conjunto de las fibras colaterales de la médula espinal dorsal del perro recién nacido. — A, surco anterior de la médula; B, colaterales del cordón anterior; C, colaterales de la comisura anterior; D, manajo posterior de la comisura posterior; E, manajo medio de ésta; F, manajo anterior de la misma; I, colaterales ramificadas en el asta posterior; H, manajo sensitivo-motor; J, colaterales para la columna de Clarke; G, colaterales del cordón posterior que cruzan en arcos la substancia de Rolando; R, raíz posterior.

Los estudios ulteriores, recaídos en el embrión de pollo y de mamífero, nos han permitido confirmar la preinserta descripción, y disipar algunas dudas (1).

Desde luego debemos manifestar que los tres citados manojos no se presentan siempre bien diferenciados en la médula adulta y particularmente en el hombre. Por consecuencia de la angostura de la región comisural gris, es frecuente ver confundidas en uno ó dos planos de fibras

(1) *Cajal*: Les nouvelles idées sur la fine Anatomie du système nerveux chez l'homme et chez les mammifères. Paris. Reinwald. 1894.

— La fine Anatomie de la moelle épinière. *Atlas des pathologischen Histologie de Nervensystems*. IV. Helf. Berlin. 1895.



transversales las tres especies de colaterales antes citadas. Tampoco en las aves aparecen deslindados dichos manojos; en cambio, en el embrión de pollo se comprueba con entera claridad la triple procedencia de los mismos y puede determinarse bien la zona de terminación de cada colateral.

Nuestras recientes observaciones prueban que la significación de los tres hacecillos es muy diversa. El *posterior* representa, como han hecho notar Kölliker, Lenhossék y v. Gehuchten, un sistema de colaterales sensitivas cruzadas, el cual nace en el cordón de Burdach de un lado para ramificarse en el lado interno del centro del asta posterior del otro (foco basal interno del asta posterior).

El *fascículo medio*, que en los mamíferos es el más robusto, y consta á veces de dos ó más manojitos, debe estimarse como un sistema de colaterales cruzadas emanado del fascículo del asta posterior (*zona limitante del cordón lateral* de Flechsig), y ramificado en la parte externa del centro y base del asta posterior. En él no hemos visto ingresar nunca colaterales de la vía piramidal ni de la vía cerebelosa de Flechsig.

Por último, el *haz anterior* brota del cordón lateral (porción anterior) y se ramifica de preferencia en el foco intermediario y substancia gris central del lado opuesto. Añadamos que algunas de las citadas fibras comisurales suministran, además, ramificaciones para la substancia gris de su lado, y singularmente para el territorio medio ó comisural propiamente dicho, donde, como ya expusimos anteriormente, reside un conglomerado de pequeños elementos que hemos designado *núcleo comisural posterior*.

Las fibras de la comisura posterior son en gran parte meduladas; por lo tanto, no habían pasado desapercibidas para los neurólogos antiguos. Lenhossék, por ejemplo, en su trabajo sobre la médula del ratón (1), distinguía dos hacecillos medulados transversalmente dirigidos; pero como en aquella época se ignoraba la existencia de las colaterales, creyó que dichos hacecillos estaban representados por cilindros-ejes directos continuados en parte con las raíces posteriores.

Para Kölliker (2) la comisura posterior en el hombre contendría solamente dos haces ó planos de fibras.

V. Gehuchten (3) confirma también los tres haces en los fetos de mamífero (feto de vaca). Tales haces, que sólo aparecerían bien desarrollados en la región cervical, provendrían: el posterior, del haz de Burdach; el medio, del cordón lateral y zona de Lissauer, ramificándose en la porción interna de la substancia de Rolando del otro lado; del anterior desconoce el origen.

Por último, Lenhossék (4), en su libro reciente sobre la médula, con-

(1) Lenhossék: *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 34, 1890.

(2) Kölliker: *Handbuch der Gewebelehre*, 6 Aufl. Bd. II, 1894, p. 88.

(3) v. Gehuchten: *La cellule*, t. VII, fasc. 1.

(4) Lenhossék: *Der feinere Bau der Nervensystems*, etc., 2 Aufl., p. 309.

firma la existencia de los tres manojos en diferentes mamíferos, y se inclina á considerar de naturaleza sensitiva tanto el posterior como el medio. Este podría albergar también fibras colaterales no sensitivas del cordón posterior.

Lo que parece indudable, es que la comisura posterior está mucho más desarrollada en los mamíferos (perro, rata, conejo, etc.), que en el hombre, en el cual los tres haces quedan reducidos á dos planos transversales de fibras notablemente delgados. Como puede observarse en un corte de médula cervical humana coloreada por el método de Weigert, el plano posterior representa la verdadera comisura sensitiva, puesto que sus fibras contornean el cordón posterior, perdiéndose en el haz de Burdach después de pasar por dentro del asta posterior, mientras que el plano anterior, á veces más robusto que el otro, consta de fibras no sensitivas, entre las cuales figuran verosímilmente colaterales procedentes de los distintos planos del cordón lateral.

En las aves, según muestra la fig. 83, la comisura posterior es muy rica en fibras, sorprendiéndose claramente el origen y terminación de las mismas. Nótese, sobre todo, que las colaterales sensitivas comisurales brotan de todo el haz de Burdach (es decir, del territorio homólogo de este cordón), y singularmente de la zona en donde ocurre la bifurcación de las radículas. El poco desarrollo que en la médula embrionaria ofrecen las colaterales de la zona de Lissauer (*a*) impide saber si colaboran éstas también en la formación comisural. Obsérvese, además, el gran espesor ofrecido por la región de la comisura destinada á las colaterales del cordón lateral (*f*), de las cuales casi todas parecen emanar de las vías cortas de éste. Por lo demás, como demuestra la fig. 83 las fibras comisurales posteriores de las aves no se disponen en haces separados, sino que engendran un plexo transversal difuso, en cuyas mallas se albergan innumerables células nerviosas.

*Colaterales de la substancia de Rolando.*— Cuando se examinan preparaciones de médulas demasiado embrionarias (método de Golgi), ya de ave, ya de mamífero, la substancia de Rolando se nos muestra exenta casi por completo de arborizaciones nerviosas; las fibras colaterales que las cruzan, reunidas en haces meridianos, parecen consagradas al vértice del asta posterior y otras regiones de la substancia gris. Pero si el examen se practica en mamíferos de algunos días ó en embriones de ave próximos á su eclosión, toda la substancia de Rolando se presenta cubierta de un plexo tupidísimo de ramificaciones terminales, en su mayor parte continuadas con colaterales nacidas de los diversos territorios del cordón posterior. Esta disparidad de resultados depende de un hecho muy sencillo: de que las colaterales de la substancia de Rolando son las más tardías en desarrollarse, acabando su evolución solamente cuando la estructura medular ha llegado al término de su desarrollo. Por esta razón, dichas colaterales, mencionadas primeramente por Kölliker, que estudió sin duda médulas relativamente adelantadas, no fueron sorprendidas por nosotros, cuyas primeras observaciones habían recaído en fases demasiado tempranas de la evolución medular.

El plexo nervioso de la substancia de Rolando, entrevisto por Lustig (1), es, como afirma Lenhossék, uno de los más tupidos ofrecidos por los centros nerviosos. Semejante complicación es obstáculo á la averiguación del origen de sus fibras, por lo cual este autor no se atreve á adoptar, sino á guisa de conjetura verosímil, la opinión de Kölliker acerca de la naturaleza sensitiva de las mismas.

Este origen resulta, en efecto, muy difícil de establecer en el adulto, no sólo por la dificultad de obtener coloraciones convenientes, sino en virtud de un hecho recientemente descubierto por nosotros, á saber: que

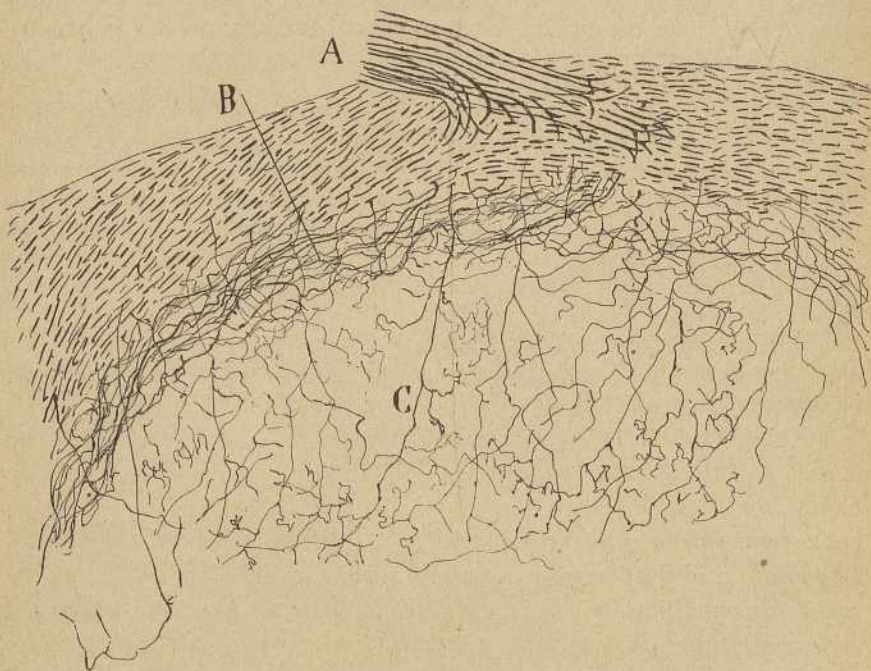


Fig. 89.—Corte transversal de una parte del cordón posterior y substancia de Rolando de la médula lumbar del gato recién nacido.—A, raíz posterior; B, plexo marginal de colaterales; C, colaterales finas para la substancia de Rolando.

las colaterales de la substancia de Rolando y vértice del asta posterior, forman en su terminación arborizaciones extensas longitudinalmente dirigidas, de donde resulta que, en las secciones transversales, semejantes ramificaciones aparecen incompletas por hallarse cortadas de través. Sin embargo, el estudio de los embriones de ave casi de término, así como la impregnación de las médulas de rata y ratón de cuatro á ocho días, permite reconocer, con entera evidencia, que las colaterales arborizadas en la substancia de Rolando, son ramillas del cordón posterior.

(1) Lustig: Zur Kenntnis des Faserverlaufs in menschlichen Rückenmarke. Sitzungber. d. Wien. Akad. Bd. 88, Helf. III, 1883.

Según demostramos en nuestro último trabajo sobre la médula espinal (1), dichas colaterales son de dos clases: *gruesas ó profundas*; *delgadas ó superficiales*.

Las *finas ó superficiales*, nacen tanto del fascículo de Burdach como de la zona marginal de Lissauer. En cuanto ganan la substancia gris, todas estas finas hebras se resuelven en una arborización delicada, laxa extendida por todo el espesor de la substancia de Rolando. En las mallas del tupido plexo así formado, yacen los diminutos corpúsculos de la referida substancia. La distribución de estas colaterales no es indiferente; las emanadas del cordón de Burdach (y acaso nacidas de las vías endógenas de éste, es decir, de axones de los corpúsculos de Rolando), se distribuyen en el ala interna de la substancia de Rolando; al paso que las brotadas de la zona de Lissauer, paraje en donde, según es bien sabido, se dispone longitudinalmente el manojito externo de las radicales posteriores, se ramifican en el vértice y ala externa de dicha substancia. Pocas ó ninguna de tales colaterales, poseen vaina medular, pues como Lenhossék ha hecho notar, en las preparaciones de Weigert no se las observa ni poco ni mucho.

Las *colaterales gruesas ó profundas*, corresponden evidentemente á la esfera sensitiva, porque brotan de las fibras gruesas del cordón de Burdach y precisamente en la región de las bifurcaciones sensitivas (zona de irradiación, zona radicular media de Flechsig) (fig. 90, E).

La mayor parte de estas fibras, nace de la porción más interna del cordón de Burdach, avanzan hacia el vértice del asta posterior, cruzando el ala interna de la substancia de Rolando, y después de trazar arcos de convexidad anterior, penetran de delante á atrás en uno ó varios de los lobulillos de la substancia de Rolando, en donde engendran una arborización tupida de ramas fuertemente flexuosas y varicosas, extendidas por todo el espesor de dicha substancia é íntimamente relacionadas con los elementos en ella residentes. Los cortes longitudinales de la substancia de Rolando, demuestran que estas arborizaciones son muy extensas y que sus ramas iniciales marchan sobre todo en dirección longitudinal, relacionándose con las células nerviosas de dicho territorio. La dirección recurrente de tales arborizaciones, lo espeso y rarísimo de sus ramas, la falta de éstas en el trayecto inicial de las fibras por la substancia de Rolando, distingue perfectamente las colaterales profundas de las superficiales.

En fin, existen asimismo colaterales gruesas exentas de trayecto arcoíforme ó transversal; éstas emanan de la porción externa del cordón de Burdach, penetran en los segmentos del ala externa de la substancia de Rolando y se resuelven en una arborización cuyas ramas poseen los ras-

(1) *Cajal*: La fine structure de la moelle épinière. *Atlas der pathologischen Anatomie der Nervensystems*. Berlin, 1895.

gos apuntados incluso el carácter de la recurrencia. A veces, colaterales nacidas de la porción interna del cordón de Burdach, se ramifican, después de cruzar transversalmente el vértice del asta posterior, en los territorios más externos de la sustancia de Rolando (fig. 90).

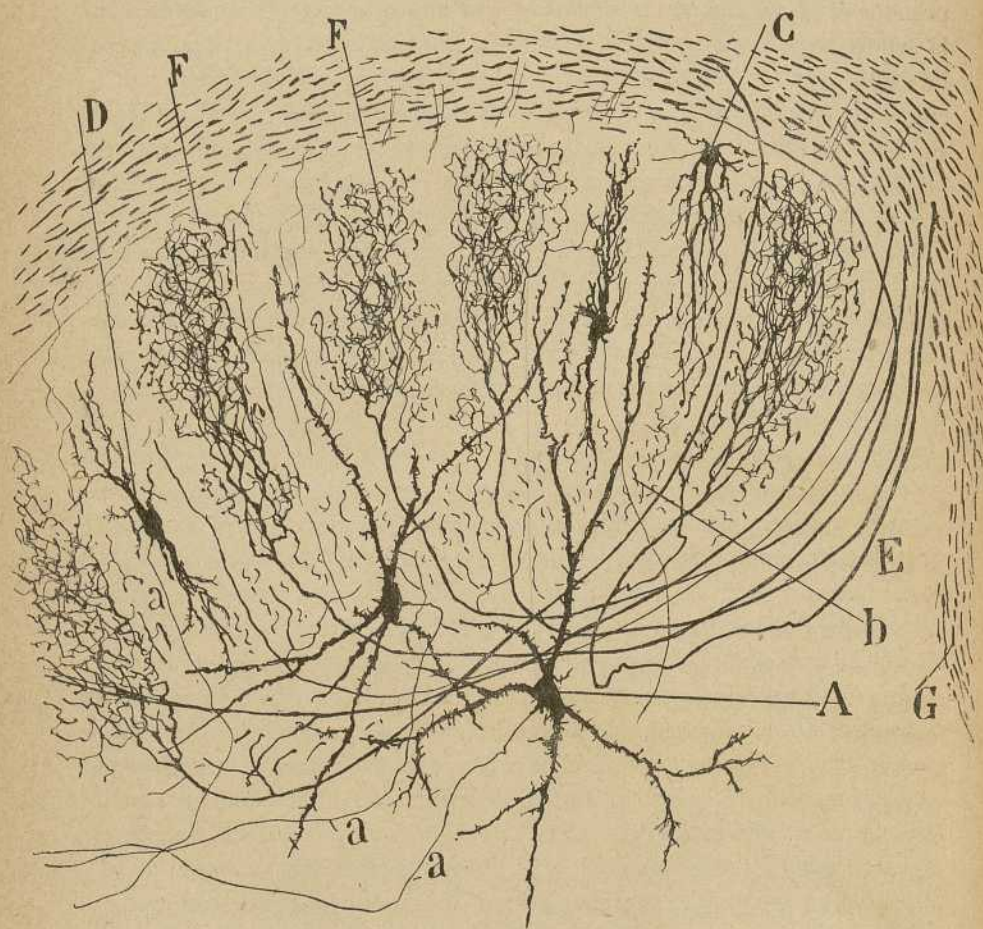


Fig. 90. — Corte transversal de la sustancia de Rolando del gato recién nacido (médula cervical). — A, células del vértice del asta posterior; D, C, células de la sustancia de Rolando; E, colaterales gruesas ó profundas; F, arborizaciones nerviosas terminales continuadas con las colaterales profundas ó gruesas; a, axones; b, arborizaciones nerviosas longitudinales del vértice del asta posterior.

En las médulas de mamífero recién nacido, las colaterales profundas no han extendido todavía por completo su arborización; así, es muy frecuente verlas exclusivamente confinadas en el tercio anterior de la sustancia de Rolando; pero en los días subsiguientes, dicha ramificación crece en amplitud, corriéndose hacia atrás y acabando por invadir todo ó casi

todo el espesor de la referida substancia. Es preciso tener presente esta particularidad, para no caer en el error de suponer, por consecuencia de haber estudiado médulas muy jóvenes, que dichas colaterales no existen, ó que sólo se ramifican en el limbo anterior de la substancia de Rolando. En los mamíferos de quince á veinte días y adultos es ya imposible sorprender el curso completo de tales fibras, así como su continuidad con la arborización terminal; lo que depende de dos motivos: del trayecto laberíntico que forma dicha colateral al llegar al vértice del asta posterior donde suele bifurcarse ó dividirse complicadamente, y de la extensión enorme adquirida por la ramificación terminal, la cual se propaga verticalmente á gran distancia, estando representada en los cortes finos por un plexito informe de fibras varicosas mutiladas.

De todas las colaterales de este territorio del asta posterior, sólo las profundas ó gruesas se hallan provistas de vaina medular: esta túnica envuelve exclusivamente el trayecto inicial de dichas ramas, así como aquellas ramificaciones gruesas longitudinales en gran parte residentes en el limbo anterior de dicho territorio. La arborización varicosa terminal carece de ella. Por lo demás, la substancia de Rolando aparece también cruzada, como revelan, tanto las preparaciones de Golgi como las de Weigert-Pal, de multitud de hacecillos medulados (fig. 85, E), destinados al vértice del asta posterior, asta anterior, núcleo intermediario, etc.

*Colaterales limitantes de la substancia de Rolando.* — Como más adelante veremos, el contorno posterior de la substancia de Rolando contiene una serie de células gigantes fusiformes ó estrelladas de axon grueso, destinado al cordón lateral. En las preparaciones de Golgi se advierte alguna vez que tales células están envueltas por un plexo especial, laxo, separado á trechos por tubos longitudinales y extendido en arco por el limbo posterior de la substancia de Rolando. En la médula adulta, este plexo es discontinuo, y en parte intersticial, es decir, que reside entre hacecillos vecinos de la substancia blanca del cordón posterior. En la fig. 89, B, reproducimos el plexo colateral tangencial de la médula lumbar de gato recién nacido. En ella se ve que la mayor parte de tales colaterales procede de la substancia blanca fronteriza de la de Rolando, por fuera de la penetración de la raíz posterior. Muchas de estas fibras caminan, ya hacia adentro, ya hacia afuera, dispuestas en plexo tupido donde domina la dirección tangencial. Colaterales hay que pueden seguirse desde su origen en el centro del cordón posterior hasta la proximidad del cordón del asta posterior.

Donde mejor hemos observado estas colaterales tangenciales, ha sido en preparados coloreados por el método de Ehrlich. En la fig. 80 correspondiente á un corte longitudinal tangencial del cordón posterior de la médula del gato de quince días, se ven partir de ciertas fibras gruesas de dicho cordón numerosas colaterales, rápidamente ramificadas en flecos

divergentes que rodean con sus ramitos varicosos el soma y gruesos ramos protoplásmicos de las mencionadas células gigantes. Como tales arborizaciones quedan confinadas en el plano de residencia de los susodichos corpúsculos, creemos que debe hacerse con ellas una categoría especial de colaterales sensitivas.

**Colaterales del cordón antero-lateral ó sensitivas de segundo orden.** — La substancia blanca del haz comisural, porción fundamental del cordón anterior, cordón del asta posterior, fascículo de Gowers, etc., emite un gran número de ramillas colaterales, distribuídas en la substancia gris de ambas astas y región intermediaria. Como quiera que dichas colaterales brotan de axones de células de los cordones, y se terminan, por lo menos en su mayor parte, en regiones donde yacen las células motoras (ó sus expansiones), resulta que las tales representan una vía sensitiva secundaria ó de segundo orden, en virtud de la cual, las excitaciones sensitivas arribadas á un corpúsculo funicular, se propagarán á neuronas motoras residentes en segmentos distantes de la substancia gris.

Para el mejor orden expositivo, distinguiremos estas colaterales en las siguientes categorías: 1.<sup>a</sup> Colaterales comisurales ó cruzadas. 2.<sup>a</sup> Colaterales homolaterales del haz comisural. 3.<sup>a</sup> Colaterales de la porción fundamental del cordón anterior. 4.<sup>a</sup> Colaterales del cordón lateral.

*Colaterales comisurales anteriores.* — Estas colaterales son robustas y proceden del cordón anterior del lado opuesto, y sobre todo del territorio del haz comisural. Las colaterales cruzadas nacidas de la parte más extensa (región radicular) del cordón anterior, son rarísimas. Todas estas fibras atraviesan la línea media por detrás del cordón comisural, confundidas con los tubos gruesos de la comisura blanca, y se ramifican en distintos planos del asta anterior del opuesto lado. De estas ramitas, unas, la mayoría, se relacionan con los corpúsculos motores, y otras se dirigen hacia atrás, no lejos de la substancia gris central, para terminarse en la región postero-interna de dicha hasta. Algunas colaterales cruzadas, antes de pasar por la línea media, y á veces en el centro mismo de la comisura, emiten una ramilla recurrente destinada al asta anterior de su lado; de esta manera, tales fibras proveen de arborizaciones á las dos astas (fig. 83, i).

La breve descripción que acabamos de hacer, se refiere, sobre todo, á la médula de las aves, en cuyos embriones se tiñen facilísimamente las colaterales cruzadas. En los mamíferos, la disposición de estas fibras es algo diferente. En realidad, pueden hallarse en estos, colaterales cruzadas directamente nacidas del haz comisural y aun de planos externos del cordón anterior; pero la mayor parte de ellas sale del trayecto inicial de los axones constitutivos de la comisura blanca. Como se advierte en la figura 92, *a, b*, dichas colaterales nacen bien antes, bien durante ó bien después del paso de dichos axones por la línea media. Cuando el nacimiento

ocurre antes del cruce, no es raro ver que la colateral suministra ramificaciones para ambas astas.

Las colaterales cruzadas de los mamíferos, aves y batracios poseen vaina medular, pudiendo, por tanto, estudiarse bien en las preparaciones de Weigert-Pal, en las cuales se las reconoce por su relativa delicadeza y su residencia preferente detrás del plano de tubos gruesos de la comisura blanca. La distinción de esta comisura en dos planos, *anterior* ó de axones, *posterior* ó de colaterales, es fácil en las aves y batracios; mas en los mamíferos no siempre es esto posible, por marchar en gran parte confundidas ambas clases de tubos. En el hombre adulto también cabe diferenciar, del grupo de tubos robustos anteriores, algunas fibrillas meduladas transversalmente dirigidas, instaladas cerca del epéndimo y verosímilmente de naturaleza colateral.

De nuestras observaciones resulta que la comisura anterior contiene exclusivamente axones directos funiculares y colaterales del cordón anterior. Las colaterales sensitivas, que según Landowsky y Mingazzini (1), pasarían por la comisura anterior, no se ven jamás en nuestros preparados. Tampoco Lenhossék y Kölliker han podido cerciorarse de su existencia.

Como más adelante tendremos ocasión de ver, los manojos en que aparece dividido el sistema comisural del cordón anterior, están separados por tabiques neuróglícos transversales (fig. 91), en los cuales concurren numerosas expansiones protoplásmicas. Recientemente, observando numerosos cortes de feto de gato, así como de perro recién nacido, hemos notado que en semejantes tabiques se ramifican también numerosas colaterales emanadas del cordón comisural. Según aparece en A, fig. 91, dichas colaterales, diríjense hacia la línea media, y, bien antes de cruzarla bien después, se resuelven en multitud de ramillas varicosas destinadas unas á los tabiques protoplásmicos de su lado, otras á los del cordón anterior del opuesto. Una colateral, por tanto, puede proveer de ramitas ambas mitades de la comisura protoplásmica.

En algunas preparaciones se hallan también fibras gruesas llegadas, al parecer, de porciones más laterales del cordón anterior, las cuales se resuelven al nivel de los tabiques de la comisura protoplásmica anterior en un gran número de ramas, en parte terminadas en éstos, en parte arborizadas en el asta anterior del otro lado. Por su grosor, así como por la gran extensión de su ramificación terminal, tales fibras nos han parecido ser axones directos. Su origen no ha podido ser determinado (fig. 91, B).

*Colaterales homolaterales del haz comisural* (fig. 92).—Estas fibras constituyen seguramente una de las vías reflejas más importantes, destinadas á unir las colaterales sensitivas con los focos motores.

Las colaterales del manajo comisural marchan en diversidad de direc-

(1) Mingazzini: Sulla fina struttura del midollo spinale del uomo. *Rev. sper. di Freniatria*. Vol. XVIII, fasc. 2, 1892.



ciones. El grupo más importante ó el de las *colaterales externas* (fig. 92, A), dirígese hacia afuera, cruzando por planos diversos el extremo ventral del asta anterior, en cuyo territorio engendran una arborización varicosa y sumamente rica. Las últimas ramillas, en gran parte paralelas á las expansiones de los corpúsculos motores, se concentran preferentemente en torno de éstos, complicando el plexo nervioso de colaterales excito-motoras, con las cuales se confunden completamente por su modo de ramificación.

Las colaterales internas ó antero-posteriores, se instalan en la porción interna del asta ventral, marchan casi directamente hacia atrás y hallan su zona de distribución en la parte postero-interna de dicha asta; algunas llegan hasta el foco intermediario y substancia gris central (fig. 92, B).

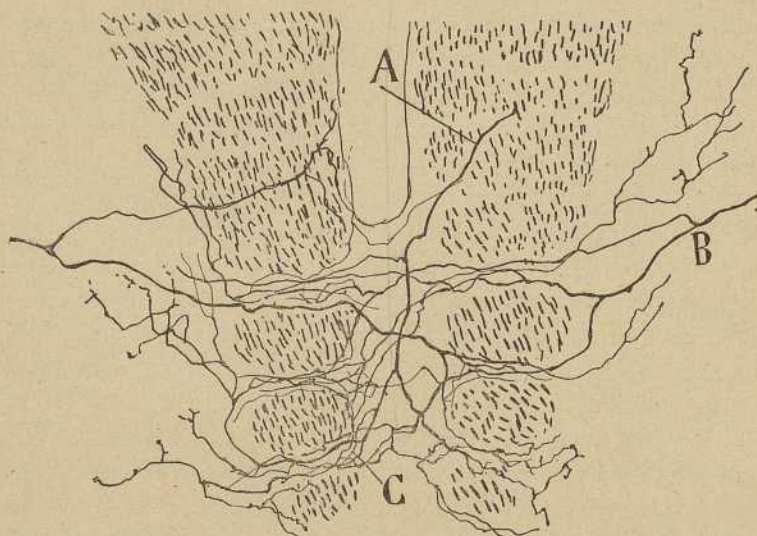


Fig. 91. — Cordón anterior (haces comisurales) de la médula espinal del feto de gato.—A, colateral ramificada en los tabiques de la comisura y en ambos lados; B, gruesa fibra que suministraba varias ramas para los tabiques comisurales; algunas alcanzaban el asta anterior del otro lado.

Por último, las colaterales oblicuas caminan diagonalmente hacia afuera y atrás (fig. 92, C), y se arborizan en el centro y parte postero-externa del asta ventral. No es raro ver algunas colaterales ganar la substancia gris subyacente al manojito del asta posterior, entrando en conexión con los corpúsculos funiculares de la porción anterior del cordón lateral (células del manojito fundamental del cordón lateral).

*Colaterales de la porción fundamental del cordón anterior.*—Las colaterales nacidas del territorio de substancia blanca comprendido entre el haz comisural y el cordón lateral, son también muy numerosas, y en su mayor parte van destinadas á los focos motores subyacentes. No es posi-

ble distinguirlas en categorías especiales; solamente cabe decir que la mayor parte de ellas nace de los manojos de la substancia blanca más inmediata á los focos motores, y que después de marchar en diversidad de direcciones, generan un plexo difuso extendido por toda el asta anterior y particularmente concentrado en los núcleos motores.

En las impregnaciones completas de tales fibras se nota que muchas ramificaciones corren en sentido transversal, es decir, paralelamente á

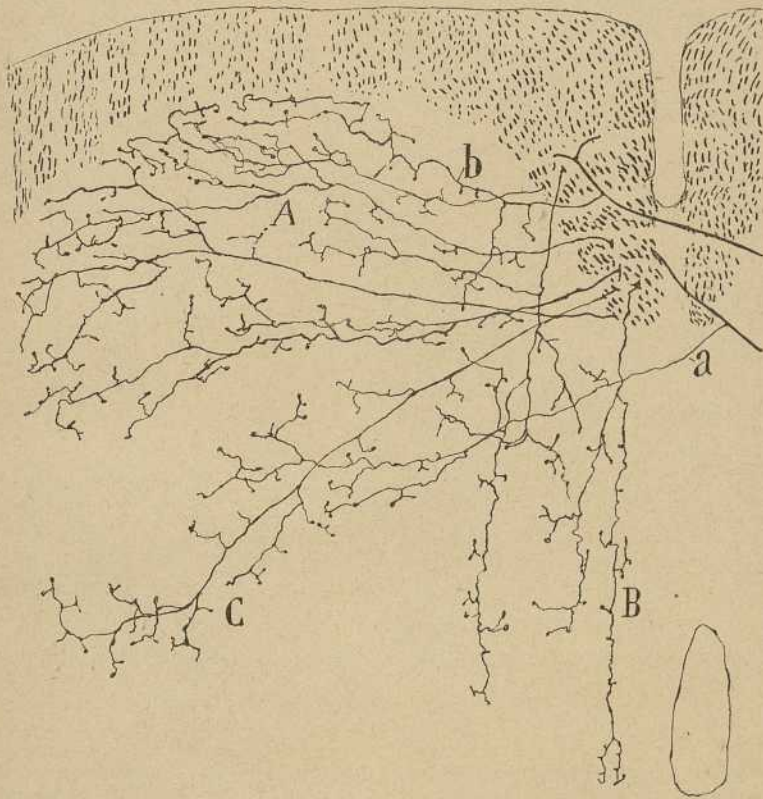


Fig. 92. — Colaterales del cordón comisural de la rata de pocos días.

los apéndices protoplásmicos principales de los elementos motores; esto hace sospechar que la relación entre dichas colaterales y tales corpúsculos, tiene origen de preferencia al nivel de las dendritas internas y externas.

En general, las colaterales del cordón anterior, son algo más espesas que las del lateral; se dan, no obstante, muchas excepciones. Hagamos también notar que, á menudo, las ramificaciones de las colaterales comienzan ya en plena substancia blanca. Esta particularidad, confirmada por Kölliker, puede explicar el por qué algunas expansiones dendríticas terminan en el espesor del cordón anterior (véase más adelante).

*Colaterales del cordón lateral.*— Así llamamos las fibras colaterales nacidas de todo el segmento de substancia blanca comprendido entre las raíces anteriores y posteriores. En esta categoría entran, por tanto, las colaterales del manajo del asta posterior, las del haz nacido en la sub-

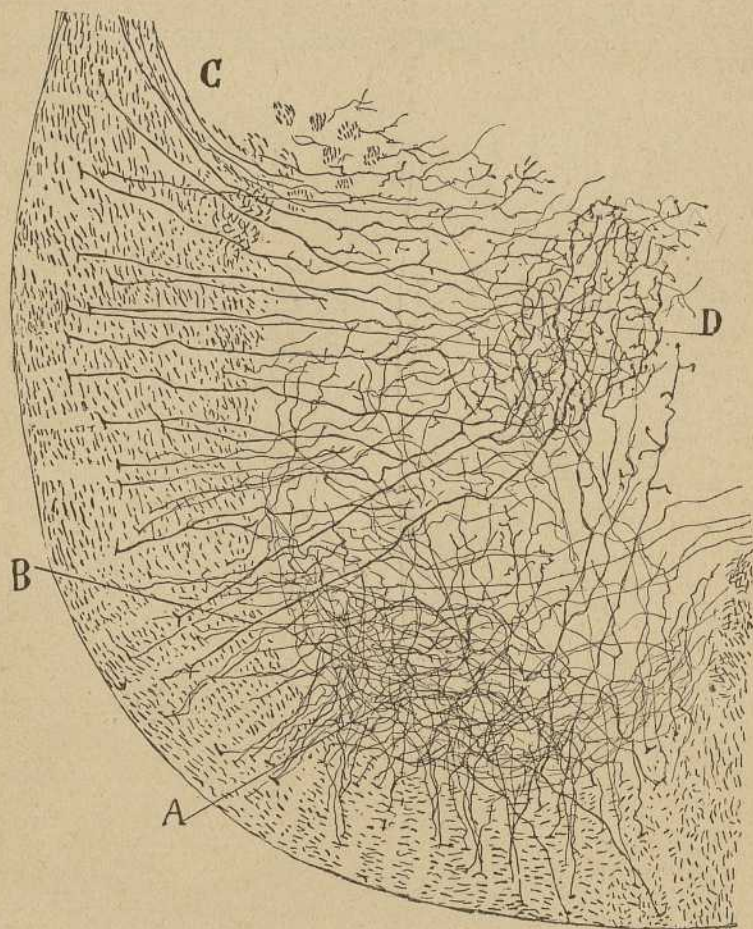


Fig. 93. — Colaterales largas del cordón lateral y conjunto de las colaterales homolaterales del cordón anterior. Médula dorsal del feto de gato. — A, plexo tupido producido en torno de las células motoras por las colaterales del cordón anterior; B, largas colaterales para el foco intermediario (D); C, asta posterior.

tancia gris intermediaria, las del manajo llamado intermedio del cordón lateral, en fin, las brotadas de los sistemas de Gowers, de Flechsig ó cerebeloso. Imposible distinguir netamente el curso y terminación de todas estas colaterales. Las que de preferencia se impregnan en los embriones y animales recién nacidos, son las emanadas de las vías cortas del cordón lateral, y con especialidad las del manajo del asta posterior.

Estas últimas aparecen dibujadas en la fig. 94, E; caminan primeramente ya sueltas, ya reunidas en hacecillos, por entre los haces de substancia blanca, cruzan después transversalmente la substancia gris intermedia y se ramifican en un área extensa comprendida entre el límite posterior del asta anterior y la base de la posterior. Existen, por tanto: colaterales antero-posteriores (fig. 94, F) ramificadas en la base y centro del asta posterior donde contribuyen á enriquecer el plexo tupidísimo de ramitas sensitivas aquí existentes; colaterales medias, consagradas al núcleo gris intermedio y regiones vecinas de la comisura posterior (E); colaterales

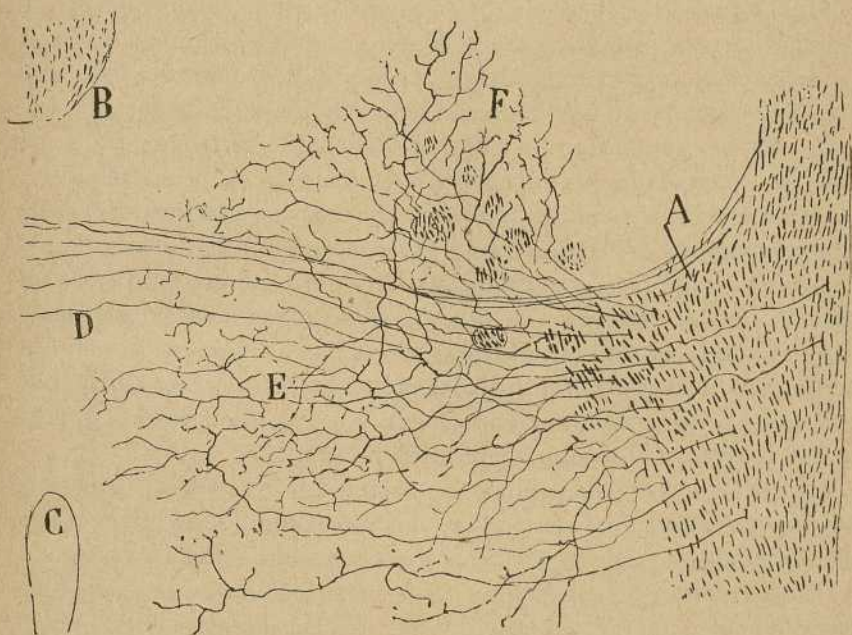


Fig. 94. — Colaterales del cordón lateral, territorio del manojito del asta posterior. Médula de ratón recién nacido. — A, fibras del manojito del asta posterior; B, cordón posterior; C, epéndimo; D, fibras del manojito comisural medio; E, colaterales para la substancia gris intermedia y foco intermediario; F, colaterales para el asta posterior.

anteriores, arborizadas en la región de unión de ambas astas y hasta en pleno territorio motor; colaterales, en fin, comisurales posteriores, de las que ya hemos hablado más atrás (D).

Acaso fuera mejor distinguir todas estas colaterales por el origen; pero nuestros estudios no nos permiten todavía establecer categorías bien individualizadas en las fibras emanadas de las vías cortas del cordón lateral. Damos, sin embargo, por probable que las colaterales destinadas á la base del asta posterior, nacen de preferencia del haz del cordón posterior; mientras las del foco intermediario brotan de un plano más anterior del

cordón lateral, es decir, de aquel territorio especial que designamos *sistema del foco intermediario* (fig. 93, B). En fin, las colaterales nacidas de la región vecina á las radicales anteriores, tienen por paradero la base del asta anterior, porción externa de los focos motores y substancia gris central.

*Fibras de las vías cerebelosa de Flechsig y del fascículo de Gowers.*—La incertidumbre en que nos hallamos respecto de la posición de estas vías en los embriones de mamífero (rata, ratón, perro y gato) y de ave, no permiten hacer un estudio preciso de sus colaterales.

En la fig. 93, presentamos las colaterales del cordón lateral en su posición relativamente superficial, donde probablemente se albergan las vías de Flechsig y de Gowers. Estas colaterales son finas, marchan á menudo reunidas en manojitos hacia adentro, y, después de penetrar en la substancia gris, se ramifican en toda el área comprendida entre los focos motores y base del asta posterior. Aun cuando la zona de distribución de cada colateral, no siempre corresponde al meridiano de su penetración en la substancia gris, puede afirmarse que las emanadas de la parte más posterior y superficial del cordón lateral (cordón de Flechsig), se arborizan de preferencia en el foco gris intermediario, y territorio gris subyacente del manajo del asta posterior; mientras las de la región más anterior de dicho cordón, en la cual queda englobado el haz de Gowers, se ramifican en un plano más ventral, principalmente en las masas grises situadas detrás de los núcleos motores. Algunas de ellas, particularmente gruesas, se distribuyen en el foco gris intermediario (fig. 93).

De todos modos, comparando las colaterales de las vías cerebelosas con las emanadas en las vías cortas del cordón lateral, se adquiere la convicción de que aquellas son mucho más escasas que éstas, las cuales aparecen casi exclusivamente impregnadas en la médula de los mamíferos. En el hombre (niño recién nacido y feto de cinco á siete meses), poquísimas veces se colorean con el método de Golgi las colaterales del haz de Flechsig y de Gowers, y de las escasas fibras de esta clase visibles en las buenas preparaciones, no es posible, á causa del largo itinerario que recorren hasta la substancia gris, determinar claramente su paradero.

Colaterales del cordón lateral destinadas á la columna de Clarke, no hemos podido hallar en nuestros preparados; sin embargo, Kölliker las menciona. Tampoco las hay destinadas á la comisura anterior.

**Colaterales de la vía piramidal.**—Las colaterales de la vía piramidal, cruzada ó lateral, única que se presenta bien deslindada en los mamíferos (conejo, gato, perro), son muy poco conocidas. Insuficientes son asimismo los datos que poseemos sobre el modo de terminar de los axones de la citada vía. Tales deficiencias provienen de la rareza con que las fibras piramidales se colorean por el método de Golgi en los embriones y animales recién nacidos. Comunmente, cuando las fibras del cordón lateral

se presentan coloreadas, la vía piramidal cruzada destaca en blanco de las zonas limítrofes de substancia blanca, tales como el haz del asta posterior, la vía cerebelosa y el cordón posterior, los cuales exhiben una impregnación más ó menos completa. Tampoco v. Gehuchten y v. Lenhossék han logrado buenas impregnaciones de este manojito; aun cuando este último autor da por probable, que entre las numerosas colaterales del cordón posterior, ramificadas en el asta ventral, figuran algunas nacidas en la vía piramidal lateral.

Lo incierto de los resultados conseguidos por el cromato argéntico, nos obliga á recurrir á otros métodos de estudio; al método de Weigert-Pal ó al de Azoulay del ácido ósmico y tanino. Cuando se examinan cortes bien coloreados por cualquiera de estos procedimientos, procedentes de la médula cervical adulta del hombre ó mamíferos superiores, nótanse entre los manojos del haz limitante lateral (manejo del asta posterior) y sistema del foco gris intermediario, unos fascículos de finas hebras, los cuales, naciendo en la vía piramidal cruzada, se diseminan en la parte más posterior y extensa del asta anterior; en este punto pierden la mielina y se substraen á la observación. Imposible saber si tales fibras son colaterales ó terminales, pero si tenemos en cuenta la rareza de las colaterales halladas en las pocas preparaciones de la médula cervical del gato y perro, en donde hemos logrado impregnar la vía piramidal con el cromato de plata, no parece arriesgado suponer que la mayor parte de los citados manojitos medulados de origen piramidal, representan axones terminales.

A nuestro modo de ver, las ramillas en que tales fibras piramidales deben resolverse, no entran en contacto con el cuerpo, sino con los largos ramos protoplásmicos posteriores de las neuronas motrices. El soma quedaría de preferencia reservado para las colaterales sensitivo-motoras, en tanto que las ramas externas é internas se pondrían en contacto con las colaterales sensitivas de segundo orden, es decir, con esas innumerables colaterales nacidas del cordón comisural y vías cortas del cordón anterolateral.

Del manojito piramidal directo ó del cordón anterior, carecemos de observaciones suficientes. En los fetos humanos, único objeto de estudio apropiado al esclarecimiento de este punto, no hemos logrado jamás colorear completamente tales fibras. V. Lenhossék, que parece haber sido más afortunado, sostiene que la vía piramidal del feto humano consta de hebras delgadas de donde parten escasas colaterales que se entremezclan con las nacidas de las vías cortas del cordón anterior, sin alcanzar, al parecer, la comisura. Su dirección dominante sería la transversal ó paralela al cordón anterior. Tocante á su paradero, Lenhossék no ha logrado sorprenderlo, ignorando, por tanto, si van exclusivamente al núcleo comisural ó si se distribuyen en pleno foco motor. De todas maneras, de las obser-

vaciones de Lenhossék resulta que, como ya expusimos anteriormente, el haz de Türk no se entrecruza en la comisura anterior, sino que se termina en el asta ventral de su lado.

#### SÍNTESIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS COLATERALES EN LA SUBSTANCIA GRIS

Por todo lo expuesto respecto de las colaterales, resulta que tales fibras no faltan en ninguna región de la substancia blanca ni en ningún segmento de la médula; tampoco existe foco gris que no contenga en gran número arborizaciones terminales de las mismas. Pero el examen comparativo de la abundancia de las colaterales en los diversos cordones nos revela un hecho de cierta importancia, á saber: que *el número de colaterales crece de fuera á adentro, es decir, de la superficie al centro en los cordones de substancia blanca*, de donde se infiere una ley que, con algunas restricciones, creemos admisible, tanto para la médula, como para el bulbo raquídeo; ésta es: *que el caudal de colaterales de las vías constitutivas de la substancia blanca está en razón inversa de la longitud de éstas*. Como anteriormente hemos expuesto, esta ley se halla regida por el principio teleológico más general de ahorro de protoplasma conductor.

Desde el punto de vista dinámico, dicha ley permite establecer que salvo algunas excepciones, las vías cortas mantienen conexión con un gran número de elementos situados á corta distancia dentro de la substancia gris, mientras que las vías largas ó se hallan desprovistas de conexión colateral, ó entran en relación con pocas neuronas separadas por largos intervalos.

Una cuestión interesante es la de saber si las colaterales de un sistema se relacionan siempre con los focos de origen ó de terminación de éste, ó si entran indiferentemente en conexión con núcleos grises de diversa significación fisiológica.

Evidentemente, esta última opinión es la valedera, confirmándose especialmente en lo tocante á las colaterales sensitivas de primer orden, las cuales se distribuyen por todos los focos de la substancia gris. Relativamente á las vías de asociación ó sensitivas de segundo orden (porción fundamental del cordón anterior, manojo comisural, etc.), obsérvase también que sus colaterales entran en contacto ya con células motoras, ya con neuronas funiculares ó de asociación longitudinal. No es posible excluir la idea de que algunas de estas colaterales se relacionan con células funiculares de la misma clase de aquellas de que brota el axon; pero estimamos mucho más probable que la conexión se establezca con funiculares de otra categoría. Si semejante disposición es un hecho real (y en algunos casos nos parece indudable), es preciso aceptar que una buena parte de las células de la substancia gris representa conductores sensiti-

vos de tercero y acaso de cuarto orden. Esta opinión, adoptada por Kölliker, se comprueba sobre todo en las colaterales del cordón lateral (porción más posterior), las cuales, naciendo en axones que pueden considerarse como vías cortas sensitivas de segundo orden, no entran en relación con focos motores, sino con otras neuronas funiculares (neuronas de la base del asta posterior del foco gris intermediario, etc.). Así que puede muy bien suceder que cada foco gris medular reciba el impulso nervioso de tres clases de colaterales: 1.<sup>a</sup>, de las sensitivas directas; 2.<sup>a</sup>, de las sensitivas indirectas, es decir, de las nacidas de neuronas sensitivas de segundo orden (funiculares); 3.<sup>a</sup>, de las brotadas de neuronas sensitivas de tercer orden, ó sea aquellas células intermedias entre las colaterales de segundo orden y los focos motores.

De la extraordinaria complicación de las transmisiones que implica semejante compleja asociación intercelular, trataremos más adelante, al exponer los principios fundamentales de la fisiología medular.

#### ARBORIZACIONES NERVIOSAS TERMINALES

Los tubos de la sustancia blanca constitutiva de las vías cortas de la médula espinal (raíces posteriores cortas, haz del asta posterior, manojos comisural, etc.), después de recorrer un trayecto longitudinal más ó menos largo, trazan una curva suave, aproxímanse paulatinamente á la sustancia gris, y una vez llegadas á ésta, resuélvense en una arborización terminal extensa y rica, entre cuyas mallas yacen las células nerviosas. Es sumamente probable que las ramillas últimas, varicosas y algo engruesadas, carezcan de forro medular.

Desde el punto de vista del espesor de la fibra y extensión de la ramificación terminal, cabe distinguir dos especies de tubos terminales. La una está representada por tubos gruesos, que conservan, durante la porción inicial de su itinerario por la sustancia gris, un diámetro semejante y acaso superior al del axon con que se continúan. La arborización terminal es particularmente extensa y compleja y se distingue, al primer golpe de vista, de la de las colaterales ordinarias. En la fig. 95 reproducimos algunas fibras de esta clase, de las cuales las señaladas en A y B provenían del cordón posterior, y representan seguramente la porción terminal de radicales sensitivas. Esta observación habla en favor de las ideas de los anatómo-patólogos, quienes han demostrado, por los métodos de las degeneraciones, que los citados territorios de sustancia blanca constan de radicales cortas constantemente renovadas en toda la longitud medular, y tanto más abundantes cuanto mayor es la cuantía de la sustancia gris subyacente.

La otra especie de fibras terminales, mucho más numerosa, está representada por tubos más finos, los cuales ni por su espesor ni por su



modo de arborizarse pueden distinguirse de las colaterales de la sustancia blanca. En la fig. 95, G, H, O, hemos reproducido varias arborizaciones terminales de esta clase.

¿La arborización terminal entra en relación con los mismos focos nerviosos que las colaterales del axon? Para la mayor parte de los tubos cuya arborización terminal fue sorprendida, ésta nos pareció ser la regla. Mas

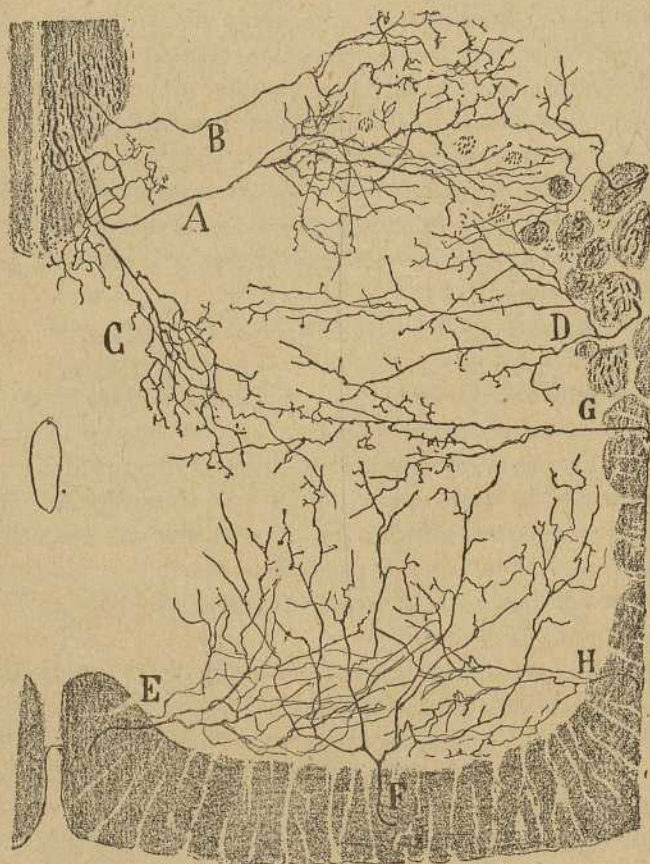


Fig. 95. — Diversas arborizaciones terminales de fibras de la sustancia blanca (vías cortas) halladas en la médula del ratón recién nacido. — A y B, arborizaciones terminales de tubos sensitivos del cordón posterior; C, otra quizá sensitiva también para el foco intermediario; D, arborización emanada del haz del asta posterior; G, otra del sistema del foco intermediario; E, otra del haz comisural; F, H, arborizaciones de la porción fundamental del cordón anterior.

la cuestión se complica y se presenta de muy difícil solución si recordamos que cada axon de la sustancia blanca, y singularmente de las vías sensitivas, emite colaterales para muchos focos de la gris. ¿Cuál de estos focos será el preferido por la arborización terminal del axon? ¿No variará acaso en las distintas fibras de un sistema?

Es muy posible que existan también fibras terminales entrecruzadas, es decir, fibras que, después de seguir largo trayecto longitudinal en el cordón de un lado, se entrecruzan en el momento mismo de formar la ramificación final. Tal es al menos la interpretación que parece imponerse para ciertas fibras robustas figuradas en la fig. 91, B, las cuales, nacidas al parecer en el cordón anterior, cruzaban ramificándose la comisura blanca, y repartían ramitas en los territorios de ambas astas, así como en los tabiques donde se aloja la comisura protoplásmica.

#### FASCÍCULOS DISLOCADOS DE LA SUBSTANCIA BLANCA

A menudo, los tubos nerviosos de la sustancia blanca abandonan cuando están próximos á su terminación, su posición originaria en los cordones, invadiendo la sustancia gris fronteriza y engendrando manojos separados dirigidos longitudinalmente y dispuestos en plexo vertical, de largas y angulosas mallas (figs. 96 y 97).

Esta segregación se verifica, sobre todo, en los manojos sueltos ó más internos del cordón del asta posterior, algunos de los cuales pueden apartarse hasta el punto de figurar en el centro mismo del asta dorsal (figura 96, A). Semejante dislocación, que nos parece existir en toda la extensión de la médula, se exagera notablemente en la región dorsal y cervical. Los haces dislocados no marchan rectilíneos por la sustancia gris, sino que siguen dirección oblicua, disponiéndose, al juntarse unos con otros y con el cordón lateral de que proceden, un plexo de anchas y longitudinales mallas (fig. 97, E). Como se veía en *f* y *e* (fig. 96), fibras de un manajo dislocado pueden pasar á otro después de un trayecto horizontal más ó menos dislocado.

En el vértice del asta posterior y región limítrofe de la sustancia de Rolando se notan otros hacecillos verticales formados de fibras meduladas, los cuales, cuando se persiguen convenientemente en los cortes longitudinales, sorpréndese su continuación con colaterales sensitivas. A estos haces longitudinales medulados (fig. 96, B), corresponde seguramente ese sistema de fibras verticales del asta dorsal que Kölliker ha llamado *fascículo longitudinal del asta posterior*. Según Lenhossék, semejantes fibras longitudinales serían radicales sensitivas que, en vez de bifurcarse en el espesor del cordón posterior, se dividirían en rama ascendente y descendente en el territorio mismo del asta posterior (1). Semejante disposición

(1) No hemos logrado confirmar una aserción de Kölliker, á saber: que una parte de las radicales sensitivas del manajo externo se bifurcaba en el espesor mismo de la sustancia de Rolando, á veces cerca del límite anterior de ésta. Si tal bifurcación ocurriera y se engendraran haces longitudinales sensitivos independientes del cordón posterior, confirmárase la opinión de Lenhossék acerca de la naturaleza de los manojos longitudinales del asta posterior. Kölliker vacila, sin

no ha podido ser confirmada por nosotros. En muchas preparaciones nos ha parecido siempre ver que las mencionadas fibras longitudinales son la continuación, ya de colaterales sensitivas gruesas, ya de ramas ascendentes ó

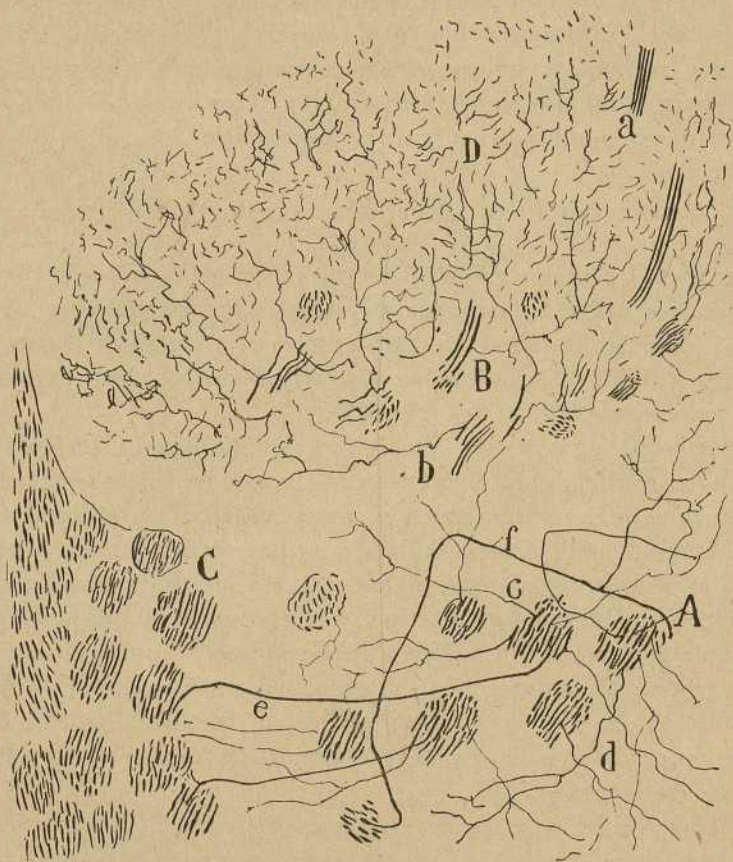


Fig. 96. — Porción del manajo del asta posterior y de la substancia de Rolando de la médula del gato recién nacido. — A, haces dislocados del cordón del asta posterior; B, haces de colaterales sensitivas verticales; C, manajos normales del cordón del asta posterior; D, plexo nervioso de la substancia de Rolando; a, manajo de colaterales gruesas situadas cerca del cordón posterior; b, colaterales de las fibras sensitivas verticales del vértice del asta posterior; c y d, colaterales para el asta posterior de los haces dislocados del manajo de igual nombre; e y f, fibras de paso de un haz á otro.

descendientes de bifurcación de radicales sensitivas ordinarias. En la fig. 96, a, B, reproducimos algunos de estos manajos, cuya posición varía según los cortes; por ejemplo, un mismo manajo que en un corte marcha

embargo, en identificar ambas clases de fibras, no sabiendo si tales radicales dislocadas se incorporan en definitiva al cordón posterior ó si engendran una parte del citado manajo longitudinal. Véase Kölliker: *Handbuch der Gewebelehre*, 6. Aufl. 2 Band., 1896, pág. 75.

oblicuamente por la substancia de Rolando, aparece en otros emplazado en el límite profundo de ésta ó en pleno vértice del asta posterior. Como

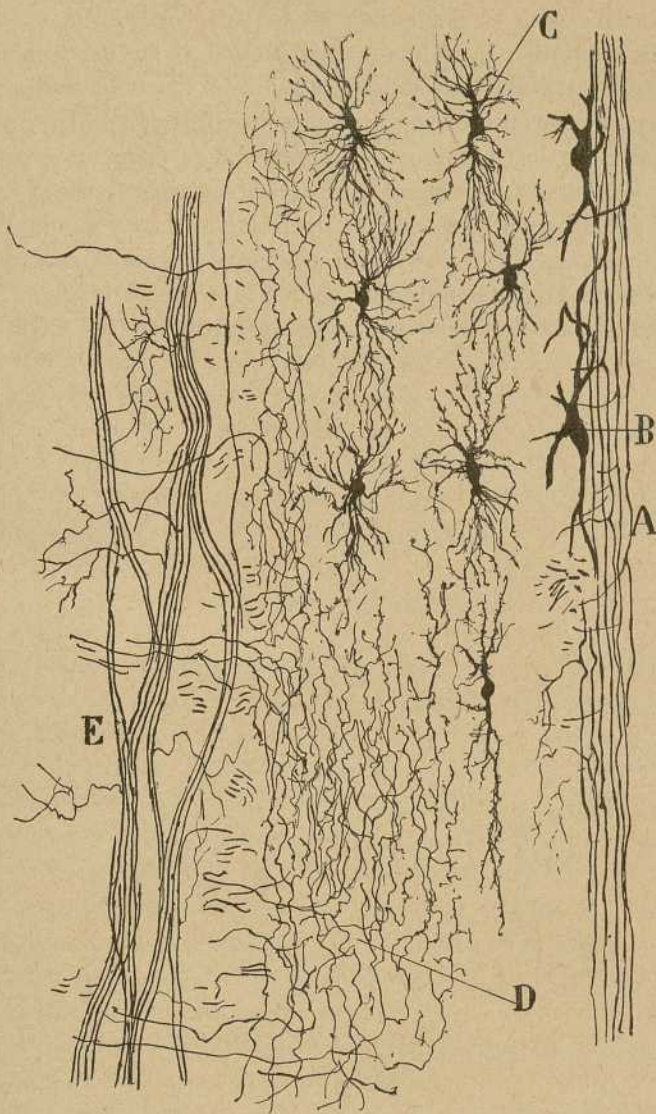


Fig. 97. — Corte antero-posterior vertical y algo oblicuo hacia afuera de la substancia de Rolando y vértice del asta posterior. Perro recién nacido. — A, fibras del cordón posterior; B, células limitantes de la substancia de Rolando; C, células de esta substancia; D, plexo longitudinal de colaterales del vértice del asta posterior; E, fibras longitudinales, probablemente colaterales sensitivas del vértice del asta posterior.

el curso de tales haccillos no es transversal, sino oblicuo, arqueándose ulteriormente para hacerse verticales, se comprende bien que unas veces

aparezcan cortados de través y otras casi á lo largo. A la manera de lo ocurrido con los haces dislocados del cordón del asta posterior, la disposición de dichas colaterales verticales gruesas es plexiforme, dividiéndose á menudo un hacecillo para incorporarse á otros (fig. 97, E).

Tanto los manojos longitudinales constituídos por las colaterales y terminales sensitivas, como los representados por los haces dislocados del sistema del asta posterior (porción limitante del cordón lateral), emiten durante su curso vertical numerosas colaterales. Las primeras ó sensitivas ramificanse en el vértice y porción central del asta posterior (fig. 96, *b*); algunas alcanzan acaso la substancia de Rolando. Las segundas, mucho más numerosas, marchan en todas direcciones y acaban arborizándose en la base y centro del asta posterior, es decir, en un plano más anterior que las colaterales de los haces longitudinales sensitivos (fig. 96, *d, c*).

## CAPÍTULO XII

### ESTRUCTURA DE LA SUBSTANCIA GRIS

Caracteres genéricos y clasificación de las neuronas medulares. — Neuronas motrices. — Células motrices de las raíces anteriores. — Células motrices de las raíces posteriores. — Raíces anteriores. — Terminaciones nerviosas en los músculos estriados.

La substancia gris medular es una urdimbre complicada en la cual intervienen los siguientes elementos: 1.º, numerosas células nerviosas de cilindro-eje largo; 2.º, escasísimas células de cilindro-eje corto; 3.º, ramificaciones libres emanadas de las colaterales de la substancia blanca; 4.º, arborizaciones libres terminales de los tubos nerviosos de ésta; 5.º, colaterales iniciales, es decir, nacidas de los axones de las neuronas durante el trayecto de estos por la substancia gris; 6.º, células neuróglícas; 7.º, células epiteliales; y 8.º, capilares sanguíneos.

#### CÉLULAS NERVIOSAS

Constituyen estos elementos el principal factor de la substancia gris de la médula en la cual no son, sin embargo, tan abundantes como en otros centros nerviosos. Así, mientras en el cerebro y cerebelo las células ganglionares se hallan muy próximos, particularmente en ciertas regiones (granos del cerebelo, pequeñas pirámides del cerebro, etc.), en la médula, los cuerpos de las neuronas se muestran separados por grandes espacios rellenos de fibrillas nerviosas, meduladas y ameduladas.

El máximo del apartamiento intercelular se observa en el asta anterior y substancia gris intermediaria; y el mínimo en la columna de Clarke y substancia de Rolando. Esta última región es sin disputa la más rica en neuronas.

Considerando la talla de las neuronas medulares, se echan de ver grandes contrastes: así, mientras los corpúsculos motores según es bien sabido, alcanzan en el hombre tallas de 60, 70 ó más micras, los elementos de la substancia de Rolando apenas pasan de 10, 12 ó 15  $\mu$ . Con tallas intermedias figuran los elementos del centro del asta posterior, los de la substancia gris central, en fin, la mayor parte de las llamadas células funiculares y comisurales. En general, las células de un mismo foco poseen estaturas semejantes; pero existen muchas excepciones. Por ejemplo, entre las células funiculares del cordón anterior ó lateral yacentes en la substancia gris central ó lateral, y hasta en el centro y base del

asta posterior se hallan, de vez en cuando, células tan voluminosas ó casi tan grandes como las motrices; lo que dicho sea de paso, excluye toda relación entre el volumen de la neurona y la significación funcional de ésta. En cambio, se confirma la ley anteriormente indicada, mediante la cual se relaciona la talla con el diámetro del axon y la riqueza en ramificaciones colaterales y terminales de éste. Obedeciendo esta ley, las voluminosas células motrices, se descomponen en la periferia en un número considerable de fibras nerviosas meduladas, terminadas en otros tantos corpúsculos musculares (esta disposición la hemos observado directamente en el embrión del pollo, donde nos hemos convencido, de que un tubo motor puede proveer de ramas á más de 40 fibras musculares); y los diminutos corpúsculos de la substancia de Rolando, emiten un axon fino casi exento de colaterales durante su trayecto vertical.

Salvas algunas excepciones, cabe afirmar que la estatura de las células medulares disminuye progresivamente de delante á atrás; y si bajo este aspecto quisiera establecerse un paralelo entre la médula espinal y la corteza cerebral, podría compararse la substancia de Rolando, es decir, lo más posterior de la médula, á la capa de las pequeñas pirámides, que es casi lo más superficial del cerebro, y el asta anterior y sus voluminosas neuronas, á la zona de las grandes pirámides.

La morfología de las células medulares es francamente multipolar, abundando el tipo estrellado de múltiples apéndices y el triangular con prolongaciones muy ramificadas. Esta morfología, que es perfectamente reconocible en los cortes finos coloreados con carmín ó hematoxilina, fue ya señalada por los neurólogos antiguos (B. Stilling, Stieda, Clarke, Deiters, M. Schultze, Gerlach, etc.). Las observaciones de Golgi, las nuestras, las de Kölliker, etc., han permitido afirmar que, cualquiera que sea la figura del soma (esferoidal, triangular, fusiforme, piriforme, etc.), la célula medular hállase siempre provista de varias prolongaciones dendríticas y de un axon ó expansión funcional. Hasta ahora no hemos logrado hallar en la médula células del tipo de los espongioblastos de la retina, es decir, exentas de cilindro-eje.

**Clasificación de las células medulares.** — Las tentativas de clasificación de los corpúsculos gangliónicos de la médula se han apoyado en distintos principios; el *fisiológico*, el *topográfico*, el *estructural* y el de las *conexiones*.

**Criterio fisiológico.** — Utilizado más ó menos explícitamente por Clarke, Deiters, Gerlach, Golgi, etc., permite establecer dos categorías de neuronas: las motrices ó del asta anterior, cuyos axones se continúan con las raíces motoras; las sensitivas ó del asta posterior, cuyos apéndices entrarían en relación, ya mediante redes nervioso-protoplásmicas (Gerlach), ya mediante un retículo nervioso (Golgi) con las raíces posteriores sensitivas. No hay por qué insistir en los errores anatómicos que implica esta

clasificación, hoy totalmente abandonada. El criterio fisiológico podría, sin embargo, utilizarse, apoyándolo sobre el nuevo concepto estructural de la médula, sobre todo si, como veremos más adelante, se le combina con el principio de las conexiones.

*Criterio topográfico.* — Los corpúsculos medulares pueden distribuirse según su topografía en dos ó más grandes agrupaciones (células del asta anterior y células del asta posterior), las cuales se dividirían en tantos géneros como territorios medianamente deslindados aparecen en la substancia gris. Waldeyer (1), Kaiser (2), Collins (3), Lenhossék y otros, han utilizado este criterio para la clasificación y exposición de las células medulares, siendo preciso reconocer que su adopción en la época en que se ignoraban todavía la verdadera morfología y conexiones de las neuronas medulares, resultaba, por menos expuesto á prejuicios fisiológicos y estructurales, más ventajoso que los demás principios de clasificación.

*Criterio estructural.* — Basándose en la consideración de la forma y abundancia de los depósitos cromáticos del protoplasma nervioso, Nissl (4) ha propuesto una clasificación general de las neuronas, aplicable á la médula espinal. Pero según dejamos consignado en la *Parte general*, la similitud de estructura no implica semejanza morfológica ni funcional. Por ejemplo, si juntamos en un grupo los elementos grandes provistos de numerosos y robustos grumos cromáticos, nos veríamos obligados á incluir en él, con las gruesas neuronas motrices, algunas de las voluminosas células funiculares ó de asociación de los cordones de la médula.

*Criterio del comportamiento del axon ó de las conexiones.* — A nuestro juicio, en el estado actual de la ciencia, y dado nuestro limitado conocimiento de la fina estructura celular, el único principio claro y decisivo de clasificación y merecedor por tanto de preferencia, es el *comportamiento del axon*.

Esta base, primeramente adoptada por nosotros, ha sido también aplicada por v. Gehuchten, Kölliker, Cl. Sala y Lenhossék; su principal ventaja estriba en inspirarse á la vez en consideraciones anatómicas y fisiológicas; porque desde el momento en que reunimos en un género los elementos cuyo axon tiene paradero y conexiones semejantes, prejuzgamos ya la categoría funcional de los mismos (sensitiva, motora, de asociación ó sensitiva de segundo orden, etc.), y anunciamos el dato intere-

(1) Waldeyer: Das Gorilla-Rückenmark, *Abhandl. d. Kai. Akad. de Wissenschaft. zu Berlin*, 1888, p. 91.

(2) Kaiser: Die Funktionen der Ganglienzellen des Halsmarkes. *Gekronte Preisschrift*, Haag. M. Nighoff, 1891.

(3) Collins: A contribution to the arrangement and functions of the cells of the cervical spinal cord, New-York, *Medical Journ.* 1894, n.º 13 á 27.

(4) Nissl: *Neurological Centralbl.* Jahrg. 1894.



sante de las conexiones ó relaciones establecidas entre los elementos de cada grupo y determinadas especies de células.

En armonía con las precedentes consideraciones, he aquí nuestra clasificación de las neuronas medulares :

1.º Células cuyo axon sale de la médula espinal (células motrices ó radiculares).

a) Grupo principal formado por aquellas células cuyos axones ingresan en la raíz anterior.

b) Grupo accesorio correspondiente á las neuronas cuyo axon se incorpora á la raíz posterior.

2.º Células cuyo axon nace y se termina dentro de la médula, continuándose con uno ó varios tubos longitudinales de la substancia blanca. Las variedades principales son :

a) Células comisurales anteriores cuyo cilindro-eje, después de pasar por delante del epéndimo, se continúa con un tubo del cordón anterior del lado opuesto (*células funiculares heteromeras* de v. Gehuchten).

b) Células cordonales ó *homofuniculares* (*células funiculares tautomeras* de van Gehuchten), es decir, aquellas cuyo axon se continúa con una fibra longitudinal de los cordones de su lado.

c) Células también homofuniculares, pero cuyo axon se divide, engendrando dos ó más tubos situados en cordones diversos ó en planos apartados de un mismo cordón.

d) Células cuyo axon se divide, originando dos ó más tubos nerviosos destinados á la substancia blanca de ambos lados. Estos dos grupos constituyen lo que nosotros habíamos llamado *corpúsculos de cilindro-eje complejo* (*células combinadas* de Lenhossék, *funiculares hecateromeras* de van Gehuchten).

3.º Células de cilindro-eje corto, es decir, elementos cuyo axon se ramifica y termina en el espesor de la substancia gris.

a) Células cuya ramificación nerviosa tiene lugar en las inmediaciones de la célula de origen y, por consiguiente, en el mismo lado.

b), Células de Golgi comisurales, ó sea aquellas cuya expansión funcional cruza la línea media, para terminar en la substancia gris del opuesto lado (Lenhossék).

4.º Células residentes fuera de la médula, pero cuyo axon penetra en ella, enlazándose con sus diversos elementos. Tales son los *corpúsculos sensitivos de los ganglios raquídeos*, los que si, por residir fuera del eje espinal, representan centros nerviosos especiales, por sus íntimas relaciones con la médula, merecen estimarse como dependencias de este foco nervioso.

CÉLULAS RADICULARES ANTERIORES Ó MOTORAS.— Estos corpúsculos, los más voluminosos de la médula, se caracterizan por morar en la porción más anterior del asta ventral, y sobre todo por emitir un axon robusto que emerge de la médula después de formar las raíces anteriores ó motrices.

Esta propiedad fundamental, adivinada más que observada por los histólogos antiguos (Deiters, Schültze, Gerlach), fue primeramente demostrada, á favor del método del cromato de plata, en la médula embrionaria, por Golgi y nosotros.

Como quiera que hemos tratado ya en la *Parte general* de la estructura de las células motoras, aquí expondremos solamente lo relativo á la distribución y morfología de las mismas.

**Distribución.** — En la mayor parte del eje medular, los citados corpúsculos se disponen en un solo islote no bien limitado y emplazado en el ángulo ó eminencia antero-externa del asta ventral (aves y mamíferos); pero en aquellas regiones en donde la substancia gris aumenta en espesor (desde la cuarta á la octava vértebra cervical y en el engrosamiento lumbar), las células motoras se ordenan, como ya reconocieron Gerlach (1), Beisso (2), Pick (3), Kaiser (4), etc., en dos grupos: *antero-interno*, situado no lejos de la línea media; y *antero-externo*, emplazado en la parte más lateral del asta anterior, en el eje y por fuera del origen de las raíces anteriores.

Algunos autores han creído hallar células motoras en distintas regiones de la substancia gris. Así, Gaskel las señala en la columna de Clarke, y Golgi (5) las supone esparcidas por toda la substancia de ambas astas; pero nuestras observaciones realizadas en los embriones de ave y de mamífero y confirmadas por Kölliker, Cl. Sala, Lenhossék, etc., prueban de manera inconcusa que los corpúsculos motores residen solamente en la porción más anterior del asta ventral. En este territorio no forman una pléyade homogénea, sino que se hallan entremezclados constantemente con algunos corpúsculos funiculares y comisurales (véase más adelante). En el adulto, la pléyade motriz forma una columna continua, ó al menos mal segmentada longitudinalmente; mas en la época fetal, según han reconocido Schiefferdecker (6), Schwalbe (7) y Waldeyer (8), aquélla aparece dispuesta en núcleos sucesivos metaméricos, á la manera de los focos motores de los nervios bulbares y protuberanciales.

**Apéndices dendríticos.** — El estudio de la morfología de las células motrices, sólo puede hacerse con el método de Golgi, aplicándolo á los

(1) *Gerlach*: Von dem Rückenmark, *Strickers Handbuch*. Bd. II.

(2) *Beisso*: Del midollo spinale. Genova 1876.

(3) *Pick u. Kahler*: *Arch. f. Psychiatr.* Bd. X, 1880.

(4) *Kaiser*: Die Funktionen der Ganglienzellen des Halsmarkes. *Gekronte Preisschrift*. Haag. *chart. Nyhoff*. 1891.

(5) *Golgi*: Artículo Nervensystem, en *Merkel Bonnet's Ergebnissen der Anat. u. Entwicklungsgesichte*. Bd. 1, 1892.

(6) *Schiefferdecker*: Beiträge zur Kenntnis der Faserverlaufs im Rückenmarke *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 10, 1874.

(7) *Schwalbe*: Lehrbuch der Neurologie. Erlangen, 1881.

(8) *Waldeyer*: *Loc. cit.*

embriones de ave ó de mamífero. Los mejores resultados se obtienen poco antes de la época de la medulización de las raíces anteriores. En los mamíferos recién nacidos y de algunos días (rata, perro, gato, conejo), la coloración es también excelente, exceptuando el axon, que por hallarse ya medulado, no suele fijar el cromato argéntico. En cambio, al azul de metileno (método de Ehrlich), no colorea jamás los corpúsculos motores (1).

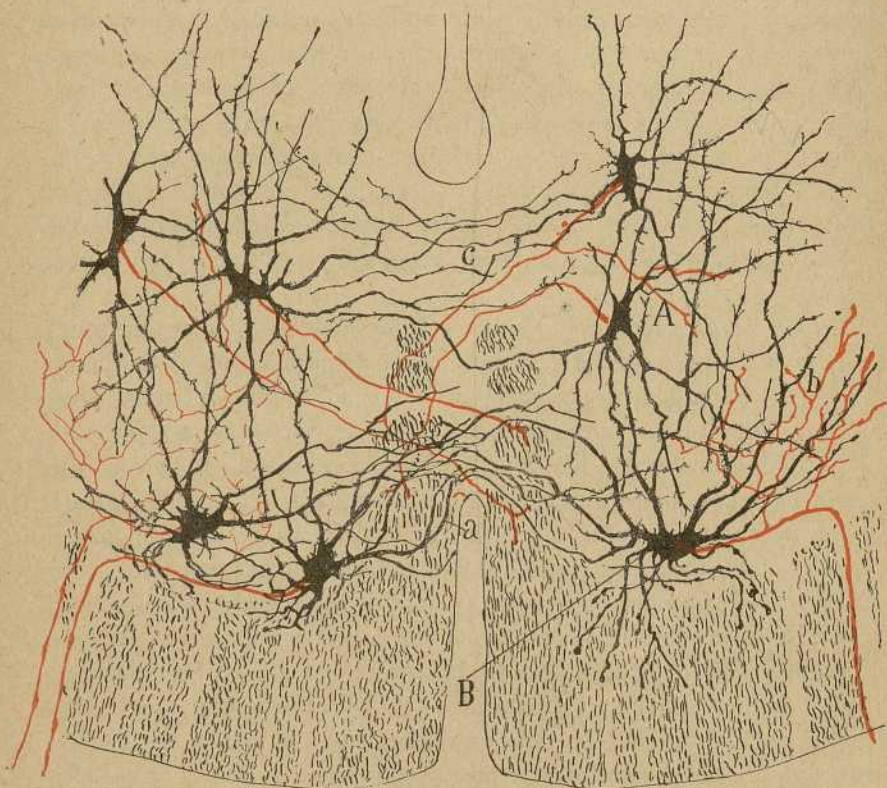


Fig. 98. — Células radicales y comisurales de la médula dorsal del feto de gato. A, célula comisural ; B, célula motriz del foco interno ; a, expansiones dendritas comisurales ; b, expansiones posteriores ; c, comisura de dendritas emanadas de células funiculares.

Las buenas preparaciones de Golgi, permiten reconocer las neuronas motrices por estos tres rasgos : talla considerable, alargamiento transversal ó antero-posterior (según la situación) del soma, y presentación de numerosas, robustas y larguísimas expansiones dendríticas. Por su dirección

(1) Nuestras reiteradas tentativas de coloración de estas células en el gato adulto, conejo y palomo á favor del método de Ehrlich (inyección del azul en los vasos) ó el de Dogiel (lubricación directa con la solución del azul de metileno), sólo nos han permitido colorear bien los axones de dichos elementos.

y destino, tales expansiones pueden distinguirse en *internas ó comisurales, anteriores, externas ó limitantes, posteriores y verticales.*

*Ramas internas y comisura protoplásmica.* — En el segundo de nuestros trabajos sobre la estructura de la médula espinal (1), llamamos la atención de los sabios, acerca de la existencia en los mamíferos de una verdadera comisura de apéndices protoplásmicos, tendida horizontalmente en el plano de la *comisura blanca* y en los tabiques separatorios de los haces longitudinales de la porción profunda del cordón anterior. Dicha comisura, también demostrada por nosotros en los reptiles y aves, ha sido confirmada posteriormente por v. Gehuchten en los mamíferos, por Cl. Sala en los batracios, por Lenhossék y Retzius en distintos vertebrados. Según v. Lenhossék, dicha comisura faltaría en los fetos humanos, cosa que juzgamos inverosímil, porque precisamente dicha disposición alcanza en los mamíferos el *summum* de su desarrollo; además, v. Gehuchten la ha señalado recientemente en fetos humanos.

La mencionada comisura se halla en toda la extensión de la médula, y hasta en el bulbo raquídeo, y no resulta del cruce de todas las dendritas internas de los corpúsculos motores, sino exclusivamente de las nacidas en neuronas próximas á la línea media (fig. 99, B). Para ello, tales dendritas, robustas en su trayecto inicial, comienzan por dicotomizarse en plena substancia gris, y las ramas resultantes, llegadas á los intersticios de la substancia blanca inmediata ó al plano mismo de la comisura blanca, se descomponen en haccillos ó pinceles que se diseminan en la substancia gris interna del asta anterior del otro lado. Al nivel de la línea media, los haces de dendritas entrecruzados, engendran plexos tupidos de aspecto granuloso. En general, la comisura protoplásmica está situada delante de la nerviosa; pero también puede ocurrir (lo que nos parece ser regla en las aves) que ambas clases de apéndices se entremezclen, engendrando una decusación mixta. De la importancia funcional de la comisura protoplásmica, hablaremos más adelante.

Además de los apéndices dendríticos de células motrices, la comisura protoplásmica anterior contiene, como veremos más adelante, expansiones protoplásmicas de células comisurales. Por lo general, tales fibras se hallan emplazadas detrás de las dendritas motrices (fig. 99, F. y 98, c).

*Expansiones anteriores.* — Asimismo muy numerosas, penetran entre los haccillos de la substancia blanca, donde se arborizan en penachos granulados terminados en punta. A menudo se advierte que cada uno de estos penachos resulta de la asociación de muchas ramitas protoplásmicas procedentes de células radiculares diversas, situadas ya en plano transversal ya en plano longitudinal distinto. De la reunión de las expansiones anteriores de muchos pisos de células radiculares, fórmanse tabiques

(1) *Cajal*: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos, 1890.

prismáticos protoplásmicos, tendidos longitudinalmente en la substancia blanca, y terminados hacia adelante en aristas agudas.

En los mamíferos recién nacidos y fetos de término, estas expansiones no alcanzan, contra el parecer de Gehuchten, la superficie medular, sino que se terminan en la mitad profunda de la substancia blanca, precisamente en los parajes por donde penetran en la gris numerosas colaterales. Todavía se extienden menos en los mamíferos adultos, en los cuales (hombre, perro, conejo), sólo hemos podido seguir las expansiones protoplásmicas antero-externas en una cortísima extensión de los tabiques neuróglícos

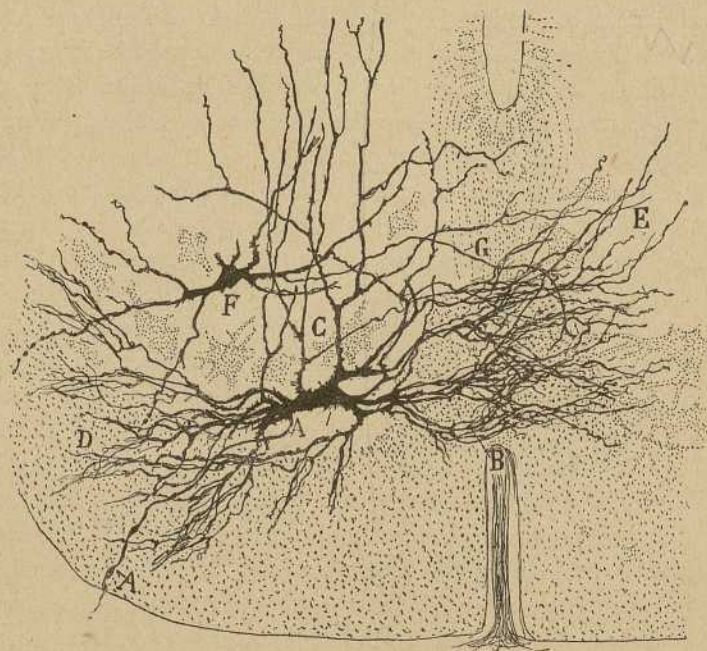


Fig. 99.—Dos células del asta anterior del perro recién nacido. — A, célula motriz con el nacimiento del cilindro-eje; B, expansiones protoplásmicas internas que pasan por la línea media; C, expansiones posteriores; D, expansiones antero-externas dispuestas en penachos cónicos que penetran en la substancia blanca; F, célula comisural cuyo cilindro-eje G se bifurca en el cordón del otro lado.

(menos de la quinta ó sexta parte del espesor total del cordón anterolateral); comprobándose también que muchas células motrices no remiten expansión ninguna al espesor de la substancia blanca.

Las expansiones antero-externas, alcanzan enorme extensión en los reptiles, en cuya periferia medular existe, según demostré primeramente, un plexo protoplásmico submeníngeo que circunda el cordón anterolateral. Disposición semejante, ha sido también señalada en los batracios por Lawdowsky y Cl. Sala y en los peces por Retzius y v. Lenhossék.

En resumen: los tabiques ó haces protoplásmicos de la substancia blanca del cordón antero-lateral, visibles en los embriones de ave y mamífero, representan disposiciones embrionarias, reproducciones de estados filogénicos atrasados, los cuales se atenúan mucho en la médula adulta de las aves y desaparecen casi del todo en la del hombre y mamíferos. Por lo demás, la existencia de tales dendritas en la substancia blanca de los mamíferos, no suscita, como parece temer Kölliker, ninguna dificultad á la doctrina de la conductibilidad de las expansiones protoplásmicas, porque, según demostramos nosotros (y han confirmado Cl. Sala, v. Gehuchten y hasta el mismo Kölliker), las colaterales de los tubos longi-

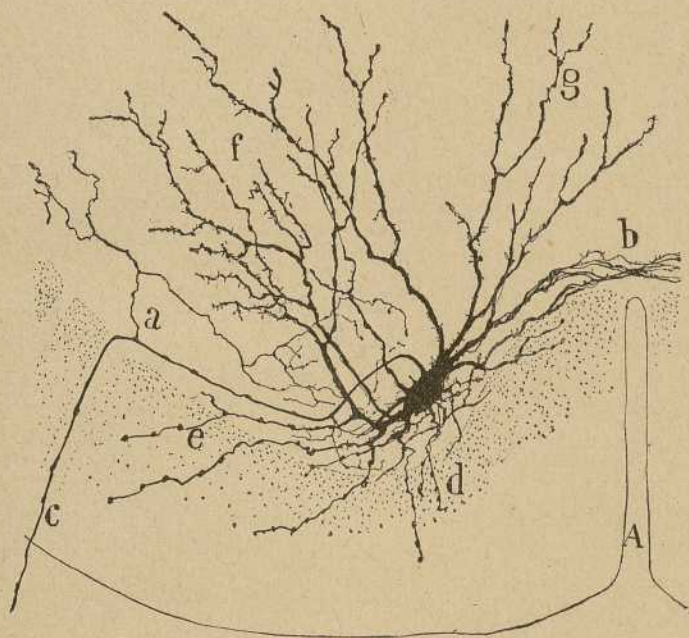


Fig. 100. — Célula motriz de la médula espinal. Feto de gato.—c, axon; a, colaterales de éste; b, f, g, expansiones dendríticas.

tudinales de los cordones, comienzan á ramificarse ya en los mencionados tabiques de dendritas, y no es improbable que algunas de estas ramitas carezcan de mielina y se pongan en contacto con los referidos apéndices. Añadamos todavía la existencia de colaterales especiales ramificadas en la comisura protoplásmica de los mamíferos (fig. 91) y la de colaterales periféricas destinadas, en los reptiles y batracios, á entrar en contacto con los plexos protoplásmicos perimedulares.

*Prolongaciones posteriores.*—Suelen ser las más largas y robustas, proceden, en número de dos ó más, del contorno posterior de la célula ó de

alguna de las expansiones internas ó externas, dirígense inmediatamente hacia atrás, dicotomizándose varias veces y diseminando sus ramificaciones en casi toda la extensión del asta anterior. En algunos casos, las hemos visto llegar hasta la substancia gris intermediaria.

En ocasiones, un grupo de estas prolongaciones, en el cual colaboran muchas células motoras, sigue el límite del cordón lateral (*haz protoplásmico tangencial*), hasta cerca del haz del asta posterior (porción limitante del cordón lateral) y enviando sus últimas ramillas á la porción más extensa y posterior.

El haz ó haces limitantes protoplásmicos afectan gran robustez en los reptiles y batracios, en los cuales dichas dendritas, después de un curso antero-posterior más ó menos extenso, se doblan hacia afuera para llegar á través del cordón lateral al plexo protoplásmico perimedular (Cajal, Lawdowski, Cl. Sala).

*Apéndices verticales.* — En los mamíferos (perro, gato, ratón), hemos visto muchas veces en los cortes longitudinales de los focos motores, apéndices verticales descendentes y ascendentes que se ramifican repetidas veces, penetrando en los núcleos vecinos. Tales prolongaciones son á veces tan abundantes, que llegan á borrar completamente las fronteras transversales separatorias de las pléyades celulares.

Añadamos para terminar con la arborización protoplásmica de los corpúsculos motores, que tanto el soma como los apéndices de éstos, se hallan á menudo guarnecidos de apéndices cortos, que prestan al contorno celular aspecto vellosos. Estas vellosidades suelen ser más largas y groseras que las espinas ofrecidas por otras células nerviosas.

¿Qué significación fisiológica atribuiremos á tanta diversidad de apéndices protoplásmicos de las neuronas motrices? Ya hemos dicho al tratar de la *morfología celular*, que la excepcional riqueza en dendritas de una neurona, sugiere desde luego la idea de la multiplicidad de las conexiones. Y si, como ocurre en este caso particular, cada grupo de dendritas se distribuye por un territorio especial de la substancia gris ó blanca, adquiere cuerpo la conjetura de que tal diversidad topográfica obedece al propósito de proporcionar segmentos especiales del aparato protoplásmico ó de recepción á cada especie de colaterales circulantes por el asta anterior. Desde este punto de vista, todas las variantes morfológicas que la neurona motriz nos muestra en la serie de los vertebrados, pueden explicarse por el distinto desarrollo de determinadas colaterales, y sobre todo por la dislocación de éstas, algunas de las cuales, como ocurre en los batracios y reptiles, y acaso también en los peces, se distribuyen en la superficie del cordón lateral, lo que motivó la formación del plexo protoplásmico perimedular.

La ignorancia en que estamos del verdadero paraje del aparato protoplásmico con que cada colateral sensitiva de primero ó de segundo orden

entra en contacto, nos impide imaginar un esquema dinámico exacto de la neurona motriz. Sólo, pues, á título de hipótesis más ó menos verosímil, damos el siguiente plan de las conexiones de la citada neurona.

*Impulso motor voluntario.* — Se ignora el punto de arribo del estímulo motor cerebral; pero, según dejamos establecido anteriormente, es muy verosímil que éste entre en la neurona motriz por las prolongaciones protoplásmicas posteriores y postero-externas.

*Impulso sensitivo directo ó homolateral.* — Recíbelo la neurona motriz muy principalmente por el soma, en torno del cual se disponen en plexos tupidos las colaterales reflejo-motrices.

*Impulso sensitivo indirecto ó por vías sensitivas de segundo orden.* — Es acogido principalmente por las expansiones dendríticas internas, anteriores y externas, sobre las cuales se ramifican de preferencia las colaterales del cordón antero-lateral. Sin embargo, creemos que interviene también el soma, pues en las impregnaciones completas de las colaterales del cordón anterior, se notan á veces arborizaciones pericelulares.

*Impulsos cruzados sensitivos directos ó indirectos.* — Llegan á la célula por dos caminos: ó por los apéndices de la comisura protoplásmica, merced á la cual las dendritas de un lado se ponen en contacto con las colaterales distribuídas por el asta anterior del otro; ó por las colaterales cruzadas de la comisura anterior, por cuya virtud las corrientes del lado izquierdo, por ejemplo, se propagarían al soma y apéndices internos del derecho.

**RAÍCES ANTERIORES.** — Los cilindro-ejes de las células motrices, ingresan en la raíz anterior, como ya reconocieron (adivinando más que demostrando) Deiters, Gerlach, Meinert, Schultze, Ranvier, etc.; después dichos axones se continúan con los nervios musculares.

La emergencia del axon, tiene lugar, en ocasiones, al nivel de una eminencia cónica situada en la parte anterior del soma; es también común su salida de una gruesa rama protoplásmica anterior, externa ó interna. En algún caso, el axon brota detrás del soma, trazando un arco para dirigirse después hacia adelante. En general, la dirección del trayecto inicial del axon depende de la situación de la neurona motriz y de la del haz radicular, al cual debe incorporarse. Por esta razón, los corpúsculos más internos dirigen el axon primeramente hacia afuera, bordeando la substancia blanca, para doblarse al nivel de los primeros surcos radiculares; mientras que el de las neuronas pertenecientes al grupo externo marcha primeramente hacia adentro. Estos axones, llegados de distintos parajes del asta anterior, convergen en dos, tres ó cuatro hacecillos antero-posteriores, que cruzan por radios distintos al espesor del cordón antero-lateral y se reúnen en la raíz anterior propiamente dicha. Durante su cruce por la substancia blanca, dichos



axones marchan en línea recta; tal es al menos lo observado en la mayor parte de los cortes coloreados por el carmín ó hematoxilina. Por lo cual, consideramos como disposiciones accidentales y acaso como resultado de alteraciones, los apelotonamientos espiroideos, señalados por Simarro (preparados teñidos en hematoxilina) (1) y Paladino (2) (procedimiento de coloración en cloruro de paladio y ioduro potásico) (3). Es

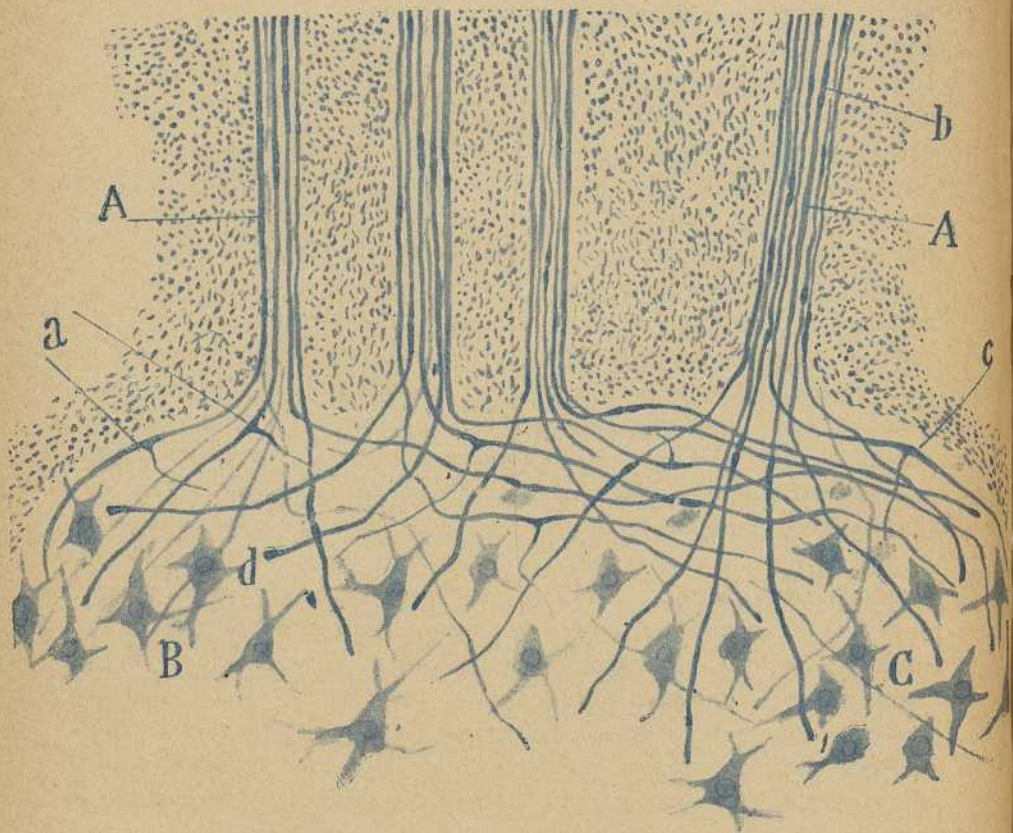


Fig. 101. — Focos motores de la región cervical (engrosamiento) de la médula del gato casi adulto. Coloración por el azul de metileno (método de Ehrlich). — A, haces de axones radiculares; B, foco motor interno; C, foco motor externo; a, nacimiento de una coloración motriz; b, estrangulaciones del axon radicular; c, otra colateral nacida de una estrangulación; d, origen de un axon.

(1) *Simarro*: Ignoramos si este autor ha publicado esta particularidad; pero de todos modos, debemos hacer constar que ya en el año 1887 nos mostró varias preparaciones teñidas con hematoxilina que la presentaban claramente.

(2) *Paladino*: Contrib. à la connaissance plus exacte des éléments qui composent les centres nerveux, & *Arch. ital. de Biol.*, 1892, vol. XVII, fasc. 1.

(3) También Valenza ha descrito recientemente una disposición apelotonada y espiroidea en muchas fibras meduladas del embrión humano, coloreadas por Weigert-Pal. Creemos con Valenza, que estos trayectos espiroides obedecen à causas

muy posible que este fenómeno provenga de la retracción longitudinal del axon, dentro de la vaina de Mautner, por virtud de la acción de los fijadores y á consecuencia de hallarse rota y libre, por sección de las raíces, la porción emergente del axon motor.

Durante su trayecto intrafunicular, los axones motores están provistos de una vaina medular, como acreditan las preparaciones de Weigert-Pal, en las cuales se observa también que dicho forro se halla interrumpido por estrangulaciones. Estas se notan muy bien en los preparados de Ehrlich (fig. 101, *b*), presentándose en lo referente al axon, unas veces como engrosamientos bicónicos intensamente teñidos de azul, otras como espacios claros limitados por porciones del axon enérgicamente coloreadas. En el gato, donde hemos logrado las mejores preparaciones del azul de metileno, el número de estrangulaciones nos ha parecido de dos á tres en cada axon. El punto en que comienza el forro medular, márcase á menudo también por un incremento de color.

Cada manojito de las raíces resulta de la convergencia de axones pertenecientes á células motoras de muy diversa situación, observándose á menudo, al nivel del engrosamiento cervical y lumbar, que tales haces no se forman siempre de los cilindros-ejes de las células más próximas: en realidad, en cada hacecillo penetran, tanto los axones del foco motor interno como los del externo, dominando solamente los brotados del núcleo más próximo (figs. 101 y 102).

**Colaterales iniciales del axon motor.**—A Golgi debemos el descubrimiento, en el trayecto inicial del axon por la substancia gris ó puntos próximos de la blanca, de ciertas colaterales, que supuso ramificadas en el asta anterior, donde se enlazarían con la red nerviosa general de la substancia gris (1).

Las colaterales motrices fueron primeramente confirmadas por nosotros (2) en la médula embrionaria de las aves, donde aparecen con cierta rareza; y más adelante observáronlas también Kölliker (3), V. Gehuchten (4), Cl. Sala (5) y Lenhossék (6). Este último sabio ha llamado la mecánicas (crecimiento excesivo del axon dentro de la vaina envolvente), desapareciendo en cuanto termina la evolución (Sur une disposition particulière en peloton des tubes nerveux dans la moelle de l'embryon humain. *Comp. rend. des seances de la Société de Biologie*, 27 Mars, 1897.

(1) *C. Golgi*: Recherches sur l'histologie des centres nerveux, *Arch. ital. de Biol.*, vol. III y IV, 1883.

(2) *Cajal*: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona, 1890.

(3) *Kölliker*: Zur feineren Anatomie des centralen Nerven-systems.—Das Rückenmark. *Zeitschr. f. Wissensch. Zool.* Bd. 51, 1890.

(4) *Van Gehuchten*: La structure des centres nerveux. La moelle épinière. *La cellule*, tomo VI, 1891.

(5) *Cl. Sala*: Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona, 1892.

(6) *Lenhossék*: Der feinere Bau des Nervensystems, &. 2, Aufl., 1895, p. 256.

atención sobre la abundancia de las citadas colaterales en la médula embrionaria del conejo, en donde á menudo brotarían en ángulo obtuso y en plena substancia blanca, recurriendo después hasta la gris, en cuyo límite anterior extenderían sus ramificaciones terminales. En sentir de este sabio, las colaterales motrices faltarían por completo en los reptiles, batracios y peces, pero representarían una disposición constante de la médula del hombre y mamíferos. Sin embargo, después de aceptar que tales colaterales son mucho más abundantes en los mamíferos que en los demás vertebrados, es preciso reconocer que existen también, de vez en

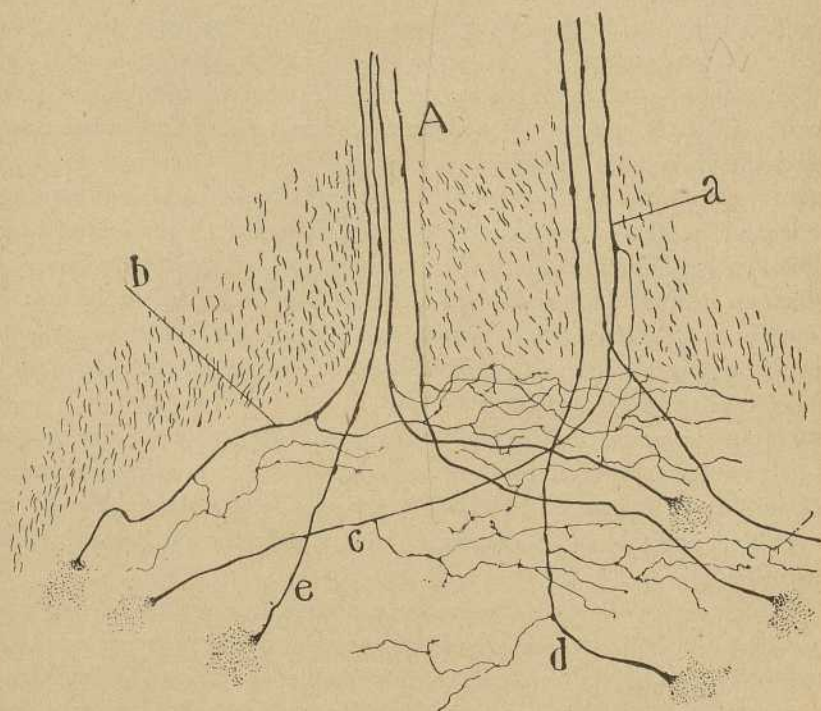


Fig. 102. — Algunas radicales motrices de la médula cervical del feto de gato. Método de Colgi. — A, foco motor externo del engrosamiento cervical; a, axon con una colateral recurrente; b, otro cuya colateral brotaba en plena substancia gris; c, d, e, colaterales más posteriores aún.

cuando, en las aves, reptiles y batracios; y podría muy bien suceder que en los reptiles, batracios y peces, semejantes colaterales tengan por zona de distribución, no la substancia gris del asta anterior, sino el plexo protoplásmico perimedular. Una observación mía en los reptiles y otra de Cl. Sala en los batracios, hablan en favor de esta conjetura.

En la fig. 102 reproducimos algunas colaterales motrices tomadas de la médula del feto de gato. Se comprueba, en efecto, que algunas colaterales emergen en plena substancia blanca (fig. 102, a) para marchar hacia

atrás y ramificarse en la gris; pero se encuentran más á menudo otras disposiciones. La mayor parte de dichas colaterales procede del trayecto horizontal trazado en el confin del asta anterior por las radicales llegadas de los grupos interno y externo. Si la célula motriz es bastante posterior, tales ramas brotan en el trozo del axon comprendido dentro de la substancia gris. La recurrencia, pues, falta siempre que entre la substancia blanca y el origen del axon media un trayecto algo considerable: cuando la célula es fronteriza del manojito radicular, al cual debe incorporarse el axon, la colateral emana forzosamente de la substancia blanca, sopena de quedar violada la ley que rige la emergencia de las colaterales: es sabido, en efecto, que ninguna colateral brota á menos de dos ó tres centésimas del origen del axon.

Así y todo la emergencia de las colaterales en plena substancia blanca, nos parece constituir una disposición embrionaria destinada á desaparecer en la época adulta. Fundamos este aserto en estos dos hechos: 1.º, cuanto más tardío es un embrión, menos dislocada aparece la posición de las colaterales motrices; 2.º, en los preparados de las raíces anteriores teñidas por el método de Ehrlich, las colaterales observables no pasan nunca en su punto de emergencia del arranque de los haces radicales. Como se ve en la fig. 101, *a, c*, la mayor parte de las colaterales proceden del trayecto horizontal de los axones, y sólo unas pocas nacen de la porción anterior de la substancia gris. En esta figura se nota también que el axon posee un ensanchamiento triangular, fuertemente coloreable, al nivel de la emergencia de la colateral. Desgraciadamente, en tales preparados no puede perseguirse, por falta de coloración, la arborización terminal de las citadas fibras, las cuales carecen probablemente de vaina medular.

El número de colaterales motrices es de uno, dos, rarísima vez tres por axon. La existencia de dos y tres colaterales, se reconoce especialmente en los largos axones de las células más posteriores y más apartadas, por tanto, de los haces radicales. La primera colateral suele ramificarse por las células vecinas á la neurona originaria; la segunda y tercera por las pléyades más apartadas. En esto, sin embargo, existen muchas variantes que imposibilitan la adopción de una fórmula única.

La ramificación terminal es varicosa, y sus ramitas corren, en su mayor parte, en sentido transversal, ya hacia adentro, ya hacia afuera; pero constantemente se extienden por toda el área motriz, entrando probablemente en contacto con el soma y expansiones protoplásmicas anteriores internas y externas. Esta distribución focal difusa se aprecia también, con entera evidencia, en el núcleo de origen del espinal cervical.

Añadamos, en fin, que muchos axones motores carecen absolutamente de colaterales, lo que se comprueba tanto en las preparaciones de Golgi como en las de Ehrlich, á condición de impregnar un número de fibras

suficiente para evitar el error de tomar por disposiciones preexistentes los efectos de coloraciones incompletas.

El oficio de las colaterales motrices ha suscitado muy encontrados pareceres. Golgi creía que, merced á las anastomosis de dichas fibras con las arborizaciones de las raíces sensitivas, se establecía la vía refleja sensitivo-motora. No hay para qué insistir sobre esta hipótesis ya refutada en la *Parte general* de esta obra, y contra la cual hablan además la rareza de las referidas colaterales en muchos vertebrados, y su falta en algunos nervios craneales (motor ocular común, patético, facial é hipogloso).

Impresionado Lenhossék con el doble hecho del trayecto recurrente y de la distribución exclusiva de las colaterales motrices en el limbo anterior del foco motor (punto en el cual, según este sabio, se terminarían también las colaterales sensitivo-motoras), ha imaginado una hipótesis que implica en el fondo una verdadera concesión á la doctrina de Golgi de las transmisiones internerviosas. Para Lenhossék, las consabidas colaterales tendrían por destino recibir el impulso sensitivo aportado directamente por las colaterales largas ó sensitivo-motrices, el cual pasaría después al soma y axon. Y generalizando esta doctrina, vendría á resultar que el aparato colector de corriente estaría en cada neurona representado por tres partes: el soma, los apéndices dendríticos y las colaterales nerviosas iniciales. En éstas la corriente sería celulípeta, al revés de lo ocurrido en el axon y arborización nerviosa terminal, en donde se mantendría el sentido celulífugo. Y no ha faltado quien, exagerando esta doctrina, ha supuesto que el soma y apéndices dendríticos no desempeñan papel alguno en la transmisión (Schäffer) (1).

Esta concepción de Lenhossék, sugerida seguramente por el esquema morfológico y funcional de las neuronas de los invertebrados, nos parece poco verosímil, no sólo por descansar en hechos que pueden recibir otras interpretaciones, sino por complicar inútilmente el mecanismo de conducción en las neuronas.

Contra ella abogan los siguientes hechos: 1.º, las colaterales iniciales y terminales del axon poseen la misma morfología y modo de distribución, no pareciéndose en nada á los apéndices dendríticos (carecen de espinas, se ramifican en ángulo recto, etc.); 2.º, dichas colaterales iniciales faltan por completo en los focos motores del hipogloso, facial, motor ocular externo, patético, motor ocular común, es decir, precisamente en los nervios que rigen los movimientos más rápidos, precisos y reflejos; 3.º, faltan además en muchas fibras motoras de la médula espinal, y como reconoce el mismo Lenhossék, disminuyen en número ó se ausentan por completo en las radículas motrices de los vertebrados inferiores, cuando, si la comparación que este sabio establece entre dichas colaterales y las ramitas iniciales de la expansión principal de las neuronas de los invertebrados es cierta, debiera ocurrir todo lo contrario; 4.º, en los batracios y probablemente también en los reptiles, las referidas colaterales motri-

(1) Las ideas de Schäffer, publicadas en su folleto (*Zur feineren Structur der Hirnrinde, etc., Archif. f. mikr. Anat., Bd. 28, 1897*), no tienen en cuenta ninguno de los hechos de conexión pericelular ó peridendrítica, descubiertos en estos últimos años. No vale, pues, la pena de entretenerse en refutar un dictámen tan caprichoso. Véase nuestro trabajo: Algo sobre la significación fisiológica de la neuroglia. *Rev. trim. micr., 1897, fasc. 1, pág. 38.*

ces van, por lo menos en parte, al plexo perimedular, á donde no llegan las fibras sensitivo-motoras; 5.º, en fin, el hecho alegado por Lenhossék de la distribución exclusiva, en el limbo anterior del foco motor, de ambas especies de colaterales, las sensitivo-motoras y las motrices, hemos visto ya que es inexacto, y el dictamen de este sabio se explica, ó por haber estudiado las consabidas colaterales en fases harto tempranas, ó por haber obtenido impregnaciones incompletas.

*La hipótesis más verosímil.* — El caso de las colaterales motrices no es único en el sistema nervioso; hallámoslo reproducido en todos los centros (cerebro, cerebelo, bulbo olfatorio, etc.), pues en todos ellos se encuentran células cuyo axon, al cruzar la substancia gris, remite á ésta numerosas colaterales. Pero estas colaterales iniciales, en lugar de establecer contacto con arborizaciones sensitivas ó sensoriales, entran en relación con el soma y apéndices dendríticos de otros elementos á los cuales llevan, sin duda, una parte de la corriente recogida por la célula de origen. Sin perjuicio de ocuparnos detenidamente de este punto cuando estudiemos el cerebelo, la fascia dentata y el bulbo olfatorio, hagamos notar aquí que las colaterales iniciales de las células de Purkinje se ponen en contacto con los tallos dendríticos de otras células de la misma especie; que las colaterales de igual categoría de los granos de la *fascia dentata* parecen entrar en relación con las células de la zona plexiforme subyacente á los granos; que, por último, las colaterales robustísimas de los axones del foco masticador superior del trigémino contraen íntimas conexiones con el cuerpo y ramas de las células del núcleo motor principal ó masticador inferior, etc.

En resumen, y mientras no se pruebe que las colaterales iniciales del axon se ponen en conexión especial con fibras aferentes sensitivas ó sensoriales, debemos inclinarnos á admitir que aquellas tienen por misión llevar á otros elementos del mismo foco ó de focos inmediatos una parte de la impulsión recibida por el soma y las dendritas. Y en el caso de las colaterales motrices de la médula, su oficio podía ser diseminar el estímulo sensitivo ó motor voluntario por algunos elementos congéneres del foco motor, asegurando de esta manera el concurso funcional de muchas células, y por consiguiente, la difusión y acaso el incremento de energía de la descarga motriz. Una doctrina semejante es defendida por van Gehuchten.

Algunos autores, tales como Hoche (1) y Brautigam (2), señalan la existencia, bien en el espesor de los haccillos radiculares, bien en el contorno exterior del cordón anterior, precisamente cerca de la emergencia de las raíces, de células nerviosas robustas de significación dudosa. En nuestras preparaciones no hemos logrado ver nunca tales células. Tampoco se nos han mostrado las de naturaleza sensitiva halladas por Schaffer y Tanzi (3) en el espesor de las raíces anteriores, fuera de la médula espinal. Las únicas células superficiales observadas por nosotros, yacen en la periferia del cordón lateral de la médula de las aves; pero ta-

(1) A. Hoche: Beitrag zur Kenntniss des anatomischen Verhalten des menschlichen Rückenmarkswurzel &, *Habilitationschrift*. Heidelberg, 1891.

(2) Brautigam: Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. *Ant. Anz.* Bd. V. 1890.

(3) Tanzi: *Rivista sperimentale di Freniatria*, 1893.

les elementos (1) confirmados por Lenhossék (2), nos parecen diferentes de los descritos por Hoche. De ellos trataremos más adelante.

**RADICULARES MOTRICES DE LA RAÍZ POSTERIOR.**—Cuando se corta la raíz posterior entre el ganglio y la médula espinal, la inmensa mayoría de las fibras del cabo central degenera; sin embargo, como ha demostrado Joseph (3), algunos tubos conservan su vaina medular, lo que sugiere la idea de que su centro trófico ó sus células de origen, no reside en los ganglios sensitivos, sino en la médula espinal. En apoyo de esta conjetura, hablan también: la observación de Freud (4), quien creyó ver en los ganglios raquídeos de la *myxina glutinosa*, ciertos tubos nerviosos de paso, no comunicantes con las células sensitivas, y las experiencias fisiológicas más recientes de Steinach, quien ha provocado movimientos del intestino de la rana, excitando dichas raíces cerca de la médula.

Con todo, el descubrimiento de las células motoras de las raíces posteriores, no fue efectivo hasta los trabajos emprendidos sobre el tema por nosotros y Lenhossék.

En nuestra primera Monografía (5) sobre la médula y raíces posteriores, decíamos: «Algunas veces hemos encontrado en médulas muy embrionarias (pollo del quinto día de incubación), fibras radiculares gruesas que se prolongaban hasta las células del asta anterior sin presentar la disposición bifurcada y arborizada de las otras radiculares sensitivas». Y en una carta (6) que sobre las mencionadas fibras habíamos dirigido á Lenhossék, y éste cita en su primer trabajo sobre el argumento, añadíamos, «que probablemente representan radiculares motrices posteriores nacidas del asta antero-lateral».

Sin embargo, por entonces, no habíamos logrado impregnar todavía la célula de origen, y la cuestión estaba dudosa. Lenhossék (7), tuvo primeramente esta fortuna; luego conseguimos nosotros también colorear di-

(1) *Cajal*: Nuevo concepto de la Histología de los centros nerviosos (traducción de L. Azoulay. París, 1894.

Los plexos nerviosos del intestino y pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático. Madrid, 1893.

(2) *Lenhossék*: Ueber oberflächliche Nervenzellen im Rückenmarke des Hühnchen, *Beitrag zur Histol. d. Nervensystem. d. Sinnesorgane*. 1894, pág. 81.

(3) *Joseph*: Zur Physiologie der Spinalganglien. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1887. *Physiol. Abtheil.*

(4) *Freud*: Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. *Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wissensch.* Bd. 78, Abth. 3, 1878.

(5) *Cajal*: Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. *Anat. Anzeiger.*, 1890. Bd. V, n.º 3 y 4.

(6) La carta dirigida á Lenhossék iba acompañada de algunas preparaciones, en una de las cuales veíase con entera claridad una fibra radicular posterior gruesa que cruzaba enteramente el ganglio raquídeo inmediato, sin bifurcarse en el cordón posterior ni entlazarse con elementos sensitivos.

(7) *Lenhossék*: Ueber Nervenfasern in des hinteren Wurzel welche aus dem Vorderhorn entspringen. *Anat. Anzeiger.*, Bd. V, 1890, n.º 13 y 14.

chos elementos en los embriones de pollo y publicamos un dibujo terminante sobre los mismos (1). Finalmente, v. Gehuchten y Martin (2), Kölliker y Retzius (3), confirmaron plenamente dicho descubrimiento, añadiendo algunos detalles.

Las referidas células son voluminosas, de forma estrellada, y por todos sus caracteres recuerdan los elementos motores del asta anterior. Residen en la porción externa y posterior del grupo motor, á veces también, como dibuja v. Gehuchten, cerca de la línea media. Sus expansiones dendríticas son gruesas, largas y ramificadas, marchando en todas direcciones, preferentemente hacia atrás y hacia adelante; algunas de las emanadas de los elementos más internos, se incorporarían, según afirma v. Gehuchten, á la comisura protoplásmica.

El axon marcha directamente hacia atrás, paralelamente á la substancia blanca del cordón lateral, dóblase al abordar el límite lateral de la substancia de Rolando, é ingresa en la raíz posterior, cruzando después el ganglio para incorporarse en definitiva á los pares raquídeos. Durante su tránsito por la substancia gris, no es posible comprobar la existencia de colaterales; sin embargo, importa notar que en la época durante la cual dichos axones carecen de mielina y se impregnan bien con el cromato argéntico, las colaterales de la substancia blanca son escasas y no se han formado aún en las fibras motoras ordinarias.

En embriones más adelantados, la impregnación de esta fibra es difícil, y no ha lugar, por tanto, á resolver la cuestión. Con todo, en un embrión del undécimo día, donde hemos tenido la fortuna de sorprender uno de los referidos axones motores posteriores, véase ya iniciada una colateral al parecer dirigida á la porción más posterior del foco motor. Mediante tales colaterales, dichos corpúsculos podrían entrar en contacto con los apéndices protoplásmicos posteriores de las demás radiculares, asociando por consecuencia á su actividad algunos otros elementos congéneres.

En nuestros primeros trabajos, nosotros atribuíamos significación motriz á los referidos elementos. Lenhossék y van Gehuchten se inclinan también actualmente á este dictamen.

Carecemos, sin embargo, de datos positivos que nos autoricen á suponer una terminación directa en los músculos estriados, por lo cual, acaso tenga razón Kölliker (4) cuando, apoyándose en los experimentos de

(1) *Cajal*: A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet. *Anat. Anz.* Bd. V, n.º 1890.

(2) *A. v. Gehuchten*: Les éléments moteurs des racines postérieures. *Anat. Anzeiger.* Bd. VIII, 1893.

(3) *G. Retzius*: *Biolog. Untersuchungen.* Neue Folge. Bd. V. 1893.

(4) *A. v. Kölliker*: Der feinere Bau und die Funktionen des sympathischen Nervensystems. *Sitzungsber., d. Würzb. Physik.-med. Gesell. sch. v. Sitzung.* 1894.



Morat (1) (quien ha provocado fenómenos de dilatación vaso-motriz, excitando en el gato las raíces posteriores), y en los de Steinach (2) (quien ha producido en la rana contracciones peristálticas y antiperistálticas del intestino, estimulando el extremo periférico de dichas raíces previamente seccionadas), atribuye á dichas fibras centrífugas una terminación en torno de las células de la cadena ganglionar simpática, á fin de regir, por intermedio de estas mismas, los músculos lisos de los diversos aparatos de la vida orgánica.

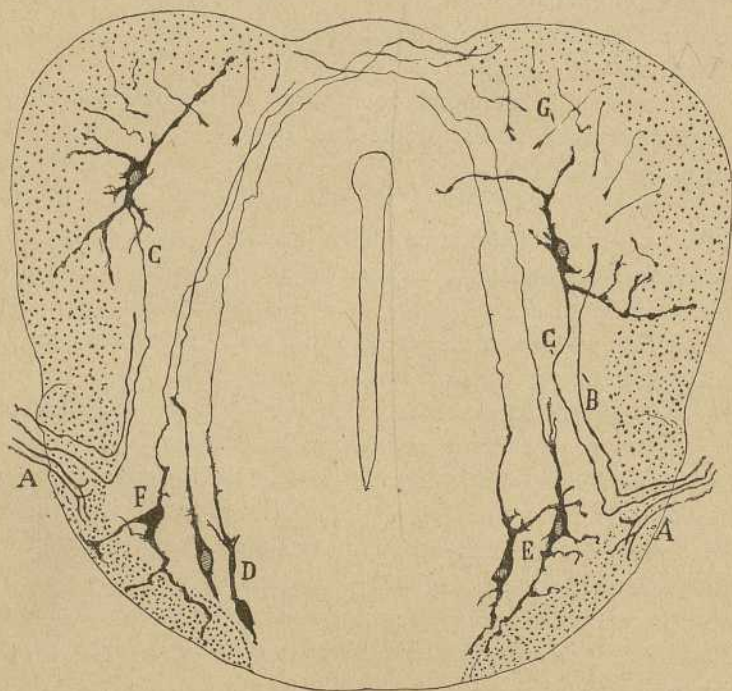


Fig. 103. — Células de la médula del embrión de pollo del quinto día de incubación. — A, raíces posteriores; B, C, axones motores de las raíces posteriores.

No estará demás advertir que las citadas fibras centrífugas de la raíz posterior solamente han sido anatómicamente demostradas en las aves; pudiera, pues, suceder que á pesar de los resultados de los experimentos fisiológicos, las consabidas radicales faltaran en las raíces posteriores de algunos vertebrados. Tales reservas son tanto más legítimas cuanto

(1) Morat : Les fonctions vaso-motrices der racines posterieures. *Arch. de Physiol. normal. et pathol.* 1892.

(2) Steinach : Ueber die motorische Innervation des Darmtractus durch die hinteren Spinalnervenzurzel. *Lotos. N. F. Bad.* XIV, 1893.

que Gabri (1) no ha logrado hallar ninguna fibra degenerada en el cabo periférico de las raíces posteriores seccionadas del perro, ni ha obtenido tampoco, por excitación de éstas, contracciones en los músculos lisos.

**TERMINACIONES PERIFÉRICAS MOTRICES.** — Las fibras motrices de la raíz anterior, una vez arribadas al par raquídeo correspondiente, se disocian en dos grandes corrientes: una, la principal, que después de constituir, en unión de las fibras sensitivas aportadas por el ganglio espinal correspondiente, los nervios periféricos, acaba arborizándose en las fibras musculares estriadas; otra, menos importante, la cual se insinúa en los *rami-comunicantes* y aborda los ganglios del gran simpático. De esta última corriente nos ocuparemos al tratar de la estructura del sistema nervioso simpático, central y periférico.

**Terminaciones en los músculos estriados.** — Las primeras indicaciones precisas sobre la manera de terminar los tubos nerviosos en los músculos estriados, se deben á Doyère (2) y Rouget (3), quienes descubrieron, al nivel del paraje por donde la fibra nerviosa aborda el haz muscular, una colina ó ensanchamiento granuloso, sembrado de núcleos (placa motriz).

El comportamiento de la fibra medulada al nivel de este espesamiento granuloso terminal, fue objeto de numerosas investigaciones, entre las cuales las más valiosas é interesantes fueron las de Kühne (4), que acertó á ver en los batracios la ramificación final del cilindro-eje sobre la fibra muscular (*buisson* de Kühne), las de Krause (5), que descubrió esta misma arborización en la masa granugienta de la placa motriz de los mamíferos, las de Fischer (6) y Ranvier (7), quienes, sirviéndose del cloruro de oro, demostraron muchas particularidades del aparato terminal. A Ranvier se debe sobre todo un buen estudio de los núcleos de la arborización, y no pocos detalles relativos á la anatomía comparada de la placa motriz.

(1) Gabri: A proposito delle cellule radicolari posteriori di v. Lenhossék é Ramón y Cajal. *Monitore zool. ital.*, vol. VI, 1895.

(2) Doyère: *Annales de Sciences naturelles*, 1840, vol. 14.

(3) Rouget: Note sur la terminaison des nerfs moteurs dans les muscles chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères. *Compt. rend. de l'Acad. des sciences*, 28 Sept., 1862.

(4) Kühne: Ueber die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven. Leipzig. 1862.

(5) W. Krause: Ueber die Endigung der Muskelnerven, *Arch. f. ration. Medic.*, 1863, Bd. XVIII.

(6) Fischer: Ueber die Endigung der Nerven in quergestreiften Muskel, & *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XIII, 1876.

(7) Ranvier: Leçons sur l'histologie du système nerveux. Tomo I, 1880.

— *Traité technique d'Histologie*. 2.<sup>a</sup> ed., 1889, pág. 624 y sig.

Los trabajos ulteriores de Cajal (1), Arnstein (2), Dogiel (3), Van Gehuchten (4), Retzius (5), quienes han aplicado métodos modernos, han confirmado plenamente las conquistas realizadas por aquellos histólogos y han añadido solamente algunos detalles.

**Terminaciones nerviosas en los músculos de los mamíferos.**— Como ya dejamos expuesto anteriormente (pág. 221), los tubos nerviosos independientes desprendidos de un nervio muscular, aparecen envueltos en una túnica endotelial transparente, llamada *vaina de Henle*. Entre ella y la cubierta de Schwann queda un espacio lleno de plasma.

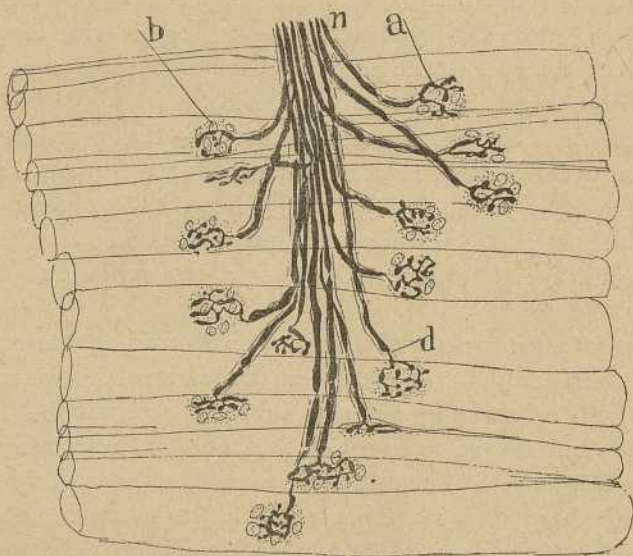


Fig. 104. — Placas motrices de un trozo de músculo intercostal de conejo.—*a*, arborización terminal del cilindro-eje; *b*, núcleos y materia granulosa; *d*, punto en que cesa el forro de mielina; *n*, nerviecito. (Método de Loevit).

En su camino hacia el aparato terminal, cada tubo medulado se dicotomiza varias veces, engendrando un gran número de fibras meduladas más finas. En el músculo pectoral cutáneo de la rana, un solo tubo ner-

(1) *Cajal*: Observaciones microscópicas sobre las terminaciones nerviosas en los músculos voluntarios. Zaragoza, 1881.

— Manual de Histología normal y técnica micrográfica. Valencia, 1889, pág. 571 y siguientes.

— Terminaciones en los husos musculares de la rana, *Rev. trim. de Histol. nor. y pat.*, n.º 1, Mayo, 1888.

(2) *Arstein*: Die Methylenblaufärbung als histologische Methode, *Anatomischer Anzeiger*, n.º 17, 1887.

(3) *Dogiel*: *Arch. f. mikros. Anat. u. Emwick.* Bd. 35, 1890.

(4) *V. Gehuchten*: Anatomie des système nerveux de l'homme. Louvain, 1897, pág. 201.

(5) *Retzius*: Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen. *Biol. Untersuch.* N. F. Bd. III, 1892.

vioso puede dividirse cuatro ó seis veces, y proveyendo de aparato motriz terminal de 16 á 32 fibras musculares. En el embrión de pollo casi de término, hemos comprobado también, mediante el método de Golgi, que un solo tubo motor suministra fibras para 40 ó 50 y acaso para un mayor número de fascículos musculares primitivos.

Después de un curso variable, cada uno de los tubos medulares en que se descompuso la fibra generadora, aborda el haz muscular. Allí pierde primeramente la vaina de Henle, que se continúa con el sarcolema; cesa luego la vaina de Schwann y la mielina, quedando reducida la fibra á un cilindro-eje desnudo, que se descompone en varias ramitas pálidas, sumergidas en el seno de la placa motriz.

La *placa motriz* es una masa granulosa, discoidea y más ó menos redondeada, que sobresale ligeramente del contorno de la fibra muscular. En ella hay que considerar tres cosas: la *substancia granulosa*, la *ramificación del axon* y los *núcleos*.

*Materia granulosa.* — Es un acúmulo de protoplasma indiferenciado, de aspecto finamente granugiento y pálido, situado entre el sarcolema y la materia contráctil. En los reptiles, la circunferencia de esta materia granulosa presenta lobulaciones á manera de atmósferas que protegen cada uno de los extremos de la ramificación terminal del axon; pero en los mamíferos, dicho contorno es ovoideo, elíptico ó redondeado. En los batracios, la materia granulosa falta por completo.

En cuanto á la extensión, varía mucho también la referida substancia; es de 80 á 85  $\mu$  en los reptiles (lagartija), reduciéndose á 30 ó 40  $\mu$  en los mamíferos (conejo y conejillo de Indias).

La placa granulosa se colorea en violeta pálido por el cloruro de oro (método de Löwit), pero repugna casi todos los agentes tintóreos. Con buenos objetivos apocromáticos, se percibe en ella una trama reticulada, en cuyos nudos parecen hallarse incluídas las granulaciones. La cara profunda de este retículo recibe, como hemos observado en las colinas terminales de los insectos, la inserción de las redes transversales de la materia estriada (líneas de Krause). Por su cara superficial, la materia granulosa adhiere flojamente al sarcolema.

*Ramificación del axon.* — Al llegar á la placa, el cilindro-eje se desnuda de mielina y de membrana de Schwann, engendrando la última estrangulación. En ocasiones, se nota en torno del axon una especie de forro terminal (coloreable por el nitrato de plata), y cuya misión debe ser cerrar el espacio peri-axial ó vaina de Mauthner, juntando el axon con el último segmento de mielina. No es raro ver que el tubo medulado aferente engendre, antes de perder la mielina, dos tubitos medulados, de cada uno de los cuales brota una parte de la arborización pálida terminal.

Perdidas las cubiertas del axon, éste se estrangula fuertemente, y la

parte estrechada atrae vivamente tanto el nitrato de plata (método de Cohnheim) como el azul de metileno (método de Ehrlich); luego se ensancha, tornándose granuloso y notablemente pálido, descomponiéndose en una arborización de ramas cortas, varicosas, subdivididas en ramúsculos nacidos comunmente en ángulo recto y terminados libremente, y sin anastomosarse, dentro de los límites de la substancia granulosa. Los autores que han hablado de anastomosis, han cometido el error de tomar por tales, superposiciones y entrecruzamientos de algunas ramas pálidas terminales.

Esta arborización posee distintas propiedades químicas que el cilindro-eje que le sirve de tronco. Este se tiñe por el nitrato de plata, y poco por el cloruro de oro, mientras que aquélla se colora fuertemente por el oro, y nada por el nitrato de plata. El azul de metileno, previa decoloración del preparado por el ácido pícrico, abandona fácilmente la arborización, mientras que el axon conserva enérgicamente el color. De todo lo cual resulta bastante verosímil, que además de la materia granulosa de la placa, existe en el espesor de las fibras pálidas una substancia especial á la cual se deben las propiedades químicas de la arborización.

*Núcleos.*—En el espesor de la placa yacen varios núcleos ovoideos, claros, incolorables por el oro, que ocupan de preferencia los intervalos que existen entre los tallos pálidos terminales. Alguna vez se los halla también superpuestos á éstos, pero sin continuidad substancial con la materia que los forma (*núcleos de arborización de Ranvier*).

La continuidad de la materia de la placa con la substancia estriada muscular y la situación infra-sarcolemática de la misma, dan á entender que la placa no tiene la significación de un corpúsculo independiente multinuclear, sino la de una parte del protoplasma originario de la fibra estriada que ha conservado su constitución embrionaria. Bajo este aspecto, cabe afirmar que las fibras nerviosas motrices terminan no *sobre*, sino *en* el espesor de una porción del corpúsculo muscular.

*Terminaciones nerviosas motrices de los vertebrados inferiores.*—Las fibras estriadas de los batracios no poseen colinas terminales ni materia granulosa aparente en torno de los tallos pálidos. El aparato nervioso terminal está constituido exclusivamente por una ó varias fibras medulares, que, una vez desnudadas de mielina, perforan el sarcolema, suministran en ángulo casi recto varias ramitas, pálidas, flexuosas y comunmente paralelas al haz, las cuales, después de recorrer una extensión considerable de éste, rematan por cabos redondeados situados entre el sarcolema y la substancia estriada. Los núcleos yacen ya al lado, ya sobre los tallos pálidos.

En el pectoral cutáneo de la rana donde particularmente hemos estudiado estas terminaciones nerviosas, con ayuda de un método especial de

nitratación (1), las arborizaciones adoptan gran variedad de formas. La más común consiste en un tubo generador de dos pequeñas ramitas medulares, las que, perdida la mielina, constituyen dos ramificaciones pálidas casi paralelas (fig. 105). No es raro tampoco hallar haces con dos arborizaciones bastante próximas, dirigidas en sentido contrario y emanadas de tubos mielínicos absolutamente independientes. Estas son sin duda las terminaciones que Krause y otros han estimado como dobles. Por lo demás, está demostrado desde las investigaciones de Sandmann que las fibras muy largas, tales como las del músculo sartorio de la rana, pueden presentar dos ó más terminaciones completamente independientes. Respecto de la extensión y forma de las ramificaciones pálidas, hay también numerosas variedades: en ciertas fibras, los tallos pálidos son gruesos, casi rectilíneos y paralelos, y recorren casi la quinta y sexta parte de la longitud del haz; mientras que en otros haces musculares las ramitas pálidas son delgadísimas, varicosas, menuda y repetidamente ramificadas, constituyendo una arborización pequeña y apretada, muy semejante á la de los músculos de la lagartija. En ciertas fibras la arborización es pobre, consistiendo en uno ó dos tallos pálidos, largos, bordeados de excrecencias colaterales que prestan á aquellos aspecto penniforme.

Estas diversas formas de arborización que nosotros habíamos distinguido con ayuda de un método especial (método del nitrato de plata asociado al ácido acético), hémoslas confirmado más tarde con el método de Ehrlich en el músculo pectoral cutáneo de la rana. También Cuccatti y Dogiel las ha observado en los batracios con el azul de metileno, aunque sin citarnos, por no tener sin duda conocimiento de nuestras ya antiguas investigaciones (1881).

(1) *Cajal*: Observaciones microscópicas sobre las terminaciones nerviosas en los músculos voluntarios. Zaragoza, 1881. (Con tres láminas litografiadas).

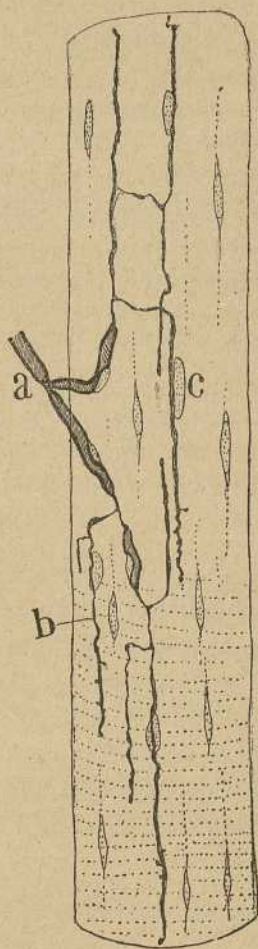


Fig. 105. — Arborización nerviosa terminal de una fibra muscular de rana. Coloración por el cloruro de oro. — *a*, tallo nervioso medulado; *b*, fibras terminales sin mielina; *c*, núcleo de la arborización.

Sin embargo, las observaciones de Cuccatti (1), recaídas en la rana y el tritón, son difícilmente comparables con las nuestras, á causa, no sólo de la diversidad del objeto de estudio, sino probablemente también por consecuencia de haber tomado este autor como disposiciones reales las deformaciones causadas por el pierato amónico. Particularmente, las placas motrices que Cuccatti llama *piastre nastriforme composte*, nos parecen ser arborizaciones alteradas. En cambio, las *piastre grappoliforme* corresponden bastante bien á la variedad que nosotros designamos tipo de *ramificación rica y apretada* (2). Citemos todavía á Retzius (3), quien ayudándose del azul de metileno, ha confirmado en los batracios y urodelos, algunas de las formas de la arborización nerviosa terminal, añadiendo algunos detalles.

Un hecho sobre el cual llama Dogiel la atención (4), confirmando sin saberlo un detalle ya señalado por nosotros, es el siguiente: En los batracios la arborización terminal no comienza siempre en el extremo de un tubo medular, sino que puede resultar de la ramificación de un ramo colateral amielínico, brotado de la estrangulación de un tubo medular de paso, es decir, destinado á fibras musculares más ó menos próximas. Anastomosis no se ven jamás en las fibras pálidas terminales de la rana. Consideramos, pues, las raras anastomosis señaladas por algunos autores, particularmente por Cuccatti y Dogiel, como errores de interpretación. También Retzius, que ha trabajado recientemente con el azul de metileno, las niega terminantemente.

Las terminaciones musculares de los *peces* más inferiores han sido menos estudiadas que las de los batracios y mamíferos. Por lo que de ellas se sabe, cabe afirmar que su disposición entra en el plan de la placa motriz de los mamíferos. Existen, sin embargo, algunas variantes que importa consignar. Así, según Retzius, en la *Myxina*, las terminaciones motrices se presentan bajo dos formas: 1.<sup>a</sup>, ramas terminales pobremente ramificadas, con tallos largos paralelos al fascículo muscular; 2.<sup>a</sup>, ramas terminales descompuestas en una arborización rica, tupida, fuertemente va-

(1) *Cuccatti*: Delle terminazione nervosa nei muscoli abdominale della rana temporaria e della rana esculenta. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. V, 1888.

— Intorno al modo onde i nervi si distribuiscono e terminano nei pulmoni e nei muscoli abdominale del triton cristatus. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. VI, 1889.

(2) *Cajal*: Observaciones microscópicas sobre las terminaciones nerviosas en músculos voluntarios. Zaragoza, 1881.

— Véase también: Terminaciones nerviosas en los husos musculares de la rana. *Revista trim. de Histol. nor. y patol.*, n.º 1, Mayo 1888 (descripción de las terminaciones nerviosas comunes, teñidas con el azul de metileno).

— Manual de histología normal y de técnica micrográfica. Valencia, 1889.

(3) *Retzius*: Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen. *Biol. Unters.* N. F. Bd. III, 1892.

(4) *Dogiel*: Methylenblautinction der motorischen Nervenendigungen in der Muskeln der Amphibien und Reptilien. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 35, 1890.

ricosa y concentrada en genuína placa terminal. La primera forma hállase hacia el centro, ó al menos, lejos de los extremos del haz muscular, y la segunda se establece muy á menudo en dichos extremos.

En los peces óseos y cartilagosos halla Retzius legítimas placas terminales con arborizaciones alargadas unas veces (peces óseos), y con ramificaciones más concentradas otras (peces cartilagosos: *raja clavata*, etc.)

En el *amphioxus* (1) la arborización terminal es pobrísima y, al parecer, no contiene placa granulosa. Aquélla está, según Retzius, representada exclusivamente por fibras ameduladas robustas, fuertemente varicosas, á menudo indivisas y terminadas por extremos varicosos, en ocasiones dicitomizados una ó dos veces tan sólo. Cada fibra terminal se pone en relación con un gran número de hacecillos musculares, y la relación de contacto se establece quizá entre un grupo de éstos y las robustas varicosidades de aquéllas.

Las terminaciones nerviosas en los músculos estriados de los invertebrados, han sido objeto de muchas pesquisas. Entre los autores que se han servido al efecto de los métodos modernos (de Ehrlich y de Golgi) y han contribuído á esclarecer este punto, debemos citar á Biedermann (2), Retzius (3), Burger (4) y R. Monti (5).

De las indagaciones de estos autores, resulta que, en los *crustáceos*, las fibras nerviosas ameduladas corren á lo largo de las fibras musculares estriadas, tórnanse fuertemente varicosas, y acaban libremente después de haberse dividido sóbriamente. Sin embargo, en algunos crustáceos (*Palémon*) Retzius ha encontrado arborizaciones más recogidas y complicadas, que recuerdan ya la placa terminal de los mamíferos.

Menos complicadas son las arborizaciones terminales en las fibras de los *vermes*. Si hemos de creer á Hansen (6) y Heymans (7), en el *Hirudo medicinalis*, las fibras motrices se terminarían sobre el elemento muscular liso á favor de unas pequeñas placas ovoideas ó granulosas, nacidas en

(1) *Gustav Retzius*: Zur Kenntniss des centralen Nervensystems des *Amphioxus lanceolatus*, *Biol. Unters.* N. F. Bd. II, 1891. Véase también:

— *Biolog. Unter.* N. F. Bd. III, 1892.

(2) *W. Biedermann*: Zur Kenntniss der Nerven und Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln der Wirbellosen. *Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien.* Bd. 96, 1887.

(3) *Retzius*: Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. *Biol. Unters.* N. F. Bd. I, 1890.

(4) *Burger*: Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Wirbellosen. Neue Unter. Ueber das Nervensystems der Nemertinen *Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel.* Bd. X, 1861.

(5) *R. Monti*: Ricerches micros. sul sistema nervoso degli insetti. *Rédiconti del R. Inst. Lombardo*, 1891. Ser. 2, vol. 25.

(6) *Hansen*: *Arch. de Biol.* Vol. II, 1881.

(7) *Heymans*: *Anatomisches Anzeiger.* Bd. III, 1889.



ángulo recto ó casi recto, y comparables á las *manchas motrices* descritas por Ranvier (1) en los músculos lisos del caracol. Cada fibra nerviosa engendraría un gran número de tales placas terminales y actuaría, por tanto, sobre muchas células contráctiles.

En cuanto á la naturaleza de esta placa granulosa, el dictámen de los autores no es unánime, lo que quizá dependa de los distintos objetos de estudio utilizados por cada sabio. Para Retzius, que ha teñido tales disposiciones por el método de Erlich y de Golgi en la *Nereis*, *Lumbricus* etc., la citada placa no sería otra cosa que una gruesa varicosidad de la fibra nerviosa aplicada á la superficie del corpúsculo contráctil; mientras que Soukatschoff (2), que se ha servido del método de Golgi (*Nepheleis vulgaris*), dibuja en aquélla una pequeña arborización de ramos varicosos breves, comparables á los de la placa motriz de los mamíferos.

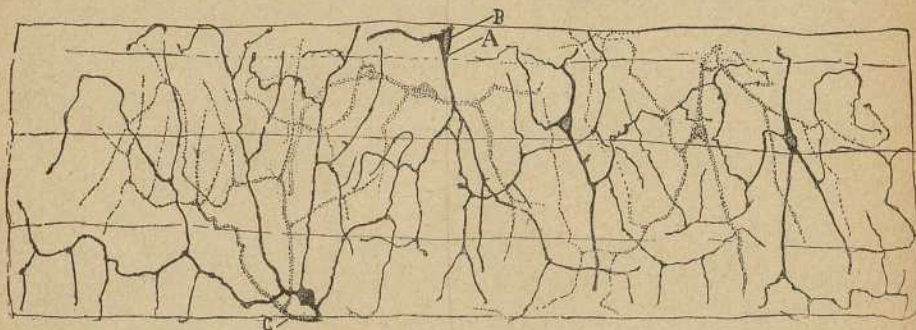


Fig. 106. — Plexo de células nerviosas que rodean una fibra muscular de las alas de un muscido (*Calliphora vomitoria*).—A, cuerpo de una célula; B, núcleo; C, otra célula de muy extensa arborización.

NOTA. Las células y fibras punteadas representan partes situadas al otro lado de la fibra muscular.

En los *insectos*, las fibras musculares de las patas poseen, como ya demostró Doyère, verdaderas placas motrices, análogas á las de los mamíferos. Sin embargo, la imposibilidad de teñir las fibras nerviosas con el cloruro de oro, el azul de metileno y cromato argéntico, impide saber cuál es la verdadera forma de la arborización intra-placular terminal.

Tocante á los músculos de las alas, la disposición terminal es muy otra. En vez de placas, existe, como nosotros hemos descubierto, un plexo apretado de fibras y células nerviosas, que envuelve la totalidad del haz

(1) *Ranvier*: Leçons d'Anatomie generale. Appareils nerveux terminaux, & Paris, 1880.

(2) *Soukatschoff*: Contributions à l'étude du système nerveux de la *Nepheleis vulgaris*. Abril, 1897. (*Travail du laboratoire zootomique de l'Université de S. Petersburg*).

muscular (1). Sobre este plexo vendrían á ramificarse fibras nerviosas llegadas quizás del sistema nervioso central. Bajo este aspecto, tales músculos serían comparables á las glándulas, en donde existe también un sistema de células nerviosas intersticiales, aparte de las fibras llegadas del sistema nervioso central ó de la cadena simpática (fig. 106). También Rina Monti ha confirmado, con ayuda del método de Ehrlich, el citado plexo nervioso perimuscular de los insectos.

(1) *Cajal*: Sobre la terminación de los nervios y tráqueas en los músculos de las alas de los insectos. *Trabajos del laborat. anat. de la Fac. de Med. de Barcelona*, 1890.

---

## CAPÍTULO XIII

### CÉLULAS COMISURALES Y FUNICULARES

Comisurales anteriores y posteriores. — Células cordonales ó funiculares homolaterales. — Células bicordonales. — Células cordonales bilaterales ó hecateromeras.

#### CÉLULAS COMISURALES ANTERIORES

Así designamos ciertos corpúsculos de la substancia gris medular, cuyo axon, después de dirigirse hacia adelante, cruza transversalmente la línea media, al nivel de la comisura blanca anterior, y se continúa con un tubo del cordón anterior del opuesto lado, en la región que nosotros hemos llamado *haz comisural*.

Estas células, cuyas conexiones con el cordón anterior fueron primeramente demostradas por Golgi, han sido detalladamente descritas por nosotros, Kölliker, van Gehuchten, Cl. Sala, Lenhossék y Retzius.

Las células comisurales hállanse extendidas por toda la substancia gris medular, exceptuando quizá la substancia de Rolando y columna de Clarke. Aunque no muy escasas, se hallan también en pleno foco motor. Sin embargo, es preciso reconocer, como han demostrado Laura (1), Pick (2), Mayser (3), y sobre todo Lenhossék (4), que los citados elementos se concentran especialmente en la parte interna del asta anterior, donde forman una pléyade gangliónica, situada por dentro del foco motor, lo que justifica el nombre de *núcleo comisural* (Lenhossék) que se le ha dado.

Las células comisurales son de muy diverso calibre y casi siempre inferior al de los elementos radiculares. Su forma más común es la estrellada con tres ó más expansiones dendritas, sucesivamente ramificadas; no siendo tampoco rara la fusiforme, cuyos brazos protoplásmicos polares se dividen prolijamente.

(1) *Laura*: Sur la structure de la moelle épiniere. *Arch. ital. de Biol.*, tomo I, 1882.

(2) *Pick*: *Arch. f. Psychiatr.*. Bd VIII, 1878.

(3) *Mayser*: *Arch. f. Psychiatr.* Bd VII, u. IX.

(4) *Lenhossék*: Untersuchungen über die Entwicklung der Markscheide und den Faserverlauf im Rückenmark des Maus. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd 33, 1889.

Carecen las dendritas de orientación marcada, marchando en todos sentidos y engendrando por su entrecruzamiento con las emanadas de las células *homofuniculares* un plexo sumamente enmarañado.

Las comisurales más internas del asta anterior, suelen enviar apéndices dendríticos á la línea media, entrecruzándose delante del epéndimo con los del lado opuesto y contribuyendo á formar la comisura protoplásmica.

El axon brota, ya del soma, ya del arranque de alguna dendrita ; di-

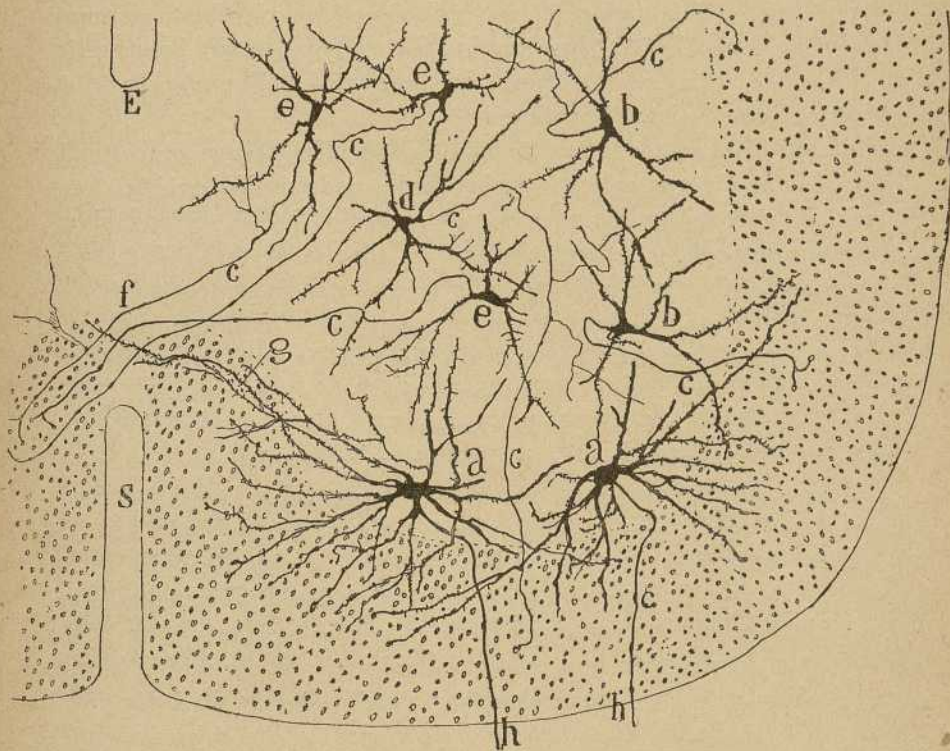


Fig. 107.—Células del asta anterior de la médula espinal del embrión del pollo.—*a*, células radicales ó motrices ; *b*, células del cordón lateral ; *d*, célula del cordón anterior ; *e*, células comisurales ; *f*, cilindros-ejes de la comisura anterior ; *g*, expansiones protoplásmicas que cruzan el rafe ; *E*, epéndimo ; *S*, surco anterior. La letra *c* marca los cilindros-ejes.

rígese hacia adelante y adentro (no sin dar á veces alguna revuelta), cruza transversal ú oblicuamente el rafe delante del epéndimo, é ingresa en el cordón comisural del otro lado. La continuación con un tubo longitudinal de la substancia blanca, tiene lugar en algunos casos, como Golgi señaló, mediante un simple acodamiento ; pero en la mayoría de ellos, según indicamos nosotros, esta continuidad se establece por bifurcación en rama ascendente y descendente. Esta división no se efectúa

en T, sino en Y, pudiendo ser igual ó desigual, es decir, que una de las ramas alcanza, á veces, mayor diámetro que la otra. También varía, en ocasiones, la posición de las mismas en el espesor del cordón comisural; así, mientras una de ellas tuerce seguidamente para continuarse con un tubo longitudinal ascendente ó descendente, la otra continúa más allá su trayecto horizontal haciéndose vertical en un plano más anterior ó más externo que el ocupado por la compañera (figs. 98 y 107).

La inmensa mayoría de los axones se reúne, como ya hemos expuesto repetidas veces, en la región del *haz comisural*, siendo rarísimos los dirigidos, por ejemplo, á la región del haz fundamental anterior, hasta el punto que, en un grupo de 300 fibras comisurales contadas en una buena serie de cortes de la médula embrionaria del gato, sólo pudimos hallar 4 ó 6 extrañas al citado sistema comisural (1).

Durante el curso por la substancia gris, los referidos axones acostumbran á emitir algunas colaterales, las cuales podrían distinguirse atendiendo al punto de su origen en tres categorías: 1.<sup>a</sup> Colaterales nacidas en plena substancia gris; generalmente, en número de una ó dos, estas ramitas se distribuyen por el asta anterior y substancia gris central (figura 107). 2.<sup>a</sup> Colaterales brotadas en plena comisura anterior; son poco frecuentes, y una vez nacidas, cruzan la línea media para consumirse en la porción interna y frontal del asta anterior del lado opuesto. 3.<sup>a</sup> Colaterales emergentes más allá de la línea media, en el trayecto mediante entre ésta y la porción longitudinal del axon. Estas colaterales ya vistas por Golgi, son muy numerosas en los mamíferos; tubos hay que emiten dos y hasta tres de ellas, las cuales brotan alguna vez del lado ventral del axon, pero más á menudo del lado dorsal ó comisural. Todas estas ramitas se dirigen hacia afuera y atrás, arborizándose prolijamente en la porción interna del asta anterior y hasta en la substancia gris central. En general, nos ha parecido que estas colaterales tienen por misión llevar la excitación recibida á otros elementos comisurales de su lado ó del opuesto; sin embargo, no es posible excluir, en absoluto, á las neuronas motrices de esta conexión, que podría establecerse acaso al nivel de la comisura protoplásmica.

**Comisurales de axon corto.**—A más del tipo comisural ordinario que acabamos de describir, existiría otro que Lenhossék califica de corpúsculo de Golgi comisural. Estas células indicadas por Golgi (2) han sido impregnadas por Lenhossék (3) en la médula embrionaria del hombre y mamíferos y en la de algunos peces (embrión de *Pristiurus*). De forma estrellada y semejantes á las otras por su aspecto, residirían en el asta an-

(1) *S. Cajal*: Atlas de la médula espinal. IV, Lieferung, Berlín, 1895.

(2) *Golgi*: Ueber den feineren Bau des Rückesmarkes. *Anat. Anz.* Bd. V. 1890.

(3) *Lenhossék*: Ueber Golgi'sche Kommissurenzellen. In *Beitrag zur Histologie des Nervensystems und der Sinneorgane*, 1894.

terior; y el axon después de cruzar la línea media, se resolvería en una arborización terminal, extendida por el espesor del asta anterior del otro lado, sin que ninguna de sus ramas se continúe con tubos de la substancia blanca.

Nosotros carecemos de experiencia personal acerca de estas células, que faltan por completo en nuestras casi innumerables preparaciones de la médula espinal ejecutadas en un lapso de más de ocho años. No las negamos, sin embargo, porque sabemos bien cuán caprichosas son á veces las revelaciones del cromato de plata. Si no se tratara de un observador tan concienzudo como Lenhossék, nosotros nos hubiéramos inclinado á pensar que los citados axones son cilindros-ejes comisurales ordinarios, de los cuales sólo se habría teñido el curso inicial, y el conjunto de las ramificaciones nerviosas colaterales destinadas á la substancia gris del lado opuesto. Tampoco v. Gehuchten ha tenido la fortuna de colorear estos elementos.

**Comisura alba ó anterior.** — La reunión y cruzamiento delante del epéndimo de los tubos nerviosos nacidos en las células comisurales, engendra ese plano transversal de substancia blanca, conocido con el nombre de *comisura alba ó anterior*. Como estos tubos son medulados, se presentan perfectamente teñidos en las preparaciones de Weigert-Pal, en las cuales se comprueba también que en su mayor parte se continúan con el *haz comisural* del cordón anterior.

El método de Ehrlich colorea también en el adulto los tubos comisurales, revelando en ellos la existencia de estrangulaciones y de colaterales. Asimismo hemos logrado sorprender en buenas preparaciones de la médula del gato coloreadas por el azul de metileno, la bifurcación de los tubos comisurales en el espesor del cordón anterior.

De lo expuesto se sigue que la comisura anterior es una formación compleja. Aun cuando en diferentes pasajes de este libro hemos hecho alusión á su composición, no estará de más resumirla aquí.

Tres planos pueden considerarse en la comisura anterior de los mamíferos: *ventral ó intersticial, medio y dorsal*. El *intersticial* ó anterior reside al nivel de los intersticios transversales que segmentan el sistema comisural del cordón anterior en hacecillos sueltos; en él se contienen la comisura protoplásmica motriz, las colaterales intersticiales para la misma y algunos axones comisurales. El *plano medio* yace detrás de los haces del referido sistema comisural y consta de preferencia de los axones emanados de células comisurales con alguna colateral cruzada. El *plano posterior* ó ventral, es fronterizo del epéndimo y se halla formado principalmente por fibrillas colaterales cruzadas y por expansiones protoplásmicas brotadas de células funiculares, pero sobre todo de células comisurales (comisura protoplásmica de células funiculares).

## CÉLULAS COMISURALES POSTERIORES Ó DE LA COMISURA POSTERIOR

Son escasas en número, y acaso faltan en muchos segmentos de la médula. Las pocas células de este género halladas en nuestros preparados, yacen en el asta posterior (región del vértice y de la base) y en el foco intersticial del cordón lateral, y se observan tanto en los mamíferos como en las aves (fig. 108, E, D). Su forma es estrellada ó triangular y sus expansiones dendríticas se comportan como las de los corpúsculos funi-

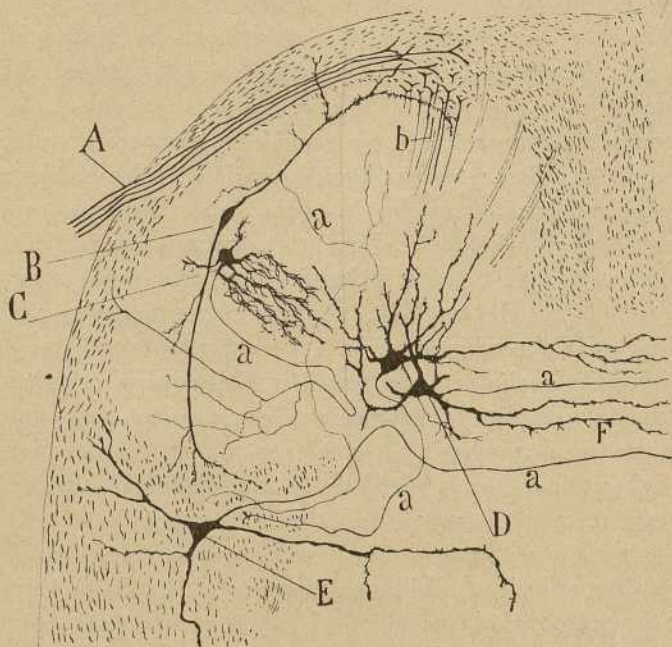


Fig. 108. — Células de la substancia de Rolando y del vértice del asta posterior (médula embrionaria del pollo). — A, raíz posterior; B, célula fusiforme de la substancia de Rolando; C, otra célula cuyo axon va al cordón posterior; D, célula cuyo axon se dirige á la comisura posterior; E, célula del foco intersticial cuyo axon tiene igual paradero.

culares directos de dichos focos. El axon es robusto, marcha directamente hacia adentro, cruza la línea media y penetra en la base del asta posterior del lado opuesto, acaso para continuarse con un tubo del cordón lateral. El largo trayecto recorrido por tales fibras, nos ha impedido perseguir completamente su itinerario y determinar cuál es la región de la substancia blanca donde desembocan. En ellas no hemos logrado sorprender ramillas colaterales.

Los axones comisurales posteriores descubiertos por nosotros (1), han sido confirmados por Valenza (2), quien valiéndose del método de Golgi, los ha observado en los embriones de diversos mamíferos. Según este autor, sus células de origen podrían residir, además, en la columna de Clarke y substancia de Rolando. También Oddi y Rossi (3) y Breglia (4), han juzgado probable la existencia de dichos axones cruzados, fundándose en las revelaciones del método de Marchi (Rossi y Oddi) y en las del de Weigert (Breglia). En efecto, en los cortes transversales de la médula, coloreados por la hematoxilina de Weigert, se hallan constantemente, en medio de finas y varicosas hebras meduladas, correspondientes á las colaterales cruzadas, otras mucho más espesas que indudablemente son los consabidos axones; pero como hace notar Valenza, la solución del problema del origen de tales fibras, sólo el método de Golgi puede darla.

#### CÉLULAS FUNICULARES HOMOLATERALES

Estos corpúsculos son más numerosos que los comisurales, presentándose constantemente en todos los vertebrados y morando sin excepción alguna en la totalidad de la substancia gris. Hasta los focos motores los contienen, bien que en escasa proporción. Regiones hay, como la substancia de Rolando, por ejemplo, exclusivamente construídas de este tipo ganglionar.

Por lo que toca á las relaciones de dichas células funiculares con la substancia blanca, se ven muchas variantes. No obstante, domina una disposición que puede formularse así:

Las células funiculares no suelen tocar al cordón al cual su axon va destinado, sino que, por consecuencia quizá de la presencia del foco motor, casi todas se hallan dislocadas hacia atrás, es decir, que en vez de residir en el nivel ó radio correspondiente al sistema de substancia blanca con que se relacionan, suelen ocupar un plano mucho más posterior. Ejemplos numerosos de esta dislocación tendremos ocasión de ver tanto en el asta anterior, como en la posterior (núcleos del cordón lateral, células del cordón anterior, substancia de Rolando, vértice del asta posterior, etc.). Hay, empero, alguna excepción, que se expondrá oportunamente.

El tamaño de estos corpúsculos es muy variable, correspondiendo en

(1) *Cajal*: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona, Abril, 1890.

— *L'Anatomie fine de la moelle épinière. Atlas der pathologischen Histologie des Nervensystems*, Berlin, 1895. Taf. V.

(2) *G. B. Valenza*: De l'existence de prolongements protoplasmiques et cylindriques qui s'entrecroisent dans la commissure grise postérieure de la moelle épinière. *Compt. rend. des séances de la Société de Biologie.*, 24 Juillet, 1897.

(3) *Oddi e Rossi*: Sur accesso delle vie afferenti del midollo spinale studiate col metodo delle degenerazioni. *Lo sperimentale*, 15 Marzo, 1891.

(4) *Breglia*: Sulla possibile provenienza e funzione delle fibre a mielina della commissura grigia posteriore. *Giorn. Associat. Naturalisti e Medici*, Napoli, 1893.



general al de las comisurales. De vez en cuando, hállanse algunos de talla gigante, casi tan voluminosos como las neuronas motrices.

La *forma* es estrellada, triangular ó fusiforme; pero en todo caso, de su contorno brotan largos y dicotomizados apéndices dendríticos, cubiertos de vellosidades, y extendidos por una gran porción de la substancia gris. Algunos de ellos pueden penetrar en los tabiques cercanos de la blanca, y cuando se trata de células próximas á las comisuras, no dejan de colaborar á ellas, engendrando, en unión de las neuronas comisurales, las *comisuras protoplásmicas anterior y posterior*. En cuanto al axon, es ya fino, ya grueso, conforme al volumen de la célula, y se incorpora á la substancia blanca de su lado, pero no siempre á la más próxima, pues, como acabamos de hacer notar, muy á menudo ocurre que la célula de origen yace detrás del cordón con que se relaciona.

En su porción inicial á través de la substancia gris, dicha expansión traza á menudo una gran revuelta, durante la cual suele emitir sus primeras colaterales. Estas revueltas, que también se hallan alguna vez en las células comisurales, parecen obedecer al propósito de hacer lo más cortas posibles las colaterales iniciales destinadas acaso á llevar la excitación á corpúsculos congéneres. Sin embargo, algunos de tales rodeos pudieran también depender de la interposición de capilares en el camino del axon y de obstáculos hallados por éste durante las primeras fases de su crecimiento. El número de colaterales iniciales es de dos ó tres, y su distribución presenta grandes variantes.

Con arreglo al comportamiento del axon en la substancia blanca, pueden distinguirse las células funiculares en las siguientes categorías:

1.<sup>a</sup> Células cuyo axon engendra una fibra longitudinal ascendente ó descendente de los cordones de su lado. Este es sin disputa el tipo más común, hallándosele en todos los territorios de la substancia gris. La continuación del axon por acodamiento con un tubo nervioso longitudinal, fue ya notado por Golgi.

2.<sup>a</sup> Células cuyo axon se bifurca en la substancia blanca, generando un tubo ascendente y otro descendente de igual ó de desigual calibre. Esta disposición del axon, descubierta por nosotros y confirmada por Kölliker, Cl. Sala, Lenhossék, v. Gehuchten y Retzius, es casi tan frecuente como la anterior, y puede verse tanto en las neuronas funiculares del asta anterior como en las de la posterior. V. Gehuchten, impresionado por lo frecuente de tal disposición del axon, llega á sospechar que la continuación sin división con una fibra de los cordones, es mera apariencia, debida á lo incompleto de las impregnaciones. No podemos aceptar este dictamen, pues además del tipo de axon bifurcado, todas las buenas impregnaciones de la médula embrionaria contienen también en gran número el tipo antecedente, sin que al nivel de la inflexión se adviertan señales del nacimiento de otra fibra. La división engendra á veces dos

fibras, cuyo emplazamiento longitudinal en la substancia blanca se aparta más ó menos, implicando una transición á la variante que ahora expandremos.

3.<sup>a</sup> *Células cuyo axon se bifurca* en plena substancia gris, á veces cerca de la blanca, engendrando dos ó tres tubos de marcha diversa, y los cuales se continúan con otras tantas fibras de la substancia blanca, yacentes ya en planos apartados de un mismo cordón, ya en cordones diversos. Tales elementos, que nosotros habíamos llamado *células pluricordoneales* ó elementos de axon complejo, han sido conocidos después con el nombre de *células combinadas* (Lenhossék), células de los cordones *heteromeros* (v. Gehuchten). Acaso las vió ya Golgi, aunque sin darse cuenta cabal de su disposición, como resulta de un pasaje de su trabajo sobre la médula (1).

Tales elementos son más escasos que los tipos antes citados, y corresponden completamente, en lo tocante á la morfología del soma y disposición de las expansiones dendríticas, á las neuronas comisurales y funiculares comunes. Moran en ambas astas, sin ofrecer preferencias por ningún paraje de las mismas; sin embargo, en la médula embrionaria nos han parecido especialmente concentrados en el asta posterior, preferencia que acaso se deba á una mayor facilidad de impregnación; hasta hoy no hemos podido hallarlos en el foco comisural anterior ni en la columna de Clarke.

Las figs. 109 y 110 reproducen las células de esta especie halladas en nuestros preparados. En la fig. 109 copiamos las encontradas en la médula embrionaria del pollo, y en la fig. 110 las observadas en una riquísima colección de preparaciones de la rata y ratón recién nacidos y de pocos días.

Entre las variedades celulares que pueden observarse en tales figuras son dignas de mención:

a) Células cuyo axon forma dos tubos, uno para la porción anterior del cordón lateral y otro para la posterior del mismo (haz del asta posterior) (fig. 110, A).

b) Células cuyo axon genera dos fibras, una destinada á la porción fundamental del cordón anterior y otra á la parte más anterior lateral (figura 110, C).

c) Células cuyo axon engendra un tubo para la porción fundamental del cordón anterior y otro para el sistema comisural de éste (fig. 110, C).

(1) «Hay casos, dice, en que células ganglionares se ponen á un tiempo en relación con el cordón lateral ó con el postero-lateral ó posterior». Y en otro pasaje añade: «El cilindro-eje de algunas células envía colaterales unidas con diversos cordones de substancia blanca». *Studi Istologici sul midollo spinale. Congresso de Psichiatria, Regio Emilia*, 1880. Reproducido en el *Anatomischer Anzeiger*, números 13, 14 y 15, 1890.

d) Células cuyo axon producen dos tubos, uno destinado al cordón lateral y otro al posterior (fig. 120, E).

e) Células cuyo axon se continúa con dos ó más tubos del cordón posterior, uno destinado á la porción media ó interna de éste, y otro consagrado á la externa (fig. 109, D).

Estos corpúsculos suelen habitar la substancia de Rolando.

Por punto general, las dos fibras producidas por el axon son desiguales, y la más delgada semeja á menudo colateral de la otra (fig. 110, C, F), pues al nivel de su arranque no se altera el curso del axon. Una particularidad digna de notarse y que hemos observado varias veces en la médula del ratón y rata, es que la rama fina se engruesa al llegar á la substancia blanca, continuándose con un tubo longitudinal relativamente robusto.

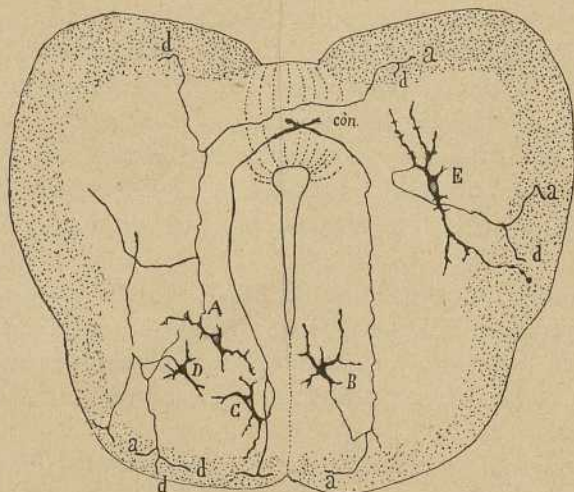


Fig. 109. — Células de axon multifuncional halladas en la médula espinal del embrión de pollo. — A, célula cuyo axon se continuaba con un axon del cordón anterior del mismo lado y del cordón comisural del otro; B, C, células que emiten una fibra para el cordón posterior y otra para la comisura; D, célula cuyo axon forma cinco tubos del cordón posterior, de ellos tres descendentes.

Esta continuación se efectúa, ya por acodamiento, ya por bifurcación. Es claro que mediante este último procedimiento, el número de tubos destinados á la substancia blanca crece, pudiendo ser de cuatro para un sólo corpúsculo bifuncional. Cuando las dos fibras resultantes de la división principal se tornan, sin nueva bifurcación, verticales, una de ellas, es ascendente, y la otra descendente, cualquiera que sea el cordón en donde se hallen. Hasta ahora no hemos logrado ver un axon de esta especie, cuyas dos ramas de bifurcación vayan exclusivamente hacia arriba ó hacia abajo; en caso de trifurcación hemos visto dos ramas descendentes (figura 109, D).

Por último, durante su curso por la substancia gris, tanto el tallo principal como los tubos generados, pueden suministrar ramitas colaterales, arborizadas en torno de las células nerviosas. Estas colaterales son relativamente abundantes en la médula de los mamíferos recién nacidos (figura 110); en los embriones son raras ó faltan por completo.

4.º *Células funiculares hecateromeras, es decir, cuyo axon envía tubos á*

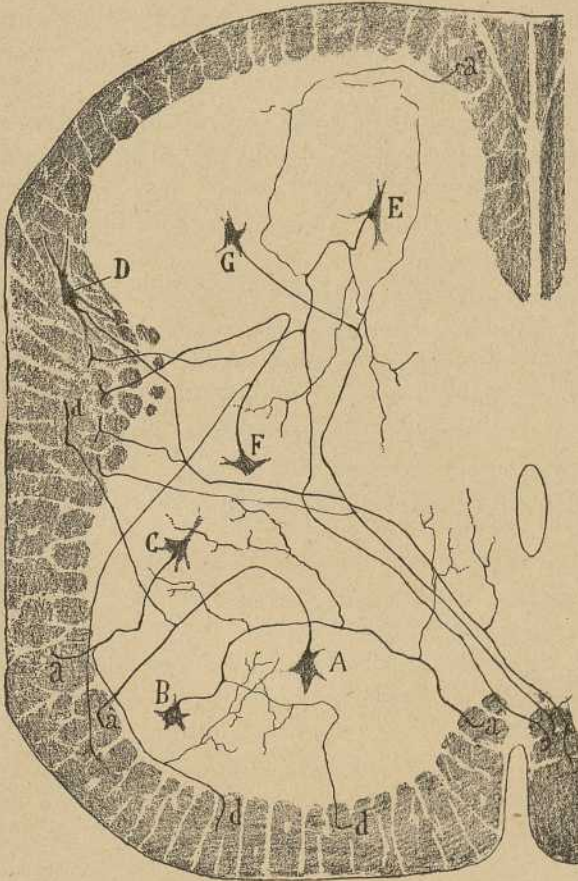


Fig. 110. — Células de axon bi ó multifuncicular tomadas de la médula espinal del ratón recién nacido.—A, célula cuyo axon formaba dos fibras del cordón lateral; B, otra cuyo axon formaba una fibra del cordón fundamental anterior y otra del comisural de su lado; C, célula cuyo axon engendraba un tubo del cordón anterior y otro del lateral; D, G, E, células que además de dar fibras para los cordones de su lado, emitían un tubo para la comisura anterior.

*los cordones de ambos lados.*—Este tipo celular descubierto por nosotros, es el más complicado de todos los de la substancia gris, y su estudio cabal resulta difícil por la enorme distancia de los trayectos recorridos por las ramas del axon. A causa de esta dificultad, no es posible saber si es tan abundante como los otros tipos, pues seguramente en la inmensa mayo-

ría de los casos, tales corpúsculos pasarán inadvertidos por consecuencia de la mutilación, en los cortes, ó de la impregnación incompleta de alguno de sus brazos nerviosos. A pesar de todo, nosotros hemos logrado teñir y observar de un modo completo algunas células de esta especie que presentamos en las figs. 109 y 110.

Las variedades halladas son :

a) Célula del asta posterior, cuyo axon larguísimo ingresa en la comisura anterior, pasando al haz comisural del lado opuesto, suministrando no lejos de su origen un tubo para el cordón lateral (manejo del asta posterior) (fig. 110, G).

b) Células cuyo axon suministra tres tubos, uno para el cordón posterior, otro para el lateral y otro, que es el principal, para el haz comisural del otro lado (fig. 110, E).

c) Células cuyo axon emite una fibra comisural y otra destinada al cordón posterior (fig. 109, C).

d) Células cuyo axon engendra un tubo para el cordón anterior de un lado y otro para el haz comisural del opuesto (fig. 109, A).

Cada uno de los tubos así formados puede dividirse ó nó en la substancia blanca, y si esto ocurre, el número de fibras llega á ser de 4, 6 ó más, según la cuantía de las ramas resultantes de la división inicial. Como en el tipo bifunicular, anteriormente descrito, el axon puede presentar también ramas colaterales distribuídas en la substancia gris.

---

## CAPITULO XIV

### DISPOSICIÓN DE LAS CÉLULAS CORDONALES EN LAS DISTINTAS REGIONES DE LA SUBSTANCIA GRIS

Asta anterior (foco motor, comisural, del cordón lateral, gris intermediario y substancia gelatinosa central). — Asta posterior (columna de Clarke, foco basal interno, vértice y porción basal externa del asta posterior, substancia de Rolando, foco intersticial). — Células de cilindro-eje corto.

Las células funiculares homolaterales, son sin disputa los elementos más abundantes de la substancia gris, en la cual constituyen pléyades, á menudo bien reconocibles, tanto por su limitación topográfica, como por las especiales cualidades morfológicas de las neuronas que las pueblan. Esta particularidad impone un plan expositivo topográfico. A primera vista parece que dichas células debieran estudiarse con arreglo á una clasificación basada en el paradero del axon; y tal criterio sería excelente si cada uno de los focos de substancia gris contuviera células cuyo axon se comportara de igual modo; pero bien al contrario, en muchos focos yacen células de conexión harto diferente, por lo cual la adopción de semejante clasificación implicaría el completo abandono del orden topográfico.

**Asta anterior.** — En otros capítulos hemos reconocido en este territorio varios focos: el motor, el comisural y el del cordón lateral ó foco postero-externo.

*Foco motor.* — Conocida su composición esencial, aquí sólo añadiremos que en él viven constantemente, además de las neuronas motrices, células funiculares, generalmente de pequeña talla, y tal cual corpúsculo comisural.

En la fig. 111 hemos reproducido las células no motrices halladas en el núcleo motor de la médula cervical del feto de gato. La mayor parte de las mismas, estaba representada por elementos de talla mediana, de no muy largas expansiones dendríticas, especialmente concentrados junto á la substancia blanca. En cinco de ellos el axon iba á la porción fundamental del cordón anterior (fig. 111, A, C); sólo en uno (fig. 111, B) se dirigía á la comisura anterior.

Detrás del foco motor, en la base del asta anterior, hállanse numerosas células cuyo axon marcha á la porción fundamental del cordón anterior. Algunas de éstas pueden residir en los límites de la substancia gelatinosa central, tocando al foco intermedio. Al pasar por el núcleo motor dichos

axones, suministran colaterales ramificadas entre los corpúsculos radiculares (fig. 112).

Este desorden en la situación de las neuronas funiculares del cordón anterior, depende verosímilmente de las dislocaciones ocurridas en el asta ventral por consecuencia del desarrollo del núcleo ó núcleos motores. Al emigrar, por causa de la invasión de los robustos corpúsculos motores, los elementos funiculares, se dispersaron hacia las fronteras del foco motor, instalándose en su mayor parte detrás de éste, es decir, en la base del asta anterior, y quedando algunos ya por fuera y detrás, ya delante del mismo, en contacto inmediato del cordón anterior. Sólo unos pocos fueron englobados entre las neuronas motrices.

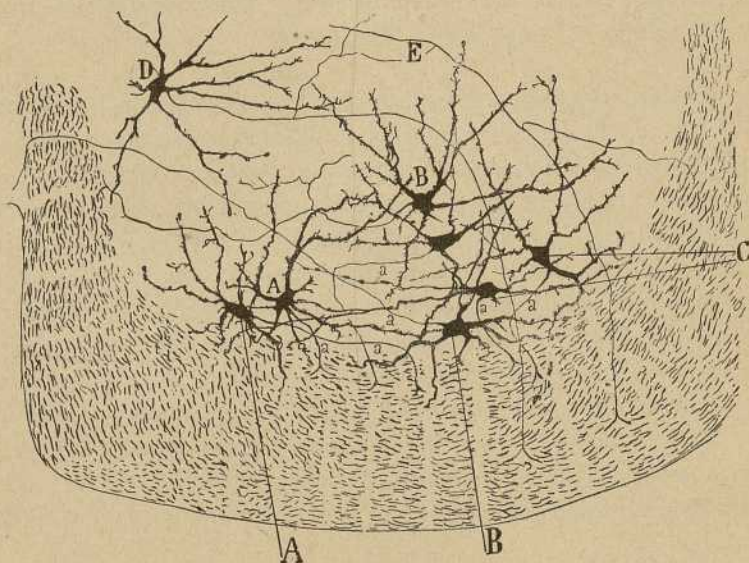


Fig. 111. — Células del cordón anterior residentes en el foco motor y comisural.— A, C, células cuyo axon iba al cordón anterior; B, células cuyo axon iba al manojillo comisural del otro lado; D, E, células cuyo axon iba al cordón anterior.

*Foco comisural.*— Como expusimos oportunamente, la mayor parte de los corpúsculos de este territorio remiten el axon á la comisura anterior; pero hay también células que lo envían á la porción fundamental del cordón anterior, como se veía en D y E, fig. 111. Alguna vez se hallan también elementos cuyo cilindro-eje ingresa en el haz comisural de su lado, lo que prueba que este haz no encierra exclusivamente fibras comisurales.

*Foco del cordón lateral.*— Así llamamos todo el territorio de substancia gris, situado por dentro del cordón lateral, detrás del foco motor, y exteriormente al núcleo gris intermedio. Los límites de este territorio son particularmente indecisos, sobre todo hacia atrás, en que se continúa

con la base del asta posterior. Habiendo, sin embargo, que trazar una frontera posterior, nosotros la fijaremos en un plano transversal que pase por el punto más culminante del manajo ó sistema del asta posterior.

En la fig. 112 hemos reproducido algunos de los elementos más típicos de este foco del feto de gato (región dorsal). Como fórmula general del paradero del axon, cabe afirmar que los elementos más anteriores, fron-

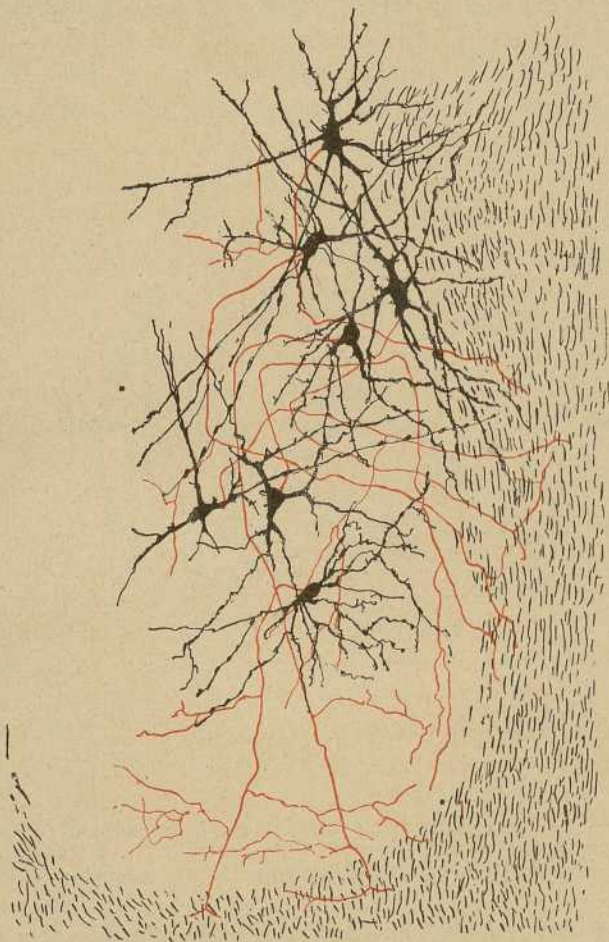


Fig. 112. — Foco del cordón lateral de la médula dorsal del embrión de gato.

terizos del foco motor, lo envían á la porción fundamental del cordón anterior, no sin emitir antes dos ó más colaterales ramificadas en dicho foco; mientras los corpúsculos más posteriormente situados lo remiten al cordón lateral, por delante del sistema del asta posterior, en todo el espacio que media entre éste y los manajos radiculares más externos. Indudablemente algunos axones ingresan también en la región del cordón lateral llamado sistema del foco gris intermediario.



La citada regla tiene sus excepciones, y en la misma figura se ven elementos yacentes en la región más posterior del foco del cordón lateral, que remiten el axon al cordón anterior, generalmente después de trazar un gran rodeo. Todos estos axones suministran colaterales, las unas destinadas á los elementos congéneres de la misma pléyade, pero en su mayor parte distribuídas en el núcleo motor.

En el foco del cordón lateral viven también algunos elementos de axon bicordonal, según hemos visto ya en la fig. 110. Y no faltan tampoco los comisurales. En cambio, no hemos logrado hallar ninguno cuyo axon se incorpore al manajo del asta posterior ó al cordón posterior.

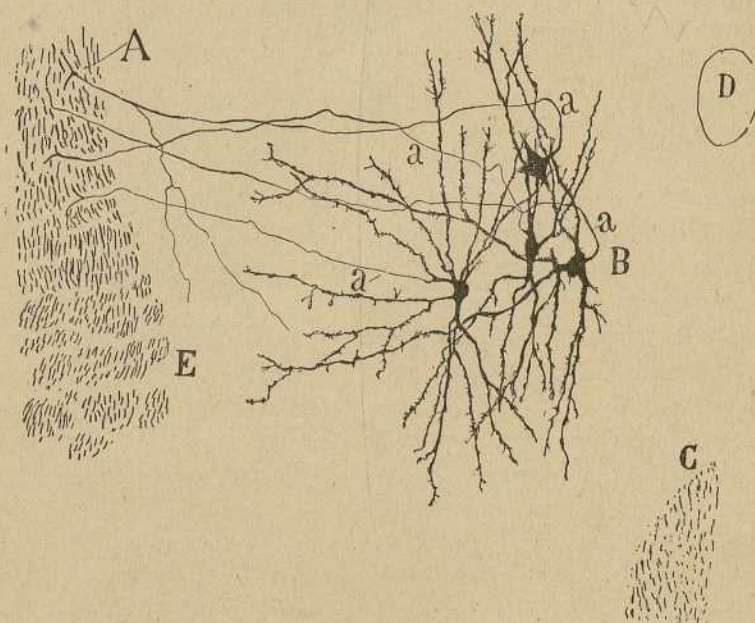


Fig. 113. — Foco gris intermedio de la médula cervical del embrión de gato.—A, sistema del foco intermediario del cordón lateral; B, células de este foco; C, cordón posterior; D, epéndimo; E, manajo del asta posterior; a, axon.

*Foco gris intermediario* (1).—Las células de este foco son de mediano tamaño y se hallan provistas de larguísimas expansiones dendríticas, que podrían dividirse en anteriores, posteriores y externas (fig. 113, B). Las más largas son las dirigidas hacia atrás, las cuales se prolongan paralelamente por entre las colaterales sensitivo-motrices.

En cuanto á los axones, unos pocos se dirigen á la comisura anterior, pero la inmensa mayoría marcha hacia afuera, incorporándose á aquella

(1) Es difícil decir á qué foco de los señalados por los autores en el asta posterior de la médula adulta corresponde este acúmulo; sin embargo, nosotros nos inclinamos á identificarlo con el *núcleo lateral* de Bechterew.

región del cordón lateral que hemos designado *sistema del foco intermedio-diario*. Acaso en el hombre una buena parte de estas fibras ingrese en el fascículo de Gowers. En el gato y rata en donde particularmente hemos coloreado tales axones, la zona de substancia blanca en donde se efectuaba la continuación longitudinal yacía bastante próxima á la substancia gris. La continuación se verificaba ya por acodamiento, ya por bifurcación en rama ascendente y descendente. En su curso, dichos cilindros-ejes emiten algunas colaterales distribuídas de preferencia en el foco del cordón lateral.

*Substancia gelatinosa central.*—Esta zona mal limitada de las demás del asta anterior y posterior, se caracteriza solamente por la pequeñez de sus corpúsculos, que se hallan comprendidos en un plexo apretado de neuroglia.

Tales corpúsculos son en su mayoría fusiformes ó triangulares con las expansiones dirigidas, tanto hacia adelante, como hacia atrás. Las posteriores representan el polo de recepción sensitiva, las anteriores se conexionan quizás con las colaterales del cordón anterior (manejo comisural y fundamental anterior).

Los axones son en su mayoría comisurales anteriores. Alguno, sin embargo, hemos podido seguir hasta la porción anterior del cordón lateral. En dos casos hemos encontrado células robustas estrelladas, con expansiones dendríticas principalmente dirigidas hacia adelante y hacia atrás, y cuyo axon robusto ingresaba en el haz comisural de su lado.

En el hombre la substancia gris central debe ser pobrísima en corpúsculos nerviosos. En el niño recién nacido no hemos logrado impregnar más que células neuróglícas y tal cual fibra nerviosa.

*Asta posterior.*—En ella debemos examinar la columna de Clarke, el foco basal interno, el núcleo intersticial, el vértice y base del asta posterior, la substancia de Rolando, el foco comisural posterior.

*Columna de Clarke.*—Este foco bien desarrollado en el hombre y en los mamíferos, es un acúmulo cilindroide vertical, situado, en la médula humana, inmediatamente por delante y fuera de la prolongación profunda ó fisural del cordón posterior, cerca de la línea media. En los mamíferos, dicha columna puede hallarse un tanto dislocada hacia adelante y afuera, circunstancia ya mencionada por Waldeyer (1), Mott (2), Kölliker (3) y Lenhossék (4), respectivamente para la médula del gorila, el *cebus*, perro y ratón (fig. 114 y 86 A).

(1) Waldeyer: Das Gorilla Rückenmark. *Abhand. de Kas. Akad. der Wissensch. zur Berlin*, 1888.

(2) Mott: Microscopical Examination of Clarkes column in Man, the monkey and the dog. *Jour. of Anat. and Physiol.* Vol. 22, 1888.

(3) Kölliker: *Gewebelehre des Menschens*, &, 6 Aufl. 1894.

(4) Lenhossék: Untersuchungen über die Entwicklung der Markscheiden, &. *Arch. f. micros. Anat.* Bd. 33, 1889.

Consta la columna de Clarke de dos factores : las colaterales sensitivas de que hemos tratado ya y las células nerviosas. A ejemplo de Lenhossék, distinguiremos las células en focales y tangenciales.

Las células focales son las verdaderamente características de la columna de Clarke, como puede verse en las figs. 86 y 114. Trátase de células relativamente voluminosas, de cuerpo más ó menos redondeado, pero provisto de numerosas dendritas prolijamente ramificadas y exclusivamente extendidas dentro del foco. Estas dendritas no marchan según un plano horizontal, sino que se doblan y repliegan en todas direcciones, engen-

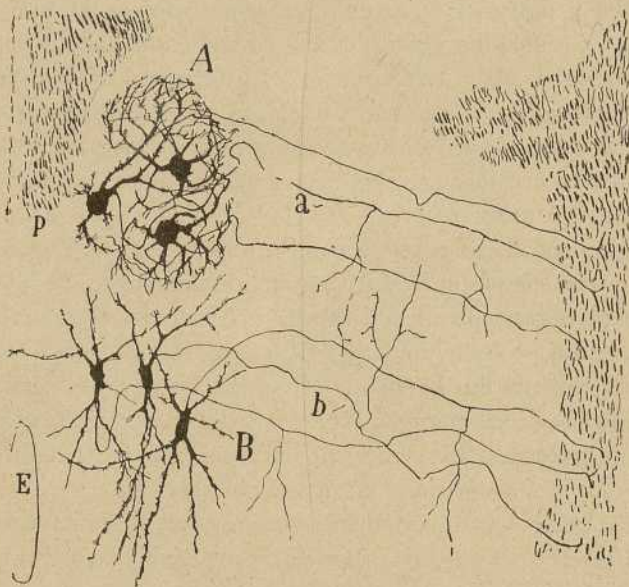


Fig. 114. — Columna de Clarke y foco intermediario de la médula dorsal del ratón recién nacido. — A, columna de Clarke ; B, foco gris intermediario ; P, cordón posterior ; a, axon con colaterales nacido en la columna de Clarke ; b, axones del foco intermediario.

drando uno de los plexos protoplásmicos más tupidos que se conocen. El contorno del soma, y sobre todo, el de las dendritas, aparece erizado de espinas y á veces de apéndices granulados más largos, lo que presta aspecto singular á los referidos elementos. Tales vellosidades, notablemente desarrolladas en el perro y gato, pueden faltar en el hombre, á menos que esta ausencia no obedezca á un defecto de impregnación (1).

(1) En sus figuras relativas á la columna de Clarke del hombre, Lenhossék y v. Gehuchten las presentan sin espinas. Tampoco las hemos visto nosotros en el niño recién nacido. Es posible también que las espinas se formen tardíamente.

La morfología general de la célula varía un tanto según su posición en el foco; las centrales resultan francamente estrelladas; pero las marginales, por consecuencia de emplazar el soma periféricamente y de remitir exclusivamente las dendritas hacia el foco, adoptan, á menudo, figuras piriformes y sobre todo semilunares (fig. 86). Ninguna de sus expansiones gana la comisura protoplásmica posterior.

Como se ve, pues, por la descripción supradicha (confirmada substancialmente por v. Lenhossék, v. Kölliker y v. Gehuchten), los corpúsculos de la columna de Clarke distan mucho de ser pobres en expansiones, conforme creía Obersteiner (1) ó simplemente bipolares, como imaginaba Mott (2).

El axon de las células de la columna de Clarke es difícilísimo de seguir por su curso flexuoso, durante la primera porción de su trayecto, dentro de las fronteras del foco. Por este motivo, en nuestras primeras tentativas de impregnación en el perro y rata recién nacidos no habíamos podido perseguirlo por completo, advirtiendo tan sólo lo vario de su dirección inicial, pues en unas células corría hacia adelante, y en otras hacia afuera. Tampoco Lénhossek, Kölliker y v. Gehuchten han sido más afortunados en sus pesquisas. Recientemente, hemos logrado impregnar en totalidad alguno de dichos axones, en la médula del feto de ratón casi de término.

Como se ve en la fig. 114, tales axones, después de una revuelta inicial, desprovista de colaterales, ganan el contorno externo de la columna, marchan después resueltamente hacia afuera, é ingresan por último en el cordón lateral, donde se continúan con tubos longitudinales, ya á favor de una división en T, ya por mera inflexión. Cuando esto último ocurre, la fibra resultante toma dirección ascendente. El territorio del manojo de Flechsig, en donde tales fibras se instalan, parece ser en el ratón mucho más profundo que en el hombre, probablemente por consecuencia de la emigración al cordón posterior de la vía piramidal cruzada.

Además de esta corriente principal para el cordón cerebeloso, acaso salgan también de la columna de Clarke axones para la comisura anterior. En el perro recién nacido hemos logrado seguir por dos ó tres veces cilindros-ejes dirigidos hacia adelante, como si se propusieran ganar la comisura; pero debemos confesar que nunca hemos perseguido tales axones hasta el rafe: no cabe, por tanto, excluir la posibilidad de que, tras un curso postero-anterior inicial, aquéllos cambien de orientación para incorporarse al cordón lateral.

Los axones de la columna de Clarke, constitutivos del haz cerebeloso

(1) *Obersteiner*: Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig, u. Wien, 1892.

(2) *Mott*: The bipolar cells of the spinal Cord and their connections, *Brain*, tomo IV, 1890.

de Flechsig, están provistos de una vaina medular, lo que se sabe bien, gracias á las investigaciones realizadas mediante el método Weigert-Pal. Lenhossék cree, y nosotros estamos de acuerdo con él, que dicha vaina medular comienza en tales fibras por fuera de la columna, inmediatamente después de transponer sus fronteras. En su trayecto horizontal, los referidos axones no suelen emitir colaterales; sin embargo, en un caso, como aparece en *a*, fig. 114, se veían dos colaterales ramificadas en la substancia gris del foco del cordón lateral. Hasta hoy no hemos sorprendido nunca axones consagrados al cordón de Burdach, ó al de Goll, contra el dictamen de Takacs (1), Bechterew (2) y Flechsig, autores que, habiendo trabajado con los métodos que colorean exclusivamente la mielina, han debido cometer el error de tomar por cilindros-ejes directos muchas colaterales sensitivas para la columna de Clarke.

A más de la demostración anatómica directa, que creemos haber sido los primeros en dar, existen otros datos valiosos que hablan en pro de la terminación, en el sistema de Flechsig, de los axones nacidos en las células de la columna de Clarke. En las preparaciones donde la mielina se muestra coloreada, ya hace tiempo que Kölliker (3), Gerlach (4), pero más especialmente Flechsig (5), notaron ciertos hacecillos nerviosos emergentes de la columna de Clarke, los cuales, cruzando transversalmente la substancia gris, ganaban la porción superficial del cordón lateral. Tales manojos, según hace notar Flechsig, pueden estudiarse muy bien, gracias á su precoz medulización en el feto humano de 35 centímetros, es decir, en una época en que casi todas las colaterales de la substancia blanca carecen todavía de forro mielínico. Mott (6) ha probado, además, que la destrucción de la columna de Clarke, acarrea la degeneración secundaria de los tubos longitudinales de la vía cerebelosa de Flechsig.

Las *células limitantes* son pocas en número, y su forma es triangular ó en huso, yaciendo tanto en el contorno antero-interno como en el antero-externo de la columna de Clarke. Casi todas sus expansiones marchan en sentido antero-posterior, y las anteriores ingresan en parte en el foco gris intermediario. Añadamos todavía, dendritas penetrantes en el espesor de la columna de Clarke, y algunas pocas destinadas á la comisura protoplásmica posterior.

(1) *A. Takacs*: Ueber die hinteren Wurzelfasern im Rückenmark. *Neurol. Centralbl.* Bd. I, 1887.

(2) *Bechterew*: Ueber die hinteren Nerven-Wurzeln, ihre Endigung in der grauen Substanz &. *Arch. f. Anat. und. Physiol. Anat. Abtheil.* 1887.

(3) *Kölliker*: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 5 Auff., 1867.

(4) *Gerlach*: Rückenmarck *Stricker's Handbuch*, 1871.

(5) *Flechsig*: Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig, 1878.

(6) *Mott*: The bipolar cells of the spinal Cord and their connetions. *Brain*, tomo IV, 1890.

El axon es fino, nace á menudo de una dendrita y toma dos derroteros; en unas células dirígese resueltamente al cordón lateral (sistema del foco intermediario y regiones próximas); en otras gana directamente la comisura anterior.

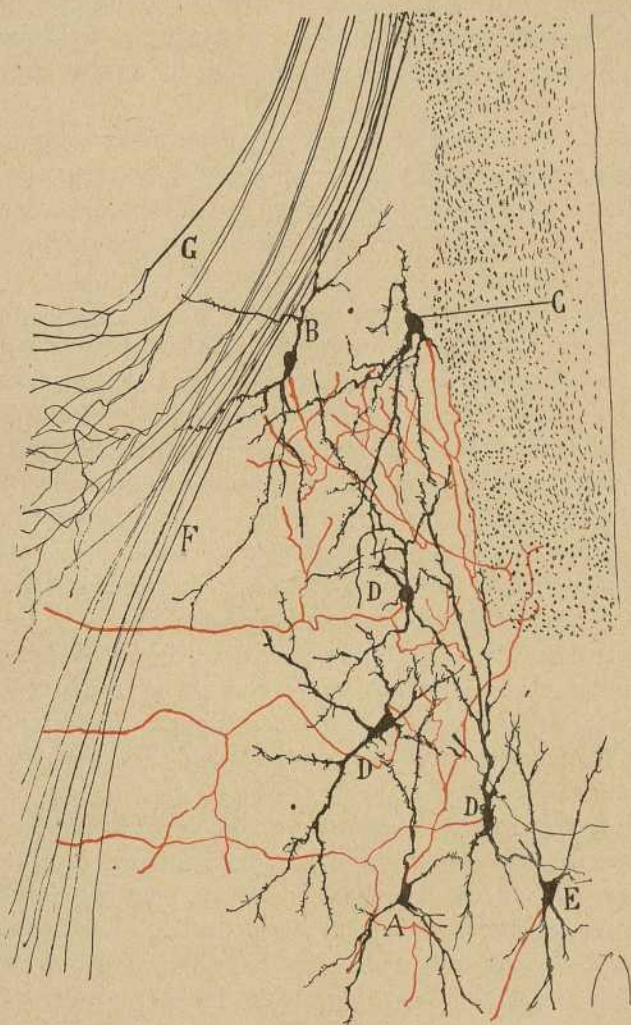


Fig. 115.— Foco basal interno del asta posterior de la médula lumbar del gato recién nacido. — A, B, C, células cuyo axon iba al cordón posterior; D, células cuyo axon iba al cordón lateral; E, células cuyo axon marchaba hacia adelante; F, manojo sensitivo-motor; G, colaterales para el asta posterior.

Células estrelladas del tipo de las limitantes hemos creído ver en algún caso dentro del territorio mismo de la columna de Clarke; pero no habiéndose mostrado en nuestras recientes impregnaciones, nos inclina-

mos á estimarlas como tipos pequeños un tanto transformados de la célula vellosa característica de este foco.

*Foco basal interno del asta posterior.* — Ya hemos dicho que en la región cervical y porción media é inferior de la lumbar, donde no existe columna de Clarke, se muestra un foco triangular, constituído por elementos de pequeña ó de mediana talla. Este foco limitase hacia afuera por el manajo sensitivo-motor, y hacia adentro por el ala fisural del cordón posterior. Por dentro y adelante se confunde con la comisura posterior.

En la fig. 115 reproducimos algunas de las células de este foco, tomadas de la médula lumbar del gato recién nacido. Nótese su pequeñez, su figura globulosa, triangular ó estrellada y lo vellosa de sus dendritas, las cuales no suelen traspasar con sus ramificaciones las fronteras del citado territorio.

El axon marcha en diversidad de direcciones. En algunos elementos, como se veía en A, B y C, se incorporaba á la porción profunda del cordón posterior (zona cornu-comisural de Déjérine); en su itinerario emitía varias colaterales ramificadas dentro del foco.

El envío de axones al cordón posterior, lo hemos determinado, no sólo en la médula de las aves, donde es frecuente, sino también en la de los mamíferos recién nacidos (rata, ratón y gato). Estas fibras endógenas del cordón posterior, han sido recientemente confirmadas por Lenhossék, que las ha visto en los mamíferos y en el hombre. En cambio, Kölliker y van Gehuchten no han tenido la suerte de impregnarlas.

En otras células (fig. 115, D), el cilindro-eje, después de trazar una pequeña revuelta, corría directamente hacia afuera, cruzando el haz sensitivo-motor y ganando el manajo lateral (haz del asta posterior).

Por último, en unos pocos elementos (E), el axon fue seguido hasta cerca de la comisura anterior.

En el foco basal interno se distribuyen también numerosas colaterales finas, brotadas de la porción profunda anterior del haz de Burdach, ó de su formación equivalente. El plexo engendrado por las delicadas ramitas de tales fibras es sumamente intrincado y rico. En él colaboran sin duda las colaterales delgadas nacidas de los tubos longitudinales de la región más anterior, es decir, de los tubos no continuados con las raíces posteriores. En este foco hemos visto también acabar algunas fibras terminales del cordón de Burdach (punción profunda), probablemente continuada con tubos radiculares sensitivos.

La existencia de axones del foco basal consagrados al cordón posterior, es un hecho de cierta importancia, porque explica algunos de los resultados conseguidos por los métodos de la anatomía patológica. Por ejemplo, en la tabes, durante la cual la degeneración del cordón posterior gana progresivamente todas las fibras sensitivas, la porción profunda

de dicho cordón ofrece un campo incólume que P. Marie (1) llama *zona cornu-comisural*. Los axones de esta región, representarían vías cortas cuyo origen, según este autor, serían las células del asta posterior. Al revés, en ciertas mielitis (parálisis, pelagra), los elementos del asta posterior se alteran, y, como consecuencia de ello, las fibras de la zona cornu-comisural, se presentan solamente degeneradas. Con todo, la interpretación de este hecho no nos parece correcta; pues si realmente fueran destruidas las células del asta posterior, la principal zona degenerativa debería encontrarse, no en el cordón posterior, sino en el cordón del asta posterior (cordón limitante lateral de Flechsig), paradero general de la inmensa mayoría de los axones nacidos en el asta dorsal y substancia de Rolando. Más adelante, al tratar de las raíces posteriores, volveremos á ocuparnos en este asunto.

*Núcleo intersticial.* — Diversos autores han señalado la presencia de células en la substancia blanca de la médula espinal, á más ó menos distancia de las astas. Semejante dislocación no es privativa de la médula, pues ocurre también en otros centros, en el cerebro y cerebelo, como tendremos ocasión de ver más adelante.

Las células intersticiales ó dislocadas de la médula, han sido vistas por diversos autores, singularmente por Stilling (2) y Sherrington (3), quien los descubre en distintos parajes de los cordones. Hay, sin embargo, un territorio del cordón lateral donde son extremadamente abundantes; tal sucede con los tabiques del *processus reticularis* de los autores, es decir, en los intervalos separatorios de los haces del cordón del asta posterior. La constancia y dimensión de este acúmulo gris, que alcanza el máximo de su desarrollo en la región cervical y bulbo, nos parece autorizar la designación de *núcleo intersticial* con que nosotros lo conocemos.

Las células de este foco reticulado son robustas y su forma dominante es la triangular con largos brazos ondulantes que corren entre los haces de substancia blanca, acomodándose á los contornos de éstos. En las células más profundas ó internas, algunos de tales apéndices ganan la substancia gris inmediata, poniéndose en contacto con las colaterales circulantes por la región intermediaria y núcleo del cordón lateral. Pero en los corpúsculos más periféricos, casi todas las dendritas se ramifican en pleno foco intersticial. Los axones toman variedad de direcciones: 1.<sup>a</sup> Unos

(1) P. Marie: Etude comparative des lesions medullaires dans la paralysie générale et dans la tabes. *Gazette des Hôpitaux*, 67, Année, 1894.

— Sur l'origine exogène ou endogène des lesions du cordon posterieur étudiées comparativement dans le tabes et dans la pellagra. *La Semaine medicale*, vol. 14, 1894.

(2) B. Stilling: Ueber Medulla oblongata. Erlangen, 1843.

(3) Cl. S. Sherrington: On outlying nerve cells in the mammalian spinal cord. *Philos. Transact. Royal Soc.*, CLXXXI, 1890.



después de un enorme trayecto durante el cual cruzan gran parte de la substancia gris, ganan la comisura anterior é ingresan en el cordón comisural del opuesto lado; 2.<sup>a</sup>, en otras células el axon se continúa con un tubo del cordón lateral (región anterior); 3.<sup>a</sup>, en dos casos pudimos seguirlos hasta más allá de la línea media en la comisura posterior (fig. 116, E); 4.<sup>a</sup>, y, finalmente, en dicho foco vive también algún corpúsculo funicular bilateral, como, por ejemplo, el que dibujamos en la fig. 110, D, cuyo

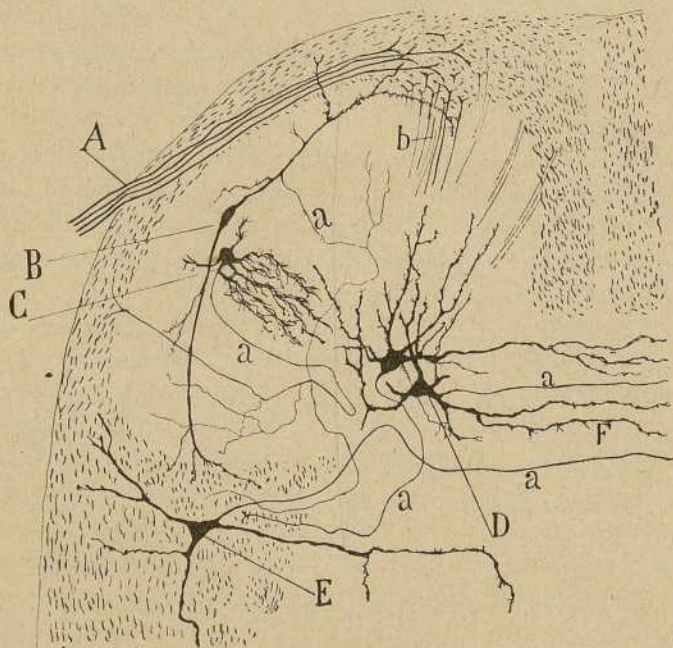


Fig. 116.—Algunas células del asta posterior del embrión de pollo de quince días. A, raíz posterior; B, célula transversal de la substancia de Rolando; C, célula de esta substancia; D, célula del centro del asta posterior cuyo axon iba á la comisura posterior; E, célula intersticial también comisural posterior; F, comisura protoplásmica posterior.

axon, destinado á la comisura anterior, emitía una rama continuada con un tubo del cordón lateral (manejo del asta posterior).

Las colaterales de este foco provienen de los fascículos del cordón del asta posterior. Existen también colaterales sensitivas directas que penetrarían por detrás, es decir, por el territorio de la base del asta posterior. Tales colaterales sensitivas hállanse más desarrolladas en el bulbo raquídeo, donde las hemos estudiado recientemente (1).

*Vértice y porción basal externa del asta posterior.* — Aunque, macroscó-

(1) Cajal: Nueva contribución al estudio del bulbo raquídeo. *Rev. trimestr. microgr.* fasc. 2, Junio 1897.

picamente, pueden separarse muy bien estas dos regiones, la identidad de estructura de ambas, y sobre todo la semejanza del paradero del axon de sus células nos obliga á englobarlas bajo una descripción común (1).

Los corpúsculos del asta posterior son triangulares ó estrellados, y desde el punto de vista de la talla podrían distinguirse en gigantes y medianos.

Estos son las más numerosos y ocupan, sin orden marcado, todo el territorio de la base (parte externa) y vértice del asta posterior, dentro de cuya área extienden sus apéndices dendríticos, que ofrecen la particularidad de ser notablemente vellosos. Por la dirección pueden distinguirse estos apéndices en posteriores, internos, anteriores y externos.

Las expansiones posteriores, en número de una ó dos ó tres, marchan hacia atrás, dicotomizándose una ó dos veces en el territorio del vértice del asta, y á menudo invaden la substancia de Rolando, para terminar arborizándose ya en el espesor de un lobulillo de ésta, ya á lo largo y en el espesor de los meridianos de colaterales sensitivas que cruzan dicha substancia. Semejante conexión es interesante, pues revela que las células del asta posterior reciben la irritación sensitiva, no sólo por su cuerpo, sino por sus ramas posteriores, pudiendo ocurrir que con éstas se enlacen distintas colaterales que con aquél (fig. 90, A).

Las ramas internas, en muchas células no parecen franquear el territorio del asta posterior; pero en otras se advierte que, después de cruzar la línea media, ordinariamente por la parte posterior de la comisura gris, se ramifican en la porción interna del asta posterior del otro lado (figura 116, F). Engéndrase de esta suerte una *comisura protoplásmica posterior*, mencionada primeramente por nosotros en los reptiles, por Cl. Sala en los batracios y confirmada después por nosotros en las aves y mamíferos. A favor de esta comisura, las neuronas de un lado pueden entrar en relación con las colaterales sensitivas del otro.

Las *ramas anteriores* llegan, ramificándose en ocasiones, hasta la substancia gris intermediaria; y las *ramas externas* contornean á menudo la frontera externa de la substancia de Rolando ó penetran en el foco intersticial del cordón lateral.

El tipo gigante, sólo lo he estudiado bien en las aves (2). Se caracteriza, no sólo por su talla mayor, sino por la robustez y longitud de sus expansiones dendríticas, de las cuales las posteriores cruzan todo el espesor de la substancia de Rolando, ramificándose en el límite posterior de

(1) En esta región comprendemos las *células medias* de Waldeyer, los corpúsculos solitarios y *foco basal posterior* de otros autores. Y no los separamos, porque es imposible hallar en la médula adulta y embrionaria fronteras individualizadoras de los mismos, ni caracteres morfológicos especiales en las células de cada uno.

(2) Cajal: La structure fine de la moelle epinière. *Atlas der pathologische Histologie der Nervensystems*. Berlín, 1895.

ésta, en tanto que las internas cruzan la comisura posterior, llegando hasta el centro del asta ventral del lado opuesto (fig. 117, B).

El axon de las células del asta posterior es de diverso calibre; brota ya del soma, ya de una dendrita anterior ó externa, y traza á menudo alguna revuelta de concavidad externa en el mismo espesor del asta ventral, á la cual suministra casi constantemente algunas colaterales. Ciertos cilindros-ejes emiten dos colaterales: una ramificada en el vértice, otra en la base del asta posterior.

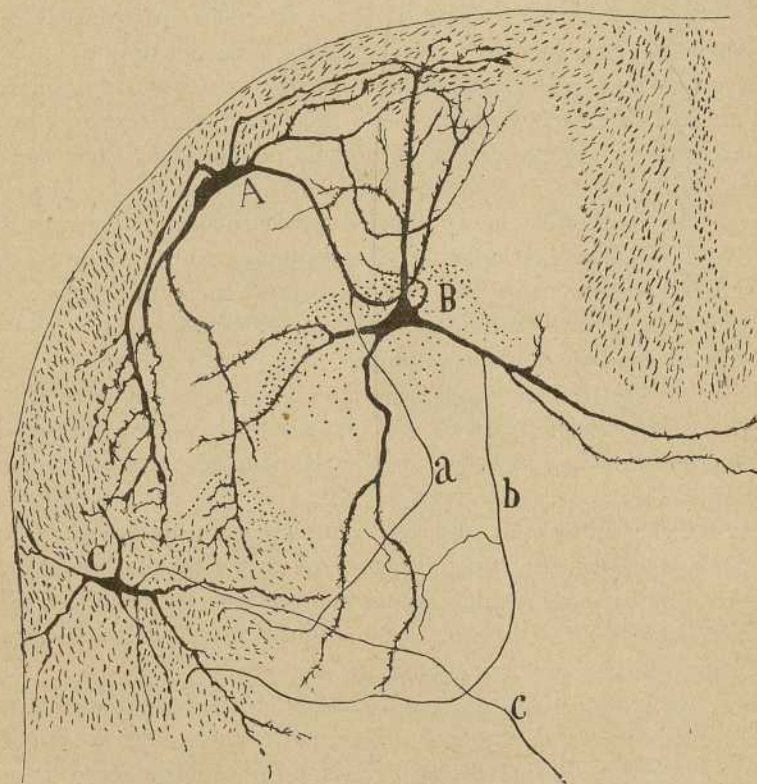


Fig. 117. — Células del asta posterior del embrión de pollo de diecinueve días de incubación. — A, célula marginal robusta; B, célula gigante del centro del asta posterior; C, célula del foco intersticial; a, b, c, axones.

Tocante al paradero del axon, hoy se conoce perfectamente, gracias á la precisión con que puede observarse en las preparaciones de la médula embrionaria coloreada con el cromato de plata. Como nosotros hemos demostrado, tanto en las aves como en los mamíferos, en la inmensa mayoría de los casos, dicho axon dirígese hacia adelante y hacia afuera, y se incorpora al llamado manojito limitante del cordón lateral, continuándose con un tubo longitudinal de éste, ora por acodamiento, ora por bifurca-

ción. La fijeza de esta relación nos ha compelido á designar dicha región del cordón lateral, *manejo ó cordón del asta posterior* (fig. 116, a).

Además de los axones destinados al cordón lateral, que constituyen en realidad la inmensa mayoría, se encuentran también algunos incorporados á la comisura anterior. En su camino hacia adelante, los axones comisurales anteriores emiten colaterales para el territorio del asta posterior. Por lo demás, la existencia de tubos nerviosos dirigidos desde el asta posterior á la comisura, había sido observada ya por Edinger (1), pero este autor no pudo determinar su origen y naturaleza, por haber empleado exclusivamente los colorantes de la mielina. La presencia de estos largos axones comisurales ha sido confirmada por Cl. Sala (2) en los batracios. Según Lenhossék (3), no existirían en el hombre, dictamen que nos parece prematuro, pues no se ha estudiado suficientemente la médula embrionaria humana para decidir de la naturaleza y paradero de todas las fibras nacidas en el asta posterior.

En dos ó tres ocasiones hemos hallado células cuyo axon se dirigía á la porción profunda ó ventral del cordón posterior. Tales corpúsculos nos parecen rarísimos en el centro y porción principal ó basal externa del asta posterior; en cambio, como ya expusimos anteriormente, abundan relativamente en el foco basal interno.

Por último, en el asta posterior, son particularmente abundantes las células de cilindro-eje complejo ó multicordonal, tanto del tipo monolateral, como del bilateral; de ellas nos hemos ocupado anteriormente (figuras 109 y 110).

*Foco comisural posterior.* — En las regiones lumbar y cervical, el rafe ó línea media correspondiente al centro de la comisura posterior contiene multitud de células nerviosas, generalmente de mediana ó pequeña talla y de figura de huso ó triangular. Estas células están dispuestas irregularmente, orientando sus expansiones en todos sentidos, aunque dominando el antero-posterior. Muchas de sus dendritas cruzan el rafe y contribuyen á engendrar la comisura protoplásmica posterior. En la región dorsal, dicho foco disminuye, quedando reducido á unas pocas células situadas entre, detrás y delante de las dos columnas de Clarke.

Del axon poco podemos decir. En algunas células fue seguido hasta el cordón lateral (cordón del asta posterior), pero en muchas de ellas lo flexuoso del trayecto imposibilitó la persecución completa de la expansión funcional.

El foco comisural posterior sólo se halla bien desarrollado en los embriones y animales recién nacidos, siendo muy posible que en el adulto

(1) *Edinger*: Vergleichend-Entwicklungsgeschichte und anatomische Studien in Bereiche des central Nervensystems. *Anat. Anz.* Jahr. IV, 1889.

(2) *Cl. Sala*: Estructura de la médula espinal de los batracios, 1892, Barcelona.

(3) *Lenhossék*: Der feinere Bau des Nervensystems, &. 2. Aufl. 1895, Berlin.

muchas de sus células emigren al foco basal interno del asta posterior ó á la substancia gris intermediaria. Por lo demás, las células de dicho foco parecen ponerse en contacto con las ramificaciones de la comisura gris, cuyos manojos anterior y medio representan, como ya dijimos, colaterales del cordón lateral.

**Substancia gelatinosa de Rolando.**— Cuando se observa esta substancia en las preparaciones teñidas con carmín ó hematoxilina, previa inducción en el bicromato, se presenta como un limbo transparente finamente granuloso, salpicado de núcleos, y cruzado de atrás á adelante, por numerosos hacecillos de tubos medulados. Imposible determinar en tales preparados la estructura velada bajo el citado aspecto granuloso; así que no es de extrañar la anarquía de opiniones que ha reinado en la ciencia tocante á la naturaleza de esta substancia, hasta el momento en que, convenientemente aplicado el método de Golgi, brilló un rayo de luz en tan oscuros dominios.

El primero que diferenció este particular territorio del asta posterior, fue Rolando (1), quien lo definió como una substancia blanda, de aspecto más gelatinoso que la del resto del asta posterior. La forma, así como la distribución topográfica de la misma, fueron cuidadosamente examinadas por Clarke (2), Lissauer (3) y Waldeyer (4). A estos dos últimos autores se debe la distinción de dicha substancia en dos zonas, anterior ó substancia gelatinosa propiamente dicha, y la capa ó limbo marginal (*capa zonal* del asta posterior de Waldeyer, *zona esponjosa* de la substancia gelatinosa de Lissauer). Esta última viene á ser un delgado forro de substancia gris ordinaria, compuesta de gruesas células que sirve de frontera entre el cordón posterior y la substancia gelatinosa.

Tocante á la estructura de la substancia gelatinosa, cada autor puede decirse que profesaba una opinión particular, fundada, como no podía menos de suceder, dada la penuria de los métodos, en observaciones insuficientes.

Para Kölliker (5), Gierke (6), H. Virchow (7) y Waldeyer, dicha substancia contendría células nerviosas; pero habiendo empleado los métodos ordinarios, no pudieron establecer ni la forma de las dendritas, ni la existencia y naturaleza del axon.

(1) *S. Rolando*: Ricerche anatomiche sulla struttura del Midollo spinale. Torino, 1824.

(2) *Clarke*: Further researches on the Grey substance of the spinal Cord. *Phylos. Transac.*, 1859.

(3) *Lissauer*: Beitrag zur Faserverlauf in Hinterhorn des menschlichen Rückenmarks & *Arch. f. Psychiatrie*. Bd. XVII, 1886.

(4) *Waldeyer*: Das Gorilla Rückenmark. *Abhandl. d. Kais. Akad. der Wissench. zu Berlin*, 1888.

(5) *Kölliker*: Gewebelehre, Aufl. I, 1867.

(6) *Gierke*: Die Stützsubstanz de Centralnervensystems. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 26, 1886.

(7) *H. Virchow*: Ueber Zellen in des Substantia gelatinosa Rolandi. *Neurol. Centralbl.* Bd. VI, 1887.

Para ciertos autores, tales como Gerlach (1) y Bechterew (2), dicha substancia vendría á ser un acúmulo de células neuróglícas. Algunos como Corning (3) y Lachi (4), se inclinan á considerarla formada de corpúsculos nerviosos mantenidos en estado embrionario y derivados del epitelio primordial. Por su parte, Lenhossék (5), la supuso de naturaleza francamente epitelial y producida por una concentración de células ependimales destinadas á prestar solidez y resistencia á la porción posterior de la médula. En fin, Golgi (6), tuvo la fortuna de confirmar con su método la naturaleza nerviosa de los corpúsculos de la substancia de Rolando, donde halló sus dos clásicos tipos ganglionares, aunque sin precisar la morfología y posición de las células ni determinar el paradero de sus axones.

Nuestras investigaciones (7), recaídas en los embriones de ave y mamífero, llenaron estos vacíos, demostrando, entre otros detalles, un hecho esencial, á saber: que la mayor parte de los pequeños corpúsculos de la substancia de Rolando, son células funiculares cuyo axón está principalmente destinado al cordón del asta posterior. Las ulteriores pesquisas de Cl. Sala (8), Lenhossék (9), han confirmado substancialmente los resultados de nuestros trabajos.

Para estudiar cómodamente la substancia de Rolando, es preciso, á ejemplo de Waldeyer, comenzar por separar dos zonas concéntricas: *la substancia de Rolando propiamente dicha, y el limbo ó capa marginal.*

*La substancia de Rolando* consta de los siguientes factores: colaterales de paso, colaterales propias, células nerviosas pequeñísimas y corpúsculos neuróglícos.

*Colaterales de paso.*—Son los hacecillos que, según hemos indicado varias veces, cruzan la substancia de Rolando de atrás á adelante para dis-

(1) Gerlach: Artículo *Rückenmark* del Manual de Stricker, 1871.

(2) Bechterew: Ueber einen besonderer Bestandtheil der Lendenstränge der Rückenmarks, *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1886.

(3) Corning: Ueber die Entwicklung der Substantia gelatinosa Rolando beim Kaninchen. *Arch. f. mikros. Anat.*, 1888, Bd. 35.

(4) Lachi: Sulla origine della sostanza gelatinosa di Rolando. *Estr. degli Atti dell' Acad. med. Chir. di Perugia*, Vol 1.º, 1889.

(5) Lenhossék: Untersuchungen über die Entwicklung der Markscheides, & im Rückenmark der Maus. *Arch. f. mikros Anat.*, Bd. 35, 1889.

(6) Golgi: *Loc. cit. Anat. Anzeiger*, n.º 14 y 15, 1890.

(7) Cajal: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Abril 1890. Barcelona.

— Pequeñas contribuciones, etc. Véase *La substancia gelatinosa de Rolando*. Agosto 1891. Barcelona.

— Los ganglios y plexos nerviosos del intestino y pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y simpático. Madrid, 1896, pág. 41.

— Atlas der pathologisches Histologie des Nervensystems. IV Lief. *L'Anatomie fine de la moelle épinière*, planch. IV y V. Berlin, 1895.

(8) Cl. Sala: Estructura de la médula espinal de los batracios. Febr. 1892. Barcelona.

(9) Lenhossék: Der feinere Bau des Nervensystems. 2 Aufl. Berlin 1895.

tribuirse por distintas comarcas de la substancia gris. Entre estos haces destacan dos ó tres muy robustos, que atraviesan oblicuamente el tercio interno de dicho territorio (sistema de colaterales llamado *sensitivo-motor*). Todos estos haces segmentan la referida substancia en lobulillos ó segmentos meridianos de espesor desigual, dentro de los cuales habita una pléyade de corpúsculos nerviosos.

*Células.* — Son pequeñísimas, las más diminutas de la médula espinal, de cuerpo estrellado, fusiforme ó piriforme, y se reconocen fácilmente por el número considerable de sus finas dendritas, así, como por el aspecto veloso y curso enredado y como laberíntico de las ramificaciones de éstas. Semejantes dendritas son extraordinariamente abundantes en cada lobulillo y de su mezcla y entrecruzamiento, resulta un plexo protoplásmico de enorme complicación. Esa fina apariencia granulosa ó plexiforme ofrecida por las preparaciones ordinarias teñidas en carmín ó hematoxilina, débese á la indistinta percepción de todas estas delicadas expansiones, las que, en los cortes finos, se muestran en su mayor parte seccionadas de través.

El intrincamiento extremo del mencionado plexo de la substancia de Rolando de la médula adulta, ha sido la causa de que, en mucho tiempo, aun con el cromato de plata, haya sido imposible determinar la morfología de las células y la marcha del axon. A fin de paliar y aun descartar del todo tan graves dificultades analíticas, hay que recurrir, como lo hemos hecho nosotros, á la médula embrionaria, escogiendo la época en que las células, todavía incipientes, presentan una forma sencilla y un axon relativamente espeso y casi desprovisto de revueltas. Tal ocurre en la médula de pollo desde el quinto al décimo día de la incubación. Un examen fructuoso en los mamíferos, exige también fetos tempranos; en el gato, ratón ó rata recién nacidos, la complicación de los trayectos es ya tan grande, que es sumamente raro poder seguir enteramente el axon de un corpúsculo de la substancia de Rolando.

En la fig. 118 reproducimos algunas células de la substancia de Rolando del embrión del pollo de diez días. Desde luego llama la atención la figura fusiforme de la mayor parte de las células y el curso de las dendritas, casi todas las cuales marchan ya hacia atrás ya hacia adelante. Algunas de ellas ganan la substancia blanca del cordón posterior, terminando por grumos redondeados. Existen también elementos francamente estrellados, cuyas expansiones corren en todas direcciones, aunque dominando siempre la antero-posterior.

Si en vez de estudiar las médulas embrionarias del séptimo al décimo día, examinamos las del decimoséptimo al decimonoveno día de la incubación ó las de los mamíferos recién nacidos, notaremos que el aspecto de los corpúsculos de Rolando ha variado mucho. Las dendritas se han multiplicado notablemente; pero, en cambio, muchas de ellas se han retraí-

do, abandonando la substancia blanca y quedando confinadas en el interior de un lobulillo. Consérvase aún la disposición general radiada con los dos fascículos de dendritas, anterior y posterior, los cuales aparecen ahora guarnecidos de numerosos apéndices colaterales. La riqueza y delgadez de las expansiones y el aspecto vellososo de las mismas, presta á estos corpúsculos gran parecido con los elementos de neuroglia de la substancia gris (fig. 121).

Todos estos elementos yacen íntimamente entremezclados y sin orden aparente. Sin embargo, por su situación y morfología pueden separarse dos tipos : 1.º *Corpúsculos fronterizos*, es decir, situados posteriormente, en contacto de la zona marginal de Waldeyer, y caracterizados por ofrecer

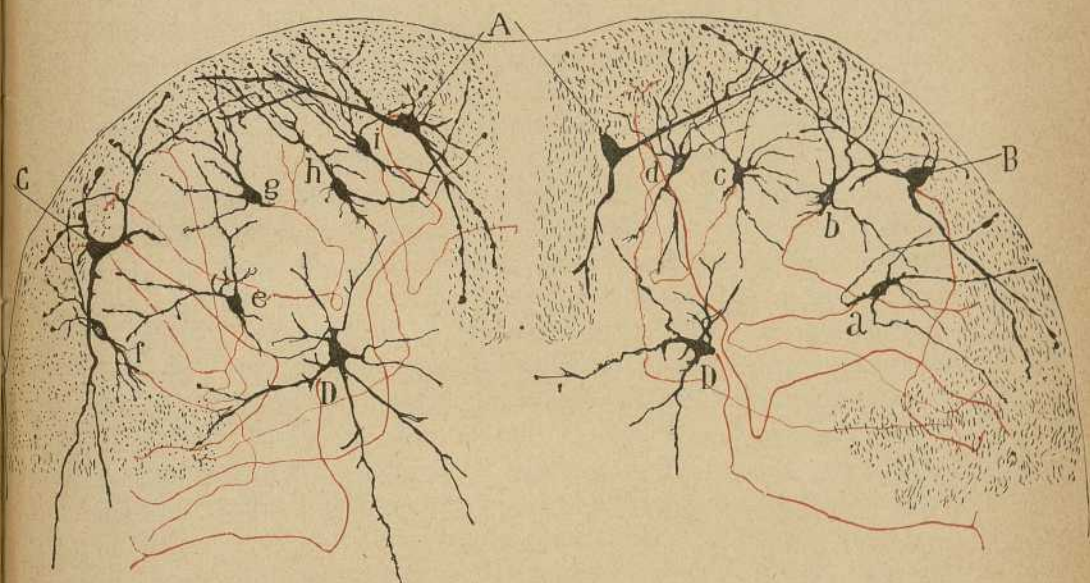


Fig. 118.—Células de la sustancia de Rolando del embrión de pollo de diez días. — A, B, C, células gruesas de la zona marginal ; D, células del centro del asta posterior ; a, b, h, f, células cuyo axon va al manojito del asta posterior ; c, i, g, células cuyos axones iban al cordón posterior ; e, célula cuyo axon bifurcado formaba dos fibras del cordón posterior.

el soma ovoideo, piriforme ó semilunar, y expansiones dendríticas exclusivamente dirigidas hacia adelante ó los lados y á menudo dispuestas en un penacho postero-anterior (fig. 121, C, F, I); y 2.º, *corpúsculos centrales y anteriores*, en su mayor parte fusiformes ó estrellados, dirigidos en sentido meridiano y provistos muy á menudo de los dos citados penachos protoplásmicos, anterior y posterior (fig. 121, D, G, H).

Entre los corpúsculos centrales ó de la zona principal se ven algunos notables por su dirección transversal ú oblicua (fig. 121, B) y su figura correctamente en huso. Como consecuencia de esta orientación y de la gran



longitud de los apéndices polares, las ramas de éstos pueden entrar en conexión con dos ó más lobulillos distantes. Para evitar perífrasis llamaremos á estos elementos *corpúsculos transversales*.

A fin de completar el examen morfológico de las células de Rolando, es preciso apelar á los cortes longitudinales de la médula. Cuando estos cortes son tangenciales ú oblicuos, y recaen en la médula de mamíferos recién nacidos (en donde los elementos de Rolando se pueden estimar como casi del tódo modelados), se advierte que los mencionados corpúsculos constituyen series verticales separadas por tabiques longitudinales ocupados por los haces de colaterales de paso (fig. 119, C). Cada serie está representada por los elementos de un solo lobulillo, los cuales se muestran aplanados en sentido transversal y con un gran número de expansiones ascendentes y descendentes. El predominio de estos apéndices enseña que, en realidad, la forma de la mayor parte de los corpúsculos de Rolando no es alargada en sentido radial, como parecía acreditarlo su aspecto en los cortes transversales, sino alargada en sentido vertical. Tales prolongaciones verticales quedan perfectamente confinadas dentro de cada serie, la cual contiene un plexo longitudinal protoplásmico continuo. Esto da razón del por qué las colaterales de la substancia de Rolando marchan también longitudinalmente; trátase de un fenómeno de acomodación de éstas á la orientación y posición del citado plexo protoplásmico.

*El axon* de las células de la substancia de Rolando, es finísimo y se caracteriza por las grandes revueltas que traza en su camino hasta arribar á la substancia blanca. De ordinario, brota, no del soma, sino de una gruesa dendrita, y en ocasiones á gran distancia del cuerpo celular.

El trayecto inicial del axon es muy intrincado, y á esta causa se debe lo tardío del descubrimiento de su paradero terminal. En los corpúsculos de la hilera posterior suele adoptar primeramente una dirección marginal, para hacerse después postero-anterior; pero en los corpúsculos centrales, este trayecto es muy vario, irregularizado por grandes circunflexiones, hasta que el axon abandona el territorio de las células de origen.

En la médula embrionaria muy temprana del pollo (del quinto al noveno día de incubación), dichos cilindros-ejes carecen todavía de colaterales, circunstancia que, unida á la relativa cortedad de los trayectos, permite la persecución de los mismos en toda su extensión; pero en la médula del embrión más adelantado (del quince al décimonoveno día), exhiben constantemente fibrillas colaterales en número de una, dos ó tres, las cuales nacen en plena substancia de Rolando, ramificándose y distribuyéndose dentro del área de ésta, y se prolongan alguna vez hasta la porción apical del asta posterior. Algunas de estas ramillas brotan del axon en el límite anterior de dicha substancia y retroceden para penetrar y distribuirse, mediante ramillas antero-posteriores, en el interior de un lobulillo (fig. 121).

En algunos axones, las colaterales son casi tan espesas como el tallo principal, y no es raro ver que al nivel del arranque de aquéllas, cambia

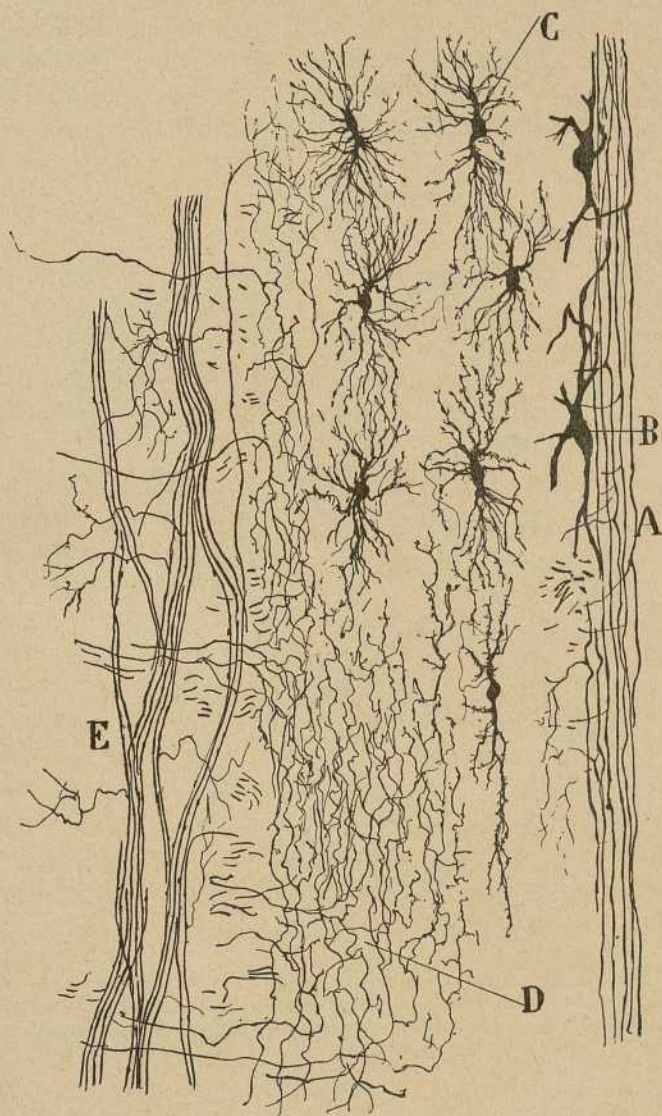


Fig. 119. — Corte antero-posterior vertical y algo oblicuo hacia afuera de la sustancia de Rolando y vértice del asta posterior. Perro recién nacido. — A, fibras del cordón posterior; B, células limitantes de la sustancia de Rolando; C, células de esta sustancia; D, plexo longitudinal de colaterales del vértice del asta posterior; E, fibras longitudinales, probablemente colaterales sensitivas del vértice del asta posterior.

la dirección de éste. Semejante disposición, que se combina á veces con la falta de impregnación de la porción terminal del axon, da á la rami-

ficación nerviosa el aspecto peculiar de los corpúsculos del segundo tipo de Golgi. Entendemos, por tanto, que la mayor parte de las células de este género, que Golgi y otros autores han creído ver en el asta posterior de la médula embrionaria, no son otra cosa que corpúsculos de cilindro-eje largo incompletamente impregnados. En realidad, como más adelante haremos notar, las células de axon corto son rarísimas, y de las vistas hasta ahora, acaso haya que descontar la mayor parte.

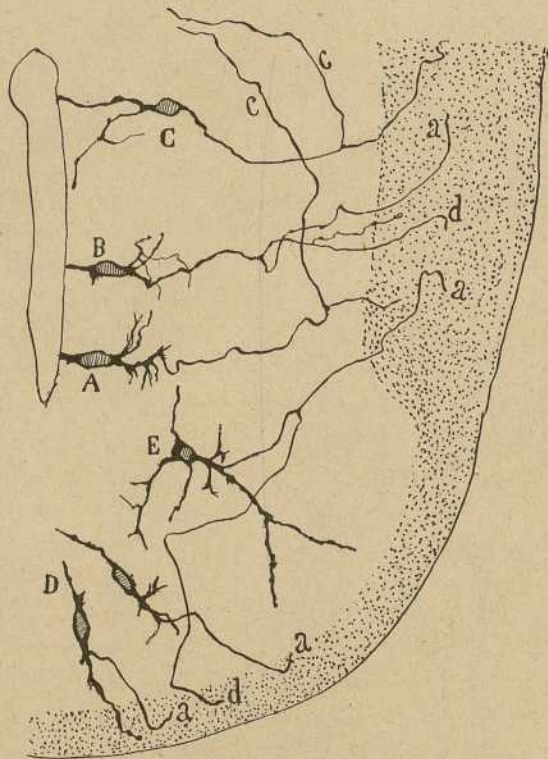


Fig. 120.—Médula embrionaria del pollo al octavo día de incubación.—D, dos células de la substancia de Rolando cuyos axones iban al cordón posterior; E, célula del centro del asta posterior cuyo axon bifuncular se continuaba con fibras del cordón posterior y lateral.

¿Cuál es el paradero del axon de las células de la substancia de Rolando? Nuestras observaciones en la médula muy temprana del embrión de pollo, permiten afirmar, sin ningún género de duda, que la inmensa mayoría de dichos axones ingresa, después de un trayecto irregular y flexuoso á través de la substancia de Rolando y vértice del asta posterior, en la región del cordón lateral llamada por Flechsig *porción limitante* y por nosotros *monojo del asta posterior* (figs. 118 y 121). Casi todos los tubos finos que en las preparaciones de Weigert-Pal se notan en este territorio

del cordón lateral, corresponden positivamente á los axones de la substancia de Rolando. Esta continuación se da de dos maneras: por bifurcación y producción consiguiente de rama ascendente y descendente, y por simple inflexión y prolongación con un tubo ascendente ó descendente. Este último modo nos ha parecido ser el más común (fig. 121, A, D, E, F, H).

Un menor número de axones, después de trazar un arco de concavidad posterior, se incorpora al cordón posterior, porción llamada de Lissauer,

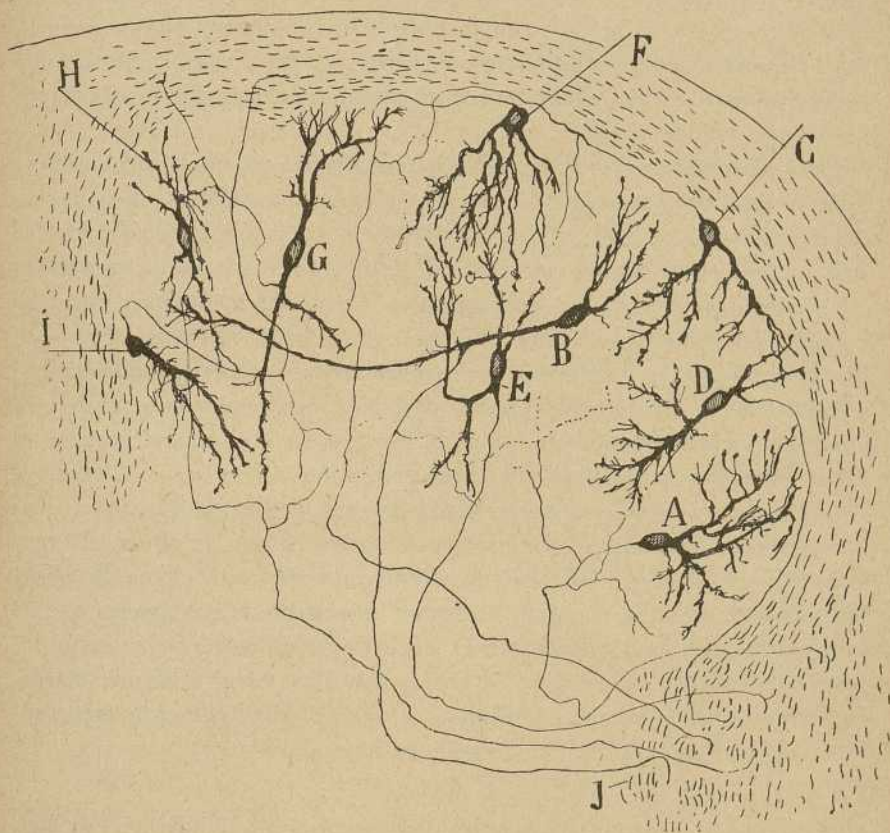


Fig. 121.—Células de la substancia de Rolando casi adultas tomadas de la médula del embrión de pollo del décimonoveno día de incubación.—A, D, E, células cuyo axon iba al manojito del asta posterior; C, F, células limitantes cuyos axones marchaban primero en dirección tangencial; B, célula transversal; G, I, células cuyo axon iba al cordón posterior.

donde se continúan de igual manera que los antes citados, con tubos longitudinales (figs. 120, D; 121, G, I, y 118, J).

Algunos, en fin, sobre todo los emanados de células de los lobulillos más internos, diríjense al cordón de Burdach, continuándose con fibrillas, no sólo del campo ventral ó cornu-comisural de éste, sino también del área de las bifurcaciones sensitivas. En nuestro sentir, casi todos esos tu-

bos delicados que las preparaciones de Weigert-Pal presentan en la zona marginal de Lissauer y en las partes fronterizas de la substancia gris del ala interna ó fascículo de Burdach del cordón posterior, se continúan con axones de los corpúsculos de Rolando (fig. 118, C, I).

La substancia de Rolando, es particularmente rica en células de axon combinado. En la fig. 118, reproducimos algunas de las que se presentan más á menudo en los embriones muy precoces. En la célula *e*, el axon dirigido primeramente hacia adelante, se bifurcaba, engendrando dos fibras, ambas divididas en la substancia blanca y continuadas con fibras longitudinales distantes de la zona de Lissauer. En E (fig. 120), el axon engendraba una fibra del cordón lateral (manejo del asta posterior), y otra de la zona de Lissauer, etc. (1).

*Zona marginal de Waldeyer.*—Ya hemos dicho que, contorneando posteriormente la substancia de Rolando, existe un plexo formado por células gangliónicas de gran talla y colaterales del cordón posterior. De las colaterales hemos hablado ya; resta decir algo de los citados corpúsculos.

Las células marginales (entrevistas por diversos autores, pero cuyas propiedades principales hemos esclarecido nosotros), son corpúsculos robustos triangulares, fusiformes ó mitrales, cuyas recias expansiones dendríticas costean la curva del cordón posterior, estableciendo una frontera entre éste y la substancia de Rolando. Son escasas en número, aunque no faltan jamás en la médula de las aves y mamíferos.

Faltan, ó son muy escasas, en el ala interna de la substancia de Rolando, son constantes en el vértice, y abundantísimas en el ala externa, donde á veces hemos visto verdaderos acúmulos de las mencionadas células. Algunas de ellas ocupan el espesor mismo de la substancia blanca inmediata, pareciendo establecer un anillo de unión con los elementos del núcleo intersticial. De la reunión de las dendritas en el territorio marginal, fórmase un plexo protoplásmico de ramas principalmente transversales, cuya riqueza y tupidez decrece de fuera á adentro.

(1) En uno de nuestros trabajos referentes á la substancia de Rolando, habíamos descrito, además de los tipos comunes de células cuyo axon va al cordón posterior ó lateral, otros elementos provistos de dos axones, cada uno de los cuales ingresaba en cordón diferente; pero estas células, que fueron vistas en médulas muy embrionarias de paloma, no han podido ser confirmadas nunca en fases más tardías de la evolución; por lo cual juzgamos actualmente que las tales corresponden á estadios muy tempranos del desarrollo de corpúsculos de axon bicordonal. En el curso de la evolución formábase el pedículo común á las fibras nerviosas, primitivamente separadas, análogamente á lo que sucede con las células de los ganglios raquídeos y granos del cerebelo — Véase Cajal: Pequeñas contribuciones, etc. La substancia gelatinosa de Rolando, Agosto, 1891, Barcelona. Consúltese también:

— Los ganglios y plexos nerviosos del intestino, etc., y pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático general. Madrid, 1893, página 41.

En la fig. 118, A, B, C, reproducimos algunas células marginales tomadas de la médula embrionaria de pollo (diez días de incubación). Las expansiones son gruesas, lisas, fuertemente varicosas y poco ramificadas, sus cabos terminan por ensanchamientos en plena substancia blanca. El aspecto general, en fin, es muy embrionario.

Para ver las células en su plenitud evolutiva, hay que acudir á médulas del duodécimo al décimo noveno día de incubación (fig. 117, A). Por este tiempo, los brazos protoplásmicos se muestran más ramificados y se nota que los extremos de los principales apéndices, acaban por un grupo de ramillas espinosas, en gran parte colocadas dentro de la substancia de Rolando. Como mediante dichas ramas terminales larguísimas, la célula abarca casi todo el contorno posterior de la substancia de Rolando, resulta que se pone en relación con la mayor parte del plexo de colaterales marginales sensitivas. Algunas ramas protoplásmicas pueden también, abandonando el contorno de dicha substancia, penetrar casi perpendicularmente en el asta posterior, ramificándose en el vértice de ésta; á veces, como se veía en la fig. 117, A, la rama emitida para el asta posterior, vuelve hacia atrás, arborizándose en la substancia de Rolando. En fin, en algunos casos hemos observado que las dendritas tangenciales externas de los corpúsculos marginales más laterales, cruzaban transversalmente el asta posterior y colaboraban en la comisura protoplásmica posterior (embrión de paloma).

El axon es robusto y procede casi constantemente de una dendrita gruesa, y en ocasiones lejos del cuerpo celular (figs. 117, a, 118, A, C), circunstancia que dificulta á menudo el hallazgo de aquél. Una vez brotado, marcha en variedad de direcciones. En algunos corpúsculos, particularmente en los situados en el borde externo de la substancia de Rolando, costea de dentro afuera el contorno de ésta hasta ganar el cordón lateral; pero en la mayor parte de las células, comienza por dirigirse francamente hacia adelante, cruza toda la substancia de Rolando y vértice del asta posterior, y una vez en este territorio, describe un arco de concavidad externa y corre transversalmente hacia el cordón lateral. Cualquiera que sea su curso inicial, *todos estos axones se continúan con un tubo longitudinal del manjo del asta posterior* (porción limitante del cordón lateral). En la generalidad de los casos, esta continuación se efectúa por simple inflexión.

En su curso por la substancia de Rolando, dichos axones muestran tal cual colateral distribuída en este mismo territorio y en el vértice del asta posterior. Estas colaterales sólo aparecen en la médula de los animales recién nacidos ó en los embriones de ave casi de término; en las fases demasiado tempranas á que corresponden las figs. 118, A, B, y 117 no se han formado todavía.

En suma, por la talla, carácter de las expansiones dendríticas y desti-

no del axon, los elementos marginales pueden estimarse como corpúsculos dislocados del vértice del asta posterior, y bajo este aspecto podrían ser comparados á aquellos elementos dislocados de la retina y cerebelo de que hemos hablado en la *Parte general*. Semejante emigración pudiera obedecer á la ley de economía de espacio y ser la consecuencia del incremento en la cuantía de las neuronas del vértice del asta posterior. Hasta ahora, tales células no han sido halladas más que en los batracios (Sala), las aves y mamíferos, y no sería extraño que, á la manera de lo ocurrido con otros elementos dislocados, faltaran en algunos vertebrados. Haremos notar también que en los referidos elementos marginales es donde mejor se comprueba la ley anteriormente enunciada de la emigración antero-posterior (es decir, detrás del punto de la substancia á donde marcha el axon) de las células funiculares.



Fig. 122. — Célula de la substancia de Rolando de la médula del perro recién nacido. Corte longitudinal. — A, expansiones protoplásmicas; B, axon ramificado.

CÉLULAS DE CILINDRO-EJE CORTO. — Golgi ha mencionado la existencia de numerosas células de esta clase en ambas astas medulares y singularmente en la posterior. Tales células han sido observadas también, al parecer, por Kölliker, Lenhossék y v. Gehuchten.

En nuestros primeros estudios sobre la estructura medular, sorprendiéndonos ya la gran rareza de estos corpúsculos; y á medida que nuestras observaciones se han multiplicado, más se arraiga en nosotros la convicción de que el asta anterior, así como el centro y base de la posterior, hállanse desprovistas de tales células. En nuestro sentir, los elementos de axon corto señalados por los autores en tales territorios, serían simplemente células funiculares (acaso

bifuniculares, monolaterales ó bilaterales), ricas en colaterales y en las que el axon ó rama principal no fue completamente impregnado.

Hacemos una excepción en favor de la substancia de Rolando, en donde á fuerza de buscar, hemos encontrado algún elemento de cilindro-eje corto. Tal es el que se muestra en la fig. 122, tomada de un corte longitudinal de la substancia de Rolando del perro recién nacido. Dicha neurona era de pequeña talla, dirigía sus dendritas en todos sentidos, pero preferentemente en el vertical, y en fin, suministraba un axon fino rápidamente descompuesto en una rica arborización de ramas divergentes. En otras células nos ha parecido ver que la ramificación nerviosa adquiriría un curso en gran parte longitudinal.

De las células de Golgi comisurales halladas también recientemente por Lenhossék, hemos hablado ya. Sin negar su existencia, pues viene afirmada por dos sabios ilustres, nosotros nos limitamos á decir que no las hemos visto jamás en un número extraordinario de buenas preparaciones de la médula coloreadas por el método de Golgi.

El descubrimiento de la morfología de las células de la médula y del paradero de sus axones, es enteramente moderno. Data de 1881, fecha de las primeras publicaciones de Golgi. He aquí los principales hechos conquistados por el sabio italiano :

1.º Demostración de la existencia en la substancia gris de la médula de sus dos tipos celulares, motor y sensitivo.

2.º Demostración de las colaterales brotadas de las raíces anteriores, y de las nacidas en el curso de los demás axones medulares por la substancia gris.

3.º Demostración de la existencia de células cuyo axon ingresa en los cordones de su lado.

4.º Demostración de la existencia de neuronas cuyo axon cruza la comisura anterior y se incorpora al cordón antero-lateral del lado opuesto.

5.º Indicación vaga de la existencia de las células de axon bicordonal (células de los cordones tautómeros de v. Gehuchten).

Los hechos precedentes, fueron expuestos por Golgi de un modo muy somero, sin figuras y bajo la forma de notas breves. Por esta razón, sin duda, y por haber sido publicados en periódicos poco conocidos, pasaron inadvertidos de los sabios. Sólo después de haber aparecido mis trabajos, fueron exhumados dichos importantes antecedentes.

A la importante obra de Golgi, nuestras observaciones añadieron los siguientes datos, casi todos ilustrados con figuras :

1.ª Demostración de que el axon de las células funiculares y comisurales se bifurca, á menudo, al llegar á la substancia blanca, engendrando una fibra ascendente y otra descendente. Esta interesante disposición explica por qué toda lesión de la substancia gris produce en los cordones degeneraciones ascendentes y descendentes.

2.ª Demostración de la terminación libre de estos axones en plena substancia gris y á favor de arborizaciones varicosas.

3.ª Demostración detallada de las células de axon bicordonal ó bifunicular homolateral.

4.ª Demostración de la existencia de células funiculares bilaterales (de los cordones hecaterómeros de v. Gehuchten), es decir, cuyo axon se continúa con varias fibras de los cordones de ambos lados.

5.ª Demostración en las aves y mamíferos de la morfología de las neuronas motrices y de la existencia de la comisura protoplásmica anterior.

6.ª Demostración en los reptiles de la comisura protoplásmica posterior y de los plexos dendríticos perimedulares.

7.ª Descubrimiento en los mamíferos de la morfología de las células de la columna de Clarke.

8.ª Demostración de que las células del asta posterior envían el axon al cordón lateral (cordón del asta posterior).

9.ª Demostración de la estructura de la substancia de Rolando, es decir, revelación de la morfología de sus células y del paradero de sus axones.



10. Demostración de los axones de la comisura posterior.

11. Demostración del paradero de los axones del foco intersticial, núcleo gris intermedio, etc.

Por su parte, Kölliker y Lenhossék han confirmado los descubrimientos de Golgi y los nuestros, habiendo tenido el mérito de encontrar en la médula humana la mayor parte de los hechos mencionados.

A Lenhossék se deben también los siguientes descubrimientos :

1.º Demostración de que nuestras fibras gruesas no bifurcadas de la raíz posterior nacen en células motrices del asta anterior.

2.º Un estudio completo, con detalles nuevos, en los mamíferos de las colaterales motrices de Golgi.

3.º Descubrimiento en los mamíferos y los peces de las células de Golgi comisurales.

Por último, los trabajos de Cl. Sala, Lavdowsky, van Gehuchten, Retzius, etc., añaden todavía muchas particularidades morfológicas relativas á las neuronas de los batracios, reptiles y peces. De ellas trataremos al resumir la anatomía comparada de la médula espinal.

---

## CAPITULO XV

### NEURONAS CUYO CUERPO YACE FUERA DE LA MÉDULA Y Á LA CUAL ENVÍAN EL AXON

Ganglios raquídeos. — Estructura y morfología de sus células. — Variedades de las mismas.

Las raíces posteriores ó sensitivas de la médula representan la prolongación central de los corpúsculos monoplares de los ganglios raquídeos; por consiguiente, toda raíz sensitiva, ya sea medular, ya sea craneal, dependerá de un ganglio en el cual tendrá su centro trófico y del que le llegará la corriente. Estos ganglios se hallan intercalados en el espesor de la raíz posterior, antes de la reunión de ésta con la anterior.

La identidad estructural de todos los ganglios sensitivos, tanto medulares como craneales, constituía hace algunos años, merced sobre todo á las investigaciones embriológicas de His, una presunción extremadamente racional. Sin embargo, la prueba material de esta identidad sólo ha sido dada recientemente por nosotros (1) para el ganglio de Gaserio, por van Gehuchten (2) para este mismo ganglio, el plexo gangliforme del vago y ganglio del glosa-faríngeo. Por su parte, Lenhossék (3) y Retzius (4) completaron la serie; aquel haciendo entrar en el plan general el ganglio geniculado del facial, y éste demostrando la bipolaridad de las células de los ganglios espinal del caracol y de Escarpa del vestibular.

Toda célula ganglionar consta de tres órganos ó segmentos de conducción: el *soma* situado en el ganglio, la *expansión central* ó interna constitutiva de la raíz posterior de la médula, y la *expansión periférica*, acabada en la piel y en las mucosas, mediante arborizaciones libres. A cada uno de estos segmentos consagraremos un capítulo especial.

(1) *Cajal*: Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos craneales y substancia blanca del cerebro. *Gaceta sanitaria de Barcelona*, 10 de Abril 1891.

(2) *V. Gehuchten*: Contribution á l'étude des ganglions cerebro-spinaux. — Nouvelles recherches sur les ganglions cerebro-spinaux. *La cellule*. T. VIII, fasc., 2. 1892.

(3) *Lenhossék*: Beitrage zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894.

(4) *G. Retzius*: Die Endigungweise des Gehörnervens. *Biologische Untersuchungen. Neue Folge*, Bd. III, 1892. Stockolm.

## GANGLIOS RAQUÍDEOS Y CRANEALES

Cuando se examina un corte longitudinal de un ganglio raquídeo ó de sus homólogos craneales (ganglio de Gaserio, de Anders, geniculado del facial, etc.), previa coloración con el carmín ó la hematoxilina, se advierten tres cosas: 1.<sup>a</sup>, una cubierta periférica formada de tejido conjuntivo y continuada con el neurilema de la raíz posterior; 2.<sup>a</sup>, una gruesa zona cortical, formada principalmente por los cuerpos de los elementos ganglionares; y 3.<sup>a</sup>, un eje ó región central, ocupada, sobre todo, por haces de tubos nerviosos paralelamente dirigidos.

El aspecto de la zona central varía con la dimensión de los ganglios y la especie animal en que se realiza la observación. Así, en los peces inferiores (ciclostomos), cuyas células sensitivas afectan forma bipolar, no hay distinción marcada entre la zona central y periférica, pues ambas contienen cuerpos celulares y paquetes de fibras. Pero en cuanto se establece la monopolaridad (batracios, reptiles, aves y mamíferos), el soma ganglionar se instala en la periferia, y la región central del ganglio queda reservada á los tubos nerviosos. En los pequeños vertebrados, los corpúsculos nerviosos suelen acumularse preferentemente en un lado del ganglio, de modo que los cordones de fibras nerviosas no son completamente centrales.

En los vertebrados superiores esta región central puede presentarse de dos maneras: 1.<sup>a</sup> Si los animales poseen ganglios diminutos, tales como la rana, la lagartija, el ratón, etc., dicha región aparece casi enteramente libre de células nerviosas; en ella reside principalmente un grueso haz de tubos medulados continuado con la raíz posterior. 2.<sup>a</sup> Mas en los ganglios voluminosos (hombre, vaca, perro, conejo, etc.), la región central aparece ocupada por gran cantidad de manojos nerviosos dispuestos en plexo, en cuyas mallas residen islotes más ó menos alargados de células nerviosas.

En la *Parte general* hemos procurado explicar por leyes teleológicas la aparición de la monopolaridad de las células sensitivas. Allí expusimos la hipótesis de que el establecimiento de una vía directa en el centro del ganglio pudiera acrecentar la velocidad de transmisión de la excitación sensitiva arribada de la periferia. Mas la emigración de los somas á la región cortical del ganglio debe tener un límite, y éste podría ser muy bien el excesivo gasto de protoplasma conductor del tallo principal de la neurona sensitiva. En efecto, cuando el número de células es pequeño, el alargamiento del referido tallo es también reducido, y no hay inconveniente, por tanto, en que todos los somas moren en la corteza ganglionar; mas si el ganglio contiene muchísimas células (gruesos ganglios de los mamíferos), el alargamiento del tallo, en la suposición de que la región central carezca de elementos, llegaría á ser tan considerable que resultara demasiado vulnerada la ley de economía de protoplasma. La naturaleza, pues, en este caso parece haber llegado á una transacción entre es-

tas dos tendencias : mayor velocidad, y economía de protoplasma. La ransacción consiste en emplazar numerosas pléyades gangliónicas lineales entre los haces centrales del foco gangliónico, con lo cual, á trueque de un pequeñísimo alargamiento (por corvadura) de los haces centrales, se ha obtenido notable ahorro en el itinerario del tallo principal de los elementos intercalados.

*Talla de las células.*—Examinando los cortes ganglionares teñidos por la hematoxilina, tionina, etc., se notan células de gran variedad de tamaños : las unas son voluminosas, oscilando su diámetro entre 6 y 12 cen-

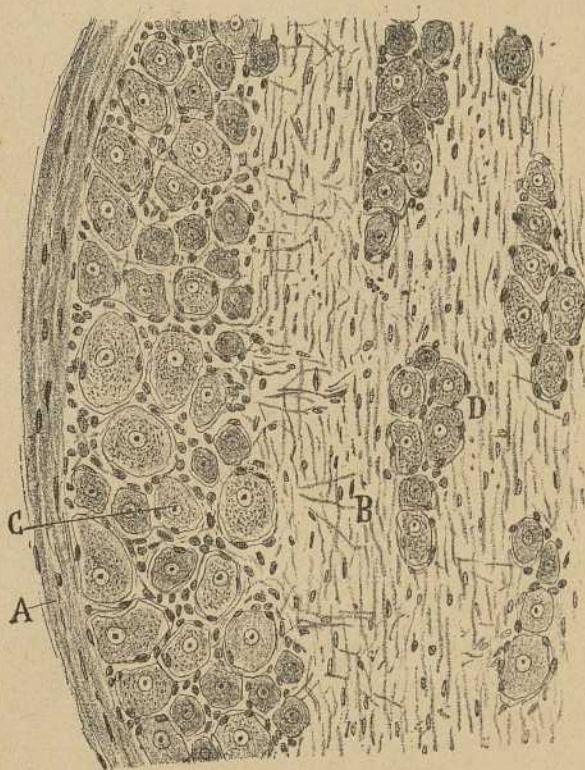


Fig. 123. — Corte longitudinal de un ganglio raquídeo del gato. — A, cápsula conjuntiva; B, substancia blanca; C, corteza formada por células gangliónicas; D, pléyades celulares centrales.

tésimas de milímetro (ganglios raquídeos del perro) ; las otras son diminutas, alcanzando un diámetro de 14 á 30  $\mu$  (perro) ; finalmente, hállanse tallas intermedias. Todos estos tipos celulares están mezclados sin orden, aun cuando se ven conglomerados donde dominan las células grandes y otros donde preponderan las pequeñas. La talla de las células raquídeas guarda relación con el diámetro de la expansión principal. En las células voluminosas ésta es gruesa y delgada en las diminutas.

*Forma.*—En los cortes finos de los ganglios, la mayor parte de las células afectan figura globulosa, más ó menos irregular; pero no faltan tampoco otras formas, por ejemplo, la semi-esférica, la piriforme y aun la semilunar. En ocasiones, el protoplasma retraído dentro de la cápsula muestra figura estrellada; pero esta disposición, bien representada por Ranvier, es resultado de la acción alterante de los reactivos.

Para apreciar bien la forma normal de la neurona sensitiva, hay que apelar á los métodos que colorean intensamente el soma, tales como el de Golgi y el de Ehrlich. En preparaciones logradas con éstos, adviértese á menudo que en el paraje de donde nace la expansión principal, existe una excavación (excavación glomerular) (1) ó una faceta plana, de cuyo centro, y quizá más á menudo aun, de cuyo contorno brota la citada prolongación. Esta depresión, que había sido ya vista por Retzius y

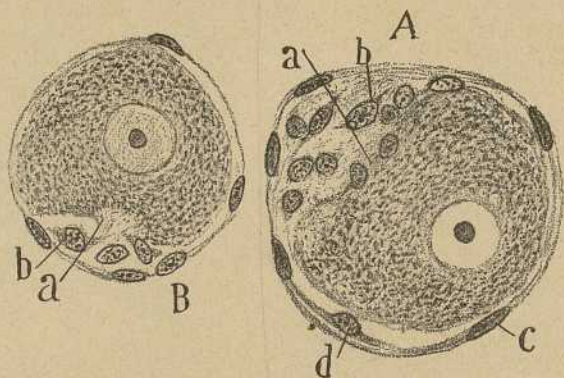


Fig. 124. — Dos células del plexo gangliorme del vago. (Gato adulto). Método de Nissl.

Lenhossék (rana), tiene sin duda por objeto albergar el glomérulo del tallo (véase más adelante). En la fig. 124, donde reproducimos dos células del plexo gangliorme del vago, coloreadas por la tionina, mostramos la región deprimida de las células sensitivas, al nivel de la cual la cápsula aumenta su dotación de núcleos. Las figs. 126 y 127 correspondientes á preparados del método de Ehrlich, presentan todavía más demostrativamente dicho detalle.

*Cápsula pericelular.*—En torno del soma se ve una membrana (figura 124, c) espesa, de aspecto fibrilar, y salpicada de núcleos aplastados. Esta cápsula, que parece continuarse con la vaina de Henle de la expansión principal (Lenhossék), consta de dos estratos: uno exterior, vagamente fibrilar, algo afine de las anilinas ácidas (fuchina pícrica de v. Gie-

(1) Cajal y F. Oloriz: Los ganglios sensitivos craneales de los mamíferos *Rev. trim. micr.*, núm. 4, 1897.

son, índigo-pírico de Cajal) y probablemente formado de hebras colágenas finísimas, dispuestas en plexo irregular; y otro interior finamente granuloso, construido, como Schwalbe (1), Lenhossék (2) y Dogiel han probado, de una hilera de corpúsculos endoteliales muy delgados. Las líneas de cemento que juntan los bordes de estas células, se colorean en negro por el nitrato de plata (Lenhossék), contorneando campos poligonales irregulares. También el azul de metileno tiñe de vez en cuando este endotelio, impregnando el cemento de azul intenso y mostrando en muchos casos retracciones protoplásmicas; merced á las cuales, engéndranse entre los citados elementos endoteliales, grandes vacuolas (Dogiel) (3). Como tales vacuolas se exageran en las preparaciones de Ehrlich, á consecuencia de la larga permanencia de las células al aire, nosotros las reputamos disposiciones artificiales.

Además del endotelio, la cápsula está reforzada interiormente por ciertos elementos de naturaleza enigmática recientemente señalados por nosotros en los ganglios espinales y craneales (4). Como muestra la figura 125, en torno del protoplasma se hallan unos pequeños corpúsculos estrellados ó fusiformes, provistos de largas expansiones más ó menos acintadas, que abrazan el cuerpo celular, sobre el cual terminan libremente, á menudo, mediante gruesas varicosidades. Estas células se coloran tanto por el método de Golgi como por el de Ehrlich, y su aspecto varía algo en las preparaciones logradas por ambos métodos: en las teñidas por el azul, las expansiones son más delgadas y varicosas, ofreciendo en ciertos sitios robustos acúmulos cianófilos; en las impregnadas por el cromato, dichas prolongaciones son más anchas, planas y menos varicosas, y á menudo muestran contornos angulosos ó festoneados (fig. 125, A).

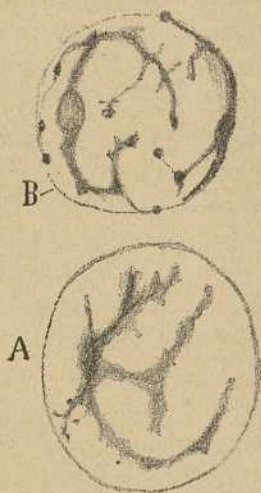


Fig. 125. — Elementos pericelulares de los corpúsculos gangliónicos del ganglio de Gaserio. — A, célula teñida por el método de Golgi; B, dos coloreadas por el de Ehrlich.

(1) *Schwalbe*: Ueber den Bau der Spinalganglien nebst Bemerkungen über sympathischen Ganglienzellen. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 4, 1888

(2) *Lenhossék*: Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. *Arch. f. mikros. Anat.*, 1886.

(3) *Dogiel*: Der Bau der Spinalganglien bei den Säugethieren. *Anat. Anzeiger*. Bd. XII, n.º 6, 1896.

— Zur Frage den feinere Bau der Spinalgangliens bei Säugethieren, *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. 14, H. 4 á 5, 1897.

(4) *Cajal y Oloriz*: *Loc. cit.*, p. 135.

Que bajo la cápsula existen células sueltas, fusiformes ó estrelladas, pruébalo también el examen de las preparaciones de Nissl, en las cuales lógicamente sorprender, particularmente entre las revueltas del glomérulo, ciertos núcleos esféricos, de cuyo contorno el protoplasma pálido se estira en dos ó más apéndices polares. En ciertos puntos, se comprueba que tales corpúsculos yacen debajo del endotelio mismo, echados sobre el protoplasma celular. A nuestro juicio, esos núcleos, ya de antiguo señalados en la rana por Courvoisier (1) con el nombre de *núcleos polares*, no pertenecen á la cápsula, sino á los referidos corpúsculos fusiformes, los cuales se concentrarían especialmente entre las vueltas del glomérulo.

*Expansión celular.*— Como ya descubrió Kölliker en 1841 (2), las células raquídeas poseen, en los vertebrados superiores, una sola expansión (batracios, reptiles, aves y mamíferos). Ranvier (3) completó este descubrimiento, demostrando que dicha expansión, que posee vaina medular, después de un curso variable, se suelda al nivel de una estrangulación con un tubo de la raíz posterior. Una misma fibra radicular, podría recibir varias expansiones de células ganglionares.

Esta disposición interesante, solamente señalada por Ranvier en el conejo joven, fue hallada por Key y Retzius (4) en gran número de vertebrados. A este último autor pertenece también la idea de que la expansión única de la célula monopolar (5) no se funde con una fibra radicular sensitiva, sino que se bifurca, bien engendrando la T de que hablaba Ranvier, bien formando una Y, para originar dos ramas hijas, central la una, periférica la otra. Este dictamen fue aceptado por el mismo Ranvier (6), que abandonó su hipótesis del posible enlace de varias ganglionares con una sola fibra radicular.

Por último, Lenhossék (7), merced á sus estudios en los ganglios de la rana, hizo notar la relativa delgadez de la rama interna, que logró perseguir hasta cerca de la médula espinal. Séanos lícito, sin embargo, añadir que la perfecta demostración del curso de las dos ramas, fue dada pri-

(1) *Courvoisier*: Ueber die Zellen der Spinalganglien sowie des Sympathicus beim Frosch. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. IV, 1868.

(2) *Kölliker*: Die Selbständigkeit und Unabhängigkeit des sympathischen Nervensystems. *Akad. Progr.* Zurich, 1844.

(3) *Ranvier*: Des tubes nerveux en T et de leurs relations avec les cellules ganglionnaires. *Compte rend. de l'Acad. des Sciences.* Vol 81, 1875.

(4) *A. Key u. Retzius*: Studien in der Anatomie der Nervensystems u. Bindegewebes, 2<sup>o</sup> Hälfte. 1.<sup>o</sup> Abtheil. Stockholm., 1876.

(5) *Retzius*: Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien, &c. *Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abtheilung*, 1880.

(6) *Ranvier*: Sur les ganglios cerebro-spinaux, *Compt. rend. des seances. de l'Acad. de Sciences de Paris*, tomo 95, 1882.

(7) *Lenhossék*: Untersuchungen über die Spinalganglien der Frosches. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 31, 1888.

meramente por nosotros (1) en la médula embrionaria de las aves y mamíferos. En efecto, solamente en preparaciones de ganglios embrionarios y á favor del método de Golgi, es dable perseguir enteramente la expansión interna, desde su origen hasta su bifurcación en la médula. La afirmación de Ranvier acerca de la penetración en la médula de esta fibra, representa en realidad una hipótesis genial que los hechos justificaron ulteriormente.

*Glomérulo inicial de la expansión principal.* — Examinada ésta en preparaciones de embriones de ave ó de mamífero, coloreadas por el cromato de plata, se la ve nacer de un cono continuado con el soma, sin exhibir ninguna disposición especial; solamente en su trayecto ulterior presenta ciertas flexuosidades explicables por adaptación de la fibra á los intersticios intersomáticos subyacentes; mas si el examen se practica en ganglios adultos coloreados por el método de Ehrlich, llama la atención la existencia, dentro de la cápsula y en la porción inicial de la referida expansión, de un apelonamiento complicado, especie de ovillo nervioso que nosotros, por razón de analogía con el glomérulo de algunas glándulas, hemos calificado *glomérulo inicial*.

Semejante disposición, en parte sospechada por Ranvier, y sobre todo por Retzius, quien describe ya en ciertas células (rana) una espira inicial sumergida en una masa como granular y rica en núcleos, ha sido descrita detalladamente por Dogiel, que ha tenido el mérito de revelarla claramente con el azul de metileno. Es indudable que aquella parte del protoplasma llamada por Rawitz *parte polar* y que Lenhossék estimaba como un grupo de corpúsculos apiñados en la foseta de origen del axon (placa polar), corresponden positivamente al glomérulo inicial, el cual no pudo ser claramente reconocido por dichos autores merced á la imperfección de los métodos (2).

El glomérulo es una formación tardía. En los mamíferos recién nacidos, por lo menos en los de pequeña talla, falta por completo. En el gato y perro de ocho días, se diseña ya, apareciendo una ó dos revueltas simples intracapsulares, y sólo desde el primer mes en adelante, alcanza su total perfeccionamiento.

Un examen comparativo del glomérulo y de las células á que pertenece, prueba que, con ligeras variantes, la extensión y complicación de

(1) *Cajal*: Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. *Anat. Anzeiger*, n° 3. Bd. V, 1890.

— *Pequeñas comunicaciones anatómicas*. Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos, 20 de Diciembre de 1890, Barcelona.

(2) Es verosímil también que ese haz de fibras de origen que Hans Daae describe en los ganglios raquídeos de los mamíferos, fibras que, reunidas, se fusionarían en la prolongación única, representan el glomérulo inicial incorrectamente visto é interpretado. Véase: Hans Daae. Zur Kenntniss der Spinalganglienzellen beim Säugethiere. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 31, 1888.



dicho órgano, es proporcional al volumen del soma. Como reproducimos en la fig. 126, E, F, G, los glomérulos sencillos pertenecen á células medianas ó pequeñas, mientras que los complejos caracterizan á las grandes tallas ganglionares.

Las modalidades del glomérulo son harto variadas para poder reducirse á un tipo morfológico; pueden, sin embargo, distinguirse dos formas principales: *glomérulo apretado* y circunscrito alojado en la foseta

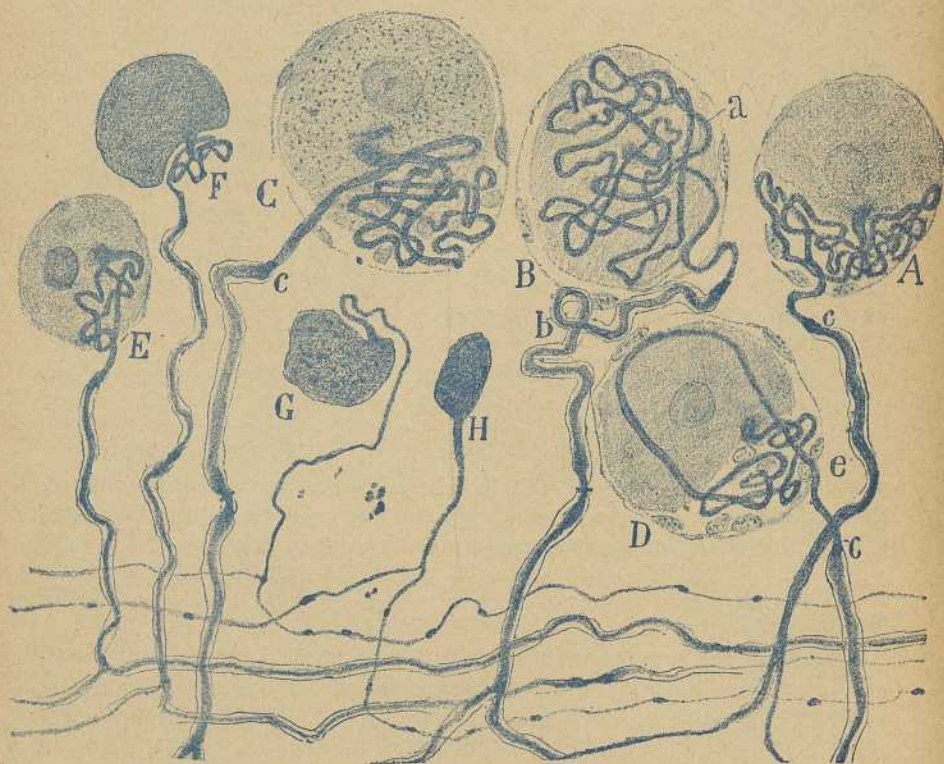


Fig. 126. — Diversos tipos celulares del ganglio de Gaserio del gato. Método de Ehrlich. Fijador mixto. Montaje en bálsamo: A, célula con glomérulo concentrado y complejo; B, célula de glomérulo difuso; C, célula grande con glomérulo polar; D, célula cuya expansión principal trazaba un arco al salir del glomérulo; E, F, células medianas con glomérulos sencillos; H, célula sin glomérulo; c, comienzo de la mielina.

antes descrita; y *glomérulo difuso* extendido en espigas y zig-zags caprichosos por una mitad ó más de la superficie protoplásmica (fig. 126, a). Esta forma difusa abunda sobre todo en las grandes células del ganglio de Gaserio. Entre ambos tipos hay transiciones, observándose glomérulos que, concentrándose primeramente en apretadas revueltas en el polo ó foseta de arranque del axon, abrazan después una gran parte de la célula

para cruzar la cápsula por un punto no lejano del polo mencionado (figura 126, D).

La forma del glomérulo no es espiral, como quiere Dogiel; es sencillamente un apelonamiento irregular comparable al del cabo terminal de las glándulas sudoríparas, en el que si pueden verse vueltas de espira, se hallan más á menudo zig-zags y ondulaciones de gran extensión y dirigidas según las tres dimensiones del espacio.

Dogiel afirma que el glomérulo unas veces carece de mielina, comenzando ésta en la fibra en cuanto es cruzada la cápsula, y otras veces ofrece vaina medular, aun antes de abandonar el espacio intracapsular. El minucioso examen á que nosotros hemos sometido más de 500 glomérulos completamente coloreados, nos permite afirmar que la vaina medular comienza constantemente por fuera de la cápsula y á una distancia algo variable de ésta. Semejante particularidad posee, como luego veremos, cierta importancia.

Las dimensiones y complejidad del glomérulo, varían mucho en la serie animal. Aun sin salir de los mamíferos, se advierte que aquel es muy extenso en el perro y gato, y pequeño y muy sobrio en revueltas en el conejo y ratón. En el hombre, á juzgar por la gran extensión de la fosea protoplásmica (método de Nissl) y la cuantía de los núcleos del lado polar del protoplasma, dicho órgano debe ser muy grande y complicado.

Una vez salvada la cápsula, la expansión de las células monopolares adquiere, como dejamos dicho, vaina medular, sigue un trayecto primero flexuoso y después casi recto, y tras un número variable de estrangulaciones (1, 2 ó 3 á lo sumo), se divide en T ó en Y, engendrando una rama interna, generalmente más fina, dirigida hacia la médula y otra más gruesa que ingresa en los nervios correspondientes.

La mayor delicadeza de la rama interna ó central, compruébase tanto en los ganglios raquídeos como en los de Gaserio y plexiforme del vago. Hay, sin embargo, excepciones; pudiendo suceder, como hace notar van Gehuchten, que ambas ramas sean de igual calibre, y aun algo mayor la interna que la externa (1).

Las ramas central y periférica se apartan, por lo común, en ángulo recto ú obtuso, caminando rectilíneamente dentro de uno de los varios haces centrales del ganglio. No faltan, con todo, casos, particularmente en el ganglio de Gaserio, en que los dos tubos resultantes de la división, marchan paralelos ó divergiendo en ángulo muy agudo cierto trecho para correr después en opuesta dirección. En el punto de la división, el azul de metilo revela un ensanchamiento triangular homogéneo ó finamente

(1) *Van Gehuchten*: Nouvelles recherches sur les ganglions cerebro-spinaux. *La cellule*, tomo VIII, 2 fascículo. 1892.

— Contribution à l'étude des ganglions cerebro-spinaux. *Bulletins de l'Acad. de Sciences de Belgique*. Août, 1892.

granuloso; pero con otros métodos (coloración en hematoxilina), puede notarse que las trabéculas longitudinales del espongioplasma se separan en dos hacecillos (Lugaro).

**Varietades de células sensitivas.**—La descripción precedente se aplica á la mayor parte de los corpúsculos constitutivos de los ganglios raquídeos y craneales; pero existen también, aunque con rareza, ciertas variantes celulares que conviene conocer.

*Células monopolares pequeñas.* — Retzius ha llamado la atención sobre la existencia en los ganglios raquídeos de unos corpúsculos pequeños, cuya

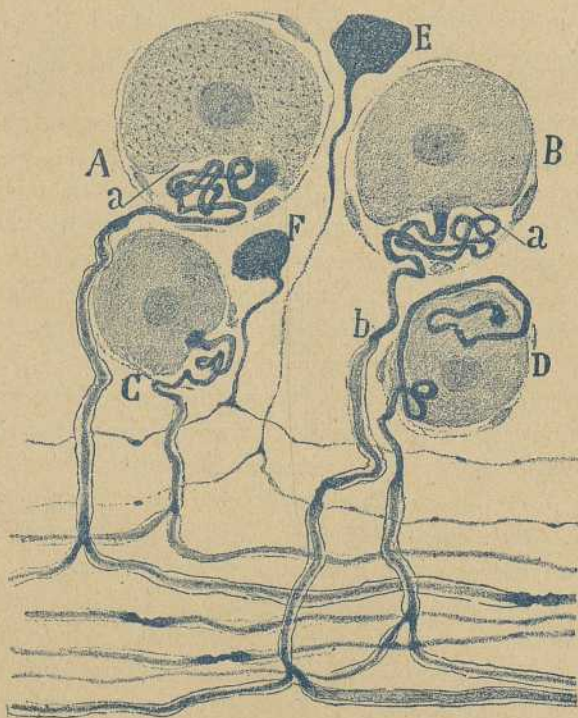


Fig. 127. — Células del plexo gangliorme del vago (gato adulto). Método de Ehrlich-Dogiel. Fijador mixto: A y B, células con foseta polar y glomérulos circunscritos; C, D, células medianas con glomérulos polares pequeños; E, F, células diminutas sin glomérulo.

expansión principal, así como las ramas de bifurcación, carecerían de mielina. La división en T engendraría, por lo común, fibras de igual espesor. Dogiel, que ha logrado teñir tales elementos con el método de Ehrlich, los describe de un modo semejante, presentándolos como elementos piriformes intensamente coloreados y exentos de glomérulo inicial. Conforme muestran las figs. 126, H y 127, F, dichos corpúsculos poseen un cuerpo piramidal ó piriforme, intensamente coloreable en azul; su expansión

principal, brotada de una eminencia cónica, describe solamente alguna ligera flexuosidad y se continúa con una fibra varicosa, á menudo bifurcada más precozmente que la de los corpúsculos monopolares comunes. Las ramas hijas carecen, al parecer, de vaina medular.

*Célula de cilindro-eje corto ó de Dogiel.* — Según este sabio, además de los tipos celulares antes señalados, todos los ganglios espinales poseerían un corto número de células monopolares (tipo segundo de este autor), caracterizadas por el comportamiento de la expansión principal; ésta, que es medulada, en vez de formar las dos consabidas ramas central y periférica, se dividiría un gran número de veces, engendrando multitud de ramitas destinadas todas al espesor mismo del ganglio, y probablemente continuadas con ciertas arborizaciones nerviosas que rodean el soma de los corpúsculos de tipo común (tipo primero de Dogiel).

A pesar de las numerosas tentativas de coloración realizadas recientemente por nosotros y Oloriz mediante el método de Ehrlich, nos ha sido imposible sorprender estos interesantes corpúsculos de Dogiel. Tampoco el método de Golgi los impregna jamás ni en aves ni en mamíferos. Así es que nos inclinamos á pensar que tales células, si es que Dogiel no ha sufrido algún error, tomando por fibras ramificadas nacidas en células especiales tubos de naturaleza simpática, son extraordinariamente raras, faltando quizá en muchos ganglios.

*Células monopolares de expansión ordinaria bifurcada, pero provistas de dendritas somáticas.* — Diversos autores han hallado células ganglionares cuyo soma ó cuya expansión principal suministra algunas dendritas libremente terminadas á no mucha distancia. Estos corpúsculos han sido vistos por Disse (1) en la rana, por Lenhossék (2) en el embrión de pollo, y por Spiras (3) y Dogiel (4) en los mamíferos. Por nuestra parte, hace tiempo que los habíamos observado también en el embrión de pollo (5), pero como las dendritas de dichos corpúsculos se mostraban cortas, y rarísima vez ramificadas, y como además sólo aparecían en los embriones relativamente tempranos, nos habíamos inclinado á estimar tales apéndices como disposiciones aberrantes, destinadas á desaparecer una vez ultimado el desarrollo. Hoy, después de haberlos coloreado con el azul de metileno en el gato adulto y con el método de Golgi en el feto de gato casi de término, rectificamos nuestro parecer y nos asociamos al dictamen de Leu-

(1) Disse Ueber die Spinalganglien der Amphibien. *Anat. Anzeiger. Suppl.*, zu VIII. Jahrg, 1893. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. d. VII Versaml.* 1893.

(2) Lenhossék: Zur Kenntniss der Spinalganglien. *Beitrage z. Histol. d. Nervensystems. u. d. Sinnesorgane*, 1894.

(3) Spiras: Zur Kenntnis der Spinalganglien der Säugethiere. *Anat. Anzeiger.*, Bd. n.º 21, 1894.

(4) Dogiel: *Loc. cit.* y *Anat. Anzeiger*, 1896, Bd. XII, n.º 6.

(5) Cajal: Los ganglios y plexos nerviosos de intestino, con pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático. Noviembre 1893.

hossék, para quien los citados elementos serían corpúsculos monopolares ordinarios, pero provistos, á guisa de ampliación de la superficie colectora somática, de algunos apéndices protoplásmicos más ó menos ramificados, en relación quizá con fibrillas nerviosas terminales.

Como se ve en la fig. 128, donde reproducimos tres corpúsculos de este género, los elementos en cuestión poseen un tallo principal, dividido, como en los demás elementos, en una rama central fina y una rama gruesa periférica; pero además brotan del soma una, dos, tres ó más expansiones cortas, indivisas á veces, como se veía en F, francamente ramifi-

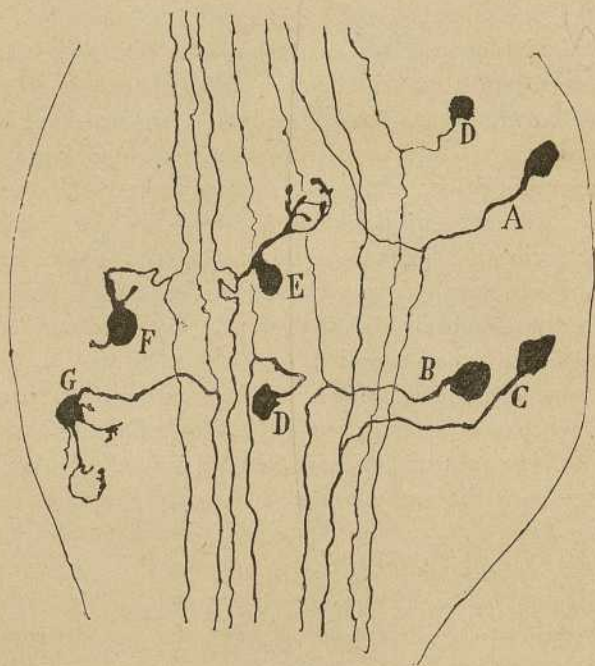


Fig. 128. — Células de un ganglio raquídeo del feto de gato casi de término. Método de Golgi. — A, B, C, tipos comunes monopolares; D, tipo pequeño; E, F y G, células provistas de dendritas.

cadas en otros casos, como se apreciaba en E y G. Estas dos células exhibían además un detalle interesante que también hemos visto en preparados de Ehrlich. Una de las expansiones se descomponía en varias fibras varicosas dispuestas en arco ó en nido en torno de un corpúsculo vecino. Si semejante conexión se confirma y no resulta un efecto de meras adaptaciones topográficas, mediante la referida arborización podría la célula en cuestión recoger corrientes de plexos pericelulares nerviosos simpáticos pertenecientes á otros corpúsculos.

En los ejemplos anteriormente citados se supone que las dendritas salen de la cápsula y entran en contacto con fibrillas nerviosas distantes;

mas según Huber (1), existirían también dendritas terminadas por bajo de la cápsula y relacionadas quizá con las arborizaciones pericelulares descritas por Ehrlich, nosotros y Dogiel. Tales dendritas, que hasta ahora sólo ha logrado Huber colorear, mediante el método de Ehrlich, en los anfibios, procederían de la porción inicial intracapsular de la expansión principal, dividiríanse sobriamente trazando en ocasiones espiras en torno de ésta, y acabarían mediante gruesas varicosidades aplanadas y discoideas, situadas ya sobre la superficie del soma, ya entre las células del disco polar. En los mamíferos donde nuestras investigaciones han recaído, no hemos hallado jamás este singular elemento. ¿Es que Huber ha tomado por dendritas trozos de la arborización periglomerular incompletamente teñidas? Lo ignoramos.

**Arborizaciones pericelulares.** — Ehrlich (2) y Aronson (3) fueron los primeros autores que, con ayuda del azul de metileno, creyeron ver, en torno de las células de los ganglios raquídeos, ciertas arborizaciones nerviosas pericelulares, semejantes á las hace tiempo descubiertas por Arnold en los corpúsculos simpáticos del corazón de la rana ; pero las descripciones de estos autores, harto vagas y no acompañadas de figuras, no llevaron la convicción al ánimo de los sabios. Algún tiempo después, nosotros (4) logramos impregnarlas en los ganglios del ratón recién nacido, sirviéndonos del método de Golgi, y expusimos la idea de que las tales arborizaciones, continuadas con fibras no meduladas y ramificadas repetidas veces en el espesor del ganglio, representan la terminación de tubos nerviosos simpáticos ó de Remak. Mas el método de Golgi es tan inconstante en la coloración de semejante disposición, que ningún autor, después de nosotros, logró confirmar la existencia de dichas arborizaciones. No es de extrañar, pues, que v. Gehuchten (5) y Retzius (6), que trabajaron con este último método, se mostraran algo reservados sobre la realidad de los referidos nidos celulares.

A Dogiel pertenece el honor de haberlos descrito detalladamente en diversos mamíferos, dando de este modo al descubrimiento de Ehrlich, Aronson y nuestro, carta de naturaleza en la ciencia (7). Dicho autor des-

(1) Huber : The Spinal Ganglia of Amphibien. *Anat. Anzeiger*. Bd. 12, 1896.

(2) Ehrlich : Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz *Deutsch. Med. Wochensch.*, n.º 4, 1886.

(3) Aronson : Beitrage zur Kenntniss des centralen und peripheren Nervenendigungen. *Inaug. Diss.* Berlin, 1886 (citado por Dogiel).

(4) Cajal : Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos. Barcelona, 1890.

(5) V. Gehuchten : Nouvelles recherches sur les ganglions cerebro-spinaux. *La Cellule*, tomo VIII. 1892.

(6) G. Retzius : Zur Frage von den freien Nervenendigungen in des Spinalganglien. *Biol. Unters.* 1894, vol. VI.

(7) También Huber (*loco citato*) parece haber coloreado en la rana dichas arborizaciones.

cribe dos clases de arborizaciones pericelulares: las formadas por ramitas finas y varicosas, probablemente emanadas de fibras simpáticas (éstas son las que nosotros coloreamos en el ratón con el cromato de plata); las engendradas por tubos medulados y sus ramitas desnudas, las cuales, arrollándose en torno de la célula, forman debajo de la cápsula un verdadero ovillo terminal comparable al ofrecido por ciertas terminaciones periféricas (corpúsculos de Krause). Estas arborizaciones se continuarían, según Dogiel, con las ramas nerviosas de la expansión principal de las células del segundo tipo.

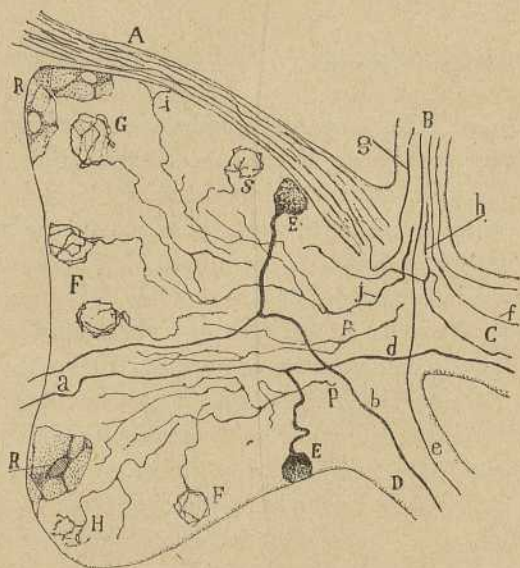


Fig. 129. — Arborizaciones pericelulares de un ganglio espinal de rata de pocos días. Cromato de plata. Método doble. — A, raíz motora; B, ramo simpático comunicante; C, D, ramas anterior y posterior del par raquídeo; E, células monopolares comunes; F, G, H, S, diversas terminaciones pericelulares; p, i, h, fibras simpáticas ramificadas penetrantes en el ganglio. (Esta figura está tomada de nuestro trabajo de 1890).

Nuestras observaciones en los ganglios espinales y craneales confirman la existencia de estas dos especies de arborización, la segunda de las cuales llamaremos, en obsequio á la brevedad y en honor al autor que las ha descrito por primera vez (al menos de un modo preciso), *arborizaciones de Dogiel*. Pero en nuestras preparaciones de dichos ganglios coloreados por el azul de metileno, se observa una tercera arborización que, por hallarse en torno del glomérulo inicial de la expansión principal, llamaremos *arborización periglomerular*.

*Arborizaciones periglomerulares.* — Al advertir nosotros que el glomérulo inicial carece constantemente de mielina y reside debajo de la cápsula, habíamos sospechado que dichas revueltas del tallo tienen por ob-

jeto multiplicar las superficies de contacto de éste, ya con las arborizaciones perisomáticas antes citadas, ya con alguna ramificación nerviosa especial. Y, en efecto, explorando numerosas preparaciones ejecutadas por nuestro ayudante el Sr. Olóriz y nosotros, confirmamos la citada presunción, sorprendiendo en muchos glomérulos, tanto del ganglio de Gaserio como de los espinales, una especie de ovillo de fibras ameduladas que rodean de modo complicadísimo cada una de las revueltas de la expansión principal.

La disposición ofrecida por la arborización periglomerular es muy variable. En las figs. 130 y 131, reproducimos los tipos principales hallados en preparaciones tanto del ganglio de Gaserio como de los espinales.

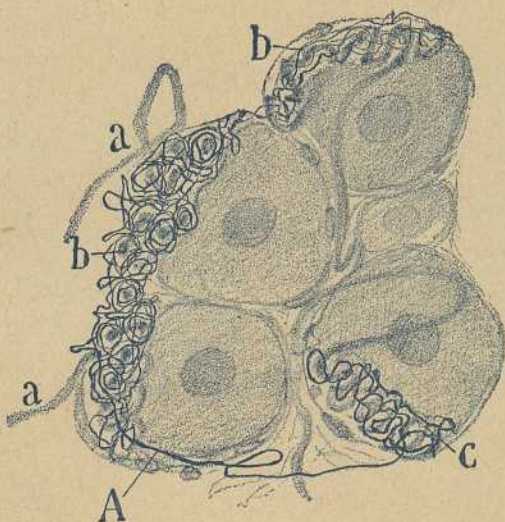


Fig. 130.—A, fibra nerviosa que constituía espirales sobre cuatro glomérulos distintos; a, expansiones principales de las células; b, huecos donde se ven vueltas del glomérulo rodeadas por fibras espirales; c, primer plexo formado por la fibra nerviosa aferente. (Ganglio espinal del gato).

El tipo más sencillo aparece en la fig. 131, A, B. Una fibra no medulada, ya gruesa, ya fina, se adosa á la porción medulada de la expansión principal, en torno de la que alguna vez traza una primera vuelta, penetra después bajo la cápsula, y siguiendo á la porción desnuda apelotonada de aquella expansión, traza en torno de éstas infinitas y complicadas espirales. Como la orientación de las vueltas del glomérulo varía continuamente, las espirales de la fibra aferente adoptan formas y orientaciones de gran complicación imposibles de describir y aun de dibujar exactamente (fig. 131, a). El examen simultáneo de las espiras y del glomérulo, exige el empleo de un apocromático de gran ángulo (1'30), y sobre todo, preparaciones en las que el azul haya impregnado algo la ex-



pansión principal, que destaca por su palidez del tono azul intenso adquirido por las fibrillas terminales. Esta condición se da de preferencia en los ganglios teñidos por inyección forzada de azul, en los que todas las fibras nerviosas, aun aquellas no influídas por el aire, adquieren ligera tinta azul.

Es imposible asegurar si la fibra terminal se ramifica; la gran complicación de las espirales impide seguir fructuosamente el curso total de la misma y sorprender las ramificaciones; con todo, la circunstancia de ofrecer, á menudo, algunas varicosidades las vueltas más finas de la espiral, induce á pensar que existen algunas, aunque pocas divisiones.

Cuando la fibra periglomerular es delgada, parece terminarse en un glomérulo no más; pero si, como ocurría en el caso copiado en la fig. 130,

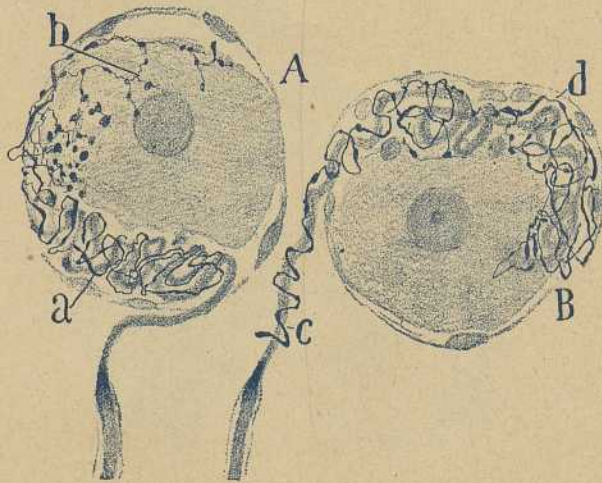


Fig. 131.—Arborizaciones periglomerulares de dos células de los ganglios espinales. — A, célula en que la ramificación terminal abarcaba una parte del soma; B, célula cuya ramificación se limitaba al glomérulo; a, hebra del plexo periglomerular; c, fibra aferente espiroidea.

la fibra aferente es robusta, el aparato espiral es común á dos y hasta á tres células. El conjunto de la terminación tiene entonces un aspecto extraño, que puede inducir á error, sobre todo si no se hallan teñidos los glomérulos correspondientes á las citadas espirales.

En otros casos, la arborización es más extensa, comprendiendo también parte de la célula. Así en la célula copiada en la fig. 131 b, una vez acabado el aparato espiroideo complicado periglomerular, se veían algunas fibras finas y varicosas prolongarse más allá del arranque de la expansión principal, cubriendo de ramificaciones varicosas una área poco considerable del soma.

Finalmente, existen arborizaciones mixtas del glomérulo y de la cé-

lula. Estas las hemos encontrado sobre todo en el ganglio de Gaserio y en torno de robustos corpúsculos monopolares. Como enseña la fig. 132, una fibra no medulada llega al glomérulo, en torno de cuya expansión traza espirales, primero simples y pequeñas (pues no abarcan más que el contorno de dicha prolongación), y luego sucesivamente más anchas, que rodean, ya total, ya parcialmente, las asas del glomérulo, en el cual engendran un plexo tupidísimo; por último, algunas fibras ganan la super-

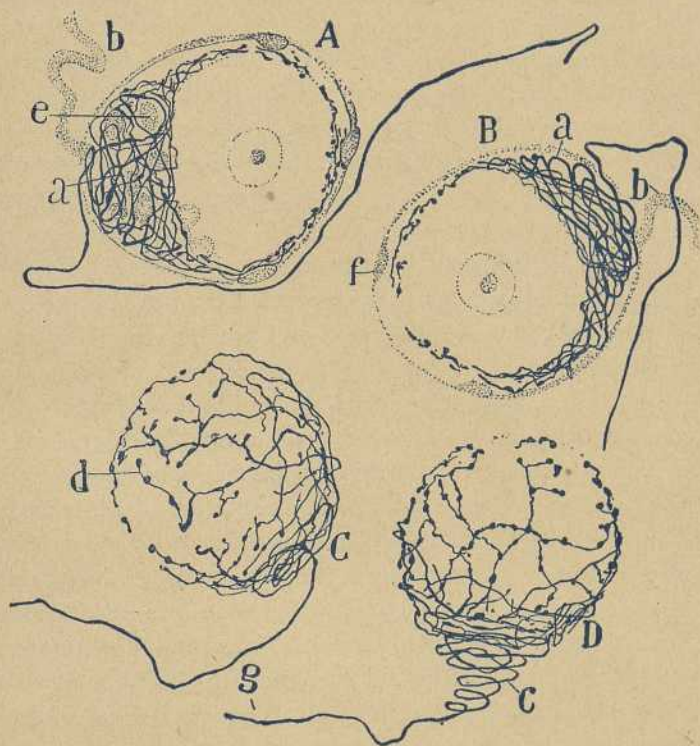


Fig. 132.—Arborizaciones pericelulares mixtas del ganglio de Gaserio del gato.— A y B, células enfocadas ecuatorialmente, para poner en evidencia el complicado ovillo periglomerular; C, D, células enfocadas en su superficie á fin de mostrar detalles de la arborización perisomática. En c aparecía una elegante espiral en torno del glomérulo; a, plexo periglomerular; b, expansión principal de la célula; e, vueltas del glomérulo; f, cápsula; g, fibra aferente amedulada.

ficie del soma describiendo también sobre él grandes revueltas y acabando por ramificaciones libres y notablemente varicosas aplicadas íntimamente á la superficie protoplásmica. El aspecto de estas células recuerda los corpúsculos simpáticos del corazón de la rana, con la diferencia de que en éstos no existe el macizo de espirales complicadas, correspondiente al arranque de la expansión principal.

Como acabamos de notar, entre la arborización periglomerular pura y

la mixta ó comprensiva, tanto del plexo periglomerular como de las ramificaciones varicosas perisomáticas, existen transiciones. Tales variantes no podrían explicarse por la impregnación más ó menos incompleta de un tipo de ramificación único, pero de carácter mixto? No cabe excluir semejante posibilidad, aunque de todos modos, el predominio en esta clase de terminaciones de las espiras y ovillos periglomerulares, imprime á tales aparatos de conexión nerviosa un sello particular que los separa, al primer golpe de vista, de las otras especies de arborizaciones descritas por Dogiel. También podría suceder que existiesen arborizaciones exclusivamente periglomerulares, quedando el soma reservado para ponerse en conexión con fibras nerviosas de otra naturaleza. La solución de estas dudas exigirá nuevas y más profundas observaciones.

Probablemente, todo glomérulo está provisto de una arborización especial, ó, por lo menos, de un plexo espiroideo particular, continuado ó no con una ramificación perisomática. Si en las preparaciones teñidas por el azul, tales plexos periglomerulares son poco frecuentes; ello dependería de la dificultad de la coloración. Tocante á la fibra que engendra tales plexos, nos inclinamos á pensar que proviene del gran simpático. Jamás en su curso á través del ganglio hemos logrado sorprender en ella vaina medular, circunstancia privativa de las fibras de Remak. Además, en las arborizaciones mixtas, el carácter de la ramificación perisomática, corresponde perfectamente al que ofrecían las terminaciones pericelulares que hace tiempo pusimos de manifiesto con el método de Golgi, y las cuales parecían continuarse con tubos llegados de los *rami-comunicantes*.

La demostración del carácter receptor de la porción inicial del axon, no es un caso aislado en la ciencia. Recuérdese que la porción no medulada de los axones de las células de Purkinje, entra en contacto con los vértices de las cestas terminales del cerebelo. En el lóbulo óptico de los reptiles, aves y batracios, es muy común ver axones nacidos de expansiones protoplásmicas (células de cayado), los cuales describen en su arranque una vuelta complicada, para caminar después en línea recta hasta la capa de fibras nerviosas meduladas. Es probable que semejantes revueltas iniciales sirvan también para establecer conexión con ramificaciones nerviosas, lo que justificaría en este caso la transgresión á la ley de ahorro de protoplasma que rige la marcha y forma general de los axones. Todas estas disposiciones hacen verosímil la suposición de que el trayecto inicial no medulado del axon, representa un verdadero apéndice protoplásmico destinado á recoger corrientes nerviosas á la manera del soma y demás expansiones dendríticas. Por consiguiente, hay motivo para creer que la prolongación principal de las células monopolares sensitivas representa un apéndice protoplásmico que se ha medulado solamente en aquella parte de su itinerario en que no debe mantener conexión con fibras nerviosas terminales.

Las citadas consideraciones sugieren la idea de que la naturaleza, cuando quiere multiplicar el aparato colector de corrientes ó el de emisión de las mismas, se sirve de dos recursos: uno, el más general, que consiste en la producción de ramificaciones (apéndices dendríticos, colaterales y terminales nerviosas); el otro, reservado para casos especiales y muy singularmente para células pobres en prolongaciones dendríticas, consiste en la producción de vueltas y revueltas, á fin de multiplicar los contactos y asegurar la conducción (ovillos periféricos sensitivos, espirales de las células simpáticas de la rana, espirales complejas de las células ganglionares raquídeas, etc.).

*Arborizaciones varicosas pericelulares.* — En algunas células, el azul de metileno colorea una arborización rica en ramillas, las cuales se disponen en nido en torno del soma y sin presentar espirales y ramificaciones para los glomérulos. Las últimas ramillas acaban por extremos varicosos sobre la superficie protoplásmica. A este tipo corresponden las arborizaciones que nosotros descubrimos en el ratón con ayuda del método de Golgi, y del mismo carácter son muchas de las descritas y dibujadas recientemente por Dogiel. La fibra aferente carece de mielina, y á menudo, se ramifica antes de abandonar el aparato terminal. En nuestras preparaciones, ejecutadas con el azul de metileno, tales nidos varicosos se presentan también bastante abundantes, aunque menos que los ovillos terminales de que luego hablaremos.

Probable es, aunque no seguro, que tales aparatos terminales sean engendrados por fibras simpáticas, dictamen á que se inclina igualmente Dogiel.

*Ovillos pericelulares ó nidos de Dogiel.* — Además de las arborizaciones nerviosas que llevamos descritas, se hallan también en ciertos corpúsculos de los ganglios raquídeos y de Gaserio, ciertas terminaciones nerviosas en forma de ovillo, que han sido bien descritas y figuradas por Dogiel. En nuestros preparados, aparecen tanto en derredor de células gruesas, como de células medianas (fig. 133), y llama en ellas la atención el gran número de vueltas y revueltas que traza la fibra envolvente en derredor del soma.

Estas vueltas van en todas direcciones, siendo tan numerosas y complicadas en muchos casos, que es imposible seguir el trayecto total del tubo que las engendra. Este exhibe en su trayecto inicial en derredor de la célula, vaina de mielina (como ha demostrado Dogiel), la cual desaparece luego; y el axon desnudo, y al parecer exento de ramificaciones, termina libremente después de tornarse un tanto varicoso en las últimas revueltas pericelulares. Es probable que las células envueltas estén provistas de glomérulo; lo que sí cabe afirmar, es que jamás las citadas espirales nerviosas se localizan en la región glomerular, engendrando ese plexo especial anteriormente descrito.

Nuestras observaciones no nos permiten determinar el origen de los tubos nerviosos constitutivos de los ovillos de Dogiel. La presencia de vaina medular en estas fibras, parece excluir una procedencia simpática, la cual resulta de todos modos poco probable dado el contraste existente entre la disposición de tales ovillos y las positivas ramificaciones pericelulares, generadas por las fibras de Remak.

La circunstancia de limitarse los ovillos de Dogiel exclusivamente al soma, y de recaer precisamente en corpúsculos grandes ó medianos dotados de glomérulo inicial, nos inclinan á sospechar que tales corpúsculos poseen en realidad dos aparatos terminales de diversa procedencia : uno

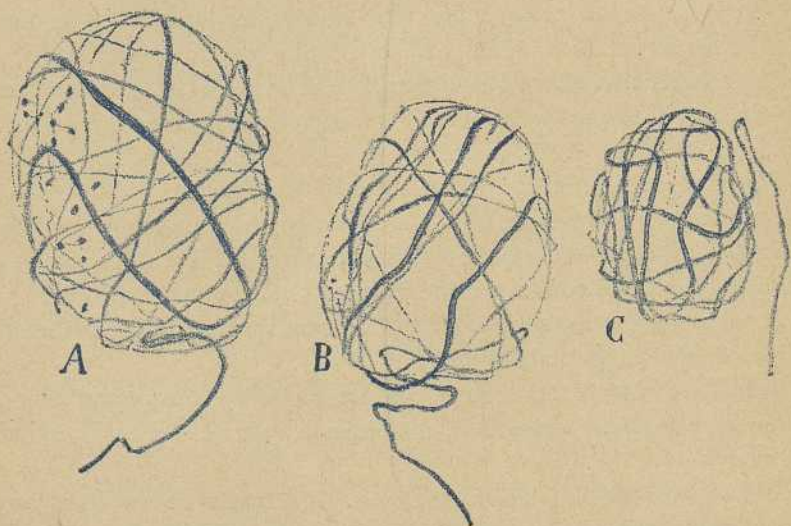


Fig. 133.—Ovillos pericelulares de las células del ganglio de Gaserio. — A, ovillo residente en torno de un corpúsculo grande ; en él se veían algunos tubos varicosos, indicio acaso de ramificación ; B, C, ovillos de corpúsculos medianos ; en ellos no se podía distinguir ninguna ramificación.

localizado en el soma, y otro, de carácter simpático, en las revueltas del glomérulo. Este punto exige todavía nuevas observaciones, tanto más difíciles, cuanto que no se colorean simultáneamente en el mismo elemento, ambas clases de terminaciones.

Para terminar, añadiremos que hemos visto muy á menudo fibras simpáticas ramificadas en el espesor del ganglio de Gaserio, así como en los ganglios espinales. En estos se percibe, además, constantemente un plexo nervioso superficial, subneurilemático, de anchas mallas, constituido, tanto por tubos medulados como por fibras amielínicas. Cada fibra se ramifica varias veces y las ramas se incorporan á hacecillos varios, hundiéndose á menudo en la corteza ganglionar subyacente. Algunas de las ramas más finas, caminan paralelas al tubo progenitor, tornándose varicosas y

pareciendo acabar libremente sobre las células gangliónicas, á favor de una arborización sobria en ramillas (fig. 134, *b*). La significación de este plexo, que también hemos visto alguna vez en preparaciones del método de Golgi, nos es desconocida. Ignoramos si algunas de sus fibras se continúan con arborizaciones pericelulares, las cuales, como se advierte en la fig. 134, *d*, se colorean á menudo, al mismo tiempo que dicho plexo cortical.

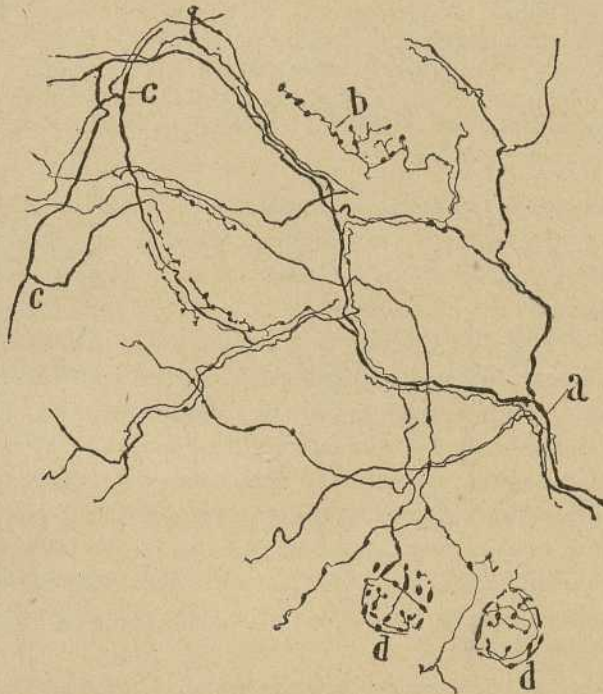


Fig. 134. — Flexo nervioso periférico de un ganglio raquídeo del gato. — *a*, tubo medulado con bifurcaciones; *b*, arborización varicosa terminal; *c*, ramificaciones secundarias de tubos medulados; *d*, arborizaciones varicosas pericelulares (tipo simpático).

La entrada de fibras simpáticas en los ganglios raquídeos, ha sido directamente demostrada por nosotros (1), tanto en las aves (embrión de pollo) como en los mamíferos (ratón y rata recién nacidos). Este hecho hállase en concordancia con los resultados de las numeraciones comparadas de los tubos medulados de la raíz posterior efectuadas por dentro y por fuera del ganglio. En efecto, Lewin (2) ha demostrado que la porción extraganglionar de la raíz posterior del conejo, contiene un 19 por

(1) *Cajal*: Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios raquídeos. Diciembre, 1890.

(2) *Gaule* (Lewin): Ueber die Zahlen der Nervenfasern und Ganglienzellen in der Spinalganglion des Kaninchen. *Centralbl. f. Physiol*, 1896.

100 más tubos que la intraganglionar. Ya Birge (1) había observado algo parecido en los nervios dorsales de la rana. Por último, Buhler (2), que ha contado los tubos de las raíces anteriores y posteriores de los nervios raquídeos de la rana, hace notar, que el tronco común ó par raquídeo, contiene un 25 por 100 más fibras que la suma de los tubos de la raíz anterior y de la raíz posterior contados en ésta antes del engrosamiento ganglionar (el tronco tendría 1488 tubos, y sumados los de ambas raíces serían 1105). Este aumento de tubos en la porción extraganglionar de la raíz corresponde, pues, muy verosimilmente al ingreso de tubos simpáticos en el ganglio, dentro del cual se agotarían. De menos importancia juzgamos para explicar dicho incremento, las divisiones prematuras intraganglionares de la expansión periférica de los corpúsculos gangliónicos; porque este hecho, señalado por Dogiel, y sobre el cual insiste Buhler, debe ser rarísimo, dado que jamás, en muchos cientos de buenas preparaciones ejecutadas por el método de Golgi y de Ehrlich ha sido observado por nosotros.

**Estructura de las células ganglionares.**—Habiendo en la *Parte general* (pág. 124) expuesto los datos fundamentales de esta estructura, limitáremos aquí á añadir algunos detalles, tocantes al protoplasma y expansión principal.

Cuando, á ejemplo de Flemming (3), Lugaro, Levi, Buhler y otros, se tiñen las células ganglionares de los mamíferos (previa fijación en sublimado ó líquido de Flemming) en hematoxilina de Delafield, el protoplasma aparece formado de los tres factores ya conocidos: el retículo, los grumos cromáticos y el jugo celular ó citoplasma, á los que hay que agregar la membrana fundamental. La ventaja que sobre el método de Nissl, excelente para colorear los grumos cromáticos, posee la hematoxilina, consiste en que además de impregnar la cromatina protoplásmica, colorea en violado más ó menos intenso, los filamentos del axon y el retículo celular.

**Retículo protoplásmico y cubierta fundamental.**—Como puede apreciarse en la fig. 135, que copia una gruesa célula del gato, el armazón fibrilar del protoplasma es delicadísimo y está dispuesto en una red de mallas poligonales sumamente angostas. En sus nudosidades se contienen los grumos cromáticos. Los hacecillos de la red, que son positivamente hilos y no tabiques, fijanse por el centro en el núcleo, y por la periferia se insertan en una cutícula granulosa, la cual se colorea algo más intensamente

(1) Birge: Die Zahl der Nervenfasern und der motorischen Ganglienzellen in Rückenmark der Frosches, *Arch. f. Anat. u. Physiol. Abtheil.*, 1882.

(2) A. Buhler: Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. *Verhandl. der Physik. med. Gesellschaft. zu Würzburg.* Bd. 31, n.º 8, 1898.

(3) Flemming: *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 46, 1895. En este trabajo preconiza Flemming su método de coloración progresiva con soluciones débiles de hematoxilina de Delafield. También Rawitz aconseja estas coloraciones lentas, haciendo uso de su fórmula de hemateína glicerínada. Véase Rawitz: Ueber eine Modification in der substantiven Verwendung des Hamateins. *Anat. Anzeiger*, n.º 10, 1895.

por la hematoxilina que el resto del retículo. Semejante capa marginal, que nosotros llamaremos *cubierta fundamental* del protoplasma, sólo se muestra bien perceptible en los parajes donde el soma no mantiene adherencias con la cápsula (fig. 135, *b*).

A pesar de nuestros esfuerzos, no hemos conseguido cerciorarnos de la existencia, como formas independientes, de esos hilos sueltos flexuosos, mencionados por Flemming, Lugaro, Dogiel, Cox y Buhler, autores que, por lo demás, difieren entre sí tocante á la apreciación de la disposición y relaciones de aquéllos. Así, á juicio de Flemming, dichos hilos serían flexuosos, esquinados y contendrían en su espesor los grumos cromáticos de Nissl. En sentir de Lugaro y Cox, estos grumos habitarían la substancia homogénea interfibrilar y no tendrían sino relaciones de contigüidad con los filamentos. Para Buhler, el protoplasma albergaría dos clases de fibras; ciertas fibrillas independientes, de naturaleza conductriz, continuadas con el axon, y un armazón fibrilar reticulado, en cuyos puntos nodales morarían los granos cromáticos de Nissl.

Por último, Nissl, Lenhossek, Marinesco, van Gehuchten, Levi y Held admiten una sola especie de fibras, dispuestas en red, cuyos nudos se enlazarían con los granos cromáticos. A esta opinión nos atenemos, después de haber revisado nuestras anteriores observaciones, y aplicado al argumento los métodos más apropiados para la coloración de las fibrillas (método de Flemming, de Rawitz, etc.).

Como objeto de estudio, singularmente favorable para la buena percepción de los hilos, propone Lugaro las células con cromatolisis periférica de los ganglios raquídeos del perro, modificados por envenenamiento mediante el arsénico (1). Como Lugaro ha probado, el veneno suscita ulteriormente la absorción de la cromatina periférica, con lo que el retículo celular, descartado de los grumos que lo disimulaban, se presenta con notable claridad, sobre todo en preparados fijados en sublimado y coloreados en hematoxilina de Delafield. Iguales facilidades se logran, según Marinesco, en las células centrales afectadas de cromatolisis.

En la fig. 135 reproducimos una de estas interesantes células ganglio-

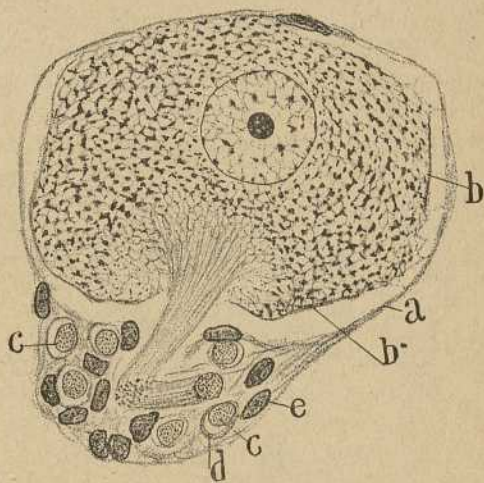


Fig. 135.—Célula ganglionar raquídea del gato adulto. Hematoxilina de Delafield. Coloración progresiva. — *a*, cápsula; *b*, cubierta fundamental de la célula; *c*, axon seccionado de través al nivel de las revueltas del glomérulo; *d*, cubierta adventicia del axon; *e*, núcleos del glomérulo.

(1) Lugaro: Sulle alterazioni degli elementi nervosi negli avelenamento per arsenico e per piombo. *Riv. di patol. nervosa e mentale*. Vol. II, fasc. II. 1897.



nares raquídeas, tomada de una preparación que debemos á la exquisita amabilidad de Lugaro. En la zona periférica exenta de grumos aparecen, en efecto, clarísimamente las fibrillas del protoplasma; mas éstas, como revela con entera precisión el objetivo 1'30 ó el 1'40 apocr. Zeiss, no se muestran independientes, sino enlazadas en red é insertas periféricamente en la membrana fundamental de la célula. Lo que persuade de que realmente dichas hebras forman red y no plexo, es que al nivel de los entrecruzamientos existen constantemente nudosidades finas, á menudo formadas por un delicado grano cromático. La única mudanza que en tales preparaciones advertimos, por comparación con las ordinarias del método de Nissl, es una superior delgadez del retículo protoplásmico. En la citada fig. 136, *b*, dibujamos también un corpúsculo pericelular suelto, que se mostraba con gran evidencia debajo de la cápsula.

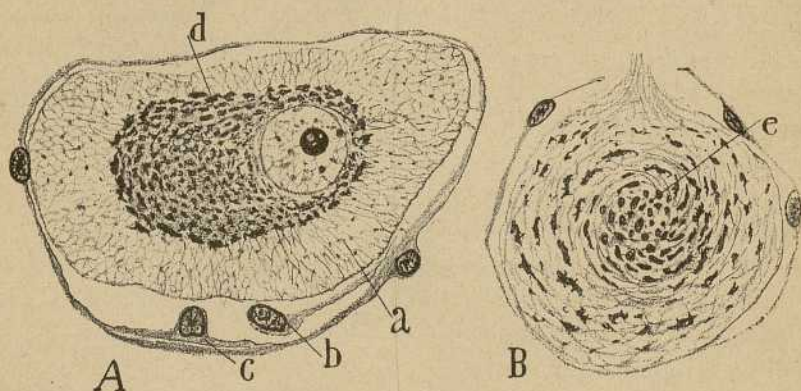


Fig. 136. — Dos células de un ganglio raquídeo de perro envenenado por el arsénico. — A, corpúsculo cuya cromatina ha sido reabsorbida en las capas periféricas del protoplasma; B, corpúsculo seccionado excéntricamente y cuya región central ofrecía un haz vertical de espongioplasma y una figura espiroidea; *a*, red de espongioplasma; *b*, célula fusiforme infracapsular; *c*, otra célula análoga. (Preparación de Lugaro).

El espongioplasma de las células gangliónicas del perro y gato no muestra, en la mayor parte de las células, ninguna orientación marcada; sin embargo, en ciertos elementos, cortados tangencialmente, se aprecia una disposición interesante.

Esta disposición consiste en la orientación espiral del espongioplasma y sus grumos cromáticos, en torno de un haz central de espongioplasma, que en los cortes referidos aparece transversalmente seccionado (figura 136, B, *e*). Los grumos del haz vertical, eje de la figura espiroidea, son alargados en igual sentido, y por presentarse cortados según su menor dimensión, forman en el centro del soma un acúmulo de granos redondeados y muy próximos. Si los cortes contienen el mencionado haz á lo largo, cada uno de los extremos de éste parece continuarse con un remolino del espongioplasma. Ignoramos si esta disposición se relaciona con la entrada del axon. Por lo demás, la figura espiroidea y los haces de espongioplasma, parecen constituir en los reptiles y batracios una disposición constante (Levi, Bühler).

*Grupos cromáticos.* — Desde el punto de vista de la disposición y abundancia de los grupos cromáticos, pueden distinguirse, conforme lo han hecho diversos autores, dos tipos celulares: tipo de finos, abundantísimos, irregulares y no orientados grupos (fig. 135); y tipo de grupos gruesos, escasos, alargados, y á menudo concéntricamente dispuestos. El tamaño no parece relacionarse con el modo de ordenamiento cromático, porque ambos tipos ganglionares se observan indistintamente en células grandes y medianas. No obstante, los elementos más pequeños se distinguen casi siempre por lo menudo y apretado de los grupos, circunstancia que les presta, tanto en las preparaciones de Nissl como en las coloreadas por la hematoxilina, un aspecto obscuro. Esta superior colorabilidad, se debe también quizá, como insinúa Lenhossék, á la presencia de algún material uniformemente repartido, y especialmente afine de los colores básicos.

*Entrada del axon en el protoplasma.* — La hematoxilina de Delafield, convenientemente utilizada (preparaciones fijadas en sublimado ó en ácido crómico, ó en la mezcla de sublimado y de ácido ósmico, como aconseja Bühler, etc.), presta al axon una apariencia francamente fibrilar. Las fibrillas no son precisamente paralelas, sino algo oblícuas entre sí, y la hematoxilina denuncia en ellas ciertos espesamientos ligeramente fusi formes, algo más coloreados que el resto. Las fibrillas transversales que los colores ácidos presentan en el axon, no aparecen en tales preparados. Al nivel del glomérulo, el axon revela, además de una fina capa cortical, bien distinta de las fibras, una cubierta pálida, separada, que acaso se continúe con la cápsula (fig. 135, *d*), y membrana de Henle del tubo.

La prolongación principal se ensancha en forma de cono al penetrar en el soma, y una vez dentro, se dilata, desparramando sus fibrillas en forma de penacho, las cuales pueden seguirse cierto trecho á través del espongioplasma (fig. 135).

El comportamiento ulterior de estas fibrillas es asunto obscurísimo, sobre el cual sólo conjeturas pueden formularse. Según Flemming (1), el cono de origen contendría fibrillas que, penetrando en el soma en forma de pincel, se dividirían en dos manojos ó sistemas, de los cuales uno se continuaría quizá con la expansión periférica, y otro con la central del tallo principal de la célula. Esta opinión ha sido substancialmente aceptada por Cox (2), quien dice haber visto ambos manojos en las células del conejo.

(1) *Flemming*: Ueber den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugethiereu & Arch. f. mikros. Anat. Bd. 46.

— Ueber die Structur der centralen Nervenzellen bei Wirbelthieren, *Anat. Hefte*. Bd. VI.

(2) *Cox*: Der feinere Bau des Spinalganglienzelle der Kaninchen. *Anat. Heften*. Herausgegeben von Fr. Merkel in Göttingen u. Bonnet in Greiswald. Wiesbaden, 1898.

También Dogiel (1) admite en el cono de origen del axon dos grupos de fibrillas: las unas se extenderían, trazando círculos, por las capas periféricas del protoplasma, y las otras penetrarían de un modo meridiano en el centro celular. Para Lenhossék (2), en el cono de origen, las fibrillas del axon se desparramarían, formando una especie de espira ó remolino.

Por último, Bühler (3), que ha trabajado de preferencia en los batracios y reptiles, sostiene un dictámen poco desviado del de Dogiel, pues afirma que los hilos del axon marchan unos hacia la periferia, trazando espirales complicadas, mientras que otros, dispuestos en haz robusto, penetrarían hondamente hasta el núcleo, en el cual acaso tendrían su punto de inserción.

Nuestras recientes observaciones, recaídas tanto en los batracios como en los reptiles, no nos han permitido asegurarnos de la realidad de los detalles mencionados por Flemming, Dogiel, Cox, Lenhossék y Bühler. Todo lo que en los casos más afortunados (cortes paralelos al cono de origen) puede discernirse claramente con el apocromático 1'40, es que las fibrillas del cono de origen divergen y se apartan progresivamente unas de otras, y desembocan, por último, en la red del espongioplasma. Esta red aparece ya claramente en las fibrillas del axon antes de llegar á la zona de los granos cromáticos, y sus mallas alargadas y divergentes contienen en sus nudos, ya finísimos granos pálidos, ya granitos algo más gruesos coloreables por la hematoxilina y anilina básicas. En ningún caso hemos sorprendido en los mamíferos (gato y perro), ni la bifasciculación de Flemming, ni la disposición en remolino señalada por Dogiel y Lenhossék, á pesar de lo cual no negamos tales disposiciones. En cuestiones tan difíciles sería harto aventurado apoyar un dictamen sobre observaciones negativas.

**CÉLULAS GANGLIONARES RAQUÍDEAS DE LOS VERTEBRADOS INFERIORES.** — **Peces.** — Como es bien sabido desde las ya antiguas observaciones de Wagner, Bidder y Robin, las células de los ganglios espinales son bipolares, es decir, que las dos expansiones central y periférica, en vez de proceder de un tallo común, brotan de puntos opuestos del protoplasma. Hay, sin embargo, observaciones que atestiguan que en los peces se da ya el tránsito de la forma bipolar á la monopolar, y esto, no sólo en los representantes más superiores de la clase, sino hasta en los

(1) Dogiel: *Anat. Anzeiger*. Bd. 12.

(2) Lenhossék: Ueber Nervenzellens Strukturen, *Ergänzungshelf. Anat. Anzeiger*. Bd. XII, 1896.

— Ueber den Bau der Spinalganglienzellen des Menschen. *Arch. f. Psychiatrie*. Bd. 29, H. 2, 1896.

(3) A. Bühler: Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. *Verhandl. d. Physik-med. Gesellschaft in Würzburg*. Bd. 31, n° 8, 1898.

peces más ínfimos, como los ciclostomos. Así Freud (1) halló en el *petromyzon* ambas clases de células monopolares y bipolares, y esta observación fue confirmada por Nansen (2) y Retzius en la *myxina glutinosa*, por Retzius (3) en los teleosteos (*gobius*), y por Lenhossék (4) en los selacios (embriones de *pristiurus*).

En cuanto á la estructura, la célula ganglionar de los peces coincide con la de los vertebrados superiores. En torno del soma existe una doble cápsula, como demostró Ranvier en los ganglios de la raya; la hoja interna se continúa con la membrana de Schwan de los tubos nerviosos, y la externa con una membrana especial que protege á estos últimos, pero sin modelarse á sus estrangulaciones (*vaina secundaria* de Ranvier). El protoplasma muestra ya en estado fresco una textura fibrilar que se mantiene en las preparaciones fijadas en ácido ósmico, y examinadas en agua ó en un líquido indiferente. Estas fibrillas entran en la célula por un polo, dispersándose en la región ecuatorial, donde parecen desembocar en una finísima red de espongioplasma (5). Según Ranvier, dichos filamentos mantendrían su independencia y se continuarían á través del protoplasma con los de la expansión del lado opuesto (6). En cuanto á los grumos cromáticos, asegura Levi, que ha hecho un buen estudio de ellos en los teleosteos y selacios, que son finísimos, y se hallan especialmente concentrados en la periferia del soma y en torno del núcleo, reservando un espacio esferoidal correspondiente al cabo no nuclear del corpúsculo (7).

**Batracios y reptiles.**—En estos animales, como pusieron en evidencia las indagaciones de Retzius, las células ganglionares adoptan también la forma monopolar, como las de las aves y mamíferos, con las que coinciden también substancialmente en estructura (8). Hay, sin embargo, algunas variantes señaladas por Lenhossék, Levi y Bühler, á saber: la presencia de centrosoma, la orientación espiroidea del espongioplasma y la posición excéntrica del núcleo.

(1) *Freud*: Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. *Sitzungsber. d. Math. Clas. d. K. Akad. d. Wissenschaf. Wien.* Bd. 78. V. III. 1879.

(2) *Nansen*: The Structure and Combination of the histological Elements of the Central Nervous system. *Bergens. Museums. Aarsberetning for.*, 1895. Bd. III.

(3) *Retzius*: Zur Kenntniss der Ganglienzellen der Spinalganglien. *Biologischen Untersuchungen. Neue Folge.* Bd. IV. 1892.

(4) *Lenhossék*: Beobachtungen in den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. *Anat. Anzeiger.* 7 Bd. 1892.

(5) *Cajal*: Manual de Hstologia normal, etc. Valencia, 1889, pág. 556.

(6) *Ranvier*: *Traité technique d'histologie.* Paris, 1889, pág. 544.

(7) *Levi*: Ricerche citologiche comparate sulla celula nervosa dei vertebrati. *Rivista di patol. nervosa é mentale.* Vol. II, fasc. 5-6, 1897.

(8) Recientemente hemos visto también en los ganglios de la rana y escuerzo, coloreados con la hematoxilina, algunas células bipolares, cuyos dos apéndices procedían del mismo lado de la célula. Morfológicamente tales corpúsculos representan una transición entre el tipo bipolar y monopolar.

a) *Centrosoma*.—Primeramente encontrado por Lenhossék en las células pequeñas de los ganglios raquídeos de la rana, ha sido recientemente confirmado por Dehler en los elementos del gran simpático de este mismo animal, y por Bühler en los ganglionares raquídeos de batracios, reptiles y mamíferos (gato y conejo). Este último sabio, ha logrado descubrir dicho órgano hasta en las células del cerebro de los reptiles.

Las descripciones del centrosoma, dadas por Lenhossék y Bühler, no concuerdan por completo, lo que acaso dependa de la existencia normal de variaciones en el lugar y tamaño del centrosoma. Así, mientras que aquel sabio describe este órgano como uno ó varios granitos situados en el centro protoplásmico y rodeados de una esfera pálida, Bühler lo encuentra constantemente, tanto en los batracios como en los reptiles y mamíferos, junto al núcleo, y á menudo dispuesto en pareja de granos muy próximos, de cuyos polos surgen ciertos filamentos radiados granulados terminados en la superficie celular (*aparato de centrage* de Heindenham y Bühler). Además, el centrosoma, visto solamente por Lenhossék en los corpúsculos menudos, hallaríase en todas las células grandes y pequeñas.

b) *Espongioplasma y aparato espiroideo*.—El protoplasma de las células ganglionares de los batracios y reptiles, consta de un retículo pálido y grumos cromáticos. Estos últimos, conforme ha indicado Lenhossék, forman dos zonas: una *ectoplasmática* ó periférica donde se contienen gruesos granos cromáticos dispuestos en corteza discontinua (fig. 137); y otra *endoplasmática* correspondiente á los territorios centrales del soma y caracterizada por la pequeñez y difusión de los grumos.

Pero el rasgo más característico de las zonas centrales, consiste en la orientación del espongioplasma. Este, que se presenta sin orientación dominante y francamente reticulado en las partes periféricas, se dispone en el centro protoplásmico en un haz incurvado de hilos robustos, que, cuando aparece cortado de través, se muestra á la manera de un acúmulo redondeado de granos apretados (fig. 137, B, a y C, b). Este aspecto granuloso del acúmulo depende de que cada uno de los hilos del haz contiene espesamientos cromáticos alargados. Es imposible ver entre tales filamentos trabéculas de unión, particularidad ya notada por Levi. Si se enfocan los extremos del haz, se advierte que sus fibras se diseminan de un modo espiroideo, continuándose con el espongioplasma no orientado de las regiones periféricas. La disposición del haz de espongioplasma varía bastante en las diversas células; á menudo, en cortes tangenciales que no interesan la región nuclear, se advierten dos haces de punta (fig. 137, D), unidos por una porción intermedia; en otras células, los extremos espiroideos del haz marchan, uno al núcleo y el otro hacia la superficie protoplásmica (fig. 137, C), dándose todavía otras disposiciones más complejas aún y difícilísimas de interpretar.

Estas figuras, descubiertas por Levi en los reptiles (*zamenis viridis*) y batracios (*bufo*), confirmadas en ambas clases de animales por Bühler y observadas asimismo por nosotros en la rana, *bufo* y lagartija (1), ¿tienen relación de continuidad con las fibrillas del axon? Bühler se pronuncia por la afirmativa, sosteniendo que desde el cono de origen dichas fibrillas siguen trayecto espiroideo y se continúan con los citados remolinos de

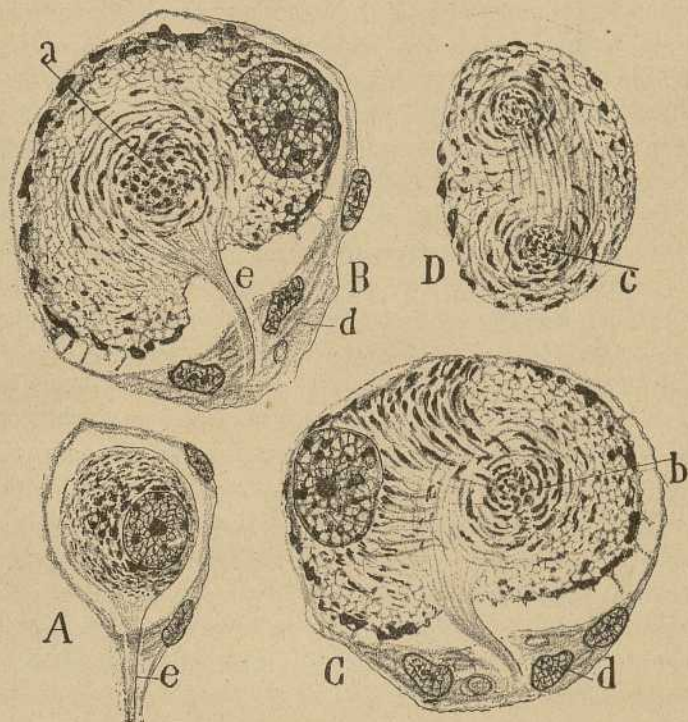


Fig. 137. — Células ganglionares de la rana. Coloración con la hematoxilina diluida. — A, tipo celular menudo sin glomérulo; B y C, células con aparato espiroideo en el protoplasma; D, corte tangencial de un corpúsculo, donde se veían dos haces en sección óptica; a, aparato espiral; b, haz central; e, axon; d, núcleos de la región glomerular de la cápsula.

espongioplasma. Levi es menos explícito, pero acepta que las fibras del axon nacen del centro del vértice ó figura espiroidea. En nuestras preparaciones, se nota claramente que los hilos del axon se entremezclan á las figuras espirales, pareciendo rodear el haz ó haces de espongioplasma,

(1) Las figuras espiroideas las hemos observado primeramente en una excelente preparación de Levi, correspondiente á los ganglios del bufo (sacrificado después de la hibernación), preparación que debemos á la exquisita amabilidad de Lugaro. Pero después hemos tenido ocasión de confirmarlas también en ranas que habían permanecido mucho tiempo en el laboratorio, así como en el sapo y la lagartija.

pero es imposible determinar el grado de participación que tienen en la producción de éstos. De todos modos, la mayor parte de las fibras de las figuras espirales y de los haces centrales, nos parecen independientes del axon, porque convenientemente perseguidos á través del protoplasma, se sorprende siempre, ó su terminación en el núcleo, ó su inserción en la membrana fundamental del protoplasma.

Para terminar, hagamos notar que el aparato espiral es imperceptible en los corpúsculos pequeños (fig. 137, A), cuyo axon difícilmente resoluble en fibrillas, no brota nunca de una depresión, sino de un cono protoplásmico. Añadamos que en el protoplasma de estos corpúsculos los grumos más grandes, al revés de lo que ocurre con el tipo de gran talla, suelen estar cerca del núcleo, y en ocasiones acumulados en una pléyade más ó menos redondeada. El glomérulo inicial del axon, falta en estas pequeñas células, detalle visible también en los mamíferos. En cambio, obsérvase muy claramente en los gruesos corpúsculos, hallándose situado en el espesor de la placa polar (fig. 137, d) de los autores.

c) *Núcleo*.—Como Lenhossék ha demostrado, yace en posición marginal y su forma, en vez de ser perfectamente esférica, suele presentar alguna depresión del lado del centro celular (fig. 137, B). Esta depresión, que también exhiben los núcleos de los leucocitos y otros corpúsculos, anuncia siempre, conforme ha probado Heindenhaim, la proximidad del centrosoma. En cuanto á la textura, el núcleo de los ganglios de los batracios y reptiles, corresponde casi completamente al de los corpúsculos ganglionares de los mamíferos, pues en él se encuentra una red de espongioplasma cuyas gruesas trabéculas atraen fuertemente la hematoxilina; uno ó varios nucleolos esféricos, intensamente coloreables por las anilinas básicas, y ciertas esferas más pálidamente tingibles (*edematina* acaso) situadas en los nudos del retículo. En el interior del grueso nucleolo pueden sorprenderse con buenos apocromáticos, ciertas vacuolas esféricas debidas quizá á la acción de los reactivos; tales vacuolas corresponden probablemente á esos granitos especiales intensamente coloreables por el azul de metileno señalados recientemente por Ruzicka (1). Añadamos aún que Heimann admite en torno del nucleolo una corteza ó capa marginal más consistente que el resto de este órgano (2).

(1) *Ruzicka*: Ein Beitrag zur Untersuchungs-methodik und zur Histologie der Nucleolen der centralen Nervenzellen. *Zeitschr. f. Wissenschaftl. Mikros.*, &. Bd. 14 H. 4, 1898.

(2) *Heimann*: Beiträge zur feineren Struktur der Spinalganglien. *Virchow's Arch.* Bd. CLII. H. 2. 1898.

## CAPITULO XVI

### TERMINACIONES DE LA EXPANSIÓN PERIFÉRICA DE LAS CÉLULAS GANGLIONARES RAQUÍDEAS

Terminaciones libres intra-epidérmicas (córnea, piel, mucosas y pelos). — Terminaciones por aparatos especiales: husos de Kühne, órganos musculo-tendíneos de Golgi, corpúsculos de Ruffini, corpúsculos de Golgi-Manzoni, corpúsculos de Merkel, de Meissner, de Krause, de Pacini y de Timotew.

Hemos dicho ya que el tallo principal de las células ganglionares raquídeas se bifurca, engendrando una rama fina dirigida á la médula espinal, y otra gruesa que, juntándose al par raquídeo correspondiente y formando los tubos nerviosos sensitivos, se termina, ora en la piel, ora en las mucosas, ora en los músculos y tendones. En todo este trayecto, extendido desde el ganglio á la terminación periférica, los tubos sensitivos no pueden distinguirse de los motores, pues, como éstos, hállanse provistos de vaina medular y exhiben las estrangulaciones de Ranvier y demás particularidades de estructura del tubo medulado.

La terminación de las fibras sensitivas se efectúa de una de dos maneras: ó por arborizaciones libres inmediatamente en contacto con las células sometidas á las conmociones exteriores; ó por ramificaciones libres, pero protegidas y separadas de los elementos fronterizos del mundo exterior, mediante un aparato especial, acaso destinado á moderar la viveza y energía de la impresión.

La primera manera comprende las terminaciones nerviosas en los epitelios de la piel y mucosas; la segunda está representada por numerosos aparatos de terminación á saber: los husos de Kühne de los músculos, los órganos musculo-tendinosos de Golgi, los de Ruffini, los órganos de Krause, Timotew, Merkel, Meissner; los genitales de Pacini, Golgi-Manzoni, Erbst, etc.

**Terminaciones intra-epidérmicas.** — Podremos dividir las en cuatro variedades: las terminaciones en la córnea; las terminaciones en la piel, las terminaciones en las mucosas y las terminaciones en los pelos.

*Terminaciones en la córnea.* — En el orden cronológico, fueron estas terminaciones intra-epidérmicas las primeramente conocidas. Su descubrimiento, se debe á Cohnheim (1), quien las coloreó mediante su méto-

(1) *Cohnheim*: Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut der Säugethiere. *Centralblatt.*, 1866, pág. 401.



do del cloruro de oro (reducción en solución acuosa de ácido acético en presencia de la luz). Los trabajos casi coetáneos de Kölliker (1), los posteriores de Hoyer (2), Lavdowski (3), Izquierdo (4) y Ranvier (5) y los más recientes de Dogiel (6), han confirmado substancialmente la descripción de Cohnheim enriqueciéndola con muchos nuevos detalles. El método de Golgi ha sido ventajosamente aplicado por Cappellini (7).

Los tubos nerviosos destinados á la córnea, proceden del trigémino y llegan primeramente á la periferia de esta membrana cubiertos todavía con su vaina medular; más á poco de abordar la túnica conjuntiva de la córnea, pierden la vaina de Schwan y mielina y, reducidas á axones desnudos, salen al encuentro de las fibras vecinas y engendran entre las láminas conectivas de dicho órgano un plexo profundo, de anchas y aplanadas mallas que han tomado el nombre de *plexo fundamental*. Cada uno de estos trabéculos, según ha demostrado Dogiel en la córnea humana, resulta no de la reunión de axones, sino de la yuxtaposición de las ramillas finas y varicosas en que cada cilindro-eje se resuelve al perder su vaina medular. Tales haces ó pinceles de ramillas paralelas pueden brotar también de las estrangulaciones de tubos nerviosos que conservan todavía su vaina medular. Al nivel de las nudosidades, las fibrillas se entremezclan y entrecruzan simplemente constituyendo verdaderos kiasmas. En estos se ven á menudo uno ó dos núcleos rodeados de cierta cantidad de materia granulosa que His y Lavdowski (8) han tomado, sin pruebas positivas, por corpúsculos ganglionares. Tales núcleos faltan en los gruesos kiasmas y trabéculos del citado plexo.

De este primer plexo emergen hacecillos de fibras más delgados que atraviesan en forma de escalera las capas conjuntivas corneales anteriores, y juntándose con otros, forman, por debajo de la membrana basal anterior, un plexo aplanado de mallas más angostas, que Hoyer llamó *plexo subbasal*.

(1) Kölliker : Ueber die Nervenendigungen in der Hornhaut Würzb. *Naturwissenschaft. Zeit.* 1866.

(2) Hoyer : Ueber die Hornhaut. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd IX, 1873.

(3) Lavdowski : Das Saugadersystem und die Nerven der Cornea. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd 8. 1872.

(4) Izquierdo : Beitrage zur Kenntnis der Endigung der sensiblen Nerven. Strassburg, 1879.

(5) Ranvier : *Traité technique d'Histologie*, 2 ed., 1889.

— Terminaisons nerveuses sensibles. Cornée. *Leçons d'Anatomie generale*. Paris, 1881.

(6) Dogiel : Die Nerven der Cornea des Menschen. *Anat. Anzeiger.*, números 16 y 17, 1890.

(7) Cappellini : Sui nervi della Cornea dimostrati col metodo di Golgi *Arch. di Oftalmologia*. Fasc. 11 u 12, 1897.

(8) His : Beitrage zur normalen und pathologischen Histologie de la Cornea. Basel, 1856.

De la red ó plexo subbasal, arrancan fibras sumamente finas y varicosas, las cuales llevan un curso tortuoso, cruzan doblándose bruscamente la capa basal, y entrecruzándose por debajo de los pies de la hilera profunda de células epiteliales, constituyen un tercer plexo mucho más delicado que los anteriores, exento de núcleos, que ha tomado el nombre de *plexo sub-epitelial*.

Las fibrillas constitutivas de este plexo, después de algunas dicotomías, recodan bruscamente para insinuarse verticalmente entre los ele-

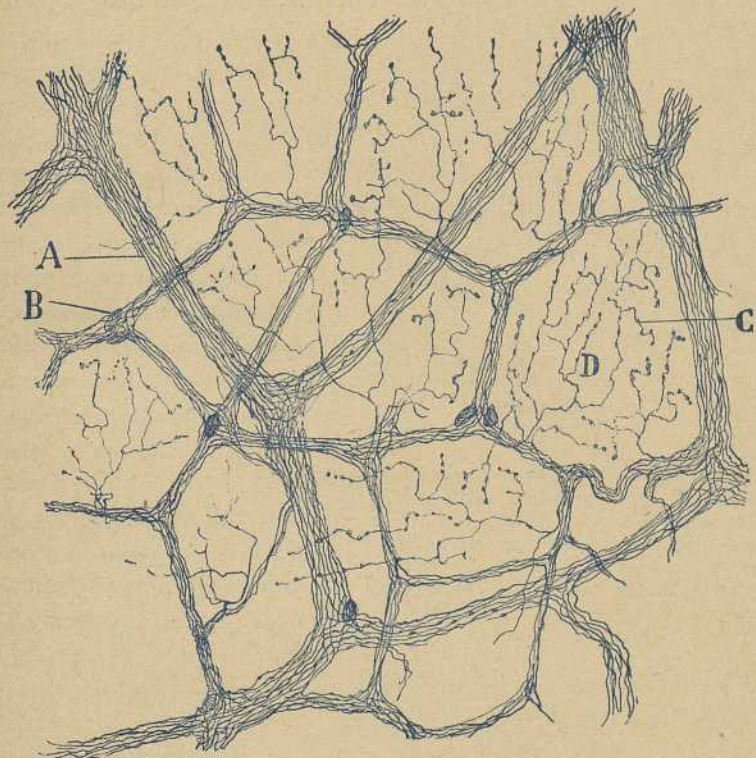


Fig. 138. — Plexos de la córnea del conejo coloreada por el azul de metileno. — A, trabécula del plexo fundamental; B, plexo subbasal; D, ramas terminales subepiteliales; C, ramas terminales interepiteliales.

mentos epiteliales, y rematan, ya entre las células de las capas profundas, ya al nivel de la hilera epitelial más superficial, mediante una varicosidad enteramente libre. Cohnheim pensaba que este gránulo final asomaba por fuera del epitelio, pero Kölliker y todos los autores posteriores que han estudiado este punto, han demostrado que dichas fibrillas no abandonan jamás el epitelio, rematando entre células, es decir, en pleno cemento inter-epitelial (fig. 138, C).

Según Dogiel, la porción periférica de la córnea, cerca de la conjuntiva, posee además fibras nerviosas terminadas en ovillos ó pelotones de ramificaciones situados inmediatamente detrás de la basal anterior. Tales pelotones recuerdan por completo los que Ciaccio (1) describió en la conjuntiva humana, bajo el nombre de *flocchetti nervosi* y los cuales representan, en cierto modo, un corpúsculo de Krause rudimentario, en donde no hubiera todavía aparecido el sistema de cápsulas protectoras.

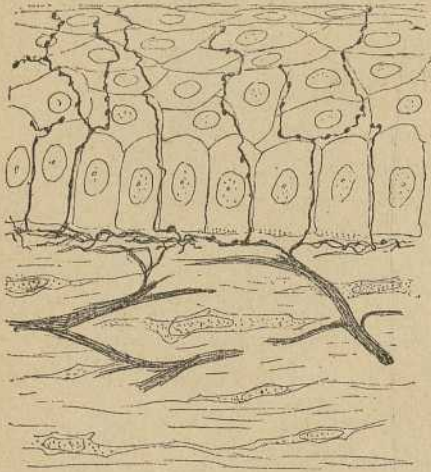


Fig. 139. — Terminaciones nerviosas en el epitelio anterior de la córnea. Coloración por el cloruro de oro. Nótese cómo las fibrillas nerviosas más finas corren por entre los elementos epiteliales, acabando por varicosidades cerca de la superficie corneal.

*Terminaciones en el epitelio cutáneo.* — Langerhans (2) fue el primero en descubrir, mediante el cloruro de oro, ramificaciones nerviosas en el espesor del cuerpo de Malphigio de la piel. Creía este autor que tales ramificaciones no se terminan libremente como las de la córnea, sino que entran en continuidad con ciertos corpúsculos estrellados del cuerpo de Malphigio colorables en violeta por aquel reactivo, corpúsculos que Langerhans reputó como células nerviosas. Mas los estudios posteriores de Eberth (3), los concienzudos y extensos de Merkel (4) recaídos en casi toda la serie animal, y los de Arnstein, Ranvier y Retzius, vinieron á demostrar que

las citadas células intra-epidérmicas no son otra cosa que elementos emigrantes, es decir, leucocitos extravasados y emigrados á los intersticios epiteliales, en donde, por adaptación al terreno, adoptan formas estrelladas. En cuanto á las fibrillas nerviosas, se terminarían libremente después de varias ramificaciones en pleno cuerpo de Malphigio, sin alcanzar sino rara vez el estrato granuloso.

(1) Ciaccio: Osservazioni critiche sopra il lavoro di A. G. Dogiel intitolato: I corpuscoli nervosi finali nella cornea e nella congiuntiva, &., *Accad. d. Scienze de l' Instituto di Bologna*. Tornata 30 Apr. 1893.

(2) Langerhans: Ueber die Nerven des menschlichen Haut. *Virchow's Arch.* Bd. 44, 1868.

(3) Eberth: Die Endigung der Hautnerven. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. VI 1870.

(4) Merkel: Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen, *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 11.

Las revelaciones del método del cloruro de oro, sobre todo en lo tocante á la terminación libre de las fibrillas nerviosas intra-epidérmicas, han sido recientemente confirmadas por Retzius (1), Eberth y Bunge (2), Selavunos (3), Dogiel (4) y van Gehuchten (5), quienes se han servido de los métodos de Ehrlich y de Golgi. Nosotros hemos coloreado también dichas arborizaciones intra-epidérmicas en la piel de las patas y hocico del perro y gato recién nacidos, y los datos conseguidos concuerdan por completo con las descripciones de Retzius y van Gehuchten. Como

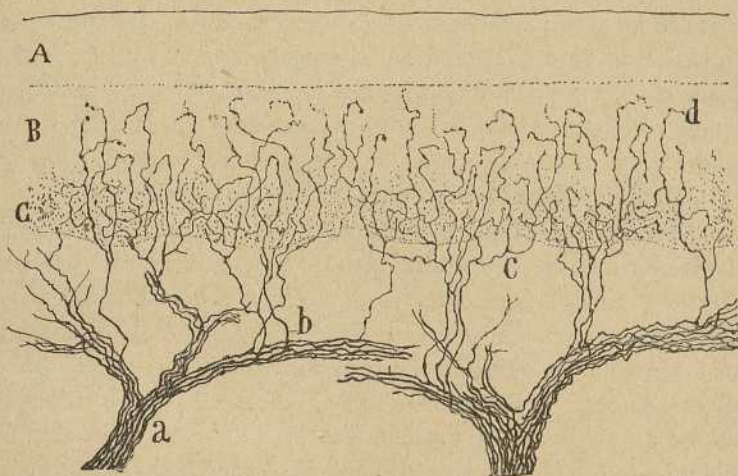


Fig. 140. — Terminaciones nerviosas en la piel de las patas del gato de cuatro días. — A, epidermis córneo; B, cuerpo de Malpighio; C, parte profunda de éste salpicada de pigmento; a, tallos nerviosos gruesos; b, fibras colaterales; c, arborización terminal; d, cabos finales interepitélicos.

se ve en la fig. 140, el tejido conjuntivo subcutáneo presenta gruesos hacillos nerviosos, que se dividen y subdividen varias veces por debajo del dermis papilar, engendrando un plexo más ó menos horizontal de anchas mallas. Al nivel de dichas divisiones pueden observarse alguna vez bifurcaciones de tubos gruesos. De los haces de este plexo se separan algunas

(1) *Retzius*: Ueber die sensiblen Nervenendigungen in der Epithelien bei den Wirbelthieren, *Biologische Untersuchungen*, N. F. Bd. IV. 1892.

— Die sensiblen Nervenendigungen in der Haut der Petromyzon. *Biolog. Unters.* Bd. III, 1892.

(2) *Eberth et Bunge*: Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. *Sonder-Abdruck aus den Anatomischen Heften*. I, Abth. H. v. 1892.

(3) *Sclavunos*: Ueber die feineren Nerven und ihre Endigungen in den männlichen Genitalien. *Anat. Anzeiger*, n.º 1 y 2, 1893.

(4) *Dogiel*: Die Nervenendigungen in der Haut der ausseren Genitalorganen des Menschen. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 41, 1893.

(5) *A. v. Gehuchten*: Les terminaisons nerveuses intra-épidermiques chez quelques mammifères. *La cellule*. Tomo IX, fasc. 2, 1893.

fibras que ingresan en el dermis papilar, en el cual se dicotomizan varias veces para ganar el epitelio. Es también comunísimo que las fibras ascendentes nacidas de los haces sean colaterales de tubos gruesos horizontales, destinadas á territorios relativamente lejanos; de modo que, cada tubo de los fascículos, engendra dos, tres y más arborizaciones terminales intra-epidérmicas. Las fibrillas ascendentes más finas del dermis papilar penetran en el cuerpo de Malphigio, divergiendo más ó menos, y, después de algunas divisiones en pleno estrato epitelial, acaban por extremos libres varicosos situados en el cemento intercelular. Los ramitos más altos se incurban á menudo cerca de su terminación, como si hallasen un obstáculo insuperable á su expansión vertical en la dureza del epidermis córneo; por lo demás, nunca traspasan la zona granulosa. Con frecuencia se observan ramillas intra-epidérmicas, que, llegadas á lo alto, descienden á las zonas más bajas del cuerpo de Malphigio, zonas que en el gato se hallan infiltradas de granulaciones de melanina.

*Meniscos táctiles.*—Como una variedad de terminaciones intra-epidérmicas pueden considerarse ciertas arborizaciones nerviosas descubiertas por Merkel (1) en el hocico del cerdo, pero mejor estudiadas por Ranvier (2), cuya descripción podemos confirmar completamente. En los cilindros ó formaciones epiteliales interpapilares véanse dispersos unos corpúsculos ovoideos (*células de Merkel*) coloreados en violáceo por el cloruro de oro, que parecen ser elementos epiteliales modificados. Debajo de cada uno de ellos, conforme Ranvier ha demostrado, existe un menisco táctil, es decir, un disco concavo-convexo, continuado con una fibrilla nerviosa amedulada. Las fibrillas de las cuales dependen los citados meniscos son resultado de la ramificación intra-epitelial de varios tubos medulados llegados del dermis y continuados con el plexo nervioso subcutáneo. La mielina cesa antes del arribo de las fibras á la hilera epitelial más inferior. Parecida descripción hace Szymonowicz (3), que ha coloreado; á favor del método de Ehrlich, los meniscos táctiles del hocico del cerdo. Según este autor, la zona fronteriza del dermis, contendría además arborizaciones nerviosas libres aplicadas sobre el epitelio, y no serían raros los corpúsculos de Krause de la variedad sencilla (masa nerviosa central).

Los discos táctiles se hallan también, como veremos más adelante, en los pelos sensibles de los animales. Ranvier ha encontrado asimismo terminaciones semejantes, aunque desprovistas de células de Merkel ó de

(1) *Merkel*: Tastzellen und Tastkörperchen bei den Säugethieren und beim Menschen. *Archiv. f. mikros. Anat.*, Bd. XI, 1875.

(2) *Ranvier*: Nouvelles recherches sur les corpuscules du tact. *Comp. rend. de s. seances de l'Acad. de Sciences*, 27 Sept. 1880.

(3) *Szymonowicz*: Beiträge zur Kenntniss der Nervenendigungen in Hautgebilden. *Archiv. f. mikros. Anat.*, Bd. 45, 1895.

sostén, en el pulpejo de los dedos del hombre y en aquellas porciones interpapilares del cuerpo de Malphigio en que desagua el conducto excretor de las glándulas sudoríparas. Estos discos se aplicarían á la superficie profunda del epitelio, en las cercanías del conducto excretor. Su forma sería la de una lámina angulosa, comparable á las hojas de la hiedra, parecido por el cual Ranvier las ha denominado *terminaciones hederiformes*. Por último, Dogiel señala discos terminales en muchas fibras nerviosas de la periferia de la córnea; tales discos, angulosos é irregulares, yacen detrás de la membrana basal anterior y carecen de relaciones con corpúsculos especiales.

*Terminaciones nerviosas en las mucosas.*—Estas terminaciones, que responden al mismo plan que las de la piel, han sido recientemente bien es-

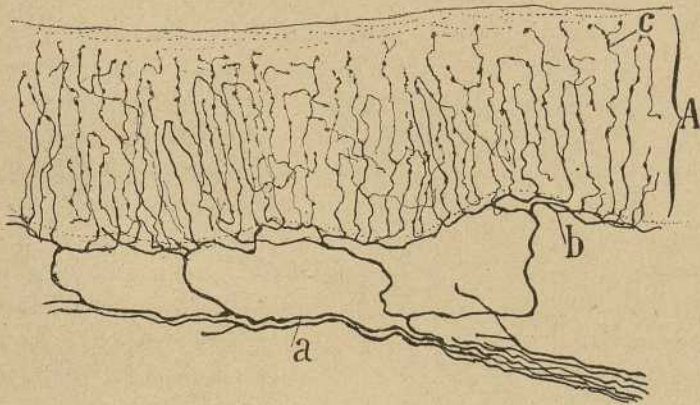


Fig. 141. — Ramificaciones nerviosas en el espesor del epitelio de la porción supraglótica de la laringe del gato de pocos días.—A, espesor del epitelio; a, tallo nervioso; b, arborización terminal; c, últimos ramúsculos.

tudiadas por Retzius en un gran número de vertebrados. Las observaciones, todavía incompletas, emprendidas por nosotros, confirman plenamente las descripciones del sabio sueco.

Para exponer convenientemente estas terminaciones es preciso distinguir dos clases de epitelio: los pavimentosos estratificados (por ejemplo, el de la lengua, esófago, uretra, vejiga, etc.) y los epitelios prismáticos.

a) En estos últimos (epitelio vibrátil de los bronquios, tráquea, laringe, porción inferior de las fosas nasales, etc.), Retzius halla fibras nerviosas sobriamente arborizadas, las cuales ascienden por entre los elementos epitélicos y se terminan por una varicosidad cerca de la superficie libre. Por el lado del dermis la ramificación converge en un tubo medulado de naturaleza sensitiva. Además de estas ramificaciones, dicho sabio señala también en la mucosa laríngea la presencia de *botones terminales*, semejantes á los toneles gustativos de la mucosa lingual. Tales *botones* consis-

ten en un grupo de células bipolares dispuestas en haz vertical estrechado por sus cabos. En los intersticios de estos elementos (que no parecen de naturaleza nerviosa, sino epitelial), yacen las ramificaciones libres de las fibrillas nerviosas aferentes.

b) Las terminaciones libres en las mucosas de epitelio pavimentoso estratificado semejan completamente á las de la piel, con la única diferencia de que, no existiendo en aquéllas epitelio córneo propiamente dicho, las últimas ramificaciones varicosas pueden llegar muy cerca de la superficie libre; sin embargo, en la lengua, esófago y vejiga, las hileras más superficiales, formadas de corpúsculos muy aplanados, no suelen exhibir filamentos nerviosos.

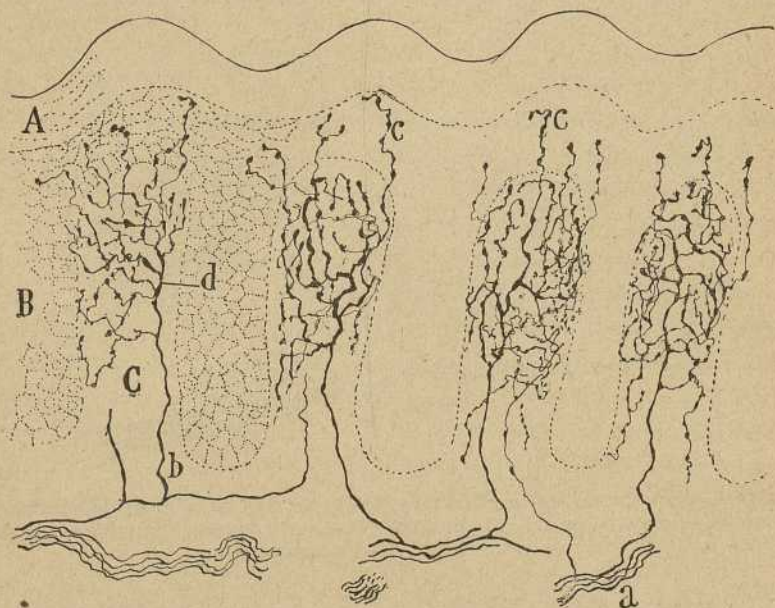


Fig. 142. — Terminaciones nerviosas en la porción anterior de la lengua del gato. — A, epitelio córneo; B, cuerpo de Malphigio; a, haces nerviosos sub-epiteliales; b, rama destinada á una papila lingual (d); c, filamentos intra epidérmicos. (Método de Ehrlich).

En la fig. 141 reproducimos las terminaciones nerviosas intra-epidérmicas de la mucosa laríngea (porción supraglótica) del gato de pocos días. No repetiremos aquí detalles ya expuestos anteriormente: haremos notar solamente la gran riqueza del plexo sub-epitelial de ramas gruesas, y el extraordinario número de filamentos que cruzan verticalmente el epitelio, muchos de los cuales marchan trazando ondulaciones; no faltan tampoco las ramillas recurrentes dispuestas en arco.

La fig. 142 reproduce terminaciones sensitivas de la porción anterior de la lengua del gato adulto, teñidas por el método de Ehrlich. Cada papila

recibe un grupo de fibras, muchas de las cuales representan colaterales del plexo submucoso. Llegadas á lo alto de la papila, cada una de ellas se ramifica prolijamente, engendrando un plexo tupido notablemente varicoso. De este plexo avanzan algunas ramillas finas al epidermis, dentro del cual acaban libremente, sin traspasar las hileras epitélicas más superficiales. Es muy posible que los plexos papilares contengan dos especies de fibras terminales: unas, acaso de naturaleza vaso-motora, consagradas al dermis; y otras, genuínamente sensitivas, destinadas principalmente al revestimiento epidérmico.

**Terminaciones nerviosas en los pelos.** — Importa distinguir dos clases de pelos: los *ordinarios ó no cavernosos* á cuya especie pertenecen todos los del hombre y de la mayor parte de los mamíferos; y los *cavernosos*, llamados también *pelos táctiles*, los cuales son largos, gruesos, y residen en el hocico del gato, perro, conejo de Indias, conejo común, rata, etc.

*Terminaciones en los pelos ordinarios.* — Estas terminaciones, fragmentariamente observadas por Schöbl (1) y Jobert (2), mejor estudiadas por Arnstein (3), Bonnet (4) y Ranvier (5), quienes demostraron con el cloruro de oro las últimas fibrillas longitudinales amielínicas, han sido objeto recientemente de dos buenos trabajos basados en las revelaciones del método de Golgi: el de v. Gehuchten (6) y el de Retzius (7).

De estos dos últimos trabajos, concordantes en lo principal, hemos tomado los datos descriptivos que siguen:

Como v. Gehuchten ha demostrado, cada pelo común suele recibir un sólo tubo nervioso (según Retzius podrían ser varios), el cual representa muy á menudo una simple rama colateral de los gruesos axones destinados á ramificarse en el epidermis. A veces, el aparato terminal dependería de un tubo especial é independiente (Retzius).

Dicho tubo nervioso, descende desde lo alto del dermis hasta lo hondo del tejido conectivo subcutáneo, aborda el folículo piloso, no lejos del

(1) Schöbl: Die Flughaut der Fledermäuse namentlich die Endigung ihrer Nerven. *Arch. f. mikros Anat.* Bd. 7, 1871.

(2) Jobert: Recherches sur les organes tactiles des rongeurs et des insectivores. *Comp. rend de la Acad. des Sciences*, de Paris. Vol. 78, 1874.

— Des poils considerés comme agents tactiles chez l'homme. *Gaz. medicale de Paris*, 1875.

(3) Arnstein: Die Nerven der behaarten Haut. *Wiener Sitzungsberich.* Bd. 74, 3, Abtheil, 1876.

(4) Bonnet: Studien über die Innervation der Haarbälge der Hausthiere. *Morphol. Jahrb.*, Bd. IV, 1878.

(5) Ranvier: *Traite technique d'histologie*, 2 ed., p. 704, 1889.

(6) V. Gehuchten: Contributions à l'étude de l'inervation des poils. *Anat. Anzeiger*, Bd. VII, 1892.

— Les nerfs des poils, *Memoires publiés par l'Acad. royal de Belgique*, T. 49, 1893.

(7) G. Retzius: Ueber die Nervenendigungen an des Haaren. *Biol. Unters. Neue Folge*, Bd. IV, 1892.



paraje en que desaguan en éste las glándulas sebáceas, se bifurca, y las ramas resultantes trazan dos semi-anillos más ó menos perfectos que ro-

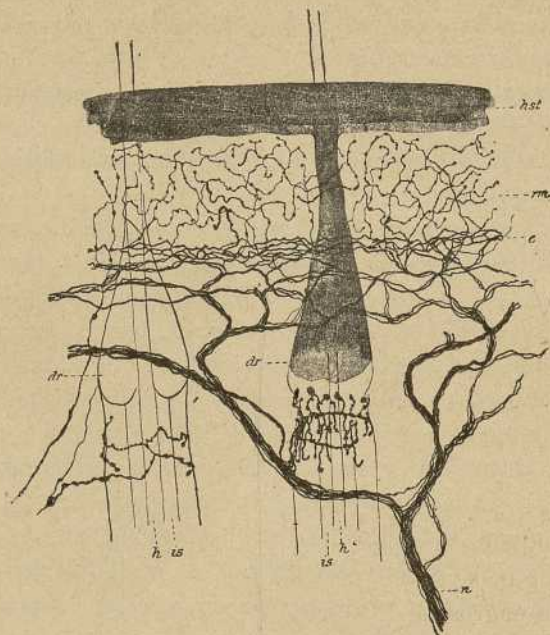


Fig. 143. — Terminaciones nerviosas en la piel y pelos del ratón de pocos días (según Retzius).

dean el folículo. Estos semi-anillos, cuyos extremos son independientes, yacen en el espesor de la vaina conjuntiva del pelo, y de ellos brotan las fibras terminales que están representadas por un gran número de colaterales gruesas, varicosas, ascendentes, paralelas, aplicadas sobre el pelo á la manera de una empalizada. Los cabos, más ó menos ensanchados de estas colaterales, se aplicarían sobre la membrana vítrea, como han observado, independientemente uno de otro, Retzius y v. Gehuchten, y rematarían casi todos á un mismo nivel. El aparato terminal sería, pues, extra-epitelial, puesto que no traspasa el límite profundo de la pared fibrosa del folículo (figs. 143 y 144).

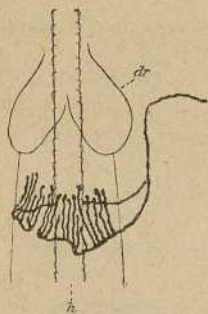


Fig. 144. — Detalles de la ramificación nerviosa terminal del pelo (según Retzius).

*Terminaciones en los pelos cavernosos ó táctiles.*— En este dominio el acuerdo de los sabios no es tan completo, lo que, á nuestro juicio, depende de las distintas condiciones en que se ha trabajado. En efecto; los unos estudiaron los pelos adultos, los otros los de animales recién nacidos,

quiénes hicieron objeto de su examen los pelos de los pequeños mamíferos (ratón y rata), quiénes los acaso más complicados pertenecientes á mamíferos de gran talla. Juzgamos, sin embargo, factible una conciliación, cuyas bases se contienen implícitamente en los trabajos recientemente aparecidos sobre el tema.

Los pelos táctiles poseen la estructura de los ordinarios, de los que difieren solamente por presentar en el espesor de la cubierta fibrosa del folículo un divertículo cavernoso lleno de sangre y en comunicación con capilares. Este divertículo sanguíneo se extiende como un anillo por casi todo el folículo desde la papila hasta la proximidad de las glándulas sebáceas, á cuyo nivel la pared interna del mismo se espesa, formando un grueso reborde de tejido conectivo. Por encima de este reborde, la pared interna del seno, que no es otra cosa que la membrana fibrosa propia del folículo, crece progresivamente en grosor, cerrando superiormente el divertículo sanguíneo (*cuerpo cónico*).

Las primeras incompletas revelaciones tocantes al aparato nervioso terminal de los pelos táctiles, débense á Gegenbaur (1), Leidig (2), y Odenius (3), quienes apenas pudieron observar otra cosa que los plexos de tubos medulados situados en torno del folículo. Más tarde, Diel (4), después de algunas vacilaciones, dió un gran impulso á la cuestión, descubriendo los engrosamientos finales de las fibrillas ameduladas residentes en la periferia del epitelio de la vaina externa. Estos espesamientos fueron también vistos por Sertoli (5), Mojsisowics (6), Merkel (7) y Bonnet (8); pero es preciso llegar á Ranvier para hallar una descripción exacta y una legítima interpretación de dichos corpúsculos, que no son células nerviosas, como creía Merkel, sino verdaderos meniscos táctiles intercelulares comparables á los hallados en el epidermis del hocico del cerdo. La descripción de Ranvier (9), basada en las revelaciones del cloruro de oro, ha sido substancialmente confirmada por Os-

(1) *Gegenbaur*: Untersuchungen über die Tastaare einiger Säugethiere *Zeitschrift. f. Wissenschaft. Zool.* Bd. 3. 1851.

(2) *Leidig*: Ueber die ausseren Bedeckungen der Säugethiere *Arch. f. Anat u. Physiol.*, 1859.

(3) *Odenius*: Beitrag zur Kenntniss des anatomischen Baues der Tastaare. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 2. 1866.

(4) *Diel*: Untersuchungen über Tastaare, *Wien. Sitzungsberich.* Bd. 64, 1871.

(5) *Sertoli*: Sulla terminazione dei nervi nei peli tattili *Gaz. med. veter.*, 1872.

(6) *Mojsisowics*: Ueber die Nervenendigung in des Epidermis des Säuger. *Wien. Sitzungsber.* Abh. III. 1875.

(7) *Merkel*: Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 11, 1875.

(8) *Bonnet*: Studien über die Innerv. der Haarbalge, & *Morphol. Jahrb.* Bd. 4, 1878.

(9) *Ranvier*: *Traité technique d'Histologie medic.*, p. 702.

troumow y Arnstein (1), Szymonowick (2) y Botezat (3), alguno de los que se han servido del método de Ehrlich. Los trabajos de van Gehuchten y de Retzius, efectuados con el cromato de plata, no revelan sino una parte del aparato terminal; lo que hace sospechar ó, que los meniscos táctiles no se han desarrollado aún en los mamíferos recién nacidos, ó que carecen de afinidad por el cromato de plata.

Del conjunto de las observaciones de los citados sabios se desprende que el aparato nervioso terminal de los pelos táctiles, es muy complejo. En vez de recibir un solo tubo, cada folículo es abordado por varios haces de tubos medulados, que ganan primeramente la pared externa del seno cavernoso; se insinúan después por las trabéculas conectivas de éste, y abordan, por fin, desde el cuarto ó quinto inferior, la vaina fibrosa folicular, sobre la cual se dicotomizan repetidas veces, engendrando un plexo riquísimo de fibrillas longitudinales ascendentes. Estas pierden finalmente la mielina, y se terminan en diferentes parajes de la raíz, á saber:

a) Una parte de las mismas, quizá la mayoría, se aplica á la membrana vítrea, pierde su vaina medular, y perfora, en diferentes parajes y sin regularidad, dicha membrana; allí las fibrillas ameduladas resultantes se descomponen en una multitud de ramitos cortos acabados por un ensanchamiento aplanado, es decir, mediante un verdadero *menisco táctil*, como Ranvier ha probado y han confirmado Ostroumow, Szymonowick y Botezat. Estos meniscos poseen contornos angulosos, son cóncavos y oblucos de arriba abajo y de fuera adentro, y residen en la primera hilera de las células epiteliales de la vaina externa de la raíz, íntimamente aplicados á ciertos corpúsculos ovoideos, descubiertos por Merkel y en un todo comparables á los ya referidos del hocico del cerdo. Según Botezat, dichos meniscos pudieran todavía emitir algunos ramitos libremente terminados entre las células epiteliales. Tales meniscos residirían no sólo en la proximidad del reborde conjuntivo del folículo, sino en toda la extensión de éste hasta cerca de la papila (Botezat).

b) Otras fibras, después de ramificarse sobre la vítrea y de extenderse no lejos del reborde marginal, se terminan por unos apéndices ascendentes, paralelos, dispuestos en forma de espátula y libremente terminados sobre dicha capa. Según Ostroumow, estos apéndices, que ya fueron mencionados por Ranvier, corresponden á los de las terminaciones en los pelos comunes.

(1) *Ostroumow u. Arnstein*: Die Nerven der Sinushaare *Anat. Anzeiger*. Bd. 10, 1895, n.º 24.

(2) *Szymonowicz*: Beiträge zur Kenntniss der Nervenendigungen in Hautgebilden. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. 45. 1895.

(3) *Botezat*: Die Nervenendigungen in den Tasthaaren von Säugethieren. *Arch. f. mikros. Anat. u. Entwickel.* Bd. 50. H. I, 1897.

c) Hay fibras, además, acabadas por ramificaciones libres varicosas, las cuales se yuxtaponen á la vítrea, cubriendo de ramitos casi toda la extensión del folículo. Estas ramificaciones, mencionadas por Ostroumow y Arnstein, no son probablemente otras que las señaladas por van Gehuchten y Retzius en los pelos táctiles del ratón.

d) Finalmente, existen todavía ramificaciones libres, tanto en la pared externa del seno sanguíneo como en las trabéculas que lo cruzan (Ostroumow).

**Terminaciones nerviosas sensitivas por aparatos especiales.**—En éstos la fibra nerviosa, fiel á la regla que rige toda terminación, acaba también por ramificaciones libres y varicosas; mas estas arborizaciones hallanse comunmente protegidas por ciertas cápsulas conectivas, y á veces por células cuyo oficio parece ser, ya mantener la forma y posición de las ramificaciones terminales, ya servir de apagador ó moderador de la energía de las conmociones exteriores. Entre dichos aparatos terminales y las arborizaciones desnudas, de que antes hicimos mérito, existen también transiciones.

Salvo alguna excepción, todos estos aparatos coinciden en cuanto al plan estructural. En el eje de los mismos reside, por lo común, una masa granulosa semilíquida, en donde yace sumergida la ramificación varicosa terminal; en torno de dicha masa (*masa granulosa* de los corpúsculos de Krause, Pacini, genitales), nótanse una ó varias cápsulas conectivo-endoteliales, continuadas con la cubierta de Henle del tubo nervioso aferente. Llegada la fibra á la referida substancia granulosa central, abandona su membrana de Schwan y vaina medular, y al continuarse con la rama ó ramas amielínicas terminales, sufre una estrangulación, notada por muchos autores, pero sobre la cual ha insistido recientemente Ruffini, añadiendo algunos detalles (*estrangulación preterminal* de este autor) (1). Finalmente, las ramas pálidas se terminan libremente en el polo distal de la referida materia. Tal es el esquema de un aparato sensitivo terminal. Veamos ahora sus modalidades principales.

*Aparatos terminales de la piel.*—Estos aparatos, que residen en el dermis ó tejido conjuntivo subcutáneo, pero á distancias variables del epidermis, son: los corpúsculos de Grandry-Merkel, los de Krause, Meissner y Pacini, los de Herbs, los de Timotew, etc.

*Corpúsculos de Grandry-Merkel.*—En los rebordes mucosos del pico y lengua del pato y de otras muchas aves, Grandry (2) primeramente y Merkel (3) después, descubrieron unos aparatos terminales, cuyas verda-

(1) *Ruffini*: Sullo strozzamento preterminale nelle diverse forme di terminazioni nervose periferiche. *Mon. zool. ital.*, anno VII, fasc. 5, 1896.

(2) *Grandry*: Recherches sur les corpuscules de Pacini. *Journ. de l'Anat.* 1869.

(3) *Merkel*: Tastzellen und Tastkörperchen bei den Säugethieren &c. *Arch. f. mikros Anat.* Bd. 9. 1877.

deras relaciones con los tubos nerviosos sólo han sido bien conocidas desde las investigaciones de Key y Retzius (1) y Ranvier (2).

Estos corpúsculos son redondeados ú ovoideos y yacen en el dermis de la mucosa á variables distancias del epitelio. Los más sencillos constan de tres cosas: 1.<sup>a</sup>, una cubierta conjuntivo-endotelial, salpicada de núcleos y continuada con la vaina de Henle del tubo aferente; 2.<sup>a</sup>, dos células gruesas, semiesféricas, vueltas por sus caras planas ó cóncavas, entre las cuales hay un hueco lenticular; estas células poseen un protoplasma turbio, reticulado, cuyos trabéculos dominantes marchan perpendicularmente al aplanamiento de las mismas; 3.<sup>a</sup>, un disco biconvexo situado entre las células susodichas, continuado con una fibra nerviosa, de la cual representa, como Retzius y Ranvier han probado, una expansión terminal. Este disco se colora intensamente por el cloruro de oro, destacando en violado sobre el color pálido de los corpúsculos que le rodean (figura 145, a).

La textura del disco táctil ha sido cuidadosamente estudiada por Dogiel (3), quien se ha servido del método de Ehrlich. Según el sabio ruso, las fibrillas primitivas del axon no se esparcen por igual en todo el disco, sino que se concentran en su contorno, marchando dispuestas en doble haz hasta juntarse en la porción opuesta del menisco. Esta disposición explica el espesamiento, ya notado por otros autores, del contorno del menisco táctil, espesamiento proporcional al diámetro del axon aferente. La materia central del menisco tendría la representación de substancia nerviosa interfilar y atraería muy débilmente el azul de metileno. La descripción que de la estructura del disco terminal hace Szymonowicz (4), quien ha usado también el azul de metileno, concuerda en lo esencial con la de Dogiel.

En vez de dos, otros corpúsculos de Merkel poseen tres y hasta cuatro (figura 145, B) células protectoras, con lo cual el número de discos terminales (*discos táctiles* de Ranvier) nerviosos sube á dos y tres. La orientación de los corpúsculos es tal, que toda presión sobre el epitelio superpuesto, alcanzará perpendicularmente á las células protectoras, que oprimirán en el mismo sentido el disco terminal. La orientación de estos discos y la disposición horizontal de sus fibrillas, señalada por Dogiel, constituyen un hecho de gran importancia teórica, pues prueban que si las fibrillas del axon representan el elemento conductor, las corrientes pueden penetrar en ellos de un modo transversal.

(1) *Key y Retzius*: Studien in der Anatomie des Nervensystems, 2 parte. Stockholm. 1876.

(2) *Ranvier*: De la terminaison des nerfs dans les corpuscules du tact. *Compt. rend.*, tomo 85, 1875.

(3) *Dogiel*: Die Nervenendigungen in Tastkörperchen. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1891.

(4) *Szymonowicz*: *Arch. mikros. Anat.* Bd. 48, 1896.

*Corpúsculos del tacto ó de Meissner.* — Estos órganos, descubiertos por Wagner (1) y Meissner (2), residen en lo alto de las papilas llamadas nerviosas de la piel, y particularmente en el pulpejo de los dedos de la mano y pie, en el dermis labial, mamelón y órganos genitales externos. Poseen figura ovoidea, á veces tuberosa y lobulada, y yacen perpendicularmente orientados en la cima de las papilas.

La dimensión de estos corpúsculos es sumamente variable, oscilando entre 30 á 50  $\mu$  de longitud por 20 á 30  $\mu$  de anchura. Constan los corpúsculos de Meissner de cápsulas, materia granulosa interior y arborización nerviosa terminal.

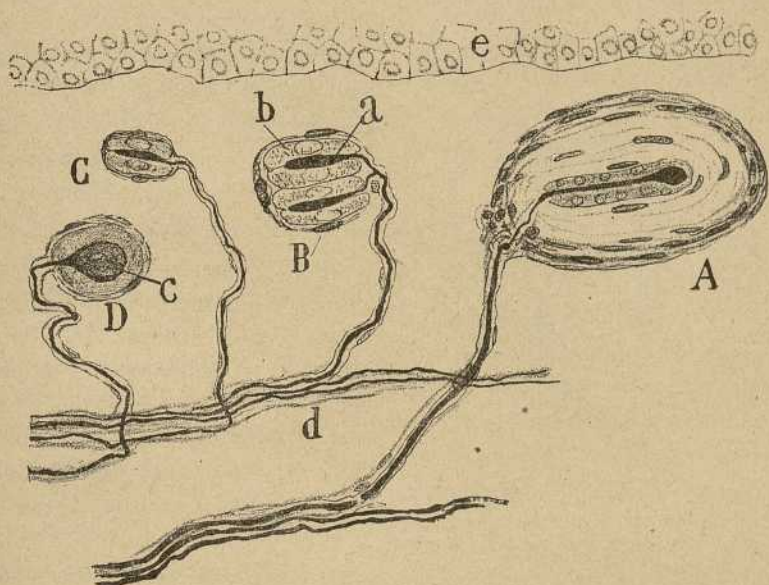


Fig. 145. — Organos terminales de la lengua del pato. Coloración por el cloruro de oro. — A, corpúsculo de Herbs; B, corpúsculo de Grandry Merkel con dos meniscos nerviosos; C, otro con un sólo menisco; D, un corpúsculo en que el menisco táctil se muestra de plano; a, disco táctil; b, célula protectora; c, epitelio lingual.

La *cápsula* es gruesa, fibrosa, rica en núcleos aplanados y se continúa interiormente con la cubierta de Henle del tubo aferente. En ocasiones, emite hacia adentro uno ó dos tabiques, que dividen el corpúsculo en dos ó tres lóbulos superpuestos.

La *materia granulosa* más ó menos afine del cloruro de oro y azul de metileno, llena todos los huecos que deja en el interior la arborización nerviosa terminal. Según Dogiel, este hueco estaría limitado exterior-

(1) Wagner: Ueber das Vorhandensein bisher unbekannter eigensthumlicher Tastkörperchen. & Göttinger Nachrichten. 1852.

(2) Meissner: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut. Leipzig, 1855.

mente, es decir, por dentro de la cápsula, por una capa de células aplanadas, que acaso correspondan á los corpúsculos de núcleos transversales que Ranvier señala también debajo de aquélla (1).

*Arborización terminal.*—Si el corpúsculo es monolobulado, recibe solamente un tubo nervioso; pero caso de ser multilobulado, suele ser aboradado por dos ó más, aunque se da también, como Ranvier indica, el caso de que un solo tubo provea, á favor de dicotomías, todos los lobulillos. Al asaltar la cápsula, la fibra pierde su mielina y membrana de Schwann é ingresa en el hueco central, donde se ramifica sobriamente.

El modo de arborización y de terminación de las fibras pálidas, ha sido objeto de muchas dudas, motivadas por lo enredado de los giros de cada

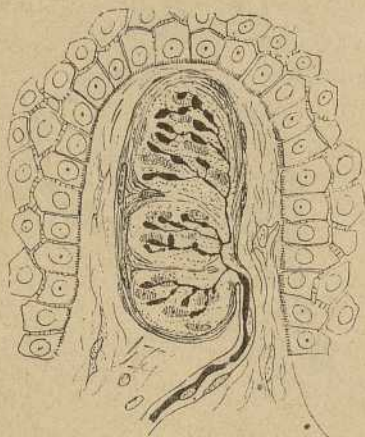


Fig. 146. — Corpúsculo de Meissner de la piel humana. Coloración por el cloruro de oro. (Las espirales no aparecen claramente).

Ruffini, mediante el cloruro de oro, las fibras nacidas dentro del hueco corpúscular, forman haces y apelonamientos apretadísimos, cuyas principales revueltas son circunferenciales, ya oblicuas, ya transversales (2). Según Ruffini (3), las ramificaciones podrían faltar por completo, consistiendo el aparato terminal en una espiral apretadísima del axon, cuyas revueltas ofrecerían espesamientos fusiformes ó claviformes, á que se debe tanto el aspecto transversal estriado del corpúsculo, como la apariencia

(1) *Ranvier* : *Traité technique d'Histologie*.

(2) *Dogiel* : *Die Nervenendigungen in Meissner'schen Tastkörperchen Intern. Monatschrift. f. Anat. u. Physiol.*, 1892, Bd. IX, H. 2.

— *Die Nervenendigungen in des Haut der äusseren Genitalorgane des Menschen. Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 41, 1894.

(3) *Ruffini* : *Sulla presenza di nuove forme di terminazioni nervose nelle strato papillare e subpapillare della cute dell'uomo & Monitore Zool. ital.* Anno VI, fasc. 8 y 9, 1895.

de botones libres. En las figuras de Dogiel, los cabos de la ramificación apelotonada no aparecen, sin duda por el apretamiento extraordinario de las revueltas; pero es de pensar que se terminan libremente en la materia granulosa interglomerular.

*Corpúsculos de Krause.*—Descubiertos por este autor (1) en la conjuntiva, han sido bien estudiados por Longworth (2), Key y Retzius (3), Merkel (4), Schwalbe (5), Poncet (6), Suchard (7), y, en más modernos tiempos y con ayuda del método de Ehrlich, por Retzius (8), Dogiel (9) y Ruffini (10). Este último ha usado de preferencia el cloruro de oro.

De los corpúsculos de Krause, se conocen dos variedades: el tipo simple (*Endkolbe* de Krause) provisto de una sola fibra central; y el tipo compuesto, cuyo interior contiene un pelotón de fibras nerviosas.

A) *Tipo sencillo*: Algunos le han considerado como un corpúsculo de Pacini diminuto y simplificado. Su residencia principal sería la conjuntiva de la vaca donde Krause lo descubrió. Ha sido también hallado en otros muchos puntos, por ejemplo, en el tejido conectivo subcutáneo (Ruffini) y en el dermis del hocico del cerdo (Szymonowicz). Trátase de un órgano oval, á veces muy prolongado, compuesto de tres factores: 1.º, la cubierta fibrosa, semejante á la de los corpúsculos de Meissner y, como en éstos, continuada inferiormente con la vaina de Henle del tubo aferente; 2.º, la masa granulosa central dispuesta en forma de cilindro con extremos redondeados; 3.º, la fibra nerviosa medulada que aborda el órgano por su polo profundo, pierde la mielina al invadir el cabo de la materia granulosa central y después de cruzarla según su longitud, acaba cerca del polo superior mediante un espesamiento (fig. 147, A).

B) *El tipo complejo* tiene muchos puntos de contacto con los corpús-

(1) *Krause*: Die terminalen Körperchen der einfachen sensiblen Nerven. Hannover, 1860.

— Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchens. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 19.

(2) *Longworth*: Ueber die Endkolben der Conjunctiva. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 11, 1875.

(3) *Key y Retzius*: *Loc. citat.*

(4) *Merkel*: Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut des Wirbelthiere. Rostock, 1880.

(5) *Schwalbe*: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen, 1883.

(6) *Poncet*: Recherches critiques et histologiques sur la terminaison des nerfs dans la conjonctive. *Arch. de Physiol.* 1875.

(7) *Suchard*: Corpuscules de la conjonctive. *Arch. de Physiol. nor. et pathol.* Tomo 4, n.º 8, 1884.

(8) *Retzius*: Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Genitalnervenkörperchen des Kaninchen. *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. VII, 1890.

(9) *Dogiel*: Die Nervenkörperchen in der Cornea und Conjunctiva bulbi des Menschen. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 37.

(10) *Ruffini*: *Monit. zool. ital.*, 1895.



culos de Meissner, á los que recuerda sobre todo por el apelonamiento de las fibras nerviosas. Su residencia es la conjuntiva humana, la piel de los órganos genitales externos, tanto en el hombre como en los mamíferos (Krause, Finger, Izquierdo, Merkel, Retzius, etc.), la superficie de los tendones (Golgi, Manzini y Ruffini) y el tejido conectivo subcutáneo (Ruffini).

La forma de estos órganos es más ó menos esferoidal, á veces alargada, pero no tanto como los corpúsculos del primer tipo. Su situación es en el dermis papilar, no lejos del epidermis, aunque pueden ocupar también planos profundos del tejido conectivo subcutáneo. Ordinariamente,

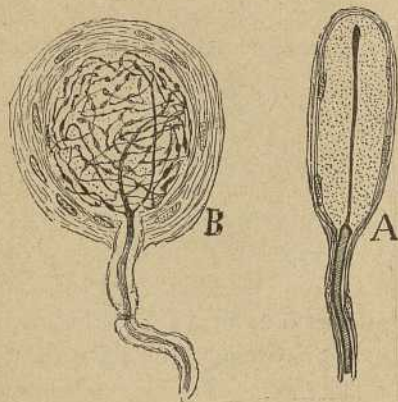


Fig. 147. — Dos corpúsculos de Krause de la conjuntiva. — A, tipo sencillo de la conjuntiva del buey; B, tipo complicado de la conjuntiva humana, según Dogiel.

suelos, no es raro verlos emparejados, en cuyo caso reciben sus tubos nerviosos de una misma fibra. Constan también: 1.º, de cápsula fibrosa, provista de núcleos aplanados, y continuada con la cubierta de Henle del tubo aferente; 2.º, de un hueco oblongo central, limitado del lado de la cápsula por una hilera de células aplanadas (Dogiel). Este hueco, que Krause, Longworth, Waldeyer y Merkel habían supuesto lleno de corpúsculos más ó menos alargados, entre los cuales ó en los cuales acabarían las fibras nerviosas,

está en realidad formado, como Retzius y Dogiel han probado, por una materia granulosa que rellena los intersticios de las arborizaciones terminales; 3.º, y finalmente, de una ramificación nerviosa y varicosa terminal.

Esta arborización se dispone de varias maneras: en los corpúsculos de los órganos genitales del conejo, las ramas del tubo generador forman una arborización varicosa, relativamente laxa, que llena todo el hueco central y que se termina por extremos libres, abultados (Retzius). Análoga disposición describe Ruffini en algunos órganos de Krause de los tendones y del tejido conectivo subcutáneo, á los cuales da este sabio el nombre de *órganos de Golgi-Manzoni*. Pero en los corpúsculos del borde periférico de la córnea, conjuntiva bulbar y órganos genitales externos del hombre, Dogiel (1) ha puesto de manifiesto con el azul de metileno una disposi-

(1) Dogiel: Die Nervenendkörperchen (Endkolben, V. Krause) in der Cornea und Conjunctiva bulbi des Menschen. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 37.

ción más compleja: las ramas del axon generadas en el polo profundo de la substancia granulosa central, describen tales revueltas y se apelonan de tal modo, que en realidad forman un ovillo terminal donde es casi imposible distinguir los cabos varicosos últimos.

Todavía más intrincada y extensa es la arborización terminal en los *corpúsculos genitales* (*Genitalnervenhörperchen* de Dogiel). Estos representan en realidad unos órganos de Krause de gran volumen, situados á mayor profundidad que los anteriores y alojados en distintos planos del tejido conectivo subcutáneo de los órganos genitales externos (piel, glande, prepucio, etc.). En el hueco central, protegido por una cápsula de tres ó más hojas, penetran uno ó varios tubos nerviosos que, convertidos en fibras ameduladas, y divididas sucesivamente, engendran, por el apelonamiento de sus ramas, uno de los plexos más tupidos que se conocen. Los últimos ramúsculos acaban por gruesas varicosidades (fig. 148).

En suma; como hace notar Dogiel, los corpúsculos de Meissner, los de Krause (forma compleja) y los genitales, no son sino variedades de un mismo aparato terminal. Las diferencias que los separan reducen á la variable robustez de la cápsula, á mutaciones en la forma

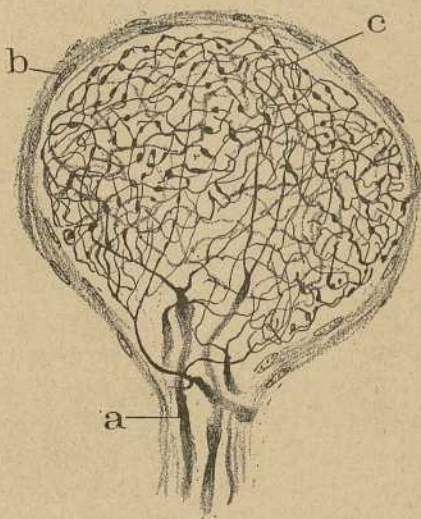


Fig. 148. — Corpúsculo genital del glande del hombre. Coloración por el método de Ehrlich. — a, fibras meduladas aferentes; b, cápsula; c, arborización terminal (según Dogiel).

y tamaño del corpúsculo, y sobre todo á la riqueza harto diversa de las ramas terminales apelonadas del interior del mismo.

*Corpúsculos de Pacini.* — Señalados por Vater (1), olvidados durante mucho tiempo hasta que Pacini (2) los redescubrió, adivinando su real significación, son éstos los órganos sensitivos terminales más voluminosos. Su figura es ovoidea y su longitud oscila entre 1 y 2 milímetros. Yacen principalmente en el tejido conjuntivo subcutáneo del pulpejo de los dedos del hombre, hallándose también, aunque en escaso número, en los nervios articulares, en los ligamentos interóseos, en el perimysio interno de los músculos, etc. Por su gran talla y facilidad de observación, de-

(1) Vater: *Dissertatio de consensu partium corporis humani*. Vitembergae, 1741.

(2) Pacini: *Nuovo giornale dei letterati*. Vol. 32, Pisa, 1836.

ben mencionarse los residentes en el mesenterio y meso-colon del gato.

Se componen los corpúsculos de Pacini de: una masa central granulosa, prolongada según el eje mayor del corpúsculo y redondeada por sus extremos; y de una serie de cápsulas concéntricas, verdaderas láminas de tejido conjuntivo, separadas por espacios linfáticos y revestidas en su cara interior por una capa de células endoteliales, cuyos núcleos aplanados forman prominencia hacia adentro. Las cápsulas próximas á la materia

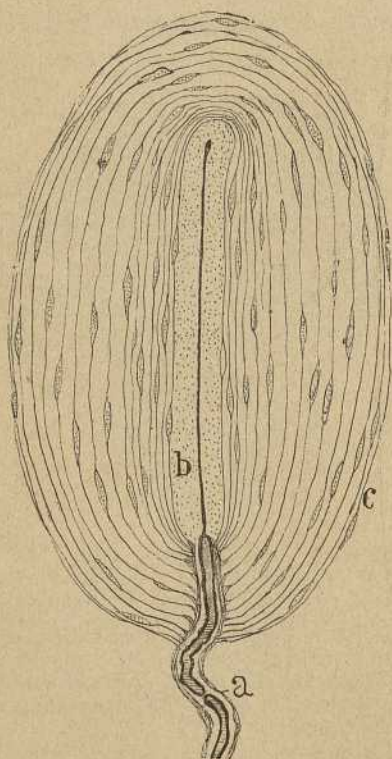


Fig. 149.—Corpúsculo de Pacini de la piel humana. Método del cloruro de oro.—*a*, cubierta de Henle del tubo aferente; *b*, materia granulosa central; *c*, cápsulas.

es sumamente gruesa, se continúa con las diversas cápsulas conectivas, rematando y fundiéndose con la más concéntrica de todas (fig. 149).

Como modalidades de corpúsculos de Pacini, pueden considerarse los *órganos de Herbst* del pico de las aves, los corpúsculos de Golgi-Manzoni de los tendones, y los *órganos de Timotew*.

*a)* Los *órganos de Herbst* (1) yacen en la lengua y mucosa del pico de las aves, mezclados con los corpúsculos de Merkel (fig. 145, A), y horizon-

granulosa central, son más delgadas y están más juntas que las periféricas. La fibra nerviosa medular aborda el corpúsculo por uno de sus polos, atraviesa las cápsulas, y al llegar á la substancia granulosa, pierde la mielina y la membrana de Schwan. El cilindro eje, después de recorrer casi toda la longitud de la materia granulosa pálida, termina cerca del polo superior de ésta por ligera intumescencia. A veces, y esto es disposición casi constante en los corpúsculos de Pacini del mesenterio del gato, al llegar el axon al cabo alto de la mencionada substancia, se descompone en un penacho de fibras terminadas por extremos redondeados, alojados en un divertículo especial ó prolongación mamelonada de la cavidad donde se contiene la materia granulosa central. La membrana de Henle, que acompaña al tubo nervioso y que por cierto

(1) *Herbst*: Göttingen Nachrichten, 1848.

talmente instalados en el tejido conectivo submucoso; su talla es diminuta y poco numerosas sus cápsulas. La fibra nerviosa remata en el polo distal de la materia granulosa, por un robusto ensanchamiento claviforme. Añadamos que esta substancia granulosa central exhibe una capa de núcleos marginales que acaso correspondan á un endotelio. En opinión de Szymonowicz (1), estos núcleos corresponderían á dos hileras de células táctiles comparables á las del corpúsculo de Merkel, dictamen que nos parece poco probable.

b) Llama Ruffini *órganos de Golgi-Manzoni* á una especie de pequeños corpúsculos de Pacini, que Golgi (2) y Manzoni (3) descubrieron en el punto de unión de los tendones con los músculos. Trátase de corpúsculos largos, cilindroides, provistos ya de muchas, ya de pocas cápsulas envolventes. En las formas más sencillas, residentes de preferencia en los tendones, el axon, arribado á la materia granulosa central, forma una maza terminal; pero en otros casos (ciertos tendones, tejido conjuntivo subcutáneo, etc.), esta materia contiene, además, varias ramificaciones varicosas, acabadas por ensanchamientos libres. Según Ruffini (1), en las regiones profundas del tejido conectivo subcutáneo del hombre (pulpejo del dedo), hallaríanse todas las transiciones entre los corpúsculos de Pacini pequeños y los llamados *órganos de Krause* (Endkolben).

c) Los *corpúsculos de Timotew* (4) moran en el dermis de la porción membranosa y prostática de la uretra y en la cápsula prostática de los mamíferos. La forma general del aparato terminal es la de un pequeño corpúsculo de Pacini; como éste posee también varias cápsulas concéntricas y una masa granulosa central. Pero lo que caracteriza tales corpúsculos, prestándoles cierto interés teórico, es su doble terminación nerviosa: en vez de un tubo medulado, reciben constantemente dos, uno grueso y otro fino, los cuales ingresan juntos en el polo profundo del corpúsculo; pero mientras el tubo voluminoso atraviesa el eje de dicha substancia granulosa y acaba sin ramificarse, es decir, continuándose con una maza terminal, á la manera de lo ocurrido en los corpúsculos de Pacini ordinarios, el tubo fino se arboriza prolijamente, constituyendo un plexo tupido

(1) *Szymonowicz*: Ueber den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen in Entenshnabel. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 48, 1896.

(2) *Golgi*: Sui nervi dei tendini dell'uomo e di altri vertebrali. Vol. 32, 1880.

(3) *Manzoni*: Osservazioni microscopiche sopra i cosi delli corpuscolo terminali dei tendini, & Mem. Real Accad. delle Scienze dell'Istituto di Bologna. Ser. 6<sup>a</sup>, tomo 1, 1891.

(4) *Ruffini*: Di un nuovo organo nervoso terminale e sulla presenza dei corpuscoli Golgi-Mazzoni nel connettivo sottocutaneo dei polpastrelli della dita dell'uomo. *Real. Acad. dei Lincei.* Serie 4, vol VII, seduta, 12 Nov. 1893.

— Ulteriori Ricerche sugli organi nervosi terminali nel connettivo sotto cutaneo dei polpastrelli dell'uomo, & *Ricerche fatte nel Labor. di Anat. norm. della R. Univ. di Roma.* Vol. V, fasc. 3, 1896.

de ramúsculos varicosos, situado inmediatamente por debajo de la cápsula, ó sea exteriormente á la materia granulosa. De este modo, ambas especies de terminaciones resultan independientes, manteniéndose la separación también en los tubos generadores, los cuales no proceden jamás de un tallo común. De confirmarse este descubrimiento de Timotew (1), cabría afirmar que cada uno de estos aparatos terminales procede de célula ganglionar distinta y gozà de oficio diferente (fig. 150).

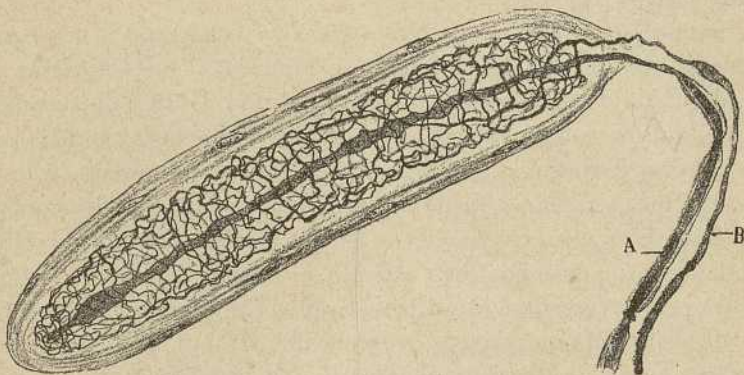


Fig. 150. — Corpúsculo de Timotew. — A, fibra gruesa continuada con un tallo central; B, fibra fina arborizada en torno de la materia granulosa (según Timotew).

**Terminaciones nerviosas en los músculos y tendones.** — Los músculos poseen tres clases de aparatos nerviosos sensitivos: los *husos de Kühne*, los *órganos musculo-tendíneos de Golgi* y algunos *corpúsculos de Pacini*.

a) *Husos de Kühne*. — Estos interesantes aparatos, descubiertos por Kühne (2) y estudiados por Kölliker (3), quien los estimó como fibras musculares en vías de partición, han sido objeto recientemente de observaciones minuciosas por parte de Kerschner (4), Cajal (5), Ruffini (6), Sih-

(1) *Timotew*: Ueber eine besondere Art von eingekapselten Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen bei Säugethieren. *Anat. Anzeiger*. Bd. XI, 1896.

(2) *Kühne*: Ueber die Endigung der Nerven in der Nervenbügel der Muskeln. *Virchow's Arch.*, Bd. 30.

— Die Muskelspindeln. *Virchow's Arch.*, 1883, Bd. 28.

(3) *Kölliker*: Handbuch d. Gewebelehre, 1867, pág. 173.

(4) *Kerschner*: Bemerkungen über ein besonder. Muskelsystem in willkürlichen Muskel. *Anat. Anzeiger*, n.º 4 u. 5, 1888.

— Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Endorgane. Bd. III. *Anat. Anzeiger.*, número 10, 1888.

(5) *S. Ramón Cajal*: Terminaciones en los husos musculares de la rana. *Rev. trim. de Histol. nor. y patol.*, n.º 1, Mayo, 1.º, 1888.

(6) *Ruffini*: Considerazioni critiche sui recenti studi dell'apparato nervoso nei fusi muscolari. *Anat. Anz.*, n.º 3, 1894.

— Sulla terminazione nervosa nei fusi muscolari e sul loro significato fisiologico. *Rendiconti della R. Acad. dei Lincei*, Giugno, 1892, y *Archiv. de Biol.*, t. 18, 1893.

ler(1) y Dogiel(2), observaciones que concuerdan en los puntos esenciales.

Cuando se examinan las diversas fibras de un músculo estriado, llaman la atención ciertos haces poco numerosos (dos ó tres en el músculo pectoral cutáneo de la rana) sumamente delgados, cuyo segmento central presenta un engrosamiento fusiforme correspondiente á una terminación nerviosa. Estas fibras especiales son los *husos de Kühne*.

Estudiando atentamente la eminencia fusiforme, se advierten en ella cuatro partes principales: las *cápsulas*, la *materia granulosa*, los *tubos nerviosos medulados* y las *arborizaciones terminales*.

La cápsula ó cápsulas (pues habitualmente son dos en la rana), constituyen el rasgo privativo del huso muscular; son membranas delgadas, tubulares, separadas entre sí por espacios vaginales llenos de plasma, anchos en el centro del huso y progresivamente más angostos hacia los extremos de éste, en donde dichas cápsulas se juntan y confunden con el sarcolema. Parecen estas membranas idénticas á la vaina de Henle de los tubos nerviosos, pues como ella, poseen núcleos delgados, aplanados, cuya sección óptica se nota al enfocar el contorno del huso.

Al nivel de la parte media del ensanchamiento capsular, la materia estriada se torna granulosa, como protoplásmica, y exhibe un número considerable de núcleos, en gran parte longitudinalmente orientados. Los extremos del haz aparecen bifurcados y aun trifurcados, como recientemente hemos tenido ocasión de ver (3), sobre cuya disposición se han fundado sin duda algunos sabios para suponer que el huso de Kühne representa una fase de bipartición muscular y nerviosa.

La fibra medular aferente es muy robusta, atraviesa las cápsulas, y por debajo de ellas se divide en dos, y hasta cinco tubos medulares gruesos y tortuosos, los cuales corren divergiendo por la superficie granulosa del haz muscular. En cuanto cesa la mielina, los axones desnudos se resuelven en una arborización varicosa extendida por una gran parte del haz, sobrepasando los límites del aparato capsular. Pero además, la parte estriada no capsular del huso, posee también una arborización especial. He aquí como en un trabajo, que, por desconocido de los sabios reproducimos aquí, describíamos nosotros esta doble terminación (4).

»Cada huso muscular de la rana, coloreado por el azul de metileno, decíamos, recibe dos arborizaciones: 1.º Una de ellas yace en la zona estriada de las fibras, á bastante distancia del ensanchamiento fusiforme, y tiene todos los caracteres de una terminación motora común, de la que

(1) C. Sihler: Ueber Muskelspindeln und intramusculare Nervenendigungen bei Schlangen und Fröschen. *Arch. f. mikros. Anat.* t. 46, 1895.

(2) Dogiel: Methylenblautinktion der motorischen Nervenendigungen in der Muskel der Amphibien und Reptilien. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 35.

(3) Cajal: *Rev. trim. microgr.* Vol. III, n.º 4, 1897.

(4) Cajal: *loc. cit.*

se distingue únicamente por ser algo más pequeña y ofrecer menos tallos pálidos terminales (fig. 151, B). Por razón de esta analogía puede considerarse dicha arborización como una terminación motriz destinada á excitar las contracciones de la parte no granulosa, es decir, estriada del huso muscular.

» 2.º La otra arborización corresponde á la región engruesada y capsulada del huso y es mucho más complicada. La fibra ó fibras nerviosas que la originan, son gruesas y flexuosas, y después de atravesar las cápsulas y perdida la mielina, se descomponen inmediatamente en multitud de hilos finísimos, varicosos, casi todos paralelos al eje muscular, del cual abarcan una grandísima extensión (fig. 151, A). La varicosidad de estos filamentos es tal, que á primera vista se duda acerca de su naturaleza nerviosa, pareciendo que el azul de metileno ha teñido simplemente esos granos grasientos tan abundantes en los intersticios de ciertas fibras musculares. La analogía que, tanto en delicadeza como en varicosidades, ofrecen estas arborizaciones con las intra-epiteliales de la piel y de la córnea, inclinan el ánimo á estimarlas como de naturaleza sensitiva (*b*).

» En los músculos de la lagartija los husos musculares revelan también las dos especies de terminaciones mencionadas. De ellas, la ordinaria es una verdadera placa motriz con todos sus caracteres, y la otra se dispone como en la rana, pero ofreciendo granos y varicosidades mucho más gruesas en los tallos de la arborización. En el conejo, en el conejillo de Indias y en la rata, animales en los cuales hemos estudiado también los husos musculares con ayuda del oro y del azul de metileno, se repite con poca diferencia la misma disposición fundamental ».

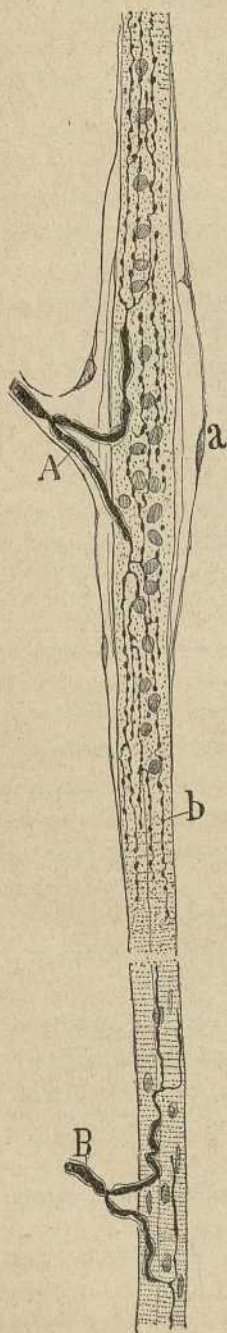


Fig. 151.—Huso muscular del músculo pectoral cutáneo de la rana teñido por el azul de metileno. La parte inferior de la figura muestra la terminación ordinaria y la superior la especial ó sensitiva. La distancia bastante considerable que media entre las dos nos ha obligado á prescindir de una parte del trayecto de la materia estriada. — A, fibra medular aferente al huso muscular; *b*, tallo varicoso de la arborización; B, fibra nerviosa que constituye la terminación motriz ú ordinaria. (Esta figura es copia de la publicada en 1888).

Recientes observaciones nuestras en la rana, nos han convencido de que el número de las terminaciones motoras puede ser de dos, una para cada porción estriada ó extrafusiforme de la fibra muscular. También hemos visto que la segmentación longitudinal en dos ó tres hacecillos, es á menudo completa, interesando hasta la región granulosa del huso. Por último, en varias preparaciones se advierte una disposición de las ramitas terminales sensitivas, ya mencionadas por Ruffini en los husos del gato: dichas ramitas, no sólo cubren la superficie exterior de la materia granulosa, sino que penetran en los hacecillos, trazando en torno de estos trayectos arciformes y espiroideos, comparables á los descritos por Ciaccio en los aparatos musculo-tendinosos. La existencia de estas arborizaciones interfasciculares, así como la multiplicidad de los hacecillos integrantes del huso, deben tener por objeto facilitar durante la contracción de la fibra muscular la presión, y por consiguiente, la excitación de las ramificaciones nerviosas.

Por lo demás, la existencia de la doble terminación sensitiva y motora ha sido coetánea é independientemente de nosotros, supuesta por Kernscher. Posteriormente han dado de ella excelentes descripciones Ruffini (1) en el hombre y gato, y Sihler en los reptiles y batracios. A Ruffini se debe sobre todo una detallada descripción en los mamíferos de la arborización sensitiva del huso, mostrando que en el gato las fibras acaban, bien por espirales y anillos que rodean los haces del huso (*terminaciones anulo-espirales*), bien por divisiones en forma de ramos de flores. Esta última terminación parece ser la más común en los husos del hombre (*florami*).

Tocante á la significación fisiológica de los husos, es preciso reconocer que actualmente se presenta este problema bajo una faz más accesible, sobre todo desde que en tales aparatos han sido descubiertas dos especies bien diversas de terminaciones, y á consecuencia de la demostración, dada por Sherrington, del origen ganglionar raquídeo de la arborización específica del huso (ésta degenera tras la sección de las raíces posteriores, efectuada por fuera del ganglio, cosa que no ocurriría si se tratara de fibras de naturaleza motriz).

En armonía, pues, con las opiniones de Kernscher y Ruffini, nosotros estimamos que la arborización principal del huso representa un aparato sensitivo, opinión que sosteníamos ya en nuestro primer trabajo sobre el tema.

Por lo que se refiere á la especie de sensibilidad, sólo conjeturas pueden hacerse. Sin embargo, puesto que la psicología y la fisiología de consuno nos hablan de la existencia de un sentido muscular, es decir, de un aparato que nos da la impresión del tanto de resistencia que nuestros músculos hallan en la realización de un trabajo, natural parece aceptar que el huso muscular sea el encargado de tan importante cometido. Sumergido el huso en el espesor del músculo, y provisto además de un líquido intracapsular destinado á equilibrar las presiones transmitiéndolas por igual á todos los ramos de la arborización terminal, es indudable que el aumento de presión transversal provocado por el estado de contracción, aumentará la tensión de dicho líquido y determinará la com-

(1) A. Ruffini: Sulla terminazione nervosa nei fusi muscolari e significato fisiologico. *Rendicon. della R. Accad. dei Lincei*. Serie 5.º, fasc. I, vol. I, seduto 3, Luglio, 1892.



presión y, por consiguiente, el estímulo de las ramificaciones nerviosas. En el entretanto, el resto del huso ó porción extracapsular de éste se encogería como una fibra cualquiera, merced al impulso central recibido por las placas motrices ordinarias. En suma; los husos vienen á ser aparatos registradores de la contracción, algo así como dinamómetros destinados á noticiar al sensorio de la cuantía del esfuerzo, con la mira de que el cerebro modere ó acreciente el estímulo, adecuándolo, por una parte, á la resistencia que debe vencerse, y por otra, á la cantidad de trabajo de que el músculo, sin menoscabo de su integridad anatómica, es susceptible. En cuanto este límite es trapasado, el esfuerzo resulta doloroso, por ser excesiva la presión sufrida por el aparato terminal.

b) *Organos musculo-tendinosos.*—Comprenden tres variedades: los órganos musculo-tendinosos de Golgi ó de los mamíferos; las terminaciones en los tendones de los vertebrados inferiores ó aparatos de Sachs, y las terminaciones simplificadas del tejido conectivo subcutáneo ó terminaciones de Ruffini.

*Terminaciones musculo-tendíneas en los mamíferos.*—Descubiertas por Golgi (1), han sido objeto de minuciosas y profundas investigaciones por parte de los histólogos italianos, entre los cuales deben mencionarse á Marchi (2), que confirmó substancialmente los datos aportados por Golgi, á Cattaneo (3), que describió bien el aparato capilar y endotelio de dichos corpúsculos, á Ciaccio (4) que hizo un buen estudio de tales órganos en la serie de los vertebrados, descubriendo las ramas intersticiales ó intratendinosas de curso espiroideo de la arborización terminal; á Ruffini (5), por último, que añadió algunos detalles tocante á los corpúsculos de Pacini ya observados por Golgi en los mencionados aparatos.

Los órganos de Golgi son haces tendinosos especiales, de figura de huso, desprendidos del plano general del tejido fibroso, y situados en el punto de unión del tendón con las fibras musculares. Estos órganos no habitan en todos los tendones, sino en los correspondientes á músculos de gran energía ó de funciones de gran transcendencia (tendón de Aquiles en el hombre y mamíferos, músculos del ojo, externo-radial en los anfibios, anuros, etc.). Por uno de sus extremos, el citado órgano se continúa con

(1) *Golgi*: Sui nervi dei tendini dell'uomo e di altri vertebrati e di un nuovo organo terminale musculo-tendineo. *Memoire della Reale Accad. delle Scienze di Torino*. Serie II, tomo 32, 1880.

(2) *Marchi*: Sugli organi terminali nervosi nei tendini dei muscoli motori del occhio. *Atti della Real. Accad. di Scienze di Torino*, vol. 16, 1881.

(3) *Cattaneo*: Organes nerveux terminaux musculo-tendineux, &c. *Arch. italiennes di Biologie*, tomo X, fasc. III, 1888.

(4) *Ciaccio*: Intorno alle piastre nervose finali ne tendini dei vertebrati. *Memorie della R. Accad. delle Scienze di Bologna*. Ser. 4.<sup>a</sup>, tomo X, 1890, Bologna.

(5) *Ruffini*: Di una particolare reticella nervosa e di alcuni corpusculi del Pacini che si trovano in connessione cogli organi musculo-tendineo del gatto, *Rendiconti d. R. Accad. di Lincei*, vol. I, fasc. 12, 1892.

uno de los haces secundarios comunes del tendón, y por el otro recibe la inserción de un grupo especial de fibras musculares (cuatro, seis ó más). En derredor se ve una cubierta más ó menos espesa constituida por tejido conectivo laminar, bordeada interiormente de un plano de células endoteliales, las cuales, como Cattaneo ha demostrado, se continúan cierto trecho sobre la vaina de Henle del tubo aferente. En ocasiones, del lado de la inserción muscular, aparece una estrangulación causada por un anillo conectivo ó conectivo elástico.

El tubo ó tubos nerviosos aferentes medulados, son finos ó robustos, según la dimensión del órgano terminal, al abordar el cual la vaina de Henle que los protegía se continúa con la endotelial del mismo. Por debajo de la cápsula, dicotomízanse las fibras una ó dos veces, marchando de ordinario las ramas en opuesta dirección, y por último, después de perderse éstas á cierta distancia de la vaina medular, se resuelven en arborizaciones libres extraordinariamente complicadas, cuyos ramúsculos notablemente varicosos y semejantes á hilos de perlas, se extienden por una gran parte del órgano terminal (fig. 152, *a*).

Las últimas prolongaciones no se dilatan solamente por la superficie de éste, sino que penetran en el espesor del órgano (el cual ya hemos dicho que representa, en realidad, un haz tendinoso secundario, hallándose por tanto compuesto de varios haces primitivos separados por células conectivas), acabando, según ha descubierto Ciaccio, á favor de ramitas intersticiales que rodean los hacecillos primitivos, y se disponen en anillos y espirales transversalmente dirigidos. Este detalle interesante, da, á nuestro juicio, la clave de la significación fisiológica del órgano de Golgi, que no puede ser otra que noticiar al sensorio del tanto de estiramiento y tensión que por virtud de la contracción muscular sufre el tendón correspondiente, á fin, sin duda, como dice Ciaccio, cuyo dictamen estimamos muy verosímil, de proporcionar el tanto de contracción del músculo, al tanto de distensión y resistencia del tendón.

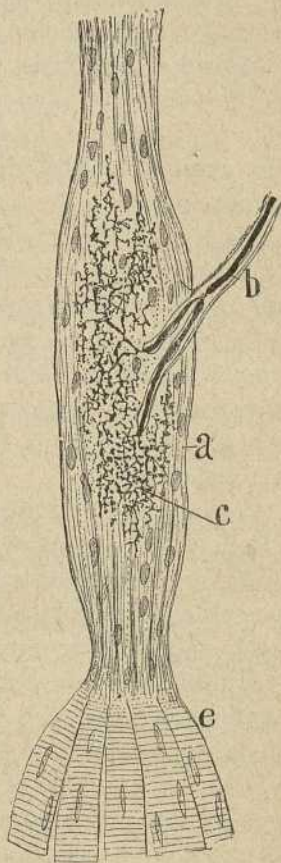


Fig. 152. — Organismo musculotendinoso de Golgi. Cloruro de oro. — *a*, arborización terminal; *b*, tubo medulado aferente; *c*, fibras musculares.

Esta adecuación de la energía de aquél á la resistencia de éste, se efectuaría por acción refleja y sólo sería necesaria en los tendones más importantes. Consideramos inaceptable la opinión de Golgi, quien estimaba dichos órganos como formas especiales de terminaciones motrices, y la de Cattaneo, quien los reputaba por los agentes del sentido muscular. Por lo demás, que la función de dicho órgano es sensitiva y referente á la regularización de la distensión del tendón, es dictamen ya hace tiempo defendido por Sachs y Rollet para los aparatos musculo-tendinosos sencillos de los vertebrados inferiores. Hay, pues, é independientemente del *sentido muscular*, un *sentido tendinoso*, cuyos servicios deben ser de gran eficacia en todas las grandes maniobras musculares (marcha, salto, carrera, etc.).

Los órganos tendinosos contienen alguna vez, como Golgi, Manzoni, Cattaneo, Ciaccio y Ruffini han observado, pequeños corpúsculos de Pacini (corpúsculos Golgi-Manzoni de Ruffini). Estos corpúsculos constituyen en ocasiones una pareja colocada inmediatamente por debajo de la cápsula. La fibra medulada que en ellos se termina, es independiente de la acabada en la arborización terminal antes descrita, circunstancia importante que declara la distinta significación fisiológica de ambas formas de terminación.

*Terminaciones de Sachs y Rollett.*—En los reptiles y batracios, Sachs (1) y Rollet (2) descubrieron unas terminaciones que pueden estimarse como formas rudimentarias de los órganos de Golgi. Los haces tendinosos en que residen no están bien deslindados de los demás ni el paraje de la terminación yace siempre cerca del punto de inserción de las fibras musculares. El tubo nervioso medulado, que suele acompañarse de un capilar, se ramifica prolijamente, y cada ramita, perdida ya la mielina, remata á favor de una arborización diminuta, bien separada de las otras y caracterizada por la extremada proximidad y cortedad de sus ramitos finales. Este apretamiento, junto con el aspecto varicosísimo de los hilos, prestan á la arborización un aspecto granuloso y extraño, que ha motivado los diversos nombres con que se la conoce (*terron terminal* de Rollet, *pincel nervioso* de Sachs, *cesped nervioso* de Ciaccio). Todas estas arborizaciones moran dispersas sin orden por el espesor del tendón, y, según Ciaccio, hallaríanse emplazadas entre los fascículos primarios del mismo, apoyadas á la substancia fibrilar.

Parecidas terminaciones hallaríanse en los reptiles, pero en éstos la arborización terminal se mostraría más extensa y más fácilmente resoluble en sus ramúsculos integrantes.

(1) Sachs: Die Nerven der Sehnen. *Archiv. f. Anat. Physiol. u. Wissenschaftl. Medicin.*, 1875, N. 4.

(2) Rollett: Ueber einen Nervenplexus und Nervendigungen in einer Sehne *Sitzungsber. d. Akad. de Wissensch. Wien.*, 1876, Bd. 78, Abfh 14.

*Las terminaciones de Ruffini* (1) constituyen órganos semejantes á los musculo-tendinosos de Golgi, pero con la particularidad de tener su asiento, no en tendones, sino en ciertos cordones conjuntivos gruesos del tejido conectivo subcutáneo. Estos cordones afectan figuras de huso y constan de haces conectivos y fibras elásticas. El tubo aferente medulado, al llegar al órgano, pierde la vaina de Henle, que parece continuarse con una envoltura especial de aquél, y finalmente se resuelve en arborizaciones de ramos cortos, varicosos, algunos de los cuales penetrarían también en el espesor mismo del tejido conjuntivo del huso.

c) Los músculos contienen también, como Rauber (2) demostró, corpúsculos de Pacini y de Krause, los cuales se hallan tanto en el espesor de los mismos, es decir, en los tabiques conectivos separatorios de los haccillos, como en la superficie, por debajo de la cubierta aponeurótica. Tales corpúsculos son raros y acaso falten en muchos músculos.

Por último, algunos autores tales como Kölliker (3), Reichert, Odenius y Sachs, señalan todavía la presencia de terminaciones nerviosas libres ramificadas entre las fibras musculares.

**Terminaciones sensitivas en el corazón y las arterias.**—Era de presumir que tanto el corazón como las arterias, cuyos nervios motores son bastante conocidos, encerrasen además terminaciones sensitivas que fuesen el punto de partida de los movimientos reflejos. Pero es preciso reconocer que nadie hasta Smirnow (4) había tenido la fortuna de demostrar dichas terminaciones, desglosándolas definitivamente de las motrices, con las cuales acaso se hayan confundido más de una vez (fig. 153).

Según Smirnow, bajo el endocardio de los mamíferos y batracios existe un plexo nervioso tupido, constituido por fibras, en parte meduladas, llegadas del espesor mismo del miocardio (*plexo sub-endocárdico*). De este plexo proceden fibras más finas que se aproximan al endotelio, ramificándose y engendrando un *nuevo plexo más sutil* (*plexo sub-endotelial*). Y, por último, cada una de estas fibrillas, desnudas ya de mielina, se resuelve en una arborización apretada formada de ramos cortos y varicosos, que recuerdan la placa muscular. Estas arborizaciones aplanadas yacen debajo del endotelio; algunas podrían encontrarse más profundamente, es decir, sobre los tabiques conectivos próximos del miocardio. En los huecos que dejan dichas arborizaciones apretadísimas hallaríase una materia granulosa. En fin, Smirnow señala todavía la existencia de finas fibras intra-endoteliales que Dogiel no ha logrado confirmar.

(1) *Ruffini*: Di un nuovo organo nervoso terminale, &. *Real Accad. des Scien.*, Seduta 12 Nov. 1893.

(2) *Rauber*: *Berich. der naturf. Gesell. in Leipzig*. 1876. *Zool Anzeiger*, 1880.

(3) *Kölliker*: *Handbuch der Gewebelehre. des Menschen*. 1 Band. 6<sup>a</sup> Aufl. Leipzig. 1889.

(4) *Smirnow*: Ueber die sensiblen Nervenendigungen in Herzen bei Amphibien und Säugethieren. *Anat. Anzeiger*, Bd. 10, n.º 23, 1895.

La naturaleza sensitiva de tales arborizaciones resulta extraordinariamente verosímil, tanto del carácter anatómico de las mismas, que recuerda la de los órganos musculo-tendíneos de Golgi, como de estos dos hechos:



Fig. 153. — Arborización nerviosa sensitiva del endocardio. Método de Ehrlich (según Smirnow).

posición rigurosamente sub-endotelial de las arborizaciones, y falta de participación en ellas de ramos brotados de nervios musculares. Tales aparatos terminales (que se muestran tanto en las aurículas como en los ventrículos) provendrían, según Smirnow, del *nervio depresor*.

Dogiel ha confirmado recientemente (1) en el endocardio de los mamíferos las citadas arborizaciones sensitivas, y ha descrito otras enteramente semejantes, en la hoja visceral del pericardio, inmediatamente por debajo del endotelio. En el espesor de estas ramificaciones extensas y aplanadas encontraríase una substancia granulosa sembrada de ciertos corpúsculos conectivos estrellados, destinados, según Dogiel, á sostener los ramos nerviosos terminales. Todas las ramificaciones tendrían su origen en tubos medulados, lo que excluye la procedencia de los ganglios cardíacos, cuyas fibras nerviosas son amielínicas.

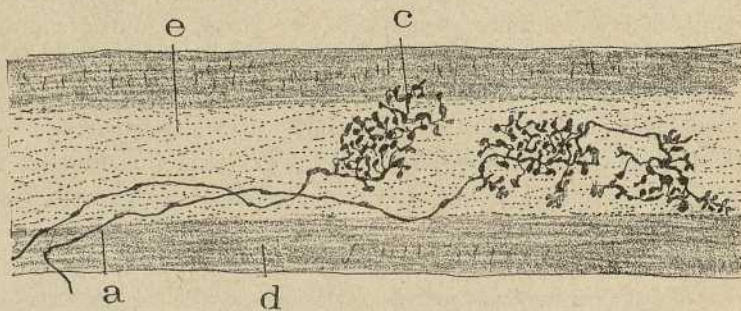


Fig. 154. — Terminaciones sensitivas en la adventicia de una arteria cardíaca. Método de Ehrlich (según Dogiel).

Al mismo tipo corresponden las terminaciones sensitivas en las arterias cardíacas. Como Dogiel ha demostrado, las arborizaciones finales, complejas y aplanadas, yacen en diferentes planos de la túnica adventicia, por fuera de la capa muscular. En sentir de Schemetkin, discípulo de

(1) Dogiel: Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefässen der Säugethiere. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 52, 1898.

Dogiel, tales arborizaciones se hallan en todas las arterias, pues las ha comprobado en las pulmonares, aorta, etc., y no sólo en la túnica adventicia, sino también en la íntima.

El descubrimiento de las terminaciones sensitivas de los vasos, es muy interesante, porque permite explicar, por reflejos de origen local, ya la dilatación, ya la contracción de la túnica muscular de las arterias, en presencia de un excitante (dilatación vascular en la inflamación, en ciertas hiperemias, etc.). Para ello, no hay sino suponer que la prolongación central de las células ganglionares correspondientes á dichas fibras sensitivas entra en relación directa ó indirecta, tanto con neuronas simpáticas de acción vaso-constrictora, como con esas neuronas, poco conocidas aún, de efecto vaso-dilatador ó inhibidor.

---

## CAPITULO XVII

### PROLONGACIONES INTERNAS DE LAS NEURONAS SENSITIVAS

Apuntes históricos.—Bifurcación de las raíces posteriores.—Radiculares largas y cortas.—Disposición de la rama ascendente y descendente.—Fibras endógenas del cordón posterior.

Como ya en repetidas ocasiones hemos expuesto, las prolongaciones internas de los corpúsculos ganglionares raquídeos dirígense hacia atrás, emergen del extremo posterior del ganglio, constituyendo las raíces posteriores de la médula, y, por último, después de penetrar en ésta al nivel del surco postero-lateral, se bifurcan en el espesor de la substancia blanca del cordón posterior, engendrando una rama ascendente y otra descendente.

Antes de 1889, época de la publicación de nuestros trabajos sobre la médula, la descripción que los neurólogos más autorizados, tales como Bechterew (1), Kahler (2), Edinger (3), Lenhossék (4), Obersteiner (5), etc., hacían del curso de las raíces posteriores, era la siguiente :

En cada raíz posterior distinguían dos manojos : el *interno*, robusto, formado por gruesos tubos tempranamente medulados, destinados al cordón de Burdach ; y el *externo*, delgado, constituido por tubos finos tardíamente medulados (Bechterew, Lenhossék, etc.), y dirigido á la zona marginal de Lissauer.

De las fibras del manajo interno (que ciertos autores subdividían en interno y medio) unas se harían ascendentes en el cordón de Burdach, llegando hasta el bulbo ; otras cruzarían por dentro de la substancia de Rolando para terminarse en el asta posterior ; algunas formarían delante de esta substancia una vía vertical, ya ascendente, ya descendente, que correspondería al *manajo longitudinal* de Kölliker ; no pocas irían hacia delante, perdiéndose en el asta anterior ; en fin, unas cuantas, después de

(1) *Bechterew* : Ueber die Bestandtheile des Hinterstrange des Rückenmarkes, & *Neurologische Centralblatt*, n.º 2, 1885.

— Ueber die hinteren Nervenwurzeln, ihre Endigung in der grauen Substanz des Rückenmarkes, & *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.*, 1887.

(2) *Kahler* : Das Centralorgan. *Artículo del Lehrbuch der Gewebelehre* del doctor Toldt, 3 Aufl., 1888.

(3) *Edinger* : Ueber die Forstsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn. *Anat. Anzeiger*, 1889.

(4) *Lenhossék* : Hinterwurzeln und Hinterstränge, *Mittheilungen aus dem anatomischen Institut. Vesalianum zu Basel.*, 1890.

(5) *Obersteiner* : Anleitung beim Studium des Baues des nervösen Centralorgane, & Leipzig u. Wien., 1 Aufl., 1887.

cruzar ambas comisuras, se diseminarian en la substancia gris del lado opuesto. Exceptuadas las ascendentes del cordón posterior, los autores se inclinaban á suponer que todas estas fibras se enlazan ó con la red protoplásmica intersticial que por entonces se admitía en la substancia gris, ó con los axones de los corpúsculos de ésta.

En cuanto al manojo externo ó de fibras finas, todos sus conductores tomarían dirección ascendente, emplazándose en la zona de Lissauer, desde la cual irían desprendiéndose en la substancia gris, para acabar de un modo desconocido (acaso por redes protoplásmicas). Según Lenhossék, las fibras de este manojo serían vías sensitivas cortas.

Esta descripción sumaria es algo así como la diagonal de múltiples pareceres. Acordes en algunos puntos, los autores discrepaban en los más. Así, el número de hacecillos sensitivos y las formas de su enlace con los corpúsculos de la substancia gris ó con los tubos de la blanca, variaban bajo la pluma de cada escritor, siendo imposible formular un concepto medianamente claro y preciso del curso y conexiones de las raíces sensitivas.

Y, sin embargo, existían ya en la ciencia dos descubrimientos que contenían una parte de la verdad acerca del comportamiento de dichas raíces; mas por entonces vivían los espíritus en plena tiranía de los métodos de Weigert y de Flechsig, y no se admitían sino con grandes reservas las revelaciones clarísimas del procedimiento de Golgi (1).

Los dos referidos hechos, totalmente olvidados de los sabios, eran: 1.º, la demostración lograda por Golgi ya en 1881 de la no continuación directa de las raíces posteriores con axones de células de la substancia gris; según dicho sabio, dichas radicales se ramificarían prolijamente en esta substancia, enlazándose con aquella red nerviosa intersticial hipotética tantas veces mencionada; 2.º, el encuentro de Nansen (2) en los peces inferiores (*myxina glutinosa*), en cuya médula los tubos sensitivos se continúan mediante bifurcación con tubos de la substancia blanca.

El olvido injustificado en que estos hechos cayeron, se comprende, no tanto por la impopularidad del método con que fueron realizados, cuanto por ir acompañados de errores ó deficiencias graves, y ser en gran parte contradictorios.

En efecto, á Nansen le faltó confirmar su descubrimiento en los vertebrados superiores, y estudiar las colaterales, que representan la principal terminación de las raíces (3); y á Golgi, que no pudo teñir la bifurcación del tallo ni la marcha de las raíces en el cordón posterior, quitóle crédito la manifiesta contradicción de su hallazgo con los resultados del método de las degeneraciones y de la medulización embrionaria sucesiva, los

(1) Golgi: Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. *Anat. Anzeiger*, 1890.

Este artículo es traducción de otro titulado: Studi Istologici sul midollo spinale. *Arch. ital. per le Malattie nervose*, An. 18, 1881.

(2) Fritjof Nansen: The structure and combination of the histological Elements of the central nervous System. *Bergens Museums Acisberetding for.* Bd. 111, Bergen. 1885.

(3) Nansen menciona en la *myxina* la existencia, como fenómeno raro, de alguna ramilla colateral, aunque sin precisar su modo de terminación. Es probable que la inmensa mayoría de las radicales de la *myxina* carezca de colaterales, porque tampoco Retzius las ha podido sorprender con el método de Ehrlich.



cuales enseñan que una gran parte de las dichas raíces lleva un curso longitudinal en la substancia blanca del cordón posterior.

Nuestro trabajo de 1889 contenía la fórmula, que, á más de conciliar las contradicciones de los sabios, completaba y reunía en un todo orgánico las fragmentarias revelaciones conseguidas por el método de Weigert, el de Flechsig y el de las degeneraciones secundarias. En dicho trabajo se establecía : 1.º, que las radiculares posteriores, tanto en las aves como de los mamíferos se bifurcan en el espesor del cordón posterior, engendrando una fibra ascendente y otra descendente, las cuales caminan largo trecho en sentido longitudinal, hasta que verosíblemente se incurvan para arborizarse en la substancia gris ; 2.º, que tanto del tallo radicular como de las ramas ascendente y descendente, brotan en ángulo recto infinidad de fibrillas colaterales, las cuales, después de cruzar la substancia de Rolando, acaban mediante arborizaciones libres en diversas zonas de la substancia gris ; 3.º, que estas colaterales forman haces ó sistemas destinados á distintas regiones de esta substancia (asta anterior, centro de la posterior, comisuras, etc.) ; 4.º, que la mayor parte de las fibras radiculares que Bechterew, Edinger, Kahler, Obersteiner, Lenhossék, etc., habían visto penetrar en la substancia gris, así como las fibras sensitivas cuya ramificación sorprendió Golgi en el espesor de las astas, no son otra cosa que colaterales de las ramas ascendente y descendente.

Después de algunas dudas (1), nuestra descripción fue confirmada por los neurólogos, singularmente por el insigne Kölliker (2), en el hombre y mamíferos, por P. Ramón (3), Cl. Sala (4), Selavunos (5) y Athias (6), en los batracios, por nosotros (7), en los reptiles (lagartija), por v. Gehuchten (8),

(1) Para que se vea la impresión de extrañeza, cuando no de resuelto excepticismo, suscitada por nuestro descubrimiento de las bifurcaciones, copiaremos aquí algunas frases de un trabajo de Lenhossék :

«Es bien chocante, decía este sabio, que nadie haya podido observar las bifurcaciones de que nos habla el investigador español, á pesar de haber sido, desde la antigüedad, la médula el objeto preferente de la investigación neurológica ; es difícil, en efecto, persuadirse de que en un foco nervioso explorado en todas direcciones y con toda clase de métodos, no hayan logrado los autores sorprender las bifurcaciones de las fibras radiculares sensitivas, cuando tan perfectamente habianse observado las de la expansión principal de las células ganglionares raquídeas». *Hinterwurzeln und Hinterstrange*, Basel, 1890. Los tiempos han cambiado y hoy es Lenhossék uno de los más fervientes partidarios de la nueva doctrina que, justo es decirlo, ha sabido enriquecer con valiosas adquisiciones.

(2) *Kölliker* : *Das Rückenmark. Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 51, 1890.

(3) *P. Ramon* : Las fibras colaterales de la substancia blanca en la médula de las larvas de batracio, *Gazet. Sanit. de Barcelona*, 1890.

(4) *Cl. Sala* : Estructura de la médula espinal de los batracios, *Barcelona*, 1892.

(5) *Selavunos* : Beitrag zur feineren Anatomie des Rückenmarkes der Amphibien. *Festschrift f. A. v. Kölliker*, 1892.

(6) *Athias* : Structure histologique de la moëlle epinière du têtard de la Grenouille. *Bibliogr. anat.*, n.º 1, 1897.

(7) *Cajal* : La médula espinal de los reptiles. *Pequeñas comunicaciones etc.* Agosto, 1891, *Barcelona*.

(8) *V. Gehuchten* : La structure des centres nerveux ; La moëlle epinière et le cervelet. *La cellule*, tomo VI, 1891.

en las aves, peces y reptiles, por Retziuss (1), en las aves y diversos géneros de peces, y por Lenhossék en las aves y mamíferos (2). Por último, nuevos trabajos de Kölliker, nuestros, de Held, v. Gehuchten y Lenhossék, han puesto fuera de duda que la ley de la bifurcación y de las terminaciones por colaterales, rige también en los nervios sensitivos craneales. Esta ley impera hasta en los invertebrados, según resulta de las observaciones de Lenhossék y Retzius.

Por lo demás, muchos de los hechos en que se basaba la antigua doctrina son exactos, y pueden todavía aceptarse, á condición de interpretarlos, como lo hace Lenhossék, á la luz de los nuevos principios. Esta ha sido también la conducta seguida por ilustres clínicos y anatomo-patólogos, tales como Marie (3), Marinesco (4), Déjérine y Spiller (5), Déjérine y A. Thomas (6), Goldscheider, etc., quienes inspirándose en el nuevo concepto de las raíces posteriores y de las colaterales de la substancia blanca, han explicado muchos síntomas y lesiones degenerativas acaecidas en la médula del hombre, impulsando y completando todavía nuestros conocimientos de la marcha y conexiones de las radicales sensitivas.

La bifurcación de las radicales posteriores se aprecia lo mismo en el manejo externo que en el interno, observándose con extremada facilidad, tanto en los embriones de ave y de mamífero como en los mamíferos recién nacidos (método del cromato argéntico). El paraje donde se muestra la mayoría de dichas divisiones, es la porción externa y anterior del cordón de Burdach, porción que en los embriones y animales jóvenes aparece muy dilatada en sentido transversal, cubriendo una gran parte de la substancia de Rolando. En el adulto, esta región de las divisiones se estrecha, prolongándose en cambio en sentido antero-posterior, sin ganar nunca ni el cordón de Goll, ni la porción ventral ó profunda del de Burdach. En la mayor parte de las radicales, la forma de la división

(1) *G. Retzius*: Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von *Myxine glutinosa*. *Biol. Unters.* N. F. B. II, 1891.

— Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von *Amphioxus*. *Biol. unters.*, N. F. Bd. II, 1891.

— Die nervösen Elemente im Rückenmarke der Knochenfische. *Biol. unter.* N. F. B. V, 1893.

— Zur Kenntniss der ersten Entwicklung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchen. *Biol. Unters.* N. F. Bd. V, 1893.

(2) *Lenhossék*: Die feinere Bau des Nervensystems, &. 2 Aufl., 1895.

(3) *Marie*: Leçons sur les maladies de la moëlle. Paris 1892.

(4) *Marinesco*: Pathologie des collaterales de la moëlle épinière. *Bulletins et mémoires de la Société médicale des Hôpitaux de Paris*. 6 Mars, 1896.

— Lesions de la moëlle épinière consecutives à la ligature de la aorte abdominales. *Comp. rend. de la Société de Biol.* Fevr. 1896.

(5) *Déjérine et Spiller*: Contribution à l'étude des cordons postérieures de la moëlle épinière. *Comp. rend. des séances de la Société de Biol.* Juin 1895.

(6) *Déjérine et A. Thomas*: Contribution à l'étude du trajet intramedullaire des racines postérieures, &. *Comp. rend. d. séances de la Société de Biologie*. Juin 1896.

es una Y, incurvándose suavemente las ramas para hacerse verticales; rara vez la bifurcación se dispone en T ó forma ángulo agudo. Por punto general, ambos ramos son iguales ó casi iguales; mas no es excepcional observar, conforme señaló primeramente Cl. Sala en la rana y confirmó

Lenhossék en los mamíferos, que una de aquéllas afecta mayor diámetro que la compañera.

Las fibras arribadas al cordón posterior por una misma raíz, extienden la dicotomía por distintos planos del haz de Burdach, es decir, que la bifurcación de las unas se halla ya por delante, ya por dentro de la de las otras, observándose en las preparaciones bien impregnadas (cortes tangenciales del cordón posterior) un plexo difuso formado por los entrecruzamientos en ángulo más ó menos oblicuo de las ramas de distintas radiculares. A menudo, las fibras más altas y bajas de una raíz se inclinan, ascendiendo y bajando respectivamente cierto trecho antes de dividirse, con lo que la zona de las bifurcaciones se ensancha en abanico (*zona de irradiación* de los autores), y una de las ramas tiene que trazar una curva más violenta que la compañera, á fin de hacerse longitudinal (fig. 156). Por excepción hemos sorprendido en la médula embrionaria del pollo dos fibras exentas de bifurcación, que tomaban desde luego dirección ascendente ó descendente. Más adelante veremos que este ejemplo, rarísimo

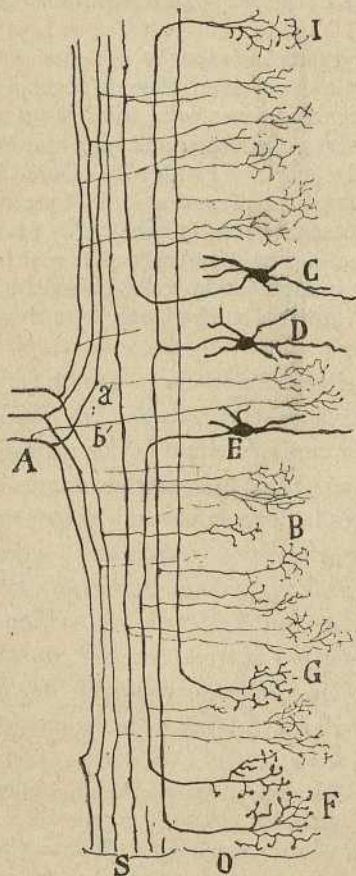


Fig. 155.—Bifurcación, en el cordón posterior del embrión de pollo, de algunas radiculares. — *a*, colateral de las ramas ascendente ó descendente; *b*, colateral del tallo.

en la médula, representa disposición constante en ciertos nervios sensitivos craneales (porción sensitiva del vago y glosio-faríngeo).

La bifurcación de las fibras radiculares sensitivas, se confirma plenamente en las preparaciones de los mamíferos adultos (gato, rata, conejillo de Indias, etc.), coloreadas por el método de Ehrlich. Según hemos demostrado en un trabajo sobre el tema (1), dicha dicotomía tiene origen

(1) *Cajal*: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. microgr.*, número 4, 1894.

al nivel de una estrangulación, y la porción del axon desnuda de mielina atrae intensamente el azul de metileno. En algunos casos, el ángulo de la división contiene una rama gruesa intermediaria, que se sumerge rá-

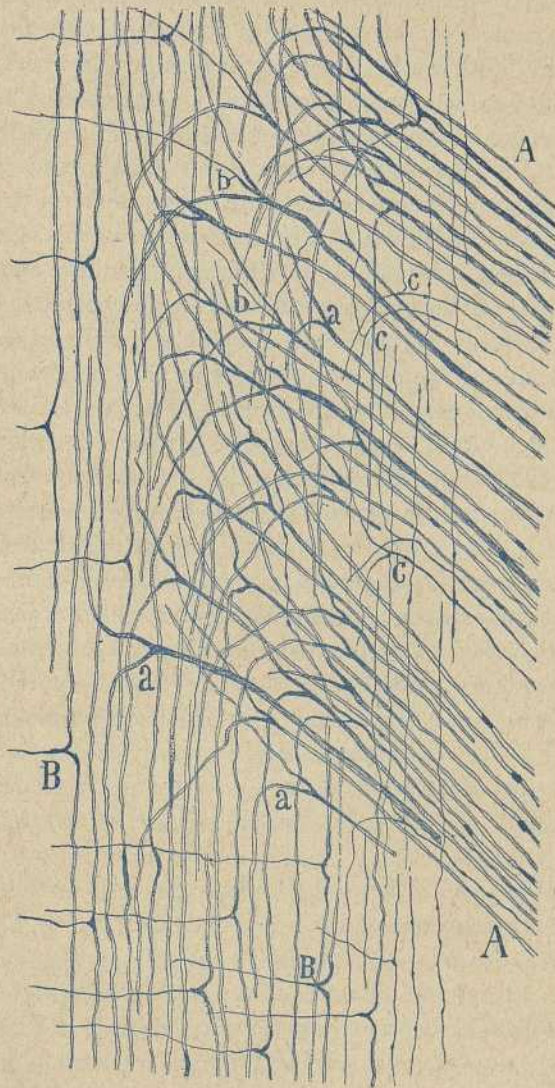


Fig. 156. — Corte longitudinal y tangencial del cordón posterior hacia la entrada de las raíces posteriores: Gato de quince días. Método de Ehrlich.—A, raíz posterior; B, cordón posterior con colaterales; a, bifurcaciones de las radicales sensitivas; b, trifurcación; c, fibras finas cuya división ocurre en la zona de Lissauer.

pidamente en la substancia de Rolando. Esta tercera rama, por cuya virtud conviértese la bifurcación en trifurcación, representa quizá, atendiendo á su espesor notable, alguna colateral larga ó reflejo-motriz, pre-

turamente nacida. En ocasiones, dicha rama brota de la ascendente ó descendente, no lejos del ángulo, como se veía en la fig. 156, *b*, y 79, *c*.

En los batracios y reptiles, el azul de metileno colorea muy bien la bifurcación, advirtiéndose alguna vez que ésta se produce ya en plena raíz posterior, es decir, antes de que las radicales aborden la substancia blanca (fig. 79, *a*). En los peces, según resulta de los trabajos de Retzius (1), recaídos en la *myxina* y *amfioxus*, dicho reactivo muestra también la división con caracteres semejantes á la de los mamíferos.

En los referidos preparados del azul de metileno, se advierten asimismo algunos pocos tubos radicales exentos de mielina y con un aspecto más ó menos varicoso. Habiendo sido observados solamente en mamíferos de uno á dos meses, ignoramos si el carácter amedulado es definitivo; de serlo, tales fibras pálidas podrían estimarse como continuación de la expansión central de los diminutos corpúsculos monopolares de los ganglios raquídeos. Por último, como aparece en la fig. 156, *c*, dichas fibras amielínicas no muestran siempre al dividirse el consabido apartamiento en Y de las ramas, sino que á menudo, una de ellas parece por su dirección la prolongación del tallo principal.

La longitud enorme de las ramas ascendente y descendente, no consiente, aun en los mejores cortes tangenciales, proseguir todo el trayecto de las mismas á lo largo del cordón posterior; lógrase, cuando más, observar cierta inclinación de la rama descendente á penetrar en la substancia de Rolando. Semejante progresivo hundimiento, hace pensar que si pudiera seguirse suficientemente cada rama, llegaría á sorprenderse su penetración y arborización en la substancia gris del asta posterior. A esta porción terminal de las radicales sensitivas, pertenecen verosímilmente aquellas fibras terminales anteriormente descritas (fig. 95, A, B y C), que, abandonando el cordón de Burdach, marchan á ramificarse en el centro del asta dorsal.

Las colaterales sensitivas brotan del tallo, pero sobre todo (la inmensa mayoría) de las ramas ascendente y descendente.

*Colaterales del tallo.* — En las aves y mamíferos son frecuentes, pero no constantes. En número de una ó dos por tallo, nacen en ángulo recto de todo el trayecto transversal de las radicales. Hasta ahora, sólo las hemos hallado en el manojito radicular interno ó de tubos gruesos. Tales colaterales anticipadas parecen destinadas al vértice del asta posterior, y, al nivel de su arranque, el tallo generador no exhibe ninguna inflexión.

*Colaterales de la rama ascendente y descendente.* — Son extraordinariamente numerosas, y las únicas que aparecen en la inmensa mayoría de

(1) Retzius: Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von Amphioxus laeocolatus

— Zur Kenntniss der centralen Nervensystems von Myxine glutinosa. *Biologische Untersuchungen. Neue Folge*, 1891, Bd. II.

las preparaciones. Una sola rama puede suministrar centenares de las mismas. De ellas no hablaremos aquí, porque han sido ya detalladamente descritas en otros capítulos.

El estudio minucioso de las regiones del cordón posterior que suministran colaterales, enseña que éstas son tanto más numerosas y robustas, cuanto más cerca se hallan los tubos generadores de la substancia de Rolando; lo que equivale á decir que las porciones de la rama ascendente y descendente próximas á su terminación, son menos ricas en colaterales que los segmentos cercanos á la bifurcación.

*Fascículos ó porciones de las raíces anteriores.*—Los dos haces interno y externo citados por los autores (Bechterew, Kahler, Obersteiner, Edinger, Lenhossék, etc.), se muestran bien, tanto en las preparaciones de Golgi como en las de Weigert Pal, comprobándose, en efecto, que el *haz externo* consta de fibras finas, escasas, bifurcadas en la zona de Lissauer, y que el *interno* posee tubos robustos, abundantes, continuados con las fibras del cordón de Burdach. No todas las fibras de este haz son robustas; algunas pueden tener un diámetro mediano y aun pequeño (fig. 156).

Bajo el punto de vista de las colaterales, difieren ambos fascículos. Así, las ramas ascendente y descendente del haz interno, emiten robustas colaterales para toda la substancia gris medular, entre las cuales figuran las sensitivo-motrices; mientras que las correspondientes al externo, suministran finísimas colaterales, que parecen exclusivamente destinadas á la mitad ó tercio externo de la substancia de Rolando y porción externa del vértice del asta posterior. Estas colaterales se desarrollan, además, mucho más tardíamente que las del haz interno, como mostramos en la fig. 83, *a*. Hasta hoy no hemos logrado sorprender en el fascículo externo ni colaterales sensitivo-motrices, ni ramas destinadas á la comisura posterior y columna de Clarke. De todos modos, hay que confesar que falta mucho todavía para que podamos dar por esclarecidas las conexiones de este manojo, porque su impregnación es difícil, y á menudo sólo fragmentariamente se presenta en las mejores preparaciones de la médula embrionaria. Y aunque no hemos logrado sorprender la terminación de las ramas ascendente y descendente, consideramos con Lenhossék sumamente probable que éstas, tras un corto trayecto longitudinal, se pierdan en la substancia gris inmediata. Representarían, por tanto, vías sensitivas cortas.

**Extensión longitudinal de las raíces posteriores en el cordón posterior.**—¿Cuál es la extensión real de la rama ascendente y descendente? Tales ramas ¿poseen igual longitud en todas las radiculares? ¿Qué lugar ocupan en el cordón posterior las fibras ascendentes y descendentes de las raíces cervicales, dorsales y lumbares?

Cuestiones son éstas que los métodos anatómicos directos, que sólo alcanzan á mostrarnos fibras nerviosas coloreadas en muy corta extensión, no pueden satisfacer cumplidamente. Por fortuna, los métodos ana-

tomo-patológicos, singularmente el de las degeneraciones secundarias asociado á la coloración de Weigert ó de Marchi, llenan bastante satisfactoriamente esta laguna.

*Extensión de la rama descendente.* — Cuando en un paraje cualquiera de la médula, se secciona el cordón posterior, ó mejor aún, se cortan las raíces posteriores por detrás de sus ganglios, prodúcese á lo largo del cordón posterior una degeneración ascendente y otra descendente correspondientes á cada una de las ramas de bifurcación. La degeneración descendente es corta, extendiéndose solamente, según resulta de los trabajos de Schultze, Kahler y Pick, Strumpel y Toot, algunos centímetros. El área degenerativa, que va disminuyendo progresivamente en extensión, ocupa primeramente toda la *zona de irradiación* (parte postero-externa del cordón de Burdach, frontera á la substancia de Rolando) y se concentra luego en un campo antero-posterior de cada vez más delgado, curvilíneo, concéntrico á la porción interna de la substancia de Rolando, y emplazado en la región intermediaria del cordón de Burdach. Según Schültze, la sección de esta zona degenerada, adopta la forma de una coma (fascículo en vírgula), extendiéndose la degeneración unos 2'5 centímetros. Berdez (1) y Schäffer, han visto, además, ciertas fibras degeneradas descender hasta las porciones más bajas de la médula, circunstancia que se concilia con el hecho, bien demostrable en los preparados de Golgi, de ser la rama inferior de la bifurcación de igual y aun de superior calibre que la superior.

Los trabajos antes citados de Schültze, Kahler y Pick, Strumpel, etc., estaban inspirados en la antigua doctrina de la individualidad de cada fibra radicular; no es, pues, de extrañar, que para armonizar el hecho de la existencia de degeneraciones descendentes, tras las lesiones del cordón posterior ó de las raíces, con la fórmula estructural á la sazón en boga, se imaginara la presencia de radicales directas de curso descendente. Como es natural, en cuanto se conoció la verdadera morfología de las radicales (bifurcación y colaterales), los neurólogos refirieron á la rama descendente de bifurcación las citadas degeneraciones. Pero desgraciadamente, los trabajos recientemente emprendidos al objeto de esclarecer el curso total de la consabida rama descendente, son en gran parte contradictorios. Semejante discordancia nace quizá, como nota discretamente Lenhossék, tanto de los diversos objetos de estudio considerados (hombre y mamíferos de diversas especies), como de los distintos métodos de investigación (método de Weigert, de Marchi, etc.), así de la diversa extensión de las lesiones (ciertos autores han estudiado lesiones localizadas en todo el cordón posterior, otros las provocadas por ablación de pocas raíces, y algunos las causadas por extirpación de muchos ó pocos ganglios, etc.), cuanto del distinto paraje medular donde éstas recayeron (regiones sacra, lumbar, dorsal, etc.).

(1) Berdez: Recherches experimentales sur le trajet des fibres centripetes dans la moëlle epinière. *Rev. med. de la Suisse romande*, 20 Mai 1892.

Así, Gombault y Philippe (1), que examinaron el cordón posterior degenerado bien por tumor cervical, bien por lesión tóxica de las raíces posteriores, no pudieron sorprender, degeneración de la región en vírgula de Schültze, sino de una zona antero-posterior situada cerca del cordón de Goll.

En opinión de Déjérine y Sottas (2), quienes se apoyan en observaciones de degeneración del cordón posterior en el hombre consecutiva á la destrucción de la cola de caballo, dicho haz vírgula contendría gran número de fibras endógenas, es decir, nacidas en las células del asta posterior.

El mismo Déjérine en unión de Thomas (3), estudiando las degeneraciones provocadas en el hombre por una lesión del plexo-braquial, ha notado que la rama descendente se prolonga en la región dorsal durante dos ó tres pares, instalándose en una línea antero-posterior situada en la región intermedia del cordón de Burdach, por dentro de la zona de irradiación. La fibra descendente ocuparía en el cordón de Burdach (del cual no sale), un plano tanto más interno, cuanto más baja sea la radicular, cumpliéndose, por tanto, aquí, la ley de Kahler acerca de la situación relativa de la rama ascendente. Parecidos resultados han sido también publicados por Nageotte (4).

Por su parte, C. Schaffer (5), quien ya había reparado, con ayuda del método de Weigert, la existencia de fibras radicales largas descendentes en el cordón posterior, supone que la rama descendente ocupa con cierta difusión todo el cordón posterior (menos la zona interna de Flechsig), pero concentrándose especialmente en el vírgula de Schültze.

Finalmente, Zappert (6) deduce de sus experiencias y observaciones de degeneración del cordón posterior, que el fascículo vírgula contiene positivamente ramas descendentes de la región cervical. Las de la región dorsal hallaríanse emplazadas, en la médula lumbar, en el haz dorsal interno del cordón posterior, equivalente por su situación al de Goll de la médula cervical.

En nuestro sentir, y de acuerdo con el dictamen de Déjérine y Zappert, la posición de la rama descendente varía en los diversos segmentos de la médula. En la región cervical, dicha rama residiría en el tercio externo del haz de Burdach; en la dorsal superior habitaría verosímilmente el tercio medio, disponiéndose en faja antero-posterior más ó menos curva; y finalmente, en la dorsal inferior y lumbar, se dislocaría progresivamente hacia adentro, hasta tocar quizá la línea media. En una pala-

(1) *Gombault et Philippe*: Contribution à l'étude des lésions systématisées dans les cordons blancs. *Arch. d. med. expérimentale*, 1894.

(2) *Déjérine et Sottas*: Sur la distribution des fibres endogenes dans le cordon posterior de la moëlle et sur la constitution du cordon de Goll. *Compt. rend. des séances de la Société de Biol.*, 15, Juin 1895.

(3) *Déjérine et A. Thomas*: Contribution à l'étude des trajet intramedullaire des racines posterieure, &c. *Compt. rend. des séances de la Société de Biol.* 27, Juin 1896.

(4) *Nageotte*: *Revue neurologique*, 1895.

(5) *K. Schaffer*: *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 38.

— Beitrag zur Histologie der secundären Degeneration. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 43.

(6) *Zappert*: Beiträge zur absteigenden Hinterstrangsdegeneration. *Neurol. Centralbl.*, n.º 3, 1898.



bra, nosotros reputamos verosímil que la rama inferior se comporte como la superior, ocupando en el cordón posterior una posición tanto más externa cuanto más alta es la radicular de que procede. Es también muy probable que existan vías descendentes largas y cortas, y que la proporción relativa de ambas no sea igual en cada región medular, de donde resultarían variantes de extensión y de forma en el área de degeneración descendente de cada segmento medular. Por consiguiente, juzgamos probable que en la médula cervical abunden las fibras descendentes largas, algunas de las cuales se prolongan quizá hasta la región lumbar, á fin de provocar reflejos inferiores; mientras que en la lumbar, por el contrario, dominan acaso las descendentes cortas y las ascendentes largas, con la mira de hacer posible la producción de reflejos superiores.

*Ramas ascendentes de las radicales sensitivas.* — En este punto concuerdan mucho mejor los resultados de los métodos anatómo-patológicos. Tanto los datos conseguidos por el método de las degeneraciones experimentales en los animales, utilizado por Singer (1), Kahler (2), Lowenthal (3), Wagner (4), Borgherini (5), Tooth (6), Oddi y Rossi (7), Singer y Munzer (8), Berdez (9), como los obtenidos de las observaciones anatómo-patológicas en el hombre, debidas á Turk (10), Bouchard (11), Kahler y Pick (12), Schültze (13), Hofrichter (14), Barbacci (15), Pfei-

(1) Singer: *Sitzungsber. d. Kais. Akad. Wien.* 1881.

(2) Kahler u. Pick: Weitere Beiträge zur pathol. und pathologische Anat. des Centralnervensystems. *Arch. f. Psychiatrie.* Bd. 10. 1880.

(3) Lowenthal: Dégénération secondaires ascendantes &. *Revue medical de la Suisse romande,* 1885.

— Contribution expérimentale à l'étude des atrophies secondaires du cordon posterior. *Recul. zoolog. suisse.*, Vol. IV, 1888.

(4) Wagner: Zur Anatomie des Rückenmarks und der Medulla oblongata. *Centralbl. f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie.* 1886.

(5) Borgherini: Beitrag zur Kenntnis. d. Leistungsbahnen in Rückenmarks. *Mitteil. aus der Institut f. allgem. u. experim. Pathologie in Wien.* Bd. I, 1886.

(6) Tooth: The Gulstonian lectures on secondary degeneration of the spinal cord. London 1889.

(7) Oddi e Rossi: Sul decorso delle vie afferenti del midollo spinale. *Reale Instit. di studi superiori pratici in Firenze.* 1891.

(8) Singer u. Münzer: Beitrag. zur Anat. der Centralnervensystems. *Abhandl. der Wiener Akad. Wissens.* Bd. 57, 1890.

(9) Berdez: Recherches expérimentales sur le trajet des fibres centripètes dans la moelle. *Estrait de la Revue medicale de la Suisse romande.* Année 12, N. 5, 1892.

(10) Türk: Ueber sekundäre Erkrankung einzelner Rückenmarksstränge u. ihres Fortsetzung zum Gehirn. *Sitzungsber. Wiener Akad.* Bd. 11, 1851.

(11) Bouchard: Des dégénération secondaires de la moelle épinière. *Arch. general. de Medicine.* Vol. I. 1886.

(12) Kahler u. Pick: *Loc. cit.*

(13) Schültze: Beitrag zur Lehre von der sekundären Degeneration im Rückenmark des Menschen *Arch. f. Psychiatrie.* Bd. 14, 1883.

(14) Hofrichter: Ueber aufsteigende Degeneration des Rückenmarkes. Jena 1883.

(15) Barbacci: Le degenerazioni sistematiche secondarie ascendenti del midollo spinale, *Rev. sperimentale di Freniatria.* Vol 17, 1891.

ffer (1), Bruns (2), K. Schaffer (3), Sottas (4), Marie (5), Déjérine y Sottas (6), Déjérine y Spiller (7), Marinesco (8) y Bruce (9), permiten establecer que entre las radicales ascendentes existen *vias largas* prolongadas hasta los núcleos del cordón de Goll y de Burdach en el bulbo, y *vias cortas*, terminadas en los distintos segmentos del asta posterior.

En la fig. 157 *a, b, c*, copiada de un esquema modificado de Marie, mostramos ambas vías de radicales sensitivas, que corresponden principalmente al manojito interno ó de tubos gruesos. Los tubos del externo representan quizá las vías sensitivas más cortas.

Otra de las positivas conquistas que debemos agradecer á los métodos anatomo-patológicos es la llamada *ley de Kahler*, reguladora de la posición relativa, dentro del cordón posterior, de las ramas radicales ascendentes nacidas en distintos segmentos medulares.

Esta ley puede enunciarse así: en el cordón posterior las ramas ascendentes ocupan planos tanto más externos cuanto más alto se halla el ganglio sensitivo de que proceden. Por consecuencia de esta ley, cuando se examina el cordón posterior de la médula dorso-lumbar, al nivel mismo de una lesión transversal completa (sección del cordón posterior y coloración de las fibras degeneradas por el método de Marchi), el área degenerativa es extensa, abarcando casi todo el cordón posterior; mas conforme los cortes corresponden á planos más altos, el campo degenerado se estrecha, apareciendo por fuera una zona sana sucesivamente más extensa, correspondiente á las ramas descendentes de radicales superiores; finalmente, la degeneración se prolonga hasta la región cervical, en la cual se concentra exclusivamente en el cordón de Goll. De donde se sigue que este cordón consta de las ramas ascendentes larguísimas de la médula lumbar y dorsal inferior, mientras que las radicales proceden-

(1) R. Pfeiffer: Zwei Fälle von Lahmung der unteren Wurzeln des Plexus brachialis. *Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilkunde*. Bd. 1, 1891.

(2) Bruns: Ueber einen Fall totalen traumatischer Zerstörung des Rückenmarkes an der Grenze zwischen Hals und Dorsalmark. *Arch. f. Psychiatrie*. Bd. XXV, 1893.

(3) K. Schaffer: Beitrag zur Histologie der sekundären Degeneration. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 47, 1894.

(4) Sottas: Contrib. à l'étude des degenerescences de la moelle consecutives aux lésions des racines posterieures. *Revue de med.* 1893.

(5) Marie: *Loc. cit.*

(6) Déjérine et Sottas: *Loc. cit.*

(7) Déjérine et Spiller: *Compt. rend. d. séances de la Société de Biol.*, 27 juillet 1895.

(8) Marinesco: Pathologie des collaterales de la moelle épinière. *Bulletins et Mem. de la Société medic. des Hôpitaux*. Paris. 6 Mars 1896.

(9) Bruce and R. Muir: On a descending degeneration in the posterior columns lumbo dorsal Region of the spinal Cord, *Brain*. Vol. 74, 1896.

tes de ganglios cervicales y dorsales superiores ocupan los distintos planos del cordón de Burdach.

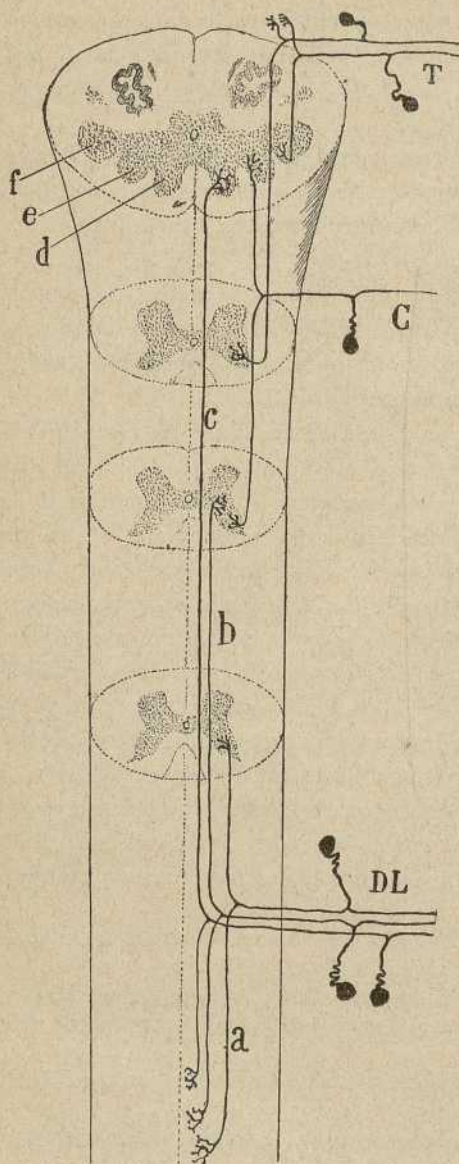


Fig. 157. — Esquema de las vías radicales sensitivas de la médula. — DL, esquema de una raíz dorsal inferior ó lumbar; C, raíz cervical; T, trigémino ó raíz sensitiva craneal; a, rama descendente; b, rama ascendente corta; c, rama ascendente larga; d, núcleo del cordón de Goll; e, núcleo del cordón de Burdach; f, foco bulbar de la raíz sensitiva del trigémino.

Las fibras del cordón de Goll son finas, carecen de colaterales y prosiguen su curso ascendente hasta el núcleo del cordón de Goll, donde, como veremos más adelante, se terminan por arborizaciones nerviosas complicadas. De igual modo se comportan las ramas ascendentes largas de la médula cervical, pero como su situación es más externa, su arborización terminal se verifica en otro ganglio bulbar más lateral, en el núcleo del cordón de Burdach. (fig. 157, C).

De lo expuesto resulta que el número de fibras largas para el bulbo va aumentando conforme nos acercamos al límite superior de la médula, y que los cordones de Goll y de Burdach constituyen dos cauces sensitivos portadores, el primero de las excitaciones recogidas por los nervios de las extremidades inferiores y porción inferior del tronco, y el segundo de las arribadas de la parte superior de éste, cuello y extremidades superiores. Estas excitaciones, una vez llegadas á los citados ganglios bulbares, son tomadas por un nuevo sistema de neuronas sensitivas, las cuales las envían, directamente quizá, á los focos motores de la corteza cerebral (cinta de Reil ó vía sensitiva central).

*Fibras endógenas del cordón posterior.*—Hemos dicho ya, al tratar de las células del asta posterior, que algunos axones de este territorio, singularmente del núcleo basal interno y substancia de Rolando, ingresan en el cordón posterior, para constituir vías cortas longitudinales ascendentes y descendentes. Pero el método de Golgi no permite fijar exactamente la cuantía de estas fibras endógenas ni precisar el paraje de la substancia blanca donde se acumulan: lo único que las preparaciones del cromato de plata nos enseñan es que dichas fibras son finas, y en vez de formar en el cordón posterior un grupo bien deslindado, se entremezclan á las radicales, aunque concentrándose especialmente en la zona de Lissauer, frontera interna de la substancia de Rolando, y porción honda ó ventral del cordón posterior (*campo ventral, zona cornu-comisural* de Déjérine).

Para determinar con exactitud la posición y número de los citados conductores endógenos, háanse realizado en estos últimos años algunos experimentos, desgraciadamente no del todo concordantes.

Marinesco (1), apoyándose en sus estudios de degeneración secundaria provocada por la ligadura de la aorta abdominal (experimento que, como demostraron Brieger, Ehrlich, Singer y Munzer, Viener, etc., causa la anemia y la degeneración de las células de la substancia gris y de los tubos de éstas derivados), afirma que los tubos endógenos son abundantes y se hallan diseminados sin orden por todo el cordón posterior, incluso el de Goll, cordón en que nosotros no hemos logrado jamás observarlos por el método de Golgi, ni en aves ni en mamíferos.

Déjérine y Sottas (2) y Déjérine y Spiller (3), por lo contrario, niegan la presencia de fibras endógenas en el cordón de Goll: éstas se concentrarían particularmente en el centro oval de Flechsig y en el vírgula de Schultze, que vendría á ser un manojó descendente de fibras nacidas en el asta posterior. El campo ventral ó porción anterior del cordón posterior, contendría una mezcla de fibras endógenas y exógenas ó radicales. Parecido dictamen emiten Gombault y Philipe.

Bruce (4), que ha investigado atentamente este punto, sostiene que las fibras endógenas se acumulan en dos territorios del cordón posterior:

(1) *Marinesco*: Lesions de la moelle epiniere consecutives á la ligature de l'aorte abdominale. *Comp. rend. d. séances de la Société de Biol.* 29 Febr. 1896.

— Véase también: Lesions du cordon posterior d'origine exogene. *Atlas der pathologischen Histol.* Berlin, 1896.

(2) *Déjérine y Sottas*: Loc. cit.

(3) *Déjérine et W. Spiller*: Du trajet intramedullaire des racines posterieures sacres et lombaires inferieures. *Compt. rend. séances de la Société de Biol.* 27 juillet, 1895.

(4) *Bruce*: On a descending degeneration in the posterior columns lumbo-sacral of the spinal cord. *Brain.* vol. 74, 1896.

— On the endogenous or intrinsic fibres in the lumbo-sacral region of the cord. *Brain.* vol 20, part. III, 1897.

1.º, la zona cornu-comisural de Déjérine, cuyo máximo desarrollo correspondería á la región lumbar, adelgazándose notablemente en la dorsal; y 2.º, el cordón ó *zona septo-marginal* (cordón de Muir y Bruce, *campo interno* del cordón posterior de Edinger), el cual está representado por una faja superficial doblada en ángulo, cuya rama posterior constituye la corteza del cordón posterior y cuya rama interna se aplica al tabique por el cual se prolonga hasta cerca de la zona cornu-comisural. Esta faja angular es más extensa que la primera y degenera en gran parte hacia abajo, como Hoche hizo ya notar. En otro trabajo, Bruce asignaba también al centro oval de Flechsig un buen contingente de tubos endógenos, y hasta aseguraba haber sorprendido su terminación, previa decusación en el asta anterior del otro lado. Por último, Kölliker (1) y Marie (2), se inclinan á admitir que las fibras endógenas se reúnen de preferencia en la región ventral ó cornu-comisural del cordón posterior.

(1) Kölliker : Gewebelehre, 6ª Aufl. 2 Band., 1896.

(2) Marie : *Loc. cit.*

---

## CAPÍTULO XVIII

### NEUROGLIA DE LA SUBSTANCIA GRIS MEDULAR

Células epiteliales y corpúsculos de radiaciones cortas y largas.—Distribución de estos elementos en los diversos territorios de la substancia gris.—Vasos sanguíneos y cubierta neuróglia medular.

La substancia gris medular contiene tres tipos celulares no nerviosos : el corpúsculo epitelial ó del epéndimo ; la célula estrellada de cortas radiaciones, y la célula estelar de largas expansiones.

*Células epiteliales.*—Cuando se examina un corte transversal de la médula coloreado con carmín, hematoxilina ó una anilina básica, el conducto medular central aparece tapizado de una hilera de células de aspecto epitelial que limitan la superficie libre. Constan estos elementos de: un cuerpo prolongado, prismático, ovoideo ó fusiforme, casi enteramente ocupado por el núcleo ; una expansión corta ó central, y otra larga ó periférica.

El núcleo yace á nivel desigual para cada célula, por lo que, en ocasiones, se diría que existen dos hileras nucleares. Con buenos objetivos, revela una fina membrana acromática y una red interior de linina que nos ha parecido residir, como en el núcleo de las células neuróglia, por debajo de la membrana. En los nudos de esta red, se contienen espesamientos de cromatina, uno de los cuales suele ser más voluminoso que los demás, semejando un nucleolo. El espacio central del núcleo encierra un jugo transparente, pobre en filamentos y granos de nucleína.

La expansión central aparece finamente granulosa y su longitud varía según la altura á que el núcleo se halla (fig. 77). En su cabo central, ofrece una delgada cutícula de aspecto hialino, en medio de la cual surge un filamento ó pestaña libremente terminado y flotante en el espesor del líquido del epéndimo. La existencia de una sola pestaña atestiguase claramente en la médula humana coloreada por el cromato de plata, según dibujamos en la fig. 158. Semejante apéndice, es por todo extremo alterable, no siendo raro verle descompuesto en gruesas varicosidades ó terminado por un extremo abultado en forma de pera ó maza. El azul de metileno, que en ocasiones impregna el cuerpo y expansión periférica de dichas células, no tiene por aquel ninguna afinidad.

La existencia de la pestaña fue ya hace tiempo observada en las cavidades centrales del eje cerebro-raquídeo por numerosos autores (Valentin, Purkinje, Hannover, Leidig, H. Müller, Virchow, Kölliker, etc.).

cientemente Lenhossék y Kölliker han supuesto que semejante prolongación podría no mantenerse en la época adulta. Por nuestra parte, no podemos participar de estas reservas, pues hemos logrado tefirla con el método de Golgi en el niño de algunos meses y la hemos confirmado también en el epéndimo de la médula adulta del conejo, gato y perro. También Retzius y P. Ramón la han observado en diversos vertebrados adultos (petromyzon, Retzius ; reptiles y batracios, P. Ramón).

La expansión periférica de las células epiteliales es mucho más larga y delgada, marchando en sentido radial y perdiéndose luego en el tupido plexo neuróglico peri-ependimal. El paradero de este apéndice no puede ser determinado en las preparaciones ordinarias coloreadas con carmín, pero en cambio las del método de Golgi, sobre todo si provienen de mamíferos jóvenes, permiten observar que acaba libremente después de un

curso variable, durante el cual no es raro verla bifurcada. Por lo demás, el comportamiento de tales expansiones varía en los distintos radios de la médula.

Las expansiones continuadas con el epitelio anterior, son largas, gruesas, están provistas de excrescencias espinosas y después de trazar grandes revueltas en el espesor de la comisura blanca, acaban, tanto en el fondo de la cisura anterior como en sus labios, á favor de un ensanchamiento cónico de base exterior, que junto con otros constituye un forro ó cutícula á esta parte del contorno medular. Esta interesante disposición, descubierta por nosotros en los embriones de pollo y mamíferos jóvenes, y confirmada por Kölli-

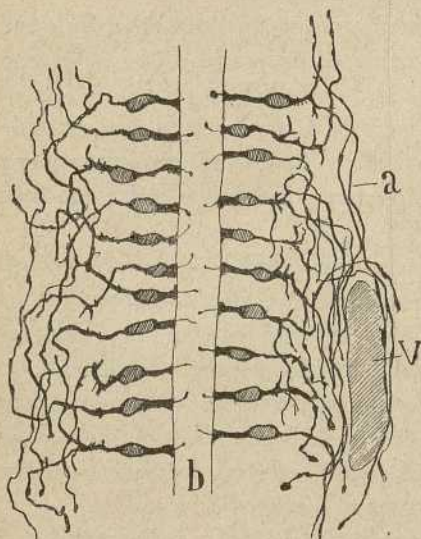


Fig. 158. — Corte longitudinal y frontal del epéndimo de la médula del niño de pocos días. *a*, expansiones longitudinales de las células epiteliales laterales ; *b*, conducto central ; *v*, vaso.

ker, Lenhossék, Retzius y v. Gehuchten en diversos vertebrados, parece definitiva, pues la hemos sorprendido hasta en médulas de niño de cinco meses, es decir, en una época en que parece definitivamente cerrado el ciclo evolutivo de la neuroglia medular. Con todo, Kölliker duda que las referidas expansiones lleguen en el adulto hasta la periferia, y así en sus dibujos, que nos parecen referirse á impregnaciones incompletas, las hace terminar no lejos del epéndimo.

De parecida manera se comportan las células epiteliales posteriores cen-

trales. Las expansiones periféricas trazan grandes revueltas, no siendo raro verlas marchar primeramente hacia afuera y atrás para llegar después á la línea media posterior é insinuarse en el septo medio donde forman haces antero-posteriores. Los filamentos de estos haces son lisos y más delgados que los del epitelio anterior y acaban libremente en la superficie medular, en el fondo y bordes del surco medio posterior (Cajal). El septo medio no contiene, pues, fibras conjuntivas, sino haces epiteliales, á los cuales se adiciona tal cual corpúsculo neuróglíco de largas radiaciones. Esta disposición del epitelio posterior ha sido confirmada en el hombre por Lenhossék, Kölliker y Retzius, y en diversos vertebrados por Sala, Cajal, Retzius, Lenhossék y v. Gehuchten.

Las células epiteliales laterales son más cortas que las anteriores y posteriores y se terminan libremente en plena substancia gelatinosa central, después de trazar un curso tortuosísimo y laberíntico. A menudo, como se veía en la fig. 158, *a*, tales expansiones se repliegan, marchando ya hacia arriba, ya hacia abajo, y engendrando por debajo mismo del epitelio un plexo longitudinal muy complicado y bien reproducido por Kölliker en la médula humana.

La mayor parte de estas expansiones nos han parecido indivisas; pero las hay bifurcadas y casi todas exhiben cerca del cuerpo celular gruesas y desiguales excrescencias. Weigert ha descrito recientemente en torno del epéndimo un tupido plexo de fibrillas neuróglícas que se colorarían con su método de teñido de la neuroglia. Entre estas, figurarían, según Kölliker, los apéndices de los elementos epiteliales; mas este dictamen es inaceptable porque estos no muestran la menor afinidad por el violado de metilo. En realidad, este plexo peri-ependimal, cuyas hebras son finísimas y nunca convergentes al epitelio, consta de prolongaciones de células neuróglícas ordinarias.

Ya veremos más adelante que la disposición de las células epiteliales laterales es muy otra en la época embrionaria, en la cual, como Golgi puso de manifiesto, son tan largas que cruzan toda la substancia medular y llegan hasta la superficie libre; pero en el curso del desarrollo la expansión periférica experimenta una atrofia progresiva, limitándose á cubrir las zonas inmediatas de la formación ependimal.

*Células neuróglícas propiamente dichas.* — Como Kölliker ha demostrado, la substancia gris medular muestra los dos tipos neuróglícos: el de cortas y el de largas radiaciones, aunque dominando el primero sobre el segundo.

El *tipo neuróglíco de cortas radiaciones* ó corpúsculo neuróglíco de la substancia gris (fig. 77, C), mora exclusivamente en los focos de células nerviosas; por consiguiente, falta, según ha hecho notar Lenhossék, al nivel de las comisuras (médula humana) y en torno del epéndimo (substancia gelatinosa central de los autores).



El *tipo de largas radiaciones*, se halla mezclado al anterior en todo el espesor de las astas, dominando y acaso habitando de manera exclusiva en el contorno de éstas, en las fronteras de la substancia blanca. Concéntrase también en torno de los vasos gruesos y engendra la neuroglia de las comisuras anterior y posterior.

Como es sabido, las hebras nacidas de tales elementos, son lisas y extraordinariamente largas (menos las acabadas en vasos). No es raro verlas llegar á la substancia blanca y engruesar los haces neuróglícos circulantes por los tabiques. Del propio modo una gran cantidad de fibrillas nacidas en el espesor de los cordones ingresa en la substancia grís recorriendo grandes distancias.

He aquí algunos datos acerca de la proporcionalidad y modo de distribución de los dos citados tipos neuróglícos en los diversos focos de la substancia grís:

*Asta anterior.*— En armonía con el dictamen de Lenhossék, nosotros hallamos gran abundancia de los elementos de radiaciones cortas en los focos motores y comisural del asta anterior. Por los huecos que los penachos de algunas de estas células ofrecen, puede sospecharse que sus relaciones con los elementos ganglionares son bastante íntimas.

Las células de largas radiaciones moran sobre todo entre los focos gangliónicos, y á lo largo de los haces de tubos nerviosos circulantes por la substancia grís. Las preparaciones de Weigert prueban que dichas fibrillas no se relacionan con el soma de las células nerviosas sino que tienden á reunirse en torno de los capilares y en los intersticios de los tubos medulados. Análoga distribución ofrece la neuroglia en el foco intermedio, en el del cordón lateral y base y centro del asta posterior.

*Comisura anterior.*— En su espesor habitan células neuróglícas robustas, provistas de largas radiaciones, en su mayor parte transversalmente orientadas, ó sea en el sentido mismo de los tubos medulados. Falta aquí por completo, según dejamos dicho, el tipo de cortas radiaciones. Cada tubo nervioso comisural hállase, pues, separado de los compañeros por dos clases de fibras: las gruesas, oblícuas ó perpendiculares, continuadas con los elementos epitélicos anteriores, y las fibrillas neuróglícas brotadas de corpúsculos autóctonos. Alguno de estos corpúsculos envía hacia adelante grupos ó pinceles de prolongaciones terminadas por espesamientos libres en la superficie misma de la cisura media anterior, á la manera de las expansiones de los corpúsculos epiteliales.

*Substancia grís central.*— Todo el espacio situado entre el epéndimo y el plano que limitan por fuera las prolongaciones profundas ó fisurales de los cordones anterior y posterior, hállase en la médula humana y la de los grandes mamíferos, ocupado por gruesos vasos y células neuróglícas de largas radiaciones. Las expansiones marchan en todos sentidos, entrelazándose con las nacidas en los corpúsculos epiteliales, y engendrando

en torno del epéndimo un plexo neuróglíco tupidísimo, bien descrito por Weigert y Lenhossék. Las células neuróglícas vecinas del epéndimo se arquean á menudo, y sus penachos polares rodean el epitelio, engendrando un plexo de hilos, en gran parte circulares. En los corpúsculos cercanos á los vasos, las expansiones más gruesas fíjanse en la adventicia.

*Columna de Clarke.* — En el espesor de este foco abundan mucho los elementos de cortas radiaciones, los cuales ofrecen apéndices notablemente gruesos, penniformes y flexuosos. El tipo de largas radiaciones es muy raro. Colaboran también, sin embargo, en la construcción del plexo neuróglíco de este foco, numerosas radiaciones neuróglícas lisas y largas, pero éstas dimanan de una capa fronteriza de elementos neuróglícos, particularmente numerosos por dentro y por delante de la susodicha columna. Aunque tales elementos marginales moran cerca de la comisura posterior y substancia grís central, casi todas sus radiaciones brotan por detrás y van destinadas al mencionado foco, que atraviesan por completo de dentro afuera y de delante á atrás.

*Substancia de Rolando.* — Contra el parecer de varios histólogos, que suponían la substancia de Rolando particularmente rica en células neuróglícas, Weigert y Lenhossék demuestran la pobreza de esta formación en hebras de neuroglia (radiaciones largas), circunstancia fácil de comprender si recordamos que en tal foco se dan articulaciones ó contactos nervioso-protoplásmicos tan abundantes como complicados. No faltan, sin embargo, por completo ambos tipos neuróglícos.

El de largas radiaciones no existe al nivel de los islotes celulares ó lobulillos de la substancia de Rolando; mas no suele faltar en dos parajes: en el contorno posterior de este foco (zona marginal ó esponjosa de los autores), y en el espesor de los gruesos haces de colaterales meduladas, separatorias de los lobulillos.

En el primero engendran hileras discontinuas emplazadas entre los gruesos elementos de la zona marginal y dan origen á un plexo tupidísimo extendido en arco por el territorio de ésta, desde el cual algunas hebras descienden de un modo meridiano hasta el espesor de la substancia de Rolando, que pueden cruzar por completo. Las residentes en los manojos de colaterales, son más ó menos alargadas y se disponen en pinceles separatorios de los tubos medulados, marchando en sentido meridiano. No es raro ver llegar á estos manojos de tubos hebras neuróglícas largas, procedentes de elementos del vértice del asta posterior.

Las células de cortas radiaciones habitan no más en el espesor de los islotes celulares de la substancia de Rolando. Afectan estas células forma estrellada y sus apéndices muy próximos, numerosos y enmarañados, hállanse cubiertos de espinas granulosas, entre las cuales parecen alojarse las fibrillas nerviosas y protoplásmicas de los referidos islotes.

De los precedentes datos resulta una vez más confirmada la doctrina expuesta en la *Parte general* de este libro, tocante al valor funcional de los dos tipos neuróglícos. La célula de radiaciones largas, se presenta en la médula espinal como un estroma separatorio de vasos y de tubos nerviosos medulados; sus oficios parecen referirse, por tanto, á la nutrición de los elementos conductores; mientras que el tipo de cortas radiaciones parece destinado á rellenar los huecos resultantes entre fibrillas ameduladas y apéndices protoplásmicos, y su papel pudiera muy bien ser el de aislar los conductores próximos, evitando contactos perjudiciales. La conexión que algunos apéndices de estas células tienen con los vasos permite todavía congeturar la existencia de alguna actividad vegetativa actualmente indeterminable. Desde el punto de vista morfológico existe un contraste notable entre las células de radiaciones cortas y las de radiaciones largas: en aquéllas toda expansión (salvo las vasculares) acaba á corta distancia en plena substancia grís; en éstas los apéndices más largos convergen en las superficies libres exteriores, donde, espesados y reunidos en cutícula continua, engendran un forro protector, especie de frontera separatoria entre el tejido nervioso y el conjuntivo vascular. Más adelante, al tratar de la histogenesis medular, tendremos ocasión de explicarnos este hecho, por virtud del cual el corpúsculo de largas radiaciones se nos presenta como un término menos avanzado en la serie evolutiva del corpúsculo epitelial ó ependimal, que el representado por su compañero de breves y ramificadas expansiones.

El esclarecimiento de la trama neuróglíca de la médula espinal ha costado una porfiada labor de cerca de medio siglo.

*Período congetural.*—Está representado por las indagaciones fragmentarias debidas á Arnold (1), Virchow (2), Wagner (3), Henle (4) y Bidder (5). La doctrina sentada por estos autores giraba toda en torno de un prejuicio: considerar la materia fundamental ó internerviosa de los centros como una urdimbre conectiva salpicada de células semejantes á las ordinarias del tejido conectivo laxo, error grave que sólo modernamente ha podido desterrarse. Dos hechos positivos surgieron, sin embargo, de estos estudios incompletos: el encuentro, por Virchow, del núcleo y cuerpo del corpúsculo neuróglíco, y la demostración, debida á Bidder, de la presencia de apéndices filamentosos en estos elementos.

*Demostración de la morfología del corpúsculo neuróglíco.*—Se sabía

(1) *Arnold*: Handbuch der Anatomie. Bd. I. Freiburg. a., Br. 1844.

(2) *R. Virchow*: Ueber eine im Gehirn und Rückenmarke gefundene Substanz mit der chemischen Reaktion des Cellulose, *Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. VI, 1853.

(3) *Wagner*: Neurologische Bemerkungen. *Göttinger Nachrif.*, 1854.

(4) *J. Henle u. F. Merkel*: Ueber die sog. Binde-substanz der Centralorgane des Nervensystems. *Zeitschr. f. ration. Med.*, Bd. 34, 1868.

(5) *Bidder u. Kuffler*: Untersuchungen uber die Textur des Rückenmarkes Leipzig, 1857.

ya por las experiencias de Bidder que el corpúsculo neuróglíco era estrellado; pero se admitía, además, la presencia de una trama fibrilar internerviosa ajena á estos elementos. Kölliker (1) fue el primero que rompió contra esta doctrina, estableciendo el verdadero concepto de la neuroglia, al imaginar la trama fibrilar intersticial de la substancia gris y blanca como un plexo engendrado por la reunión y entrecruzamiento de los apéndices de las células neuróglícas. La nueva doctrina halló apoyo en las observaciones de Deiters (2), quien ideando el método de la disociación, mostró claramente los apéndices de los elementos neuróglícos y negó la existencia de las anastomosis intercelulares admitidas por Bidder y Kölliker; no osó, sin embargo, desterrar por completo el prejuicio de las fibrillas independientes.

Los trabajos importantísimos de Golgi (3), pusieron el sello á la concepción de Kölliker, depurándola del error de las anastomosis, demostrando la verdadera figura de los tipos neuróglícos de la substancia blanca y gris, que hasta entonces sólo incompletamente habían sido representados. Con el descubrimiento de su método del cromato de plata, completó todavía los datos debidos á la disociación, demostrando, entre otras cosas, la varia morfología del corpúsculo neuróglíco en los diversos centros, y las íntimas relaciones que los apéndices neuróglícos tienen con los vasos. Los estudios del sabio italiano fueron confirmados por cuantos autores han empleado su método en estos últimos tiempos.

Las observaciones extensas y minuciosas de Gierke (4), aunque posteriores á las de Golgi, representan un verdadero retroceso, pues en ellas se vuelve á la doctrina de las anastomosis y se sostiene la opinión errónea de la presencia de queratina en los corpúsculos y expansiones neuróglícas.

*Demostración de la estructura del protoplasma de las células de largas radiaciones.*—La existencia en estas células de dos substancias, una granulosa y otra fibrilar, de propiedades diversas, constituye el mérito de Ranvier (5), quien para ello utilizó exclusivamente el método de la disociación. Como ya hemos expuesto en la *Parte general*, Weigert (6) ha logrado crear un método que, por teñir selectivamente las fibrillas de los elementos neuróglícos de largas radiaciones, permite estudiar perfectamente la distribución de éstas en los centros. A Weigert se debe entre otras cosas la demostración del plexo neuróglíco peri-ependimal, el perivascular, la prueba de la pobreza neuróglíca de la substancia de Rolando, etc.

(1) A. Kölliker: *Handbuch der Gewebelehre*. 4. Aufl. 1863.

(2) O. Deiters: *Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark*, 1865.

(3) Golgi: *Contribuzione alla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso*. *Riv. clin. di Bologna*. 1871-1872.

— *Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso*. Milano, 1886.

(4) Gierke: *Die Stützsubstanz des Centralnervensystems*. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 25, 1885. Bd. 26, 1886.

(5) Ranvier: *De la néuroglie*. *Compt. rend. de l'Acad. des Sciences*. Tom. 94, 1822.

(6) C. Weigert: *Bemerkungen über das Neurogliagerüst des menschlichen Centralnervensystems*. *Anat. Anz.* Jahr. V., 1890.

— *Beitrag zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia*. Frankfurt. a. M. 1895.

Reinke (1) ha insistido recientemente sobre este punto, procurando probar con un método especial de teñido, que las células neuróglícas de la substancia blanca medular contienen dos especies de fibras: las protoplásmicas, verticalmente dirigidas, coloreables por el método de Golgi, y no por el de Weigert; y las lisas, incolorables por aquél é impregnables por éste, las cuales marcharían de preferencia en sentido transversal. Esta opinión se apoya, á nuestro juicio, en observaciones imperfectas, pues lejos de haber discordancia, nosotros hemos observado siempre perfecta coincidencia en la dirección, longitud y espesor de las expansiones neuróglícas coloreadas por el método de Weigert y las teñidas por el cromato de plata, en la substancia blanca medular.

*Demostración de los dos tipos neuróglícos en la substancia gris de la médula.*—Ya Golgi habia marcado algunas variantes morfológicas entre los elementos de la substancia blanca y los de la gris; pero á Kölliker (2) se debe el estudio detallado de las diferencias de ambos tipos neuróglícos, cuya distribución en la substancia gris y blanca de la médula ha observado puntual y exactamente. Una opinión sienta, sin embargo, que no hemos logrado confirmar: la existencia de formas de transición entre los dos citados tipos, el de cortas y el de largas radiaciones.

En esta obra de diferenciación y de más cuidadoso reconocimiento de la distribución de los corpúsculos neuróglícos, son dignos de mención también: Lenhossék (3), á quien se debe un buen estudio de la neuroglia de la substancia blanca, territorio de las comisuras, región peri-ependimal de la médula humana, etc.; Retzius (4), quien ha observado minuciosamente é ilustrado de manera magistral la neuroglia y células ependimales de peces, reptiles, aves y mamíferos; Azoulay (5), quien ha descrito perfectamente los dos tipos neuróglícos en la médula espinal del niño; Nansen (6), nosotros (7), Lavdowsky (8), Cl. Sala (9), Lenhossék (10), v. Gehu-

(1) *F. Reinke*: Ueber die Neuroglia in der weissen Substanz des Rückenmarks vom erwachsenen Menschen. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 50, H. 1, 1897.

(2) *Kölliker*: Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems: Das Rückenmark. *Zeits. f. wissen. Zool.* Bd. 51, 1890.

— *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, Aufl. 6 Bd. 1893. Leipzig. p. 143.

(3) *Lenhossék*: Zur Kenntnis des Neuroglia des menschlichen Rückenmarks. *Verhandl. d. anatom. Gesellschaft. auf des Versamml. in Münschen* 18-20, Mai, 1891.

(4) *Retzius*: Studien über Ependym und Neuroglia. *Biol. Unters.* N. F. Bd. V, 1893, Stockholm.

(5) *Azoulay*: Note sur les aspects des cellules neuroglíques dans les organes nerveux de l'enfant. *Compt. rend. d. Sciences de la Soc. de Biol.* Paris, 10 Mars. 1894.

(6) *Nansen*: The Structure and Combination of the Histological Elements of the central Nerve System. *Bergens Museums Aarsberetning for 1886.* Bergen, 1887.

(7) *Cajal*: La médula espinal de los reptiles, 1891, Barcelona.

— Véanse también nuestros trabajos sobre la médula espinal de aves y mamíferos, donde se contienen datos sobre la distribución de la neuroglia y disposición del epitelio.

(8) *Lavdowsky*: Vom Aufbau des Rückenmark. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 38, 1891.

(9) *Cl. Sala*: Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona, 1892.

— La neuroglia de los vertebrados. Tesis, 1894.

(10) *Lenhossék*: Beobachtungen an des Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. *Anat. Anzeiger.*, vol. 7, 1892.

chten (1), Martin (2), quienes han reconocido las diversas formas del ar-  
mazón neuróglia en los vertebrados inferiores.

La histogenesis neuróglia ha sido objeto de numerosos trabajos: de  
ellos trataremos al estudiar el desarrollo de la médula espinal.

**Vasos de la médula.** — El espesor de la substancia blanca y gris es  
muy rico en capilares sanguíneos, los cuales proceden de tres orígenes:  
1.º, de la arteria espinal anterior que desciende á lo largo de la médula  
situándose en la porción superficial del surco medio anterior; 2.º, de la  
arteria espinal posterior, que es par, y camina también longitudinalmen-  
te por el lado dorsal de la médula, pero emplazándose en el surco lateral  
posterior, es decir, en la emergencia de las raíces sensitivas; 3.º, de la  
red arterial difusa de la *pia mater*, la cual envía á la substancia blanca de  
todos los cordones, numerosos vasos radiales que desaguan en la malla  
capilar de la substancia blanca y gris. (Consúltese para el estudio de las  
relaciones, distribución y anastomosis de estas arterias, los *Tratados de  
anatomía descriptiva ó de neurología macroscópica*).

Un corte transversal de la médula espinal convenientemente inyecta-  
da con carmín gelatinado, revela claramente las redes capilares de la  
substancia nerviosa. Al nivel de la substancia gris, estas redes presentan  
mallas angostas, redondeadas, dentro de las cuales se contienen, pero sin  
orden de situación, los corpúsculos nerviosos; y al nivel de la blanca, los  
capilares son más escasos y engendran una malla amplia, más ó menos  
rectangular y alargada en el sentido mismo de los tubos nerviosos. Am-  
bas substancias encierran además arteriolas y vénulas continuadas con  
la red capilar mencionada; entre ellas, llama sobre todo la atención, un  
vaso arterial robusto situado á los lados y á cierta distancia del epéndi-  
mo; este vaso longitudinal resulta de la bifurcación y anastomosis verti-  
cal de los innumerables ramos *sulco-comisurales* nacidos de la arteria es-  
pinal anterior.

La textura de los capilares es en extremo sencilla. Todo se reduce á un  
endotelio delicado, cuyos núcleos ovoideos y algo aplanados, aparecen  
claramente en los cortes finos coloreados por el método de Nissl. El ca-  
libre de la luz vascular no pasa en los más finos de 12 á 14  $\mu$ . En torno  
de los capilares más delicados, no pueden verse células neuróglia; sus  
paredes parecen tocar íntimamente á la trama nerviosa intersticial.

Las arteriolas de la substancia gris y blanca constan de un endotelio;  
de una túnica elástica fenestrada más ó menos gruesa y arrugada longi-  
tudinalmente durante el estado de vacuidad; de una capa formada por  
células musculares lisas, en su mayoría transversalmente orientadas y

(1) V. Gehuchten: Contribution á l'étude de la moëlle épinière chez les verte-  
brés. *La Cellule*, tomo XII, 1897, y *La Cellule*, tomo XI, 1895.

(2) Martin: Contribution á l'étude de la structure interne de la moëlle épinière  
chez le poulet et chez la truite, *La Cellule*, tomo XI, 1895.

bien reconocibles por la longitud notable y dirección crucial de los núcleos, dirección que contrasta con la longitudinal de los núcleos endoteliales; y por último, de una adventicia que sólo en las arterias más robustas nos parece constar de tejido conectivo. En las de pequeño calibre la adventicia se compone, según resulta de las indagaciones de Andriezen, Weigert, Lenhossék, etc., de filamentos entrecruzados, brotados de células neuróglícas, ya autóctonas (células peri-vasculares), ya situadas á cierta distancia. Todavía habría que añadir otra membrana más exterior descrita por Lenhossék y confirmada por Obersteiner (1), constituída por la unión, en estrato continuo, de los innumerables conos de terminación en la adventicia de los filamentos neuróglícos llegados de los territorios inmediatos (membrana limitante de Lenhossék). Nos parece dudoso, sin embargo, que la reunión de tales expansiones en la adventicia, forme una capa continua; creemos más bien que los referidos conos constituyen á modo de placas sueltas, apoyadas en determinados parajes de la mencionada membrana.

Las venas ofrecen parecida estructura. A la manera de las arterias ostentan también una túnica interna endotelial, una capa media de fondo conectivo, pero con poquísimas fibro-células, y una adventicia sumamente fina. Sobre ella se halla asimismo el revestimiento discontinuo formado por los conos terminales de los filamentos neuróglícos.

Cuando se examina un corte fino de la médula ó cerebro, coloreado por los métodos ordinarios, previa induración en bicromato ó ácido crómico, muchos vasos de la substancia blanca y gris, singularmente los de algún calibre, se presentan separados de la trama nerviosa por un vacío tubular que His (2) y Obersteiner (3) han considerado como un divertículo linfático preexistente, probablemente continuado con vasos ó lagunas linfáticas de la *pia-mater*. Observado con el 1'30 apocromático de Zeiss, dicho espacio aparece cruzado en sentido radial, por numerosos filamentos pálidos, que no son otra cosa que las expansiones vasculares ya citadas de las células neuróglícas circundantes. Semejante vacío peri-vascular, ¿preexiste positivamente? De conformidad con varios autores, nosotros creemos que dicho espacio no preexiste en el estado fresco, sino que es un producto artificial dependiente de la retracción de los vasos provocada por los líquidos indurantes. Lo más que puede admitirse, es que la trama propiamente nerviosa no adhiere ni poco ni mucho á las paredes vasculares, resultando por tanto, un hueco virtual peri-vascular, que acaso desempeñe un papel importante en circunstancias patológicas,

(1) Obersteiner: Anleitung beim Studium des Baues der centralen Nervensystems, & 3. Aufl. 1896, p. 191.

(2) W. His: Ueber ein perivaskulares Kanalsystem in den nervösen Centralorganen und dessen Beziehungen zum Lymphsystem, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 15, 1865.

(3) H. Obersteiner: Ueber einige Lymphraume im Gehirn. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. de Wiss. zu Wien*. Bd. 61. Abtheil. I, 1870.

alojando exudados, leucocitos, hematíes, etc. En cambio, los filamentos neuróglícos de la mencionada trama mantienen íntima adherencia con la adventicia, lo que explica bien por qué en las grandes retracciones vasculares causadas por los reactivos, el vacío peri-vascular se muestra cruzado de hilos neuróglícos fuertemente tensos.

Las mismas causas podrían explicar la presencia de ese otro espacio peri-vascular señalado por Virchow, Robin y Obersteiner entre la capa muscular y la adventicia de las arterias cerebrales; é iguales reservas debemos hacer acerca de la preexistencia de los huecos que diversos autores han descrito (Friedmann, Obersteiner, etc.) en torno de las células nerviosas y comunicantes con las pretendidas lagunas linfáticas peri-vasculares. Estos espacios peri-celulares son inconstantes, pues faltan á menudo en los preparados endurecidos en alcohol ó ácido ósmico, y no se los ve jamás en los cortes de tejido nervioso coloreados por el método de Ehrlich. Añadamos además, como hace notar Lenhossék, que nadie ha logrado demostrar la continuidad de dichos espacios peri-vasculares y peri-celulares con el sistema linfático, ni siquiera con las lagunas conectivas de la pía ó de la aracnoides.

*Cubierta medular neuróglíca.*—La pía-mater no toma participación ninguna en la construcción de la médula, á la que protege exteriormente como las demás envolturas de los centros nerviosos; el doblez de la pía penetrante en el surco anterior, y portador de los vasos sulco-comisurales, representa en realidad un elemento exterior á dicho centro. Ninguna de las partes macizas medulares, tales como el septo medio posterior y los tabiques radiales de substancia blanca, en los cuales Schwalbe (1), Obersteiner, Vignal (2) y otros habían creído notar expansiones de la pía, encierran otra cosa que células neuróglícas ó prolongaciones de corpúsculos epiteliales. De ello podemos fácilmente convencernos coloreando un corte medular por una anilina ácida (picro-fuchina de v. Gieson) ó por el azul de índigo pícrico (Cajal), en cuyos reactivos sólo la cubierta exterior ó pía-mater y su prolongación para el surco anterior se mostrarán acidófilas; los tabiques neuróglícos tomarán el color amarillo claro, característico del protoplasma celular. Por lo demás, que las reacciones microquímicas de la neuroglia son muy diversas de las del tejido conectivo es cosa ya bien demostrada por diversos histólogos.

Pero si la pía no toma participación en la construcción de la médula, no falta á este órgano una cubierta propia, íntimamente adherida á sus elementos. Esta membrana, sumamente delgada y pálida, llamada *peridimo* por Lenhossék (3), fue ya notada por Bidder, Fromman (4) y Kölli-

(1) *Schwalbe*: Lehrbuch der Neurologie, Erlangen, 1881.

(2) *W. Vignal*: Sur le developpement des éléments de la moelle des mammifères. *Arch. de Physiol. norm. et pathol.*, 1884.

(3) *Lenhossék*: Des feineren Bau des Nervensystems, &, 2 Aufl., p. 202.

(4) *Fromman*: Untersuchungen uber normale und pathologische Anatomie der Rückenmarkes. Jena, 1864.



ker, pero sólo ha sido bien estudiada por Golgi, Schaffer (1) y Lenhossék. Muy delgada en las regiones cervical y dorsal, aparece particularmente engruesada en la lumbar y sacra, así como al nivel de la emergencia de las raíces. En ella se advierten dos estratos: uno interno, relativamente espeso, formado por células neuróglícas marginales y aplanadas (Golgi, Lenhossék) y numerosos apéndices de la variedad lisa ó de gran longitud; y una cutícula exterior propiamente dicha, resultante de la reunión en mosaico de todos los conos terminales neuróglícos formados tanto por las células neuróglícas subyacentes, como por las numerosísimas residentes en la substancia blanca inmediata.

(1) *J. Schaffer*: Die oberflächliche Gliahülle und das Stützgerüst des weissen Rückenmarksmantels. *Anat. An.*, Bd. IX, 1894. Véase también *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 40, 1894.

---

## CAPÍTULO XIX

### INDUCCIONES FISIOLÓGICAS BASADAS EN EL NUEVO CONCEPTO ESTRUCTURAL DE LA MÉDULA ESPINAL.

Recepción de la corriente por las terminaciones nerviosas sensitivas. — Conge-  
turas acerca del fisiologismo de cada forma de terminación. — Marcha de la excita-  
ción á través del ganglio. — Hipótesis sobre las funciones del cuerpo celular gan-  
gliónico. — Llegada del estímulo á la raíz posterior y médula espinal. — Fórmula  
interpretativa de la marcha de la excitación en las ramas terminales y colatera-  
les de cada radicular. — Movimientos reflejos: reflejos simples monolaterales; di-  
fusos monolaterales; cruzados circunscritos y difusos; reflejos de gran exten-  
sión; reflejos coordinados; reflejos cerebrales. — Hipótesis tocante al mecanismo  
de transformación de las reacciones conscientes en actos reflejos. — Esquema de  
las vías sensitivas centrales. — Movimiento voluntario é inhibición de reflejos. —  
Teorías explicativas del mecanismo de acción del cerebro sobre los focos moto-  
res. — Esquemas de las dos vías motrices descendentes, la cerebro-medular y  
la cerebro-ponto-cerebelo-medular.

Acabamos de ver por el estudio estructural de la médula espinal, que  
este foco no representa otra cosa que un punto de concurrencia y articu-  
lación de cuatro especies de neuronas: 1.<sup>a</sup>, la neurona sensitiva ó prima-  
ria personificada por las células ganglionares raquídeas; 2.<sup>a</sup>, las neuronas  
sensitivas secundarias y terciarias, ó sean los corpúsculos funiculares di-  
rectos y cruzados de la substancia gris medular; 3.<sup>a</sup>, la neurona motriz  
primaria ó corpúsculo radicular anterior, y 4.<sup>a</sup>, las neuronas motoras se-  
cundarias, representadas tanto por los elementos piramidales de la zona  
motriz del cerebro, formadores de la vía piramidal, como por las células  
de Purkinje del cerebelo, continuadas con las fibras cerebelosas descen-  
dentes de Marchi.

Si, bajo la inspiración de la ley de la polarización dinámica, reflexiona-  
mos acerca de la probable marcha de las corrientes en la médula, pronto  
advertiremos que toda esta complicada serie de neuronas se descompone  
en dos corrientes ó cauces, cuyas ondas, de dirección constante, conver-  
gen en un mismo punto: la neurona motriz. Estas dos corrientes son: la  
*sensitiva ó periférica*, nacida en la piel, mucosas, músculos, tendones, etc.,  
la cual, una vez llegada á la médula por las raíces posteriores, se trifur-  
ca, pudiendo alcanzar las células motoras, bien por el atajo de las cola-  
terales reflejo-motrices (vías cortas ó directas), bien por el camino más  
largo representado por los elementos funiculares (vías medianas), ya por

el larguísimo que supone la complicada cadena representada por la seriación y articulación de las neuronas sensitivas primarias, las células sensitivas centrales (cinta de Reil nacida en los focos de los cordones de Goll y de Burdach), las células piramidales del cerebro con sus axones descendentes engendrados de la vía piramidal.

La otra corriente es la *motriz voluntaria* que, brotada en la zona motriz del cerebro, punto de terminación de las fibras sensitivas centrales, puede arribar á los corpúsculos motores de la médula por dos caminos: el directo ó vía corta, representado por el sistema piramidal de la médula formado por axones de las células piramidales del cerebro; y el indirecto ó vía descendente cerebro-ponto-cerebelo-medular, formado por las colaterales protuberanciales de esta vía piramidal, las células del puente constitutivas del pedúnculo cerebeloso medio y los corpúsculos de Purkinje, cuyos axones engendran la vía descendente medular de Marchi.

Estas dos corrientes principales no son en absoluto independientes; continúase la sensitiva con la motora al nivel de la corteza cerebral, punto más culminante del arco excito-motor y paraje donde verosíblemente se da la percepción sensitiva, y se fragua el impulso motor. Analicemos ahora algo más detalladamente la marcha de estas dos corrientes:

**CORRIENTE SENSITIVA.** — 3.º **Recepción del estímulo nervioso en las terminaciones periféricas.**—Cada sentido viene á ser, fisiológicamente considerado y reducido á su expresión más simple, un haz de conductores dispuestos para recoger las distintas tonalidades, así como las intensidades ó amplitudes de un modo de movimiento (ondulación luminosa, sonora, etc.). Discurriendo *a priori*, cabe, pues, congeturar que en la piel debe existir también un aparato nervioso complejo, organizado para recolectar tanto las diversas intensidades como las calidades varias de un estímulo. Y, en efecto, los experimentos de los fisiólogos, singularmente los de Blich y Golscheider, prueban que la piel es sensible á las distintas modalidades de un movimiento, el calor, para el cual posee dos variedades de fibras nerviosas, correspondientes á dos tonalidades: tonalidad alta para las impresiones de calor, tonalidad baja para las impresiones de frío. Pero los citados experimentos parecen indicar además que el tegumento cutáneo contiene fibras especiales destinadas á recolectar los estímulos dolorosos, y otras consagradas á impresionarse de los táctiles; todo lo cual sugiere la idea de que, en el órgano mencionado, están, en realidad, representados tres sentidos, correspondientes á tres calidades fundamentales de movimiento: *calor* ó movimiento oscilatorio de los átomos; *chique mecánico no periódico*, que bajo cierto aspecto, podría compararse al ruido en la impresión acústica; y un cierto movimiento físicamente ignorado, sólo conocido hasta hoy en su aspecto subjetivo, *la impresión dolorosa*.

La primera cuestión que nos asalta al tratar de conocer el mecanismo de impresión de las terminaciones periféricas, es la de fijar los aparatos sensitivos correspondientes á cada modo de movimiento. ¿Cuáles son las terminaciones térmicas, las táctiles y las dolorosas? A primera vista parece que la comparación de la distribución de los citados aparatos de terminación, con la de los puntos de presión, calor, frío y dolor, determinados por los fisiólogos, debería darnos la clave del problema; pero estos estudios comparados no se han hecho todavía con la exactitud y proligidad necesarias para llegar á una solución completa. Se ha logrado, sin embargo, dar como probable la naturaleza táctil de algunos de los corpúsculos del dermis y epidermis, á saber: los órganos de Merkel, Meissner, Krause, Pacini, genitales, y los meniscos táctiles de pelos y epidermis.

Por lo que hace á las terminaciones térmicas y doloríficas, apenas queda otro recurso que proceder por exclusión. Discurriendo, pues, de esta suerte, resulta muy verosímil que tales modalidades sensitivas corran á cargo de las innumerables ramificaciones intra-epidérmicas de la piel y de las mucosas.

Esta localización en globo, pues no es posible llegar á mayor precisión, recibe apoyo del estudio de la morfología del aparato sensitivo terminal. Así, todos aquellos aparatos sensitivos destinados á recoger presiones, tales como los corpúsculos de Merkel, Pacini, Meissner, etc., presentan cierta adaptación morfológica y de orientación favorable á la recolección del estímulo (extensas superficies de impresión, por estiramiento y arrollamiento del conductor, orientación perpendicular de las ramas de la arborización con relación al sentido de la presión).

En virtud del mismo argumento, es decir, por ausencia de esas adaptaciones morfológicas á la presión, se inclina el ánimo á otorgar sensibilidad térmica y dolorífica á las terminaciones nerviosas intra-epidérmicas. En pro de esta congetura hablan también la ausencia de todo aparato protector y la superficialidad de estas ramificaciones (en la córnea casi tocan en plena atmósfera); pues la índole de las excitaciones que deben recoger, ni consiente, sin grave menoscabo de la capacidad sensible, una situación profunda de la arborización terminal, ni se aviene con la interposición entre ésta y el agente exterior de grandes masas de tejido poco ó mal conductoras del calor y siempre embotadoras del estímulo dolorífico. Al revés de lo ocurrido en los órganos táctiles, las terminaciones térmicas y doloríficas parecen salir al encuentro del estímulo, orientándose perpendicularmente á la superficie exterior, á la que llegarían si la desagregación que los últimos ramúsculos nerviosos experimenten (acaso por desecación y arrastre de las vecinas células epitelicas) al asaltar el epidermis córnea, no opusiera una barrera infranqueable á su afán de superficialidad; todo lo cual armoniza bien con el alto concepto que tene-

mos acerca del papel protector que en la economía orgánica desempeña el sentido térmico y dolorífico.

Por verosímiles que todos estos supuestos aparezcan, no pueden pasar hoy de la categoría de vaga generalidad, porque desgraciadamente, ni la fisiología, ni la patología, nos ofrecen datos suficientes para el esclarecimiento del particular oficio de cada órgano terminal. De todos modos y aunque sea actualmente imposible esclarecer este punto, creemos que el estudio de las terminaciones nerviosas cutáneas puede sugerir algunas ideas quizá no exentas de valor para la interpretación fisiológica de la especial morfología del aparato nervioso colector. He aquí algunas:

1.<sup>a</sup> En las terminaciones nerviosas táctiles (corpúsculos de Meissner, Pacini, Merkel, genitales, discos táctiles, ramificaciones sensitivas del corazón, etc.), las ramas de la arborización terminal están orientadas de preferencia en sentido perpendicular al estímulo. Esta circunstancia confirma plenamente la conductibilidad transversal de las ramas nerviosas terminales, así como de sus filamentos axiles (si los hubiere). Cuando el aparato terminal ofrece una sola rama (corpúsculo de Pacini) ésta yace también paralela á la superficie de impresión. Esto nos da á entender que el protoplasma de las ramas terminales sufre durante la impresión un apretamiento positivo, generándose la descarga por transformación de un movimiento mecánico.

2.<sup>a</sup> La sensibilidad ó capacidad de impresión del aparato sensitivo guarda verosímilmente proporción con la extensión y riqueza de las ramificaciones de la arborización nerviosa terminal. Esta ley nos da la clave de los caprichosos arrollamientos de muchas arborizaciones (corpúsculos de Meissner, genitales, etc.), y nos permite establecer una escala graduada de impresionabilidad, desde los poco sensibles corpúsculos de Pacini y Krause (forma simple), solamente provistos de un tallo nervioso terminal, hasta los exquisitamente sensibles representados por los genitales donde, como es sabido, los filamentos nerviosos constituyen complicadas y apelotonadas arborizaciones.

3.<sup>a</sup> A igualdad de extensión de la superficie impresionante, el aparato terminal será tanto más sensible, cuanto más superficial. Por tanto, los aparatos registradores de grandes presiones habitarán en zonas profundas de la piel ó en partes más internas (corpúsculos de Pacini residentes en el tejido conectivo subcutáneo, en el de los músculos y tendones, etc.); mientras que los órganos sensitivos organizados para impresionarse de los roces y contactos más delicados, morarán á flor de cutis, en las fronteras mismas de los epitelios (corpúsculos de Krause de las mucosas, órganos de Meissner, de Merkel, etc.). La razón de este arreglo podría muy bien ser el que cada aparato de presión está organizado para recibir solamente una cierta cantidad del estímulo, traspasada la cual cae en fatiga, entrando entonces en juego otros aparatos menos sensibles ó más profundamente

emplazados. Habría, pues, como hace notar Ruffini (1), una escala de aparatos táctiles, graduada por profundidades y capacidades de impresión, correspondiente á una serie progresiva de presiones. La llamada *sensación de cosquilleo*, podría muy bien resultar de la excitación exclusiva y sucesiva de una serie de los corpúsculos táctiles más superficiales ó más exquisitamente sensibles.

4.<sup>a</sup> Cada aparato receptor sensitivo ó arborización nerviosa intra-epidérmica, producirá, cualquiera que sea el número de impulsos simultáneamente recibidos, una impresión única: por tanto, los aparatos en cuyo interior se ramifican dos fibras meduladas de origen diverso (corpúsculos de Timotew, ciertos corpúsculos genitales complejos), podrán transmitir simultáneamente dos impresiones acaso de intensidades diversas, porque serán proporcionales á la capacidad de impresión de cada ramificación nerviosa integrante; por el contrario, los órganos terminales inervados por ramas de un tubo común, funcionan sinérgicamente, generando *una* unidad de impresión.

5.<sup>a</sup> Las cápsulas, el líquido intercapsular y la materia granulosa semi-sólida en que yacen las arborizaciones terminales desnudas de mielina, constituyen disposiciones destinadas verosímilmente á apagar la excesiva viveza de la impresión, difundiéndola rápidamente á toda la superficie impresionante. Así, los corpúsculos de Pacini, protegidos por numerosas cápsulas, serían menos sensibles á las presiones que los corpúsculos de Krause ó de Meissner, rodeados no más de una ó dos cubiertas conectivo-endoteliales; por el contrario, las arborizaciones sensitivas del endocardio y pericardio, desnudas de todo aparato protector, deben gozar de gran impresionabilidad.

6.<sup>a</sup> La sensibilidad diferencial (distancia mínima necesaria para apreciar como distintas dos impresiones simultáneas), estará en razón directa del número de tubos nerviosos, y por consiguiente, del de aparatos terminales independientes (ó de arborizaciones nerviosas separadas), residentes en una extensión dada de la piel ó de las mucosas. Sobre este principio, hemos insistido ya en la *Parte general*.

La existencia de fibras especiales doloríficas independientes de las térmicas y de presión, es admitida por muchos fisiólogos y patólogos que se fundan en los resultados de los experimentos de Golscheider y en la presencia á través de la médula de vías separadas para las excitaciones dolorosas; y sin embargo, y á pesar de los hechos que autorizan este dictamen, no faltan razones que presenten como muy digna de reflexión la hipótesis de que las fibras llamadas sensibles ó doloríficas, no son en su mayor parte otras que las térmicas sobrexcitadas, es decir, estimula-

(1) A. Ruffini: Ulteriori ricerche sugli organi nervosi terminali nel connettivo sottocutaneo, & Ricerche fatte nel Lab. di Anat. norm. della R. Univer. di Roma. Vol. V, fasc. 3, 1896.

das hasta la desorganización ó un grado próximo á la misma (traumatismos, quemaduras, excitaciones eléctricas fuertes, compresiones violentas por causa inflamatoria, etc.). Las siguientes observaciones hablan en pro de esta suposición : 1.<sup>a</sup> Para que los nervios doloríficos entren en acción, es precisa una violentísima excitación, cosa que no ocurre con ningún aparato terminal, pues todos funcionan en presencia de estímulos débiles ó moderadamente enérgicos. 2.<sup>a</sup> La causa exterior puede actuar eficazmente sobre cualquiera porción del trayecto del nervio, aunque éste corresponda al de la rama interna ó radicular, lo que parece indicar que no existe ningún aparato terminal diferenciado para la recolección de las excitaciones dolorígenas. 3.<sup>a</sup> Aunque las observaciones anatomo-patológicas (acción de narcóticos, afecciones medulares), dan á entender que, en ciertas condiciones, el dolor puede ser suprimido, persistiendo la sensibilidad táctil, no parece probado que la analgesia vaya acompañada siempre de la persistencia de la sensibilidad térmica. 4.<sup>a</sup> Toda fibra sensorial, dinámicamente considerada, es un aparato analítico, es decir, un instrumento organizado para recoger solamente, en condiciones normales, un modo de movimiento (onda luminosa sonora, calor, movimiento mecánico, etc.), resultando muy extraño que haya una categoría de fibras sensoriales, las doloríficas, que, en condiciones ordinarias, tengan por misión recoger toda clase de excitaciones, con tal que sean extremadamente violentas (excitación térmica, mecánica, eléctrica, química, traumática, flegmática, etc. 5.<sup>a</sup> Todas aquellas mucosas que, como la bucal, esofágica estomacal y rectal, poseen sensibilidad dolorífica, la tienen igualmente térmica. 6.<sup>a</sup> Según es sabido, toda fibra sensitiva enérgicamente estimulada da dolor, cualquiera que sea su modalidad funcional (recuérdense como ejemplo los husos de Kühne, aparatos de presión en condiciones ordinarias, que producen dolor durante los calambres, etc.).

En suma, hechas las reservas impuestas por la carencia de observaciones fisiológicas directas, parece bastante verosímil admitir que toda fibra sensitiva, ó sea nacida en los ganglios raquídeos ó craneales, es susceptible de generar dos impresiones : la *ordinaria* ó específica, correspondiente á su tonalidad particular, la cual es provocada por estímulos moderados y específicos; y la *extraordinaria*, que cabría llamar *impresión de desorganización*, causada por toda clase de estímulos destructores, y que representa algo así como el grito de alarma con que avisa á la conciencia el protoplasma nervioso, cuya desintegración fisico-química se inicia. Ocurriría aquí algo semejante á lo que vemos en una cuerda tensa, la cual, moderadamente tañida, da un sonido específico, y sacudida violentamente se rompe, produciendo un chasquido desapacible, casi igual para todas las cuerdas, cualquiera que sea el tono de éstas y la naturaleza de la violencia exterior. Si las fibras térmicas son las que de ordinario producen la impresión dolorífica, ello dependería de que, además de más numerosas, son también las más superficiales, y por tanto, las más expuestas á toda clase de violencias exteriores é interiores.

**Paso de la excitación sensitiva por los ganglios raquídeos.**—En varios pasajes de este libro, hemos dicho ya que la excitación sensitiva aportada por la arborización terminal corre hacia los ganglios, y una vez arribada á la bifurcación de la expansión principal de los corpúsculos monopolares, marcha directamente hacia la rama interna para penetrar en

la médula espinal, según el camino más corto. El soma y expansión principal no participarían, por tanto, en la conducción, ó participarían en grado mucho menor que las dos citadas prolongaciones.

Existiendo, según es notorio, diversas clases de fibras sensitivas, es preciso admitir también que cada una de ellas está en el ganglio raquídeo representada por una célula monopolar especial; mas en el estado actual de la ciencia, es imposible distribuir estos elementos en categorías funcionales, siéndonos lícito solamente conjeturar (discurriendo por la analogía de dimensiones, criterio no del todo seguro), que los voluminosos elementos monopolares originan las gruesas fibras de los husos de Kühne y órganos musculo-tendinosos, reservándose las medianas y pequeñas para el resto de los aparatos sensitivos.

Como dificultad á nuestra hipótesis de la marcha directa de la excitación desde la rama periférica á la central, ha llamado Lugaro la atención sobre el gran volumen del soma de los corpúsculos ganglionares raquídeos, volumen excesivo que parece dar á entender que el espongioplasma y grumos cromáticos del soma ejercen positiva influencia sobre la producción y transmisión de la onda sensitiva. No negaremos, ciertamente, la gran importancia fisiológica de estos factores celulares, particularmente en lo referente á la vida nutritiva de las expansiones; pero no estimamos probado que el soma intervenga de manera directa en la producción y propagación de la onda sensitiva. Y como acaso no hayamos sido suficientemente explícitos tocante á las actividades del soma, añadiremos aquí, sobre lo dicho en la *Parte general*, algunas reflexiones.

El examen de las diversas células nerviosas con relación á sus conexiones y estructura, nos enseña que el soma ofrece notable volumen en estos dos casos: 1.º, cuando la neurona recibe por su cuerpo numerosas arborizaciones (células de Purkinje, células motoras, células ganglionares raquídeas, etc.); y 2.º, cuando las dendritas y el axon alcanzan diámetros considerables, puesto que existe cierta proporcionalidad entre la masa de espongioplasma y el diámetro de los apéndices celulares. No es, pues, de admirar que el soma del corpúsculo monopolar sensitivo exhiba un gran volumen, dado que en él concurren ambas condiciones: la existencia de arborizaciones peri-celulares, que exigen un incremento en superficie receptora, y por consiguiente, un desarrollo concomitante de las vías internas de espongioplasma transmisor; y, por otro lado, la existencia de una robusta prolongación que, con arreglo á la ley de proporcionalidad antes mentada, impone también un aumento en la masa protoplásmica somática. Así se explica que ciertos corpúsculos monopolares (células pequeñas de Retzius) exentos de arborizaciones peri-celulares y dotados de fina expansión, alcancen talla reducida.

Mas es preciso confesar, y nosotros no lo hemos negado nunca, que el soma goza además de actividades tróficas, cuyo *subtractum* enigmático todavía puede hipotéticamente referirse al jugo celular, núcleo y grumos cromáticos. Ahora bien; es de toda evidencia que este *subtractum* será tanto más rico, cuanto más robustas y ramificadas sean las expansiones cuyo trofismo deba regir, ó, en otros términos, en proporción de



la suma total del protoplasma transmisor dendrítico y nervioso. Explícase así el gran volumen ostentado por toda célula provista de expansiones robustas y muy ramificadas y el diminuto de aquellas que, al igual de los granos del cerebelo, ó las bipolares de la retina, contienen pocos, delgados y cortos apéndices.

Como buen número de autores han supuesto, este trofismo es recíproco y cruzado; las expansiones influyen en el soma y éste en las expansiones. Nos obligan á admitir semejante solidaridad nutritiva, los hechos anteriormente relatados concernientes á las mutaciones experimentadas por la cromatina protoplásmica, por consecuencia, ya de la sección de la expansión receptora (experimentos de Lugaro en los ganglios espinales), ya de la mutilación de la emisora (experimentos de Nissl, Marinesco y Gehuchten, etc., en los nervios motores), bien de la acción directa desorganizadora causada en el protoplasma somático por ciertos venenos. Estas perturbaciones tróficas no dependen, al menos de una manera inmediata, del desorden en la conducción ó del reposo funcional, porque los encontramos en el soma, aunque en grado variable, tanto consecutivamente á la mutilación del aparato receptor como del emisor.

Para dar alguna forma comprensible á estas actividades celulares, nosotros admitiríamos de buen grado en toda neurona dos aparatos de función distinta: el *aparato de conducción* desempeñado por las fibrillas y acaso también por el jugo celular, aparato especialmente diferenciado para realizar el oficio ó profesión orgánica impuesta á la neurona por la división del trabajo; y el *aparato trófico* ó químico-nutritivo, simbolizado por el núcleo, jugo celular y grumos cromáticos, y cuyas actividades comunes á toda célula viva son desempeñadas solidariamente por los diversos segmentos del protoplasma nervioso. A guisa de expresión mecánica de esta influencia química recíproca entre el aparato conductor y el trófico, podría imaginarse, en el jugo celular del soma y expansiones, la existencia de una verdadera circulación, todo lo lenta que se quiera, y comparable á la rotación intra-protoplásmica de ciertas plantas (*tradescantia virginica*, etc.). Merced á este movimiento del líquido interfilar, llegaría al soma una parte de las substancias elaboradas ó desasimiladas por las fibrillas conductoras durante su fase de actividad, y, recíprocamente, arribarían á éstas las originadas en el soma y modificadas por la actividad del núcleo y grumos cromáticos. De esta suerte, nos daríamos cuenta del cómo la suspensión del arribo de substancias elaboradas en determinada expansión (experimento de la sección de la rama periférica de la célula ganglionar, de la sección del axon, etc.), podría tener eco material en el soma, desarreglando y desintegrando su contenido cromático, y de qué suerte las perturbaciones químicas iniciales del soma, son susceptibles de generar desórdenes tróficos en las expansiones. Imposible nos sería, dada la penuria actual de nuestro saber, puntualizar el mecanismo íntimo de las referidas acciones ni señalar los agentes propulsores de la citada circulación intra-celular.

Además de la corriente sensitiva de origen periférico, las raíces posteriores acarrean á la médula otros impulsos nerviosos recolectados por el soma y glomérulo de la expansión principal (1). El origen de estos impul-

(1) La existencia de estas corrientes celulifugas en el tallo principal y propagadas á la médula por la rama interna, es una razón más en contra de la opinión de

nos es desconocido y quizá sea muy vario. En la suposición de que algunas de las arborizaciones peri-celulares á que nos referimos, dimanen de axones brotados en ganglios simpáticos, podría congeturarse que, mediante las mismas, se establece un lazo de unión entre el sistema sensitivo inconsciente ó simpático, y el cerebro-raquídeo ó consciente; ó, en otros términos, la impresión de presión ó térmica ó de otro género recogida por el gran simpático en los órganos internos (corazón, intestino, peritoneo, etc.), y ordinariamente inconsciente y provocadora de reflejos locales regidos por este mismo sistema, sería capaz, una vez adquirida cierta intensidad, de invadir los ganglios raquídeos y la médula, para recabar de ésta la colaboración de sus centros reflejos vaso-dilatadores, de parada, etc., ó para alcanzar al fin, si tanta fuese su energía, por el camino del cordón posterior, el bulbo y el cerebro, al objeto de suscitar reacciones motrices voluntarias. De este modo podrían comprenderse los dolores y movimientos conscientes producidos por la excitación del intestino (cólicos, particularmente el saturnino), la neuralgia hipogástrica, la histeralgia, etc., afecciones que parecen depender de una violenta excitación de las fibras sensitivas del gran simpático visceral (1). Por otra parte, los experimentos de los fisiólogos, prueban la existencia, tanto en el gran simpático cervical como en el torácico y abdominal, de fibras centripetas cuya excitación provocaría la acción de los centros: vaso-motor del bulbo, la del depresor ó de suspensión de los movimientos cardíacos, el ano-espinal de Budge (médula lumbar), etc. Importa, empero, confesar que todos estos supuestos carecen aún de base anatómica segura, que sólo podría proporcionarnos un conocimiento preciso de la estructura del gran simpático general y visceral, conocimiento por desgracia harto atrasado todavía á pesar de los trabajos de Langley, nuestros, Sala, v. Gehuchten, Retzius y Kölliker.

**Llegada de la excitación á la médula.** — El impulso nervioso arriba-

van Gehuchten y Lugaro acerca del arribo al soma de la excitación sensitiva. Si esto ocurriera, el tallo principal sería asiento á menudo de dos corrientes contrapuestas, á menos que no se pruebe (y no lo ha probado nadie, ni se concilia con los resultados de la histogenia) que en el tallo corren separados los conductores celulipetos y celulifugos. Por otra parte, el carácter meramente celulifugo de la expansión principal se demuestra también por ofrecer en su arranque conexiones con arborizaciones nerviosas especiales, comportamiento solamente hallado hasta aquí en el soma y expansiones protoplásmicas. En cuanto al hecho señalado por Lugaro de que á menudo las fibrillas de la expansión periférica no van directamente á la central, sino que se continúan con el tallo principal, ha perdido toda su fuerza desde que ha sido demostrada la conductibilidad transversal de las fibras nerviosas.

(1) Marquez explica también por el empalme establecido entre el simpático y las células sensitivas, las convulsiones de origen visceral frecuentes en los niños. Véase: Algunas aplicaciones de las nuevas ideas sobre la estructura del sistema nervioso. Madrid, 1898.

do del ganglio por la raíz posterior gana el cordón dorsal, en donde se quiebra en dos corrientes, de igual ó desigual intensidad: la ascendente y la descendente. Pero como tanto del tallo como de las ramas de bifurcación de la radicular sensitiva parten colaterales, la onda nerviosa se propagará á lo largo de éstas para penetrar en la substancia gris y transmitirse á las células motoras y funiculares.

Según todas las probabilidades, la corriente se propaga en la ramificación del axon como la sanguínea en el arbol vascular, cabiendo formular una regla que juzgamos útil para comprender la transmisión de la onda en el arco excito-reflejo: *la energía de las ondas circulantes por el axon y colaterales es proporcional al diámetro de los conductores* (1). Dado que la suma de los diámetros de las colaterales de una radicular representa una cantidad mayor que el diámetro de la rama ó tallo terminal, es lógico pensar que aquéllas absorberán la mayor parte del impulso nervioso, y representarán, por consiguiente, la ordinaria vía de los reflejos medulares.

En cuanto á las ramas ó tallos terminales, constituirán el camino de la impresión consciente, así como de los reflejos difusos ó de grandes distancias, entrando solamente en juego cuando la excitación arribada de la periferia alcance gran energía. Esta doctrina, formulada más ó menos explícitamente por nosotros (2), y adoptada por algunos autores, principalmente por Márquez (3), que la ha utilizado para la interpretación del fisiologismo de la médula, está en armonía con los experimentos fisiológicos, los cuales nos enseñan que la energía de la excitación necesaria para provocar un reflejo difuso y lejano, es mucho mayor que la requerida en la producción de un reflejo mono-lateral y circunscrito.

Hay motivos para sospechar que el cemento que media entre la arborización terminal de las colaterales y el cuerpo y dendritas de las células

(1) Aquí no se mencionan, por indeterminables, ciertas influencias que deben modificar dicha intensidad, tales como la longitud de los conductores, que quizá aumente más que consuma la energía nerviosa, y el grado de excitabilidad, acaso variable en las diversas partes del conductor.

(2) *Cajal*: Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos, 1890. Barcelona

(3) *Márquez*: Algunas aplicaciones de las nuevas ideas sobre la estructura del sistema nervioso. *La Ciencia moderna*, 1898.

Este autor adopta como fórmula la ley de las corrientes eléctricas derivadas de Bequerel y Kirchoff, á saber: *la intensidad de cada una de las corrientes derivadas está en razón inversa de la longitud y directa de la sección de su conductor respectivo*. Esta aproximación entre los conductores eléctricos y nerviosos es luminosa bajo ciertos aspectos, pero no puede aceptarse en todas sus partes. Es preciso no olvidar que el conductor nervioso, no sólo propaga la energía, sino que la produce, como lo prueba el fenómeno bien conocido de la avalancha mótriz (mayor energía de la contracción muscular, cuanto más lejos del músculo es estimulado el nervio).

nerviosas, no es tan perfectamente conductor como el protoplasma nervioso, sino que ofrece cierta resistencia, traducida por un retardo en el paso de la onda, resistencia que sólo es vencida cuando la tensión de la corriente alcanza en la arborización nerviosa un cierto grado. Esto explica por qué el retardo en la marcha de la corriente refleja es tanto mayor cuanto más neuronas entran en la cadena de conducción (1).

**Propagación de la corriente á las células motrices.** — *Actos reflejos.* — Llamam los fisiólogos *actos reflejos* á los movimientos involuntarios coordinados ó no, provocados por el estímulo de las terminaciones sensitivas. En este dominio de la fisiología, como en otros muchos, la nueva doctrina estructural de la médula se muestra singularmente luminosa, permitiendo comprender fácilmente la marcha de la corriente en toda clase de reflejos, así como las leyes empíricas porque se rigen, leyes que representan, en cierto modo, meras consecuencias de los principios de morfología y conexiones de las neuronas medulo-ganglionares.

Ya en 1890 expusimos, con sujeción á las nuevas nociones, los primeros esquemas tocantes á la marcha de las corrientes desde la raíz sensitiva á la motora, con ó sin participación de las células funiculares y comisurales. Kölliker, v. Gehuchten, Waldeyer y Lenhossék, siguieron por este camino, ampliando nuestros esquemas y presentando otros donde aparecían de modo gráfico, todos los caminos que la impresión sensitiva puede recorrer en la producción, ya de los movimientos reflejos, ya de los voluntarios. En las figs. 159, 160, 161 y 162, reproducimos los que creemos más necesarios.

**Reflejo monolateral circunscrito.** — Es el ocurrido en un músculo ó pequeño grupo de músculos tras ligerísima excitación de una zona sensitiva circunscrita. Valgan como ejemplos: el reflejo rotuliano, el abdominal (recto del abdomen), el cremastérico, el pupilar, el palpebral, etc. En su producción intervienen solamente dos neuronas (sensitiva y motora) enlazadas por las colaterales sensitivo-motrices, que representan la vía más corta y amplia entre la piel y los músculos, pues como ya dejamos dicho más atrás, estas ramas brotan no lejos de la bifurcación de las radicales. No es, pues, de extrañar la rapidez de este reflejo, ni su carácter circunscrito, imputable al corto número de las colaterales largas ó excito-motrices emitidas por cada radicular sensitiva, y, por consiguiente, al escaso

(1) Helmholtz probó ya que, en la rana, el tiempo que tarda la corriente sensitiva, partida de la piel, en convertirse en movimiento muscular es doce veces más grande que la velocidad de transmisión en los nervios. El *tiempo reflejo*, es decir, la cantidad que debe añadirse á la expresada por la velocidad de la onda en los tubos nerviosos, es de 0'008 á 0'015 de segundo para los reflejos cortos y mono-laterales; en los reflejos cruzados y difusos hay que aumentar esta cifra en un tercio (Landois). Como se ve, el retardo, por demasiado considerable, no puede corresponder á la mayor longitud de los conductores.

contingente de neuronas motoras que intervienen en la descarga de la onda aferente.

El paso y repartición del impulso nervioso aparecen claramente representados en el esquema 159. La excitación centrípeta, que se supone de poca intensidad, es absorbida casi por entero por las colaterales largas, fibras robustas cuyo espesor sumado monta mucho más que las ramas

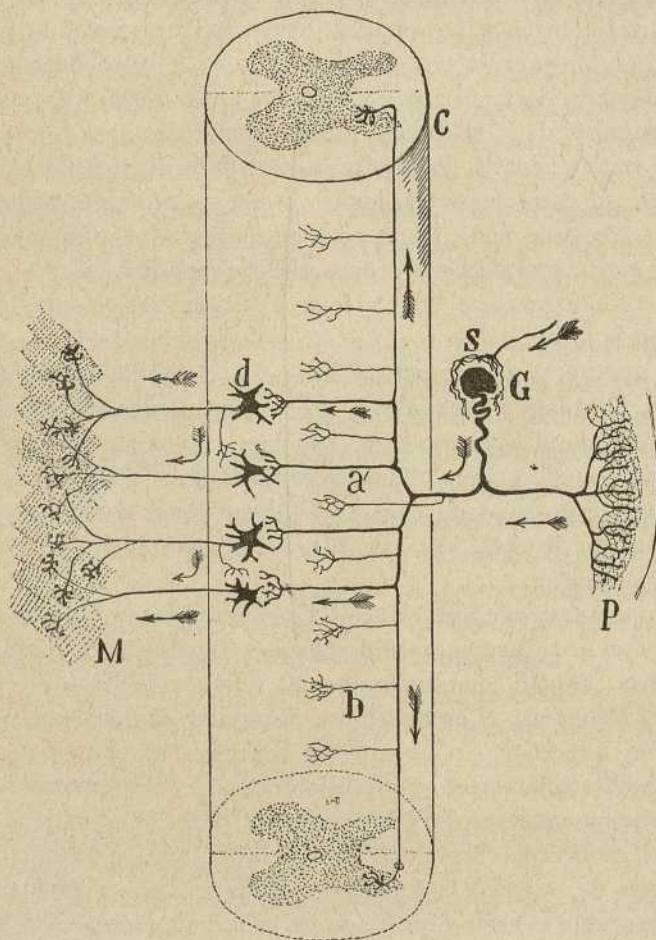


Fig. 159. — Esquema que muestra la marcha de las corrientes en los reflejos monolaterales circunscritos. — *a*, colaterales reflejo-motrices; *b*, colaterales cortas; *d*, células motoras; *G*, ganglio raquídeo; *P*, piel; *M*, músculos; *S*, arborización simpática pericelular.

terminales ascendente y descendente. De estas colaterales, la corriente aborda las células motrices, donde se dividirá en corriente principal, que se propagará directamente por el axon hasta el músculo correspondiente, y corriente accesoria que desaguará, á favor de las colaterales motrices iniciales, en otros corpúsculos motores del mismo foco.

*Reflejo monolateral difuso.*— Los experimentos fisiológicos enseñan que cuando la excitación sensitiva es más enérgica ó reiterada, en vez de un movimiento localizado en uno ó pocos músculos, se logra una reacción motriz de índole protectora ó defensiva recaída en un gran número de músculos del mismo lado (fig. 160).

Para explicar este movimiento, en el que intervienen ya tres neuronas, se supone que la corriente aferente alcanza en la neurona sensitiva la energía suficiente para derivar eficazmente por las colaterales finas ó cortas, así como por las ramas terminales de la radicular. De todas estas arborizaciones, pasa al soma de los elementos funiculares y, finalmente, por las colaterales nerviosas de éstos, aborda una serie considerable de corpúsculos motores. Es evidente que podrán servir también de intermediarias en este movimiento (aunque no tan eficazmente como las colaterales antedichas), las colaterales sensitivo-motrices ó ramas gruesas de la radicular, las cuales suministran, en su camino, ramillas para las células del foco intermediario (que son

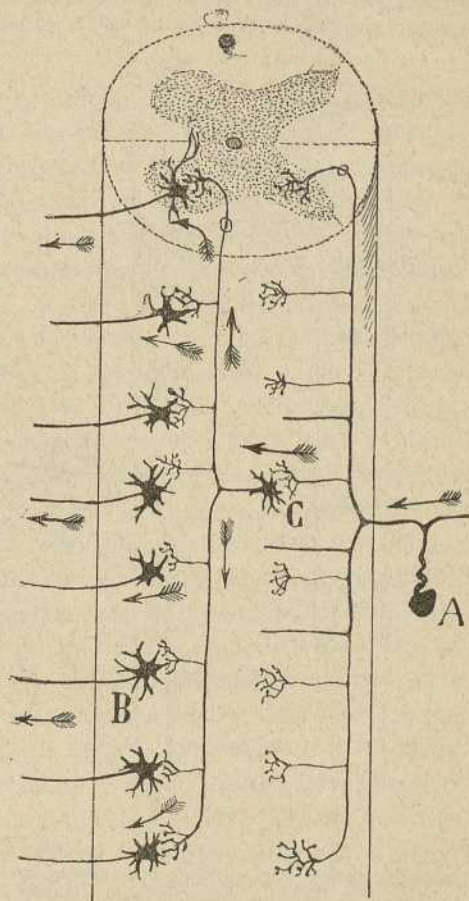


Fig. 160. — Esquema que muestra la marcha de la corriente en los reflejos monolaterales difusos. — A, célula ganglionar raquídea; B, células motoras; C, células funiculares.

funiculares del cordón lateral) y, en su terminación anterior, arborizaciones en cuyos huecos podrían comprenderse, con los corpúsculos motores, algunos funiculares directos y cruzados.

*Reflejos cruzados circunscritos y difusos.*— Cuando el estímulo periférico alcanza una energía todavía mayor, el reflejo resulta bilateral, interesando los mismos músculos (ley de simetría).

Si el reflejo bilateral es difuso, la corriente sensitiva aportada por las radiculares se bifurca: una parte actúa probablemente en las células motrices de su lado, por intermedio de las neuronas funiculares ascen-

pentos y descendentes; y la otra pasará á lo largo de las células comisurales hasta las neuronas motrices del lado opuesto (fig. 161). Es asimismo verosímil que en este reflejo cruzado desempeñen importante papel las funiculares del lado de la reacción muscular, pues no hay que olvidar

que las funiculares del centro del asta posterior tienen contacto con colaterales sensitivas cruzadas.

En los casos en que la respuesta motriz bilateral queda reducida á un músculo ó pocos músculos inmediatos, es probable que no participe en la cadena ninguna funicular: bastaría con que interviniesen las colaterales sensitivo-motoras, las cuales, entrando en contacto con las dendritas de la comisura protoplásmica actuarían sobre las neuronas motrices del lado opuesto.

*Reflejos de gran longitud ascendentes y descendentes.*— Cuando la excitación sensitiva llega al máximo, propágase el reflejo á los músculos de la cabeza y de las cuatro extremidades, difundiéndose el movimiento de preferencia en sentido ascendente (ley de irradiación).

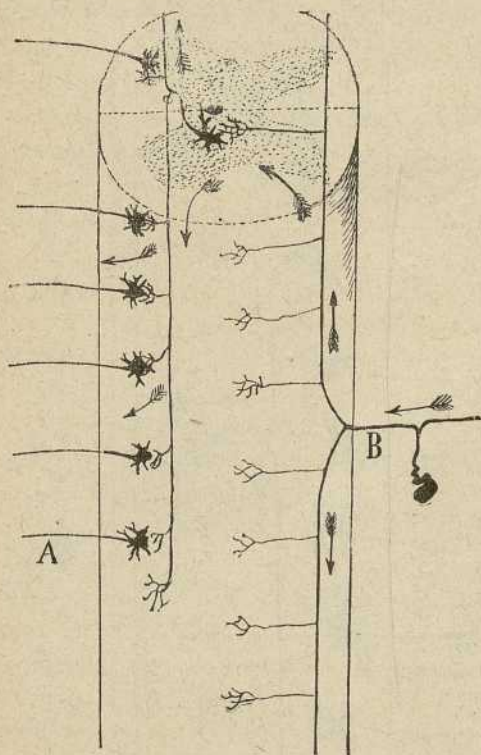


Fig. 161. — Esquema destinado á mostrar la marcha de las corrientes en los reflejos cruzados. — A, raíz anterior; B, raíz posterior.

Este reflejo se explica como el precedente, es decir, admitiendo que la excitación, habiendo llenado ya todas las colaterales y terminales de la radicular sensitiva, aborda gran número de células funiculares y comisurales, cuyos axones larguísimos se enlazan con toda la serie de focos motores de ambos lados, incluso los del bulbo, á donde llevan su influencia las ramas terminales más altas de las funiculares del cordón antero-lateral. Cabe asimismo admitir la intervención de corpúsculos funiculares terciarios, es decir, sensitivos de tercer orden. La preferente difusión del reflejo hacia los músculos superiores se concibe bien, dado el predominio en longitud y diámetro que suelen presentar las ramas ascendentes de bifurcación de los axones funiculares y comisurales sobre la rama descendente.

*Congruencia del acto reflejo.* — Los movimientos reflejos, particularmente los difusos, ofrecen un carácter teleológico marcado, es decir, que representan acciones coordinadas, que conspiran de un modo armónico á la satisfacción de las necesidades de la vida (acción de huir, saltar, correr, coger, defenderse, sustraer el cuerpo á la acción de los agentes nocivos, tos, vómito, etc.).

Esta perfecta congruencia de los reflejos, obliga á suponer que las neuronas funiculares ó sensitivas de segundo y tercer orden no están dispuestas al azar, sino que constituyen sistemas divergentes que, partiendo de una ó pocas neuronas sensitivas, pueden llevar la excitación recogida por éstas en un punto circunscrito de la piel hasta un considerable número de músculos. Y la organización de las vías de comunicación á través de la médula es tal, que los músculos en quienes en definitiva se refleja el impulso exterior recolectado por un punto dado de la cubierta cutánea, son justamente los encargados de realizar el movimiento sinérgico más congruente á la defensa de este punto. La especie y grado de complicación de la respuesta motriz se halla automáticamente regulada por cuatro factores: la intensidad de la excitación cutánea, la especie de fibra sensorial impresionada, la cuantía de las neuronas sensitivas interesadas en la recepción, y el grado de excitabilidad ó de resistencia (1) de las diversas vías por las cuales debe pasar la onda nerviosa. No hay, pues, que admirarse de la inextricable complicación ofrecida por las vías interiores de la médula espinal, puesto que este órgano ha de dar satisfacción, con un número extraordinario de respuestas apropiadas, á cuantas excitaciones, modificables en lugar, en grado y en naturaleza, arriben de la piel, de las mucosas, de los músculos, de los ligamentos, de los tendones y de las serosas, sin contar con las brotadas en los sentidos superiores (ojo, oído, mucosa olfativa y lingual).

*Reflejos superiores.* — Diversos fisiólogos admiten, además de los focos reflejos medulares y bulbares, centros reflejos superiores yacentes en la misma corteza cerebral, los cuales coordinarían la acción de los centros

(1) Según Goldscheider, la ruta seguida por la excitación sensitiva podría variar algo dentro de los fatalismos de estructura, á consecuencia del estado de fatiga ó hiperexcitación en que, por consecuencia de un trabajo anterior, pueda hallarse cada neurona. Así, una descarga eléctrica en los nervios de la cara paraliza un lado y produce hiperexcitación en el opuesto; pequeñas excitaciones previas aumentan la excitabilidad de la neurona, al paso que las enérgicas la deprimen. De este modo la corriente arribada de un punto de la piel podrá, dentro de ciertos límites, cambiar su ruta, porque el camino de la menor resistencia será distinto según la fase funcional en que se hallen las neuronas del tránsito.

— Consúltese: Ueber die Bedeutung der Reize für Pathologie und Therapie, im Licht der Neuron-Théorie, *Vernhandl. des XV Congresses f. innere Medicin.* Wiesbaden, 1897.



inferiores, interviniendo de manera directa en todos los grandes movimientos corporales (carrera, salto, natación).

No es que la médula y el bulbo sean incapaces de realizar tales movimientos; y la prueba de ello la tenemos en que dichos reflejos coordinados de huida ó de defensa se observan también en los animales decapitados, y hasta en los mamíferos privados de cerebro (recuérdese como ejemplo el célebre perro sin cerebro, operado por Golz); pero parece indudable también, según prueban los trabajos de Munk (1), que toda reacción motriz compleja provocada en animales normales, se halla intervenida y como regularizada por corrientes reflejas brotadas de la corteza cerebral. De estos centros superiores reflejos nos ocuparemos al estudiar la estructura del cerebro. Por ahora nos interesa solamente indicar que la producción de tales reflejos obedece á los mismos principios anteriormente establecidos.

En efecto; en toda excitación, la corriente aferente, si se propaga con superior energía por las colaterales, no deja de fluir también en sentido longitudinal á lo largo de las ramas terminales, para alcanzar, finalmente, por la vía sensitiva central, la corteza cerebral misma.

En condiciones ordinarias (disminución en la corteza motriz de la irrigación sanguínea ú otras causas que, por amenguar el metabolismo nutritivo de las células, impidan el acto consciente), esta corriente carece de la intensidad necesaria para provocar una reacción consciente; pero su energía no se pierde, sino que es reflejada por la vía piramidal y aprovechada para reforzar y coordinar el acto reflejo.

Si, por una interrupción de la vía ascendente sensitiva, fuera imposible el arribo de dicha corriente hasta el cerebro, derivaría entera por los focos nerviosos medulares, lo que, dicho sea de paso, daría cuenta, según ha insinuado Pierret (2) y ha explicado detalladamente Marquez, de la exaltación del poder reflejo de la médula, después de la sección superior de ésta ó de la mera interrupción de las vías sensitivas. La corriente refleja venida del cerebro, podría ser más intensa que la recibida, gracias al aumento que, como se sabe, producen en la excitación la gran longitud de los conductores y acaso la intervención de muchas neuronas.

*Origen de los reflejos.* — Los reflejos se distinguen por su origen en dos clases: reflejos instintivos ó innatos, y reflejos adquiridos.

A la primera categoría pertenecen todos esos actos coordinados que ejecutan los animales sin previa educación con esa facilidad creada por una organización acabada y preestablecida (prehensión, deglución, succión, defecación, tos, vómito, reflejo pupilar, de acomodación, etc.). Estos reflejos suponen enlaces seguros y amplios entre determinadas especies de

(1) *H. Munk*: Ueber die Fühlsphaeren der Grosshirnrinde. 5<sup>e</sup> Mittheilung. 1896. *Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin.*

(2) *Pierret*: *Semaine medicale*, p. 122, 1896.

neuronas, creados fatalmente en la época fetal ó en los primeros meses de la vida.

Su invariabilidad y carácter hereditario, obligan á pensar que son el resultado de una larguísima historia de adaptaciones plásticas del sistema nervioso á las más urgentes necesidades defensivas del organismo, adaptación que debió comenzar ya en los primeros peldaños de la serie filogénica. En un principio, tales aparatos reflejos pudieron ser objeto de alguna variación; mas andando el tiempo, la herencia, y quizá la selección misma de las organizaciones más seguras y refractarias á mudanza, dieron por resultado la irreformabilidad definitiva de tales reflejos.

En cambio, los reflejos complicados que carecen de esa perentoriedad antes señalada, tales como los de correr, saltar, hablar, escribir, tañer instrumentos musicales, nadar, etc., en fin, los reflejos adquiridos por educación, ni son hereditarios ni entrañan irreformabilidad. Empero, su carácter más importante consiste en haber sido, en los primeros años de la vida, trabajosamente aprendidos, hasta que el reiterado ejercicio y el insistente trabajo de la atención, facilitando la labor orgánica, los transformó en actos reflejos ó automáticos. No es nuestro ánimo exponer aquí las diversas teorías propuestas para explicar este fenómeno de transformación de un acto consciente en inconsciente; séanos lícito, sin embargo, indicar la conjetura que juzgamos más racional y armónica con los datos de la evolución ontogénica.

Comencemos por afirmar, de acuerdo con muchos fisiólogos, que para que una excitación pueda llegar al campo de la conciencia, es condición indispensable que alcance cierta intensidad y además que en la corteza cerebral, teatro del fenómeno consciente, concurren ciertas condiciones físico-químicas todavía desconocidas que se traducen en lo dinámico por el *despertar de la atención*. Esto sentado, puede admitirse que, durante la época juvenil, es decir, antes del modelamiento definitivo de las arborizaciones nerviosas, las ramas colaterales sensitivo-motrices poseen un desarrollo relativamente limitado, marchando las corrientes de preferencia por los tallos ascendente y descendente, y alcanzando fácilmente el bulbo (ganglios de Goll y de Burdach) y la corteza cerebral á la que llegan con energía bastante para causar una reacción consciente. Mas, ulteriormente, y á consecuencia del ejercicio, las colaterales se hipertrofian á expensas de las terminales que permanecerán, en cuanto á grosor, más ó menos estacionarias; de donde se sigue que la excitación sensible, por su tendencia natural á propagarse en el sentido de la menor resistencia, fluirá ahora de preferencia por las colaterales. Por consiguiente, bajo un estímulo periférico moderado, al cerebro llegará solamente una corriente débil incapaz de provocar la sensación á menos que por los mecanismos puestos en juego por la atención, es decir, congestionando y aumentando la excitabilidad de la corteza grís no surja el hecho de conciencia y

las consiguientes reacciones motrices intencionales. En otros términos: no es que la onda sensitiva ascendente sea en el adulto incapaz de provocar reacciones conscientes, sino que para determinarlas necesita, ó alcanzar intensidad mayor que en la edad juvenil, ó hallar la corteza cerebral convenientemente preparada para ello.

Las preferencias de ruta á que aludimos, podrían todavía exagerarse merced á un superior desarrollo (por ramificación y estiramiento) de las arborizaciones protoplásmico-nerviosas, es decir, por un creciente aumento de la superficie de contacto de las neuronas constitutivas del arco excito-motor. Acaso influya también, como quiere Tanzi, la progresiva aproximación de los factores de la articulación nervioso-protoplásmica, y, por consiguiente, la disminución de las resistencias al nivel de ésta.

En el estudio del mecanismo de los reflejos hay muchos puntos todavía envueltos en sombras. Uno de ellos es la explicación del cómo ciertas substancias cambian, exaltando ó moderando, el poder excito-motor de la médula espinal. Así, la estriocina, la brucina, la atropina, nicotina, etc., aumentan el poder reflejo; mientras que la morfina, el cloroformo, el bromuro de potasio, etc., la disminuyen. Podría imaginarse, á semejanza de Marinesco, que dichas substancias obran ya acelerando, ya ahorrando ó moderando el consumo de aquellos principios, cuya transformación química va ligada al incremento de las ondas (*kinetoplasma* de Marinesco). También cabría invocar una acción física sobre las articulaciones nervioso-protoplásmicas; bien, según defiende Duval y los de su escuela, provocando, por acción amiboidea, cambios de ajuste en dichas articulaciones; bien aflojando ó apretando, por turgencia ó adelgazamiento, las conexiones de las mismas; ora mudando el grado de resistencia del cemento al paso de las corrientes; ora provocando movimientos de retracción y de relajación en la neuroglia intercalar, y por consiguiente, dificultando ó facilitando la propagación de las ondas á través de la susodicha articulación, etc. Todas estas explicaciones carecen de base experimental; representan meras posibilidades arrojadas á la discusión, sin otro objeto, hoy por hoy, que mostrar la posibilidad de reducir el fenómeno á condiciones fisico-químicas.

Otro punto dudoso es el mecanismo en cuya virtud las lesiones del bulbo y médula cervical disminuyen la excitabilidad refleja de la porción superior de este órgano, al paso que se mantiene y aun se exagera en la médula lumbo-sacra. Del aumento del poder reflejo después de la sección de la médula ó de la interrupción de la vía piramidal, hemos dicho ya que podría explicarse por un exceso de intensidad de la onda sensitiva al nivel de las colaterales sensitivo-motrices y, por consecuencia, de la interrupción de la propagación de las mismas hasta el cerebro; pero la disminución ó suspensión de los reflejos en las porciones medulares inmediatas á la lesión, obedece, sin duda, á otras condiciones. Una de ellas, podría ser, según v. Gehuchten, la influencia tónica que los focos reflejos superiores ejercen sobre los inferiores. En sentir de Rosenthal y Mendelsohn (1), el fenómeno se debería á que en la región bulbo-cervical residi-

(1) *Rosenthal und Mendelsohn*: Ueber die Leitungsbahnen der Reflexe im Rückenmark und den Ort der Reflexübertragung. *Neurol Centralbl.* n.º 21, 1897.

rían los principales puntos de enlace entre las vías sensitivas y motoras de las porciones medulares cervical y dorsal. Rotos estos empalmes, los reflejos superiores quedarían suspendidos.

Entre los hechos difícilmente subordinables á las nuevas doctrinas fisiológicas hállanse también estos dos, repetidamente comprobados por los fisiólogos: 1.º Las excitaciones débiles y reiteradas, ya de los focos motores, ya de la piel y órganos sensoriales, aumentan la energía de los reflejos, es decir, producen lo que Exner llama *viabilidad* (*Bahnung*) de los conductores, aun en parajes no directamente enlazados con las neuronas sensitivas ó motoras estimuladas. 2.º Las excitaciones sensitivas y sensoriales enérgicas, y con especialidad las doloríficas, suspenden los reflejos coordinados, aunque recaigan aquéllas en esferas sensitivas diversas y distantes de la zona cutánea, cuya estimulación provoca de ordinario la reacción motriz automática.

El primer fenómeno puede en rigor comprenderse, admitiendo que la suma de las excitaciones centripetas llegadas por radicales diversas, pero anatómicamente relacionadas con un determinado foco motor, generan en éste una descarga motriz más intensa que la arribada exclusivamente por una fibra sensitiva. La vía de conexión longitudinal, aprovechada al efecto, podría muy bien ser, según afirma Sternberg (1), con referencia á los reflejos tendinosos, las células funiculares y comisurales.

El segundo caso, del cual se conocen muchos ejemplos (impresión de terror que produce suspensión general de los reflejos, dolor intenso que paraliza la marcha, excitación eléctrica enérgica de un nervio sensitivo que impide la producción del reflejo rotuliano del lado opuesto, etc.), es más difícil de comprender. Resulta, en efecto, muy extraño que una excitación enérgica cause inhibición motriz en vez de suscitar extensos reflejos coordinados y reacciones conscientes. He aquí un ensayo harto aventurado de explicación, la cual se aplica también á la inhibición voluntaria de reflejos (acción de la vía piramidal). En nuestro sentir, la neurona motriz está acordada para una gama limitada de intensidades de estímulo, traspasada la cual se muestra inexcitable, lo mismo para las provocaciones de la vía piramidal, que para los impulsos arribados de los nervios sensitivos y sensoriales. En consecuencia, las corrientes moderadas llegadas por estas vías suscitan descargas motrices, mientras que las extremadamente violentas suspenden la actividad de los focos motores. Rebajada la intensidad inicial del estímulo (fatiga de la función inhibitoria de la vía piramidal) ó absorbido en su mayor parte por irradiación á todo el sistema nervioso (moderación de la intensidad dolorífica, etc.), los reflejos reaparecen.

Otro tema tan interesante como obscuro es también el mecanismo en cuya virtud la médula y cerebro restauran sus funciones reflejas tras una lesión más ó menos extensa.

En efecto; la Patología demuestra que, lesionado más ó menos extensamente y de un modo parcial, bien un foco reflejo medular ó bulbar, bien un centro sensitivo, sensorial, ó motor, bien, en fin, una vía central sensitiva, motora ó de asociación, después de un período variable de perturbación funcional, se restablece por completo ó mejora sensiblemente

(1) Sternberg: Ueber Lahmung und Krampf. Vort. in der II. K. Gesellschaft. der Aerzte am. 26 Mai 1893. Wien.

la función alterada. En el cerebro ocurre, á veces, que el trabajo de un centro totalmente destruido, llega á ser, andando el tiempo, sustituido por la actividad compensadora del opuesto.

Sin perjuicio de ocuparnos más adelante de estos interesantes fenómenos, hé aquí un ensayo de explicación. Esta explicación implica la admisión de estas tres reglas: 1.<sup>a</sup> La porción del axon (sensitivo, motor ó de asociación), así como las colaterales situadas por encima de la lesión, es decir, entre ésta y la célula de origen, son asiento, á la manera de lo ocurrido en la hiperemia llamada colateral, de un exceso de tensión del impulso nervioso, el cual, si es duradero, provoca, por adaptación compensadora, el aumento del diámetro de las colaterales persistentes, así como la producción en éstas ó en el axon de nuevas ramificaciones destinadas á ponerse en contacto, ya con aquellos elementos á que el segmento nervioso separado llevaba la excitación, ya con otros corpúsculos de igual gerarquía funcional. 2.<sup>a</sup> El mismo fenómeno se da (es decir, producción de ramificaciones nerviosas y alargamiento de las mismas), cuando la tensión nerviosa aumenta sobre manera en el aparato receptor de las neuronas, las cuales, por adaptación compensadora, necesitan establecer nuevas rutas que permitan una fácil descarga del exceso del impulso. 3.<sup>a</sup> La orientación de las neoformadas expansiones durante el proceso de crecimiento está quizá reglada, químicamente, por atracciones quimiotácticas, y mecánicamente, por la neuroglia de la substancia blanca que conserva durante algún tiempo expeditos los huecos en donde moraron ó donde moran, profundamente reblandecidos y degenerados, los antiguos conductores.

La primera regla da cuenta de la reparación funcional después de la interrupción de los fascículos de substancia blanca (restablecimiento de los movimientos algún tiempo después de las lesiones de la vía piramidal ó raíces motrices, reaparición de la sensibilidad tras de la lesión de las vías sensitivas, restablecimiento de la palabra hablada en la afasia motriz, etc.). La segunda regla sirve para comprender cómo las células que restan de un foco destruido ó las homólogas del lado opuesto pueden restablecer, por suplencia, las conexiones motrices anejas á los elementos desaparecidos. Es indubitable que en el caso de destrucción de células, deben ocurrir dos movimientos regenerativos: el de las fibras aferentes interrumpidas por la lesión, y cuya regeneración se rige por la primera regla; y el de las eferentes ó motrices, de cuya suplencia se encargan los corpúsculos subsistentes con arreglo á las condiciones marcadas en la regla segunda.

En el caso de un foco cortical cuya destrucción es compensada por el opuesto, ó en el de un núcleo central desaparecido, de cuya actividad se encarga otro vecino, la reparación funcional, es difícilísima de comprender, á menos que no se admita la intervención de estos otros principios, cuya realidad en lo tocante á algunos focos sensitivos, motores y sensoriales, nos parece manifiesta. 3.<sup>a</sup> De conformidad con la opinión de Meinert, la especialidad funcional de un núcleo cerebral ó medular no depende de la estructura de las células, sino de las conexiones de éstas: así, serán centro táctil y centro visual corticales respectivamente, los que reciban impulsos de los nervios cutáneos y ópticos; centro motor de tal ó cual región, será aquél de que parta la excitación para determinados músculos, etc. Por tanto, si las células de un foco inmediato entran, por motivos

de suplencia funcional, en contacto con arborizaciones nerviosas de otras vías sensitivas, cambiarán *ipso facto* también su carácter fisiológico y ampliarán, en consecuencia (segunda regla), las relaciones de su aparato de emisión. 4.<sup>a</sup> Todo foco central motor mantiene relaciones anatómicas bilaterales con los núcleos motores ponto-bulbo-medulares, pero éstas son más importantes y fáciles con los del opuesto lado. 5.<sup>o</sup> La misma regla vale para las vías sensitivas de primero y de segundo orden, las cuales llevan también la excitación á las dos mitades de la corteza cerebral, aunque mucho más al lado contrario. Admitidos tales supuestos, nada más fácil ahora que explicar la función compensadora de los focos simétricos ó la suplencia de los vecinos; todo se reduce á esto: en el primer caso, el trabajo regenerativo refuerza ambas vías directas ú homolaterales, sensitiva y motriz, del foco suplente; y en el segundo, la creación de nuevas conexiones, tanto en las fibras centripetas como centrifugas del foco vecino á la lesión, suscita un cambio de especialización funcional, ó acaso la mera duplicación, con hipertrofia concomitante, de la profesión orgánica de las células suplentes.

**Vías sensitivas centrales.** — Es un hecho de experiencia, que todo impulso sensitivo recogido en la periferia, es susceptible, cuando alcanza cierta energía, de arribar á la corteza (región motriz ó sensitivo-motriz), donde, mediante la actividad específica de las células piramidales, se convierte en sensación.

De los caminos seguidos á lo largo del eje cerebro-raquídeo por las diversas excitaciones, táctil, del sentido muscular y tendinoso, térmica y dolorífica, sólo se conoce de un modo apropiado, el de los impulsos táctiles. Esta vía aparece representada en la fig. 162.

a) *Vía sensitiva táctil central.* — Las neuronas que la constituyen no son ya conocidas. Como se ve en la fig. 162, D, C, el estímulo arribado á la médula por las radiculares largas, sube por las ramas ascendentes de éstas hasta los núcleos bulbares del cordón de Goll y de Burdach (E, F); de aquí es tomado por otras neuronas, cuyos axones ascendentes se entrecruzan en la línea media, y engendran una vía sensitiva central (*cinta de Reil*, lemnisco interno), prolongada en sentir de muchos, hasta la zona motriz de la corteza cerebral (G). En este punto, las arborizaciones sensitivas terminales entrarían en contacto con los penachos periféricos de las pirámides motrices.

No es cosa del todo averiguada el número de neuronas sucesivas que intervienen en la formación de la vía sensitiva supra-medular. Los trabajos de Flechsig y Hösel (1) sobre este asunto, fundados en el método de las atroñas secundarias, parecían establecer la unidad de la cinta de Reil, y muchos autores sostienen todavía este dictamen (fig. 162); pero las nuevas exploraciones emprendidas en el hombre por Monakow (2),

(1) *Flechsig u. Hösel*: Die Centralwindungen ein Centralorgan der Hinterränge. *Neurol. Centralbl.*, 1890.

(2) *Monakow*: Neue experimentelle Beiträge zur Anatomie der Schleife. *Neurol. Centralbl. Jahrg.*, 1885.

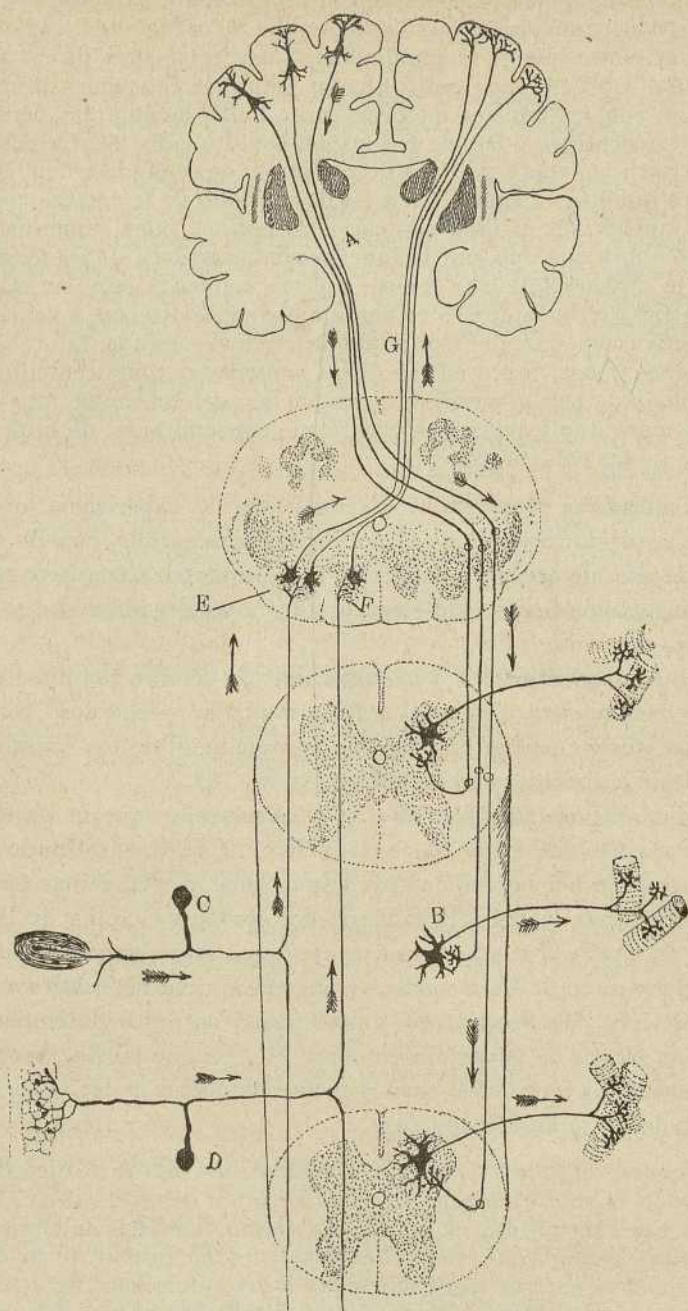


Fig. 162. — Esquema destinado á mostrar la marcha de las corrientes en la vía sensitiva táctil y en la de los movimientos voluntarios. — A, vía piramidal; B, células motrices; C, D, células sensitivas; E, núcleo del cordón de Burdach; F, núcleo del cordón de Goll; G, vía sensitiva central.

Mahaim (1), el mismo Flechsig, Déjerine (2), Bieschowsky (3) y otros, inducen á pensar que la referida vía sensitiva central (cinta de Reil, *lemnisco interno* de los autores alemanes), consta de dos neuronas superpuestas: la residente en los núcleos del cordón de Goll y de Burdach, cuyo axon se arboriza, según Monakow, en la región ventral del tálamo óptico; y la yacente en este ganglio y representada por células, cuyos axones ascendentes acabarían en la circunvolución parietal ascendente y lóbulo paracentral, es decir, en los mismos focos corticales motores. Los interesantes trabajos de Munk, han puesto de manifiesto que en la corteza motriz, cada foco motor se enlaza, mediante las referidas fibras sensitivas, con la región cutánea de que brotan sus ordinarios estímulos.

*Vía cerebelosa ascendente ó sensitiva cerebelosa.* — Al tratar de las vías de la substancia blanca, hemos hablado ya de un sistema de fibras que, comenzando en las células de la columna de Clarke, asciende con los axones de éstas por la región superficial del cordón lateral, y arriba, por último, al cerebelo, donde se ignora cómo termina. Que esta vía es de naturaleza sensitiva, lo persuade el hecho de recibir la columna de Clarke una cantidad extraordinaria de colaterales sensitivas. En cambio, no se conoce la especie de fibras sensibles relacionadas con este foco; sin embargo, si consideramos que el cerebelo debe por algún camino recibir, al objeto de promover su actividad coordinatriz de los movimientos musculares, noticias de la energía de la contracción, así como de la posición en el espacio de músculos y tendones, nos será lícito conjeturar que la corriente sensitiva aportada á este centro por la vía cerebelosa ascendente, es la brotada de los husos de Kühne, de los órganos musculo-tendíneos de Golgi y corpúsculos de Pacini intramusculares.

El arco reflejo cerebeloso constaría de las siguientes neuronas: sensitiva ó periférica; sensitiva de segundo orden, ó célula de la columna de Clarke; motora de segundo orden, ó célula de Purkinge del cerebelo (engendradora de la vía descendente de Marchi del cordón antero-lateral); y célula motriz de primer orden. Más adelante, al tratar del cerebelo, nos ocuparemos del mecanismo de acción de este centro sobre la médula. Por ahora, séanos lícito adelantar solamente la idea de que en todo movimiento reflejo es precisa la acción coordinatriz del cerebelo, la cual se produce y mantiene automáticamente, en cuanto, iniciada la contracción muscular, son estimuladas las terminaciones nerviosas de los husos de Kühne.

*Corriente nerviosa dolorífica ó termo-dolorífica.* — Es creencia general entre los fisiólogos y patólogos que la excitación dolorífica marcha pri-

(1) Mahaim: Ein Fall von sekundären Erkrankung des Thalamus opticus und der Regio subthalamica. *Arch. f. Psychiat.*, Bd. XXV.

(2) M. et Mme. Déjerine: Sur les connexions du ruban de Reil avec la corticale cérébrale. *Comp. rend. des seanc. de la Societ de Biol.*, 6 Abril, 1895.

(3) Bielschowsky: Obere Schleife und Hirnrinde. *Neurol. Centralbl.*, 1895.



meramente desde el cordón posterior á la substancia gris, y desde ésta, y acaso á lo largo de una neurona funicular, al cordón lateral del lado opuesto, en cuya parte más anterior formaría una vía ascendente prolongada hasta el cerebro. Fúndanse los autores que así piensan, en que la sección del cordón posterior paraliza solamente la sensibilidad táctil, subsistiendo la dolorosa, y en que en las afecciones medulares del hombre se mantiene perfectamente este orden de sensibilidad, á condición de quedar incólume el cordón lateral y la substancia gris del asta posterior. El carácter cruzado de la conducción se prueba por los experimentos clásicos de Vulpian, quien después de efectuar hemisecciones medulares, observó siempre analgesia por debajo y en el lado opuesto á la lesión. La excitación dolorífica podría propagarse también á lo largo de la substancia gris (experimento de sección completa de la substancia blanca, seguida de la persistencia de la conciencia al dolor).

No es difícil, dentro de las nuevas ideas, trazar un camino posible á las excitaciones doloríficas; lo árduo es fijarlo definitivamente, aunando todos los hechos fisiológicos y patológicos, sin olvidar el entrecruzamiento, sobre cuya realidad convienen todos los fisiólogos. He aquí, por vía de ensayo, cuál podría ser este camino:

Comencemos por suponer que los corpúsculos colectores de las excitaciones doloríficas pertenecen á las llamadas vías sensitivas cortas de Marie, y que en la conducción crucial intervienen de modo principal, si no exclusivo, las colaterales sensitivas cruzadas de la comisura posterior. Esto supuesto, la corriente pasará primeramente desde las radicales posteriores á las colaterales sensitivas comisurales; éstas que, como se sabe, se ramifican en el asta posterior del lado opuesto, propagarán el estímulo á las neuronas funiculares del cordón lateral, por el cual subirá la corriente hasta el bulbo, donde debe existir algún empalme que la permita remontarse al cerebro, pues no hay que olvidar que toda degeneración ascendente provocada por una hemisección medular cesa antes del bulbo ó en el bulbo mismo. Este empalme, ¿será la oliva bulbar? ¿Tendrá lugar en la masa gris subyacente á la rama descendente del trigémino, la cual toca casi al ganglio del cordón de Burdach? ¿Acaso este último foco? Imposible contestar á estas preguntas sin riesgo de caer en hipótesis totalmente arbitrarias.

Queda, pues, con lo expuesto explicado el entrecruzamiento de la excitación dolorífica. Por lo que hace á su carácter difusivo ó irradiante, reconocería por causa lo enérgico del estímulo dolorífico, el cual, por el hecho mismo de tan excesiva intensidad, llenaría una gran parte de las vías de asociación funiculares y comisurales, remontándose por muy distintos caminos al cerebro. Tampoco nos parece irracional suponer que en ciertos casos, la excitación dolorífica supra-intensiva se propague de manera retrógrada, es decir, de unas á otras neuronas sensitivas de primer

orden (v. gr. : desde las colaterales de una neurona radicular sensitiva á las de otra situada á más ó menos distancia, con ó sin participación de células funiculares), con lo cual cabría comprender esta progresión difusiva del dolor en las odontalgias (excitación dolorífica de un nervio dentario, propagada á todos los ramos del trigémino).

2.º CORRIENTE DESCENDENTE Ó DEL MOVIMIENTO VOLUNTARIO.— Como hemos dicho anteriormente, esta corriente recorre dos caminos : el directo ó cerebro-medular, y el indirecto ó cerebro-ponto-cerebeloso-medular.

**Camino directo.** — Consta de dos neuronas, á saber : la célula piramidal del cerebro y el corpúsculo motor de la médula espinal. Como mostramos en la fig. 162, A, la excitación centrífuga brotada verosímelmente del penacho mismo de las pirámides (puesto que al nivel del mismo se efectúa la conexión con gran número de arborizaciones nerviosas sensitivas), desciende á la médula con los axones de la vía piramidal, desde cuyas ramificaciones terminales se propaga á las dendritas de las neuronas motrices, y por último, á las fibras musculares. Según es sabido, el impulso motor principal, marcha, merced al entrecruzamiento de las pirámides, desde el cerebro derecho á la médula izquierda; pero no hay que olvidar que conforme demuestran numerosos experimentos fisiológicos entre los cuales, por recientes y terminantes, citaremos los de Wertheimer y Leapage (1), cada hemisferio cerebral rige positivamente ambas mitades medulares, aun cuando la comunicación más importante sea positivamente la cruzada.

Uno de los puntos más oscuros de la biología es sin disputa determinar la utilidad ó provecho que el organismo granjea con el singular fenómeno de la decusación de las vías motrices y sensitivas principales. Pero en este punto debemos confesar que todas nuestras meditaciones han resultado completamente estériles.

La necesidad de que cada foco nervioso pueda llevar su acción á ambos lados de la médula ó cerebro, justifica plenamente la existencia de vías directas y cruzadas ; pero ¿por qué las cruzadas han de ser más robustas que las directas? Puesto que las reacciones motrices homolaterales parecen ser las más á menudo utilizadas por el organismo, ¿cómo no se organizaron al efecto, aunque no fuera más que atendiendo á miras económicas (de que tan celoso se muestra en otros casos), vías predominantes directas, sensitivas y motrices?

En espera de que observadores más perspicaces disipen las tinieblas reinantes en este difícil tema, he aquí algunas ideas que nos parecen merecer alguna atención : 1.ª El predominio de las vías cruzadas, sólo es

(1) *Wertheimer et Leapage* : Sur les mouvements des membres produits par l'excitation de l'hémisphère cérébral du côté correspondant. *Arch. de Physiol. nor. et pathol.*, n.º 1, 1897.

Véase también :

*Wertheimer et Leapage* : Sur les fonctions des pyramides bulbaires. *Arch. de Physiol. nor. et pathol.*, n.º 3, 1896.

constante en las vías centrales sensitivas y motoras; en las neuronas motrices y sensitivas de primer orden, es decir, en los dos anillos extremos de la cadena sensitivo-motriz falta ó es raro el entrecruzamiento (el nervio óptico no es excepción, pues en realidad, representa una vía sensorial de segundo orden). 2.<sup>a</sup> Verosímilmente la decusación de las vías sensitivas principales ha motivado, por correlación adaptativa, la de las vías motrices, pues sólo de esta suerte puede el cerebro, que recibe principalmente excitaciones cruzadas, responder por el lado correspondiente al arribo de los impulsos sensitivos ó sensoriales más comunes. 3.<sup>a</sup> La decusación obedece á las leyes de ahorro de protoplasma y tiempo de conducción, pues se efectúa siempre en los puntos más favorables; corolario de lo cual, es que el ángulo de cruzamiento resulte siempre el más agudo posible, y que en los sistemas formados por varias neuronas, el cruce tenga lugar en la neurona más próxima á la línea media, cualquiera que sea el orden de sucesión. Inspirándose en esta regla, será factible conjeturar el lugar y cuantía de la decusación de las vías centrales de un nervio dado; así, por ejemplo, si hallamos un nervio motor, como el patético, completamente entrecruzado, inferiremos que por compensación su vía directa central es más robusta que la cruzada, y que además, y en virtud de la citada ley de ahorro, estará más alejada del rafe que aquel. Lo contrario debemos presumir en los nervios no entrecruzados que son la inmensa mayoría. 4.<sup>a</sup> No existen vías reentrecruzadas. 5.<sup>a</sup> En los focos nerviosos motores que obran sinérgica y bilateralmente (masticación, respiración, deglución, convergencia ocular, etc.), es muy probable que ambas vías centrales, cruzadas y directas, posean igual robustez. 6.<sup>a</sup> Cuando ni los nervios ni sus vías principales sensitivas ó motrices afectan decusación, presumiremos el cruce, bien de colaterales nerviosas brotadas de dichas vías, bien de expansiones protoplásmicas de los corpúsculos de que provienen.

Las conexiones de cada fibra piramidal directa ó cruzada en su trayecto intramedular son desconocidas; imposible es, por tanto, afirmar si cada una de estas fibras se enlaza con una ó con muchas células motrices. Atendiendo, empero, al carácter complejo y á la perfecta coordinación de los movimientos voluntarios, en los cuales rara vez interviene un sólo músculo, parece probable que el impulso bajado por una fibra de la vía piramidal se propague á varios grupos de neuronas motoras, y precisamente á aquellas cuya descarga sea capaz de provocar un movimiento muscular coordinado. Por consiguiente, mediante una fibra piramidal, ó, cuando más, mediante un pequeño grupo de las mismas, el cerebro excitaría un centro motor reflejo de la médula ó bulbo. Esta doctrina armoniza bien con las observaciones de Nissl (1), Sano (2) y otros, quienes admiten que cada músculo posee en el asta anterior de la médula, en concepto de representación nerviosa rectora, no una, sino

(1) Nissl: Ueber eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgane, *Central. f. Nervenheit. u. Psychiatr.* &. 1894.

(2) Sano: Les localizations motrices dans la moëlle epinière, *Communication au Congrès de Neurologie.* Sept. Bruxelles, 1897.

un grupo especial de células nerviosas. Por otra parte, no pocos fisiólogos (Remak, Ferrier, Leo, Maracci, Feré, etc.), han probado que toda raíz anterior ó motora encierra axones destinados á muchos músculos, y precisamente á aquellos cuyo concurso concertado es necesario para la producción de un movimiento de protección ó defensa, voluntario ó reflejo. En una palabra, la corriente motriz brotada en una sola pirámide ó en un corto número de pirámides corticales crecería, al descender, en avalancha, interesando numerosos corpúsculos motores y proyectándose fuera de la médula por todos los axones de una raíz anterior. Los movimientos de gran extensión y complicación implicarían una excitación simultánea ó sucesiva de un gran número de pirámides y, por consiguiente, la descarga de muchos focos motores medulares.

En el espesor de la vía piramidal, las fibras representantes de cada movimiento complejo no se hallan dispuestas al azar. Las indagaciones de Gad y Flatau (1) han puesto de manifiesto que, las fibras destinadas á provocar movimientos en los miembros superiores y terminadas en la región cervical, ocupan en el cordón lateral una posición más profunda y anterior que las consagradas á segmentos más lejanos de la médula. Esto quiere, en suma, decir, que también en las vías piramidales se cumple la ley llamada de Flatau (2) acerca de la colocación superficial en la substancia blanca de las llamadas vías largas.

Hemos dicho ya que las conexiones principales de la vía piramidal con la médula son cruzadas, existiendo, para asegurar la sinergia bilateral de los focos motores, fibras piramidales no entrecruzadas residentes en el cordón lateral de la médula (fibras homolaterales de Déjerine). Esta misma sinergia, pero con particular relación á los movimientos de las extremidades superiores, sería en el hombre servida por el fascículo directo ó de Türk. De todos modos, es fuerza confesar que no están completamente esclarecidas las conexiones de este manojo.

Así, para Charpy (3), este haz tendría por objeto proporcionar un complemento de inervación voluntaria á los focos motores del brazo y de la mano, tan desarrollados en los primates y, sobre todo, en el hombre; dicho haz se acentúa á medida que, en la serie animal, se perfecciona la mano. En cuanto á su posición antero-interna en la médula, obedecería á miras económicas, es decir, al objeto de residir cerca del foco motor antero-interno del engrosamiento cervical, en el cual terminarianse sus fibras.

Fundándose Stoddart (4) en numerosos experimentos fisiológicos, ase-

(1) *Gad u. E. Flatau*: Ueber die grobere Localisation der für verschiedenen Körpertheile bestimmtern motorischen Bahnen im Rückenmark. *Neurol. Centralbl.* n.º 11, u. 12. 1897.

(2) *Flatau*: Das Gesetz der excentrischen Lagerung der langen Bahnen im Rückenmark. *Zeitschr. f. Klin. Medicin.* Bd. 33, H. 1 3. 1897.

(3) *Charpy*: Sur deux points recents de l'Anatomie des centres nerveux. *Midi medical.* 30 Juillet, 1892. Toulonse.

(4) *W. H. B. Stoddart*: An experimental investigation of the direct pyramidal tract. *Brain*, vol. 20, n.º 80, 1897.

gura que, en el perro, el haz de Türk ó directo, contiene también algunas fibras entrecruzadas. Merced á este doble comportamiento de las fibras y á las especiales conexiones que este autor supone entre ellas y

la médula lumbar, los impulsos corticales serían transportados tanto al miembro posterior de su lado, cuanto al del opuesto; con el miembro anterior no tendría conexión.

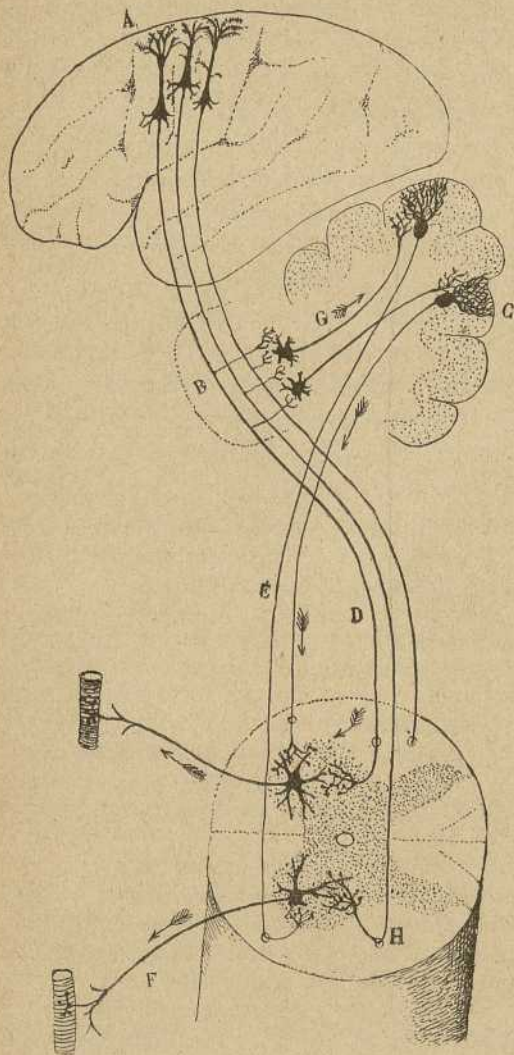


Fig. 163. — Esquema de la doble vía motriz. — A, Zona motriz de la corteza; B, protuberancia con las colaterales pontales; C, células de Purkinje del cerebelo; D, vía piramidal cruzada; E, vía cerebello-medular ó de Marchi; F, raíces motrices; G, vía ponto-cerebelosa, ó de los pedúnculos cerebelosos medios.

todos los cuales el principal parece ser el del puente de Varolio.

En efecto, en las masas grises de este órgano, situadas en torno y en los intersticios de la vía piramidal, se terminan arborizándose, infinidad

Camino indirecto ó cerebeloso del impulso motor. — En los anteriores párrafos hemos considerado la marcha de la corriente motriz directa, descartando las desviaciones intra-cerebrales de la misma, es decir, los impulsos absorbidos por las colaterales encefálicas. Estas colaterales, nacidas en ángulo recto de las fibras piramidales, se muestran en el cuerpo estriado, en el pedúnculo cerebral y en el puente de Varolio, y, por todas ellas, debe fluir una gran parte de la excitación generada en la región psico-motriz de la corteza. Mediante dichas colaterales, cada impulso motor recaba la cooperación de las células situadas en los mencionados focos grises, de

de colaterales de esta vía, las cuales transmiten el impulso motor á las células pontales.

He aquí la marcha probable de la corriente motriz, según resulta de nuestras observaciones anatómicas en el puente y cerebelo (fig. 163). Por la vía piramidal y las colaterales susodichas, la onda indirecta del impulso voluntario se propaga á las neuronas del puente, que la conducen mediante sus axones, formadores del pedúnculo cerebeloso medio, al tallo de las células de Purkinje; luego, mediante los axones de éstas, constitutivos (según resulta de las observaciones de Marchi y nosotros) de la vía descendente medular cerebelosa, la corriente se propaga á los corpúsculos motores de la médula y bulbo.

En definitiva, pues, cada neurona motriz recibe el impulso cerebral por dos caminos: el *directo* (vía piramidal propiamente dicha) y el *indirecto*, representado por las fibras cerebelosas (vía de Marchi) descendentes del cordón antero-lateral, cuyo modo de enlace con dichas células no se conoce todavía.

En cualquier movimiento voluntario ó involuntario, existe, pues, una colaboración cerebelosa. ¿Con qué objeto? De conformidad con las ideas de Thomas (1) y Lugaro (2), nosotros creemos que todo movimiento altera la posición del tronco y cabeza, para evitar lo cual el cerebelo suscita automáticamente una reacción motriz compensadora, á fin de restablecer el equilibrio.

Además, si hemos de creer á Luciani, Dupuy y Schiff, el cerebelo es también un centro tónico muscular, un foco de energía y de refuerzo para las neuronas motrices bulbares y medulares.

El mecanismo de acción de la doble vía motriz está todavía rodeado de grande obscuridad. Varias son las hipótesis propuestas, pero ninguna satisface completamente las exigencias de los hechos fisiológicos y clínicos. Una buena hipótesis tocante al fisiologismo de las vías motrices debería dar cuenta: del movimiento normal voluntario; de la parálisis blanda sobrevenida inmediatamente después de la lesión de la cápsula interna; de las contracturas y exageraciones de reflejos ocurridas tardíamente en los hemipléjicos; de las contracturas sin parálisis debidas á la interrupción en la médula de la vía piramidal directa; de las paresias hipotonias y desequilibrios del tronco y cabeza por la extirpación del cerebelo ó por la lesión de sus vías de unión con la médula y manajo piramidal, etc. He aquí algunas de las hipótesis más modernas y recomendables:

*Hipótesis de Marie* (3). — El haz piramidal obra sobre los focos motores, como el vago sobre el corazón, á la manera de un freno. En estado de reposo, bajarían por dicho haz corrientes destinadas á moderar los re-

(1) *Thomas*: Le cervelet, *Étude anatomique clinique et physiologique*. Paris, 1897.

(2) *Lugaro*: Sulla genesi delle circonvoluzioni cerebrali e cerebellari. *Riv. di patol. nervosa e mentale*, n° 3, 1897.

(3) *Marie*: Leçons sur les maladies de la moëlle. Paris 1892, p. 24.

flejos, impidiendo la función incesante é intempestiva de la máquina medular. La voluntad obraría suspendiendo temporalmente esta acción inhibitoria en las fibras correspondientes á los focos motores de tal ó cual músculo, por donde se explica que las reacciones motrices sean más ó menos localizadas. Si, como ocurre en la parálisis de la vía piramidal, la acción motriz es suspendida de modo permanente, la máquina privada de su freno funciona indefinidamente y sobrevienen consecutivamente contracturas y exageración de reflejos.

Esta opinión de Marie ha sido recientemente defendida por Gerest (1). A la objeción que podría dirigirsele, recordando lo tardío de la aparición de las contracturas, de la hipertonia muscular y de la exageración de los reflejos en los apopléticos, contestan Mya y Levy (2), diciendo que las neuronas periféricas, que han perdido bruscamente su relación con las neuronas cerebrales de quienes recibían la iniciativa y el impulso, necesitan cierto tiempo para establecer su autonomía funcional, y sólo cuando la obtienen se presentan los citados fenómenos motores.

Por nuestra parte, hallamos este dictamen de Marie muy ingenioso; pero no somos dueños de reprimir un movimiento de instintiva repugnancia, hacia una hipótesis que obliga á admitir, como dice este sabio, que los focos motores se hallan siempre *bajo presión*, creando y almacenando energía, que se pierde constantemente sin realizar trabajo gracias al freno permanente de la vía piramidal. Dentro de las miras económicas de la naturaleza parece poco probable ese derroche continuo de energía, pareciéndonos más conforme con ese principio de severa utilidad de que hace gala el organismo en todas sus manifestaciones, suponer que, merced al impulso cerebral acarreado por la vía piramidal, el gasto de energía se realiza tan sólo en los focos motores cuya excitación es necesaria para la realización del movimiento voluntario.

Es también muy difícil comprender cómo una corriente suprime otra corriente. ¿Se trata de un fenómeno de interferencia? Tal es la opinión de Onuf, quien, en reciente trabajo, afirma que la corriente arribada por la vía piramidal marcha á contrapelo de la sensitivo-motriz refleja. Para explicar esta interferencia, admite que las arborizaciones de las fibras piramidales entran en contacto con las colaterales motrices (nacidas del axon de las raíces anteriores): de este modo la onda se propagaría por los axones en sentido celulipeto (¿por qué?), oponiéndose al impulso sensitivo arribado por el cuerpo celular y dimanado de las vías sensitivo-reflejas. Desgraciadamente esta conjetura de Onuf (3) se funda en una conexión anatómica totalmente gratuita y en un esquema dinámico de las neuronas no menos arbitrario.

*Teoría de van Gehuchten.* — El sabio de Lovaina ha consagrado á esta cuestión varios trabajos (4), de todos los cuales resulta una teoría que

(1) *Gerest*: Les affections nerveuses systematiques et la théorie des neurones. Paris, 1898.

(2) *Mya y Levi*: Studio clinico e anatomico relativo a un caso de diplegia spastica congenita. *Riv. di patol. nervosa e mentale*, 1896.

(3) *Onuf*: A tentative explanation of some of the Phenomena of Inhibition on a Histo-physiol. Basis. *The state Hospital Bulletins*. Abril 1897.

(4) *Van Gehuchten*: Contribution à l'étude du faisceau pyramidal. *Journal de neurologie et d'hipnologie*, 1896. — L'exageration des réflexes et la contracture chez

puede formularse así : El cerebro se comunica con los focos motores de la médula espinal mediante dos clases de fibras : 1.º, *las directas ó cortico-espinales*, es decir, las fibras que, brotando de la región motriz de la corteza, irían sin interrupción á dichos focos motores ; 2.º, *las indirectas*, ó sean las terminadas en el puente de Varolio, donde empalmarían, mediante colaterales y arborizaciones finales, con las células de los pedúnculos cerebelosos medios. La vía motriz así formada, constaría de tres neuronas : la motriz cortical, la pontal y la cerebelosa descendente de Marchi. De aquí el nombre de vía *cortico-ponto-cerebelo-espinal*, dado por van Gehuchten á este segundo camino de los impulsos voluntarios.

Las fibras cortico-espinales ó directas poseerían *función inhibidora* sobre los focos motores espinales; mientras que las cortico-ponto-cerebeloso-medulares tendrían acción tónica y provocarían la incitación motriz voluntaria.

La interrupción total de la vía piramidal, al nivel de la cápsula interna, interesa siempre ambas especies de fibras; por esto el efecto necesario es la parálisis blanda con exageración casi inmediata de los reflejos, puesto que suspenden su función las fibras tónicas y las inhibidoras.

La interrupción exclusiva de las fibras inhibidoras ó de la vía directa cortico-espinal en la médula, suscita rebajamiento del poder moderador de los reflejos, y predominio, por tanto, de la acción tónica de la vía indirecta. Habrá, por consiguiente, espasmos y contracturas, hipertonia, pero no parálisis, porque le queda á la voluntad, para influir en los centros motores de la médula, la vía tónica ó cortico-ponto-cerebelo-medular.

Una dificultad ofrece esta teoría. Es el hecho, bien establecido por recientes indagaciones, de que la interrupción de ambas vías motrices en lo alto de la médula (compresiones por fractura vertebral, hemisección medular, etc.), provoca la parálisis blanda con abolición de reflejos, siendo así que éstos, por faltar la acción inhibidora cerebral, deberían hallarse exaltados. Van Gehuchten contesta á esta objeción proponiendo una nueva hipótesis complementaria de la precedente. Según este sabio, el tono de las células motrices disminuiría considerablemente hasta hacer imposible los actos reflejos, siempre que todas las corrientes descendentes largas (cerebrales, cerebelosas y sensitivas medulares) que desembocan en las citadas neuronas quedan interrumpidas de un modo permanente.

La teoría de van Gehuchten ha granjeado la valiosa adhesión de Lugaro (1). Según este sabio, cada hemisferio cerebral ejerce, mediante el haz piramidal, una acción depresiva sobre el tono muscular y nervioso de la mitad opuesta del cuerpo, y á favor de la vía cortico-protuberancial (vía cortico-ponto-cerebelo-espinal de van Gehuchten), una acción directa y cruzada, pero tónica, sobre ambos lados.

La teoría de van Gehuchten, con las ampliaciones y correcciones hechas por Lugaro, explica la mayor parte de los hechos patológicos. Tiene,

le spasmodique et chez l'hémiplégique, *Journ. de Neurol. et d'hypnologie*, 1897. — A propos de la contracture post-hémiplégique. *Travaux du Laboratoire de Neurologie*, 1 fascicule, 1898. — Etat des réflexes et anatomie pathologique de la moelle lumbo-sacrée dans le cas de paraplegie flasque, &, *Travaux du Laboratoire de Neurologie*, 1 Fasc., 1898.

(1) E. Lugaro : Sui rapporti fra il tono musculare, la contrattura e lo stato dei riflessi. *Riv. di Patol. ner. e mentale*. Vol. III, fasc. 11, 1898.



sin embargo, el inconveniente de fundarse sobre datos anatómicos mal establecidos aún. La doble vía motriz, perfectamente determinada desde el puente para abajo, no lo está tanto desde el puente hacia arriba.

Van Gehuchten y Lugaro, al aceptar la duplicidad de la vía motriz en la porción subpontal, se apoyan en el hecho, al parecer demostrado por Déjerine (1), de que en el puente se termina un grupo de fibras motrices, nacido en la región temporal de la corteza cerebral (2.<sup>a</sup> y 3.<sup>a</sup> circunvolución temporal), y alojado por abajo en el quinto externo del pedúnculo cerebral; y además, en la observación de Pusateri (2), quien cree haber sorprendido las arborizaciones terminales de dichas fibras y sus conexiones con las células pontales, cuyos axones se continúan, según hemos demostrado nosotros, con los pedúnculos cerebelosos medios. No pretendemos negar la existencia en el hombre de dicho haz cortico-ponto-cerebeloso-medular, como formación independiente del cortico-medular; haremos, empero, notar que en el gato, conejo y ratón, no hemos podido hallar rastro de él; quizá en estos animales no existe más que una especie de fibras motrices, las cuales no terminan en el puente, sino que pasan al bulbo para constituir el haz piramidal propiamente dicho. La conexión entre la vía motriz y el cerebelo, se efectuaría, como hemos expuesto más atrás, á favor de colaterales nacidas en ángulo recto de la citada vía piramidal, y arborizadas en torno de los elementos pontales. En algunos tubos, conforme hemos hecho notar recientemente (3), la colateral es más gruesa que el resto de la fibra, con lo que la vía cortico-cerebelosa resulta dominante sobre la cortico-medular, predominio que acaso pueda defenderse para todas ó la mayor parte de las fibras piramidales, dado que la suma de las secciones de las varias colaterales nacidas del curso de éstas, supera en mucho al área del tallo terminal.

En suma: hay motivos para sospechar que existe una sola especie de fibras motrices supra-pontales; pero á partir del puente, la vía motriz se bifurca: una parte, la principal del impulso, marcha al cerebelo por las citadas colaterales y pedúnculos cerebelosos medios, para, después de alcanzar los corpúsculos de Purkinje, descender á la médula espinal y arribar á los focos motores; y la otra marcha sin interrupción á los focos motores de la médula.

Si esta disposición se confirma (la existencia de dichas colaterales ha sido, independientemente de nosotros, observada por Held y recientemente por Pusateri), el esquema de van Gehuchten no puede sostenerse, ó será preciso modificarlo profundamente. Sin ánimo de acertar, porque el problema es obscuro, y faltan seguramente aún datos positivos para edificar una hipótesis algo segura, nosotros propondríamos la siguiente explicación del mecanismo de la vía piramidal y de los fenómenos provocados por su interrupción. Pero esta explicación implica la admisión de las siguientes proposiciones:

1.<sup>a</sup> La vía piramidal puede estimular los focos motores, mediante co-

(1) Déjerine: Sur l'origine et sur le trajet intracerebral des fibres de l'étage inférieur du pied du péduncule cerebral. (*Memoires de la Société de Biol.*, séance de 30 Dec. 1893).

(2) Pusateri: Sulla fina anatomia del ponte di Varolio nell uomo. *Rev. di patol. nervosa e mentale*. Vol. I, fasc. I, 1896.

(3) S. Ramón y Cajal: *Rev. trim. microgr.*, vol. III, 1898.

rrientes de varia intensidad : a), con impulsos débiles inconscientes, por los cuales la corteza psico-motora colabora en todo reflejo ; b), con corrientes más enérgicas ó impulsos motores voluntarios, y por consiguiente, conscientes ; y c), con descargas de gran intensidad, por cuya virtud el cerebro es dueño de suprimir ó moderar muchos reflejos. En estado normal, todos estos impulsos marchan por ambas vías motrices, directa é indirecta ; pero la corriente principal deriva por la vía indirecta ó cortico-ponto-cerebelo-medular, gracias al predominio en diámetro total de las colaterales pontales sobre los tallos de que brotan : la corriente menos intensa, marchará derechamente por la vía cortico-medular. Ambas corrientes, directa é indirecta, son excitadoras, pero la que pasa por el cerebelo posee, además, carácter tónico.

2.<sup>a</sup> Conforme más ó menos tácitamente han defendido Pierret, Sternberg, Marquez y otros, siempre que una fibra nerviosa es cortada, aumenta la carga ó tensión de las ondas por encima de la sección, es decir, entre ésta y las células de origen, y aun en todas las neuronas afluentes al aparato colector de la célula mutilada.

3.<sup>a</sup> En todo conductor nervioso ó protoplasmático, la cantidad de la corriente que por él circula guarda relación con el diámetro, es decir, que si un tallo terminal es mucho más delgado que la suma de las colaterales brotadas en su porción inicial, dichas ramas absorberán la mayor parte de la corriente.

4.<sup>a</sup> Como suponen Fränkel (1) y Onuf, los focos medulares se hallan estrechamente subordinados al cerebelo, del cual podrían recibir una cierta carga de corriente determinante del tono de las células motrices. Análoga influencia tendrían, según quiere van Gehuchten (2), los focos bulbares y medulares superiores. Suprimiendo la acción tónica de todos estos focos superiores, la neurona motriz sería incapaz de reflejismos, por resultar insuficiente para ello la carga aportada por las fibras sensitivas directas é indirectas (3).

Admitidas estas proposiciones, pueden explicarse los fenómenos patológicos siguientes :

a) La parálisis blanda producida por la interrupción de la cápsula interna se explica porque, con esta interrupción, habrá quedado sin efecto,

(1) *Fränkel* : *Newyork Neurological Society*. Avril, 1897.

(2) Es claro que no damos esta fórmula sino como un supuesto más ó menos verosímil y aproximado, siendo probable que la intensidad de la corriente disminuya menos rápidamente que el diámetro de los conductores, gracias al fenómeno de la avalancha ; pero esto afectaría poco á la esencia de la hipótesis que exponemos.

(3) En pro de esta acción tónica de unos focos nerviosos sobre otros, hablan también los experimentos de Belmondo y Oddi, que han disminuído la excitabilidad de las raíces motrices de la médula, cocainizando las raíces sensitivas para impedir la llegada de impulsos periféricos, y las de Tomasini que ha visto disminuir mucho la excitabilidad de la corteza motriz cuando, sobre la mitad opuesta de la médula, se cortan una ó muchas raíces posteriores. Véase :

— *Belmondo et Oddi* : *Ricerche sperimentali intorno all'influenza delle radici spinali posteriori sull'eccitabilità delle anteriori*. *Riv. speriment. di fren.*, XVI, 1890.

— *Tomasini* : *L'eccitabilità della zona motrice dopo la recisione delle radici spinali posteriori*. *Lo sperimentale*, 1894, 295-315.

tanto la influencia cortico-cerebelosa medular ó tónica, como la cortico-medular ó meramente excitadora ;

b) El aumento de los reflejos y las contracturas, algún tiempo después de la lesión, serán achacables al exceso de corriente sensitiva, no absorbida por el cerebro ni reflejada, por tanto, en reacciones motrices voluntarias. Esta hipertonia se comprende tanto mejor, cuanto que, habiendo quedado relacionados los focos motores medulares con el cerebelo (mediante el fascículo de Gowers y el haz de Flechsig), éste, cuya autonomía y poder tónico crece quizá á medida que falta la acción del cerebro, continúa descargando sus corrientes reflejas en la médula ;

c) La supresión de todo reflejo tras la sección medular superior, se esclarece por la cesación de la influencia tónica cerebelosa, cuyas corrientes reflejas descendentes (vía de Marchí) no pueden alcanzar ya á los referidos focos motores ;

d) Los espasmos y contracturas sin parálisis, sobrevenidos á consecuencia de la lesión de la vía piramidal en la médula, podrán comprenderse considerando que ahora, por restricción del campo de expansión del estímulo voluntario, se producirá exceso de acción tónica del cerebelo, dado que toda la corriente llegada del cerebro escapará por las laterales pontales á la vía ponto-cerebelo-medular ;

e) Por último, cuando, por ablación del cerebelo, el impulso voluntario desciende no más que por la vía cortico-medular, el resultado será, no la parálisis, sino la falta del tono muscular y la ausencia de la coordinación de los movimientos necesaria á la equilibración del tronco y cabeza.

## CAPÍTULO XX

### HISTOLOGÍA COMPARADA DE LA MÉDULA ESPINAL

Expuesto el plan fundamental de la médula de los mamíferos, debemos consagrar ahora algunas páginas al estudio de este órgano en los vertebrados inferiores.

El sistema nervioso es un aparato de relación de los diversos órganos y tejidos, puesto al servicio de la conservación de la vida y de la especie. La forma, extensión y estructura de este aparato, han de subordinarse á la organización de los órganos con los cuales mantiene más estrechas conexiones. De presumir es, por tanto, que, en este examen comparativo de la médula, hallemos, por acomodación á la extensión y forma de los músculos y vísceras, al número de las metameras y antimeras, al área sensible de la piel y de las mucosas, á la variable forma de los aparatos de defensa y ofensa en cada animal, cambios importantes en el modo de distribución de la substancia blanca y gris, número de focos de ésta y morfología y posición de las neuronas y fibras nerviosas. Semejantes diferencias de organización implican necesariamente acomodamientos funcionales, pues se comprende bien, que, dentro del mecanismo substancial de la médula, deben variar para cada tipo de vertebrados el número, rapidez y complicación de los reflejos.

Si nuestro conocimiento de la significación fisiológica de la forma, dimensiones y estructura de los corpúsculos medulares fuera más completa, la citada correlación entre el centro rector y los órganos regidos, debiera permitirnos adivinar, por la mutación acaecida en la organización medular, la particularidad extranerviosa á que responde; pero esto rara vez es posible, debiendo confesar que, hoy por hoy, ignoramos la significación de muchas singularidades de estructura, tales como la existencia, en los peces, de las fibras colosales de Mauthner, el plexo perimedular de reptiles y batracios, los corpúsculos colosales funiculares de peces y urodelos, etc.

#### AMFIOXUS

En este animal, la médula espinal ostenta particularidades muy interesantes que la alejan extremadamente del eje raquídeo de los vertebrados superiores.

Su forma exterior es la de un prisma de tres facetas con aristas redondeadas. En ella no aparecen surcos, pero sí raíces anteriores y posteriores. En cambio, hecho singular, faltan los ganglios raquídeos.

La estructura de la médula del amfioxus ha sido esclarecida, en cuanto cabe serlo con los métodos comunes de coloración, por Owsjanikow (1), Stieda (2), Langerhans (3), Rolph (4), Rohon (5) y Rohde (6). De estas exploraciones, y con especialidad de las concienzudas y minuciosas de Rohde, haremos aquí un conciso extracto.

Un corte transversal coloreado por el carmín, de dicho órgano, presenta tres cosas: 1.<sup>a</sup>, el epéndimo en forma de rendija antero-posterior, revestido por células epiteliales radiales análogas á las de la médula embrionaria de los mamíferos; 2.<sup>a</sup>, una delgada capa antero-posterior de substancia gris, ó, mejor dicho, una serie discontinua de células nerviosas, emplazadas por fuera del epéndimo y casi entre los mismos cuerpos de las células epiteliales; y 3.<sup>a</sup>, una masa espesa de substancia blanca, extendida por casi todo el espesor de la médula (faltan las astas de substancia gris) y constituida por infinidad de tubos finos y algunas pléyades de tubos gruesos, todos exentos de vaina medular como en los invertebrados.

El epitelio es la única neuroglia del Amfioxus (Nansen y Rohde), consistiendo en células alargadas, cuyos núcleos residen en torno de la cavidad central, y cuyas expansiones radiales cruzan la substancia blanca, terminándose, á favor de ensanchamientos cónicos, en la periferia medular.

En la substancia blanca falta la diferenciación de cordones, advirtiéndose, entre los paquetes de tubos, tabiques separatorios formados por las radiaciones de las células epiteliales y por infinidad de expansiones dendritas de los corpúsculos nerviosos. Hemos dicho que existen fibras finas y gruesas. Entre estas últimas son dignas de mención: una colosal, impar, situada al nivel de la substancia blanca anterior (su diámetro, según Kölliker, llega á 26  $\mu$ ); y otras menos espesas, dispuestas en tres grupos pa-

(1) *Owsjanikow*: Ueber das Centralnervensystem des Amphioxus lanceolatus (*Bull. de l'Acad. imp. des Sciences de Saint-Petersbourg*), 1868, Tomo XII.

(2) *Stieda*: Studien uber den Amphioxus lanceolatus (*Memoires de l'Acad. imp. des Sciences de Saint-Petersbourg*), Tomo 19, 7<sup>e</sup> serie, 1873.

(3) *Langerhans*: Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. XII, 1876.

(4) *Rolph*: Untersuchungen uber den Bau der Amphioxus. *Thèse*, Leipzig, 1876.

(5) *Rohon*: Untersuchungen uber Amphioxus lanceolatus (*Denkschr. der Kaiserl. Akad. der Wissensch.*), Wien, 1882.

(6) *Rohde*: Histologische Untersuchungen ueber das Nervensystem von Amphioxus lanceolatus (*Zoologische Beiträge, herausgegeben von Schneider*), Bd. II H. 2, 1888.

res, distinguidos por Rohde en grupo *ventral lateral* (fig. 164, G), *ventral interno* y *dorsal*.

En fin, las neuronas poseen forma de pera ó de botella con una expansión dirigida á la periferia y ramificada en los tabiques de la substancia blanca. Bajo el aspecto del tamaño, podrían distinguirse estas células en gigantes, medianas y pequeñas, y por sus conexiones en sensitivas, cordo-nales y motrices. He aquí lo que, sobre las propiedades de estos corpúsculos, nos enseñan las observaciones de Retzius, que ha aplicado con fortuna el método de Ehrlich al estudio de los mismos (1).

a) *Células sensitivas*.—Retzius ha descubierto en el amfioxus un hecho de gran importancia, á saber: que las células sensitivas correspondientes

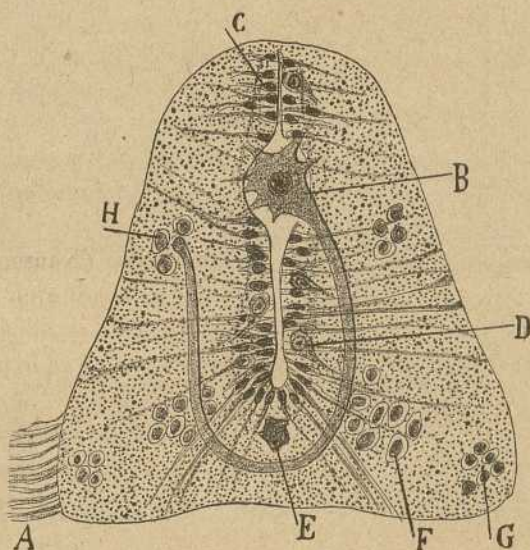


Fig. 164.—Corte transversal de la médula del amfioxus (figura combinada de dibujos de Rohde).—A, Raíz anterior; B, célula gigante; C, células ependimales; D, corpúsculos nerviosos pequeños; E, tubo colosal impar; F, grupo ventral interno de tubos gruesos; G, grupo externo; H, grupo dorsal.

á las de los ganglios raquídeos de los mamíferos residen en dicho animal dentro de la médula: la raíz posterior no es, pues, homóloga de la sensitiva de los mamíferos, puesto que representa, no la rama interna de las células ganglionares, sino la prolongación externa ó periférica. Son tales corpúsculos sensitivos intramedulares, fusiformes, oposito-polares y se hallan dirigidos casi horizontalmente de delante atrás.

De sus dos expansiones, una emerge de la médula, para formar la raíz posterior (fig. 165, B), y la otra se dirige á la substancia blanca, donde se

(1) G. Retzius: Zur Kenntnis des Centralnervensystem von Amphioxus lanceolatus. *Biologische Untersuchungen*. N. F. Bd. II, 1891.

déscomponen en dos ó más ramas que se consumen en los tabiques de esta substancia. De la rama periférica ó radicular sale á menudo una dendrita ramificada en sentido longitudinal en la substancia blanca posterior. Puede verosímilmente considerarse la rama interna de este corpúsculo bipolar como la homóloga de las raíces posteriores de los vertebrados, sólo que en el amfioxus, en vez de bifurcarse, suele ramificarse desde luego, engendrando una complicada arborización terminal. Heimans y van der Stricht, que han confirmado en el embrión de amfioxus (método de Golgi) esta descripción de Retzius, explican la posición intramedular de las células sensitivas por la retención, en la época embrionaria, de los gérme-

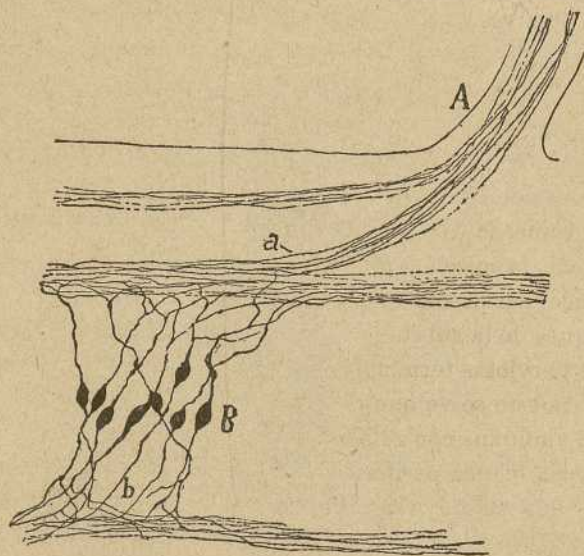


Fig. 165.—Vista longitudinal de la médula del amfioxus. Células sensitivas coloreadas por el método de Ehrlich (Retzius).—A, Raíz sensitiva; B, células bipolares continuadas con ésta; a, conjunto de las expansiones radiales; b, prolongaciones destinadas á ramificarse en la substancia blanca.

nes gangliónicos sensitivos, los cuales, en vez de emigrar hacia afuera y adelante, quedarían cogidos dentro de la médula con los demás corpúsculos de la substancia gris.

*Células cordonales.*—Son numerosísimas, y entre ellas llaman sobre todo la atención ciertos elementos colosales, ya vistos por Stieda, pero mejor descritos por Rohde. Según Retzius, las células colosales afectan forma de frasco; poseen un cuerpo situado junto al epéndimo, y poco ó nada ramificado hacia adentro, y una gruesa expansión periférica, que se continúa con un tubo grueso de la substancia blanca de su lado ó del opuesto. En la primera parte de su camino, y en el momento de hacerse longitudinal, emite esta expansión principal ramas colaterales ramifica-

das en ambos lados de la médula, entre los paquetes de fibras nerviosas, colaterales que Retzius compara acertadamente con las dendritas ó expansiones accesorias de las neuronas de los invertebrados. Ignórase cómo terminan los axones.

Las células medianas poseerían propiedades semejantes, continuándose con tubos finos de la substancia blanca.

*Células motoras.* — Hasta hoy no se ha podido establecer de un modo indudable la continuidad de las raíces anteriores con neuronas especiales de la médula del amfioxus; no obstante, Heimans y O. v. der Stricht (1), se inclinan á creer que las células motrices están representadas por células colosales de expansión principal homolateral, la cual, después de largo trayecto longitudinal por la substancia blanca, á la que envía colaterales, emergería continuándose con un tubo de la raíz anterior. Dichos autores creen haber sorprendido alguna vez esta disposición en los embriones del amfioxus (método de Golgi).

En resumen; en el amfioxus se conserva en gran parte la disposición de las neuronas de los invertebrados; subsiste, en general, la forma monopolar del soma, la dislocación de las dendritas emergidas de la expansión principal, la ausencia de vaina medular, etc. Es de pensar también que el enlace nervioso-protoplásmico se verifica por contacto, al nivel de los tabiques de la substancia blanca, entre dichas dendritas dislocadas y las ramas nerviosas terminales de los corpúsculos sensitivos.

Por lo expuesto se ve que el único progreso importante acaecido en la médula del amfioxus con relación á los invertebrados, es la formación de una substancia blanca periférica y la construcción de un epéndimo limitado por un epitelio cuya significación funcional es en el fondo idéntica á la de la neuroglia medular de los vertebrados genuínos.

#### MIXINA Y PETROMIZON

A Nansen (2), y sobre todo á Retzius (3), debemos un buen estudio de la médula de la mixina, realizado con los métodos de Golgi y Ehrlich. En cuanto al petromizon, las observaciones de Freud (4), Ransom,

(1) *Heimans et O. van der Stricht*: Sur le système nerveux de l'Amphioxus. Bruxelles, 1898.

(2) *F. Nansen*: The structure and Combination of The Histological Elements of The Central Nervous system. *Bergens Museum Aarsberetning for 1886*. Bergen, 1887.

(3) *Retzius*: Zur Kenntniss des centralen Nervensystems vom Myxine glutinosa. *Biolog. Unter. F. Bd. II*, 1891.

(4) *Freud*: Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von Ammocoetes (*Petromyzon Planeri*). *Sitzungsber. d. Wien.*, 1877. Abfh. III. — Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. *Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. Wien.*, 1888.



d'Arey y Thompson (1), de Retzius mismo, han establecido los datos más importantes. De todos ellos haremos breve reseña.

**Mixina.** — La médula de este animal es fuertemente aplastada de adelante á atrás, y contiene en su interior una hoja transversal de substancia gris bien caracterizada, dispuesta en dos bandas laterales delgadas que contienen, asociados sin orden, las células nerviosas y los corpúsculos neuróglícos.

Las *células nerviosas* son ovóideas, fusiformes y aun multipolares. Según Retzius, casi todas poseen una dendrita dirigida hacia adentro y arborizada, al parecer, en la substancia gris; y otra robusta, orientada hacia la periferia, largo trecho indivisa y ramificada no más en el espesor de la substancia blanca y bajo la *pia*, en cuyos parajes engendra plexos

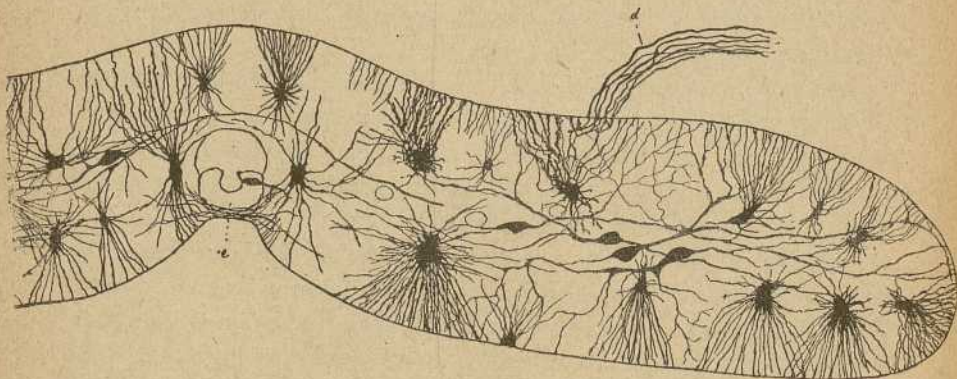


Fig. 166. — Corte transversal de la médula de la mixina glutinosa, según Retzius. Método de Golgi. — *e*, Ependímo; *d*, raíz sensitiva. En el eje de las aletas medulares se ven las neuronas, y la neuroglía en las fronteras de la substancia blanca.

fibrilares muy tupidos. El axon, que brota de esta prolongación periférica, á veces en plena substancia blanca, recoda bruscamente para continuarse con un tubo de ésta (Retzius). No ha sido posible reconocer las neuronas motrices. En suma, las células de la mixina corresponden aun por su morfología á las de los invertebrados, puesto que todavía las dendritas proceden en su mayor parte de la expansión principal.

Las *células neuróglícas* corresponden á los dos tipos de los vertebrados superiores: unas representan corpúsculos ependimales legítimos, y otros células neuróglícas. Estas habitan de preferencia en el contorno interno de la substancia blanca y están provistas de un penacho de hilos terminados bajo la *pia*, mediante engrosamientos (fig. 166).

(1) V. B. Ransom and. Thompson: On the spinal and visceral nerven of Cyclostomata. Zool. Anzeiger, 9 Jahrg., 1886.

La mixina contiene ya ganglios raquídeos genuínos, cuyas células, según ha demostrado Retzius (1), son en gran parte bipolares, exhibiendo también transiciones entre la bipolaridad y la monopolaridad. La raíz posterior, conforme descubrió Nansen, se bifurca en la sustancia blanca, engendrando rama ascendente y descendente. Las colaterales de la sustancia blanca parecen faltar; Retzius, al menos, no ha podido descubrirlas.

*Petromizon*. — También en este vertebrado muéstrase la médula muy aplanada y de forma semejante á la de la mixina. La sustancia blanca (que no es blanca en realidad sino gris), consta de tubos exentos de mielina, entre los que se distinguen, unos finos y medianos muy numerosos, y otros de talla colosal ó *tubos de J. Müller*, del nombre del autor que

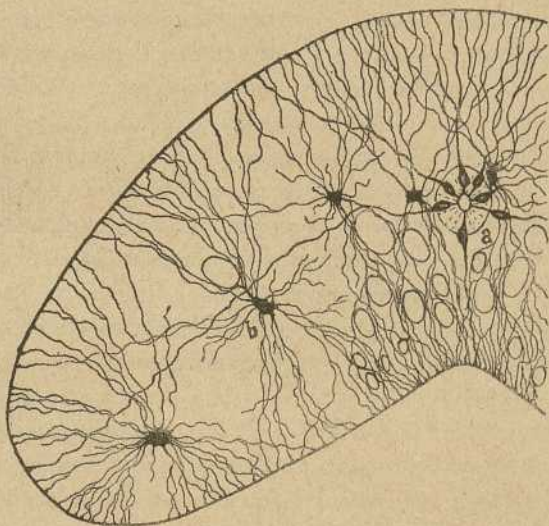


Fig. 167.—Corte transversal de la médula espinal de la lamprea (*Petromizon*) según Lenhossék (Método de Golgi).—*a*, epéndimo y células epiteliales; *b*, células neuróglícas.

los descubrió. Los más robustos yacen ordenados en dos grupos, por delante y á los lados del epéndimo. Kölliker afirma que los más espesos alcanzan un diámetro de 45 á 57  $\mu$ .

Según J. Mayer (2), que ha estudiado los tubos de Müller en el *Ammocoetes* ó larva del petromizón, estas fibras tendrían su origen en células colosales situadas en el bulbo, en el territorio de la comisura posterior, núcleo del motor ocular común y cerebro medio. Semejantes elementos, enlazados quizá con arborizaciones terminales de nervios sensi-

(1) Retzius : *Biologischen Untersuchungen*, N. F. Bd. III, 1890.

(2) P. Mayer : *Das Centralnervensystem von Ammocoetes*. *Anat. Anzeiger*, Bd XIII, n° 24, 1897.

tivos craneales, constituirían verosíblemente una vía sensitiva secundaria destinada á juntar los focos sensitivos superiores con los núcleos motores de la médula espinal. En los peces superiores, las células colosales de este género, yacen solamente en el territorio terminal del acústico.

La estructura de la substancia gris coincide, según resulta de las investigaciones de Freud (1), Ahlborn (2), Reissner (3), Langerhans (4), Retzius (5), Kölliker, etc., con la de la mixina. También aquí existen células nerviosas prolongadas y corpúsculos epiteliales y neuróglícos. Estos últimos residen, según Kölliker, tanto en la substancia gris como en la blanca.

A Freud se debe el conocimiento de un interesante hecho de estructura de la substancia gris medular del petromizon. Cerca del epéndimo, tienen su residencia ciertos corpúsculos gruesos bipolares, de cuyas dos expansiones, la interna parece perderse en la substancia gris, en tanto que la externa emerge de la médula, ingresando en la raíz posterior para formar una fibra sensitiva. No parecen ser estos corpúsculos células motrices de la raíz posterior, sino elementos ganglionares raquídeos, retenidos en la médula á semejanza de los ya referidos del amfioxus. Puesto que en el petromizon existen verdaderos ganglios raquídeos, resulta que la raíz posterior, en su porción post-ganglionar, se compone de las prolongaciones periféricas de los elementos bipolares y monopolares intragangliónicos, y de las prolongaciones externas de las células de Freud.

Estos curiosos elementos faltan en la mixina (Kölliker), aun cuando Ramson y Thompson han creído verlos también.

Las demás células de la substancia gris del petromizon, corresponden á los corpúsculos funiculares y á los motores. Estos últimos poseen talla considerable, habitan en las partes laterales de dicha substancia, y ostentan varias dendritas y un axon continuado con la raíz anterior (Reissner, Kölliker).

#### PECES SUPERIORES (TELEOSTEOS, SELACIOS, GANOIDEOS, DISPNOICOS)

La médula espinal de los peces superiores, reproduce ya en sus rasgos esenciales la de los mamíferos. Distínguense perfectamente en la substancia gris dos astas ó prolongaciones, la dorsal y la ventral, así como la re-

(1) *Freud*: Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln beim Ammocetes Planeri. *Wien. Sitzungsber.* 1877. Bd. 75. — Ueber Spinalganglien und Rückenmark von Petromyzon. *Ibid.* 1878, Bd. 78.

(2) *Ahlborn*: *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 39.

(3) *Reissner*: Beiträge zur Kenntniss der Rückenmarkes von Petromyzon fluviatilis. *Muller's Archiv.*, 1860.

(4) *Langerhans*: Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg, 1873.

(5) *Retzius*: *Loc. cit.*

gión gris comisural posterior. El asta ventral ofrece un gran desarrollo transversal, recordando todavía las fases filogénicas anteriores de la mixina y petromizon.

En la substancia blanca se ven tubos nerviosos medulados, dispuestos en paquetes y separados por tabiques de células epiteliales, en los cuales concurren gran número de expansiones de corpúsculos nerviosos. Al nivel de la línea media, muéstrase claramente un surco anterior, constituido por un repliegue de la *pia*, y un tabique medio posterior, formado por una lámina vertical de células epiteliales apretadas.

El examen histológico de la substancia gris, ha sido hecho, á favor de los más modernos métodos, por Retzius (1), von Lenhossék (2), van Gehuchten (3) y Martin (4).

De estas indagaciones se desprende que la médula de los peces encierra células nerviosas, pertenecientes á los tres tipos, motor, comisural y cordonal, y corpúsculos epiteliales. Neuroglia propiamente dicha, es decir, células en forma de araña, sin trazas de orientación radial, no existen todavía.

La disposición de las células epiteliales, que han sido bien impregnadas por Retzius y van Gehuchten en los teleosteos, coincide con la de los embriones de mamífero y con la que más adelante observaremos en los batracios y reptiles. Las citadas células tienen un cuerpo ovoideo situado junto al epéndimo, y un filamento periférico terminado bajo la *pia* á menudo por más de una rama. En su trayecto, y singularmente al nivel de la substancia blanca, esta expansión radial emite multitud de apéndices colaterales cortos, entre los cuales parecen residir los tubos nerviosos.

Las neuronas mejor conocidas son las del asta anterior, las cuales alcanzan talla considerable y poseen una forma variable (fusiforme, piriforme, triangular ó estrellada), en la cual domina un rasgo que se mantiene también en fases ulteriores filogénicas (médula de batracios y reptiles): entre las expansiones dendritas, figuran dos muy robustas que costean por dentro la substancia blanca del cordón antero-lateral, á la cual envían, nacidas casi en ángulo recto, multitud de ramitas alojadas entre los haces de tubos nerviosos y extendidas á menudo hasta la *pia-mater*. De semejante disposición resulta, que en los peces, el principal asiento de las dendritas es la trama intersticial de la substancia blanca, lugar donde de preferencia se ramifican también las colaterales nerviosas. Nótese que en

(1) Retzius : Die nervösen Elemente im Rückenmarke der Knochenfische. *Biol. Unter. N. F.* Bd. V. 1893.

(2) Lenhossék : Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. *Anat. Anzeiger.* Bd. 7, 1892.

(3) Van Gehuchten : La moelle epinière de la Truite. *La Cellule.* Tom. XI, 1 Fasc., 1895.

(4) Martin : *La Cellule*, vol. 11. 1 fasc., 1894.

los mamíferos y aves, las dendritas moran casi exclusivamente en la substancia gris, menos en la época embrionaria, en la cual se reproduce también la disposición antes mentada de peces, batracios y reptiles.

Menos se conocen las neuronas del asta posterior, particularmente las de la substancia de Rolando, que, dicho sea de pasada, parece hallarse poco desenvuelta en los peces. Consultando las Monografías de Retzius,

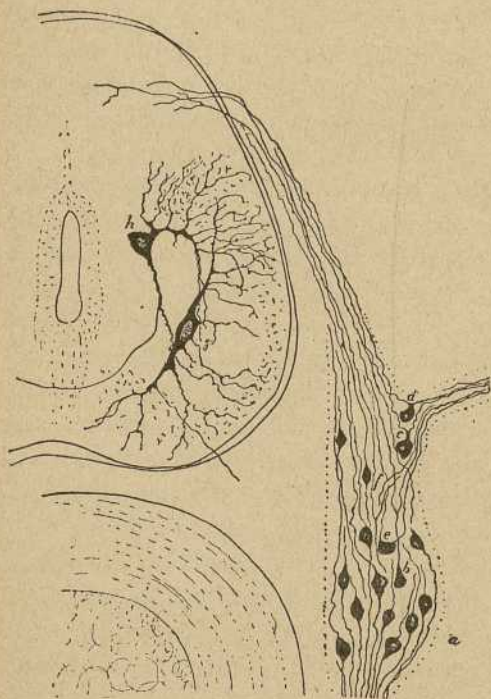


Fig. 168. — Médula y ganglios raquídeos del embrión de un selacio (*Pristiurus*) según v. Lenhossék — *a*, Porción anterior del ganglio raquídeo con células bipolares; *d*, *c*, *e*, células monopolares y de transición, cuya expansión periférica ingresa en el nervio sensitivo dorsal; *h*, *g*, célula comisural y motriz de la médula.

Los ganglios raquídeos contienen células bipolares provistas de una expansión gruesa dirigida á la periferia, y otra fina destinada á la médula. Lenhossék ha probado, sin embargo, que en los selacios (embriones de *Pristiurus*) existen también corpúsculos monopolares y tránsitos morfológicos entre éstos y los bipolares. Dichos elementos monopolares residen en las partes más posteriores del ganglio, y sus ramas periféricas constituyen un nervio sensitivo dorsal, nacido mucho antes de la formación del par raquídeo correspondiente (fig. 168, *d*). La existencia de las célu-

Lenhossék y van Gehuchten, se reconoce, sin embargo, que en el asta dorsal habitan neuronas genuínas, ya grandes, ya medianas, ora fusiformes, ora estrelladas, cuyo axon dirígese de preferencia á la comisura anterior. Por lo demás, estas células aparecen claramente en los cortes coloreados por la hematoxilina (fig. 169, E), en los cuales se muestran particularmente acumuladas cerca de la línea media y delante de la substancia de Rolando. A veces, como Retzius y van Gehuchten han reconocido, se hallan en plena comisura posterior unas robustas células fusiformes transversalmente dirigidas, y cuyo axon marcha, unas veces, á la comisura anterior, otras al cordón homolateral (van Gehuchten). El entrecruzamiento dorsal de las dendritas de éstos y otros corpúsculos, engendra una *comisura protoplásmica posterior*.

las bipolares, así como de formas de tránsito á la monopolaridad, ha sido también confirmada por van Gehuchten en la *Trutta fario*, y por Holmgren (1) en los selacios (*Raja*) y teleosteos (*Gadus*. u. A). Este último autor, que se ha servido del método de Ehrlich en los animales adultos, ha llamado, además, la atención sobre un detalle estructural interesante : al nivel del polo único ó doble de las células gangliónicas, se nota un anillo peri-somático intensamente coloreado de azul, y formado por ciertos engrosamientos de las fibrillas primitivas del axon; y encima del mismo se muestra un cemento coloreable por el nitrato de plata : á este cemento supra-anular, análogo al de las estrangulaciones de Ranvier de los tubos nerviosos, vendría á soldarse el extremo de la membrana más interna del tubo nervioso, verosímilmente la llamada vaina de Schwan.

La bifurcación de las fibras de las raíces posteriores, fue primeramente vista en los peces superiores por v. Lenhossék (selacios) (2) y Martin (3), (teleosteos). Después, van Gehuchten (4) en la trucha, von Lenhossék (5) en la raya, y Retzius (6) en el *Acanthias vulgaris*, confirmaron repetidamente este hecho, que puede elevarse á la categoría de ley estructural del eje cefalo-raquídeo. Las colaterales sensitivas ó del cordón posterior, han sido particularmente estudiadas por van Gehuchten.

Las raíces anteriores proceden de las grandes neuronas motoras del asta anterior. El axon que las engendra carece de colaterales y dimana, á menudo, del curso de una dendrita, reproduciendo, aunque menos acusada, la disposición antes mentada en la mixina y petromizon.

Expongamos ahora algunas particularidades de organización que, sin ser exclusivas de los peces, se muestran en esta clase de vertebrados singularmente desenvueltas.

**Comisura accesoria.**—Poseen los peces teleosteos dos comisuras anteriores : una delgada, situada delante del epéndimo, entre éste y la sustancia blanca, y otra más rica en fibras, la *comisura accesoria*, emplazada en el espesor del ala fisural del cordón anterior, el cual queda, por este motivo, partido en dos formaciones, superficial y profunda (fig. 169, B). La comisura accesoria, llamada también *transversa* ó de *Mauthner*, vista hace tiempo por Stieda y confirmada por Mauthner, Kölliker, Burck-

(1) *Holmgren* : Kurze vorläufige Mittheilungen über die Spinalganglien der Selachier und Teleostier. *Anat. Anzeiger*, n.º 8. Bd. XV, 1898.

(2) *Lenhossék* : *Loc. cit.* *Anat. Anzeiger*. Bd. 7, 1892.

(3) *Martin* : Contribution á l'étude de la structure interne de la moelle épinière chez le poulet et chez la truite. *La Cellule*. Tomo II, 1 fasc. 1894.

(4) *Van Gehuchten* : La moelle épinière de la truite. *La Cellule*. Tomo XI, 1 fasc., 1895.

(5) *V. Lenhossék* : Zur Kenntniss des Rückenmarkes des Rochen. *Beitr. zur Histol. des Nervensystem.* & Wiesbaden, 1894.

(6) *Retzius* : Ueber den Bau der Rückenmarkes des Selachier. *Biol. Unters.* N. F. Bd. VII, 1895.

hardt, Sanders, etc., consta, conforme resulta de las indagaciones recientes de Retzius, Lenhossék, van Gehuchten y Kölliker, de axones comisurales entrecruzados y destinados al cordón antero-lateral. Según van Gehuchten, contendría, además, colaterales entrecruzadas del cordón anterior y algunos apéndices protoplásmicos, por lo demás, ya indicados por

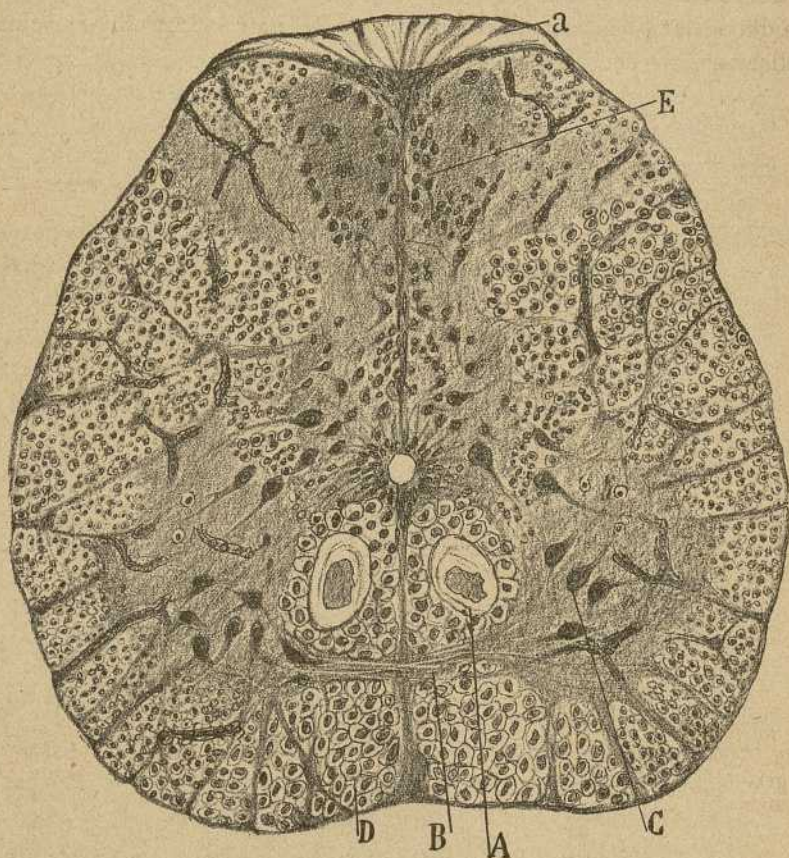


Fig. 169.—Corte transversal de la médula espinal de un teleosteo joven (*Cyprinus carpio*). Coloración con hematoxilina. — A, Tubo colosal ó de Mauthner; B, comisura accesoria; D, tubos robustos del cordón ventral (porción anterior); C, células motrices piriformes; E, pequeñas neuronas de la parte interna de la substancia de Rolando; a, cabos salientes de las células epiteliales.

Lenhossék en su estudio de la médula de la raya. En suma, la comisura transversa ó accesoria corresponde enteramente á la comisura anterior de los mamíferos.

**Fibras de Mauthner.**—A favor de la citada comisura accesoria queda, conforme dejamos expresado, dividido el cordón en un haz anterior superficial y otro profundo (*haz dorsal* del cordón anterior, según van Gehuchten). Este fascículo encierra los tubos más gruesos de la substancia

blanca, entre los cuales destacan dos fibras meduladas colosales (fig. 169, A) que, en honor de su descubridor, se designan *tubos de Mauthner*. Tales robustos tubos se hallan en casi todos los teleosteos, faltan en los plangiostomos, y corresponden evidentemente á los tubos de Müller de los ciclostomos. Deiters y Stieda pusieron de manifiesto que tales fibras se entrecruzan en el bulbo, en cuyos focos acústicos, si hemos de dar fe á los datos arrojados por las investigaciones de Goronowitsch y Burckhard hallaríanse las células gigantes de origen.

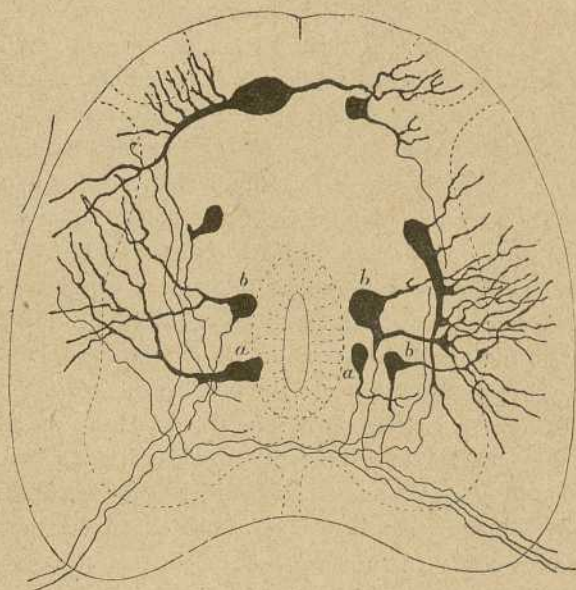


Fig. 170.—Médula del embrión de la trucha según van Gehuchten (Método de Golgi).—*a* y *b*, células motrices. La gruesa célula posterior corresponde á los elementos dorsales medios de van Gehuchten.

**Células sensitivas intramedulares.**— Hemos mencionado ya el descubrimiento hecho por Freud en el petromizón de células nerviosas sensitivas, una de cuyas expansiones ingresa en la raíz posterior. Pues bien, células semejantes han sido halladas por Rohon en la trucha (1) y confirmadas por van Gehuchten (2), que las ha coloreado por el cromato argéntico.

(1) Rohon: Zur Histiogenese des Rückenmarkes der Forelle. *Sitzungsber. de Math.-Phys.-Classe d. Bayer. Akad.*, 1884.

(2) Van Gehuchten: Les cellules de Rohon dans la moelle epinière et la moelle allongée de la Truite. *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*. 1895, p. 495-519.

— Contribution à l'étude des cellules dorsales (Hinterzellen) de la moelle epinière des vertebres inferieurs. *Bulletins de l'Acad. roy. de Belgique*, 3<sup>e</sup> serie. Tomo 34, 1897.



Tales elementos yacen en el asta dorsal, afectan figura monopolar y la expansión única se bifurca, engendrando una rama fina continuada con una fibra del cordón posterior y una rama gruesa que ingresa en la raíz sensitiva.

**Células gigantes funiculares.**—Las investigaciones de Studnicka (1), Beard (2), Dahlgren (3), Tagliani (4), van Gehuchten (5), Kolster (6), Sargent (7) y otros, han probado la existencia, en la médula de los peces, de otras células colosales residentes en la substancia gris del asta posterior.

En la perca, menciona Kolster la presencia de células colosales en la línea media posterior, por bajo de la *pia*, constituyendo una hilera vertical, disposición hallada también recientemente por Sargent en el *Ctenolabrus caeruleus*. La talla de estos ó de parecidos elementos sube, según Tagliani, en la *Solea impar*, á 200  $\mu$  y en el *Lophius piscatorius* á 500  $\mu$ . El axon ingresa, al parecer, en la substancia blanca, donde se torna longitudinal. Sobre su suerte final sólo conjeturas pueden hacerse. Para Dahlgren y Tagliani, que han estudiado dichas células en la *Solea impar* y *Pleuronectes americanus* respectivamente, el axon marcharía en definitiva á las raíces posteriores, mientras que Beard fluctúa en considerarlas motoras ó sensitivas, bien que en su último trabajo parece inclinarse, aunque sin pruebas suficientes, en este último sentido. Finalmente, P. E. Sargent, que ha visto éstas ó semejantes células en la médula del *Ctenolabrus caeruleus*, las describe como dotadas de una expansión principal, descompuesta en dos ramas, una ramificada en la substancia gris, y con caracteres de dendrita, y otra con propiedades de axon, no medulada, que ascendería por la substancia blanca para salir con la raíz del quinto par ó trigémino. Vendrían, pues, á ser las referidas células un foco motor medular de la raíz centrífuga del nervio trigémino.

Es singular el hecho señalado por diversos autores, de que en algunos peces ciertas células colosales no persisten en el estado adulto (*Raja*, *Aci-*

(1) Studnicka: Ein Beitrag zur vergleichenden Histologie und Histogenese der Rückenmarkes. *Sitzungsber. der wiss. math. natur. Classe.*, 1895.

(2) Beard: The transient ganglion cells an their nerves in *Raja batis*. *Anat. Anzeiger*, 1892.

(3) Dahlgren: The giant ganglion cells in the spinal cord of the order Heterosomata cope, &. *Anat. Anzeig.* Bd. 13, 1897.

(4) Tagliani: Ueber die Riesennervenzellen im Rückenmarken von *Solea impar*. *Anat. Anzeig.* Bd. 15, n° 13, 1898.

— Véase también Tagliani: *Mon. zool. ital.* Vol. 8, 1897, n° 264.

(5) Van Gehuchten: *Loc. cit.*

(6) Kolster: Ueber bemerkwerthe Ganglienzellen im Rückenmark von *Perca fluviatilis*. *Anat. Anzeiger*, n° 9, 1898.

(7) Porter, Edward Sargent: The giant Ganglion Cells in the spinal Cord of *Ctenolabrus caeruleus* Stoier. *Anat. Anzeiger.* Bd. XV, 1898.

*penser*, *Salmo*, *Trutta*, etc.), representando disposiciones embrionarias destinadas á desaparecer ó á transformarse profundamente. Parecido fenómeno ocurriría, según Burckhardt (1) y Studnicka, en las larvas de batracio, en las cuales también van Gehuchten ha logrado impregnar los referidos elementos, que describe, no como sensitivos, sino como de *significación funicular*.

Repasando la estructura medular de todos los géneros de peces, hallaríamos otras muchas particularidades, cuyo puntual examen no cabe en

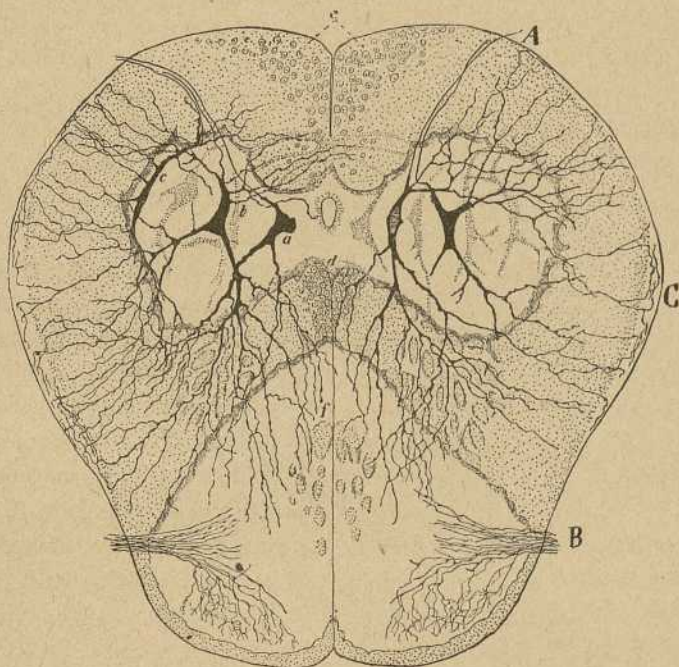


Fig. 171.—Corte transversal de la médula de la raya según Lenhossék (Método de Golgi).—A, radicales motrices (*a*, *b*); B, raíces sensitivas; C, plexo perimedullar; *d*, puente de substancia blanca que interrumpe la continuidad de la substancia gris.

el conciso estudio comparativo que nos hemos impuesto. Citaremos, empero, la singular disposición ofrecida por la substancia gris en la *Raja*, la cual, según figura Lenhossék, se divide en dos compartimentos, separados á favor de un tabique transversal de substancia blanca, construído por la fusión del cordón lateral detrás del epéndimo. En la raya, según muestra la fig. 171, tomada del trabajo de Lenhossék (2), las células mo-

(1) *Burckhardt*: Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen. *Arch. f. micros. Anat.* Bd. 34, 1888.

(2) *Lenhossék*: Beiträge zur Histologie des Nerven-systems &, II. Zur Kenntnis des Rückenmarkes der Rochen. Wiesbaden, 1894.

trices constituyen un plexo protoplasmático perimedular, y entre sus dendritas son interesantes las posteriores (*dendritas reflejas*), las cuales pasan al asta posterior cruzando el istmo de substancia blanca, para recibir el influjo de las colaterales sensitivas.

Todavía es más original la médula de los peces eléctricos (*Gymnotus electricus*). Según Fritsch (1), dicha médula carece de asta anterior, observándose solamente un núcleo central de células nerviosas voluminosas, situado detrás y al lado del epéndimo. Estos elementos parecen constituir con sus axones las raíces motoras.

#### MÉDULA DE LOS BATRACIOS

La médula espinal de los anfibios ha sido objeto de numerosas pesquisas. Aparte de las indagaciones ya antiguas de Kupffer, Reissner y Stieda, á las cuales se debe el conocimiento de la forma general de la substancia gris y blanca y el del tamaño y distribución de las células, etc., hay que mencionar las observaciones de textura emprendidas por Pedro Ramón (2), Cl. Sala (3), Lavdowsky (4) y Athias (5) en la rana y sapo, y las ejecutadas por Selavunos (6), Kölliker (7) y van Gehuchten (8), en los urodelos (triton, salamandra, siredon).

**Ecaudata** (*Rana, Bufo, etc.*).—Un corte transversal de la médula espinal de la *Rana* ó del *Bufo*, previa coloración con el método de Weigert (fig. 172), revela todas las partes esenciales de la médula de los mamíferos. La substancia blanca aparece separada en dos mitades por las fisuras anterior y posterior, y sus tubos nerviosos, en su mayoría medulados y de mediano calibre, se presentan distribuídos en grupos á favor de tabiques radiados donde el método de Golgi pone de manifiesto haces

(1) *Fritsch*: Weitere Beiträge zur Kenntniss der Schwach electr. Fische, Berlin, 1891. Die electric. Fische. I. *Malapterurus*, 1887. Das Gehirn und Rückenmark von *Gymnotus electricus*. *Sachs. und du Bois Reimond's Zitteraal*, Leipzig, 1891.

(2) *Pedro Ramón*: Las fibras colaterales de la substancia blanca en la médula de las larvas de batracio, *Gaz. Sanitaria de Barcelona*. 10 Octubre, 1890.

(3) *Cl. Sala y Pons*: Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona, Febrero, 1892.

(4) *M. Lavdowsky*: Vom Aufbau des Rückenmarks. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 38, 1891.

(5) *M. Athias*: Structure histologique de la moelle du têtard de la grenouille. *Bibliographie anatomique*. Tomo V, 1897.

(6) *Sclavunos*: Beiträge zur feineren Anatomie des Rückenmarkes der Amphibien. *Separatabdr. aus des Festschrift. d. 50 Jahr. Doktorjubiläum Prof. v Kölliker*. Leipzig. 1892.

(7) *Kölliker*: Handbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. Bd. II, 1882 y siguientes.

(8) *Van Gehuchten*: La moelle épinière des larves des Batraciens. (*Salamandra maculosa*). *Estrait. des Archives de Biologie*. Tome XV, 1897.

de colaterales y numerosos apéndices epiteliales divergentes. Los tubos más voluminosos yacen en el cordón anterior en sus límites interno ó fisural y ventral. Detrás del cordón anterior se repara una robusta comisura blanca, la cual, según ha demostrado Cl. Sala, contiene dos planos de fibras: el anterior ó de fibras gruesas, en su mayoría axones comisurales; el posterior, más espeso, compuesto de fibras transversales finas de naturaleza colateral. Falta la comisura accesoria de los peces, así como la pareja de tubos de Mauthner. El cordón posterior es ya muy robusto y presenta por delante y adentro una prolongación media ó fisural y hacia afuera una zona cuadrilátera ó triangular, constituida por tubos finos en su mayoría medulados, que corresponde á la *zona marginal* de Lissauer de la médula de los mamíferos (fig. 172, H).

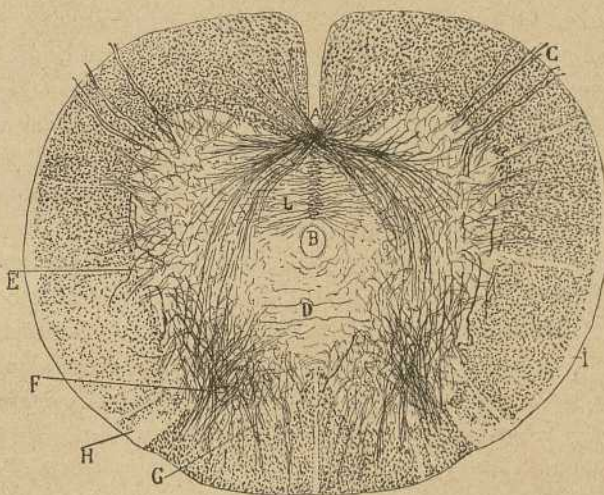


Fig. 172.—Corte de la médula espinal de la rana adulta (Método de Weigert-Pal) según Cl. Sala.—A, comisura de axones; L, comisura de colaterales; D, comisura posterior; C, raíces anteriores; H, zona de Lissauer; G, colaterales sensitivas; I, plexo perimedular.

La substancia gris alcanza un gran desarrollo, notándose ya en ella, con relación á la médula de los peces, dos importantes cambios: disminución transversal del área del asta anterior y mayor amplitud del asta posterior y substancia de Rolando. El territorio de la comisura gris ó posterior alcanza también gran desarrollo, hallándose cruzada de no pocos tubos medulares transversales.

Las células de la substancia gris afectan muy diversos tamaños: las más grandes son las motrices que se ordenan en un grupo llamado por Kölliker *latero-ventral*, por estar situado en la porción externa y anterior del asta ventral. Los corpúsculos situados por dentro del asta, constituyen el foco *mediano ventral* de este autor y son de talla mediana. Los

más pequeños habitan á los lados del epéndimo (*células laterales* de Kölliker) y en el asta posterior de (*células dorsales*). Athias distingue todavía, con la designación de *células marginales*, ciertos corpúsculos alargados, antero-posteriores, emplazados en la frontera de la substancia blanca.

A Cl. Sala debemos agradecer el primer análisis exacto, realizado con el método de Golgi, de la morfología y conexiones de las neuronas de la substancia gris (larvas de rana y bufo), así como de la disposición de las raíces y colaterales de la substancia blanca. Estos estudios han sido plenamente confirmados por Athias, que ha logrado también enriquecer nuestro conocimiento con algunos datos interesantes. Hé aquí un resumen del trabajo de dichos sabios.

Atendiendo al comportamiento del axon, clasifícanse las neuronas en *motrices*, *funiculares* y *comisurales*.

Las *motrices* son fusiformes (fig. 173, A), y se dirigen en sentido antero-posterior conservando todavía la disposición de sus homólogas de algunos peces, es decir, que del soma, así como de robustas dendritas polares, proceden infinidad de ramas que surcan todo el cordón antero-lateral y engendran debajo de la *pía* un plexo tupido extendido desde la fisura anterior hasta la zona de Lissauer. Este plexo, que corresponde al primeramente descubierto por nosotros en los reptiles (*plexo perimedular*), fue observado por Lavdowsky en la rana, pero sólo Cl. Sala ha sabido interpretarlo rectamente, describiéndolo como un entretegimiento de dendritas motoras libremente terminadas en la superficie medular, sin que se continúen, como quiere Lavdowsky, con ninguna fibra radicular ó motriz. Ciertamente existen en este plexo fibras nerviosas ramificadas, pero éstas proceden, conforme demostramos nosotros (1), de dos principales orígenes: de numerosas colaterales periféricas de la substancia blanca, y de ciertos axones de células comisurales, los cuales van por la fisura anterior, costeando la superficie del cordón antero-lateral, á cuyo plexo protoplásmico abandonan verosímilmente colaterales. Quizá, como Cl. Sala advirtió en algún caso, dicho plexo se enriquece también con ramillas colaterales brotadas de los axones motores (fig. 173, U). Finalmente, algunas dendritas internas cruzan la línea media por delante del epéndimo y generan la *comisura protoplásmica* (Cl. Sala).

Las células funiculares y comisurales se comportan esencialmente como en las aves y mamíferos. En la fig. 173, B, J, D, N, aparecen muchos de estos elementos cuyo axon suele bifurcarse en la substancia blanca generando una rama ascendente y otra descendente. Cl. Sala ha demostrado que las células comisurales habitan en ambas astas anterior y posterior; que los elementos de esta última representan, en su inmensa mayoría, cé-

(1) Cl. Sala: Estructura de la médula espinal de los batracios, etc., pág. 13 y siguientes, donde aparecen citadas nuestras observaciones sobre la construcción del plexo perimedular.

lulas funiculares de mediana talla, cuyos axones ingresan en la parte más posterior del cordón lateral (*nuestro manojo del asta posterior*), que, en fin, las células de la substancia de Rolando dirigen su cilindro-eje finísimo, ya al manojo del asta posterior, ya á los diversos segmentos del cordón posterior. En una palabra, Cl. Sala ha confirmado en los batracios

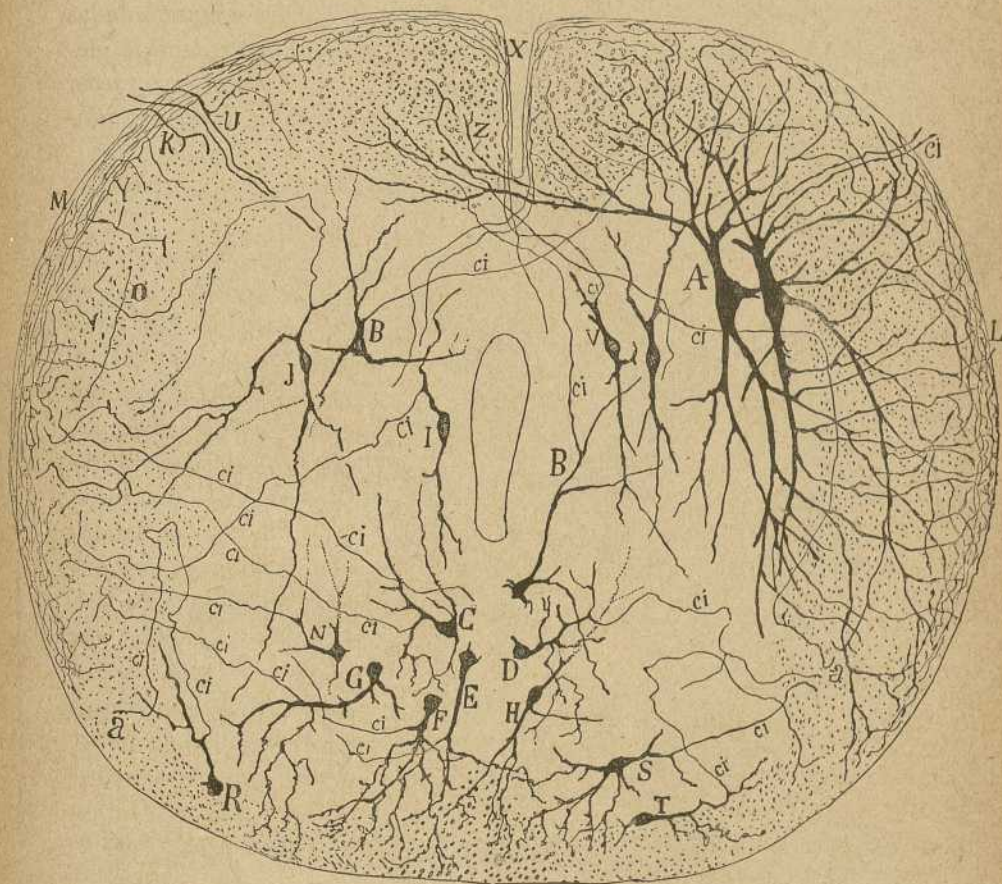


Fig. 173.—Corte transversal de la médula de una larva casi de término (*Bufo*) según Cl. Sala. Método de Golgi.—A, células motrices; B, neuronas comisurales; L, neuronas del cordón lateral; D, G, S, T, R, corpúsculos del asta posterior, cuyo axon va al manojo del asta dorsal; L, plexo perimedular; K, U, colaterales motrices; X, axones para el plexo perimedular; ci, cilindros-ejes.

los hechos substanciales de distribución de los axones de la substancia gris hallados por Golgi, nosotros, Kölliker, Retzius, Lenhossék y van Gehuchten, en el eje espinal de los mamíferos y aves.

Tocante á las células neuróglícas, los estudios de Cl. Sala, confirmados por Athias, son concluyentes (fig. 174, B, D). En las larvas muy tempranas, todos los elementos exhiben carácter epitelial, extendiéndose desde

el epéndimo á la superficie medular; pero en la rana adulta se distinguen ya dos tipos epiteliales: la *célula ependimal*, cuyo soma conserva su posición originaria, mas cuya expansión radial aparece atrofiada sin alcanzar la periferia (Lavdowsky, Cl. Sala, Athias); y la *célula epitelial dislocada*, representante de la neuroglia de los mamíferos, la cual posee un cuerpo situado en diversos planos de la substancia gris y erizado de cortos apéndices, y una robusta expansión radial, ramificada en penacho terminado bajo la *pia* mediante abultamientos cónicos. En la línea media anterior y posterior, se conservan las células ependimales sensitivas, constituyendo haces compactos, extendidos desde la cavidad central al fondo

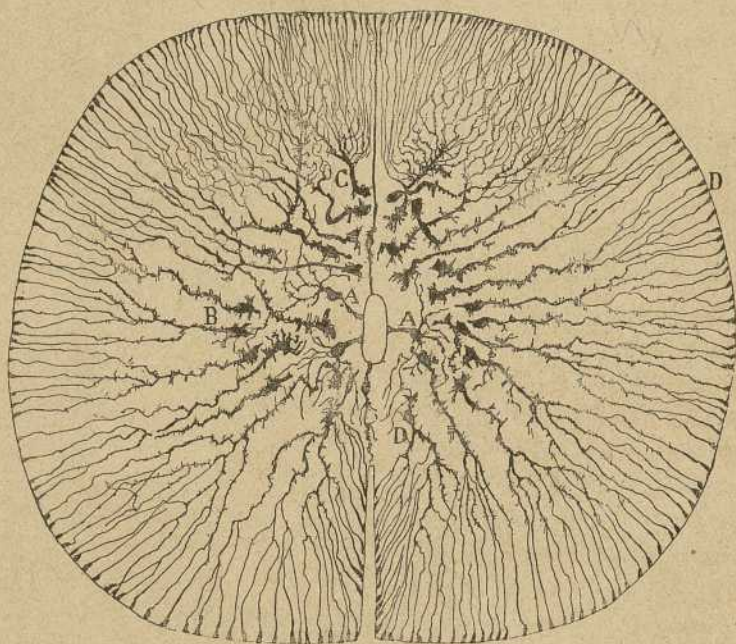


Fig. 174.—Células neuróglicas de la rana adulta según Cl. Sala.—A, células ependimales; B, células neuróglicas del cordón lateral; C, células del cordón anterior; D, conos terminales constitutivos de la basal externa.

de las cisuras. Contra el dictamen de Lavdowsky, que parecen compartir también Lenhossék y Kölliker, fundándose en la existencia en el espesor de la substancia blanca de núcleos coloreables por los métodos comunes, ni Cl. Sala ni Athias han encontrado astrocitos ó verdaderas células neuróglicas. Conforme hace notar cuerdamente este último sabio, la existencia de núcleos intrafuniculares en la rana adulta, nada prueba en favor de la naturaleza neuróglica de éstos, pues los tales se observan también en las larvas muy tempranas de batracio, en época en que positivamente no existen más que células ependimales. Por lo demás, Athias se inclina también á admitir la función aisladora de las células epiteliales, defendi-

da por P. Ramón y Cl. Sala, para lo cual se apoya en que las expansiones colaterales de estos corpúsculos, aparecen tanto más desarrolladas en la substancia gris, cuanto menos avanzada se halla la medulización de los axones y colaterales.

*Raíces posteriores.* — La bifurcación de las raíces sensitivas, meramente observada por mi hermano, que también sorprendió las colaterales (larvas de rana); pero hay que reconocer que hasta el trabajo de Cl. Sala no se tuvo una noticia precisa de la disposición de las raíces posteriores. Como se sabe, gracias á los trabajos importantes de Lenhossék, las células de los ganglios raquídeos de la rana son monopolares, y de las dos expansiones en que el tallo se descompone, la interna más fina ingresa en la raíz posterior. En las larvas muy tempranas de rana, Athias ha confirmado la ley de la bipolaridad originaria descubierta por His, habiendo sorprendido también, en fases sucesivas del desarrollo, la transición entre la forma bi y monopolar.

La rama interna del corpúsculo sensitivo, aborda el cordón posterior, en cuya superficie suele ya bifurcarse en rama ascendente y descendente (figura 175), pudiéndose reparar que, en muchos casos, una de éstas es más delgada que la compañera (Cl. Sala). Se mejante bifurcación no se verifica en el mismo paraje del cordón posterior para todas las fibras, cabiendo distinguir, según para los vertebrados superiores notaron ya Lissauer, Bechtêrew, Kahler, Obersteiner, Edinger, Lenhossék y otros, un haz interno y otro externo. El *interno* cruza las fibras del cordón posterior, y no lejos de la línea media produce la bifurcación; el *externo* dirígese hacia adelante y afuera, y acaba sobre todo en la zona de Lissauer, con cuyas fibras finas se continúa en gran parte.

*Colaterales sensitivas.* — Se disponen casi como en los mamíferos y aves, distinguiéndose un legítimo fascículo *sensitivo-motor* ó de colatera-

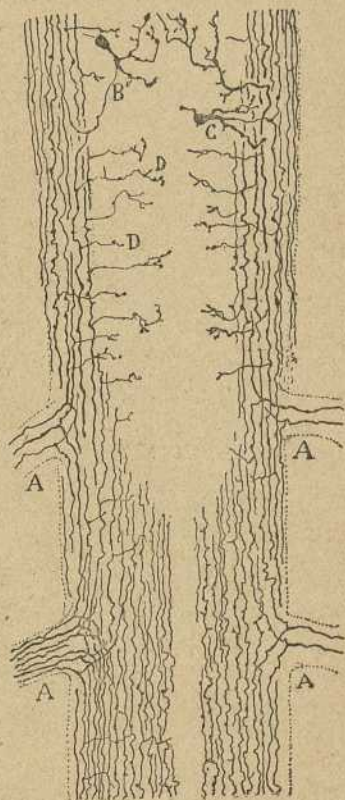


Fig. 175. — Corte tangencial posterior de la región dorsal de una larva de bufo. — A, raíces posteriores; B, axon de una célula funicular; C, otra célula funicular de axon dividido; D, colaterales rudimentarias del cordón posterior (según Cl. Sala).



les largas, varios haces ramificados en la substancia de Rolando y vértice del asta posterior, un haz comisural posterior (comisura gris), nacido en los manojos de Burdach y Goll del opuesto lado, etc.

*Colaterales funiculares.* — Distingúense también en la substancia gris, numerosas colaterales emanadas de todos los parajes de los cordones, y arborizadas en torno de las neuronas. Entre estas colaterales, deben mencionarse las generadoras del plexo que rodea las células motrices, las

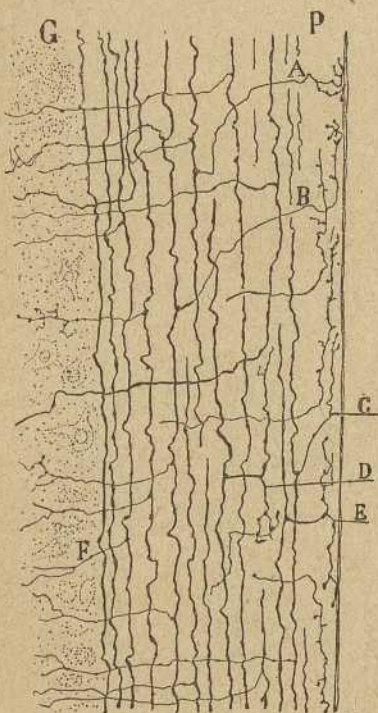


Fig. 176. — Corte longitudinal del cordón lateral de una larva casi de término (Rana). — A, B, C, E, colaterales externas ó periféricas; D, colateral intersticial; F, colaterales internas para la substancia gris.

de la comisura anterior (plano posterior de ésta); los dos manojos anterior y medio de la comisura dorsal (acaso fuera mejor decir planos de fibras, pues no siempre aparecen dispuestas en haces); las *colaterales intersticiales* y las *colaterales periféricas* del cordón lateral, señaladas por nosotros y Sala, y bien descritas por Athias (fig. 176). De la distribución de todas estas colaterales, resulta que las neuronas de la médula espinal de los batracios, reciben los impulsos nerviosos por dos parajes: por el soma y porción de las dendritas (colaterales sensitivas de preferencia) situada en la substancia gris; y por los apéndices protoplásmicos funiculares y perimedulares, puestos en contacto con las colaterales periféricas é intersticiales, es decir, con ramas emanadas de axones de neuronas funiculares y comisurales.

*Urodelos.* — De acuerdo en lo sustantivo con el plan estructural de la médula de la rana, la de la

*Salamandra*, *Triton*, *Siredon*, *Pleurodeles*, etc., revela una mayor simplicidad y un parentesco más estrecho con la médula de los peces superiores. Como demuestran las investigaciones de Stieda, Burckhardt y Kölliker, en el *Proteo*, *Geotritus* y *Triton*, apenas existe rudimento de un asta posterior; este territorio se muestra, sin embargo, bien marcado en el *Siredon* (Stieda) y en el *Pleurodeles Waltii* (Cajal). El asta anterior alcanza todavía gran desarrollo transversal á la manera de los peces, y en ella distingue Kölliker un grupo de células laterales notables por su talla, correspondiente á los corpúsculos motores de otros vertebrados, y un

grupo interno de más pequeños elementos situados junto al epéndimo.

En el corte de la fig. 177, correspondiente á la médula dorsal de un urodelo (*Pleurodeles Waltii*), pueden reconocerse las disposiciones esenciales de la médula de la rana. Llama, sin embargo, la atención la pobreza de tubos medulados de la substancia gris, la ausencia de una substancia de Rolando bien diferenciada, la invasión del asta posterior por numerosos haces de fibras nerviosas verticales, etc. En el cordón anterior falta la comisura accesoria, pero se ven á menudo dos tubos nerviosos desiguales algo más gruesos que los demás, que recuerdan las fibras colosales de Mauttner de los peces, particularidad señalada también en el siredon

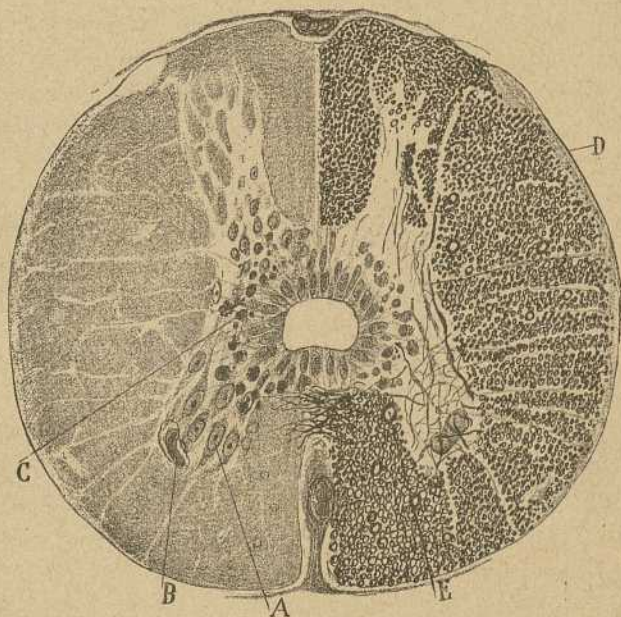


Fig. 177. — Corte de la médula dorsal superior del *Pleurodeles waltii* adulto (Método de Weigert-Pal y carmin).—A, células fusiformes motrices; B, capilar del asta anterior; C, células nerviosas pequeñas con gotas grasientas; D, limbo periférico correspondiente al plexo perimedular; E, tubo grueso del cordón anterior.

y tritón por Burkhardt, Slavunos y Kölliker. El plexo perimedular protoplasmático, hállase bien desarrollado, particularmente en la parte más posterior del cordón lateral.

La fina anatomía de la substancia gris de los urodelos, singularmente de sus larvas, ha sido estudiada, según dejamos dicho anteriormente, por O. Schultze (citado por Kölliker), que descubrió las bifurcaciones de las radiculares posteriores, así como las colaterales sensitivas en las larvas del siredon; por Slavunos, que ha demostrado, por el método de Golgi, tanto dichas bifurcaciones como las colaterales sensitivas y funiculares,

y que ha notado, además, la bipolaridad originaria de las neuronas ganglionares raquídeas (larvas de la salamandra y siredon); y últimamente por van Gehuchten, que ha confirmado en las larvas de salamandra muchos de los hechos referidos por Cl. Sala en la médula de la rana. Pero el trabajo de este sabio merece una mención más especial.

Van Gehuchten ha hecho un buen estudio de las células funiculares, confirmando la existencia de nuestras pluricordales (células de los cordones hecateromeros de van Gehuchten); ha detallado mejor que Sclavunos las colaterales de la substancia blanca las que distribuye, conforme hacen Cl. Sala y Athias, en colaterales para la substancia gris, colaterales para el plexo perimedular y colaterales intersticiales.

Vista la escasez de las primeras y el gran número de estas últimas, dicho sabio considera el contacto entre las intersticiales y los plexos protoplasmáticos de la substancia blanca, como el principal empalme de las neuronas medulares. Van Gehuchten llama, además, la atención sobre los siguientes hechos:

*Ausencia de colaterales largas ó sensitivo-motrices.* — Van Gehuchten, que no ha podido hallar estas colaterales, se inclina á admitir que no existen, lo que se explicaría por la gran longitud de las dendritas posteriores de las células motrices. Semejante disposición, que Athias ha creído notar también en las larvas muy jóvenes de rana, podría no ser definitiva, puesto que en la rana adulta y en los urodolos (*Pleurodeles Waltii*) el método de Weigert denuncia la existencia de algunas fibras medulares largas, nacidas en el cordón posterior y extendidas hasta cerca del foco motor. Tales fibras sensitivo-motrices aparecen asimismo en los dibujos de Cl. Sala y Kölliker.

*Ausencia de colaterales iniciales en los axones cordales y funiculares.* — Si semejante ausencia no representa una disposición embrionaria, revestiría cierta importancia, pues trazaría una divisoria neta entre la médula de los reptiles, aves y mamíferos, y la de los batracios y peces. Tampoco Cl. Sala y Athias han visto con certidumbre estas colaterales.

*Células dorsales gigantes.* — Las investigaciones de Burckhardt (1) y Studnicka (2), confirmadas por van Gehuchten, han puesto en evidencia en las larvas de triton, pelobates, salamandra, etc., la existencia de células gigantes situadas en la región dorsal de la substancia gris, y destinadas á desaparecer en la época adulta. Para van Gehuchten, tales elementos no serían sino corpúsculos cordales directos ó cruzados.

(1) *Burckhardt*: Histologische Untersuchungen am Rückenmark des Tritonen. *Arch. f. micr. Anat.* 1888. Bd. 34.

(2) *Studnicka*: Ein Beitrage zur vergleichenden Histologie und Histogenese des Rückenmarkes. *Sitzungber. d. Konigl. Böhmischen Gesellschaft. d. Wiss. Math. Natur. Classe.* 1895.

## MÉDULA DE LOS REPTILES

No ha sido objeto la médula de los reptiles de tantas exploraciones micrográficas como la de los batracios y peces. No faltan, sin embargo, algunas observaciones valiosas, entre las cuales merecen nombrarse las de Stieda (1), efectuadas con los métodos comunes (coloración con carmín); las de Schaffer (2), ejecutadas en el *Anguis fragilis* y *Tropidonotus* con el método de Weigert; las nuestras (3), recaídas en la *Lacerta agilis* y efectuadas con el de Golgi; las de Kölliker, realizadas en la *Lacerta ocellata* y en el *Testudo espec.* (4); finalmente, las más recientes y minuciosas de Retzius (5) y van Gehuchten (6), llevadas á cabo en el *Tropidonotus natrix* y *Anguis fragilis* con ayuda del método de Golgi.

Como revela la fig. 178, que reproduce un corte transversal, coloreado por el método de Weigert, de la médula superior del lagarto adulto, la disposición de las substancias blanca y gris se acerca mucho ya á la de las aves y mamíferos. Los cordones anterior, medio y posterior están bien diseñados y sus fibras meduladas son mucho más abundantes y finas que en los batracios y peces. Las fibras más gruesas residen en la porción ventral del cordón anterior (fig. 178), y, sobre todo, en el manajo dorsal ó profundo de éste, situado por detrás de la comisura accesoria. El conducto endependimial es muy delgado y yace en íntimo contacto con la substancia blanca del cordón anterior. La región de la comisura posterior, por cierto muy extensa, encierra muchas fibras finas meduladas, transversales, á veces dispuestas en haces. Así, en la región posterior dorsal superior del lagarto adulto, se presentan dos haces comisurales posteriores: uno situado inmediatamente por detrás del epéndimo (fig. 178, *d*) y formado verosímilmente por colaterales cruzadas del cordón antero-lateral, otro central arciforme (*c*), de concavidad posterior, constituido de colaterales sensitivas decusadas. También Schaffer reconoce tres porciones ó haces en la comisura posterior ó gris del *Tropidonotus*.

(1) Stieda: *Loc. cit.*

(2) Schaffer: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über Rückenmarksfaserung. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 38, 1891.

(3) S. Ramón Cajal: La médula espinal de los reptiles. Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. Barcelona, 1891.

(4) Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre, Aufl. Bd. 2, 6, p. 190, 1893.

(5) Retzius: Die embryonale Entwicklung der Rückenmarkselemente bei den Ophidiern. *Biol. Unters.* N. F. Bd. IV, 1894.

— Weiteres über die embryonale Entwicklung der Rückenmarkselemente der Ophidiern.

— Zur Kenntniss der Entwicklung der Rückenmarks von *Anguis fragilis*. *Biolog. Untersuchungen.* N. F. Bd. VIII, 1898.

(6) Van Gehuchten: Contribution à l'étude de la moelle épinière chez les vertébrés. (*Tropidonotus natrix*). *La cellule.* Tomo XII, 1 fasc., 1896.

A despecho de su organización superior, ofrece la médula de los reptiles dos rasgos de organización primitiva, á saber: la existencia de una *comisura accesoria* (fig. 178, C), enteramente semejante á la de los peces, y la presencia de un limbo perimedular granuloso, pobre en tubos medulados, que se ensancha notablemente en el cordón lateral, algo por detrás del arranque de la raíz anterior. (Fig. 178, e y 179, F).

En cuanto á la substancia gris, preséntase modelada en dos astas, ventral y dorsal. La ventral, muy ancha, contiene tres pléyades celulares, de

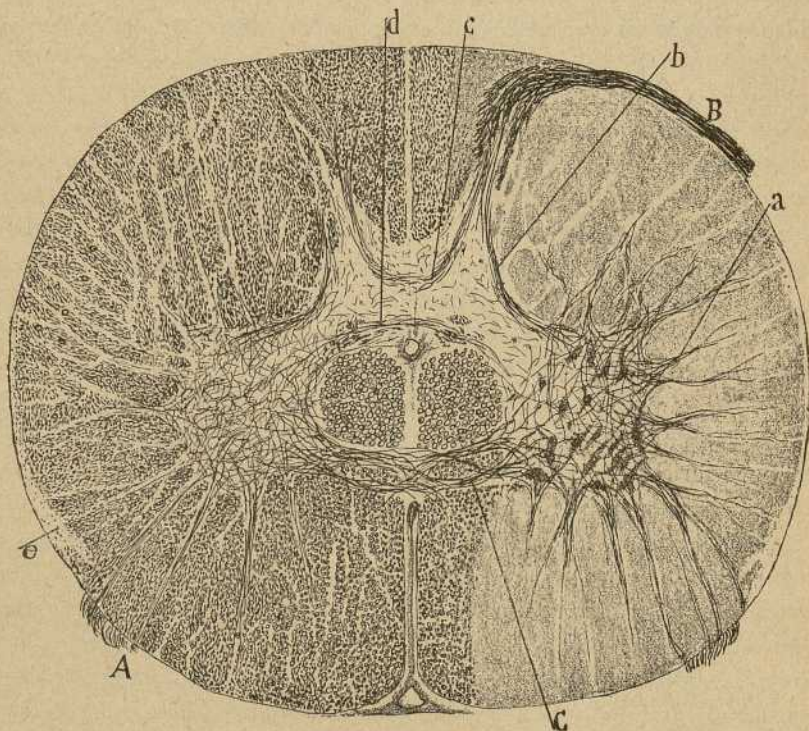


Fig. 178.—Corte transversal de la médula dorsal superior del lagarto adulto. (Método de Weigert Pal).—A, raíz anterior; B, raíz posterior; C, comisura accesoria portadora de axones comisurales; a, colaterales de los cordones; b, manjazo sensitivo-motor; c, d, haces de colaterales de la comisura posterior; e, plexo perimedular.

las cuales, la *antero-externa* ofrece las células más gruesas (corpúsculos motores), mientras que la *antero-interna* y la *posterior* constan de elementos de talla más pequeña. El asta dorsal es sumamente estrecha y encierra corpúsculos de volumen reducido, singularmente el ápice posterior, donde existe una substancia de Rolando rudimentaria.

El método de Golgi, primeramente aplicado por nosotros en la lagartija joven y embrionaria, nos ha permitido recoger algunas particularidades tocantes á la distribución y morfología de las neuronas, las cuales,

como en los mamíferos, pueden distinguirse en motrices, funiculares y comisurales (fig. 179).

*Células motrices.*—Afectan figura de huso, disponiéndose de preferencia en sentido antero-posterior y costeando las más externas el contorno cóncavo de la sustancia blanca. De sus polos proceden gruesos tallos protoplásmicos, uno dirigido hacia adelante y adentro y otro dirigido hacia atrás, los cuales se aplican ó se aproximan á la sustancia blanca y emiten numerosas ramas externas, divididas y subdivididas entre los haces del cordón antero-lateral, donde engendran un plexo protoplásmico tupidísimo (nuestros *conos protoplásmicos*). Las más finas ramas alcanzan la peri-

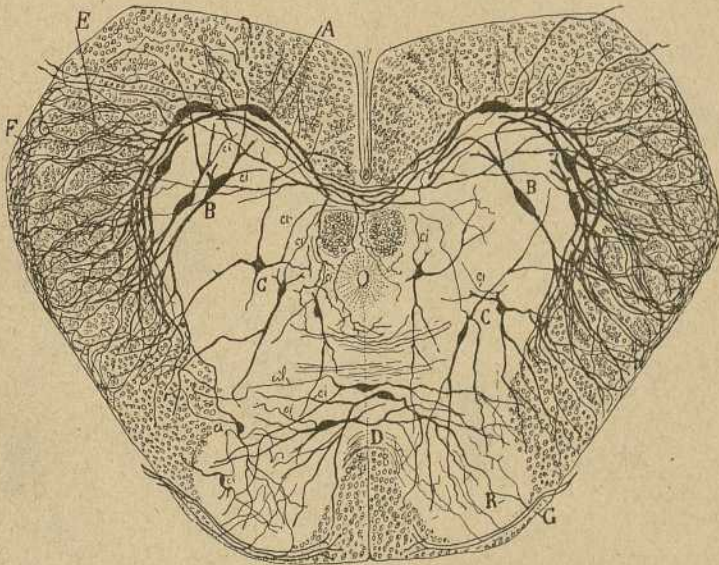


Fig. 179. — Corte transversal de la médula dorsal de la lagartija de quince días (*Lacerta agilis*).—A, célula radicular arciforme; B, células fusiformes comisurales anteriores; C, comisurales más pequeñas; D, células cuyas ramas protoplásmicas forman la comisura protoplasmática posterior; E, conos ó estrias de ramas protoplásmicas; F, plexo protoplásmico perimedular; G, raíz posterior con sus bifurcaciones y colaterales; R, colaterales de la raíz posterior.

feria del cordón antero-lateral, y constituyen bajo la pía el *plexo dendrítico perimedular*. Finalmente, las dendritas internas de los mencionados elementos cruzan la comisura accesoria y dan origen á nuestra *comisura protoplásmica* (fig. 179). Esta comisura, así como el plexo perimedular, extraordinariamente desarrollados en los animales adultos ó jóvenes, faltan en los embriones, lo que explica por qué ni Retzius ni van Gehuchten han podido sorprenderlos en el *Tropodinosus natrix* y *Anguis fragilis*. Acaso la comisura accesoria falta también en estos animales adultos, según parece resultar de las indagaciones de Schaffer (método de Weigert).

Por lo demás, dicha comisura, así como los plexos perimedulares, existen también en el lagarto adulto (método de Golgi y de Weigert).

El axon procede, por lo común, de un tallo protoplásmico é ingresa en el asta anterior, sin emitir colaterales. Tampoco Retzius y van Gehuchten las han impregnado en los embriones. En desacuerdo con Schaffer, nosotros no hemos hallado jamás ni en la lagartija ni en el lagarto fibras radiculares motrices cruzadas ó comisurales anteriores.

*Células comisurales.*—Habitan en toda la substancia gris y las hay de mediana y de robusta talla, según resulta de las observaciones de Ret-

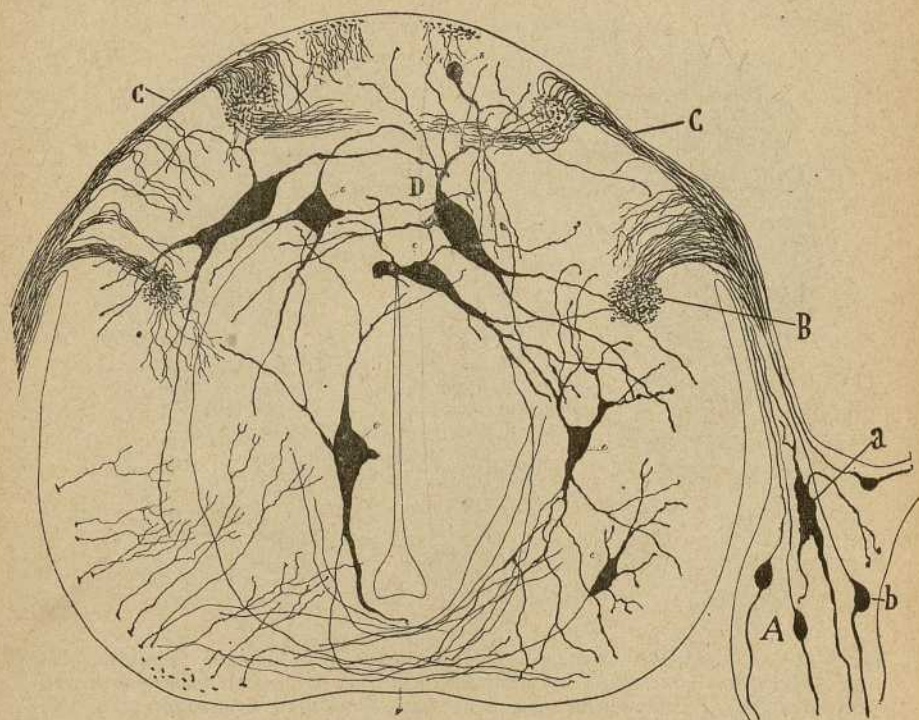


Fig. 180. — Médula del embrión de *Tropodonotus natrix* según Retzius. (Método de Golgi).—A, ganglios raquídeos; B, manojos anterior de la raíz sensitiva; C, manojos posterior; P, células dorsales; a, robusta célula multipolar de los ganglios raquídeos; b, tipo bipolar común; c, células comisurales.

zius y van Gehuchten. Las grandes emiten á menudo tallos protoplásmicos polares como las motrices, y asimismo las ramas de éstos nacidas penetran en la substancia blanca, complicando los plexos interfuniculares y tomando participación en el perimedular. De ello nos hemos cerciorado recientemente en la médula del lagarto. En cuanto al axon, dirígese hacia adelante, penetra en la comisura accesoria, cruza el rafe y se continúa con un tubo del cordón anterior del lado opuesto. Que la comisura accesoria

consta de tubos comisurales, es cosa que revelan ya con evidencia los preparados de Weigert-Pal (fig. 178).

*Células funiculares.*—Señaladas por nosotros y bien descritas por Retzius y van Gehuchten en los embriones, exhiben caracteres semejantes á las de las aves y mamíferos. El axon se dirige en la mayoría de las células del asta anterior, substancia intermediaria y base del asta anterior al cordón antero-lateral; pero en el centro y vértice del asta dorsal, existen elementos de pequeña talla cuya expansión funcional se incorpora al cordón posterior. Este hecho, recientemente notado por van Gehuchten, enseña que también el cordón posterior de los reptiles encierra, como el de las aves y mamíferos, fibras endógenas.

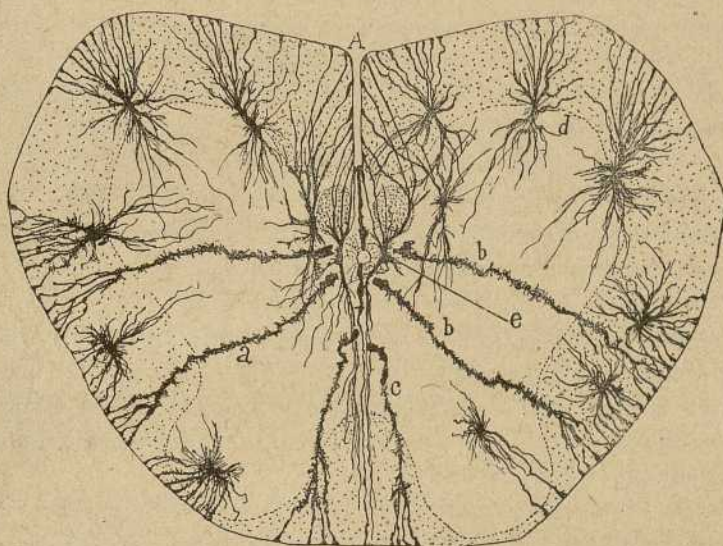


Fig. 181. — Corte transversal de la médula espinal de la lagartija (*Lacerta agilis*) de veinte días. En él sólo se han representado las células epiteliales y neuróglícas.—*a*, *b*, *c*, células epiteliales que no llegan por dentro al epéndimo; *d*, células neuróglícas que envían fibras á la superficie medular; *e*, células neuróglícas antero-posteriores.—*A*, surco anterior de la médula.

Entre los corpúsculos cordonales y comisurales, son de notar por su situación ciertas células fusiformes bastante gruesas, colocadas transversalmente en plena comisura posterior (figs. 179 y 180); sus tallos protoplásmicos polares penetran en ambas astas dorsales, ramificándose en ellas y en la substancia blanca del cordón dorsal. Semejantes células (*dorsales medias* de van Gehuchten), descubiertas por nosotros en la lagartija, han sido confirmadas por Retzius y van Gehuchten en los embriones de *Tropidonotus natrix* y del *Anguis fragilis*, en cuyos animales alcanzan desusada estatura. Estos autores han mostrado también que el axon, nacido comunmente de una dendrita, va unas veces á la comisura anterior, otras



al cordón antero-lateral. Con los apéndices de estas células y con otras dendritas que cruzan la línea media posterior, se forma la *comisura protoplásmica posterior*, mencionada ya por nosotros en los reptiles (figura 179, D). Por lo demás, tanto esta comisura como las gruesas células dorsales medias, se observan también en la médula lumbar y cono terminal (1) de los mamíferos.

*Neuroglia.* — La figura 181, revela la neuroglia de la médula de la lagartija de veinte días. Distínguense claramente dos tipos celulares: los elementos neuróglícos ó células de Deiters y los corpúsculos epiteliales.

Las *células epiteliales* arrancan del conducto central y se extienden á la superficie medular, donde finan mediante un penacho de filamentos varicosos; pero al lado de estos corpúsculos, legítimamente endodimales, no faltan otros cuyo soma aparece retirado del conducto central, conservando sus terminaciones bajo la *pia* (b). Tales células corresponden verosímilmente á fases de transición entre el epitelio primordial y la célula de Deiters. En el lagarto adulto, las fases intermedias han desaparecido, pudiéndose notar que las células endodimales legítimas, es decir, las subsistentes en torno del conducto, han atrofiado su prolongación periférica, rematando por ramificaciones en plena substancia gris.

Los *astrocitos* ó *corpúsculos de Deiters* yacen en la lagartija joven tanto en la substancia blanca como en los confines entre la blanca y la gris; su forma, á menudo alargada en sentido radial, es la de un doble penacho unido por el soma. El haz ó penacho periférico contiene las fibras más gruesas y acaba, cruzada la substancia blanca, mediante espesamientos conóideos adheridos á la *pia* (fig. 181, d).

*Ganglios raquídeos y radiculares posteriores.* — Según demostramos nosotros, las células ganglionares raquídeas afectan forma bipolar en las fases más tempranas de la vida embrionaria, y progresivamente, como ocurre en las aves y mamíferos, tórnanse monopulares. Igual comprobación han hecho Retzius y van Gehuchten en el embrión de *Tropidonotus natrix*.

Además de las células ordinarias, bipolares ó monopulares, según la época en que se estudien, Retzius (2) halló dentro de los ganglios raquídeos ciertas células multipolares gruesas que tomó por elementos del gran simpático. Van Gehuchten que las ha comprobado, las identifica con los elementos de Disse (véase pág. 321) de la rana, describiendo en ellos además de las dos expansiones normales central y periférica dos ó tres dendritas acabadas en el ganglio. Según el sabio belga, estas dendritas constituirían una disposición embrionaria que desaparecía en el adul-

(1) S. R. Cajal: Estructura fina del cono terminal de la médula espinal. *Rev trim. micrográfica*. Vol. III, 1898.

(2) Retzius: *Biol. Unters.* N. F. Bd, VI, 1894.

to. En un reciente trabajo, Retzius (1) no emite dictamen sobre la significación de estas células, limitándose á reproducir fielmente las citadas dendritas, algunas de las cuales, por su gran longitud y dirección hacia la periferia, semejan anticipaciones de la división de la expansión celúlpeta.

La prolongación interna de las células ganglionares raquídeas se bifurca en el cordón posterior, según descubrimos nosotros en la lacerta y ha confirmado Retzius (*Tropidonotus* y *Anguis*) y van Geuechten (*Tropidonotus*). De la rama ascendente y descendente proceden las colaterales distribuídas en la substancia gris, entre las cuales cabe reconocer las colaterales largas ó reflejo-motrices, las cortas destinadas al asta posterior y las comisurales posteriores visibles hasta en las preparaciones de Weigert.

En los ofidios (*Tropidonotus*) ha descubierto van Gehuchten una disposición interesante, recientemente comprobada por Retzius. Las fibras de la raíz posterior, llegadas que son á la substancia blanca, se separan en dos haces: uno *grueso posterior* cuyas bifurcaciones se efectúan en el cordón dorsal; y otro *delgado anterior*, el cual, después de cruzar en arco el cordón lateral, aborda la substancia gris de la porción antero-externa del asta dorsal, donde sus bifurcaciones engendran un manojito vertical bien separado del cordón lateral. Ahora bien, de este cordón vertical, emanan en el *Tropidonotus* las colaterales *sensitivo-motrices* (fig. 180, B). Las colaterales para la substancia de Rolando y base del asta dorsal, las cruzadas ó comisurales posteriores, dimanán del curso vertical del haz posterior ó principal de las radicales.

La disposición que acabamos de exponer no se observa en los saurios, en donde las raíces posteriores se comportan poco más ó menos, como en las aves y mamíferos (*Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*, etc.). Tampoco en el *Anguis fragilis* se la halla, según resulta de las nuevas indagaciones de Retzius, confirmadoras de nuestra primitiva descripción.

*Colaterales de la substancia blanca.* — Bien estudiadas por van Gehuchten y Retzius, coinciden casi por completo en su disposición con lo que sabemos de la médula de aves y mamíferos. En efecto, el cordón antero-lateral suministra gran número de colaterales arborizadas, tanto en el foco externo ó motor, cuanto en el antero-interno y posterior. Un grupo de ellas penetra en la comisura accesoria y engendra la *comisura de colaterales*, con lo que son ya tres factores (expansiones protoplásmicas, axones directos y colaterales) los integrantes de esta comisura; otro grupo de colaterales cruzadas, verosímilmente emanado del cordón lateral, da origen al manojito anterior de la comisura dorsal. En fin, aunque Retzius y van Gehuchten no las señalan, es verosímil que existan también colaterales

(1) Retzius : *Biol. Unters.* N. F. Bd. VIII, 1898.

periféricas y colaterales intersticiales, de las cuales hemos creído ver, no del todo impregnadas, algunas en las médulas de lagartija y de lagarto de pocos días.

#### MÉDULA DE LAS AVES

Investigada por Metzler (1) y Stieda (2), desde el punto de vista de su estructura macroscópica, ha sido objeto, según dejamos consignado en capítulos anteriores, de numerosas observaciones realizadas con el método de Golgi. Puesto que los resultados de estas observaciones, que tanto han contribuído á ilustrar nuestro conocimiento de la estructura fina de los centros nerviosos, han sido ya detalladamente expuestas con motivo del estudio de la médula de los mamíferos, limitarémonos solamente á exponer aquí algunas particularidades inherentes á la médula de las aves.

*Ganglio ó foco marginal de la substancia blanca.*—Hace ya varios años que habíamos anunciado la existencia, en la parte más periférica del cordón lateral de la médula cervical del pollo, de ciertas células nerviosas fusiformes, relacionadas con colaterales periféricas (3). Después, Kölliker (4), sin tener noticia de nuestra indicación, señaló también en preparaciones teñidas por el método de Weigert (médula de las aves adultas), la presencia de un centro gris periférico, que podría considerarse como resto del plexo perimedular perceptible en los batracios y reptiles. En fin, casi contemporáneamente, nosotros (5) y Lenhossék (6), emprendimos algunas tentativas de impregnación en los embriones del pollo, al objeto de esclarecer este singular núcleo periférico. De nuestras pesquisas resulta que dicho núcleo consta de células y fibras nerviosas.

Las células son fusiformes, alargadas en sentido antero-posterior. Las dendritas, nacidas comunmente en los polos, exhiben contorno áspero, y se ramifican en el espesor del mismo foco, y á veces entre los haces del cordón lateral. En cuanto al axon, dirígese hacia adelante, luego hacia adentro, perdiéndose entre las fibras del cordón antero-lateral, sin que

(1) Metzler: De medullæ spinalis avium textura. Dorpat, 1855.

(2) L. Stieda: Studien über des centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 19, 1869.

(3) Cajal: Nuevo concepto de la Histología de los centros nerviosos. Revista de Ciencias Médicas de Barcelona, núms. 16, 20, 22 y 23 de 1892.

(4) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 2 Band. 1<sup>a</sup>. Hälfte. Elemente des Nervensystems, etc. Leipzig, 1893.

(5) Cajal: Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos y pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático. 23 de Noviembre de 1893, Madrid.

(6) V. Lenhossék: Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinneorgane. Wiesbaden, 1894 (IV. Ueber oberflächliche Nervenzellen im Rückenmarke des Hühnchens).

nosotros hayamos acertado á dar con su paradero. En cambio, Lenhossék ha tenido la fortuna de perseguir dichos axones hasta la comisura anterior, y el cordón ventral del opuesto lado. Tales elementos representan pues, *células comisurales dislocadas*.

Las *fibras nerviosas* provienen de las substancias blanca y gris, y en su mayoría nos han parecido colaterales periféricas. Estas fibras llegan al ganglio por radios distintos y engendran en él, ramificándose prolijamente, un plexo tupidísimo, en cuyas mallas residen los corpúsculos nerviosos. Es muy posible que existan, además, fibras nerviosas terminales; pero hasta hoy no hemos podido resolver este punto.

*Seno romboidal*.—Como es sabido, la médula de los mamíferos termina inferiormente por un cono cuya punta, progresivamente adelgazada, pierde su naturaleza nerviosa, transformándose en un conducto epitelial cuyas células semejan perfectamente al epitelio de la médula embrionaria. En las aves, la médula sacra posee también un ensanchamiento especial, llamado *seno romboidal*, bien estudiado por Duval (1) y Lachi (2). Según este último sabio, el seno romboidal resulta de la separación de los cordones posteriores, entre los cuales se forma un lóbulo longitudinal muy abultado, construído de substancia gelatinosa continuada con la que rodea el epéndimo. Como consecuencia de esta especie de hernia dorsal de la substancia peri-ependimal, los cordones posteriores y laterales, así como el territorio del asta anterior, hállanse apartados hacia afuera, viéndose también considerablemente aplastado el cordón anterior en cuyos límites laterales y superficiales se notan unos lobulillos salientes que encierran grupos de células grandes. El conocimiento estructural de estas singulares disposiciones, se conoce aún muy imperfectamente; y sería muy de desear que alguno de los cultivadores del método de Golgi emprendiera investigaciones más profundas y minuciosas sobre este asunto.

OJEADA GENERAL SOBRE LA MÉDULA ESPINAL DE LOS VERTEBRADOS. - Observando la dirección marcada por el progreso morfológico de las neuronas medulares, se echa de ver que éstas pasan por tres fases evolutivas principales: 1.<sup>a</sup>, soma liso con sólo una expansión, el axon, de cuyo tallo inicial salen dendritas lisas (invertebrados, amfioxus, mixina); 2.<sup>a</sup>, soma provisto de dentritas lisas y de un tallo protoplásmico grueso, resto de la expansión principal de las células de la primera fase del cual emana el axon (peces, batracios y reptiles); 2.<sup>a</sup>, soma provisto de numerosas dendritas espinosas y de un axon brotado directamente del cuerpo celular ó del arranque de una expansión protoplásmica (aves y

(1) Duval: Sur le sinus rhomboidal des oiseaux. *Gazette medicale de Paris*, 1876. et *Journal de l'Anat. et de la Physiologie*, n.º 1, 1877.

(2) Lachi: Alcune particolarità anatomiche del ringonfiamento sacrale nel midollo degli uccelli. Pisa, 1889.

mamíferos). Es claro que entre todas estas fases hállanse transiciones. A veces, en el mismo animal, véanse células correspondientes á dos etapas evolutivas. Por lo demás, la citada evolución filogénica se reproduce, con algunas variantes y simplificaciones durante la ontogenia de los vertebrados superiores.

Los cambios referentes á la longitud y distribución de las dendritas, tamaño relativo de las células, número de éstas, desarrollo de las colaterales, etc., parecen regirse por las siguientes leyes.

1.<sup>a</sup> A medida que la médula espinal progresa, disminuye el tamaño relativo (por comparación con la sección medular) de las neuronas, así como la longitud de las dendritas. Esta ley, notada ya por Lenhossék, explica por qué las dendritas se ven obligadas en los peces, batracios y reptiles, á abarcar una gran parte de la substancia blanca. En los mamíferos, esta reducción protoplásmica da origen á la retirada de las dendritas antero-externas y á su confinamiento en la gris.

2.<sup>a</sup> La substancia gris se diferencia y crece en extensión conforme se asciende en la serie animal. En el *amfioxus* no existe sino en estado de rudimento; en la *mixina* comienza á diseñarse, alcanzando su apogeo en las aves y mamíferos.

3.<sup>a</sup> El carácter de la cadena gangliónica de los invertebrados es la existencia de plexos ó zonas moleculares exentos de neuronas y exclusivamente consagrados á los contactos entre arborizaciones nerviosas y dendríticas. Esta disposición se conserva en parte en los vertebrados inferiores (*amfioxus*, peces, batracios y reptiles), en los cuales está representada por los tabiques de la substancia blanca, el plexo perimedular y la comisura accesoria. En los mamíferos, casi ha desaparecido del todo, emplazándose de preferencia los plexos dendritico-nerviosos en las mismas zonas donde residen los somas. Considerado, pues, el soma como punto de conexión, por contacto, con fibrillas nerviosas, puede decirse que crece en importancia conforme se asciende en la serie de los vertebrados.

4.<sup>a</sup> Al compás del desarrollo filogénico, las pequeñas células del asta posterior y substancia de Rolando, es decir, las engendradoras de las vías cortas, toman mayor participación en la construcción medular.

5.<sup>a</sup> Al mismo tiempo, los cilindro-ejes de la substancia blanca, disminuyen de calibre y se hacen mucho más numerosos, lo que revela un considerable aumento en las neuronas de asociación intramedular (funiculares y comisurales).

6.<sup>a</sup> Correlativamente á los cambios citados, las colaterales de la substancia blanca cambian su orientación, y de periféricas é intersticiales que eran (*amfioxus*, *mixina*, peces, batracios y acaso reptiles), se hacen convergentes y centrales, ramificándose casi exclusivamente en la substancia gris (aves y mamíferos).

7.<sup>a</sup> Las colaterales reflejo-motrices, y, en general, todos los manojos

de colaterales que en los mamíferos y aves vemos esparcidos por la sustancia gris, son mera consecuencia de la retracción de las dendritas externas y posteriores de las neuronas motrices y funiculares y de su confinamiento en el angosto territorio de las astas anterior y posterior. Por lo cual cabe afirmar que la longitud de las colaterales está en razón inversa del desarrollo de las dendritas.

8.<sup>a</sup> En los vertebrados inferiores, la neuroglia hállase representada tan sólo por las células epiteliales, las cuales reproducen en la serie filogénica las mismas fases evolutivas recorridas por la ontogenia de la neuroglia de los mamíferos. Células en araña ó astrocitos genuínos, sólo se encuentran en la médula de aves y mamíferos.

---

## CAPITULO XXI

### HISTOGENESIS DE LA MÉDULA ESPINAL Y DE LOS GANGLIOS RAQUÍDEOS

Células germinales. — Neuroblastos y espongioblastos. — Crecimiento y evolución de las células nerviosas (cono de crecimiento), arborización nerviosa primitiva, formación de las dendritas, desarrollo de las colaterales de la substancia blanca y gris. Leyes evolutivas de las neuronas. — Crecimiento y evolución del epitelio y neuroglia. — Hipótesis relativas á las causas del crecimiento y transformación de las neuronas y células neuróglías.

La médula espinal representa un replegamiento del ectodermo y sus elementos constructores, no son en puridad otra cosa que células epiteliales transformadas. Las fases primordiales de esta transformación, se conocen hoy gracias á las fundamentales observaciones de His, recaídas de preferencia en el embrión humano.

Estos trabajos (1), que habían provocado pocas indagaciones de confirmación, fueron en lo substancial comprobados por nosotros (2) y Lenhossék (3), quienes explorando simultáneamente con el método de Golgi la médula del embrión de pollo, pudimos sorprender las formas primordiales de los corpúsculos nerviosos y epiteliales y seguir, mucho mejor de lo que á His le permitieron los métodos comunes de coloración, las transformaciones finales de dichos elementos.

Hé aquí, resumiendo la doctrina de His, las primeras etapas de la formación medular :

**Epitelio primitivo.** — En el paraje del ectodermo, donde aparecerá el

(1) *W. His*: Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* 1879.

— Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern and Rückenmark menschlichen Embryonem. *Ibiden*, 1883.

— Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und des Nervenwurzeln, *Abhandl. d. math-phys. Klass. d. Kön. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.* Bd. 13, 1886.

— Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. *Ibiden* Bd. XV, 1887.

— Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Uebersichtliche Darstellung, *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* 1887.

(2) *S. Ramón Cajal*: A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? *Anat. Anzeiger.* Bd. V, 1890.

(3) *M. v. Lenhossék*: Zur Kenntniss der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. *Verhandl. d. X inter. medicin. Kongresses.* Berlin 1890, Bd. II.

*canal neural*, primer esbozo del conducto medular, las células epiteliales, dispuestas en una sola capa, se alargan, tornándose prismáticas; sus núcleos se aproximan á los extremos profundos del soma, el cual presenta dos cabos ó expansiones: interna, guarnecida de una capa ó cutícula homogénea, limitante de lo que, andando el tiempo, constituirá el epéndimo (*membrana limitante interna*); y la externa, más larga y gruesa, también terminada á favor de una basal separatoria del tejido conectivo vecino y calificada de *membrana limitante externa*. A medida que el canal neural se ahonda y los bordes tienden á juntarse, las células epiteliales se multiplican (ignórase de qué manera) y alargan, situándose los núcleos á diversas alturas y simulando el todo un epitelio poliestratificado. Esta poliestratificación (fig. 184), es sólo aparente, porque ahora como antes, todos los elementos epiteliales acaban en ambas superficies libres.

**Células germinales.** — Desde las investigaciones de Altmann (1), Rauber (2), Merk (3) y Kölliker, se sabe que, cerca de la cavidad ependimal y entre las células epiteliales, existen esparcidos acá y allá unos elementos esféricos con fases mitóticas, llamados por His, que los ha estudiado muy atentamente en el

embrión humano, *células germinales*. Poseen estos corpúsculos una talla de 10 á 14  $\mu$  y están provistos de un protoplasma granuloso, que se torna casi homogéneo en la periferia, la cual parece limitada por finísima cutícula. En estado de descanso, el núcleo afecta figura ovóidea y su cromatina muy abundante forma un armazón apretado (fig. 182, A y 183, A).

Las células germinales representan, para His, elementos específicos, de los cuales provienen exclusivamente los *neuroblastos* ó células nerviosas primordiales. Este dictamen, quizá demasiado absoluto, parece fundarse solamente en hechos negativos.

Aun cuando His no ha sorprendido nunca transiciones entre los corpúsculos germinales y epiteliales, ni partición directa de éstos, y, en cam-

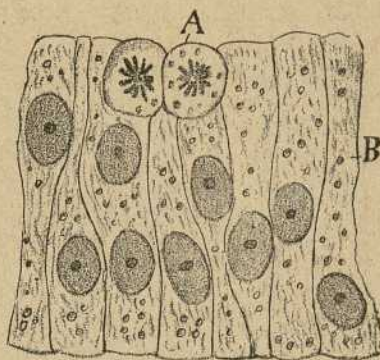


Fig. 182. — Epitelio del canal neural del ectodermo (según His). — A, células germinales; B, células epiteliales primitivas.

(1) *R. Altmann*: Ueber embryonales Wachstum. *Vorläufige Mittheilung. Separatdruck*, 1881.

(2) *Rauber*: Die Kerntheilungsfiguren im Medullarrohr der Wirbelthiere. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 26, 4, Hefl. 1886.

(3) *Merk*: Die Mitosen in Centralnervensystem. Ein Beitrag zur Lehre vom Wachstum derselben. *Denkschriften der Wien. Akad.* Bd. 53, 1887.



bio, ha logrado seguir todas las gradaciones entre la célula germen y el neuroblasto, no es menos cierto que los corpúsculos epiteliales crecen notablemente en número una vez ocurrida la diferenciación de las células germinales. Así que nosotros, para explicar este aumento, consideramos más verosímil, de acuerdo con Kölliker (1) y Schaper (2), que los referidos elementos esféricos en vías de mitosis, sean formas indiferentes cuya progenie esté representada tanto por células epiteliales primitivas como por neuroblastos. La especificidad sobrevendría después en las fases de espongioblasto y neuroblasto.

Asimismo estimamos verosímil que, á la manera de lo acontecido en los epitelios comunes (piel, testículos, glándulas sebáceas, etc.), y en los órganos hematopoyéticos, la célula germinal, al dividirse mitóticamente, engendre dos células de significación diferente: una destinada nuevamente á germen en espera de ulteriores mitosis, y otra incapaz de proliferación y consagrada á transformarse en célula nerviosa primordial ó neuroblasto. Parecido dictamen ha emitido también Schaper.

En el momento en que el canal medular se convierte, por fusión de sus bordes, en conducto, las células epiteliales que lo limitan se alargan considerablemente, estrechándose sus prolongaciones internas y dando origen á una construcción que His distingue en tres zonas concéntricas: 1.<sup>a</sup> La *capa de las columnas* (*Saulenschit*), que está formada por los cabos internos alargados y adelgazados de las células epiteliales (fig. 183, B); cabos entre los cuales aparecen unos huecos redondeados donde se albergan las células germinales. 2.<sup>a</sup> La capa de los núcleos, la más ancha al principio, por yacer dichos órganos á muy distintas alturas del protoplasma, y ofrecer una forma alargada. 3.<sup>a</sup> La capa marginal ó *velo marginal* (*Randschleier*), formación de aspecto como esponjoso, por consecuencia de la concurrencia y estrechamiento en este paraje de las expansiones de los neuroblastos y acaso, como quiere His, por la hinchazón y aspecto reticulado ofrecido por el protoplasma del segmento epitelial periférico ó externo (fig. 183, D).

Fig. 183. — Corte esquemático de la pared del surco medular. — A, células germinales; B, epitelio; C, núcleo de las células epiteliales primitivas; D, porción externa de éstas; a, neuroblasto (según W. His).

(1) Kölliker: *Handbuch des Gewebelehre*, VI Aufl. 1893.  
 (2) Schaper: *Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem*, etc. *Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismes*. V. Bd. 1. Helf. 1897.

**Neuroblastos y espongioblastos.**—Las células germinales pueden, según llevamos dicho, evolucionar en dos direcciones, constituyendo, bien células epiteliales embrionarias (*espongioblastos* de His), bien células nerviosas embrionarias (*neuroblastos* de His).

## NEUROBLASTOS

Esta forma celular descubierta por His, procede, por transiciones suaves, del corpúsculo germinal, siendo su destino, como dejamos expuesto, producir las células nerviosas adultas.

Posee el neuroblasto forma de pera, con el cuerpo vuelto al epitelio, y goza de movimientos amiboides, en virtud de los cuales, abandona la

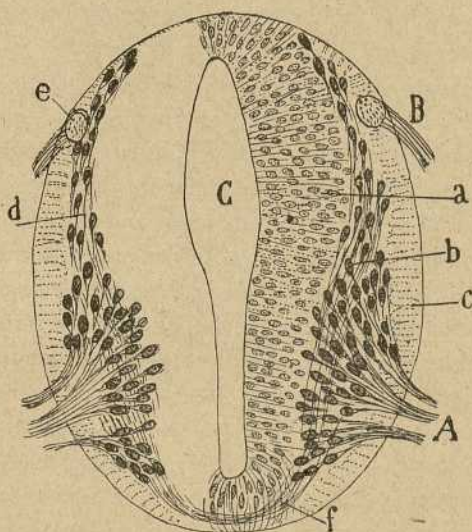


Fig. 184. — Corte esquemático de la médula de un embrión humano de la cuarta semana (según His). — A, raíz anterior; B, raíz posterior; C, epéndimo; a, muro epitelial ó placa interna de His; b, neuroblastos motores; c, velo marginal ó substancia blanca primordial; e, manojito oval; d, neuroblastos comisurales; f, comisura anterior.

zona de las columnas donde tuvo su cuna, cruza después la de los núcleos y se instala, por último, en un territorio intermedio alargado en sentido dorso-ventral, situado entre la zona de los núcleos epiteliales y el *velo marginal* de His, primer rudimento de la substancia blanca.

La fig. 184 reproduce el aspecto que presenta un corte de la médula en esta fase de desarrollo. Este corte, correspondiente á un embrión humano de la cuarta semana, merece ser estudiado atentamente, porque en él se presentan ya bien delineadas las futuras regiones de la substancia gris y blanca.

Nótase, desde luego, que la cavidad endoneural es todavía muy amplia, disponiéndose en forma de larga rendija antero-posterior. Limitándola, hállase el epitelio, entre cuyas columnas se mantiene todavía algún corpúsculo germinal tardío. Este macizo epitelial, exento ó poco rico en neuroblastos, designase por His *placa interna* (*Innenplatte*). (Fig. 184, *a*).

Por fuera de los cuerpos de las células epiteliales, hállase la capa de los neuroblastos (*Mantelschicht* de His), muy espesa al nivel de la región del asta anterior, más delgada hacia atrás y ausente por completo en la línea media anterior y posterior (*b*). La capa tercera ó periférica (*velo marginal*), está constituida por las expansiones externas de los espongioblastos, entretegidas con las fibras de la substancia blanca rudimentaria, cuyos axones, prolongación del apéndice periférico de los neuroblastos, carece todavía de mielina.

Analicemos ahora más íntimamente las propiedades del neuroblasto. En él debemos considerar la estructura y la forma.

**Estructura.** — Según His, el cuerpo del neuroblasto consta esencialmente: de un núcleo esférico ó algo ovoideo, portador de un armazón flojo, pobre en granos y redes cromáticas; de un protoplasma finamente granuloso, dispuesto en capa delgadísima alrededor del núcleo, y especialmente concentrado en el polo de donde emerge la expansión única. En fin, esta última hállase compuesta de un protoplasma pálido, ligeramente estriado á lo largo, como anunciando textura fibrilar.

**Forma.** — En la inmensa mayoría de los casos, según His ha dado á conocer, el neuroblasto afecta disposición piriforme, y su pedículo se prolonga en forma de larga expansión. Nosotros, que hemos logrado colorear por el método del cromato de plata las fases más tempranas de estas células (embrión de pollo del tercer día), podemos decir que, en efecto, la figura piriforme es la dominante; pero no es rara tampoco la bipolar. Y como esta última se presenta precisamente en los neuroblastos más jóvenes, es decir, en los todavía enclavados en la capa de las columnas (fig. 185, *a*), habíamos creído en un principio que todo neuroblasto pasaba por la bipolaridad antes de alcanzar la figura típica monopolar. Hoy estamos persuadidos de que la bipolaridad, aunque bastante común, no es un fenómeno constante. Por lo demás, semejante expansión interna, generalmente corta é insinuada entre los pilares epiteliales, no tarda en encogerse y desaparecer. Sobre la significación de esta bipolaridad originaria, que también ha sido vista por Retzius y van Gehuchten en los vertebrados inferiores, no es posible dar, hoy por hoy, una opinión algo fundada. Acaso dependa, como quiere Lenhossék, de la presión ejercida en el neuroblasto por el muro epitelial.

La expansión extensa, por el contrario, es persistente y aumenta progresivamente en longitud. Arranca de un espesamiento cónico del cuerpo celular, se adelgaza después y termina, según más adelante veremos,

por una figura característica. Ahora bien, esta prolongación externa ó periférica del neuroblasto, representa, según el importante descubrimiento de His, confirmado en casi todos los vertebrados por cuantos hemos estudiado después este asunto, el *axon ó cilindro del eje* de la futura célula nerviosa; disposición interesante, que si por un lado revela el carácter fundamental de esta expansión, por otro nos ofrece reproducida la fase filogénica primitiva de la neurona, tal y como se nos aparece en los invertebrados y vertebrados más inferiores.

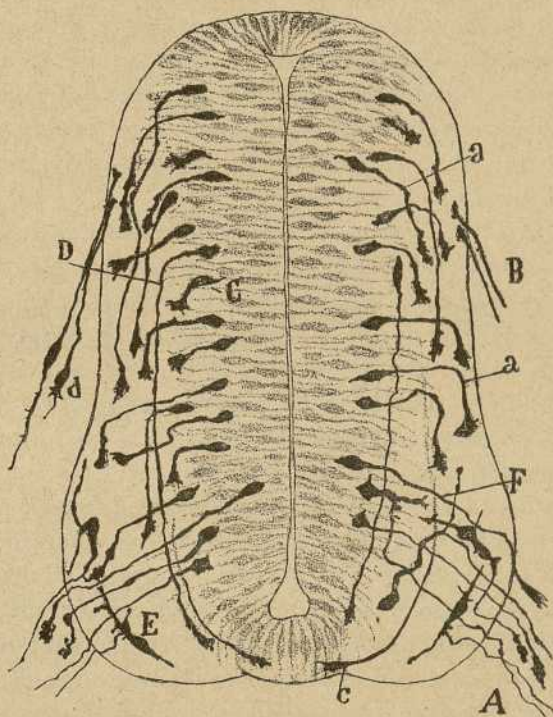


Fig. 185. — Médula del embrión de pollo del tercer día de incubación. Método de Golgi. — A, raíz anterior; B, raíz posterior; D, neuroblasto comisural; C, neuroblasto primitivo; E, células motoras provistas ya de dendritas; F, neurona motriz con cono de crecimiento; a, neuroblasto con apéndice interno; c, cono comisural.

Por lo demás, que las fibras nerviosas representan meras expansiones de las neuronas embrionarias y no resultado de coagulaciones en el seno de blastemas ó de diferenciaciones de corpúsculos mesodérmicos, es doctrina ya defendida hace tiempo por G. Kupfler (1), con ocasión de sus estudios sobre la formación de las raíces anterior y posterior en la médula embrionaria del pollo.

(1) *Bidder u. G. Kupfler*: Untersuchungen uber die Texture des Rückenmarks. Leipzig 1857. (En la parte embriológica de este trabajo, redactada por Kupfler, es donde se consigna la tesis fundamental del origen de las fibras nerviosas.

**Cono de crecimiento y arborización terminal primitiva.** — Hemos visto ya que para His el neuroblasto posee una expansión dirigida hacia la substancia blanca, la cual, muy breve al principio, crece progresivamente, constituyendo una fibra radicular ó funicular. Pero ni His, ni Kupfler, ni ninguno de los embriólogos que se sirvieron en sus observaciones de los métodos comunes de coloración, pudieron sorprender nunca la extremidad del axon en vías de crecimiento (los cabos puntiagudos que se ven en los dibujos de His, representan en realidad secciones artificiales de fibras y no extremos libres), por lo cual quedaba siempre en pie la crítica de Hensen (1), quien alegaba contra Kupfler que nadie había podido sorprender aún el cabo de una fibra en vías de crecimiento, pudiendo muy bien suceder, que los tubos nerviosos representaran puentes protoplásmicos tendidos entre dos células de un mismo origen, central la una y periférica la otra, y progresivamente apartadas, aunque sin llegar jamás á completa segmentación.

Nosotros tuvimos la fortuna de resolver definitivamente este punto, con el descubrimiento del cono de crecimiento de los axones primordiales. Consiste este órgano en un espesamiento cónico, especie de conglomerado protoplásmico, cuya parte más ensanchada corresponde al cabo del axon. Su contorno, que es más ó menos áspero en los neuroblastos muy jóvenes, vuélvese muy irregular y como desgarrado en los más evolucionados. Por lo común, el cono exhibe cierto aplanamiento de arriba á abajo, mientras circula por la substancia gris, mostrando sus bordes erizados de aletas ó apéndices laminares, á veces ahuecados por fosetas y los cuales, á causa de su gran delgadez, aparecen coloreados de pardo claro (cromato de plata) (fig. 186, A). En la porción terminal ó base, no es raro ver una prolongación membranosa más larga, especie de avanzada protoplásmica insinuada en los intersticios intercelular ó interepitelial. En fin, á veces se encuentran conos sumamente aplanados, semejantes á membranas cubiertas de crestas de impresión, el conjunto de las cuales recuerda, por su figura, la pata de las palmípedas.

Cruzada la substancia gris y arribando á los cordones, dicho cono ó masa terminal del axon, vuélvese más recio y negro y sus apéndices desaparecen ó se moderan (fig. 186, C). Al nivel de la cuña epitelial anterior, donde el cono halla obstáculos lentamente superables, la base se ensancha y exhibe á menudo acúmulos protoplásmicos redondeados y vacuolas que semejan agujeros circulares (fig. 186, B). De todos modos, la forma del contorno del cono ha de presentar muchas variantes, dependientes de la figura de los intersticios vecinos, á los cuales se amolda como el lacre á los relieves de un sello.

Desde el punto de vista funcional, puede estimarse el cono de creci-

(1) *Hensen*: Die Entwicklung des Nervensystems. *Virchow's Archiv*. Bd. XXX, 1864. Véase también: *Zeitschr. f. Anat. u. Entwickel.*, Bd. I. 1876.

miento como una especie de maza ó ariete, dotado de exquisita sensibilidad química, de rápidos movimientos amiboides, y de cierta fuerza impulsiva, merced á la cual es susceptible de empujar y franquear los obstáculos hallados á su paso, forzando los intersticios celulares hasta arribar á su destino. Los apéndices protoplásmicos que coronan el citado engrosamiento, vienen á ser los rudimentos de la arborización nerviosa terminal.

Para el estudio del cono de crecimiento es preciso acudir á embriones muy tempranos, tales como los del tercero y cuarto día de incubación en el pollo, y apelar, además, al método de la doble ó triple impregnación (1). Llegado al quinto día, escasean mucho los citados órganos, porque casi todos los axones han alcanzado su destino, bien emergiendo de la médula con la raíz anterior, bien constituyendo tubos de la substancia blanca.

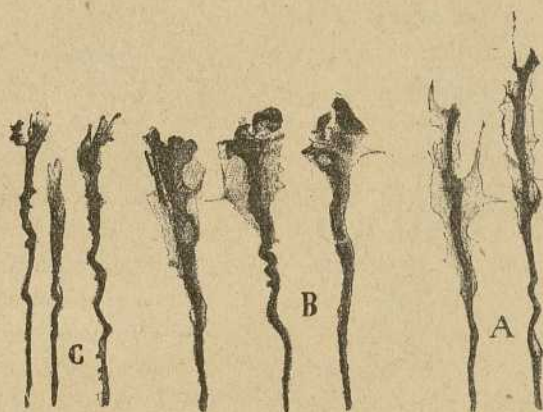


Fig. 186. — Conos de crecimiento de la médula del embrión de pollo del cuarto día. — A, conos que marchaban por la substancia gris; B, conos al nivel de la comisura anterior; C, conos circulantes por la substancia blanca del cordón anterior. (Obj. apochr. 1,30 Zeiss).

La fase de neuroblasto con su forma característica y cono de crecimiento, ha sido confirmada en casi todas las clases de vertebrados. Posteriormente á nuestro trabajo y al de Lenhossék sobre la médula embrionaria del pollo, han aplicado con éxito el método de Golgi al estudio de los neuroblastos y células epiteliales diversos sabios: á los embriones de pez, Retzius, Lenhossék, van Gehuchten, Heimans y Van der Stricht; á los de batracio, P. Ramón, Slavunos, Athias y van Gehuchten; á los de reptil, nosotros, Retzius y van Gehuchten; al humano y mamíferos superiores, Lenhossék y Kölliker.

Las observaciones de His presentan el neuroblasto como un corpúsculo específico, incapaz de proliferación, lanzado en el camino de una evolución que jamás desandaré. Ulteriormente, crecerá transformándose

(1) *S. R. Cajal*: A quellee poque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle epiniere du poulet. *Anatomischer Anzeiger*, n° 21 u 22, Bd. V, 1890.

en neurona, establecerá conexiones con otros elementos, estirará larguísimas prolongaciones, pero su capacidad proliferativa habrá acabado para siempre (1). Por lo cual, cabe afirmar que en cuanto se agota el caudal de los elementos germinales engendradores de neuroblastos, el lote de las neuronas de cada animal, queda definitivamente fijado.

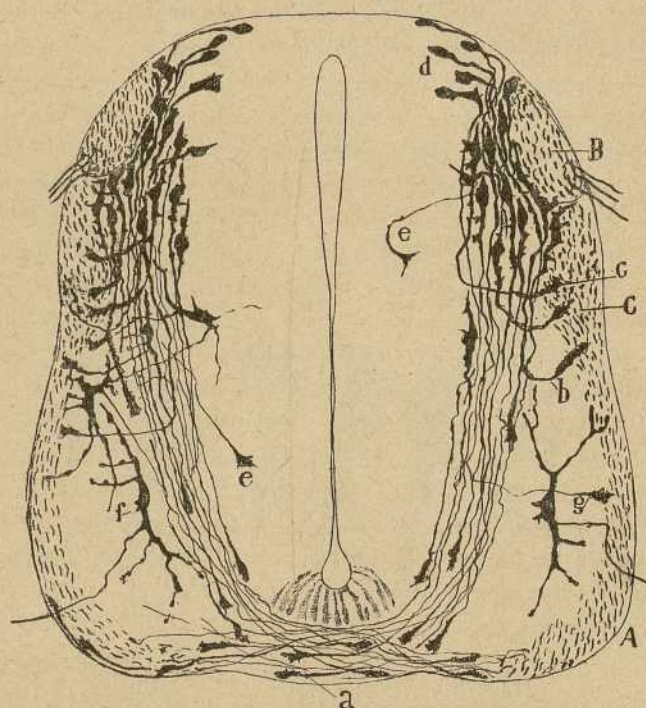


Fig. 187. — Médula espinal del embrión de pollo del cuarto día de incubación. — A, cordón anterior; B, haz sensitivo ú oval; a, conos comisurales; b, conos para el manojito del asta posterior; d, célula más posterior todavía en fase de neuroblasto; e, conos extraviados en el espesor del epitelio; f, células motoras; g, cono para el cordón lateral.

**Formación de las fibras de las raíces y sustancia blanca.**—Reunidos los neuroblastos en la sustancia gris, comienza la diferenciación de dendritas, de la cual trataremos más adelante. Contentémonos por ahora

(1) Algunos autores atribuyen, sin embargo, capacidad proliferativa á los corpúsculos nerviosos de pequeña talla. Así Levi, que ha estudiado la cicatrización de las heridas cerebrales en el conejo de Indias, dice haber visto mitosis en las pequeñas pirámides, pero no en las grandes ni en las células motrices de la médula, es decir, en las neuronas de cromatina centralizada. Lo que, dicho sea de pasada, confirma la opinión expuesta por nosotros de que la centralización cromática implica la esterilidad de la neurona. Véase:

Levi: Sulla Cariocinesi delle cellule nervose. *Riv. di Patol. nerv. e mentale*. Año III, fasc. III, 1898.

con llamar la atención acerca de la disposición bipolar de la mayor parte de los elementos y de la orientación dorso-ventral de los mismos, que parecen fuertemente comprimidos entre la zona de los núcleos epiteliales y los rudimentos de la substancia blanca ó velo marginal (fig. 187 y 190).

La substancia blanca se inicia algo después de la aparición de las raíces anteriores, y comienza casi á un tiempo en el limbo lateral del cordón antero-lateral y en la porción más externa y anterior del cordón dorsal. En este último paraje, fórmase un haz delgado, de sección oval (*haz oval* de His) constituido por las fibras sensitivas llegadas de los ganglios raquídeos (fig. 187, B), las cuales, según His, se doblarían para hacerse longitudinales. En realidad, no se doblan como creía este sabio, sino que se bifurcan en rama ascendente y descendente, particularidad que cabe sorprender ya en los embriones de pollo del tercer día.

Sobre el mecanismo de formación de las fibras de la substancia blanca, ilustra mucho el examen de los conos de crecimiento en las médulas del tercero al quinto día. En efecto, la posición de estos conos nos proporciona el medio de averiguar cuáles son las fibras nerviosas de la médula que abandonan primeramente la substancia gris y arriban á su estación terminal. En las figuras 185 y 187 en donde representamos las neuronas y conos de crecimiento visibles en los embriones de pollo del tercero y cuarto día de incubación, se reconoce fácilmente que los neuroblastos más adelantados son los motores. Al final del tercer día, casi todos los conos de tales células han abandonado la médula, pudiéndoseles sorprender, á diferentes distancias, en el espesor de la raíz anterior. En cambio, los axones de los neuroblastos funiculares y comisurales son todavía muy cortos y escasos, habiendo llegado á su destino pocos de ellos. En tan tempranas fases se revela ya en los conos de crecimiento una orientación indicadora del derrotero final de cada axon; así, en los corpúsculos funiculares, el cono se dirige hacia los cordones, y en los comisurales mira hacia la línea media anterior. Algunos tocan ya la región de la cuña epitelial ventral (fig. 185, c). Por último, en las células bifuniculares el axon se muestra bifurcado y provisto de dos conos, cada uno de los cuales apunta á su cordón respectivo.

En la médula espinal del cuarto día y con mayor razón en la del comienzo del quinto, la inmensa mayoría de los conos visibles corresponde á los neuroblastos comisurales, los cuales son tan numerosos que constituyen un haz robustísimo extendido desde el cabo más posterior de la médula hasta la comisura anterior (fig. 187, a). En el extremo dorsal de este haz, muchas células ostentan aún la figura de pera, apareciendo enclavadas entre las células epiteliales, disposición bien observada y dibujada también por Lenhossék y Retzius (d); en cambio, las neuronas comisurales anteriores han adelantado más, exhibiendo forma en huso y un apéndice caudal bastante robusto. El conjunto de células y axones co-



misurales visto en las preparaciones teñidas con carmín ó hematoxilina, presta á la substancia gris un aspecto de estrías arciformes, que no pasó desapercibido á His, quien calificó esta parte de la substancia gris de *formación arqueada (formatio arquata)*.

Los conos de este haz arqueado, son innumerables y aparecen particularmente concentrados cerca del epitelio de la comisura anterior ó entre sus células, como si á este nivel la filtración que dichos acúmulos protoplásmicos deben sufrir, constituyera un proceso laborioso. A nuestro modo de ver, los conos marchan rápidamente á través de la substancia gris y por entre los pilares del epitelio; pero necesitan más tiempo para cruzar la substancia blanca ya iniciada, y sobre todo la cuña epitelial anterior, donde parecen embarazados, y que sólo alcanzan á salvar, filtrándose á través de las junturas de la porción anterior de la misma, es decir, por delante de la región de los núcleos. En singular, la repugnancia invencible que sienten los conos por la región de los núcleos epiteliales, es tanta, que en cientos de cortes no hemos hallado sino tres conos situados entre las porciones internas (zona de los núcleos y de los pilares) del epitelio (fig. 187, e).

Al obstáculo ofrecido sin duda por la cuña epitelial anterior, se debe quizá el retardo que, relativamente á las células funiculares, parecen haber experimentado los neuroblastos comisurales, de los cuales, aun en el séptimo día, quedan algunos no arribados á su destino.

De todos modos, á excepción de los conos comisurales del asta posterior, que son muy tardíos, la mayoría de los axones formadores del manojo comisural, han alcanzado su paradero entre el quinto y el sexto día, quedando por arribar solamente los conos de la substancia de Rolando y los de tal cual corpúsculo bifuncular.

*Caminos falsos de los conos y errores evolutivos.* — Los obstáculos que los conos deben salvar para llegar á su paradero son considerables, y hay indicios para sospechar que no siempre logran franquearlos. Más de una vez hemos observado neuroblastos cordonales y comisurales retardados, que ni al octavo día habían llegado á su destino. Recientemente, hemos encontrado en la médula del séptimo día, conos de crecimiento comisurales, empeñados en cruzar la cuña epitelial de un modo impropio, es decir, teniendo vueltos los conos hacia adelante, y como cogidos debajo de la basal de la fisura anterior (fig. 188, A). En dos casos hemos sorprendido también conos comisurales extraviados en la zona nuclear del epitelio. En uno de ellos, tratábase de un neuroblasto bifuncular, uno de cuyos conos habiase insinuado hasta la misma chapa epitelial interna. Lo que en los conos representados en la fig. 188, A, revelaba la condición de extraviados, aparte lo tardío de su presentación, era la extraña dirección de las bases, que estaban vueltas é íntimamente aplicadas á la superficie interior de la basal externa de la cuña epitelial de la fisura ventral, entre cuyas junturas insinuaban largas franjas de adaptación.

Los susodichos neuroblastos, morosos ó errantes, ¿acaban por llegar

á su debido destino? Imposible contestar categóricamente á esta pregunta, pues carecemos de datos de observación suficientes. Pero de todos modos, no parece imposible que ciertos neuroblastos retardados y sin rumbo, caigan en atrofia ó establezcan conexiones anormales, doctrina que si pudiera extenderse al cerebro humano (donde los errores evolutivos son quizá más fáciles que en la médula espinal) esclarecería no pocas aberraciones de la actividad mental de muchos hombres.

*Conjetura probable sobre las causas de la inflexión de los axones en la substancia blanca.* — La presencia en el límite exterior de la médula embrionaria de una membrana basal, contra la cual se estrellan los conos, puede explicarnos por qué los axones primeramente dirigidos hacia la periferia se doblan en la substancia blanca, tornándose longitudinales. A nuestro modo de ver, la citada basal constituye un muro infranqueable

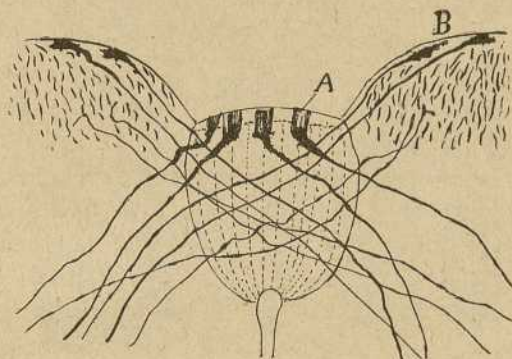


Fig. 188.—Región comisural de la médula del embrión de pollo del séptimo día.— A, conos detenidos y enclavados debajo de las chapas epiteliales; B, conos situados debajo de la limitante externa del cordón lateral.

para los primeros conos funiculares y comisurales aparecidos, los cuales, al chocar contra la cara profunda de la misma (que posee espacios acanalados correspondientes á los intersticios de las chapas ó espesamientos periféricos del epitelio), resbalan hacia arriba ó hacia abajo, según la inclinación que traían, para caminar después en sentido vertical. Los dobles conos de los axones bifurcados, generan naturalmente dos fibras longitudinales de opuesto sentido. En cuanto la substancia blanca constituye una corteza continua, las nuevas fibras longitudinales formadas se situarán por debajo de las precedentes.

*Orden de formación de la substancia blanca.* — Como acabamos de ver, una vez depositada la primera corteza fibrilar, merced á la inflexión vertical de los conos de axones funiculares y comisurales, nuevas fibras vienen á engrosarla. Pero ¿en qué orden? ¿Cuáles son las vías primeramente organizadas?

El examen comparativo del crecimiento de los tres cordones medula-

res y de la posición que, con relación al primer rudimento de la substancia blanca, ocupan los conos de crecimiento tardíos, permite reconocer que las diversas vías de esta substancia no crecen por los mismos parajes.

Así, el haz comisural del cordón anterior, parece crecer de afuera á adentro y de atrás á adelante, es decir, por aposición de nuevos conos que se hacen verticales, alojándose por dentro y delante de las fibras antes formadas. Por esta razón, cualquiera que sea la fase evolutiva en que se examine el haz comisural, siempre se verán los conos rastreado por debajo de la chapa limitante externa, la cual asaltan por el portillo del epitelio fisural anterior (porción ventral ó protoplásmica de éste).

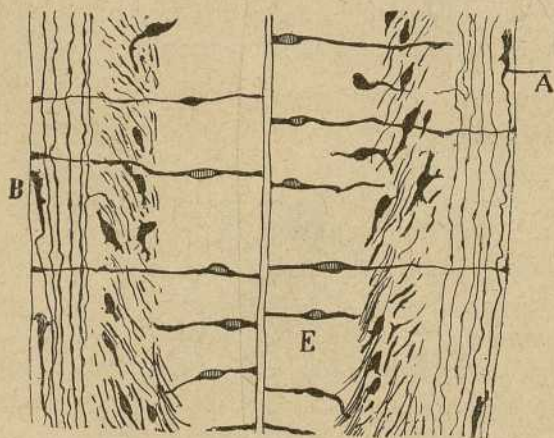


Fig. 189. — Corte longitudinal de la médula del cuarto día (embrión de pollo). — A y B, marcha de los conos por la superficie medular; E, muro epitelial.

Las vías cortas no comisurales del cordón antero-lateral, crecen de adentro á afuera, de suerte que los axones recién diferenciados, se colocan por dentro de los más antiguos, como si la substancia blanca constituyera un obstáculo para la progresión de aquellos hacia la periferia.

Por último, las vías sensitivas del cordón posterior crecen de afuera á adentro, por aposición de nuevas radiculares llegadas del ganglio correspondiente. Pero esto sólo es válido para la zona de las bifurcaciones, que al principio yace muy externamente (*manejo oval de His*). Desde el cuarto día en adelante, el cordón posterior engruesa por dentro, es decir, por el lado fisural, no por aposición de radiculares nuevas, sino mediante el estiramiento de las ramas ascendentes ó vías largas de las radiculares situadas por debajo del segmento medular estudiado. De este modo, y en los días que median hasta el décimo en el embrión del pollo, se puebla de fibras sensitivas la región fisural y se crea en la región cervical el cordón de Goll. Puede, pues, afirmarse, que las porciones largas ó distales de las ramas de la división, se producen bastante tiempo después que los

segmentos proximales de las mismas. Es también muy verosímil que sólo tardíamente se desarrollen las vías cortas (manejo externo de la raíz), y las fibras endógenas del cordón posterior, las cuales se aplicarían á la parte anterior de la formación sensitiva.

*Formación de la ramificación terminal.* — El cono mantiene su figura, mientras el axon marcha por la substancia gris ó á través de la blanca. En los cortes verticales del cordón antero-lateral de la médula del quin-

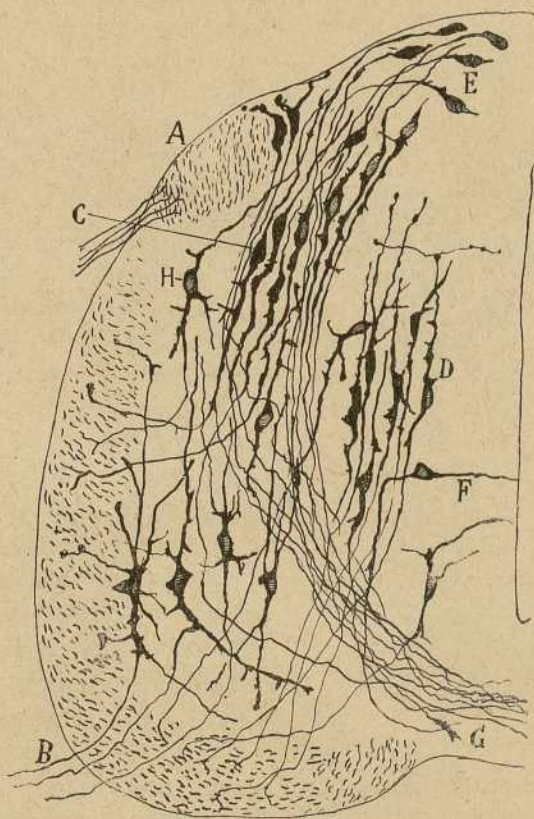


Fig. 190. — Médula espinal del embrión de pollo del quinto día. — A, manejo sensitivo ó oval; B, raíz anterior; C, haz de células comisurales; D, haz de células del cordón anterior; E, células comisurales del asta dorsal; F, células con dendritas endopiales; G, cono retardado; H, célula del cordón lateral.

to día, hemos visto muchas veces (fig. 189, A, B) series de conos situados en las zonas superficiales del mismo, y con caracteres algo distintos de los circulantes por la substancia gris. Mas en cuanto el axon vuelve á esta substancia ó abandona la médula (raíces motoras), el grumo protoplásmico cónico se descompone en una arborización recia de ramos cortos, provista de espesas varicosidades (fig. 191, b, 192, A). Estas arborizaciones rudimentarias, sorpréndense muy á menudo en las fibras motoras duran-

te su curso por la raíz anterior (fig. 192, A), notándose que la extensión de la ramificación crece conforme el axon se aleja de su origen. En la médula del quinto día, la ramificación ha llegado ya á los músculos, y nada es más común que ver, según mostramos en la fig. 191 *c*, fibras ampliamente ramificadas en pleno tejido muscular (músculos del raquis).

No deben, sin embargo, tomarse las ramificaciones reproducidas en la figura 191 como placas motrices rudimentarias, sino como el conjunto de las divisiones generadas por cada tubo medulado, antes de asaltar las pla-

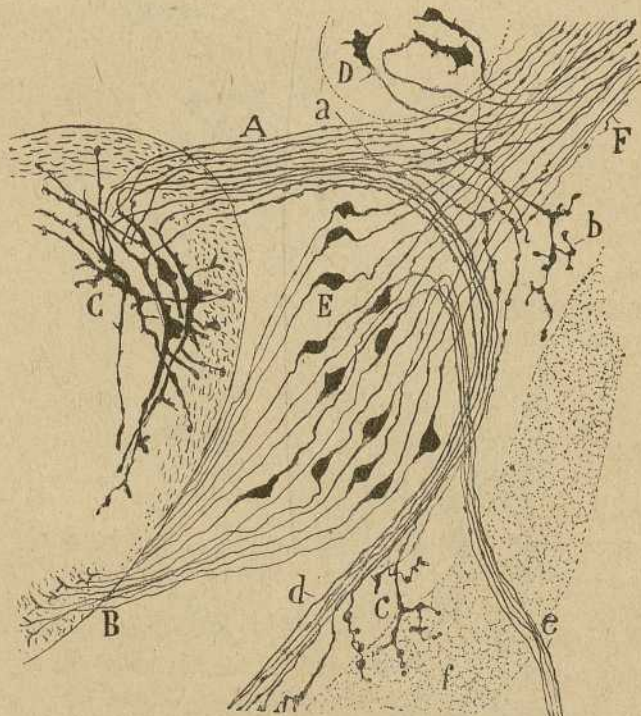


Fig. 191. — Embrión de pollo del quinto día. — A, raíz anterior; B, raíz posterior; C, neuronas motoras; D, ganglio simpático; E, células ganglionares en fase bipolar; F, rama anterior del par raquídeo; *a*, fibra motriz que se bifurcaba dos veces; *b*, arborización motriz embrionaria; *c*, ramificación motriz en los músculos dorsales; *e*, nervio sensitivo.

cas propiamente dichas. La arborización terminal de la placa motriz se presenta mucho más tardíamente en el embrión de pollo (del catorce al decimoséptimo día), consistiendo en un filamento indiviso y fuertemente varicoso, ó en un grupito de ramas cortas y terminadas por esférulas ó varicosidades. Hagamos notar que los cabos de las ramas de toda fibra sensitiva ó motora en tránsito para su destino, están siempre constituídos por una robusta varicosidad. También se observa ésta al nivel de toda bifurcación.

En algunos cortes de la médula del quinto al sexto día, se reconoce una disposición interesante que prueba la enorme extensión ofrecida por las divisiones preterminales de los tubos motores: consiste en que, al llegar las radicales delante del ganglio, se bifurcan, engendrando una rama dirigida con el par raquídeo hacia adelante y otra que se pierde en los músculos del dorso. A veces, como se notaba en la fig. 191, *a*, la fibra motriz engendraba, á favor de dos sucesivas bifurcaciones, cuatro ó más fibras divergentes unas anteriores y otras posteriores, destinadas verosímilmente á músculos distintos.

Juzgamos probable que semejante disposición, que podría explicar cómo una excitación arribada á una neurona motriz puede poner en juego, sinérgicamente, varios músculos, se mantenga en el adulto, aun cuando es de presumir que las citadas divisiones cambien de lugar, emigrando fuera de la raíz.

**Desarrollo de las dendritas.** — Según resulta de nuestras investigaciones y las de Lenhossék, las dendritas aparecen después que el axon ha llegado ó está á punto de llegar á su destino, iniciándose ya, desde el tercer día de la incubación en las gruesas neuronas motrices. Transcurrido el cuarto día, tócales el turno á las expansiones protoplásmicas de las neuronas funiculares y comisurales más anteriores, y desde el quinto al séptimo, alcanzan esta diferenciación los corpúsculos comisurales más posteriores y los elementos funiculares de la base y centro del asta dorsal. Los más tardos en cubrirse de dendritas son los diminutos corpúsculos de la substancia de Rolando, algunos de los cuales todavía mantienen su fase neuroblástica en el octavo día.

Inicianse las dendritas bajo la forma de espinas cortas que crecen rápidamente, bifurcándose en ángulo agudo. Todos los lados del soma pueden emitirlas, pero existen puntos de emergencia preferente: el polo interno ó central (en los neuroblastos recién emigrados del epitelio, este polo puede ser posterior), y el arranque ó porción inicial del axon. En algunas células este es el paraje donde se inician exclusivamente las den-

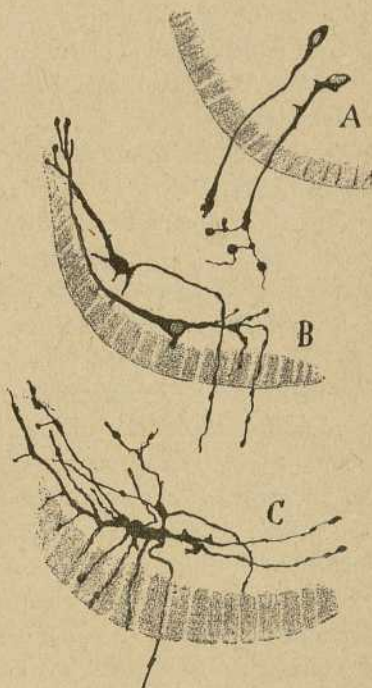


Fig. 192. — Fases de la neurona motriz. A, neuronas del tercer día; B, neuronas del cuarto día; C, neuronas del quinto día.

ditas, preferencia particularmente observable en las neuronas motrices, las cuales reproducen, durante esta fase fugaz, la morfología de sus homólogas de los invertebrados y peces más inferiores. En la fig. 192, hemos reproducido las fases más comunmente recorridas por la neurona motriz del embrión del pollo. Nótese que en A, las dendritas existen solamente en el tallo del axon; en B aparece ya una larga expansión posterior y caudal, y, finalmente, como mostraba la célula C, todo el soma se cubre de dendritas, desarrollándose nuevos apéndices sobre las dos gruesas prolongaciones polares, algunas de las cuales, divergiendo por el cordón antero-lateral, pueden llegar hasta la basal, acabando mediante una gruesa varicosidad. Al mismo tiempo, el soma cambia de posición acercándose á la substancia blanca y estrechando ó alargando el puente que le separa del axon. En fin, la superficie de las dendritas se irregulariza, todavía en los días subsiguientes, surgiendo los apéndices ternarios y cuaternarios.

Parecida evolución siguen las dendritas de los corpúsculos funiculares y comisurales, sólo que en ellos dura más tiempo la bipolaridad primitiva resultante de la precocidad de la dendrita caudal, así como la orientación dorso-ventral (fig. 190) del soma.

*Reabsorción de dendritas y modelamiento definitivo de la célula.*—Cuando se compara una neurona motriz ó funicular joven (médulas de pollo del octavo al decimosegundo día), con una adulta ó próxima al estado adulto, como lo son, por ejemplo, las ofrecidas por el pollo recién nacido ó el gato y perro de pocos días, nótanse algunas diferencias importantes.

En primer término, las expansiones que antes pululaban por la substancia blanca se han retraído á la gris, en la cual aparecen casi exclusivamente ramificadas; otras dendritas se han absorbido ya, y todas carecen ahora de aquellas gruesas varicosidades, así como de aquellos apéndices triangulares cortos, á manera de crestas de acomodación, que ostentaban en la primera época evolutiva. Finalmente, el contorno de las dendritas y aun del soma, primitivamente cubiertos de asperezas, exhibirán, en muchos puntos, apéndices espinosos terminados por un fino engrosamiento. Las espinas aparecen ya bastante distintas en las neuronas del asta anterior del embrión del pollo del decimoséptimo día y en los embriones humanos de 44 milímetros. En el gato casi de término, así como en el conejo y ratón recién nacido, se hallan también bien formadas. Por lo demás, los apéndices espinosos representan un perfeccionamiento propio de la médula espinal de aves y mamíferos, bien que en este órgano las espinas no alcanzan nunca la abundancia y regularidad que en las células del cerebro y cerebelo.

En suma, el desarrollo morfológico del ramaje dendrítico no debe tomarse como mero progresivo crecimiento de los apéndices iniciales, sino como un doble proceso de construcción y demolición. En un principio, el

neuroblasto envía en todas direcciones, pero de preferencia en la de la menor resistencia, largos apéndices; mas, andando el tiempo, y cuando las condiciones mecánicas del medio han variado, ciertas expansiones, ó sea aquellas que acertaron á ponerse en contacto con fibrillas nerviosas terminales, se conservarán y desarrollarán, en tanto que aquellas otras que no tuvieron la suerte de establecer relaciones de contigüidad con las susodichas arborizaciones nerviosas se atrofiarán y desaparecerán. Entre las expansiones atrofiadas contamos casi todas las que primitivamente habitaban en la substancia blanca y no poca parte de las prolongaciones polares dorso-ventrales. Otras expansiones, en fin, se transformarán, encogiendo ramas, emitiendo brotes nuevos y dislocando y orientando de manera diversa las preexistentes no reabsorbidas.

Más adelante, cuando estudiemos la histogenesis de los ganglios sensitivos, cerebelo y cerebro y retina, hallaremos numerosos ejemplos confirmatorios de la precedente doctrina, que ha sido comprobada por Calleja (1) y Terrazas (2) para la evolución de los granos cerebelosos. Esta doctrina puede resumirse en la siguiente proposición: *el soma del neuroblasto antes de la aparición de las arborizaciones nerviosas que con él deben entrar en contacto, emite dendritas que crecen en cualquiera dirección siguiendo el sentido de la menor resistencia; pero en cuanto dichas arborizaciones perisomáticas y peridendríticas entran en escena, realizase un trabajo paralelo de creación y demolición, en virtud del cual se establecerá la forma definitiva de la ramificación protoplasmática* (3). Por virtud de este retoque morfológico sólo quedarán en pie las expansiones mejor dispuestas para el establecimiento de conexiones con fibrillas nerviosas terminales. Por donde se ve cuán expuesto es á error el tomar como definitivas disposiciones morfológicas observadas solamente en la médula embrionaria, y cuán necesario será, para evitar equivocaciones, compulsar las preparaciones embrionarias con las obtenidas en animales adultos ó muy próximos al término de la evolución.

**Aparición de las colaterales de la substancia blanca.**—Conforme nosotros y Lenhossék descubrimos independientemente uno de otro, las colaterales retardan su aparición hasta el quinto día de la incubación, iniciándose en el cordón anterior bajo la forma de apéndices cortos, rectos, indivisos y terminados, á menudo, á favor de espesamientos cónicos irregularizados por minúsculas espinas. Este abultamiento final, que tam-

(1) Calleja; Histogenesis de los centros nerviosos. Tesis. Madrid, 1896.

(2) Terrazas: Notas sobre la neuroglia del cerebelo y el crecimiento de los elementos nerviosos. *Rev. trim. micrográfica*. Tomo II, 1897.

(3) Esta doctrina fue formulada por nosotros ya en nuestro segundo trabajo sobre el cerebelo: A propos de certains éléments bipolaires du cervelet avec quelques details nouveaux sur l'évolution des fibres cerebelleuses. *Journ. intern. d'Anat. et de Physiol.* &, 1890.

— Véase también *La rétine des vertébrés. La Cellule*. Tomo IX, 1892.



bién ha sido recientemente señalado por van Gehuchten en las colaterales embrionarias de los reptiles (*Tropidonotus*), representa un pequeño *cono de crecimiento* (fig. 103, G).

Llegado el sexto día, las colaterales del cordón antero-lateral se alargan y dicotomizan, y algunas de ellas cruzan ya la comisura ventral, para esparcirse por el asta anterior del opuesto lado (fig. 192, a) (comisura de colaterales).

Después de las colaterales del cordón anterior, nacen las del lateral (sexto día) y las de la porción interna del posterior, que comparecen al final del sexto día y adquieren bastante desarrollo en el séptimo y octavo. Sólo al final del octavo ó en pleno noveno día, se extienden las colaterales reflejo-motrices hasta el asta ventral. En fin, desde el décimo día,

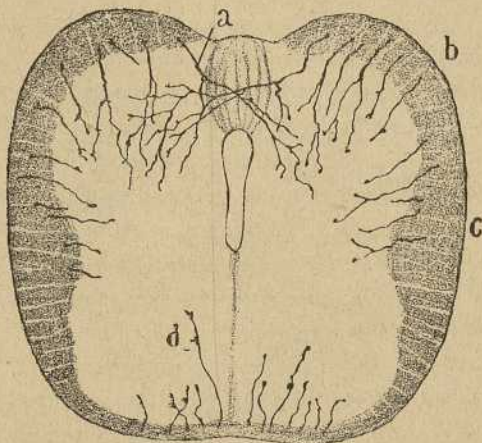


Fig. 193. — Desarrollo de las colaterales de la sustancia blanca (médula espinal de embrión de pollo del quinto día). — a, colaterales comisurales; b, colaterales del cordón anterior; d, colaterales sensitivas.

puede decirse que los plexos de colaterales de la sustancia gris quedan definitivamente contruídos. Restan no más algunas colaterales tardías de la sustancia de Rolando, nacidas de la zona de Lissauer del cordón posterior, colaterales que, en el pollo, aparecen desde el decimoquinto al decimoséptimo día. En los mamíferos, acaban su evolución estas fibras después del nacimiento (véase pág. 89).

**Colaterales iniciales de los axones motores y cordonales.**—Las colaterales motrices las hemos visto alguna vez ya formadas en la médula del séptimo día, en ocasión en que ninguna colateral inicial se halla diferenciada. En un feto humano de 3 centímetros, no sólo aparecían iniciadas tales colaterales motrices, sino que exhibían ramificaciones secundarias y terciarias extendidas por la porción anterior del asta ventral.

Las colaterales iniciales de los elementos funiculares y comisurales,

son más tardías que los de las motores. Para sorprenderlas, es preciso acudir á la médula del embrión de pollo del decimotercero al décimoquinto día. En los humanos de 44 milímetros, véanse también, y á menudo bifurcadas, en muchos axones del asta ventral.

En resumen ; las colaterales aparecen en este orden : 1.º, colaterales del cordón antero-lateral ó de asociación ; 2.º, colaterales del cordón posterior ó sensitivas ; 3.º, colaterales motrices, y 4.º, colaterales iniciales de axones comisurales y funiculares.

Las bifurcaciones de los axones polifuniculares, así como las que se verifican en la substancia blanca, son contemporáneas de los axones mismos y muy anteriores á la aparición de las colaterales. Por esta razón, la mejor época para estudiar los axones pluri-funiculares, es aquella en que las colaterales no se han formado aún ó son muy cortas, es decir, en las médulas del cuarto al sexto día.

**Leyes histogénicas de la evolución medular.** — La mayoría de los datos evolutivos que acabamos de resumir, ha sido plenamente confirmada por Lenhossék (cuyos estudios fueron hechos con independencia de los nuestros) en el embrión de pollo y selacio (*priusturus*), por Retzius en el de pollo, conejo, hombre y reptiles ; por van Gehuchten y Martin en el de pollo ; por van Gehuchten en el de teleósteos y reptiles ; por Athias en los de batracio (larvas tempranas, etc.). Constituyen, pues, hechos generales de evolución, muchos de los cuales, como tendremos ocasión de exponer más adelante, se aplican á todos los centros nerviosos.

La marcha general de la histogenesis y organogenesis medular, puede condensarse en las siguientes leyes :

1.<sup>a</sup> *Ley de polarización dorso-ventral de las neuronas embrionarias.* — Este hecho, bien aparente en la fig. 190 y 187, se explica por el aplanaamiento bilateral inicial de la médula, por la llegada de fibras exógenas á la porción lateral del cordón posterior (raíces sensitivas), por la aproximación de los bordes laterales del conducto endodiverticular y por el gran desarrollo de la zona nuclear del epitelio, que no deja sino un espacio antero-posterior para la región de los neuroblastos, etc.

2.<sup>a</sup> *Ley de la prelación evolutiva del asta ventral sobre la dorsal.* — Como ya mostraron His y Wignall, las neuronas del asta anterior, singularmente las motrices, se desenvuelven antes que las del asta posterior. Esta progresión evolutiva de delante á atrás, se observa hasta en el cuerno dorsal, cuya substancia de Rolando es lo último que se forma.

3.<sup>a</sup> *Ley de prioridad evolutiva de la substancia blanca del cordón ventral sobre la del dorsal.* — Esta ley rige también el orden de aparición de las colaterales funiculares.

4.<sup>a</sup> *Las vías formadas por axones finos subsiguen á las compuestas de fibras gruesas y medianas, ó en otros términos, las neuronas robustas preceden en su diferenciación á las medianas y pequeñas.*

5.<sup>a</sup> Las vías exógenas del cordón posterior (fibras sensitivas), preceden á las endógenas.

6.<sup>a</sup> En general, nos ha parecido que, salvo alguna excepción, las vías largas, tanto sensitivas como funiculares, se crean antes que las cortas.

**Formación de los husos cromáticos y de la mielina y capilares.**—El estudio de la evolución de la estructura celular exige la observación de cortes medulares coloreados con el método de Nissl ó la hematoxilina (coloración lenta). Sobre este particular, las observaciones que poseemos, debidas á Wignal, His, Lenhossék, Kölliker, Levy y nosotros, son todavía harto incompletas. Ellas permiten, no obstante, afirmar que el protoplasma, en la fase de neuroblasto, es escaso, finamente granuloso y no atrae las anilinas básicas (método de Nissl); sólo cuando las dendritas hállanse iniciadas (embrión humano de 2 ó 3 centímetros), nótanse finos granos cromáticos en la periferia del soma, cuyo caudal de protoplasma ha aumentado notablemente. En fin, en los embriones humanos de 44 milímetros (figura 194), las neuronas motoras exhiben ya una capa cortical formada por pequeños husos cromáticos, los cuales faltan todavía en las dendritas y en una extensa zona protoplásmica perinuclear. Ulteriormente, los citados grumos invaden zonas somáticas cada vez más profundas, y, en los últimos meses de la vida intra-uterina, aquellos se extienden ya al arranque de las dendritas gruesas.

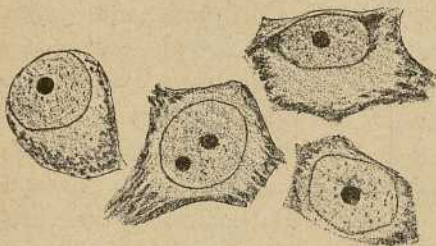


Fig. 194. — Células motrices de la médula espinal de un embrión humano de 44 milímetros. (Método de Nissl).

En fin, en los embriones humanos de 44 milímetros (figura 194), las neuronas motoras exhiben ya una capa cortical formada por pequeños husos cromáticos, los cuales faltan todavía en las dendritas y en una extensa zona protoplásmica perinuclear. Ulteriormente, los citados grumos invaden zonas somáticas cada vez más profundas, y, en los últimos meses de la vida intra-uterina, aquellos se extienden ya al arranque de las dendritas gruesas.

La formación de la mielina en los tubos de la substancia blanca, constituye un fenómeno contemporáneo de los últimos perfeccionamientos morfológicos de colaterales y dendritas. En el embrión humano, según resulta de los trabajos de Flehsig y sus discípulos, la mielina medular se deposita durante la última mitad de la vida intra-uterina. En otros mamíferos, el ratón, por ejemplo, la mielina aparece más tardíamente, del primero al tercero día del nacimiento (Lenhossék). En el pollo se desarrolla en los cuatro ó cinco últimos días de la incubación.

Tocante al método de formación de la mielina, existe entre los sabios el acuerdo de estimarla como un producto de secreción del axon. Tal es, sobre poco más ó menos, el dictamen de Kölliker (1), Wignal (2) y

(1) Kölliker: *Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. Wissensch. Zool.* Bd. 4<sup>o</sup>, 1886.

(2) Wignal: *Loc. cit.*

Westphal (1). Los trámites de esta formación mielínica, así como las causas en cuya virtud las estrangulaciones de los axones la rechazan, se desconocen aún.

Los capilares de la médula espinal, se desarrollan en el pollo desde el cuarto día de la incubación, y acaso antes. His los ha visto ya en la fase de los neuroblastos. En las preparaciones del cromato de plata, véanse siempre dos gruesos vasos antero-posteriores, situados á los lados del epitelio, vasos que no tardan en engendrar (al fin del cuarto y en el quinto día), por el mecanismo de las puntas de crecimiento, algunas asas capilares. En el trayecto de estos capilares, se notan ciertos apéndices finos, cortos, libremente terminados, sobre cuya significación no es posible dar ninguna opinión exacta.

#### DESARROLLO DEL EPITELIO EPENDIMAL Y DE LA NEUROGLIA

**Evolución de las células epiteliales y formación del epéndimo.**— Según dejamos dicho más atrás, los espongioblastos de His representan el germen del epitelio medular y de los elementos neuróglícos. Durante cierto tiempo, pues, la médula embrionaria contiene como único aparato de sostén dichos espongioblastos, los cuales, conforme sospechó ya Hensen y ha probado His, y sobre todo Golgi, representan unos elementos radiados, cuyo soma rodea el epéndimo y cuya expansión periférica se termina bajo la pia, mediante un espesamiento (fig. 196).

En opinión de His, el espongioblasto representa un elemento específico, destinado á formar el epitelio ependimal, é incapaz de originar neuroblastos ni células nerviosas jóvenes. Parecido dictamen defienden también Lenhossék y Retzius.

Desde nuestras primeras observaciones (2) embriológicas en la médula del pollo, reconocimos que, en efecto, el espongioblasto es el germen del corpúsculo ependimal y neuróglíco; pero la existencia en las médulas muy tempranas de fases de transición entre aquél y los genuínos corpúsculos nerviosos, nos llevaron á formular algunas reservas tocante á su especificidad; inclinándonos á admitir la posibilidad de que algunos elementos epitélicos se transformen en neuroblastos. Fases intermedias semejantes á las reproducidas por nosotros, han sido descritas también por Retzius (3) en el *Anguis fragilis*, y Athias (4), en las larvas de la rana.

En la figura 120, A, B, C, mostramos algunas de estas formas, caracterizadas por poseer un cuerpo residente en la zona de las columnas, en pleno epitelio, por ofrecer uno ó dos largos apéndices centrales, prolon-

(1) Westphal: Die electricischen Erregbarkeit-verhältnisse des peripherischen Nervensystems des Menschen & Arch. f. Psychiatrie. Bd. 26, 1894.

(2) Cajal: Anat. Anzeiger. Loc. cit. Bd. V, 1890.

(3) Retzius: Zur Kenntniss der ersten Entwicklung des Rückenmarkes von Anguis fragilis. Biol. Unters. N. F. Bd. 8, 1898.

(4) Athias: Loc. cit.

gados hasta el epéndimo, y finalmente, por continuarse periféricamente con un axon funicular ó comisural.

La primera sugestión que se ofrece al espíritu al contemplar estos corpúsculos, es que representan fases de transición entre espongioblastos y células nerviosas, ó acaso, como prefiere Schaper, entre elementos indiferentes nacidos de los germinales y neuroblastos de His.

Queda, sin embargo, otra posibilidad, á cuya admisión nos inclinamos actualmente. Según His, la célula germinal no abandonaría siempre las zonas internas del epitelio para prepararse á su transformación en neuroblasto, sino que podría eventualmente realizar esta metamorfosis y cambios subsiguientes, en los parajes mismos donde habitaba primitivamente; por lo cual produciríase, por acomodación á los intersticios de la zona de los pilares, un corpúsculo nervioso radiado y bipolar, en un todo semejante á un espongioblasto.

Las células epiteliales primitivas, tal como aparecen en la médula embrionaria del cuarto y quinto día (pollo), son capaces de proliferación. En

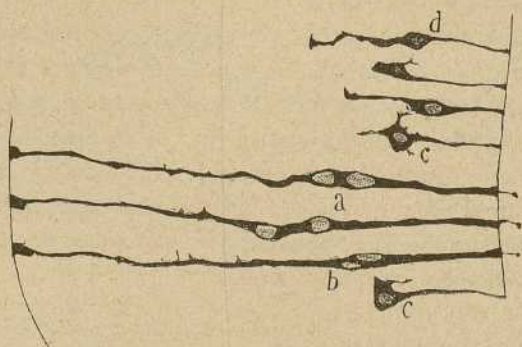


Fig. 195. — Células epiteliales del embrión de pollo del cuarto día. — *a, b*, células con dos núcleos; *c*, célula resultante al parecer de una división; *d*, células cuya expansión externa se alarga.

pro de esta suposición, habla el hecho, repetidamente observado por nosotros, de existir dos núcleos en el cuerpo de algunos elementos epiteliales, núcleos unas veces paralelos y muy próximos, como si acabasen de realizar su segmentación, otras colocados en situación oblicua, y finalmente algunas apartados en sentido radial (fig. 195, *a, b*). Si como anuncia esta binuclearidad, el protoplasma se segmenta transversalmente, deben formarse corpúsculos ependimales cortos, exentos de expansión radial y provistos de un núcleo muy periférico. No faltan, ciertamente, células de esta apariencia, como mostramos en la figura 195, *c, d*, donde dibujamos varios elementos ependimales aparentemente terminados por un soma grueso y más ó menos espinoso, emplazado en el límite externo del muro epitelial; pero hay una causa de error que no permite zanjar definitivamente este punto. Es que, también los corpúsculos epiteliales ordinarios muestran la citada figura, cuando, según ocurre á menudo, la expansión radial no ha fijado el cromato argéntico, corriéndose el riesgo de tomarlos por elementos ependimales cortos producidos por división. Las células figuradas en *C*, nos parecieron más particularmente interpreta-

bles en este último sentido. De todos modos, este punto reclama todavía nuevas y más precisas observaciones. Por lo demás, formas binucleadas se encuentran también en los espongiblastos de la retina (mamíferos recién nacidos), y en el epitelio del cerebro. También His, aunque sin dar importancia al hecho, figura en sus últimos trabajos algún espongiblasto en curso de mitosis.

La forma radiada, extendida desde el epéndimo á la *pia*, ofrecida por los espongiblastos del embrión de mamífero, constituye un hecho general, según acreditan las indagaciones de Nansen en la *Mixina*, las de Golgi (1), nosotros, Lachi, Retzius y van Gehuchten, etc., en los embriones de pollo; las de Kölliker, Lenhossék y van Gehuchten en los embriones de mamíferos y aves; las de Burckhard, P. Braun, Lawdowsky, Cl. Sala y Athias en los de batracio; las nuestras, de Retzius y de van Gehuchten en los del reptil; en fin, las de estos dos últimos observadores y de Lenhossék en varios géneros de peces. En los ciclostomos y amfioxus hay motivos para creer que el epitelio conserva su disposición radiada y su terminación en ambas superficies medulares durante toda la vida; pero en los teléosteos, batracios, reptiles, aves y mamíferos, la citada formación epitelial sufre ya, durante la época embrionaria, variantes de consideración que conviene distinguir. Para la mejor exposición de estos cambios apreciaremos en el espongiblasto cuatro épocas, á cada una de las cuales corresponde una forma dominante que designaremos con los nombres de: 1.<sup>a</sup>, *espongiblasto primitivo* ó de His; 2.<sup>a</sup>, *célula epitelial primordial* ó corpúsculo de Golgi; 3.<sup>a</sup>, *célula epitelial joven* ó ramificada; y 4.<sup>a</sup>, *célula epéndimal* ó epitélica definitiva.

1.<sup>a</sup> *Espongiblasto primitivo* ó *célula de His* (fig. 182, B).—Está representado por los elementos epiteliales gruesos que constituyen el surco medular primitivo antes de la aparición de los neuroblastos. De esta fase hemos tratado ya anteriormente, pág. 509. No siendo posible en época tan temprana colorear por el cromato de plata el citado espongiblasto, no tenemos de su morfología un conocimiento tan perfecto como de la del epitelio primordial ó corpúsculo de Golgi. De los datos estructurales asignados por His al espongiblasto primitivo, retengamos un detalle que

(1) *Golgi*: Sulla Anatomia degli organi centrali, &, p. 180 y 179. Pavia, 1886. Golgi reconoció bien la forma general del epitelio, que describe formado por fibras radiadas extendidas desde el epéndimo hasta la *pia*, en donde acabarían, ora por un engrosamiento cónico, ora por hilos finos insertos en capilares. Del curso de la fibra radial partirían ramillas secundarias, en parte terminadas sobre vasos. Este sabio, no estudió, sin embargo, la morfología del epitelio en los diversos radios medulares, ni sus relaciones genéticas con la neuroglia.

También Falzacappa: parece haber impregnado, al menos parcialmente, el epitelio primitivo de los embriones de ave, según resulta de una breve noticia que da en su trabajo: Ricerche istologiche sul midollo spinale.—Nota preliminare.—Roma, *Red. della R. Accad. dei Lincei*. Vol. V, 1 semestre, fasc. 9, Maggio, 1899.

acaso tenga su importancia. Según este sabio, la porción externa de tales elementos sufre una metamorfosis especial, en virtud de la cual el protoplasma se hincha y acribilla de vacuolas, formando una especie de red. ¿No podría coincidir esta transformación de la mitad externa de las células con la secreción de alguna materia quimiotáctica que atrajera á los elementos germinales y los transformara en neuroblastos? Más adelante expondremos los indicios que abonan esta suposición.

2.<sup>a</sup> *Fase del epitelio primordial.*—Desde el tercer día de la incubación y contemporáneamente con la diferenciación de los neuroblastos, adque-

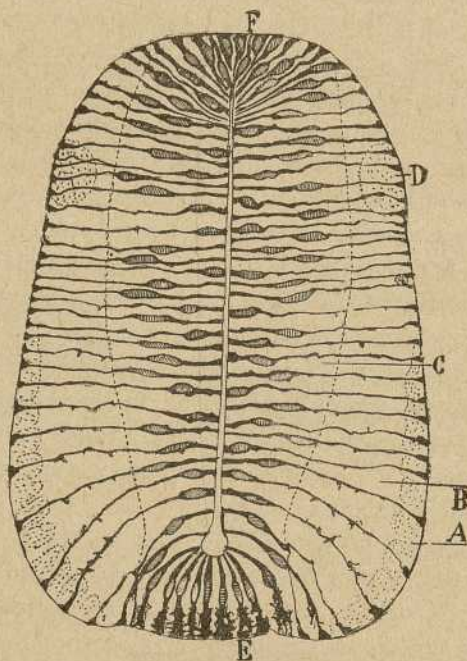


Fig. 196. — Epitelio de la médula espinal del embrión de pollo del tercer día. — A, asta anterior; D, manojito oval de His; E, tonel epitelial; F, epitelio fisural posterior.

ren los espongioblastos gran longitud y se adelgazan notablemente. Hé aquí la disposición de los mismos en la médula del pollo del cuarto día, época en que pueden teñirse ya mediante el método de Golgi (fig. 196).

Los corpúsculos epiteliales han aumentado extraordinariamente en número, sin amplificación correlativa del epéndimo, de lo cual resultan como necesaria consecuencia dos cosas: el adelgazamiento de las prolongaciones internas y externas, y la emigración de los núcleos, que se escalonan en planos más ó menos alejados de la cavidad central. Distínguese, en virtud de esta modificación, en la totalidad del epitelio, dos zonas: la *interna* ó *muro epitelial*, constituida por el conjunto de los so-

mas y de los núcleos epitélícos, y la periférica, formada por los largos filamentos radiados extendidos hasta la pía, lisos ó casi lisos al nivel de la zona de los neuroblastos, algo ásperos y como varicosos á la altura del velo marginal ó primer rudimento de la substancia blanca. La zona nuclear ó muro epitelial es relativamente delgada por delante y á los lados, pero se engruesa progresivamente hacia atrás hasta alcanzar la superficie dorsal de la médula (fig. 196, F).

En general, la prolongación externa divergente es muy delgada. Dos regiones hay, sin embargo, en que ésta conserva todavía cierto grosor: la región fisural anterior y la posterior.

La región fisural anterior, según demostramos primeramente nosotros (1), se caracteriza: por exhibir células epiteliales cortas, recias, arciiformes, cuya concavidad mira hacia el rafe, por mostrar una prolongación interna sucesivamente adelgazada, y, en fin, por presentar una expansión externa muy espesa, de contorno como desgarrado y en ocasiones interrumpido por hondos golfos y hasta por verdaderos agujeros labrados á impulso de los primeros conos de crecimiento. El conjunto de esta singular formación, que Retzius (2) llama *cuña epitelica anterior* y Kölliker *septo endiminal ventral*, ha sido comparado por Lenhossék á un tonel. Semejante disposición atribúyela este autor á la tendencia que tiene el cordón anterior á arrollarse hacia adelante y adentro.

La región fisural posterior (*cuña epitelial posterior* de Retzius, *septo dorsal endiminal* de Kölliker), consta de células epiteliales cortas, apretadas, convergentes al borde posterior de la cavidad endiminal, que poseen una expansión dorsal espesa y lisa terminada por un ensanchamiento bajo la pía, y una expansión ventral más fina y larga, acabada en el epéndimo, y á menudo incurvada en forma de gancho (fig. 197). El núcleo puede residir en toda la longitud de la célula, lo que depende sin duda de que en la región fisural posterior no se ha diferenciado una zona superficial destinada al paso de las fibras nerviosas. La chapa interna exhibe una larga pestaña.

*Epitelio ramificado.* — Mientras la substancia blanca no se desarrolla ó está representada por escasísimas fibras marginales, el corpúsculo epitelial permanece indiviso; pero en cuanto los cordones se modelan, las expansiones externas del mismo muestran dos zonas provistas de apéndices de muy diversa significación. En la región correspondiente á la substancia gris, las referidas expansiones emiten excrecencias laminares, de aspecto amarillento, de forma por lo común triangular, indivisas ó ramificadas, las cuales se insinúan entre las neuronas, cuyos contactos evitan

(1) Cajal: Contribución al estudio de la médula espinal. *Rev. trim. de Histología nor. y patol.* Núm. 3 y 4. Marzo de 1889.

(2) Retzius: Zur Kenntniss der Ependimzellen der Centralorgane. *Verh. des Gesellsch. der Biol. in Stockholm.*, 1891.



más ó menos completamente. Tales apéndices muestran, por lo común, dirección antero-posterior para acomodarse á la orientación general dorso-ventral de los intersticios de las neuronas, que por esta época afectan de preferencia figura en huso.

La ramificación de la porción más periférica de la fibra radial, tiene muy distinto carácter, consistiendo, bien en una bifurcación de los tallos, bien en la formación de un penacho terminal. Las ramas, pocas ó muchas, son por lo común lisas ó algo varicosas, trazan en su arranque por debajo de la substancia blanca, arcos más ó menos extensos, según de-

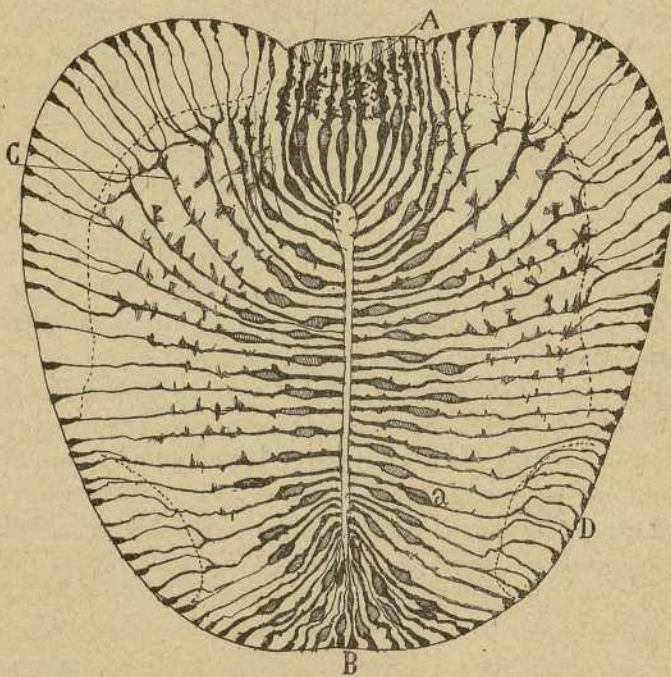


Fig. 197. — Epitelio de la médula espinal del quinto día (embrión de pollo). — A, tonel epitelial; B, epitelio fisural posterior; C, fibras ramificadas del cordón anterior; D, fibras ramificadas del cordón posterior.

mostró Retzius exactamente en la médula humana y de pollo, cruzan después por los intersticios de las fibras nerviosas y acaban bajo la *pia* por otros tantos engrosamientos.

Dado que dichas bifurcaciones de la fibra radial yacen constantemente en los parajes en que la substancia blanca forma costras gruesas y salientes, parece natural atribuir su génesis á una acción inductriz de las fibras de esta substancia. Podemos, pues, admitir que todas las ramificaciones de los tallos epiteliales son obra de las neuronas, con la diferencia de que el penacho final de aquéllos es función de los axones de la substancia

blanca mientras que las crestas de la substancia gris constituyen función de los somas y tallos protoplásmicos gruesos.

Tocante al mecanismo de esta acción inductriz, nada que no sea conjetura arriesgada puede imaginarse. A título de tal proponemos nosotros la siguiente explicación :

Las células epiteliales poseen dos regiones de propiedades diversas : la región nuclear y cabo interno, cuyo protoplasma es inmóvil é insusceptible de ser influido por las neuronas; la región del tallo ó periférica, formada de protoplasma amibóideo capaz de contraerse, estirarse y ramificarse bajo influencias mecánicas ó químicas (tactismos, quimiotactismos, etc.). Ahora bien, siempre que sobre este tallo amiboide sea ejercida una presión ó estiramiento (por ejemplo, el sufrido á consecuencia del creciente aumento de los axones de la substancia blanca, y consiguiente apartamiento de las fibras epiteliales), tendrá lugar por debajo del punto estimulado una producción de ramificaciones, las cuales, en virtud de la forma de los intersticios próximos y acaso por alguna influencia quimiotáctica de la periferia medular (pia-mater), se dirigirán hacia la limitante extensa, cuyos huecos cubrirían mediante sus engrosamientos terminales. Cosa análoga ocurriría en la substancia gris : el contacto de los somas provocaría en los puntos no oprimidos de los tallos, la formación de crestas y de apéndices que se insinuarían en los intersticios, es decir, según el sentido de la menor resistencia.

Las ramificaciones periféricas de los tallos, aparecen en la región radicular del cordón anterior desde el cuarto día. En la fig. 196, correspondiente al final del tercero, se advierte ya una bifurcación en dicho paraje. Siguen en seguida las del cordón posterior (porción radicular). Llegado el quinto día (fig. 197), los penachos han invadido gran parte del cordón antero-lateral y en los siguientes se extenderán por casi todos los radios medulares, menos la región fisural posterior, en la cual, por consecuencia del tardío desarrollo de la substancia blanca superpuesta, demorarán mucho su aparición (fig. 197, B). El epitelio fisural anterior, aunque lento en ramificarse, se muestra ya cubierto de apéndices laterales y de bifurcaciones desde el decimocuarto día (embrión de pollo). Estas ramificaciones corresponden por completo á la zona anterior, cruzada por las fibras comisurales. En la fig. 198, A, mostramos también las ramificaciones complicadas de la cuña ó tonel epitelial de un embrión humano de 44 milímetros (región lumbar), ramificaciones que cubren, no sólo el fondo, sino las paredes de la cisura anterior. Llama también la atención en esta figura, el enorme desarrollo que en el hombre posee el penacho terminal del epitelio lateral, así como el gran número de fibras finas larguísimas brotadas del tallo radial y libremente terminadas, tanto en la substancia gris como en la blanca.

*Epitelio endimensional definitivo.* — Lo primero que llama la atención al examinar una médula embrionaria que pase del décimosegundo al decimocuarto día (pollo) ó del segundo mes (embrión humano), es la notable

reducción del conducto endodermal, el cual queda limitado no más á la porción anterior ó subfisural ventral.

Semejante reducción ocurre, no por sucesivo y uniforme angostamiento del epéndimo, sino, como demostraron ya Waldeyer (1), Balfour (2), His (3), Barnes (4), Corning (5), Wilson (6) y Prenant (7), por la apli-

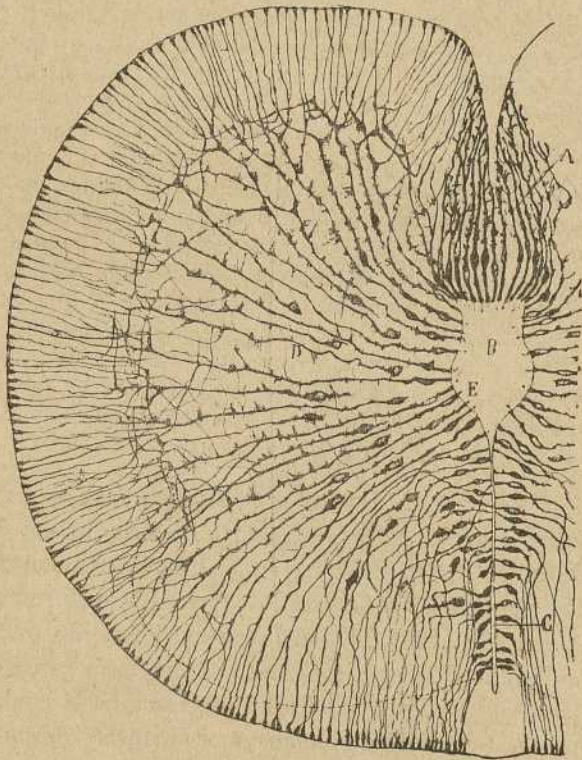


Fig. 198. — Médula lumbar del embrión humano de 44 milímetros. — A, tonel epitelial; B, epéndimo; C, fisura endodermal posterior á punto de soldarse; D, células epiteliales dislocadas (astroblastos).

(1) *W. Waldeyer*: Ueber die Entwicklung des Centralkanal im Rückenmark, *Arch. f. path. Anat.* 1876, Bd. 68.

(2) *F. Balfour*: Handbuch der vergleichenden Embryologie (traducción alemana de C. Velter), Jena, 1881.

(3) *W. His*: Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. *Abhan. d. math. phys. Class. d. Kön. Sächs. Gesell. d. Wiss.* Bd. 13, 1886.

(4) *Barnes*: On the Development of posterior fissure of the spinal cord and the Reduction of the Central Canal in the Pig. *Proc. mer. Acad. arts. anat. scien.*, 1884.

(5) *Corning*: Ueber die Entwicklung der Substantia gelatinosa Rolandi, & *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 31, 1888.

(6) *F. T. Wilson*: On the Closure of the central Canal of the spinal Cord., & *Transact. intern. medic. Congress Sydney*, 1892.

(7) *Frenant*: Criteriums histologiques pour la determination de la partie persistante du canal ependymaire primitif. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. XI, 1894.

cación y fusión de las paredes laterales de los tres cuartos posteriores del conducto central. En la fig. 198, C, que reproduce el epéndimo de la médula lumbar de un embrión humano de cuatro centímetros y medio, se puede ver la fase preparatoria de esta fusión.

Por consecuencia del referido angostamiento de la cavidad y de la emigración del epitelio, necesarios á la diferenciación de los elementos neurológicos, el número de células endodimales disminuye notablemente, permaneciendo exclusivamente sin mermas en su puesto los contingentes de las fisuras anterior y posterior. Al propio tiempo, los corpúsculos epiteliales laterales sufren la atrofia de su expansión periférica, la cual se adelgaza rápidamente, pierde su penacho terminal y queda reducida á un filamento grueso, varicoso, dicotomizado ó ramificado más ó menos complicadamente, y extendido no más á las proximidades del epéndimo (substancia gelatinosa central de los autores).

Y es que terminada la función, el órgano supérfluo debe desaparecer ó transformarse. En efecto, el epitelio joven con sus apéndices colaterales y terminales, desempeña el oficio que en el adulto sirve la neuroglia (aislar y apartar los somas y dendritas y axones para evitar comunicación lateral de corrientes). Mas en cuanto la neuroglia definitiva aparece, el corpúsculo endodimal cae en desuso, y como dice Cl. Sala, condenado ahora al reposo funcional, se atrofia y desorganiza.

Esta atrofia epitelial se inicia en el embrión de pollo, desde el décimo-cuarto día y acaso antes, acentuándose en los siguientes hasta la eclosión, desde cuya época no es posible seguir la expansión epitelial externa hasta más allá de la región peri-endodimal. En el gato, conejo y ratón recién nacidos, se ve también el cabo epitelial periférico, reducido á un tallo ramificado en la vecindad de la substancia gris. El cuerpo es ahora corto, ovóideo y se instala en la inmediación de la cavidad, á la que envía una pestaña á menudo terminada por una varicosidad.

El epitelio fisural, anterior y posterior, resisten durante mucho tiempo á la atrofia. Así, en los animales recién nacidos (hombre, ratón, perro, gato, conejo), todavía conserva la cuña anterior su forma originaria, salvo la más complicada ramificación de las fibras radiales, particularmente en el hombre, donde engendran un plexo tupido, extendido por la comisura blanca.

En cuanto al epitelio fisural posterior, su disposición es la de un haz larguísimo, extendido desde el epéndimo al surco medio dorsal. No todos los elementos de este haz poseen igual longitud: los hay que van desde el epéndimo hasta el fondo del surco posterior, pasando por el rafe; pero otros son mucho más cortos, extendiéndose desde la *pia* hasta los distintos planos del rafe, donde instalan el soma con el núcleo. Por lo demás, esta disposición es consecuencia del cierre de la porción posterior del epéndimo. En efecto, ocurrido este cierre, las células epiteliales más pos-

teriores debieron avanzar hacia adelante, para restaurar la cuña posterior y durante esta emigración, unas llegaron á su destino y se dispusieron en torno del epéndimo, y las más quedaron rezagadas y como escalonadas á lo largo del rafe. En el curso de su evolución, las expansiones periféricas de este epitelio fisural, conservarán su individualidad, no teniendo tendencia á ramificarse y acabando bajo la *pía*, en pleno surco posterior, mediante espesamientos cónicos. El cabo interno, se muestra apuntado, irregular y desprovisto de chapa, aún en los elementos que alcanzaron la frontera ependimal.

La atrofia de la rama periférica del corpúsculo ependimal, primeramente demostrada por nosotros, ha sido confirmada por Retzius, Cl. Sala, Kölliker y hasta por Lenhossék, que la creyó poco probable al principio. Este autor anuncia también en la nueva edición de su libro sobre la médula, una posibilidad tocante al origen del epéndimo definitivo; imagina que los corpúsculos que lo forman no son los de la época embrionaria, por haber sido éstos aprovechados del todo en la construcción de la neuroglia, sino otros nacidos *in situ*, acaso mediante diferenciación de elementos indiferentes. Sin negar la posibilidad del hecho, nosotros lo juzgamos poco verosímil, entre otras razones por estar bien establecida para otros centros nerviosos (retina, cerebro, lóbulo óptico) la identidad del epitelio adulto y del primitivo.

**Formación de la neuroglia.**— Hemos visto que en las fases más tempranas del desarrollo medular no existe, á título de elemento de sostén, otra cosa que células epiteliales; las células neuróglicas ó en forma de araña (corpúsculos de Deiters de cortas y largas radiaciones), aparecen mucho más tardíamente: en el embrión del pollo del decimotercero al decimoquinto día, en el humano desde el tercer mes, en los embriones de gato y conejo en los días próximos al nacimiento.

¿De dónde provienen estas células? Como nuestras investigaciones demostraron definitivamente, los elementos de neuroglia no son otra cosa que *células epiteliales dislocadas y transformadas*. Nada más fácil que sorprender todas las gradaciones de esta transformación en la médula del pollo del decimocuarto día de la incubación, coloreada por el cromato argéntico (figs. 198 y 199). El cuerpo de la célula abandona el contorno ependimal, emigrando en sentido radial, hasta diferentes planos de la sustancia gris, en los cuales se estaciona y experimenta diversas mutaciones. Consisten éstas en la atrofia de la prolongación interna, en el crecimiento transversal del soma, que se cubre de una infinidad de expansiones cortas, varicosas, enredadas, que no tardan en ramificarse de un modo complicado, y en el mayor desarrollo de los apéndices colaterales del tallo radial. En un principio, el penacho periférico mantiene su unión con la basal externa, y hasta, como dice Cl. Sala, puede suponerse que, merced á la fijeza de este punto de inserción basal, y gracias también á la contractilidad del protoplasma de la porción periférica ó extranuclear del

tallo, se realizan la dislocación del soma y su progresiva diseminación por los diferentes segmentos de la sustancia gris; pero, en los últimos días de la incubación en el pollo y no lejos de la época del nacimiento en los mamíferos, muchas células epiteliales dislocadas adelgazan su expansión periférica, reabsorben su penacho, transformándose así en elementos asteriformes, erizados de numerosas expansiones, entre las cuales suelen subsistir mucho tiempo todavía dos algo más largas, una externa y otra interna, que parecen marcar, con su dirección radial, el abolengo epitelial de que proceden. Para entendernos en adelante caracterizaremos

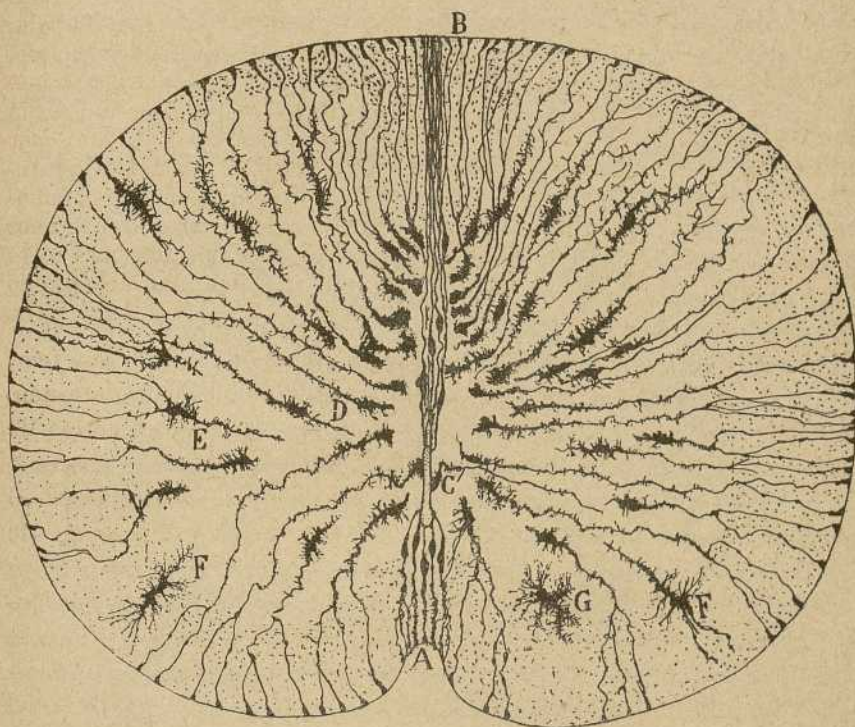


Fig. 199. — Epitelio y neuroglia primitivos del ratón recién nacido. — A, tonel epitelial anterior; B, haz fisural posterior; D, astroblastos ó elementos epiteliales dislocados; G, F, células neuróglicas jóvenes.

mos cada una de estas fases con una designación: *célula neuróglica primordial ó astroblasto* (Lenhossék) llamaremos á la célula epitelial dislocada, pero cuya expansión radial termina todavía bajo la *pia* por espesamientos finales; y *célula neuróglica joven* á la que, retraídas ambas expansiones radiales, acredita aún, por su alargamiento y orientación radiada, su reciente derivación epitelial.

La posición y dirección en la sustancia gris del *astroblasto* ó elemento epitelial dislocado, varía algo en los diversos radios medulares, según

puede verse en la figura 199. Las situadas enfrente de la porción lateral del epéndimo conservan su convergencia hacia éste y se estacionan en toda la extensión de la substancia gris. Muchas células han llegado en su movimiento emigratorio hasta tropezar con la substancia blanca, en cuyas fronteras se detienen algún tiempo (figs. 199 y 200).

Las células epiteliales fronterizas del tonel fisural, trazan un arco de concavidad anterior, y, llegadas á la frontera de la substancia blanca, se dividen en dos ó tres gruesas ramas terminadas en la superficie de la cisura anterior.

De la dirección y posición de los astroblastos posteriores, hay que consignar una particularidad interesante, mencionada ya por Lenhossék (1) y Retzius. En vez de converger estos elementos á la cavidad ependimal actual, irradian del paraje en que se hallaba emplazada la antigua, la cual se extendía por detrás, á lo largo del rafe, hasta cerca del surco medio posterior. El cierre de esta porción ependimal y el crecimiento hacia adelante del antiguo manojito fisural posterior, han obligado á los elementos epitelícos laterales que aquella contenía, á dislocarse hacia afuera ocupando el territorio de la comisura gris y parajes vecinos del asta dorsal. Como se ve en la figura. 199, estos elementos dislocados diríjense primeramente hacia los lados, se incurvan luego hacia atrás y afuera y acaban ramificándose en los distintos planos del cordón posterior. Por lo común, las células más internas, contornean por fuera la porción fisural de éste y tienen su remate no lejos del surco medio posterior. Muchas, en fin, dislocan el soma hasta el espesor de la substancia de Rolando, donde no es raro verlas orientarse en líneas meridianas, mostrando un contorno sumamente veloso.

*Célula neuróglia joven.* — Se diferencia primeramente en la región de las células motrices, no lejos del cordón anterior, en una época que puede aproximadamente fijarse entre el decimosegundo y decimotercero día de la incubación (embrión de pollo); más tarde, extiéndese la transformación del astroblasto en célula neuróglia á los demás territorios de la substancia gris y blanca.

La figura del elemento neuróglia joven varía en las diversas localidades de la médula, y, según el grado de transformación en que se halle. Las figs. 200 y 201 muestran las principales mutaciones acaecidas en estos elementos hasta cerca de la época adulta.

Las células de la substancia gris afectan distintos grados de evolución. Las más adelantadas yacen en el asta anterior, y se caracterizan por su forma genuinamente estrellada sin resto apenas de apéndices radiales; sus expansiones aparecen cubiertas de gran número de excrecencias colaterales que prestan al conjunto aspecto esponjoso. En otros elementos

(1) *Lenhossék*: Zur Kenntniß der Neuroglia der menschlichen Rückenmarkes. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch.*, 3 Versamml. 1891.

menos evolucionados, las prolongaciones polares subsisten todavía, advirtiéndose á menudo que han perdido su direccióu originaria y se han cubierto de apéndices granulosos á la manera del soma. Células de este género se notan, sobre todo, en la substancia de Rolando, en cuyo espesor se escalonan revistiendo gran variedad de formas (fig. 201, *c, d*). Por su singular figura son notables las que contornean posteriormente dicha substancia, á lo cual envían un apéndice interno ramificado y numerosas ramitas transversales cortas, brotadas de los lados del soma (fig. 201, *b*). Por lo demás, tales células en forma de brocha y las alargadas ó de figura de *boa* (adorno de señora), persisten hasta en la médula de los mamíferos recién nacidos, según indicamos y figuramos nosotros en nuestro primer trabajo (1) sobre la médula espinal.

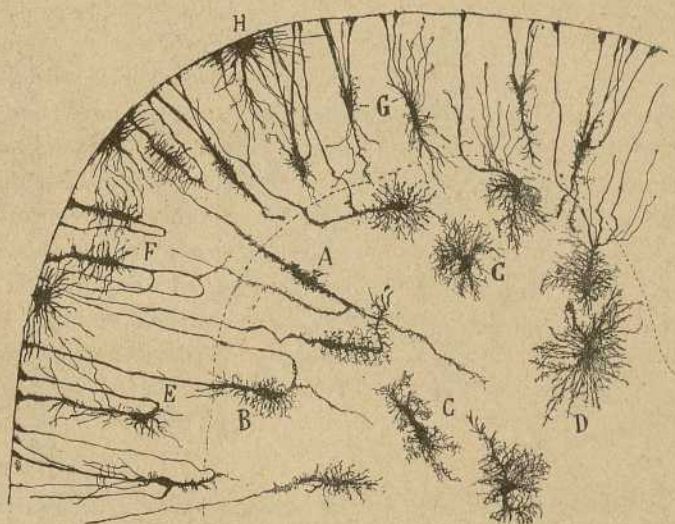


Fig. 200. — Neuroglia del asta y cordón anterior del embrión de gato. — A y B, células arciformes vecinas de la substancia blanca; C, neuroglia joven de la substancia gris; E, F, neuroglia joven del cordón anterior; H, células marginales.

Añadamos que todavía por este tiempo contiene la substancia de Rolando astroblastos legítimos, cuya expansión periférica, en vías de atrofia y limitada á dicho territorio, aparece ramificada y orlada de numerosas espinas colaterales (fig. 201. *f*).

Las células neuróglicas de la substancia blanca de los mamíferos recién nacidos ó embriones casi de término, yacen en parajes distintos y sus caracteres varían en consecuencia de este diverso emplazamiento. Las que han arribado ya á la *pia*, muéstranse estrelladas, exentas de cabo in-

(1) Cajal: *Rev. trim. de histol. nor. y patol.* núms. 2 y 3. 1889.



terno, ó con trazas solamente de éste, y están provistas de un mango ó gruesa excrecencia terminada periféricamente, excrecencia que verosíblemente representa el resto del cono submeníngeo de un astroblasto emigrado (fig. 200, H). Los elementos emplazados en el espesor de los cordones, son fusiformes ó triangulares; del soma brotan lateral ú oblicuamente numerosos apéndices finos, lisos ó granulosos, que marchan de preferencia en sentido transversal á los tubos nerviosos; por el lado interno nótase todavía la prolongación endimensional en vías de atrofia, de la cual brotan dos ó más ramas de curso arciforme, recurrentes, terminadas bajo la basal externa ó en el espesor mismo del cordón lateral; en fin, del lado periférico mantiénnense dos ó más ramas del penacho primitivo, fieles todavía á sus antiguas relaciones con la superficie medular (fig. 200, E, F).

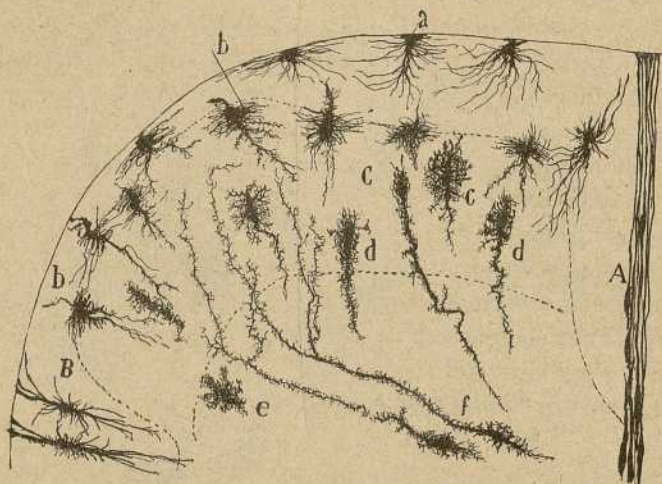


Fig. 201. — Neuroglia del embrión del gato (asta posterior). — A, haz fisural posterior; B, cordón lateral; a, neuroglia de la substancia blanca; b, células periféricas de la substancia de Rolando; c, células neuróglicas jóvenes de esta substancia; f, astroblastos de expansión externa ramificada; d, neuroglia en forma de cometa.

Finalmente, los elementos instalados en las fronteras de la substancia blanca, pero en plena gris, reproducen aún la fase del astroblasto, de la cual discrepan no obstante, por hallarse provistas de una expansión polar interna más ó menos larga, y sobre todo, porque de esta prolongación brotan, trazando arcos de concavidad externa, una, dos ó más ramas radiales destinadas á la *pia*, bajo la cual acaban mediante espesamientos (fig. 200, A, B). Nosotros consideramos estos últimos elementos como células neuróglicas de la substancia blanca, porque hemos observado que, en general, todo corpúsculo destinado á la substancia gris, atrofia desde muy temprano su penacho periférico, mientras que los consagrados á la blanca no sólo conservan este penacho, sino que lo complican por adición

de ramas accesorias arciformes brotadas tanto del soma como del resto del apéndice central.

¿Por qué mecanismo la célula neuróglia de la sustancia blanca, primeramente situada por debajo de ésta, se disloca hasta ocupar el espesor de los cordones? El hecho mismo de la emigración no basta para dar cuenta del fenómeno, porque hallándose la célula provista de un penacho persistente cuyos ángulos interfibrilares abrazan los manojos más internos de la sustancia blanca (véanse las figs. 200 y 201), toda emigración hacia fuera resulta difícil ó imposible, á menos de desaparecer ó transformarse mucho el referido penacho.

A nuestro juicio, la emigración se efectúa, pero sólo al principio, cuando los haces de los cordones son escasos y delgados; mas en cuanto la costra de sustancia blanca adquiere algún espesor, todo astroblasto llegado á la frontera interna de ésta, se detendrá definitivamente, y su posición ulterior en el espesor de los cordones, resultará simplemente de la aposición, por dentro de la misma, de nuevos contingentes de fibras nerviosas. No negamos en absoluto, sin embargo, la posibilidad de que ocurran, aun en estas células, algunas dislocaciones del soma y atrofas del penacho periférico, que faciliten los ulteriores perfeccionamientos de la radiación y el mejor acomodamiento de ésta á los espacios interfasciculares.

¿Mas cómo se engendran los dos tipos de la neuroglia adulta, es decir, el tipo de cortas y espinosas expansiones, y el tipo de largas y lisas radiaciones? ¿Proviene ambas del astroblasto ó célula epitelial dislocada ó reconocen origen diferente? Muchas dudas hemos tenido acerca de este difícil asunto, y más de una vez nos hemos inclinado á atribuir, como quieren His, Lachi, Kölliker, etc., al elemento neuróglia de la sustancia blanca un origen diverso del de la sustancia gris ó célula de cortas radiaciones de indisputable abolengo epitelial; pero estudiando atentamente la médula de los animales recién nacidos y de pocos días, nos hemos persuadido de que ambas variedades neuróglia proceden del corpúsculo epitelial dislocado. La distinta morfología y aspecto de las radiaciones de cada tipo neuróglia, depende enteramente del lugar en donde la célula acaba su evolución. Así, el astrocito joven, estacionado en la sustancia gris é influído por la actividad de las neuronas, no sólo conservará el carácter ramificado y como veloso de sus apéndices, sino que lo exagerará por adaptación á los más finos intersticios intersomáticos é interdendríticos; mientras que, por el contrario, el astrocito instalado en la sustancia blanca ó en sus fronteras, alejado de la influencia de las neuronas, adquirirá rápidamente largas y lisas expansiones, las cuales mantendrán sus antiguas relaciones con la pía y establecerán numerosas conexiones con los vasos. Reputamos asimismo verosímil que el astrocito de cortas radiaciones conserve hasta la época adulta su contractilidad amiboide; en tanto que el de largas radiaciones cae en perfecta inmo-

vilidad á causa de las diferenciaciones ocurridas en sus apéndices (pérdida del aspecto protoplásmico, elaboración de una materia especial coloreable por el método de Weigert).

Por lo demás, si los corpúsculos de la substancia blanca no difieren en origen de los de la gris, difieren seguramente en antigüedad. Como Lenhossék advierte, los corpúsculos de la substancia blanca dimanán de la primera hornada de los astroblastos ó elementos epiteliales dislocados, mientras los de la gris se formarían á expensas de los astroblastos más recientes.

*Evolución de las ideas relativas al origen de la neuroglia.* — Pocos asuntos hay en la histogenia que hayan provocado más discusiones y dado lugar á opiniones más divergentes que el origen de las células epiteliales y neuróglícas. Entre las opiniones expuestas en el período conjetural, es decir, antes de la invención del método de Golgi (el sólo recurso que permite seguir con absoluta seguridad la evolución del corpúsculo epitelial hasta su transformación en célula de Deiters) figuran algunas que la ciencia ha confirmado y ampliado; pero las más se han disipado totalmente al ser sometidas al contraste de la observación directa, enseñándonos una vez más el fracaso, cuán peligroso es fundar hipótesis sobre las inciertas y oscuras nociones estructurales reveladas por métodos imperfectos (cortes finos, coloraciones con carmín y anilinas, disociación, etc.).

Hé aquí de todos modos, las principales opiniones sobre el origen de la neuroglia.

1.º *La neuroglia procede del mesodermo* y representa un tejido conectivo especial inmigrado entre los elementos nerviosos de origen ectodérmico. A este dictamen se atuvieron más ó menos explícitamente Virchow (1), Schülze, Kölliker (1867), Golgi (2), Ranvier (3) y Schwalbe, en fin, cuantos autores reputaron la neuroglia adulta como una variedad del tejido conectivo. Como variantes de esta opinión, puede contarse la de Hensen (4), quien suponía que la neuroglia llegaba á la médula espinal con los vasos de la *pia-mater*; y la de Eichorst (5), quien habiendo observado que hasta el cuarto mes de la vida fetal la substancia blanca de la médula humana no tiene neuroglia, imaginó que ésta provenía de una inmigración de leucocitos, susceptibles de transformarse, una vez inmovilizados, en células estrelladas.

(1) *Virchow*: *Zeitschrift für Psychiatrie*, 1846.

— Ueber eine im Gehirn und Rückenmark gefundene Substanz mit des chemische Reaction des Cellulose. *Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. VI. 1853.

(2) *Golgi*: Contribuzioni alla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. *Riv. clinica.* Nov. 1871.

(3) *Ranvier*: Sur les éléments conjonctives de la moelle épinière. *Compt. rend. de l'Acad. des Sciences*, 1873.

— De la Neuroglie. *Compt. rend.* Vol. 94, 1882.

(4) *Hensen*: Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Zeits. f. Anat. u. Entwickl.* Bd. I, 1876.

(5) *Eichorst*: Ueber die Entwicklung des menschlichen Rückenmarkes und seiner Formelemente. *Virchow's Archiv.* Bd. 64, 1875.

2.º *Las células neuróglícas provienen tanto del mesodermo como del ectodermo.* — A este dictamen se inclinan, con algunas variantes, Duval (1), W. His (2), Gadow (3), Lachi (4) y otros.

En sentir de His, la trama neuróglíca de la médula adulta consta de dos formaciones: el *mielo-espongium*, especie de red constituida, tanto en la substancia blanca como en la gris, por las anastomosis de las expansiones colaterales y terminales de los espongioblastos; y ciertos elementos mesodérmicos dotados de contractilidad amiboide, que invadirían la médula fetal humana desde el segundo mes, instalándose, así en la substancia blanca como en la gris, donde se transformarían en legítimas células de Deiters. No hay que decir, que el pretendido *mielo-espongium* de His carece de existencia real, representando simplemente ese enrejado confuso ofrecido por la trama nerviosa examinada con ayuda de los métodos comunes.

Para Lachi, hay que distinguir en el desarrollo de la neuroglia dos periodos: en el primero, el armazón medular está representado no más por los espongioblastos de His y sus derivados, emanando, por consiguiente, del ectodermo; en el segundo, la substancia blanca, antes exenta de neuroglia, se cubriría de elementos arribados del mesodermo, los cuales podrían invadir también la substancia gris. Semejantes elementos mesodérmicos, aumentarían todavía por división mitósica. A las citadas células exógenas, se agregarían aún otros corpúsculos de origen vascular, acaso de naturaleza endotelial ó leucocítica.

Por último, Duval y Gadow se inclinan á reputar como de origen epitelial los elementos neuróglícos de la substancia gris, y como de abolengo mesodérmico los de la blanca.

Opiniones mixtas semejantes, han sido alguna vez desarrolladas también por Ranvier, Renaut y Loewe, aunque siempre en sentido dubitativo.

Nosotros mismos, después de haber establecido en nuestro trabajo de 1890, el origen epitelial indudable de la neuroglia de la substancia gris y blanca, supusimos procedencia vascular para algunos pocos elementos neuróglícos, fundándonos en la existencia, en la pared de los capilares embrionarios de la médula y cerebro, de ciertos espesamientos, de donde emanaban prolongaciones puntiagudas divergentes, esparcidas por entre los vecinos elementos. Pero desde que semejantes apéndices vasculares han sido también observados por nosotros en capilares embrionarios de músculos, lengua, hígado, etc., hemos renunciado por completo á la susodicha interpretación, afiliándonos definitivamente

(1) Duval: Article *Nerveux systeme* du Nouveau dictionnaire de Medecine et Chirurgie pratiques, 1877. Véase también: *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, Janvier, 1877. (Recherches sur le senus romboidal des oiseaux).

(2) His: Véanse sus trabajos, y particularmente su artículo de síntesis: *Histogenese und Zusammenhang den Nervenlemente. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1890.

(3) Gadow: *Klassen und Ordnung der Thier-Reichs-Vogel.* Leipzig. Lief. 16 17. 1887.

(4) Lachi: Contributo alla istogenesi della neuroglia nel midollo spinale del pollo. Pisa, 1890.

á la doctrina unitaria. En nuestro sentir, los referidos apéndices representan puntas aberrantes de crecimiento del endotelio embrionario, ó apéndices protoplásmicos destinados á llevar jugos nutritivos á células algo lejanas.

3.º *Las células neuróglícas reconocen origen ectodérmico, derivando de los elementos del canal medular primitivo.*—Este parecer, confirmado por las observaciones exactas efectuadas en estos últimos años, fue emitido ya por Boll (1), Unger (2), Wignal y Gierke (3), aunque algunos de estos autores cayeron en errores é inconsecuencias, nacidas de lo imperfecto de los métodos. Por ejemplo, Gierke, después de afirmar que la neuroglia dimana del ectodermo, supone que llega á la médula con los vasos; y Boll, no obstante admitir que dichos elementos son ajenos á la *pia-mater*, desarrollándose con los gérmenes medulares, diputa estas células por de naturaleza conjuntiva. Wignal (4) es algo más explícito, pues asegura que los elementos neuróglícos de la substancia blanca provienen, por vía de emigración, de las células neuróglícas de la gris, las cuales representan la transformación del *neuro-epitelio primitivo* del canal medular. Para admitir esta emigración, se funda en que la substancia blanca de la médula muy temprana carece de núcleos, las cuales van progresivamente llegando de la gris, en donde disminuyen proporcionalmente á la citada emigración.

Esta doctrina halló apoyo en las investigaciones de Nansen (5), recaídas en los peces más inferiores (mixina), quien, ayudado del método de Golgi, vió cómo las células epiteliales primitivas ó espongioblastos de His retiraban el soma del conducto central; pero no poseyendo dichos peces más neuroglia que la representada por el corpúsculo epitelial dislocado (faltan las verdaderas células en araña ó de Deiters), no pudo el sabio noruego resolver definitivamente la cuestión. Esta lo fue solamente cuando nosotros (6), trabajando en los embriones de ave y mamífero, animales provistos de genuinas células de Deiters, pusimos de manifiesto todas las transiciones morfológicas entre el espongioblasto de His y la célula epitelial dislocada, y todas las gradaciones entre ésta y el elemento estrellado ó de Deiters. La exactitud de nuestras observaciones en los embriones de ave y mamífero fue plenamente confirmada por Kö-

(1) Boll: Die Histologie und Histogenese der nervösen Centralorgane (*Arch. f. Psych. u. Nervenkr.* Vol. IV, 1874.

(2) Unger: Untersuchungen über die Entwicklung der cerebralen Nervengewebe. *Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien.* Bd. 53, Alth. 3, 1879.

(3) Gierke: Die Substanz des Centralnervensystem. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 35 u 36, 1885.

(4) Wignal: Formation et structure de la substance grise embryonnaire de la moelle épinière des vertébrés supérieurs.

— Sur le développement des éléments de la moelle épinière des mammifères. *Archiv de Physiol.* n° 7, 1885.

— Développement des éléments du système nerveux cerebro-spinal. Paris, 1889.

(5) Nansen: *Loc. cit.*

(6) Cajal: Contribución al estudio de la estructura de la médula espinal. *Rev. trim. de hist. nor. y pat.* Tomo I, 1.º Marzo, 1889, fasc. 3 y 4.

— Véase también *Anatomischer Anzeiger*, n° 3 y 4, 1890.

lliker (1), van Gehuchten (2), Lenhossék (3), Retzius (4), Cl. Sala (5) y otros.

Dentro de esta concepción fundamental unitaria, existen algunos matices de opinión que conviene conocer. Así, Kölliker sostiene que una buena parte de los astrocitos adultos proviene de *jóvenes espongioblastos no desarrollados*, que han conservado su forma redondeada y su indiferencia morfológica hasta épocas muy tardías, en que se transformarían directamente en corpúsculos estrellados.

Por su parte Lenhossék, después de reconocer que la mayoría de los elementos neuróglícos no son sino el resultado de la transformación de nuestras células epiteliales dislocadas ó astroblastos, afirma asimismo que una buena parte de los astroblastos adultos deriva de células germinales estacionadas cerca del epéndimo ó en el mismo paraje donde habitará la célula neuróglíca. Esta no pasaría, pues, por la fase de epitelio endodermal. Fúndase Lenhossék para sentar este dualismo cronológico, que califica de *desarrollo cenogénico*, ó simplificado y abreviado, en la desproporción existente entre el enorme contingente de células neuróglícas de la médula adulta y el relativamente escaso de los corpúsculos epiteliales endodermiales y dislocados. Esta desproporción es real, pero es preciso tener en cuenta que, según resulta de nuestras observaciones, el corpúsculo epitelial, aun en la fase de astroblasto, es capaz de multiplicación, con lo cual desaparece toda dificultad.

Parecido dictámen emite Schaper (6), quien asintiendo á la doctrina de que las células en araña de los vertebrados superiores provienen de elementos endodermiales dislocados, admite una formación neuróglíca complementaria de la siguiente manera: células indiferentes de forma esferoidal, derivadas de los corpúsculos germinales de His, emigrarían en gran número á través del muro epitelial, cruzarían la zona de los núcleos, y llegadas á la capa de neuroblastos (*Mantelschicht* de His), en la cual todavía se multiplicarían por mitosis, unas se transformarían en neuronas y otras en corpúsculos neuróglícos ó astrocitos.

La objeción contra la cual se estrellan todas estas concepciones de Kölliker, Lenhossék y Schaper es la falta de transiciones entre los citados corpúsculos indiferentes, que se suponen esferoidales y exentos de expansiones, y los legítimos astrocitos. En cambio, nada más fácil que observar todas las gradaciones de forma y situación entre el astrocito y la célula epitelial dislocada.

(1) *Kölliker*: Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems, 2 Beitrag. Das Rückenmark. *Zeitschr. f. Wissen. Zool.* Bd. 51, 1890.

(2) *Van Gehuchten*: La structure des centres nerveux. La moelle epiniere et le cervelet. *La Cellule.* Tomo VII, 1891.

(3) *M. von Lenhossék*: Zur Kenntnis der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch.* 5 Vers., 1891. *Anat. Anzeiger*, p. 193, Bd. 1891.

(4) *Retzius*: Ependym u. Neuroglia. *Biol. Unter. N. J.* Bd. V, 1893.

(5) *Cl. Sala*: La neuroglia de los vertebrados. Barcelona, 1894.

(6) *A. Schaper*: Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem. & *Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen.* Bd. V. Helf. 1, 1897.

## DESARROLLO DE LOS GANGLIOS RAQUÍDEOS

A la manera de la médula espinal y del encéfalo, los ganglios raquídeos representan formaciones del ectodermo. Las indagaciones embrionarias de His (1), Balfour (2), Beard (3) y Lenhossék (4) han señalado como germen de dichos ganglios una zona ó cordón longitudinal de pequeños elementos esferoidales, situado en el punto de unión de la lámina medular (paraje ectodérmico acanalado destinado á formar la médula) con el resto del ectodermo ó lámina córnea.

Según puede verse en la fig. 202, que tomamos del trabajo de Lenhossék sobre el desarrollo de los ganglios en el embrión humano, en el momento mismo en que el canal medular va á cerrarse, los dos cordones gangliónicos se aproximan á la línea media, acabando por fundirse en cordón único y engendrar una especie de cuña constitutiva del borde posterior de dicho canal. De donde resulta que, en sus primeras fases evolutivas, *las células sensitivas formaron parte de los elementos de la médula espinal*. No es, pues, de extrañar que en el amfioxus, petromizón, y aun en algunos teléosteos (trucha) hayan permanecido definitivamente en la médula algunos de estos elementos sensitivos, entremezclándose con las neuronas del asta posterior (Freud, Retzius, van Gehuchten, Heimans, etc.).

Más adelante sobreviene un fenómeno interesante: la emigración hacia adelante y los lados de los corpúsculos sensitivos formadores de la cuña citada, en virtud de un proceso que Lenhossék compara acertadamente á un vaso que desborda su contenido. Esta emigración se efectúa siguiendo la frontera posterior de la médula, hasta que los ganglioblastos logran insinuarse en el ángulo situado entre ésta y las protovértebras. Arribados á tal paraje, se asocian en acúmulos ó segmentos simétricos, cada uno de los cuales engendrará un ganglio raquídeo. Mientras tanto, el boquete abierto en el borde posterior del conducto medular por la emigración gangliónica se cierra definitivamente mediante la aplicación de los bordes del epitelio. Antes cerróse también la rendija del ectodermo.

Durante las fases precedentes, el ganglioblasto prolifera abundante-

(1) His: Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. *Abhandl. d. math. phys. Classe de Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.* Bd. 13, 1886.

— Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. *Arch. f. mikros. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1879.

(2) Balfour: On the development of Spinal Nerves in Elasmobranch fishes. *Philosophical Transactions*, 1876.

(3) Beard: The development of the Peripheral Nervous System of Vertebrates. *Quart. Journal of Microscopical Science*, 1889. Vol. 29.

(4) Lenhossék: Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1891.

mente, pudiéndosele considerar como un elemento germinal todavía indiferente.

Esta fase germinal se mantiene, por lo menos en algunas células, hasta muy adelantada la formación de los ganglios (His). Según Morpurgo (1), las mitosis de los ganglioblastos se continúan hasta en los embriones (conejo) de 4 centímetros; en adelante el número de células quedará definitivamente fijado, y las mitosis sobrevendrán solamente en corpúsculos conjuntivos y capsulares.

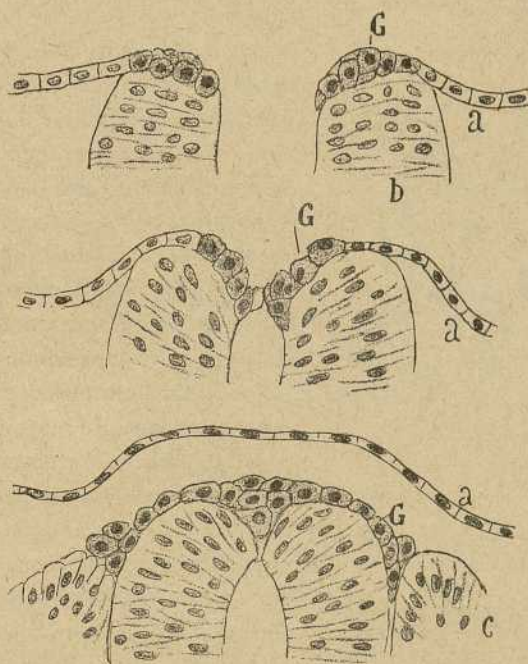


Fig. 202 — Fases de la diferenciación y emigración de las células sensitivas ó ganglioblastos del hombre (Lenhossék). — *a*, ectodermo; *b*, epitelio medular; *c*, protovértebras; G, ganglioblastos. Para dar claridad á la figura hemos reproducido los ganglioblastos de color obscuro.

La mayor parte de los corpúsculos gangliónicos recorre tres fases morfológicas: la *estrellada irregular*, la *bipolar* y la *monopolar*.

**Fase estrellada irregular.**— Cuando se impregnan mediante el cromato de plata, los ganglios raquídeos del embrión del pollo de tercer día (fig. 203), encuéntrase siempre, al lado de los elementos bipolares genuinos, otros de forma de estrella irregular ó de figura poliédrica, de cuyas aristas brotan breves apéndices. No es raro hallar (*a*) formas alargadas provistas de tres, cuatro ó más apéndices ramificados, de los cua-

(1) Morpurgo: Sullo sviluppo dei gangli intervertebrali del coniglio. Torino. *Annali di Freniatria e Scienze affini*, 1892.



les unos suelen ser anteriores y otros posteriores (fig. 203, *b*, *d*). Estas formas tienen carácter transitorio, y su existencia prueba una vez más la tendencia de toda neurona, en sus fases más tempranas, á emitir apéndices divergentes, orientados indiferentemente en cualquier sentido, hasta que la aparición de condiciones físico-químicas especiales, actualmente indeterminadas, provoca el crecimiento de ciertas expansiones y la atrofia y reabsorción de otras.

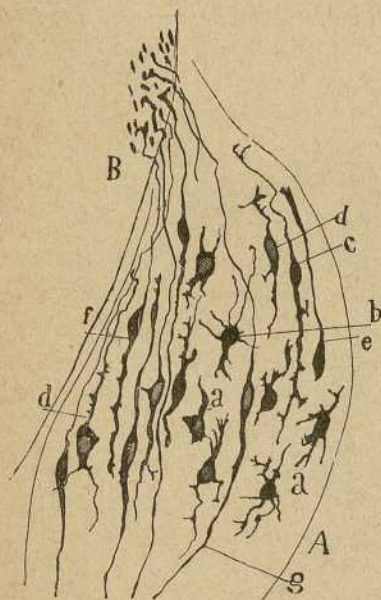


Fig. 203. — Ganglio raquídeo de un embrión de pollo del tercer día de incubación. — A, ganglio; B, médula espinal; *a*, ganglioblastos estrellados; *b*, otros con expansiones más largas; *c*, *d*, células en fase bipolar pero con apéndices cortos; *e*, célula con expansión interna terminada en cono; *f*, *g*, células de largas expansiones.

Nada más fácil que sorprender en algunos elementos las formas de paso entre la fase estrellada y la de bipolaridad; véñese, en efecto, células cuyos apéndices laterales se atrofian, así como los polares supernumerarios, permaneciendo exclusivamente dos expansiones: una espesa irregular de contorno (*c*, *f*), dirigida á la periferia, y otra más delgada, orientada hacia la médula, pero terminada todavía en pleno ganglio. En algún caso, esta última prolongación exhibe en su extremo un cono de crecimiento (fig. 203, *e*), disposición reemplazada en otros elementos por una minúscula arborización ó por un mero engrosamiento varicoso. En la expansión periférica se presenta, á menudo, una bifurcación de ramas breves ó una punta fina, como en las dendritas ordinarias. En suma, hasta ahora no hemos podido sorprender con certeza la fase de neuroblasto, pareciéndonos que

en los pocos casos en que se presenta (fig. 203, *e*), se trata de un fenómeno accidental. Así que estimamos probable que casi todas las células pasan por transiciones suaves desde la forma poligonal ó estrellada, á la bipolar.

**Fase bipolar.**—A His debemos el descubrimiento de un hecho importante, al cual hemos aludido repetidas veces en el curso de esta obra: la bipolaridad originaria del ganglioblasto de los embriones de mamífero y la progresiva transformación de esta bipolaridad en monopolaridad. Después de His, la bipolaridad fue vista por nosotros, á favor del método de Golgi (His había empleado solamente los métodos comunes), en el embrión de pollo, de mamífero y de reptil, y, ulteriormente, fue asimismo

observada en gran número de vertebrados por Lenhossék (aves, peces), Retzius (peces, aves, reptiles, mamíferos), van Gehuchten (peces, reptiles, mamíferos), Athias (batracios) y Azoulay (embrión humano) (1).

Dicha forma bipolar, es un fenómeno muy precoz, puesto que aparece ya en algunas células, según puede verse en la fig. 203, desde el tercer día de la incubación (pollo). El soma muéstrase en las aves delgado y fusiforme, á veces ovoídeo ó semilunar; en los mamíferos y en el hombre (figura 204), suele ser más espeso y afecta comunmente figura globulosa ó esferoidal; no es raro, en fin, verlo guarnecido de breves apéndices espinosos destinados verosímilmente á reabsorberse (fig. 204, c),

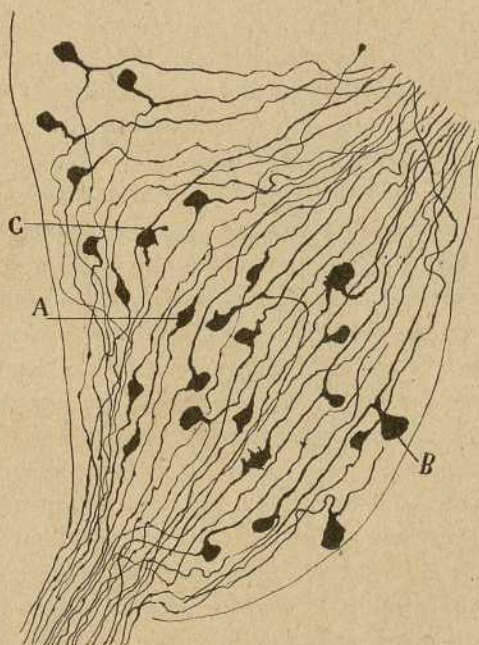


Fig. 204. — Trozo de un ganglio raquídeo de un embrión humano de 44 milímetros. — A, células bipolares; B, células monopolares; C, células con dendritas cortas.

puesto que son muy excepcionales durante las fases posteriores. Los dos polos estíranse en forma de conos, de que brotan las expansiones opolares, de las cuales la externa, ordinariamente más espesa, sale del ganglio, incorporándose al par raquídeo (fig. 191, F), mientras que la interna, más fina, converge con sus compañeras en la región postero-interna de este foco, desde el cual gana el cordón posterior de la médula para continuarse al nivel del *manejo oval* con una fibra ascendente y otra descen-

(1) L. Azoulay: *Séances de la Société de Biologie*, 19 Mai 1894.

dente. Por lo común, la citada prolongación interna se engruesa al llegar á la médula, trazando una inflexión debajo de la basal (fig. 203, B). En algún caso, la fibra parece estacionada encima de ésta, mostrando un grumo terminal, á expensas del que ulteriormente brotarán las ramas de la bifurcación.

La expansión periférica crece tan rápidamente, que desde el cuarto día ha logrado asaltar ya las fronteras del epidermis, en las cuales cabe sorprender alguna ramificación varicosa todavía rudimentaria. Tal ocurre sobre todo en la terminación del nervio dorsal, muy precoz en las aves (fig. 191, e), nervio que aparece construído por un hacecillo aislado de expansiones periféricas bipolares, nacido de la cara externa del ganglio.

Del conjunto de nuestras observaciones sobre el crecimiento de las raíces sensitivas, se desprende *que los nervios sensitivos se desarrollan al mismo tiempo que los motores*, contra la aserción de Kupffer y de otros, que concedían la primacía evolutiva á los axones de la raíz anterior. Semejante coetaneidad evolutiva ha sido también notada por Lenhossék.

**Desarrollo de la monopolaridad.** — Conforme demostramos nosotros en la médula del pollo, la bipolaridad cede su lugar á la monopolaridad desde el décimocuarto día de la incubación. En el día decimoséptimo, casi todas las neuronas sensitivas están provistas de una sola expansión bifurcada en rama central y en rama periférica. En el hombre, la monopolaridad, así como las fases de transición, se revelan ya claramente en los embriones de 44 milímetros (fig. 204).

He aquí las gradaciones que recorre el corpúsculo sensitivo bipolar para llegar á la monopolar (fig. 204 y 205). Un lado del soma, generalmente el más cercano á la periferia ganglionar, es asiento de una gran concentración protoplásmica, que se traduce por una giba ó curva de cada vez más saliente; como consecuencia de ello, los polos de origen de las expansiones, se acercan progresivamente, y el trozo de soma interpuesto á los mismos se estira, engendrando primeramente un tallo corto y grueso, luego una prolongación cónica más delgada y larga, finalmente, una muy estirada y flexuosa expansión, de cuyo cabo pende la bifurcación consabida. Por consiguiente, la expansión principal del corpúsculo sensitivo adulto no resulta, como quieren algunos autores, de la  *fusión por acoplamiento de las dos expansiones polares, sino del estiramiento y diferenciación del protoplasma de un lado de la célula*. En cuya virtud, la referida prolongación principal debe estimarse como un pedazo de soma que, por consecuencia de su gran longitud, ó de otras conveniencias, ha debido ser protegido por una envoltura de mielina.

En suma; la creación de la monopolaridad resulta de la emigración del núcleo y mayoría de la masa protoplásmica hacia la periferia, signiando un camino perpendicular á la dirección de las expansiones, las cuales no

varían de posición, quedando definitivamente en aquellas regiones centrales del ganglio que desde el principio ocuparon.

La sucesiva emigración de los somas á la periferia, aumenta el volumen del ganglio, que se enriquece con la creación de la capa gangliónica ó cortical, y cambia, además, la forma general del mismo, pues de alargada y fusiforme, se convierte en semilunar ó mitral, provista de una

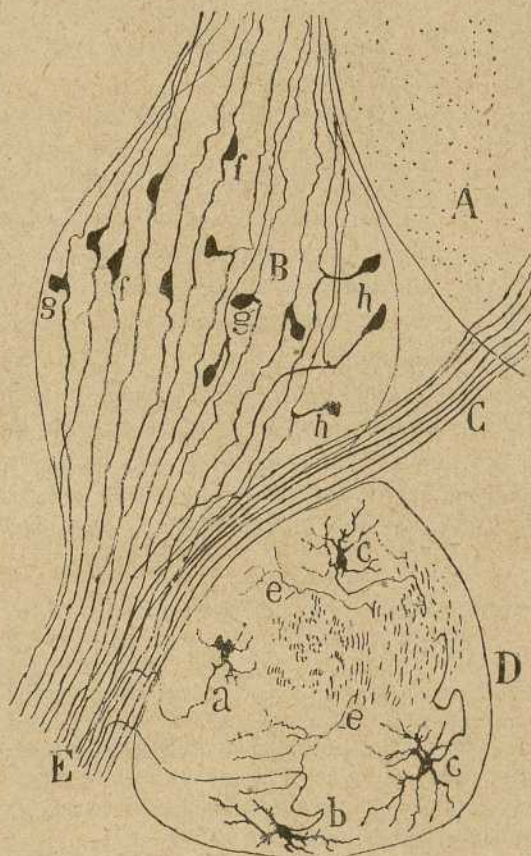


Fig. 205. — Ganglio raquídeo del embrión de pollo del décimocuarto día de incubación. — A, médula espinal; B, ganglio raquídeo; C, raíz motora; D, ganglio simpático; *f*, células bipolares; *g*, transición á la monopolaridad; *h*, células monopolares.

cara cóncava interna, de una convexa externa y de dos prolongaciones ó raíces, anterior y posterior. La presencia de la médula, limitando la emigración centrífuga de los somas, quizá pueda explicar el menor desarrollo que la corteza ganglionar tiene por dentro.

En general, y salva tal cual excepción, las células que primero pasan de la bipolaridad á la monopolaridad, son las más periféricas, y con espe-

cialidad, las situadas en las dos gibas ó ángulos interno y externo del ganglio (fig. 204 y 205). Ulteriormente, se metamorfosean las del centro, á cuyo retardo se debe verosíblemente la producción de pléyades gangliónicas entre los manojos de fibras nerviosas.

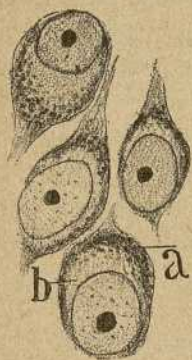


Fig. 206.—Células ganglionares de un embrión humano de 44 milímetros.—*a*, corteza cromática; *b*, región central formada por espongioplasma pálido.

En efecto, la costra marginal de los corpúsculos monopolares más precoces constituye una muralla casi impenetrable á los recién llegados del centro, los cuales se ven obligados á replegarse y estacionarse en diferentes planos de la substancia blanca central.

La evolución estructural de los corpúsculos gangliónicos, está aún poco estudiada. Se sabe solamente que antes de la época del nacimiento en los mamíferos, el tallo y las dos expansiones poseen ya cubierta de mielina. Las cápsulas pericelulares son perceptibles en el conejo, desde que los embriones alcanzan 4 ó 5 centímetros (Mörpurgo).

En fin, los granos cromáticos del protoplasma, hemoslos sorprendido nosotros en los fetos humanos de 44 milímetros (fig. 206, *a*); dichos granos constituyen masas corticales discontinuas, separadas del núcleo por un limbo de espongioplasma claro. Las expansiones carecen de granulaciones cromáticas.

#### TEORÍAS EXPLICATIVAS DEL CRECIMIENTO Y CONEXIONES DE LAS CÉLULAS NERVIOSAS

Una de las cuestiones más árduas que nos plantea la histogenesis nerviosa, es la de averiguar en virtud de qué mecanismos crecen las dendritas y los axones, adoptando direcciones prefijadas, y estableciendo sin revueltas ni equivocaciones, como guiadas por una fuerza inteligente, conexiones con determinados elementos nerviosos ó extra-nerviosos (fibras musculares, aparatos táctiles epidérmicos, etc.).

Estas secretas atracciones que precipitan con velocidades considerables, y á pesar de los obstáculos y las distancias, unos elementos sobre otros, constituyen un caso particular del soberano problema de la evolución ontogénica y un ejemplo elocuente de la gran solidaridad reinante entre todos los habitantes de la colonia orgánica.

A falta de soluciones concretas del grande enigma, y en espera de que el porvenir, allegando nuevos datos de observación, consienta el desarrollo de más felices concepciones, he aquí alguna de las conjeturas imaginadas para subordinar el árduo fenómeno á condiciones fisico-químicas.

*Hipótesis de His ó del crecimiento en el sentido de la menor resistencia* (1).— Entre los espongioblastos y en el espesor de sus expansiones

(1) *W. His: Die Entwicklung des ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1887.*

(retículo ó *neuro-espongium*), hallaríanse unas lagunas plasmáticas, de tal modo organizadas, que el neuroblasto, sin otra condición interna que su tendencia á crecer en todas direcciones, y sin más que adaptarse á los huecos pre-establecidos, estiraría sus expansiones, generaría la substancia blanca y los nervios, y establecería conexión con otros elementos. Una vez fuera de la médula, las fibras nerviosas serían guiadas por los huecos establecidos entre los músculos, protovértebras y membranas, y la corriente protoplásmica del axon hallaría su cauce en el obstáculo creado por los tejidos duros escalonados á lo largo del camino.

Nótese, desde luego, que con esta ingeniosa explicación de His, se aleja la dificultad sin resolverla. El problema planteado cambia de terreno, y lo que reputábamos cuestión neurogénica, se convierte en una cuestión más amplia de histogenia y organogenia, que podría formularse así: ¿En virtud de qué causas el epitelio medular así como los órganos mesodérmicos circundantes, reservan el molde en que ha de correr y quedar fijado el chorro amiboide de los axones y dendritas? Esto es lo que His no esclarece.

Pero la dificultad más árdua que puede oponerse á esta hipótesis, es que las células epiteliales primitivas no forman en ninguna época de su evolución, como cree His, un sistema de tubos ó red de expansiones, por cuyas mallas pudieran deslizarse los axones, sino un conjunto de radiaciones de extrema simplicidad, entre las cuales quedan amplios espacios (véase la fig. 196) divergentes y lineales. Es cierto que tales fibras poseen expansiones colaterales generadoras, en la substancia gris y blanca, de un cierto armazón; pero tales apéndices colaterales brotan tardíamente, es decir, cuando casi todos los axones y dendritas han llegado á su destino, representando, por tanto, efecto y no causa de la dirección de las prolongaciones neurónicas. En una palabra; el epitelio se acomoda á las neuronas y no las neuronas al epitelio. Iguales hechos nos revela el cerebro, retina y cerebelo embrionarios, donde también hallaremos que las neuronas adoptan gran variedad de direcciones y de formas, y precisamente durante una época en que el epitelio constituye tan sólo un conjunto de fibras divergentes extendidas desde la cavidad central á la superficie, y exentas de apéndices colaterales, cuanto más de esas disposiciones reticuladas ó tubuliformes supuestas por His en el *mielo-espongium*.

El examen imparcial de la trama epitelial en las primeras fases evolutivas de los centros nerviosos, sugiere la idea de que los huecos interepiteliales son, por su simplicidad y uniformidad de dirección, insuficientes para explicar la gran variedad de orientaciones tomadas por axones y dendritas, y que es preciso invocar el concurso de otras condiciones aún ignoradas de tan singulares fenómenos. ¿Por qué ciertos axones van á la comisura anterior y otros al cordón lateral? ¿En virtud de qué causa ciertos axones motores rompen la chapa epitelial externa y emergen de la médula, mientras que los elementos sensitivos, procediendo al revés, invaden la médula proyectando en el cordón posterior una rama ascendente y otra descendente? Hé aquí problemas sobre los cuales no arroja luz alguna la disposición de los huecos interepiteliales, ni la hipótesis del crecimiento en el sentido de la menor resistencia.

*Hipótesis de W. His* (hijo).—Según este sabio, las expansiones celulares marcharían siempre en dirección de los territorios de mejores condi-

ciones nutritivas (1). Con razón crítica Lenhossék esta conjetura, que no puede darnos cuenta alguna de las primeras divergencias de dirección de los axones, pues no es posible imaginar que en el estrecho recinto de la médula primitiva y en una época en que los capilares no se han formado aún, haya en los diversos territorios medulares grandes diferencias de medio alimenticio. Además, según resulta de nuestras observaciones, la entrada de los capilares en la médula (entrada que se verifica en virtud de otro fenómeno de crecimiento tan enigmático como el que discutimos), no altera en nada la posición y dirección de los axones y dendritas.

*Opinión de Strasser.* — Según este autor, que pretende sobre todo explicar el crecimiento de las fibras motoras hacia el miotomo, los neuroblastos son susceptibles de alguna actividad funcional, la cual se acompaña de fenómenos electro-motores. Durante la fase germinal, el polo exterior de la neurona se cargaría de electricidad positiva, mientras que el miotomo ó germen de las fibras musculares la tendría negativa; y en virtud de tal diferencia de potencial el cono del axon, moviéndose á impulsos de la corriente eléctrica, saldría al encuentro de las células musculares (2).

Semejante conjetura de Strasser, tiene el defecto de apoyarse en una suposición totalmente gratuita, á saber: que las neuronas embrionarias son asiento de corrientes eléctricas y que existe una diferencia de potencial entre las neuronas y el miotomo. Además, según hace notar Lenhossék, estas explicaciones podrían en rigor esclarecer cómo los nervios terminan en los músculos, pero no el por qué cada fibra muscular se pone en relación con una sola fibra nerviosa. Menos se comprende aun dentro de esta hipótesis, la dirección diferente intracentral de los axones y el establecimiento de contactos entre neuronas alejadas.

*Hipótesis de la quimiotaxis.* — En nuestro trabajo de 1892 sobre la retina (3), y con ocasión de la evolución de los elementos nerviosos retinianos decíamos: «Sin negar la importancia de las influencias mecánicas invocadas por His, creemos que podrían también admitirse condiciones análogas á las que entran en juego en el fenómeno llamado por Pfeiffer (4) *chimiotaxis*, y cuya realidad ha sido confirmada para los leucocitos por Massart y Bordet (5), Gabritchewsky (6), Buchner (7) y Metchnikoff (8). Este último ha referido á la quimiotaxia el hecho singular de la reunión de las puntas de crecimiento de los vasos embrionarios.

(1) *W. His (junior)*: Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbelthieren. *Abhandl. d. math-physik. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. wiss.* Bd. 18, 1893.

(2) *Strasser*: Alte und neue Probleme der entwicklungsgesichtlichen Forchung auf dem Gebiete des Nervensystems. *Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 1, 1892.

(3) *S. R. Cajal*: La rétine des vertébrés. *La Cellule*, Tomo IX, 1 fasc. Noviembre de 1892.

(4) *Pfeiffer*: Untersuchungen aus d. bot. Institute in Tubingen. Vol. I, p. 363.

(5) *Massart et Bordet*: *Annales de l'Institut Pasteur*, 1891. p. 417.

(6) *Gabritchewsky*: *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890.

(7) *Buchner*: *Berliner klinische Wochenschrift*, 1890, n<sup>o</sup> 47.

(8) *Metchnikoff*: *Leçons sur la Pathologie comparée de l'inflammation*. Paris, 1892.

«Si se admite la sensibilidad quimiotáctica de los neuroblastos, se puede imaginar que estos elementos son capaces de movimientos amiboides, mediante el estímulo de sustancias segregadas por elementos epiteliales, nerviosos ó mesodérmicos. Las expansiones de los neuroblastos se orientarían en el sentido de las corrientes químicas y marcharían al encuentro de los corpúsculos secretores».

«El oficio desempeñado por las células epiteliales y sus membranas limitantes en este proceso, sería quizá dirigir los movimientos amiboides, á fin de impedir que las prolongaciones celulares se lancen en línea recta hacia la fuente quimiotáctica en lugar de seguir los derroteros más convenientes á la construcción anatómica de los centros nerviosos».

Pasábamos después revista en el citado trabajo, á los diversos casos de transformación y crecimiento de las neuronas, y explicábamos: 1.º, la dislocación de los somas (granos del cerebelo, neuronas sensitivas de los ganglios) por una quimiotaxis positiva hacia las regiones á donde emigran; 2.º, el crecimiento de los axones motores, por la secreción de materias reclamos en el miótomo; 3.º, el establecimiento de conexión por contacto entre dos neuronas, mediante quimiotaxis positiva cruzada de los axones de la una y de la arborización protoplásmica de la otra; 4.º, y las conexiones múltiples de cada célula á favor de varias influencias quimiotácticas positivas, sucesivas y escalonadas.

A pesar de los reparos que podrían hacerse á esta hipótesis, y en tanto no surja en el campo de la ciencia una explicación más plausible de los fenómenos de crecimiento y organización de las neuronas embrionarias, creemos con Lenhossék, que no hay inconveniente en aceptarla por ahora. Vamos, pues, á reproducirla aquí, pero ampliada y modificada, por acomodación al caso particular de la histogenia y organogenia medular.

El crecimiento de las neuronas obedece á tres clase de condiciones: 1.ª, influencias mecánicas; 2.ª, secreción de sustancias reclamos; y 3.ª, sensibilidad quimiotáctica ó amiboidismo por causa química.

*Condiciones mecánicas.* — Tienen por objeto encauzar en determinado sentido el movimiento amiboides, ciego en un principio, hasta que, establecida la secreción de materias reclamos por los epitelios y tejidos mesodérmicos, entre en juego el amiboidismo quimiotáctico. A título de disposiciones mecánicas influyentes en la marcha de los axones, damos las siguientes: a) el adelgazamiento del tallo periférico de los espongioblastos, por cuyo fenómeno se producen en la región cortical de la médula anchos espacios plasmáticos divergentes, destinados á servir de campo de expansión á los neuroblastos; b) la construcción en torno del epéndimo, por reunión en apretada hilera de los somas y núcleos del epitelio, de un muro de contención, del cual son mecánicamente y sucesivamente rechazados, por una suerte de expresión, las células germinales; c) la secreción de la chapa basal externa, especie de cauce por cuya superficie resbalarían, cambiando de dirección, los conos de crecimiento.

*Secreción de materias reclamos ó quimiotácticas positivas.* — Para que esta secreción pueda suministrar los elementos de una explicación su-



ficiente, es forzoso suponer que no se verifica contemporánea sino sucesivamente en los diversos corpúsculos embrionarios y durante las más tempranas fases evolutivas. La primera fuente quimiotáctica aparecida, sería la del cabo externo del espongioblasto (porción externa vacuolada, según His), y á ella se debería la marcha inicial hacia la periferia de los conos de crecimiento; surgiría después el manantial quimiotáctico del miotomo y epitelio cutáneo; y sólo más tarde, una vez agotadas las anteriores fuentes, elaboraríanse materias reclamos en las neuronas motoras y fúniculares de la médula espinal.

En las neuronas, la *fase atrayente* ó de secreción de reclamos es fugaz, coincidiendo con aquel período evolutivo durante el cual el soma emite ciegameute dendritas en todas direcciones; y como tales estados secretorios se suceden en orden riguroso para las diversas categorías de células nerviosas, explícense por modo natural las leyes de prioridad evolutiva que dejamos expuestas más atrás (formación temprana de las raíces anteriores, la del cordón anterior, etc.).

*Sensibilidad á las substancias reclamos.* — La poseerían todos los segmentos de la neurona embrionaria: el soma, las dendritas (las cuales no representan sino el efecto de las fuerzas atrayentes de otros corpúsculos sobre el protoplasma perisomático), y el axon, en cuyo extremo ó cono de crecimiento llega al sumo dicha sensibilidad. La intensidad de ésta se mide por la rapidez con que se forman y la longitud que alcanzan las expansiones tendidas en dirección de las fuentes quimiotácticas.

La aparición de ramificaciones en axones y dendritas, reconoce por causa la pluralidad de las fuentes quimiotácticas que contemporánea ó sucesivamente actúan sobre el amiboidismo de una neurona: la célula estirará tantos apéndices como sollicitaciones de alguna fuerza reciba; y, recíprocamente, habrá casos en que la energía quimiotáctica de un corpúsculo será poderosa para atraer numerosas ramillas nerviosas pertenecientes á distintos elementos. De este modo es como se establecen las relaciones intercelulares múltiples.

Ocioso será advertir que cada célula es agente y paciente á la vez; atrae expansiones y al propio tiempo es atraída por otras, á las que tiende apéndices amiboides. Mas tales influencias cruzadas sólo tienen lugar entre expansiones heteronimas, es decir, entre dendritas y soma por un lado, y axones y colaterales nerviosas por otro.

La diferenciación de dos especies de expansiones, axon y dendritas, dependería del orden de sucesión de las fuentes quimiotácticas. Por ejemplo: la aparición de la primera substancia reclamo en los espongioblastos, produjo el axon; ulteriormente cesaron los espongioblastos de elaborar esta materia, tocándoles el turno á las neuronas motoras y cordonales, y se creó la arborización nerviosa terminal rudimentaria; por último, las substancias atrayentes vertidas por estas arborizaciones en plena substan-

cia gris, dieron lugar, obrando sobre el protoplasma perisomático, á las dendritas definitivas. Por donde se ve que el sinnúmero de expansiones y conexiones intercelulares ofrecidas por el sistema nervioso adulto, cabe concebirse como expresión morfológica de los innumerables caminos trazados en el espacio y durante todo el período evolutivo, por las corrientes de las materias reclusas. La arborización entera de una neurona representa, pues, la historia gráfica de los conflictos sufridos durante su vida embrionaria.

Es asimismo verosímil que las expansiones de las neuronas traduzcan, no la totalidad de los impulsos recibidos, sino solamente los más intensos y predominantes en cada etapa del desarrollo. Atracciones coetáneas y de energía equivalente suscitarán bifurcaciones, cuyo ángulo depende de la posición de las fuentes quimiotácticas activas.

Expuestas las bases de la teoría, indiquemos sumariamente cómo pueden aplicarse á algunos casos particulares :

*Formación de las raíces motrices.* — Se explica por la prioridad de la fase secretoria del miotomo, y de la fase de impresibilidad quimiotáctica de las células del asta anterior. Los conos de éstas son solicitados con tal violencia hacia adelante, que cede la resistencia de la chapa epitelial externa, y se lanzan rápidamente hacia las fibras musculares. No habiendo por entonces en la médula ninguna fuente quimiotáctica, es natural que, ante la primera surgida en el exterior, sean las neuronas más próximas á ella las que sufran el impulso.

*Bipolaridad de las células sensitivas.* — Resulta de doble y contraria acción atrayente; atracción de un polo hacia las porciones externas del epitelio medular (espongioblastos), y atracción del otro hacia los corpúsculos del ectodermo. Las causas mecánicas de His regularizan la marcha del movimiento amiboide.

*Formación de la substancia blanca.* — Depende, según expusimos más atrás, de dos causas : de la atracción quimiotáctica de que son teatro las porciones externas del epitelio, y del choque del cono en la basal y consiguiente inflexión longitudinal del axon.

*Inclinación inicial de los axones comisurales.* — Se explicaría por la producción, al nivel de la mitad anterior del tonel epitelial, de substancias reclusas de gran fuerza inductora, capaz de superar á la del resto del epitelio. Esta superior influencia daría cuenta de la prontitud con que ciertos conos de crecimiento, apenas emergidos del muro epitelial, se doblan hacia adelante (fig. 185). Asimismo, el mantenimiento, por bastante tiempo, de la fase secretoria en el tonel, justificaría la duración relativamente larga de la construcción de la comisura anterior.

Más difícil de comprender es el crecimiento ulterior del axon comisural hasta la basal del cordón anterior del lado opuesto, donde se torna longitudinal. Acaso pueda invocarse una influencia de los cabos epitéli-

cos de este cordón ó un principio de acción de neuronas motrices situadas en segmentos más distantes de la médula.

*Formación de las colaterales de la substancia blanca.*—Una vez convertido en fibra longitudinal el axon de las células funiculares ó comisurales, crece á lo largo de la substancia blanca, hasta que entra en la esfera de acción de neuronas en plena fase secretoria. Estas atraen el cono y lo modelan en arborización terminal. Ulteriormente, otros corpúsculos sucesivamente llegados á madurez, y escalonados á lo largo de la substancia gris, debajo del trayecto del axon, atraerán al protoplasma de éste y provocarán la creación de las colaterales de la substancia blanca.

*Procedencia de las colaterales del cordón anterior.*—Proviene de la prioridad de la fase secretoria ó atrayente de los corpúsculos motores y funiculares del asta anterior.

De igual modo se explica la producción de las colaterales sensitivas: sobre las ramas ascendentes y descendentes de las radicales obran desde luego las células motoras, y esta primacía de acción motiva la prioridad de las colaterales sensitivo-motrices. En cambio, las colaterales cortas destinadas á la substancia de Rolando son muy tardías, porque lo es también el desarrollo y establecimiento de la fase secretoria en los corpúsculos que la habitan. En cuanto al origen de las colaterales cruzadas, se explica por la difusión bilateral de las corrientes quimiotácticas. Esto armoniza bien con el hecho de ser, en general, las fibras longitudinales más próximas al rafe las principales generadoras de las citadas colaterales. Igual causa reconocen las comisuras protoplasmáticas.

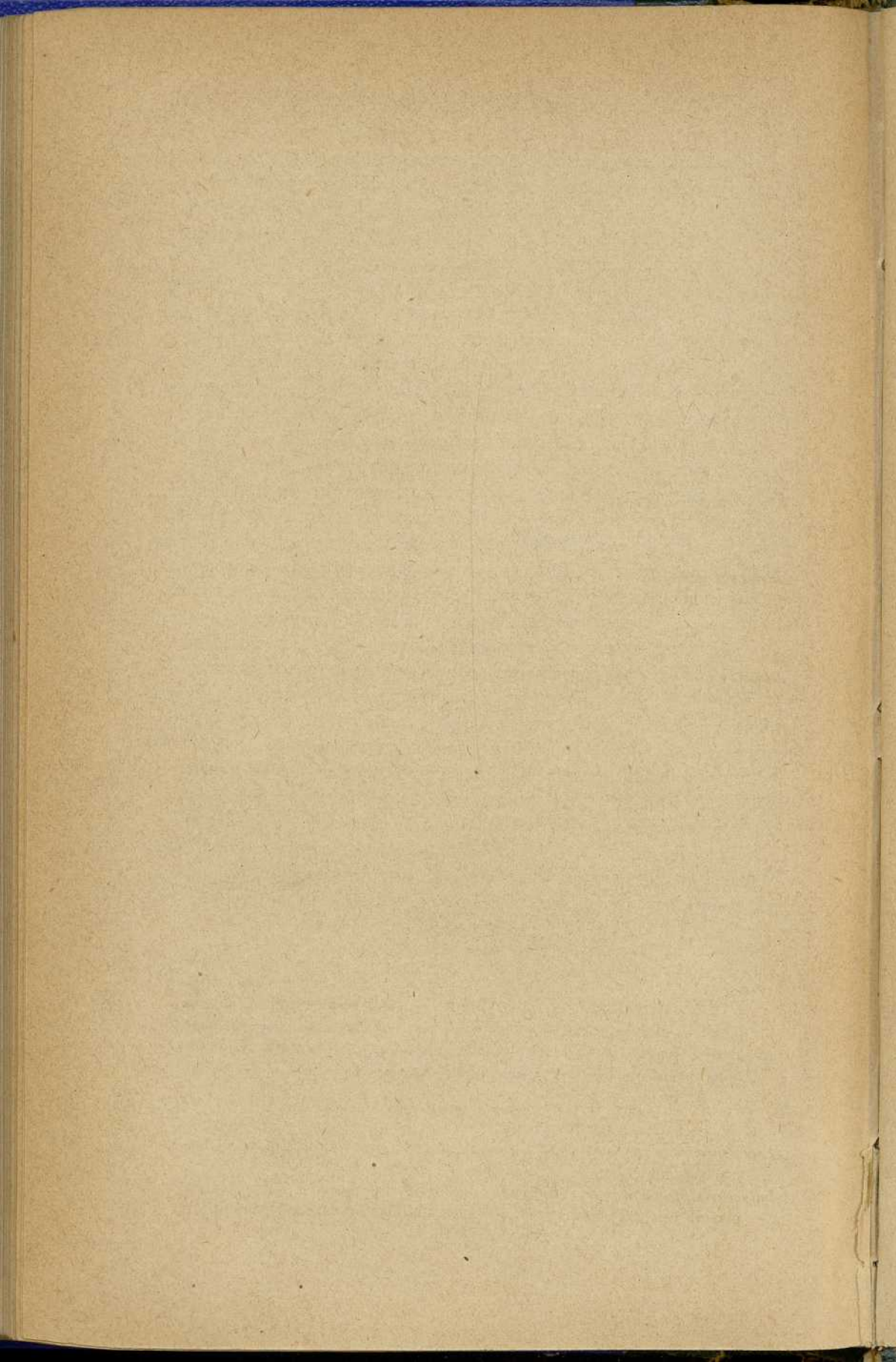
*Emigración de los somas.*—Una vez fijada la dirección y posición de las dendritas y axones, el estado secretorio cesa en la mayoría de las células, y con ella toda contracción quimiotáctica. Si en tal situación de relativo reposo llegasen al territorio nervioso axones nuevos, la neurona no deshará los contactos ya creados ni retirará dendritas, sino que, echando mano del único protoplasma indiferenciado que le queda (protoplasma somático), saldrá al encuentro de las fibras de una de estas dos maneras: ó mediante apéndices dendríticos nuevos, ó dislocando el soma, el cual, marchando á guisa de expansión protoplásmica gigante, entrará en contacto con las arborizaciones invasoras. Tal ocurre en el cerebelo, cuando, al aparecer en la capa de los granos las fibras muginosas, los somas de los granos superficiales se hacen profundos y se aproximan á dichas arborizaciones; y lo mismo acontece verosímilmente en los ganglios raquídeos al arribo de las arborizaciones del gran simpático, las cuales ocuparán de preferencia las zonas superficiales de aquéllos. Acaso por ausencia de estas influencias quimiotácticas tardías conservan hasta la época adulta su forma bipolar las células olfativas, las del ganglio coclear y vestibular, las residentes en la retina, en fin, cuantos corpúsculos sensoriales carecen de arborización pericelular.

*Quimiotaxis en el niño y adulto.*—Terminada la evolución morfológica de la neurona, suspéndense ó se aminoran mucho la sensibilidad quimiotáctica y producción de reclamos. Damos, no obstante, por factible que, aun en la época adulta, el trabajo exagerado de determinadas neuronas restablece en parte la secreción de reclamos, así como el antiguo amiboidismo químico de dendritas y arborizaciones nerviosas, con lo que, no sólo se robustecerían las vías de conexión intercelular ya creadas, sino que se producirían asociaciones enteramente nuevas.

Semejante amiboidismo lento, creador de perfeccionamientos de estructura y de adaptaciones morfológicas á necesidades funcionales nuevas, cesaría tan sólo definitivamente en el anciano. Bajo este aspecto, podrían existir muchas diferencias individuales. Pero de esta y otras conjeturas relacionadas con el amiboidismo lento ó rápido de las neuronas, trataremos especialmente al estudiar la corteza cerebral.

En resumen; aunque la teoría quimiotáctica explica bastante bien la ontogenia del sistema nervioso, no debemos tomarla como doctrina definitiva, sino como una cómoda manera de sintetizar el conjunto de los hechos histogénicos. No olvidemos que semejante hipótesis se apoya sobre suposiciones (secreción de materias reclamos, sensibilidad quimiotácticas de las neuronas, aparición sucesiva del estado secretorio), y que, aunque pudiera estimársela como verdad firme, el problema cardinal de la ontogenia nerviosa permanecerá todavía en pie con toda su abrumadora dificultad. Con ella parece que hemos iluminado el antro tenebroso, cuando en realidad sólo hemos explorado la entrada, desde la cual se nos presentan más lejanos y negros sus imponentes abismos. ¿En virtud de qué causas se crean las influencias mecánicas encauzadoras de los chorros amiboides? ¿Por qué se dan ciertas preferencias de tiempo y de posición en el reparto de la fase secretoria? ¿Por qué se suspende ó aminora la sensibilidad quimiotáctica en determinadas épocas? Cuestiones son éstas que la ciencia actual no puede sino plantear: su esclarecimiento, es decir, su total reducción á mecanismos fisico-químicos constituirá la obra del porvenir.

FIN DEL TOMO PRIMERO



# INDICE DE MATERIAS

## DEL TOMO PRIMERO

PRÓLOGO.....	1
--------------	---

### CAPÍTULO PRIMERO

<i>Idea general del sistema nervioso. — Plan de estructura de los centros nerviosos en la serie animal.....</i>	1
---	---

### CAPÍTULO II

<i>Reseña de los métodos de investigación y principales descubrimientos que á ellos se deben.....</i>	17
---	----

### CAPÍTULO III

<i>Elementos constitutivos del tejido nervioso. — Célula nerviosa. — Talla y morfología general de ésta.....</i>	39
--	----

### CAPÍTULO IV

<i>Continuación de la morfología de la célula nerviosa. — Modo de terminación de las expansiones dendríticas y nerviosas. — Conexiones intercelulares...</i>	53
--	----

### CAPÍTULO V

<i>Inducciones fisiológicas de la morfología y conexiones de las neuronas. — Papel conductor de las expansiones protoplásmicas y soma. — Refutación de la teoría de Golgi sobre el oficio nutritivo de las dendritas. — Teoría de la polarización dinámica. — Teoría de la polarización axípeta. — Leyes de ahorro de espacio, materia y tiempo que rigen la morfología de las células y el arranque y curso de los cilindros-ejes.....</i>	77
---	----

### CAPÍTULO VI

<i>Estructura de la célula nerviosa. — Membrana celular. — Protoplasma. — Estructura del axon y de las dendritas. — Núcleo.</i>	
<i>Inducciones fisiológicas de la estructura celular. — Significación del espongioplasma y grumos cromáticos. — Conductibilidad transversal y longitudi-</i>	

- nal de las expansiones celulares. — Consideraciones acerca de la unidad de impresión. — Esquema dinámico de la célula nerviosa..... 112

## CAPÍTULO VII

- Continuación de la interpretación fisiológica de la estructura de las neuronas.* — Variaciones estructurales correlativas de las diversas fases funcionales. — Variaciones morfológicas de las neuronas. — Mutaciones por influencias patológicas. — Significación de la cromatolisis..... 156

## CAPÍTULO VIII

- Neuroglia.* — Morfología de la célula de Deiters. — Tipo neuróglico de la sustancia blanca. — Tipo neuróglico de la gris. — Célula epitelial. — Estructura de la neuroglia. — Consideraciones generales acerca de la significación funcional de los corpúsculos neuróglícos..... 176

## CAPÍTULO IX

- Tubos nerviosos.* — Tubo nervioso medular periférico (forma, volumen, estructura, etc.). — Tubo nervioso medular de los centros. — Fibra de Remak. Asociación de las fibras nerviosas para constituir los nervios, etc..... 196

## CAPÍTULO X

- Centros nerviosos.* — Sustancia blanca y gris.  
*Médula espinal.* — Su conformación exterior é interior. — Territorios ó sistemas de la sustancia blanca (fascículo piramidal, de Flechsig, manojó del asta posterior, cordón intermediario, sistema del foco intermediario, manojó comisural, manojos del cordón posterior, etc.)..... 223

## CAPÍTULO XI

- Estructura de la sustancia blanca de la médula.* — Tubos nerviosos, células neuróglícas y colaterales nerviosas. — Variedades de colaterales distinguidas por el área gris en que se terminan. — Síntesis de la distribución de las colaterales. — Fibras nerviosas terminales. — Fascículos dislocados de la sustancia blanca..... 238

## CAPÍTULO XII

- Estructura de la sustancia gris.* — Caracteres genéricos y clasificación de las neuronas medulares. — Neuronas motrices. — Células motrices ó de las raíces anteriores. — Células motrices de las raíces posteriores. — Raíces anteriores. — Terminaciones nerviosas en los músculos estriados..... 282

## CAPÍTULO XIII

- Células comisurales y funiculares.* — Comisurales anteriores y posteriores. — Células cordonales, ó funiculares homolaterales. — Células bicordonales. — Células cordonales bilaterales ó hecateromeras..... 312

CAPÍTULO XIV

- Disposición de las células cordonales en las distintas regiones de la substancia gris.* — Asta anterior (foco motor, comisural, del cordón lateral, gris intermedio, y substancia gelatinosa central). — Asta posterior (columna de Clarke, foco basal interno, vértice y porción basal externa del asta posterior, substancia de Rolando, foco intersticial). — Células de axon corto..... 328

CAPÍTULO XV

- Neuronas sensitivas, ó sean células cuyo cuerpo yace fuera de la médula á la que envían el axon.* — Ganglios raquídeos. — Estructura y morfología de sus células. — Variedades de las mismas..... 351

CAPÍTULO XVI

- Terminaciones periféricas de las células ganglionares raquídeas ó sensitivas.* — Terminaciones libres intra-epidérmicas. — Terminaciones por aparatos especiales (husos de Kühne, órganos musculotendinosos de Golgi, etc., corpúsculos de Ruffini, de Golgi-Manzoni, de Merkel, de Meissner, de Krause, de Pacini y de Timotew). — Terminaciones sensitivas en el corazón y arterias..... 381

CAPÍTULO XVII

- Prolongaciones internas de las neuronas sensitivas.* — Apuntes históricos. — Bifurcación de las raíces posteriores. — Disposición de la rama ascendente y descendente. — Fibras endógenas del cordón posterior..... 412

CAPÍTULO XVIII

- Neuroglia de la substancia gris medular.* — Células epiteliales. — Corpúsculos de cortas y largas radiaciones. — Distribución de la neuroglia. — Vasos sanguíneos y cubierta neuróglia medular..... 427

CAPÍTULO XIX

- Inducciones fisiológicas basadas en el nuevo concepto estructural de la médula espinal.* — Recepción de la corriente por las terminaciones nerviosas sensitivas. — Conjeturas acerca del fisiologismo de cada forma de terminación. — Hipótesis sobre las funciones del cuerpo celular gangliónico. — Difusión de la excitación sensitiva por la médula espinal. — Fórmula interpretativa de la marcha de la excitación en las ramas colaterales y terminales de cada radicular.
- Movimientos reflejos.* — Reflejos simples, monolaterales y bilaterales, circunscritos y difusos. — Reflejos coordinados y cerebrales. — Vías sensitivas centrales. — Movimiento voluntario..... 489

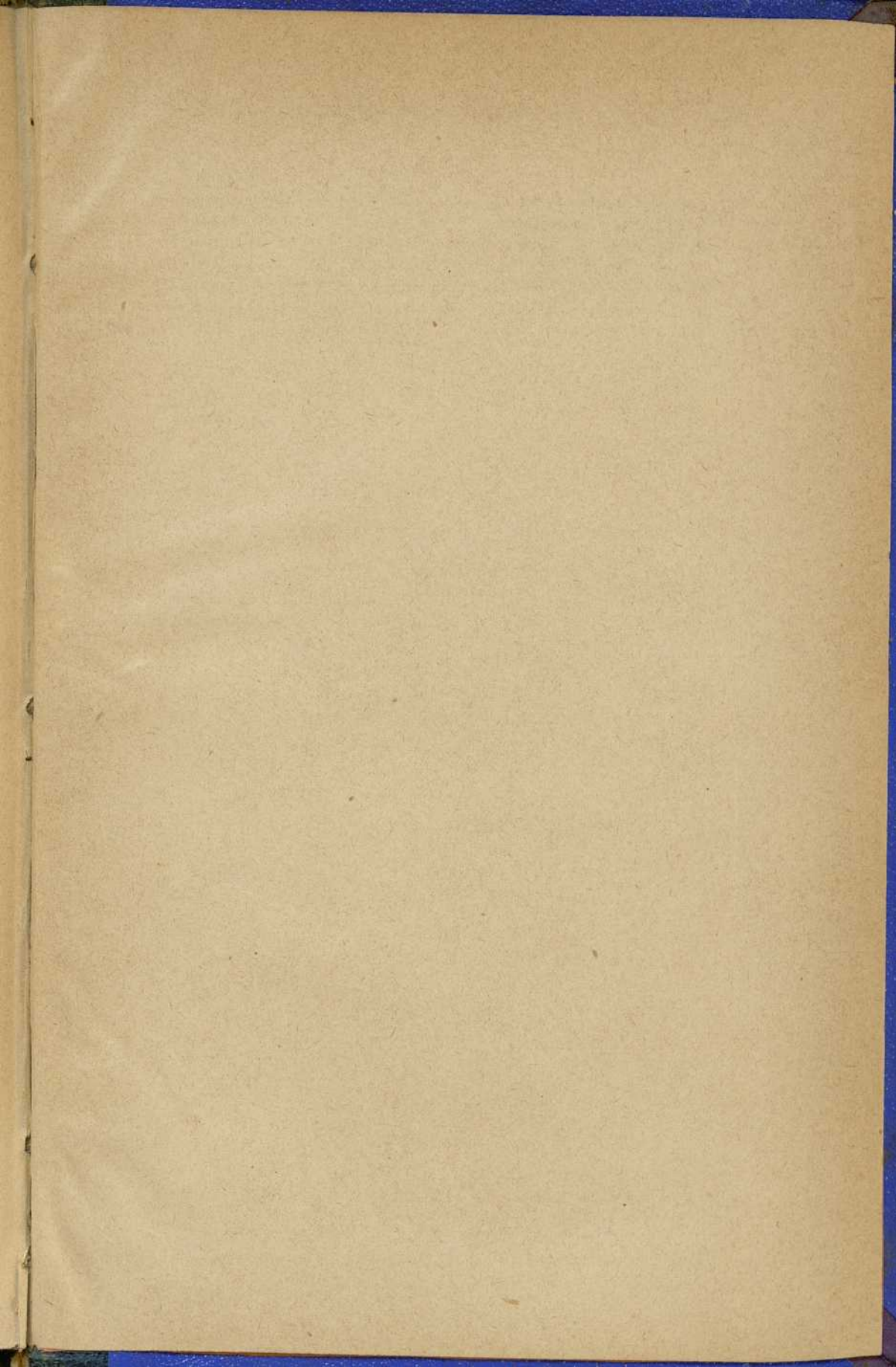
CAPÍTULO XX

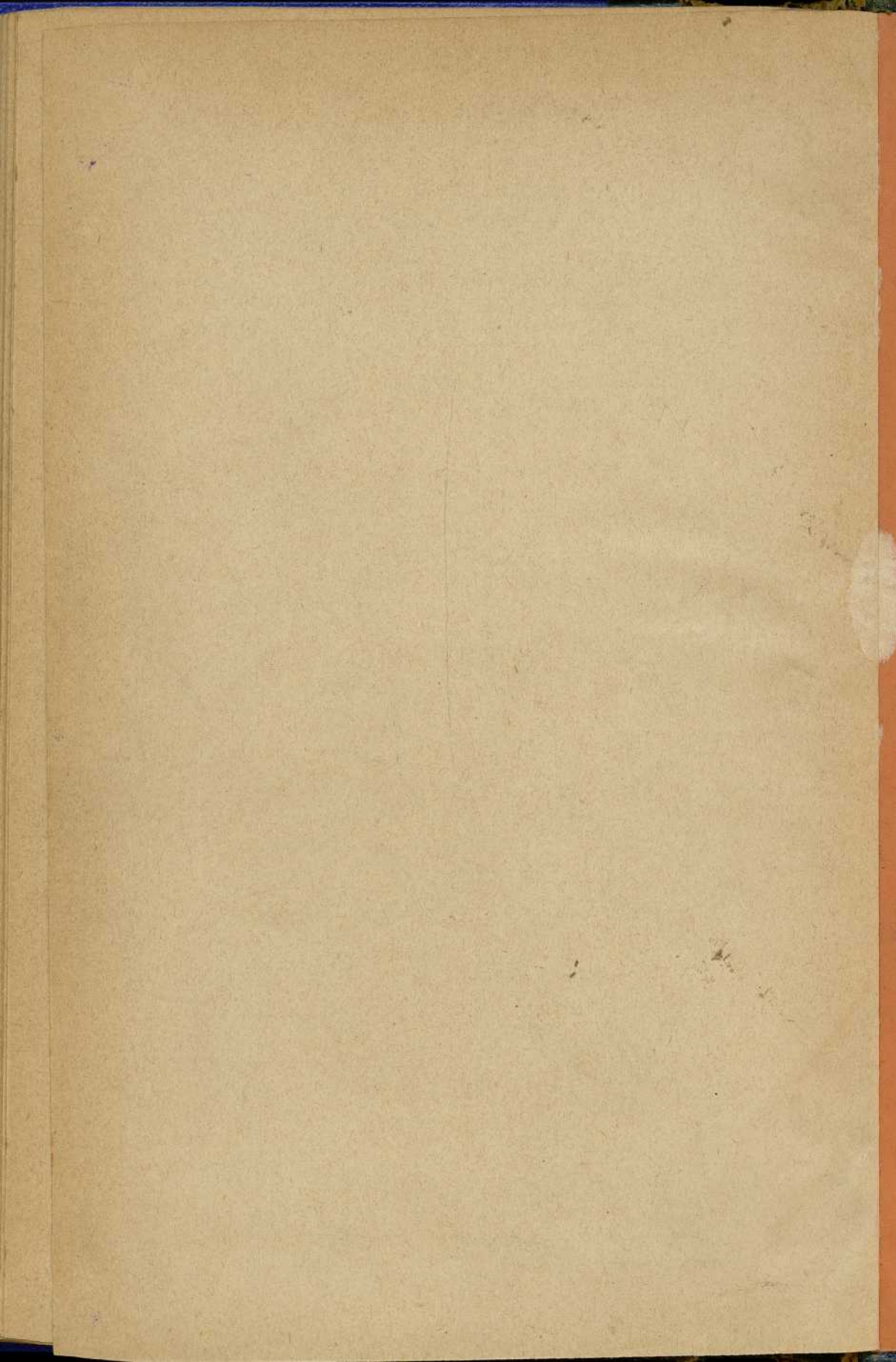
- Histología comparada de la médula espinal.* — Amfioxus. — Mixina y Petromizon. — Batracios. — Reptiles. — Aves. — Ojeada general sobre la médula espinal de los vertebrados..... 473

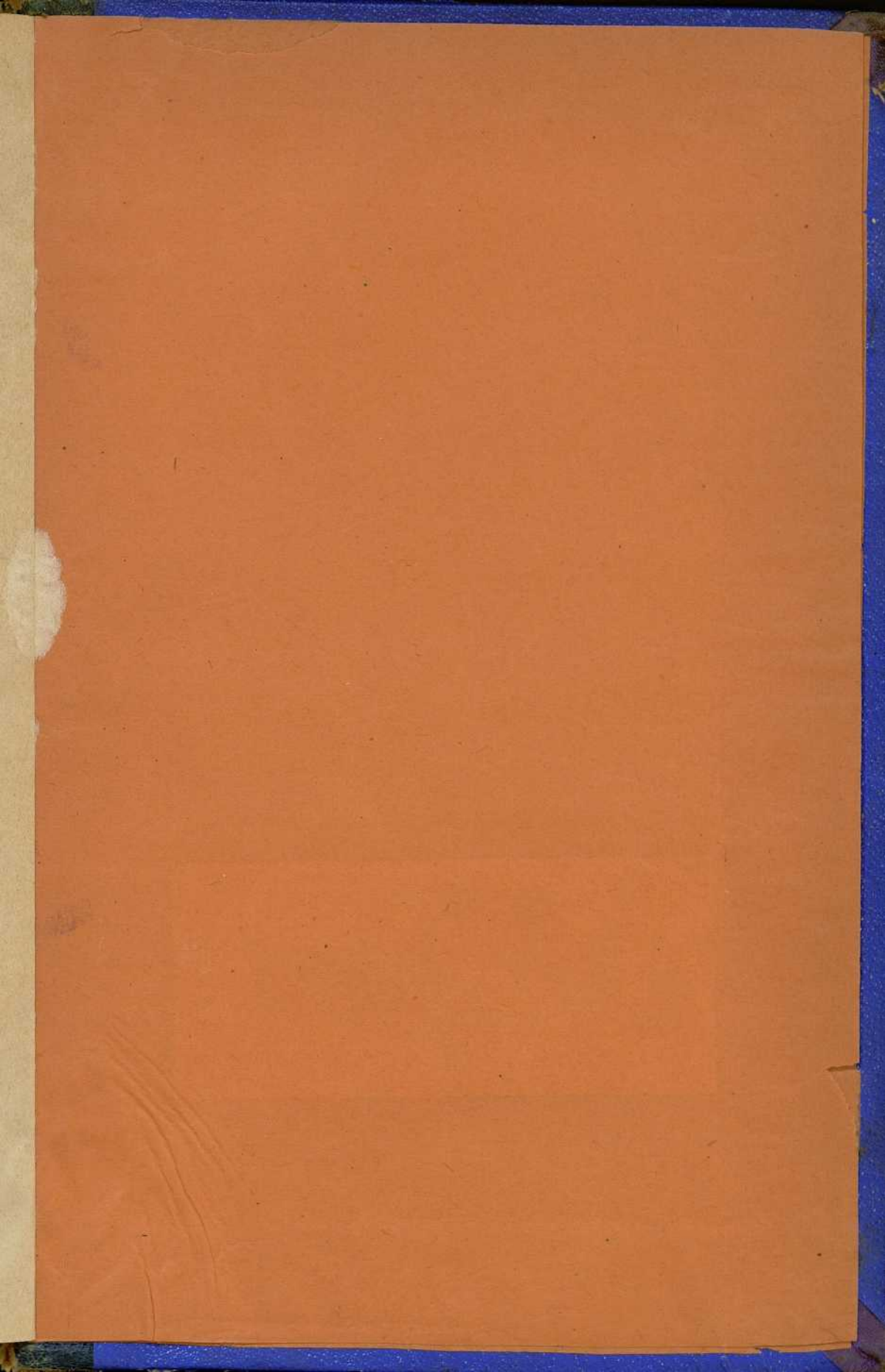


## CAPÍTULO XXI

- Histogenesis de la médula espinal y ganglios raquídeos.*—Células germinales.—  
Neuroblastos y espongioblastos. — Crecimiento y evolución de las células nerviosas (cono de crecimiento, arborización nerviosa primitiva, formación de las dendritas, desarrollo de las colaterales, etc.). — Ganglioblastos. — Leyes evolutivas de las neuronas. — Crecimiento y evolución del epitelio y neuroglia. — Hipótesis relativas á las causas de crecimiento y transformación de las neuronas y células neuróglícas ..... 508
-





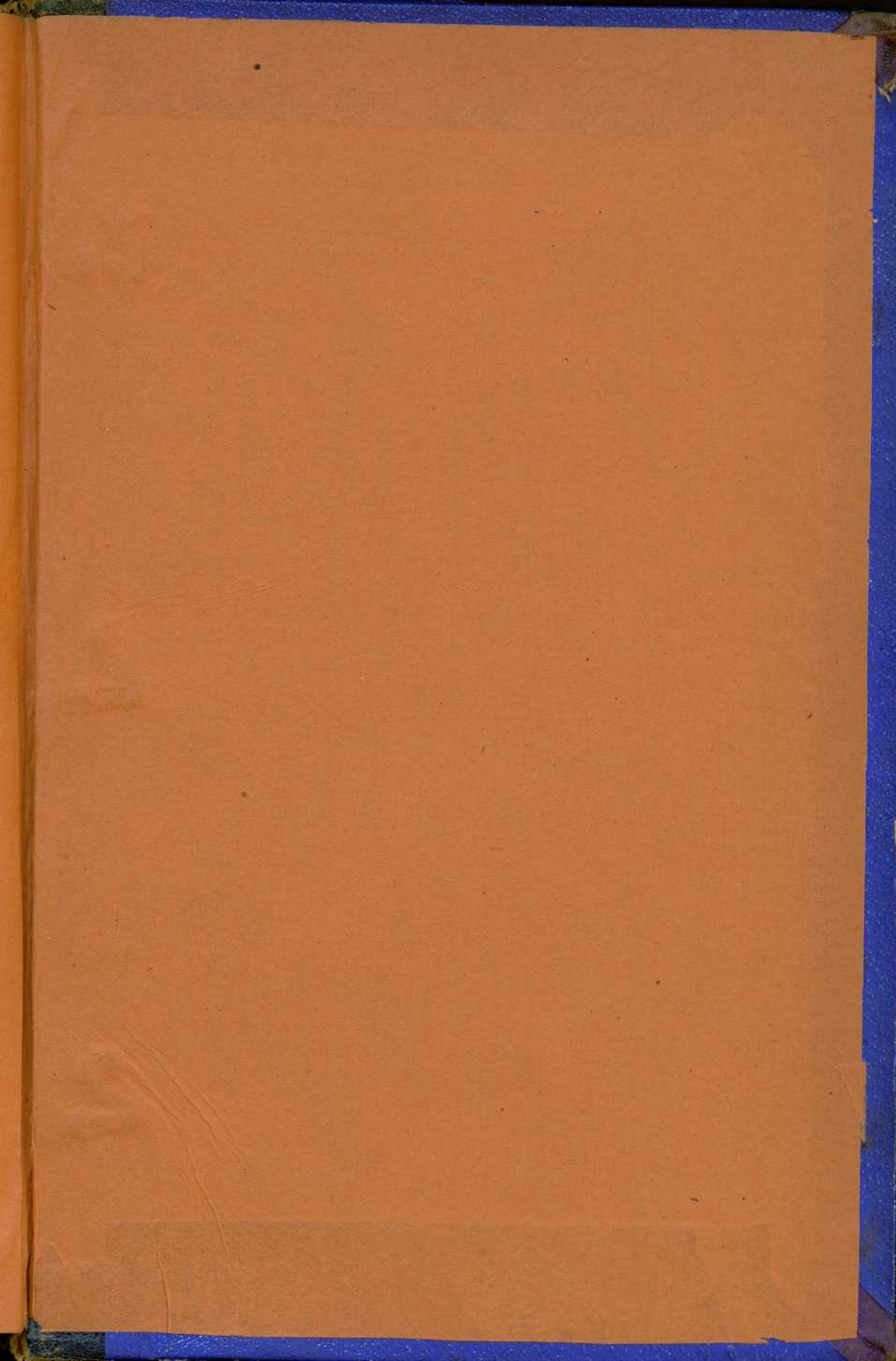


UNIVERSIDAD DE GRANADA  
Biblioteca Universitaria



\*00926487\*

FACULTAD DE MEDICINA()





Biblioteca Universitaria de Granada



01940868