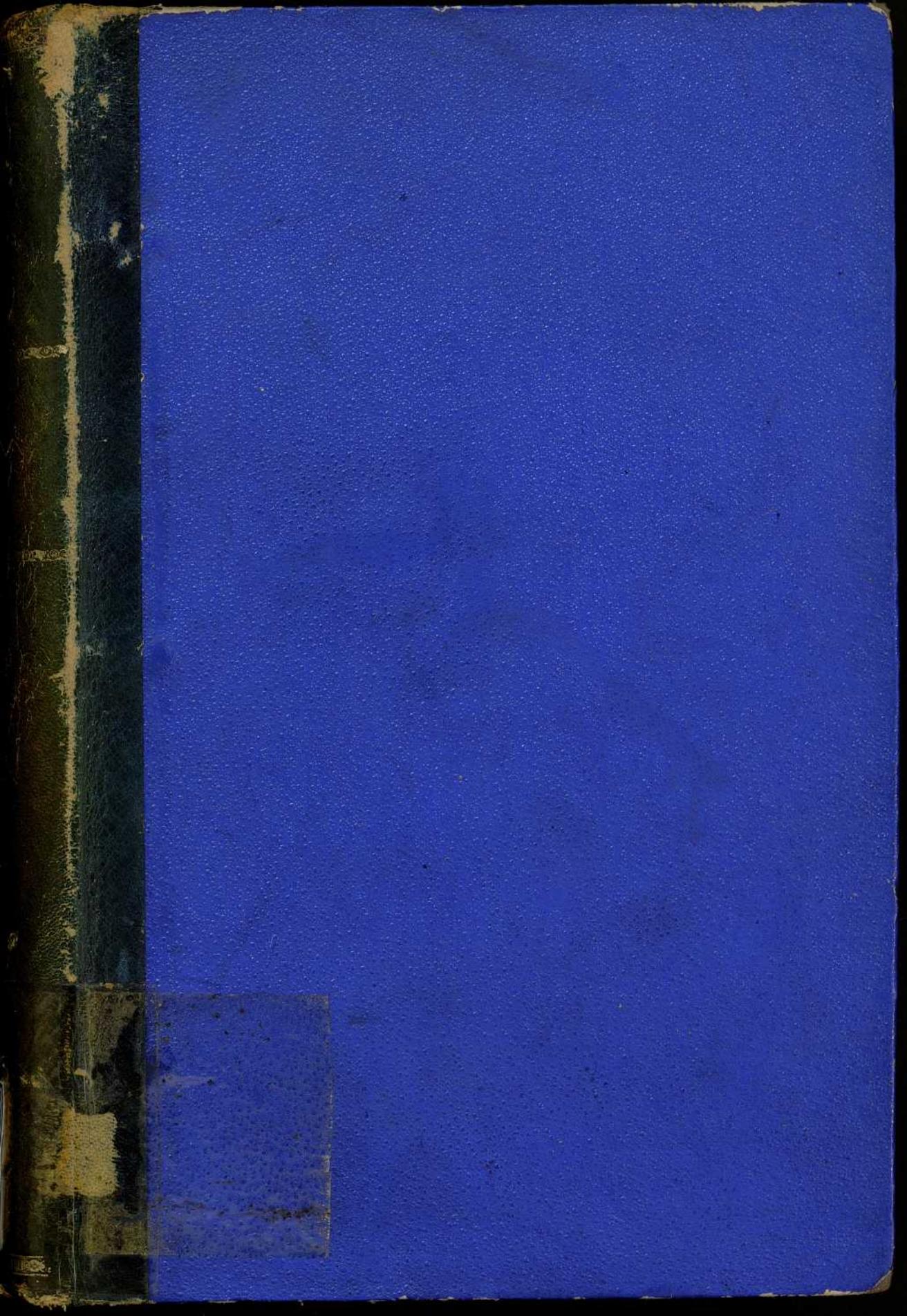
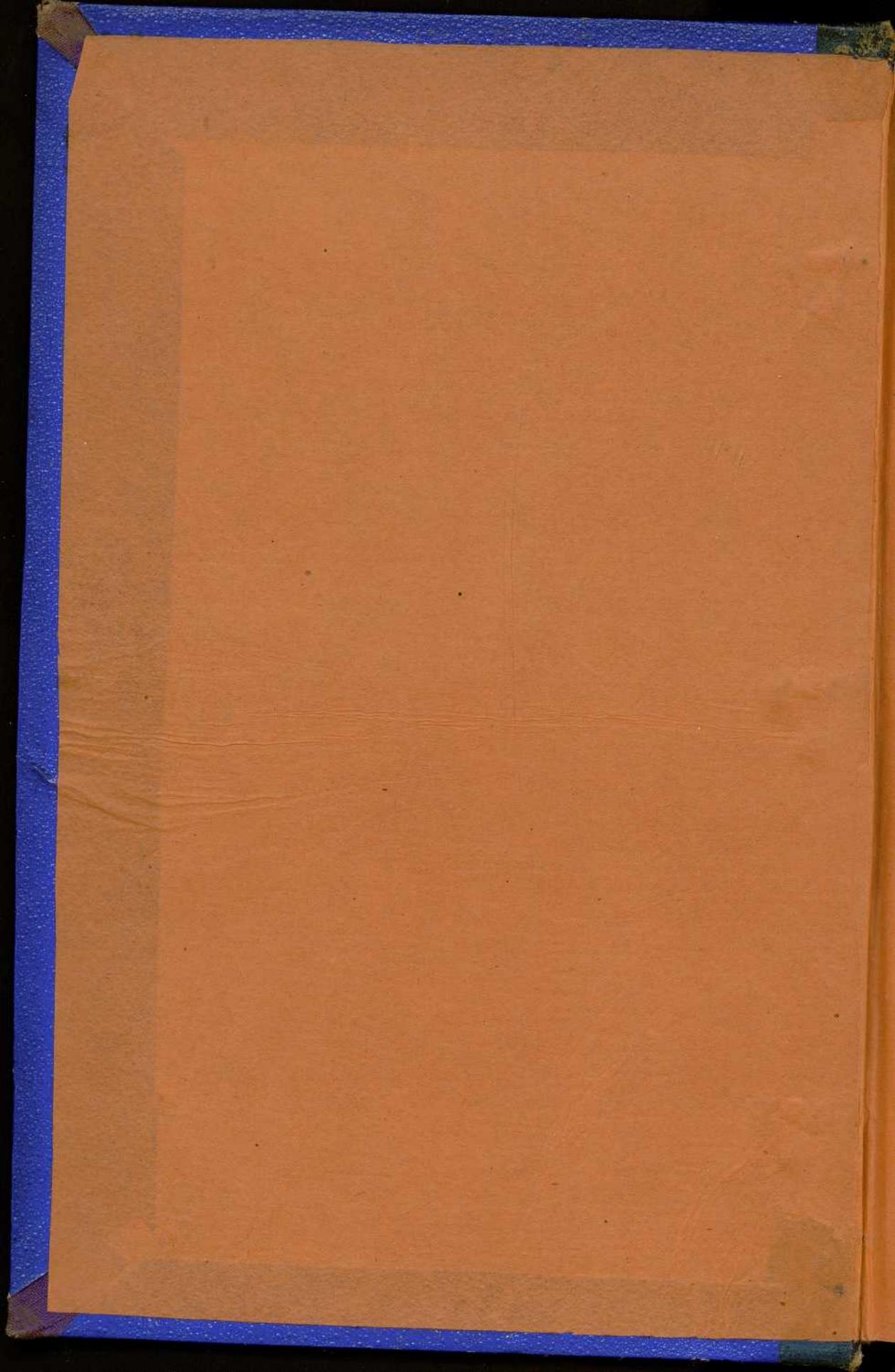


Cajal
—
SISTEMA
NERVIOSO

IMP
5
14



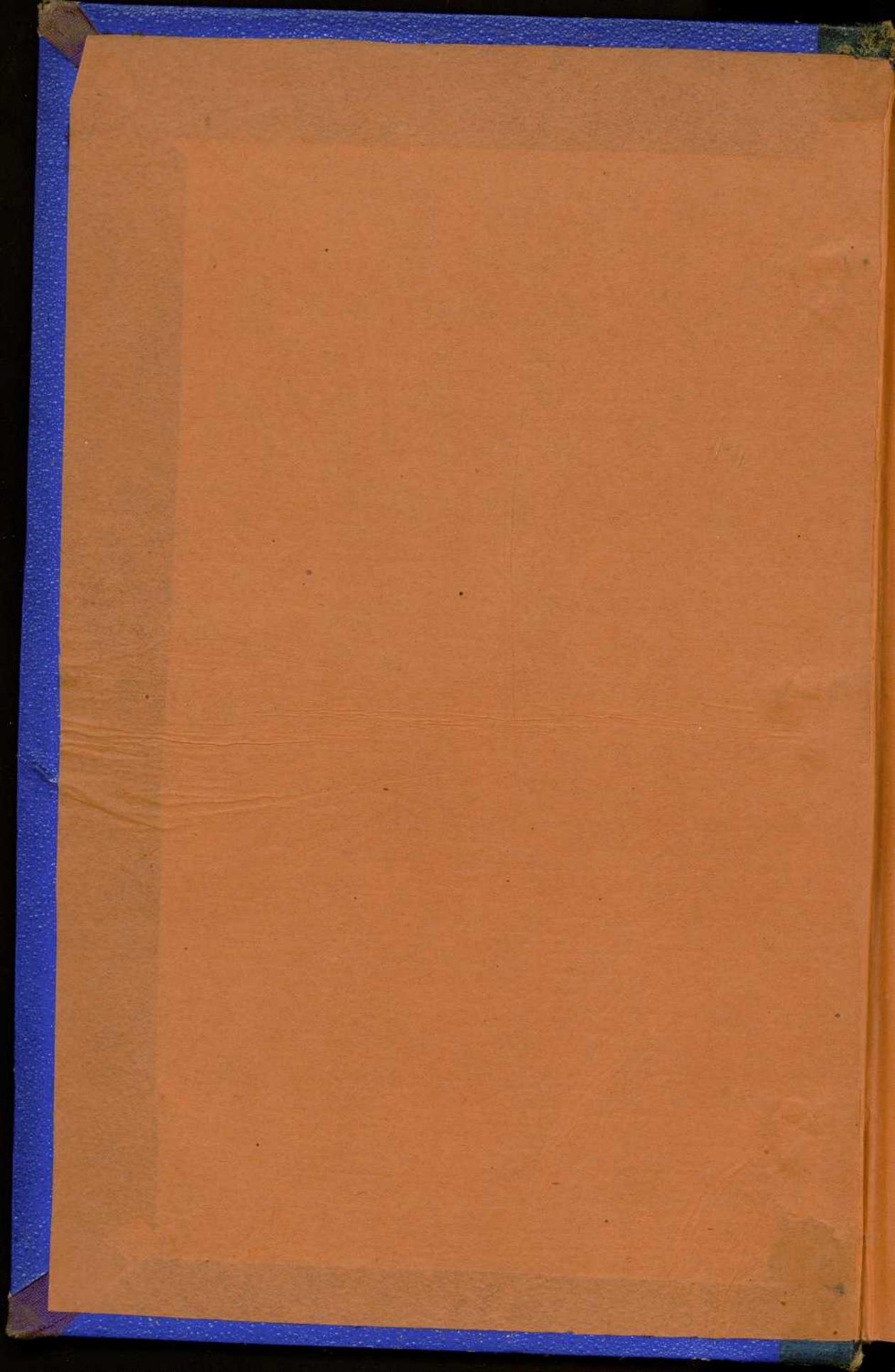


DA IMP-5-14

Ministerio de Hacienda	
Presupuesto de Ingresos	
GRANADA	
Base	0
Salvata	47
Tarifa	26
Numero	26

7.000.40 **Gafsa** MADE IN SPAIN

0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24



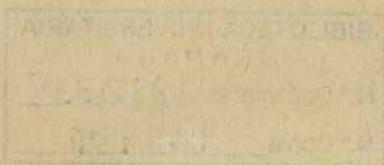
CAJA IMP-5-14

Biblioteca Universitaria	
Facultad de Ciencias	
GRANADA	
Señal	0
Colección	47
Tabla	
Número	26

G11-018

FME/FA 3330

TEXTURA DEL SISTEMA NERVIOSO
DEL
HOMBRE Y DE LOS VERTEBRADOS



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

i.24850767

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.

TOMO II

SEGUNDA PARTE

MADRID

IMPRENTA Y LIBRERÍA DE NICOLÁS MOYA

Carreras, 8, y Garcilaso, 6.

1904



Es propiedad del autor.

CAPÍTULO XXII

CEREBRO MEDIO.—TUBÉRCULOS CUADRIGÉMINOS

Tubérculo cuadrigémimo posterior.—Focos de este tubérculo.—Terminación de las vías acústicas.—Vía acústica descendente.

El *cerebro medio*, representado en la época embrionaria por un divertículo del encéfalo primordial llamado *vesícula media*, constituye en el hombre un segmento encefálico relativamente angosto, situado entre el *tálamo óptico*, colocado por delante, y la protuberancia y cerebelo confinantes por detrás. En el eje de este segmento preséntase el acueducto de Silvio, que pone en comunicación el *ventrículo del cerebelo* con el *tercer ventrículo* ó ventrículo medio.

Dos porciones se estudian en el cerebro medio: el *techo* ó parte superior compuesta de los *tubérculos cuadrigéminos* con sus prolongaciones ó brazos anteriores; y la *base* ó *suelo* formado por el pedúnculo cerebral y sus partes accesorias (*ganglio interpeduncular*, *tractus peduncularis transversus*, *locus niger*, etc.). Entre la porción tectal y basilar existe un territorio intermediario de composición muy compleja, que los autores llaman *calota* ó piso superior del pedúnculo cerebral. Los límites de esta región son: superiormente, un plano sagital que comprenda el acueducto de Silvio; inferiormente el *locus niger*; hacia afuera es superficial asomando en el relieve de la cinta de Reil. La citada región, compuesta de varios focos y vías (*núcleo rojo*, *focos motores oculares*, *fascículo longitudinal posterior*, *fascículo de la calota de Gudden*, etc.), será designada indiferentemente por nosotros: *calota* ó *región intermedia* del cerebro medio.

Según dejamos consignado, el *plano tectal* del cerebro medio comprende los *tubérculos cuadrigéminos*, eminencias redondeadas, blanquecinas, dispuestas en dos parejas ordenadas en sentido antero-posterior, y separadas entre sí por un surco crucial. Las *eminencias anteriores* (figura 449, N) ó *nates*, son más gruesas, están más apartadas que las posteriores y exhiben un color blanco grisáceo; las *posteriores* ó *testes*, afectan menor tamaño y presentan un matiz mucho más claro. De la cara externa del tubérculo cuadrigémimo anterior, brota un cordón nervioso blan-

co muy aparente, el cual marcha hacia adelante para terminarse ó enlazarse con el *corpo geniculado externo*; llámase esta vía *brachium conjunctivum* ó pedúnculo del tubérculo proximal. De igual manera, el bor-

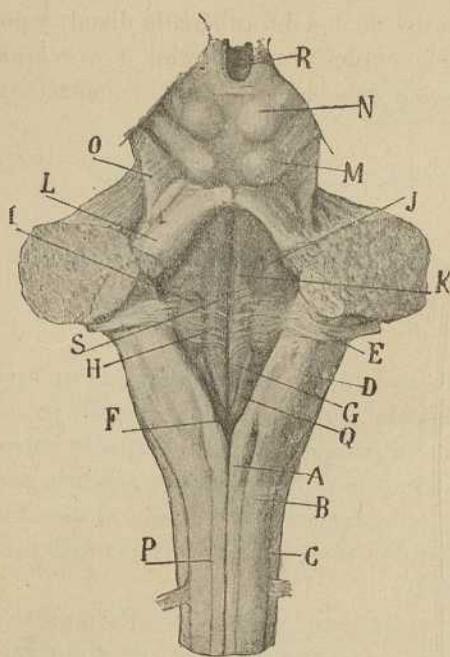


Fig. 449. — Cara posterior del bulbo y protuberancia del hombre. — A, pirámide posterior; B, cordón posterior; C, surco colateral posterior; D, cuerpo restiforme; E, acústico; F, punta del *calamus*; G, ala blanca interna; H, barbas del *calamus*; I, tubérculo acústico; K, eminencia *teres*; L, pedúnculo cerebeloso superior; M, tubérculo cuadrigémino posterior.

de lateral del tubérculo cuadrigémino posterior, da origen á otro cordón con el mismo nombre designado, que corre por detrás del brotado en la eminencia *nates* y se termina, en parte, en el *corpo geniculado interno*. Existe, pues, un gran paralelismo de disposición macroscópica entre ambos tubérculos, paralelismo que se mantiene también, como veremos más adelante, en lo relativo á la textura, conexiones y significación fisiológica. En efecto, conforme la mayoría de las investigaciones histológicas, morfológicas y anatómo-patológicas modernas demue-

stran, ambos órganos constituyen estaciones reflejas de nervios sensoriales: el tubérculo cuadrigémino anterior ó proximal recibe una buena parte de las fibras del nervio óptico y encierra el foco principal de los movimientos óptico-reflejos; el tubérculo posterior ó distal recibe un importante contingente de las vías acústicas (*lemnisco externo*) y alberga un voluminoso núcleo, rector de las reacciones acústico-motrices.

TUBÉRCULO CUADRIGÉMINO POSTERIOR Ó DISTAL

Cuando se examinan cortes frontales del tubérculo distal coloreados por el método de Nissl ó por el de Weigert-Pal, adviértese que la corteza de este foco no es homogénea, sino que presenta varios parajes ó regiones diferenciadas: 1.º Una de ellas es un voluminoso foco redondeado, situado en la región lateral de dichos tubérculos, y llamado *núcleo del tubérculo cuadrigémino posterior*; á simple vista se advierte ya que en el espesor de tal ganglio desemboca una importante corriente, el lem-

nisco externo ó vía acústica secundaria. 2.º Entre estos dos voluminosos ganglios, y por encima del acueducto de Silvio, aparece un puente de substancia gris transversal, que designaremos *techo ó corteza gris internuclear*. 3.º En fin, por fuera del núcleo del tubérculo distal, y por debajo del plano de substancia blanca del brazo anterior ó *brachium conjuntivum*, existe una delgada masa gris blanquecina, que llamaremos *corteza lateral*.

Núcleo del tubérculo distal.—En los preparados de Nissl del conejo y gato aparece este foco compuesto de un conglomerado de células nerviosas poligonales ó estrelladas, de talla grande ó mediana unas, de estatura más reducida otras, y separadas entre sí por un plexo nervioso terminal muy rico, así como por haces de tubos acústicos. Con un buen apocromático adviértese que el soma de las células voluminosas y de talla mediana exhibe husos cromáticos que recuerdan los del foco motor dorsal del vago, mientras que el de las pequeñas, pobre en protoplasma, sólo muestra algunos granitos marginales.

El cromato de plata permite apreciar mejor la morfología celular y la marcha y aspecto de las expansiones.

Atendiendo al tamaño y morfología, pueden distinguirse las células en tres especies: 1.ª, tipo grande ó mediano multipolar; 2.ª, tipo estrellado pequeño, y 3.ª, tipo fusiforme poco voluminoso.

1.ª *Tipo multipolar grande y mediano*.—Como Held (1) y Kölliker (2) observaron, estos corpúsculos son estrellados y provistos de varias dendritas ramificadas en el interior del ganglio. El aspecto y longitud de estas dendritas varía con la edad y especie del animal examinado. Así, en el ratón y conejo recién nacidos ó de pocos días dominan aún los tipos fusiformes embrionarios (fig. 451, *a, b, c, d*), con dos dendritas polares de las que proceden cortos y varicosos apéndices colaterales; pero en el conejo de quince días ó más, y sobre todo en el gato de esta edad, la morfología celular hállase muy cambiada; el soma es poligonal, y de sus esquinas proceden tres, cuatro ó más prolongaciones que marchan flexuosas durante largas distancias y en todos sentidos, ofreciendo en sus contornos una infinidad de breves y poco ramificadas ramillas nacidas en ángulo recto, las cuales prestan al conjunto un aspecto veloso é intrincado. Algunas dendritas se terminan en un penacho de ramas cubiertas de los citados apéndices, el conjunto de cuya ramificación constituye una especie de zarzal comparable al presentado por las expansiones de los corpúsculos de los focos de los cordones de Goll y de Burdach del bulbo raquídeo (fig. 450, A).

El axon es largo y de curso complicado; parte de cualquier lado de la célula, frecuentemente de un paraje desprovisto de dendritas, traza algu-

(1) Held: Das centrale Gehörleitung. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1893.

(2) Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. Bd. II, 1896.

nas revueltas, durante las cuales emite una, dos ó más colaterales arborizadas, según aparece en la fig. 450, *e*, dentro del ganglio y gana después las fronteras superior, externa ó inferior de éste. Muy frecuentemente, dicho cilindro-eje se bifurca en rama interna que suele bajar á las porciones inferiores del foco, y rama superior ó externa que, después de un camino complicado y largo, gana la corteza gris lateral del tubérculo distal y se aproxima, y aun ingresa, en el *brachium conjuntivum* (figura 450, *a*, y fig. 451, *b*, *d*).

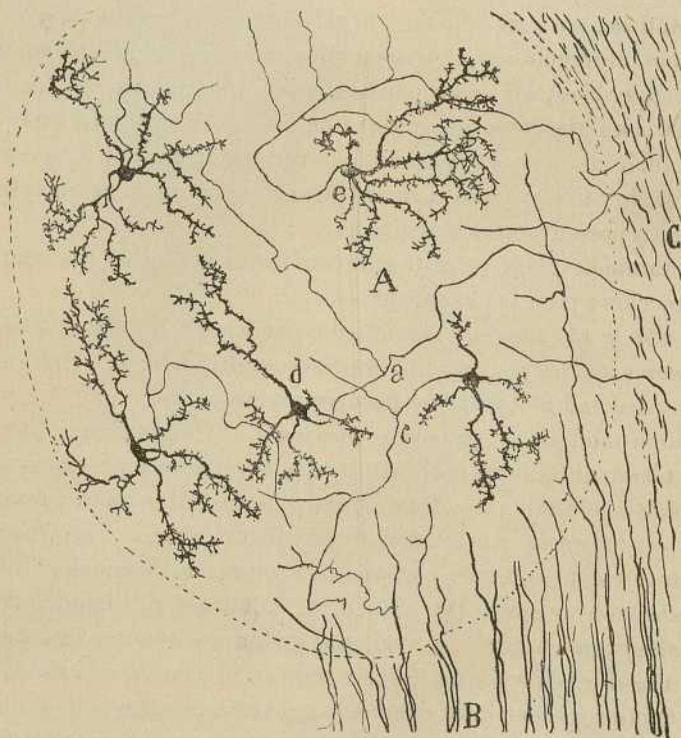


Fig. 450 — Trozo del núcleo del tubérculo distal del gato de pocos días.—A, células grandes; B, lemnisco externo; C, *brachium conjuntivum*.

¿A dónde van á parar en definitiva los axones, ya indivisos, ya bifurcados de las células del núcleo del tubérculo cuadrigémino posterior?

Held, que dibuja esquemáticamente algunas células y axones de este foco, afirma que no todos siguen la misma ruta: unos descenderían y se continuarían con el pedúnculo cerebeloso superior; otros se concentrarían abajo y afuera, incorporándose al lemnisco y constituyendo conductores centrífugos ó descendentes de esta vía; algunos, en fin, correrían hacia adentro y arriba y asaltarían la corteza del tubérculo distal, donde se arborizarían. Pero estas conexiones señaladas por Held son esquemá-

ficas y no son reconocibles con seguridad en los animales de pocos días (conejo, ratón y gato); sólo en los fetos de ratón y rata recién nacidos nos ha sido dable perseguir algunos axones hasta más allá de las fronteras del foco, sin llegar, sin embargo, á demostrar su terminación. Pero por la dirección dominante y comportamiento extrafocal de las fibras más frecuentemente impregnadas, cabe distinguir dos categorías: 1.^a, *fibras para el brachium conjuntivum*, es decir, conductores no bifurcados que, dirigiéndose hacia afuera y cruzando la corteza gris lateral, acaban por ingresar en la capa blanca superficial del tubérculo distal (fig. 451, *a, c*), continuándose, ya con una fibra centrífuga del *brachium*, ya con dos fibras (por bifurcación, como se veía en la fig. 454, *e*), una centrífuga y otra centrípeta, esta última terminada quizá dentro del mismo foco donde reside la célula de origen; 2.^a, *fibras mixtas*, ó sea divididas en rama externa dirigida al *brachium* (donde también puede dividirse, según se veía en la fig. 451, *b*), y rama inferior destinada, al parecer, al lemnisco lateral y representante de la vía acústico-refleja. Es muy posible que existan también axones exclusivamente descendentes, ó que marchen en otra dirección; pero en nuestros preparados, de que son fiel expresión las figuras 450 y 451, no aparecen bien teñidos.

Células estrelladas pequeñas.—Reconócense, aparte de la talla, por la relativa cortedad de las dendritas, el aspecto varicoso de éstas y el comportamiento del axon que se resuelve en una arborización laxa probablemente terminal. Tal era, al menos la apariencia en el elemento de la figura 453 *h*; en otras, algunas de las ramas se prolongaban mucho (figura 453, *g*), sin arborizarse en seguida por completo y haciendo, por tanto, dudoso el carácter de elemento de axon corto.

Células fusiformes.—De mediana ó pequeña talla, de figura en huso ó triangular, con expansiones polares dominantes, tales elementos se asemejan también algo á las neuronas de axon corto; pero como el cilindro-eje no pudo seguirse en ningún caso lo bastante para cerciorarse bien de su comportamiento terminal, resulta también algo dudosa la naturaleza de estas células (fig. 453, *f*).

Plexo nervioso terminal.—Consta de tres clases de fibras por lo menos: las arborizaciones libres de los tubos del lemnisco, las colaterales de los axones endógenos, y las colaterales y terminales de conductores del *brachium conjuntivum*.

Del origen y curso de las primeras fibras trataremos luego. En los animales recién nacidos ó de pocos días, sus arborizaciones terminales componen un plexo rico, pero laxo y sin modelarse en nidos; mas cuando las impregnaciones recaen en el gato ó conejo de diez días en adelante, las arborizaciones acústicas se condensan en torno de las células, constituyendo nidos ó cestas limitados, no muy tupidos y enteramente comparables en su aspecto á los descritos en el foco principal del nervio mas-

ticador. Estos nidos constituyen comunmente pléyades irregulares separadas por intervalos en que el plexo es más flojo y contiene fibras más gruesas (fig. 452).

Las colaterales de las células de axon largo del núcleo que estudiamos, así como las arborizaciones libres de los axones cortos, son también numerosas y contribuyen á complicar el plexo intersticial. Ignoramos si tales ramificaciones entran en relación con algún segmento particular de las células; por la tendencia que las ramificaciones acústicas manifiestan á formar nidos perisomáticos, pudiera sospecharse que las demás ramificaciones nerviosas se conexionan sólo con las dendritas.

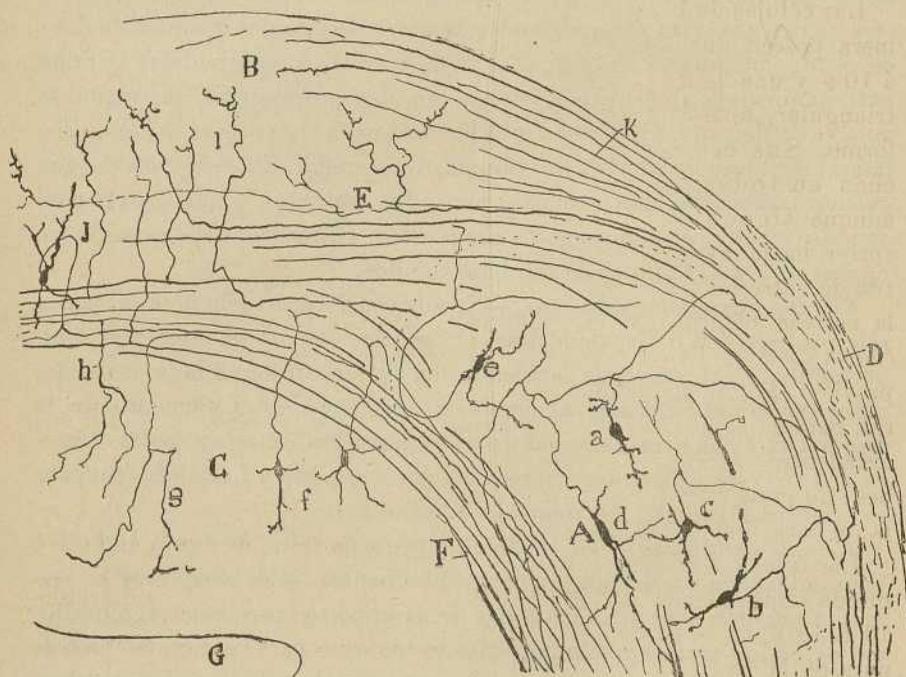


Fig. 451.—Corte frontal del tubérculo distal del ratón recién nacido.—A, núcleo de este tubérculo; B, corteza superior; C, substancia gris central; D, *brachium conjunctivum*; E, arborizaciones de fibras acústicas; F, plano de fibras acústico-reflejas ó centrifugas; G, acueducto de Sylvio.

De las fibras que enlazan el núcleo lateral con la corteza blanca del *brachium conjunctivum*, poco podemos decir. En nuestros preparados de Golgi se ven constantemente llegar fibras de esta vía superficial, y penetrar en dicho núcleo; algunas de ellas representan ramas colaterales que cruzan, antes de abordar el foco, la corteza lateral del tubérculo distal, á la cual suministran ramillas; otras se continúan con fibras directas del *brachium*, y todas se ramifican en el espesor del núcleo del tubérculo, enmarañando todavía más el plexo nervioso intercelular.

Corteza lateral del tubérculo cuadrigémino distal.—El examen en los preparados de Nissl de la porción lateral de este centro, revela la existencia, por fuera del núcleo del tubérculo distal, de una capa gris delgada bordeada exteriormente por la corteza blanca del *brachium conjuntivum*. Posee esta región en el gato y conejo, prescindiendo de la capa fibrilar superficial, dos estratos celulares mal separados: 1.º, la capa de las células estrelladas y fusiformes pequeñas; y 2.º, la capa de los corpúsculos triangulares y piramidales medianos.

Las células de la capa primera poseen una talla de 8 á 10 μ y una figura variable, triangular, estrellada ó fusi-forme. Sus dendritas marchan en todas direcciones, aunque tienen tendencia á correr hacia afuera, penetrando entre los fascículos de la corteza blanca inmediata (fig. 453, *d, c*). El axon fino, provisto de tal cual colateral, camina comunmente hacia adentro, trazando inflexiones; no pudo seguirse lo bastante para fijar su paradero.

Las células de la capa segunda alcanzan una talla de 10 á 12 ó 14 μ , y como se nota en la fig. 453, *e*, afectan también formas muy diversas. Entre éstas es común la triangular ó piramidal con dos ó más dendritas robustas dirigidas hacia la superficie y algunas ramas basilares más ó menos tangenciales. El cilindro del eje nace frecuentemente del lado profundo del soma, marcha hacia adentro cierto trecho y retrocede, después de haber trazado una curva de concavidad externa, durante la cual brotan algunas colaterales repartidas por el foco; por último, sube á menudo á la zona fibrilar superficial, donde acaso se continúa con algún conductor comisural del *brachium*. En algunas células el axon se bifurca, produciendo una rama destinada verosímilmente á esta formación de substancia blanca, y otra que desciende penetrando quizá en las vías acústico-reflejas (fig. 453, *e*).

Corteza principal ó techo del tubérculo cuadrigémino.—Si se explo-

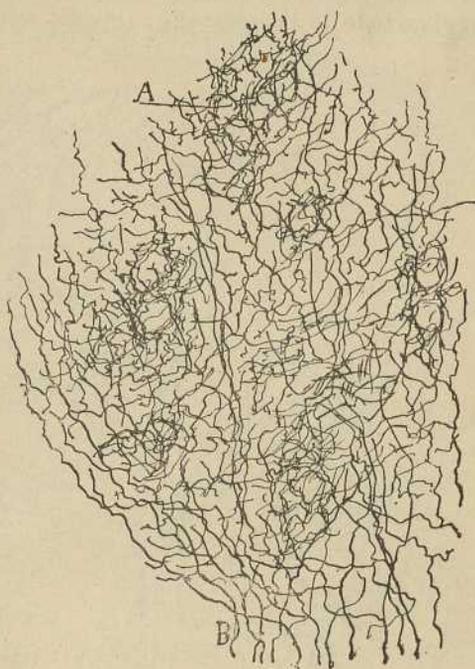


Fig. 452.—Trozo del plexo nervioso del tubérculo cuadrigémino posterior del gato.—A, pléyades de nidos nerviosos; B, fibras ascendentes llegadas del lemnisco externo.

ra por el método de Nissl la corteza gris que reúne ambas cortezas laterales, es decir, la situada por encima y los lados del acueducto de Silvio, aprécianse con bastante claridad cinco capas concéntricas: 1.^a, la *fibrilar superficial*; 2.^a, la *capa de los elementos fusiformes y estrellados pequeños*; 3.^a, la *capa de las células multipolares grandes*; 4.^a, la *capa de la substancia blanca ó fibrocelular*; y 5.^a, la *capa gris central*.

1.^a *Capa fibrilar*.—Bien reconocible en los cortes sagitales coloreados por el método de Weigert (fig. 460, C); consta de un plano de tubos finos

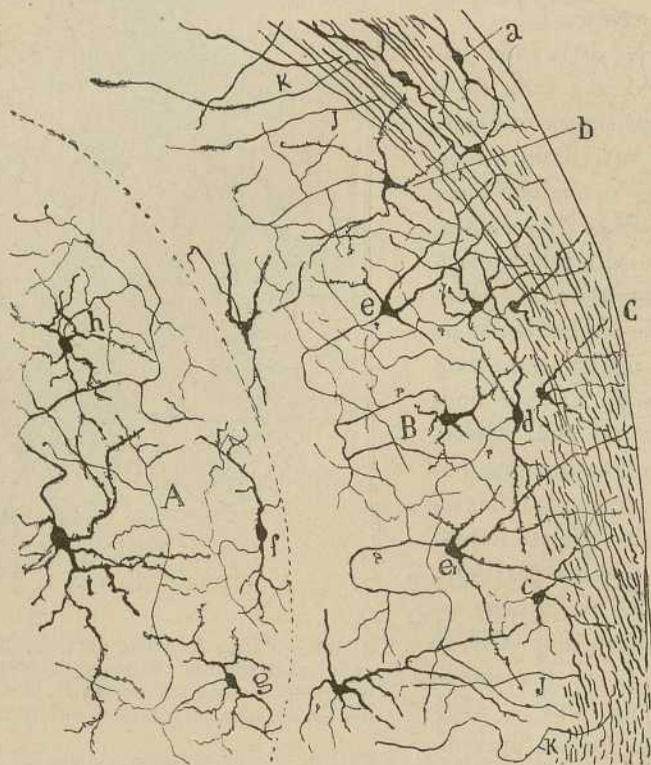


Fig. 453. — Corte frontal de la porción lateral del tubérculo cuadrigémino posterior (ratón de ocho días).— A, núcleo del tubérculo distal; B, corteza gris lateral; C, capa de substancia blanca periférica.

transversales, entre los cuales yacen orientados en su misma dirección, algunos corpúsculos nerviosos fusiformes, cuyas propiedades morfológicas no conocemos bien por no haber logrado impregnarlos por el cromato de plata. Las fibras de esta zona, yacentes en lo alto del tubérculo distal, seguidas hacia afuera en secciones frontales del tubérculo distal, nótese que, en su mayor parte, se continúan con la capa superficial del *brachium conjuntivum*, marchando, por consiguiente, hacia adelante y ganando acaso la comisura de Gudden. Entre ellas es muy probable que se cuen-

ten conductores del *brachium* terminados en la corteza superior y fibras de ésta incorporadas al *brachium*.

En cuanto á las fibras tangenciales que revisten la cara posterior libre del tubérculo, constituyen un plano superficial de hebras finas que decrece hacia abajo y que se continúa con la porción más dorsal y superficial del cuerpo trapezoide. En la fig. 458, C, donde representamos este plano fibrilar, se advierte que de él nacen colaterales ramificadas en la del-

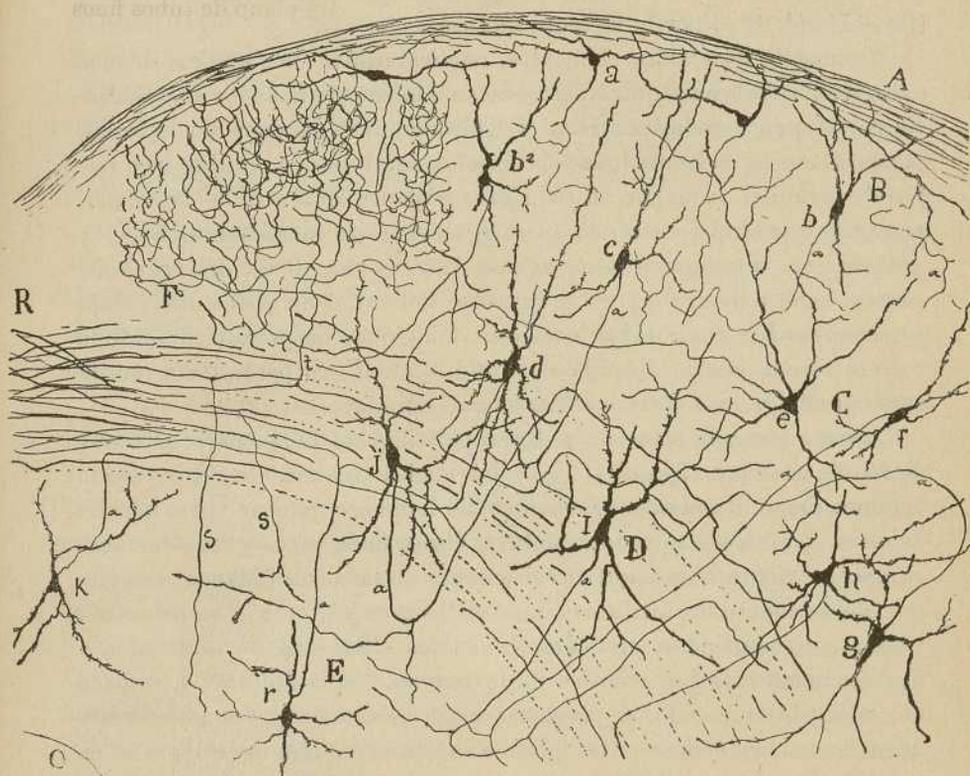


Fig. 454.—Corte frontal de la porción superior é interna del tubérculo cuadrigémino posterior del perro recién nacido.—A, capa fibrilar periférica; B, células de la capa segunda; C, corpúsculos estrellados y fusiformes de la zona tercera; D, capa fibrocelular; E, substancia gris central; R, comisura nerviosa; F, plexos nerviosos de las zonas segunda y tercera.

gada corteza gris subyacente, y las cuales con otras fibrillas de procedencia incierta, engendran un plexo subyacente bastante tupido (fig. 458, *a*, *b*). El espesor de este plexo aumenta hacia el vértice del tubérculo.

2.^a *Capa de los elementos fusiformes y estrellados pequeños.*—Esta capa, bien limitada hacia afuera por la formación fibrilar tangencial, se confunde hacia adentro sin línea precisa de demarcación con la zona tercera. En la fig. 454, B, mostramos las formas celulares más frecuentemente impregnadas: unas son fusiformes ó triangulares, ostentando, por

lo común, dos dendritas polares robustas, concéntricas al tubérculo, y exhibiendo un axon fino descendente, guarnecido de alguna colateral y de ruta desconocida (fig. 454, *a*); otras son fusiformes, triangulares ú ovoideas, presentan ya cierta orientación radial con predominio de las dendritas externas, y hállanse provistas de un axon que en algunos casos se siguió hasta el plano de substancia blanca (capa cuarta), donde no es raro verlo dividido en rama interna y externa. En algunos corpúsculos, este axon se doblaba hacia adelante, y era imposible determinar su ruta (fig. 454, *b*², *b*, *c*) por lo flexuoso de su marcha.

Algunos de los citados elementos, particularmente los que exhibían el axon muy ramificado, quizá pertenezcan á la categoría de los de cilindro-eje corto, mencionados por Held y Kölliker; pero debemos declarar que jamás se nos ha presentado la arborización nerviosa con indubitables rasgos de terminal, cabiendo en todo caso suponer que una de las ramas, algo más espesa que las otras, se dirige á parajes más lejanos. Es muy probable que algunos de estos axones constituyan fibras del *brachium conjuntivum*, toda vez que en preparados del ratón de pocos días hemos sorprendido á menudo tubos nerviosos finos que, desprendiéndose de la corteza blanca lateral del tubérculo (fig. 453, *K*) se perdían sin ramificarse ni adelgazarse entre las células que estudiamos.

La capa segunda posee un plexo tupidísimo de fibras nerviosas muy difícil de analizar (fig. 454, *F*), y las cuales parecen provenir, según veremos luego, de ramas ascendentes del lemnisco externo; pero además de estos conductores, existen también fibras finas procedentes del *brachium*, las cuales se separan sucesivamente de la corteza blanca, atraviesan oblicuamente los distintos planos de la zona segunda y se arborizan y terminan, poniéndose en contacto con los elementos de esta capa, y probablemente también con los de la tercera. En la fig. 457, *f*, tomada del ratón recién nacido, se presentan estas arborizaciones muy pobres y de carácter muy embrionario; posible es que si cupiera impregnarlas en animales de alguna edad, dichas ramificaciones exhibirían mucha mayor complicación.

3.^a *Capa de las células multipolares grandes.* — No todas las células que pueblan este estrato son voluminosas; las hay también de 8 á 12 μ , como en la precedente capa; pero es fuerza convenir en que las estaturas grandes de 24 á 28 μ abundan, mostrándose en los preparados de Nissl algunos elementos con un protoplasma abundante, salpicado de husos cromáticos (conejo, cavia, gato).

La forma general de estas células, que ya fueron vistas por mi hermano (1), es la estrellada ó triangular con varias dendritas externas, robu-

(1) *P. Ramón*: Investigaciones micrográficas en el encéfalo de los batracios y reptiles y en los cuerpos geniculados y tubérculos cuadrigéminos de los mamíferos. Zaragoza, 1894.

tas, divergentes y penetrantes en las zonas segunda y hasta primera, y otras, menos espesas, laterales y descendentes. También el tipo fusiforme, provisto de doble penacho de dendritas varicosas, ascendente ó descendente, abunda, aunque no tanto, como el precedente (fig. 454, C, d).

El axon es robusto y descendente, comportándose de un modo uniforme en todos los tipos celulares medianos y gruesos de esta zona; es decir, que después de un trayecto radial ó flexuoso variable y de emitir algunas colaterales para la capa tercera y cuarta, se continúa, según reconocieron Held y mi hermano (1), con un tubo horizontal de esta última. Semejante continuación tiene lugar, bien por simple inflexión, como se veía en la fig. 454, e, h, marchando el axon hacia afuera y abajo incorporado al plano de tubos acustico-reflejos; bien por división en rama interna y externa, con lo que se genera un tubo comisural que gana el rafe, y otro descendente ó acustico-reflejo (fig. 451, J).

4.^a *Capa de substancia blanca ó celulofibrilar.* — Esta zona, sumamente espesa, consta de robustos paquetes plexiformes de substancia blanca que caminan concéntricamente al tubérculo distal y dejan entre sí intersticios lineares, donde se concentran corpúsculos nerviosos medianos y robustos muy semejantes á los de la zona precedente.

a) Las células nerviosas, frecuentemente triangulares ó estrelladas, poseen dendritas robustas ascendentes para las zonas segunda y tercera, y descendentes de ordinario terminadas en la cuarta, aunque no es raro verlas abordar la substancia gris central. Semejantes dendritas son vello-sas y en su camino se dicotomizan repetidamente (fig. 454, I, J).

El axon se comporta esencialmente como en los corpúsculos de la capa cuarta; es decir, que después de trazar una revuelta, se continúa con uno ó dos tubos de la substancia blanca. Cuando la continuación es por inflexión la fibra horizontal resultante camina, en la mayoría de los casos, hacia afuera, constituyendo un conductor de la vía acustico-refleja.

Una particularidad, muy frecuente del curso inicial de estos axones, reproducimos en la fig. 454, J, I, f, tomada del tubérculo cuadrigémimo posterior del perro de pocos días. Dicha prolongación, en vez de incorporarse directamente á la formación de substancia blanca, baja primero á la zona gris central, emite colaterales arborizadas en ésta, traza después un asa de concavidad exterior, y gana, finalmente, los haces nerviosos para continuarse con tubos situados en diversos planos de la zona fibrilar.

Semejante revuelta inicial, que puede complicarse todavía más de lo expuesto, es comunísima, según veremos luego, en los lóbulos ópticos de los vertebrados, así como en muchos territorios de la corteza cerebral, y acredita una vez más *la ley del ahorro del camino de las colaterales iniciales*. Es decir, que la naturaleza parece preocuparse, como los instala-

(1) P. Ramón: *Loc. cit.*

dores eléctricos, de acortar todo lo posible los conductores finos ó colaterales, aunque para ello tenga que alargar notablemente los axones ó conductores recios. Por lo demás, las citadas revueltas obsérvanse también en muchas células de la capa tercera (fig. 454, *f*).

b) Fibras nerviosas.—Los paquetes de tubos nerviosos de la zona que estudiamos son muy robustos y constituyen, según se advierte en los cortes sagitales de los tubérculos cuadrigéminos, previa coloración por Weigert-Pal, una formación de substancia blanca concentrada, casi exclusivamente por delante y debajo del tubérculo distal, es decir, en la frontera del proximal (fig. 460, *f*).

Aunque en esta formación fibrilar se entremezclan y confunden tubos de varias procedencias, es dable, sin embargo, distinguir dos planos de conductores: *plano externo*, formado por fibras delgadas ó de mediano espesor; *plano interno*, compuesto de tubos comunmente robustos. También en los preparados de Weigert (fig. 455, *b*, *c*) se reconocen perfectamente estos dos planos, entre los cuales hay algunos haces intermedios.

Los *tubos del plano externo* ó superficial nos parecen, en su mayoría, ramas superiores de bifurcación de conductores del lemnisco. Algunas de ellas cruzarían el rafe y acabarían en la corteza del opuesto lado. En el gato y conejo es imposible ver, dada la enorme longitud de tales fibras, cómo se terminan en las distintas capas de la corteza; pero en el ratón recién nacido, nos hemos persuadido de que se arborizan complicadamente en las zonas segunda, tercera y cuarta, poniéndose en contacto con los elementos que las pueblan. Vistas en el ratón de pocos días, tales arborizaciones parecen rudimentarias (fig. 456, *g*) y pobres en ramillas; pero es de suponer que si pudieran teñirse con el cromato de plata en el gato y conejo de quince á veinte días, el plexo terminal se presentaría mucho más complicado.

En su camino horizontal los tubos acústicos emiten colaterales ascendentes y descendentes. Estas últimas, como se aprecia en la fig. 454, *s*, se arborizan en la substancia gris central, en donde también hemos visto penetrar ramas acústicas terminales (fig. 451, *g*).

Los *tubos gruesos ó del plano interno* son en su inmensa mayoría, ó axones de las células de las capas tercera y cuarta (y también de la segunda) ó cilindros-ejes ascendentes de la substancia gris central. Ya hemos dicho que se les agregan también algunas fibras acústicas inferiores.

Atendiendo á su origen, estos conductores pueden dividirse en dos especies: homolaterales, ó sea nacidos en las células de su lado, y comisurales ó contralaterales, es decir, brotados en los corpúsculos del opuesto. Estas últimas fibras engendran la gran comisura del tubérculo cuadrigémino posterior (fig. 455, *c* y 454, *R*).

Directos ó cruzados, todos estos conductores marchan en definitiva hacia abajo, costeando por dentro la substancia gris central; emiten en su camino algunas colaterales descendentes ya vistas por mi hermano y repartidas en dicha substancia gris, así como colaterales ascendentes é intersticiales arborizadas en la zona que estudiamos y en el espesor de la tercera; bordean luego exteriormente el lado profundo del núcleo del tubérculo distal é interiormente la raíz descendente del masticador, y ganan, finalmente, la substancia reticular de la calota (plano inferior de

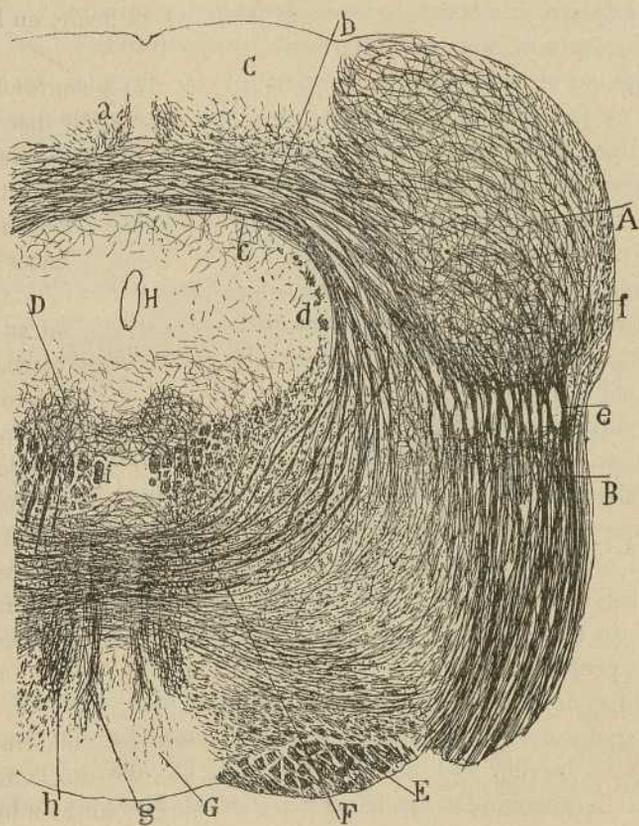


Fig. 455.—Corte frontal algo oblicuo del tubérculo cuadrigémino posterior y región de la calota.—A, núcleo del tubérculo distal; B, lemnisco externo; C, borde posterior del tubérculo cuadrigémino proximal visible por la oblicuidad del corte; D, borde posterior del tubérculo distal; E, borde posterior de la calota; F, vía optico-acústica descendente ó refleja; G, borde posterior de la calota; H, borde posterior de la calota; I, borde posterior de la calota.

los tubérculos cuadrigéminos). donde siguen dos caminos: las unas fragmentadas en hacecillos laxos, permanecen en la porción homolateral de dicha substancia reticular por fuera del núcleo rojo, constituyendo verosímilmente una vía directa descendente acustico-refleja; las otras, mucho más abundantes, continúan su curso arciforme, cruzan transversalmente el plano anterior de la substancia reticular gris de la calota, pasando no lejos del ganglio interpeduncular, se entrecruzan en la línea media, aná-

logamente á la vía optico-refleja llegada del tubérculo distal, y generan, en fin, en la substancia reticular del opuesto lado la vía descendente acustico-refleja contralateral.

La marcha de las vías acustico-reflejas que acabamos de describir, aparece bastante claramente en los cortes frontales del tubérculo distal (fig. 457, I) del ratón de pocos días (método de Golgi). También en las secciones de igual orientación, pero coloreadas por el método de Weigert (fig. 455, F), es dable reconocer el curso descrito, comprobándose que la vía óptica y la acústica descendente representan en realidad una formación continua, sin otra diferencia, por lo que toca á las fibras entrecruzadas en el rafe, que la mayoría de las llegadas del tubérculo proximal (y formadoras de la *fontaine-artige Kreuzung* de Meynert), pasan la línea media por un plano horizontal más alto que las procedentes del tubérculo distal. En ningún caso nos ha sido dable confirmar el aserto de Held, quien hace llegar al lemnisco muchos conductores de la vía acustico-refleja (fig. 457, D, y 454, E).

5.^a *Capa de la substancia gris central.*—Entre el acueducto de Silvio y la zona celulo-fibrilar, obsérvase una ancha faja gris concéntrica al tubérculo y continuada inferiormente con los focos vecinos del fascículo longitudinal posterior.

En su porción superolateral, única región que por ahora nos proponemos estudiar, esta substancia gris aparece dividida en los preparados de Nissl en dos subzonas, *subzona externa*, compuesta de neuronas de 12 á 14 μ (conejo), fusiformes ó triangulares, dispuestas en faja apretada, soldada al nivel del rafe y mediante un conglomerado celular menos rico, con la substancia homóloga contralateral; *subzona interna*, que consta de elementos más pálidos y menudos y casi enteramente desprovistos de cromatina protoplásmica.

Las células de la *subzona externa* muéstranse bien coloreadas en nuestros preparados del ratón, gato y perro, y afectan, de preferencia, según se aprecia en las fig. 454, r, K, y fig. 457, D; una forma en huso ó triangular. A menudo las dendritas marchan en dirección radial, siendo ascendentes unas y descendentes otras; pero existen bajo este aspecto grandes variantes.

En cuanto al axon, dirígese hacia arriba ó á los lados, según la posición de la célula de origen, traza á menudo una gran revuelta, de donde brotan dos ó más colaterales arborizadas en la substancia gris central, y asaltando, por último, la zona fibrilar superpuesta, se continúa con una fibra acustico-refleja. Esta continuación se verifica á menudo, según se ve en la fig. 454, r, por bifurcación en rama interna y externa.

Las células de la *subzona interna* ó periependimal abundan menos, y son más difíciles de teñir. De talla más pequeñas que las precedentes y de figura fusiforme, ovoidea triangular ó poligonal, exhiben dendritas di-

vergentes finas y un axon delicado, de cuyo trayecto inicial brotan varias colaterales flexuosas. El final de estos axones no se muestra claramente en nuestros preparados.

La capa gris central posee un plexo nervioso de gran complicación. Hasta ahora los factores de este plexo, cuyo origen nos consta, son: 1.º Colaterales y terminales descendentes de las ramas superiores del lemnisco externo (fig. 454, s); 2.º, colaterales de los axones de la vía acústico-refleja vecina; 3.º, colaterales de los axones brotados de células autótonas; y 4.º, colaterales de la vía longitudinal periependimal (véase más adelante). Semejante plexo nervioso no se interrumpe en rafe; sus

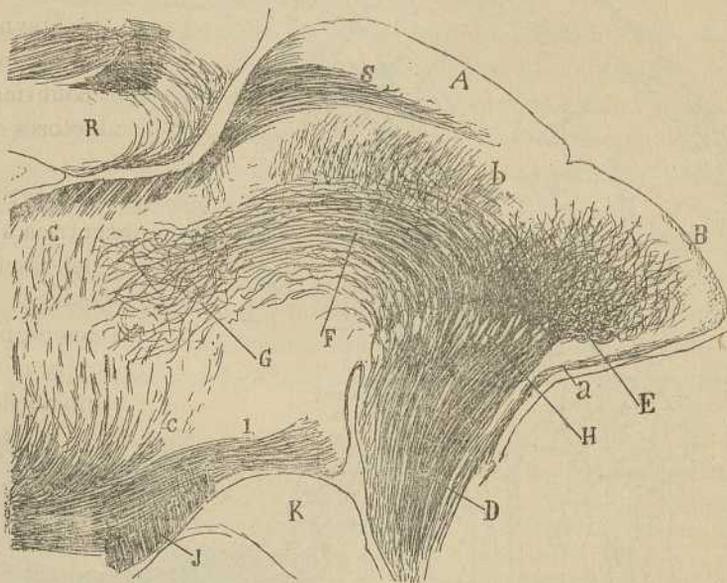


Fig. 456. — Corte sagital lateral del cerebro medio del ratón recién nacido. Método de Golgi. — A, tubérculo cuadrigémimo anterior; B, tubérculo cuadrigémimo posterior; C, cuerpo geniculado externo; D, lemnisco externo; E, plexo del núcleo del tubérculo distal; F, vía acústica central; G, cuerpo geniculado interno; J, tracto óptico; I, pedúnculo cerebral; K, punta esfenoidal del cerebro.

fibras pasan de un lado á otro; lo mismo ocurre con las dendritas; de donde resulta que existe positivamente una comisura anterior de colaterales nerviosas, así como otra (ésta menos acentuada) de expansiones protoplásmicas.

La *subzona interna* de la substancia gris central está cruzada, además, en sentido axial por una vía nerviosa longitudinal de gran amplitud, que sube hasta el cerebro intermediario. De ella trataremos más adelante con el nombre de *vía longitudinal periependimal*.

Terminaciones de la vía acústica ó lemnisco externo. — Aunque hemos dicho ya algo en la pág. 159, t. I, acerca del modo de terminarse las

fibras de esta corriente acústica ascendente, vamos á añadir aquí algunos detalles más, debidos á recientes investigaciones (1) ejecutadas en los pequeños mamíferos.

Según expusimos más atrás, Held (2) es de opinión que el lemnisco externo se termina en ambos tubérculos cuadrigéminos, singularmente en el núcleo del distal, á favor de arborizaciones libres en contacto con células acustico-reflejas. Las fibras acústicas consagradas al tubérculo dis-

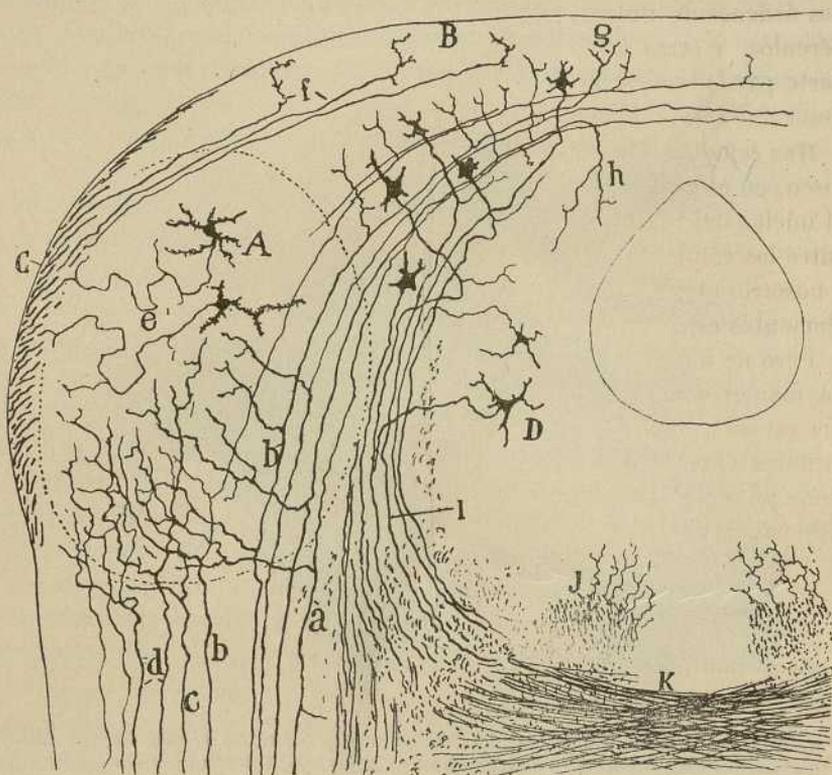


Fig. 457.—Corte frontal semiesquemático del tubérculo cuadrigémimo distal del rón de pocos días.—A, núcleo de este tubérculo; B, corteza superior del mismo; C, *brachium conjunctivum*; D, substancia gris central; K, cruce del pedúnculo cerebeloso superior; a, b, c, fibras acústicas ó del lemnisco externo.

tal, se conducirían de tres maneras: unas se arborizan en el citado tubérculo; otras, escasas en número, pasan por encima del acueducto para ramificarse en el opuesto lado; en fin, algunas, sin establecer conexión ni

(1) S. Ramón Cajal: Estructura del tubérculo cuadrigémimo posterior. *Trabajos del Laboratorio de investigaciones biológicas*, tomo I, ó VI de la *Revista trimestral*, 1902. Véase también: *Deutsche medic. Wochensch.*, 17 abril, 1902.

(2) H. Held: Das centrale Gehörleitung. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1893.

con el *nates* ni con el *testes*, constituirían una vía acústica central prolongada hasta el cerebro. Esta vía, que ingresaría en el *brachium conjunctivum* no ha sido confirmada por Kölliker, que la califica de poco probable; en cambio, este sabio ha observado las arborizaciones libres que el lemnisco forma en ambos tubérculos, y singularmente en el núcleo del distal.

Nuestras observaciones prueban que, en efecto, existen en el lemnisco dos órdenes de fibras ascendentes: unas *reflejas*, consagradas á los tubérculos, y otras *centrales*, que marchan más allá, terminándose en gran parte por lo menos, no en el cerebro, como quiere Held, sino en el espesor del cuerpo geniculado interno (fig. 456, F).

Haz reflejo.—Constituye el principal contingente de las fibras del lemnisco, en el cual ocupa el plano posterior. Estas fibras, llegadas que son al núcleo del tubérculo distal, se dispersan ramificándose prolijamente entre las células de éste, según descubrió Held y confirmamos Kölliker y nosotros (1). En los huecos que dejan tales arborizaciones, residen los elementos estrellados descritos anteriormente.

Pero no todas las fibras se comportan del mismo modo ni de tan sencilla manera como dibujan Held y Kölliker. Muchos tubos se bifurcan, y sus ramas se distribuyen por territorios bastante apartados. He aquí las principales categorías de conductores, que desde el punto de vista de sus conexiones, se reconocen en nuestros preparados del ratón y conejo recién nacidos.

1.º *Fibras exclusivamente destinadas al núcleo del tubérculo posterior.*

—Estos conductores, una vez arribados al foco, se bifurcan y engendran ramas ascendentes, que suben serpenteando á lo largo del mismo, dentro de cuyo territorio se arborizan muy complicadamente, poniéndose en conexión con numerosas neuronas y engendrando nidos laxos pericelulares (fig. 457, d, y 558, A). Tales son los conductores especialmente estudiados por Held y Kölliker.

2.º *Fibras bifurcadas cuyas ramas acaban, la una en el núcleo del tubérculo y la otra en la corteza del mismo.*—En la fig. 457, a, b, mostramos algunos de tales conductores que son sin duda los más abundantes del contingente consignado al tubérculo distal. Repárese que la rama destinada al citado núcleo, es unas veces más gruesa y otras más delgada que la horizontal ó superior, la cual gana el plano de las fibras nerviosas de la corteza del tubérculo, y se termina, á distancias variables, ramificándose, entre las neuronas corticales superficiales, medias y profundas.

La mayoría de las ramas horizontales ó superiores, brota del tallo por dentro y debajo del núcleo del tubérculo distal (fig. 457, a); otras, empero, nacen en el interior mismo de éste, representando la continuación del tubo generador (b); las hay, en fin, aunque escasas, que cruzan la por-

(1) S. R. Cajal: Textura del sistema nervioso del hombre y vertebrados, vol. II, fasc. 1.

ción externa del núcleo, ocupando después en la corteza superior del tubérculo una posición más superficial. En fin, la rama destinada á arborizarse en el núcleo de este centro, puede ser doble y hasta triple, constituyendo la terminación principal de la fibra acústica (fig. 457, *b*).

El conjunto de las arborizaciones de todas las ramas superiores ú horizontales, engendra en la región supra-acueductal de la corteza un plexo tupido, conexionado con las células aquí residentes. En el gato de pocos días, este plexo nervioso, formado en gran parte por fibras ascendentes y flexuosas, alcanza inusitada riqueza y complicación, constituyendo así

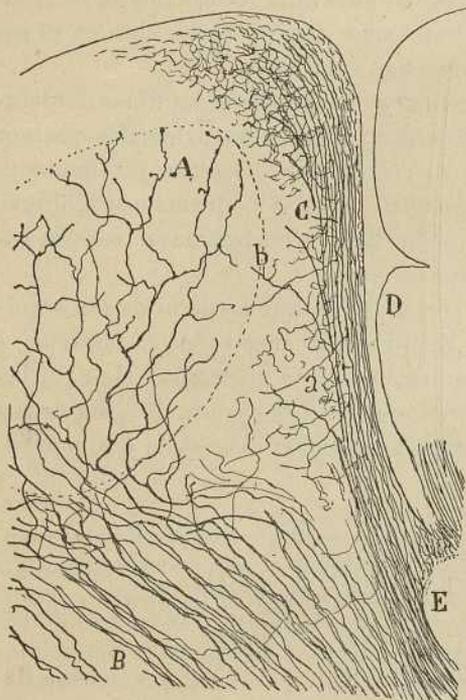


Fig. 458. — Corte sagital del tubérculo cuadrigémino posterior del ratón de cuatro días. — A, núcleo del tubérculo distal; B, lemnisco externo; C, capa fibrilar descendente de la cara posterior del tubérculo; D, cerebelo.

tubérculo proximal, entre las cuales se ramifica, sin que hayamos sorprendido su fin. La rama posterior se arboriza en el núcleo del tubérculo distal (fig. 459, *c*).

4.º *Fibras destinadas al tubérculo proximal exclusivamente.* — En los cortes sagitales de cerebro de ratón y conejo, se observan á veces fibras pertenecientes á los contingentes medios ó anteriores del lemnisco, las cuales ganan sin ramificarse, al parecer, el plano de tubos transversales del tubérculo anterior, en cuya corteza se pierden. De todos modos, tales conductores, descubiertos y figurados por Held, son bastante escasos, si de su cuantía hemos de juzgar por nuestros preparados (fig. 459, *e*).

¿Existe alguna corriente acústica para la capa blanca limitante del tu-

limbo ó faja, especialmente concentrada en la zona celular externa y media de la corteza del centro que estudiamos (fig. 457, *g*, y 451, I). Algunas fibras dan también colaterales y hasta terminales á la substancia gris central (fig. 457, *h*, y 451, *h*, *g*). Pero no faltan ramas que cruzan la línea media, como ya notó Held, invadiendo quizá á la corteza del opuesto lado. De todos modos, la enorme longitud de estos conductores decusados, no consiente averiguar su paradero.

3.º *Fibras para ambos tubérculos cuadrigéminos.* — En los cortes transversales aparecen á menudo fibras que, antes de penetrar en el núcleo del tubérculo distal, ó una vez en él, emiten una robusta rama que marcha hacia adelante y arriba. En los cortes sagitales se comprueba esta división y se advierte que la rama anterior se pierde en el plano profundo ó de fibras horizontales del

bérculo distal? En la fig. 458, C, hemos representado un plano tangencial de fibras finas que desde lo alto del tubérculo pueden seguirse hasta el cabo inferior del lemnisco. Algunos de tales conductores nos han parecido, por el modo de emergencia de las colaterales, de curso descendente; acaso provengan de las células de la corteza lateral. Otras fibras que siguen un curso ascendente podrían ser acústicas. De todos modos, este punto se nos presenta todavía muy obscuro y exige nuevas pesquisas.

Vía acústica central.—Con este nombre designamos cuantas fibras del lemnisco emiten en su curso alguna rama prolongada hasta el cuerpo geniculado interno, siquiera la distribución principal de las mismas sea la corteza ó núcleo de ambos tubérculos cuadrigéminos.

En general, se compone esta corriente del tercio ó más de los tubos del lemnisco y singularmente de los haces más anteriores, es decir, de aquellos que, según mostramos en la fig. 459, *g, f*, y 456, F, pasan formando arcos plexiformes en la vecindad del surco ó pliegue preprotuberancial. No obstante, participan también en su constitución algunas ramas nacidas del contingente principal ó posterior del lemnisco.

La existencia de una vía acústica central ha sido admitida por todos los autores, y singularmente por Held, quien no da de ella ningún detalle objetivo, por el cual quepa presumir que haya seguido individualmente sus fibras.

Preparaciones afortunadas ejecutadas recientemente en el encéfalo del ratón y conejo de pocos días, y en las cuales cabe seguir las fibras en cortes sagitales y muy laterales desde el lemnisco hasta el cuerpo geniculado interno, revelan dos detalles de cierta importancia: 1.º, que la citada vía central cesa en gran parte, si no en totalidad, en el cuerpo geniculado interno; 2.º, que en su curso á través del cerebro medio, emite á menudo colaterales para los tubérculos cuadrigéminos.

Atendiendo á las diversas conexiones de los conductores provistos de rama central, los distinguiremos en las siguientes categorías:

1.ª *Fibras directas, es decir, no ramificadas en los tubérculos cuadrigéminos* (fig. 459, *g*).—Tales conductores, que si hubiéramos de prestar fé á las aserciones de Held debieran ser numerosas, son, por el contrario, escasos, y aun pudiera ocurrir que las pocas fibras de este género sorprendidas en nuestros preparados, posean colaterales reflejas no teñidas por accidente.

2.ª *Fibras reflejo-centrales, esto es, bifurcadas debajo del tubérculo cuadrigémino distal, y de cuyas dos ramas, la posterior ó ascendente, se termina en el núcleo de este foco, mientras que la anterior, de dirección dorso-ventral, marcha hasta el tálamo óptico* (fig. 459, *b*).—Este contingente es bastante cuantioso y está representado por los haces intermedios del lemnisco. En ocasiones, la rama destinada al tubérculo posterior es gruesa, viniendo á constituir la continuación del tallo; el caso contrario es raro. También ocurre alguna vez que el citado núcleo reciba dos ramas en vez de una.

3.^a *Fibras centrales cuyo tallo de origen emite una rama para el núcleo del tubérculo distal y otra que, haciéndose horizontal é interna y corriendo por debajo de dicho foco, se entremezcla con las fibras destinadas á la corteza del mismo.* — Tales fibras nos han parecido escasas, aunque pudieran ser más numerosas de lo que en nuestras preparaciones se observa, por la imposibilidad de seguir en un solo corte sagital ó transversal las referidas tres ramas terminales (fig. 459, d).

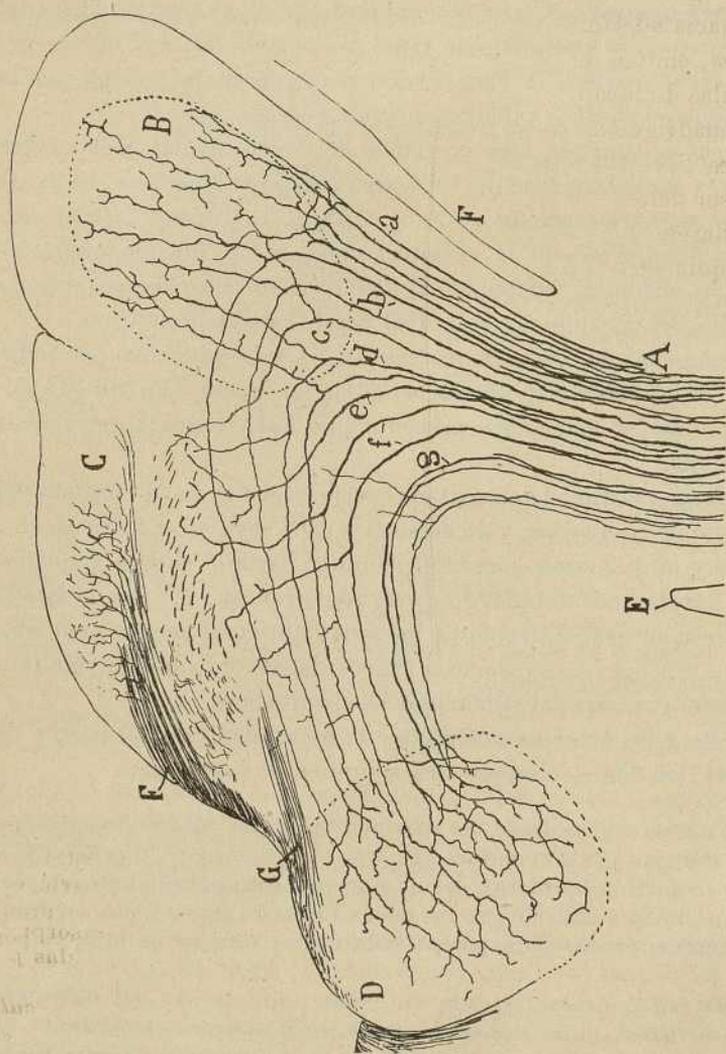


Fig. 459. — Corte sagital lateral, semisquemático (ratón), del lemnisco y sus terminaciones superiores. A, lemnisco externo; B, núcleo del tubérculo distal; C, tubérculo cuadrigémino proximal; D, cuerpo geniculado interno; E, pliegue protuberancial; F, fibras ópticas.

4.^a *Fibras centrales bifurcadas cuya rama superior penetra y se ramifica en la corteza del tubérculo cuadrigémino proximal.* — Ya Held mencionó y figuró fibras acústicas destinadas al tubérculo proximal ó visual, pero, en realidad, no se trata aquí, al menos en la mayor parte de los casos, como creyó este autor, de conductores exclusivamente reflejos, sino

de tubos mixtos reflejo-centrales, conforme se observa en la fig. 459, f). En esta misma figura se aprecia, además, que la rama refleja ó ascendente sobrepasa en espesor á la rama central, que parece una colateral del tallo. A veces, estos tallos suministran, en lugar de una, dos ó más ramas distribuidas en el tubérculo proximal.

Curso ulterior y terminación de la vía central.—El conjunto de todas las ramas largas ó anteriores, sean colaterales ó terminales del lemnisco, diríjense hacia adelante, colocándose en la parte profunda del *brachium conjunctivum*, emiten de vez en cuando colaterales cortas arborizadas entre las células de la substancia reticular entremezclada á esta parte del tubérculo cuadrigémino anterior, y finalmente, se terminan mediante arborizaciones libres, amplias, difusas, de gran extensión y complicación en el espesor del cuerpo geniculado interno. Al tratar más adelante de este foco, daremos detalles de las arborizaciones terminales y de las neuronas con quienes se enlazan.

CAPÍTULO XXIII

TUBÉRCULO CUADRIGÉMINO ANTERIOR

Capas de este foco.—Terminación de las fibras ópticas.—Vías optico-reflejas.

El *tubérculo cuadrigémino anterior* donde, según sospecharon Meynert y Gudden, y han confirmado los neurólogos modernos, se termina un regular contingente de fibras del nervio óptico, constituyen un ganglio mucho más complicado que el foco distal de igual nombre. Su corteza gris alcanza también más extensión y espesor, y sus estratificaciones aparecen muy acusadas, exhibiendo células de muy diversa morfología.

Un hecho singular, bien conocido, es que el citado foco tiene mayor importancia en los vertebrados inferiores que en el hombre, en que aparece con señales de atrofia y degradación estructural. Un tal retroceso salta á la vista comparando la descripción que los autores consagran al tubérculo proximal de los mamíferos, con la que modernos neurólogos dedican al lóbulo óptico ó tubérculo cuadrigémino anterior de las aves y reptiles (1). El fenómeno es fácilmente comprensible. En los vertebrados inferiores, el lóbulo óptico desempeña dos cometidos importantes: servir de estación á las corrientes optico-reflejas y provocar la percepción visual. Por adaptación á este doble papel, dicho lóbulo alcanza una complicación estructural, que acaso no tiene par en ningún otro foco nervioso. En los mamíferos, donde la función de la percepción visual ha emigrado á un centro más alto, al lóbulo occipital del cerebro, compréndese fácilmente que dicho tubérculo proximal haya sufrido reducciones estructurales, toda vez que su misión queda limitada á oficios meramente reflejos, es decir, á la coordinación automática de los movimientos pupilares, de acomodación y de convergencia.

(1) Sin embargo, en las aves, según parece demostrar las experiencias fisiológicas de Munk y Steiner, la emigración de la función perceptiva se habría realizado ya, localizándose, como en los mamíferos, en la cara externa de la vesícula cerebral anterior.

CAPAS DEL TUBÉRCULO CUADRIGÉMINO ANTERIOR

Los estratos de células de la corteza del tubérculo cuadrigémino anterior, han sido estudiados detalladamente por Tartuferi (1), mi hermano (2), nosotros (3), Held (4) y Kölliker (5).

Tartuferi reconoce las siguientes zonas : 1.^a, *estrato zonal* ; 2.^a, *zona cinerea* ; 3.^a, *zona blanco-cinerea externa* ; 4.^a, *zona blanco-cinerea profunda*. Estas capas están bastante bien delineadas, pero las designaciones que

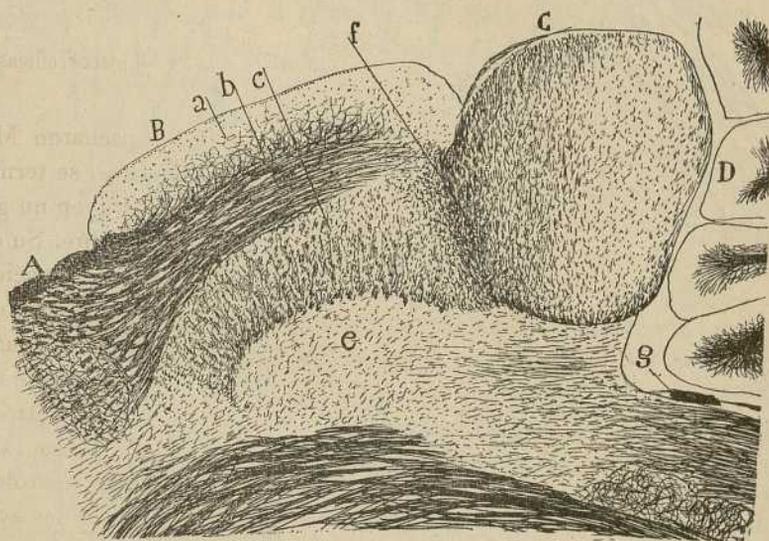


Fig. 460. — Corte sagital algo lateral de ambos tubérculos cuadrigéminos del *cavia cobaya*.—A, porción posterior del cuerpo geniculado externo y vía óptica ; B, nates ; C, testes ; D, cerebelo ; a, corteza gris superficial del tubérculo anterior ; b, zona de las fibras ópticas ; c, zona de las fibras transversales ; e, substancia gris central ; f, fibras comisurales del tubérculo cuadrigémino posterior ; g, cruce del patético.

llevan pueden sustituirse ventajosamente por otras que expresen algún rasgo estructural ó fisiológico de las mismas. Nosotros preferimos la siguiente nomenclatura :

1.^a *Zona marginal ó de las células horizontales* ; 2.^a, *zona de los corpús-*

(1) *Tartuferi*: Sull Anatomia minuta delle eminenze bigemine anteriori dell'uomo. Milano 1885.

(2) *Pedro Ramón*: Investigaciones en los centros ópticos de los vertebrados. Tesis, 1890.

(3) *S. R. Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc., 1895.

(4) *Held*: Die centrale Gehörtheilung. *Arch. f. mikros. Anat.* 1893.

(5) *Kölliker*: (Loc. cit.).

culus fusiformes verticales; 3.^a, zona de las fibras ópticas ó antero-posteriores; 4.^a, zona ganglionar (capa del nervio óptico de Schwalbe) ó de las fibras horizontales; 5.^a, zona de la substancia gris central.

1.^a Zona de las células horizontales.—Esta capa comprende hacia la superficie: un limbo delgado de fibras finas tangenciales, la mayoría

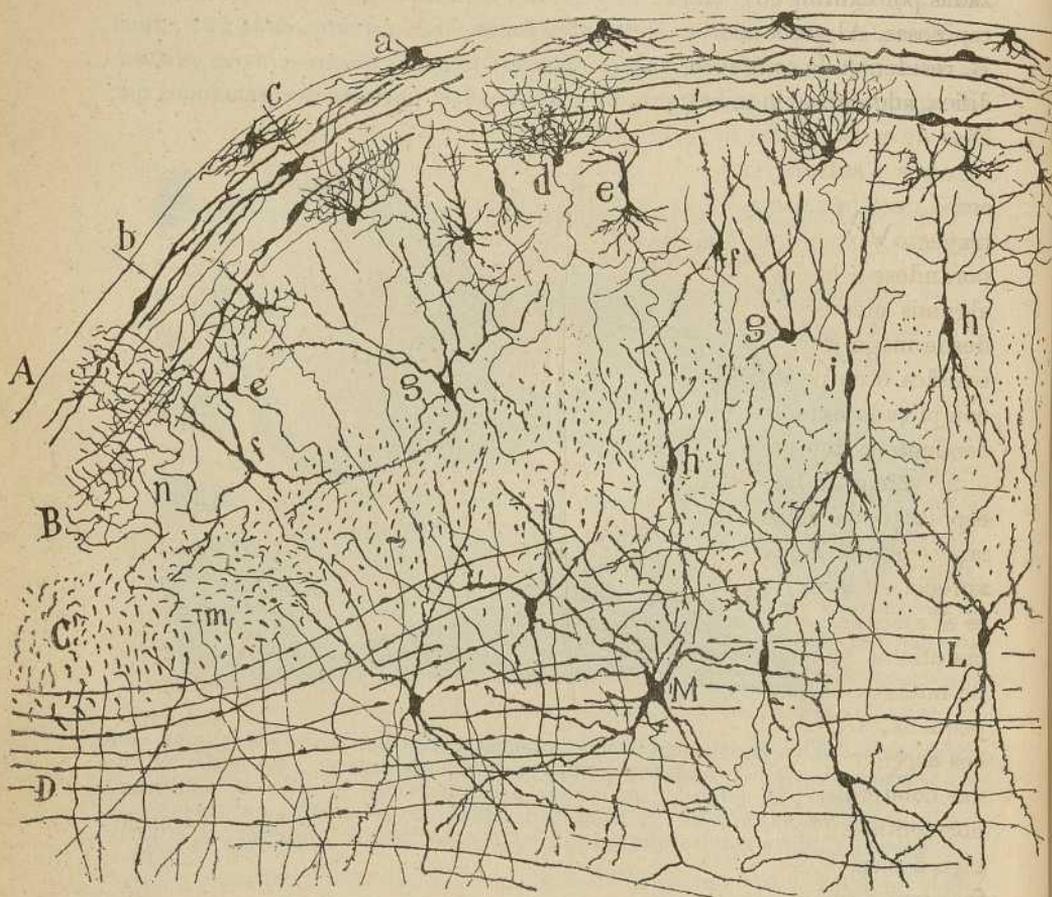


Fig. 461.—Corte transversal del tubérculo cuadrigémino anterior del conejo de ocho días.—A, superficie junto á la línea media; B, capa gris superficial (*capa cinerea* de Tartuferi); C, capa de fibras ópticas; D, capa de fibras transversales ó *blanca cinerea profunda* de Tartuferi; *a*, células marginales; *b*, células fusiformes horizontales; *c*, célula de esta especie que mostraba bien el cilindro-eje; *d*, células pequeñas de penacho complicado; *e*, células fusiformes verticales; *f*, *g*, *h*, diferentes tipos celulares de la capa gris; *j*, *h*, tipos celulares fusiformes de la capa óptica; M, L, células de la capa de fibras transversales; *m*, colateral descendente que iba á la substancia gris central; *n*, arborización terminal óptica.

ameduladas (fig. 462), cuyo origen no hemos podido determinar; y una formación celular estrecha, mal limitada del estrato subsiguiente.

Entre las células, casi todas de pequeño ó mediano tamaño, reconocense los siguientes tipos: *a*) Corpúsculo marginal pequeño, situado cer-

ca del limbo de fibrillas tangenciales y provisto de un soma ovoide o mitral, estirado hacia afuera en cortas y enredadas dendritas y de un axon finísimo descendente, cuyo curso complicado impide su persecución (figura 461, *a*). *b*) Células horizontales fusiformes ó triangulares, de tamaño mayor que las precedentes, por debajo de las cuales residen (*b*), y caracterizadas por exhibir dos ó más robustas y larguísimas dendritas horizontales y espinosas. Algunos elementos de este género, según se veía en la fig. 462, B, residen en la capa subsiguiente, donde á veces la figura en huso se modifica, adoptando la triangular y aun la estrellada. El axon marcha en muchas de estas células horizontal, caminando por pisos diversos de la zona segunda y substrayéndose al examen. Sin embargo, en algunas células acaso de esta misma especie, se reconoce fácilmente que, después de un trayecto variable, dicha expansión se convierte en descendente, incorporándose á la capa de las fibras nerviosas transversales (fig. 462, C). En algunos elementos triangulares ó poligonales, este descenso se efectúa desde luego (fig. 462, A, D). *c*) Elementos de pequeña talla, de forma ovoidea ó en pera, cuyo tallo radial corto se descompone en un penacho complicado extendido por debajo de las fibras tangenciales. El axon descendente y fino gana la capa de las fibras transversales (fig. 461, *d*).

2.^a Zona de las células fusiformes verticales.—Esta capa mucho más espesa que la precedente, corresponde á la *zona cinerea* de Tartuferi y representa el lugar principal del reparto de las fibras ópticas. Según se aprecia en la fig. 461, *e, f*, los corpúsculos de este estrato, ofrecen, aparte el alargamiento vertical, y la presencia de un tallo radial dirigido hacia afuera, una morfología muy varia. Entre los tipos principales dignos de notarse, se encuentra : *a*) Un corpúsculo fusiforme de talla mediana ó pequeña, armado de dos brazos radiales acabados en penachos dendríticos ascendente y descendente, y de un axon que después de emitir algunas colaterales para la zona que estudiamos, marcha hasta la de las fibras horizontales (fig. 461, *e*). *b*) Robustas células fusiformes, que se parecen algo á ciertos corpúsculos gruesos del lóbulo óptico de los vertebrados inferiores, y que presentamos aislados fig. 463, tomada del cerebro medio del conejo de pocos días. Tales elementos, que suelen vivir en lo más profundo de esta capa, y aun en el espesor de la de fibras ópticas, poseen dos penachos de dendritas ascendente y descendente. Las ascendentes llegan hasta el confin superior de la zona segunda. El axon, desprovisto á menudo de colaterales, se pierde en la zona de las fibras transversales. *c*) Células más grandes, de tipo piramidal ó piriforme, provistas de tallo radial externo, ramificado en la zona segunda y primera, de algunas dendritas basales divergentes y de un axon que descendiendo y emitiendo alguna colateral, se pierde en la capa de las fibras transversales y arciformes (fig. 461, *f*). *d*) En fin, células de forma triangular y ovoidea, armadas de varias robustas dendritas radiales largas, de pocas ó

ningunas expansiones inferiores y de un axon largo de igual paradero. Semejantes elementos, de los cuales presentamos varios ejemplares en la fig. 464, A, yacen cerca de las fibras ópticas y se disponen á menudo horizontalmente, extendiendo largas prolongaciones tangenciales, de las que así como del soma, parten ramas lisas ascendentes, que se terminan ramificándose en lo alto de la capa segunda.

Capa de las fibras ópticas. — Además de los haces de tubos nerviosos antero-posteriores continuados con el *tractus* de que luego hablaremos, aloja este estrato una porción de corpúsculos nerviosos de axon largo pertenecientes á varios tipos, entre los cuales predominan : a) Un tipo fusiforme robusto, provisto de dos expansiones radiales terminadas á gran distancia y de un axon nacido, á menudo, de la dendrita ascendente ó

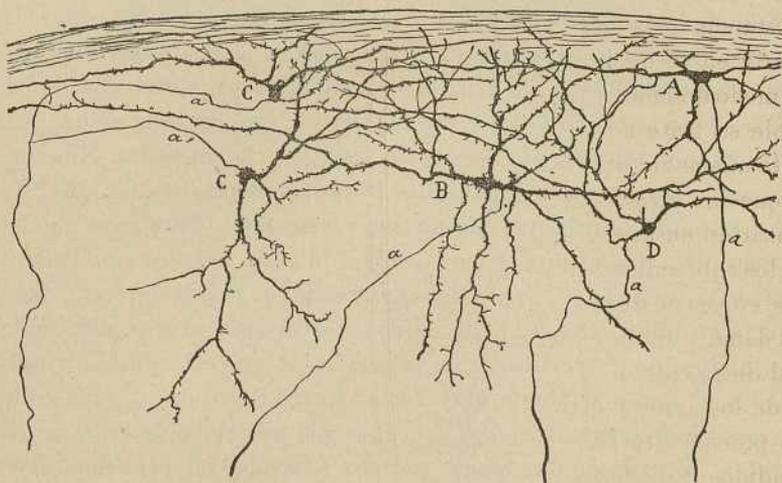


Fig. 462. — Capa segunda ó de las células horizontales del tubérculo cuadrigémino anterior del gato de pocos días.

del lado del soma (fig. 461, J), y prolongado hasta la zona de tubos horizontales ; este corpúsculo, cuyo cilindro eje describe á veces una curva inicial, corresponde verosímilmente al elemento de cayado nervioso, descubierto por nosotros en el lóbulo óptico de las aves ; b) célula triangular ó estrellada de mayor tamaño, cuyas dendritas descendentes, ascendentes y horizontales se dicotomizan varias veces, sin llegar las externas á las zonas superficiales, y cuyo axon robusto desciende hasta la zona subyacente, en la cual se continúa con una fibra horizontal.

3.^a Zona ganglionar ó de las fibras horizontales (fig. 461, D).—Consta esta zona, la más gruesa de todas las de la corteza del ganglio que estudiamos, de un gran número de células estrelladas gigantes y medianas, bien descritas por Tartuferi, entremezcladas de haces de substancia blanca dirigidas en sentido concéntrico. Las referidas células poseen :

largas y recias dendritas divergentes varias veces divididas, orladas de espinas y prolongadas las externas hasta la capa de fibras ópticas y más arriba; y un axon grueso que, por lo común, desciende cierto trecho para recodar después y marchar horizontalmente hacia afuera y prolongarse con una fibra medular de la zona que nos ocupa. En algunas células profundas el axon marcha derechamente hacia afuera; pero en las altas describe á veces un largo y accidentado trayecto vertical del cual emanan á menudo colaterales repartidas entre las células compañeras. En fin, un grupo considerable de axones

de esta clase marcha hacia adentro, siguiendo el plano de la zona cuarta, cruza la línea media por delante de la substancia gris central y se pierde en el opuesto lado de un modo desconocido. Es probable se trate aquí de fibras de la misma naturaleza y curso que las otras, pero que se cruzarían en la región dorsal de los tubérculos cuadrigéminos, en vez de decusarse, como las demás, en la región ventral de la calota. El conjunto de los axones de las células precedentes más los descendidos de las capas segunda, tercera y cuarta, forman un robusto sistema de haces horizontales y arciformes, que

se continúan al nivel del rafe con los del lado opuesto y por abajo y por fuera con la vía descendente óptico-refleja. Todas estas fibras emiten colaterales distribuídas en las pléyades celulares intersticiales, y otras, aunque escasas, que asaltan á la substancia gris central. Entre las susodichas fibras, figuran también tubos acústicos ascendentes ya señalados por Held, los cuales no pueden distinguirse bien de los conductores centrífugos ó axones nacidos en el tubérculo proximal.

Substancia gris central. — Así se llama todo el relleno de substancia gris fina, apretada, plexiforme que media entre la capa ganglionar supra-dicha y el acueducto de Silvio. Consta este anillo gris de infinidad de células estrelladas, fusiformes ó triangulares, de pequeña talla, las cuales ostentan varias dendritas divergentes y ramificadas dentro del territorio, y un axon finísimo, flexuoso, que después de variable recorrido y de emitir

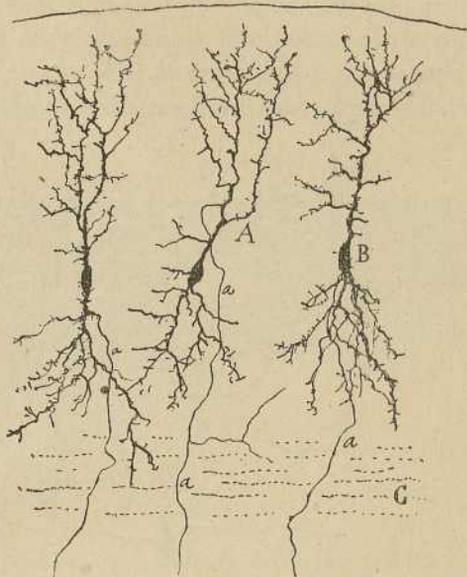


Fig. 463. — Células fusiformes grandes de la zona tercera. Corte frontal de la porción posterior del tubérculo proximal del conejo.

algunas colaterales para la zona en que yace la célula de origen, se remonta á menudo al plano de las fibras transversales para continuarse acaso con una fibra de la corriente refleja descendente.

En este tubérculo, como en el posterior, la zona gris central posee una importante vía longitudinal de fibras finas, de que más adelante hablaremos.

Vía óptica ó aferente del tubérculo cuadrigémino anterior. — Conforme haremos notar más adelante, una parte de la cinta óptica, después de cubrir el cuerpo geniculado externo, tuerce hacia atrás constituyendo

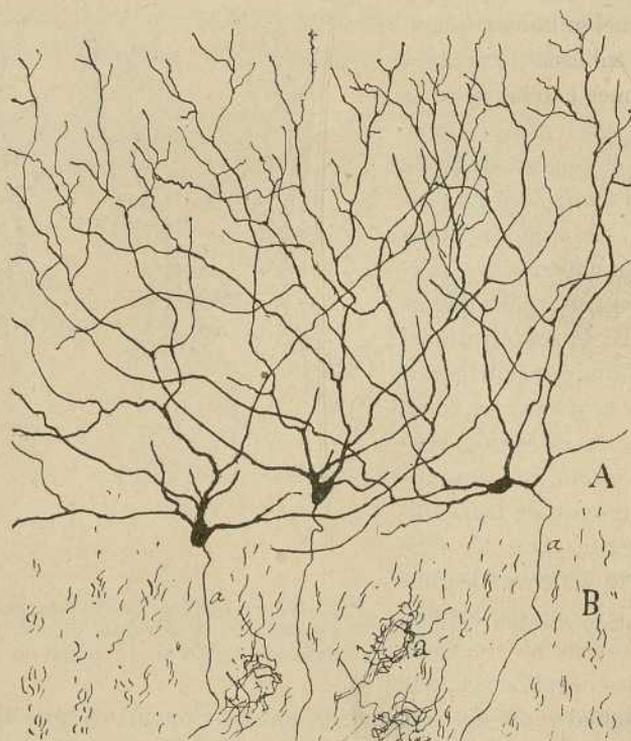


Fig. 464. — Células ganglionares situadas encima de la capa de las fibras ópticas.—
a, nidos nerviosos.

el *brachium conjunctivum* del *nates*, aborda después el lado externo y borde anterior de este tubérculo, donde se hace cada vez más profunda y constituye, en fin, la zona de las fibras ópticas ó antero-posteriores. A diferencia de los vertebrados inferiores, en donde las fibras ópticas suelen ser superficiales, los conductores ópticos de los mamíferos caminan todos á gran profundidad, subiendo á las capas grises donde deben extender sus ramificaciones finales.

Creen algunos autores que ciertas fibras delgadas, que cubren la su-

perficie misma del tubérculo cuadrigémino (*estrato zonal* ó fibras periféricas de Tartuferi), se continúan también con el *tractus* óptico; pero nuestras experiencias con el método de Marchi, así como las observaciones anatómicas directas, no autorizan semejante opinión. En efecto, cuando se examinan cortes transversales del tubérculo cuadrigémino anterior del conejo, gato ó conejillo de Indias, en los cuales se han producido por el método de Marchi degeneraciones en las fibras ópticas aferentes, no se hallan jamás gotas grasientas en dicho limbo superficial. Los rastros de fibras degeneradas figuran exclusivamente en la zona de los conductores ópticos, extendiéndose hasta la proximidad del rafe, punto donde suelen concentrarse en un grueso haz antero-posterior, sin que lleguen al tubérculo cuadrigémino posterior ni cuerpo geniculado interno, estaciones exclusivas de las fibras acústicas. La inmensa mayoría de

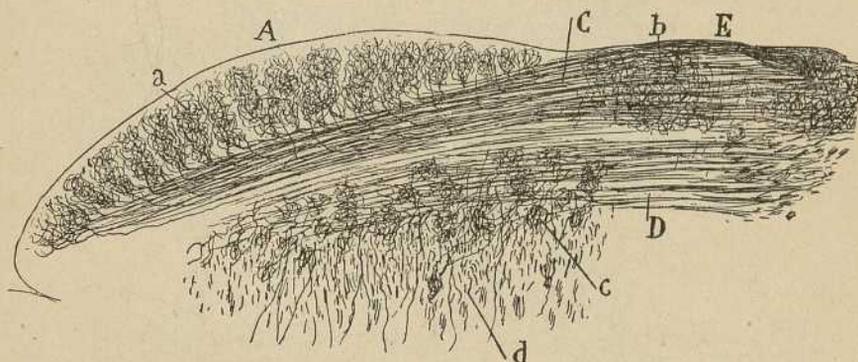


Fig. 465. — Conjunto de las fibras ópticas del tubérculo cuadrigémino anterior del ratón de veinticuatro días. Corte sagital.—A, corteza gris del *nates*; C, corriente superficial de tubos ópticos; D, corriente profunda; E, porción posterior del cuerpo geniculado externo; b, foco donde terminan colaterales ópticas; c, nidos nerviosos; d, fibras transversales del tubérculo.

estos conductores ópticos es cruzada, es decir, que se continúan con el fascículo contralateral del quiasma óptico. Resultados análogos á los nuestros han obtenido también con el mencionado método otros autores.

El método de Golgi aplicado en el ratón, conejo y gato, permite sorprender con absoluta claridad las arborizaciones finales de las fibras ópticas en el tubérculo cuadrigémino anterior. Para ello es preciso estudiar cortes sagitales bien impregnados. En estos cortes, por ejemplo, en el reproducido en la fig. 465, A, que copia una sección antero-posterior del tubérculo cuadrigémino anterior del ratón de veinticuatro días, obsérvase que existen, en realidad, dos planos ó corrientes de fibras ópticas: 1.º, la corriente superficial ó principal, destinada á la corteza ó sea á las zonas 2.^a y 3.^a del tubérculo; 2.º, la corriente profunda ó accesoria terminada en la zona misma de fibras ópticas, y en la subyacente de fibras

transversales (D). Por lo demás, ambas corrientes se reconocen también en los preparados de Weigert (fig. 460, *b*).

a) La corriente superficial comienza ya en la periferia del cuerpo geniculado externo, en cuyo segmento posterior abandona un gran número de colaterales dispuestas en plexos apretadísimos que rodean las células de ciertos focos escalonados, según una línea antero-posterior (fig. 465, E); dirígese luego hacia atrás, ocupando la mitad externa del plano de fibras ópticas del tubérculo, y acaba por arborizaciones libres en toda la zona cenicienta ó capa segunda y tercera. Esta arborización terminal, descubierta por nosotros (1) y confirmada, aunque de un modo imperfecto, por Kölliker (2), mostrámosla en las figs. 466 y 477. Nótese cómo la

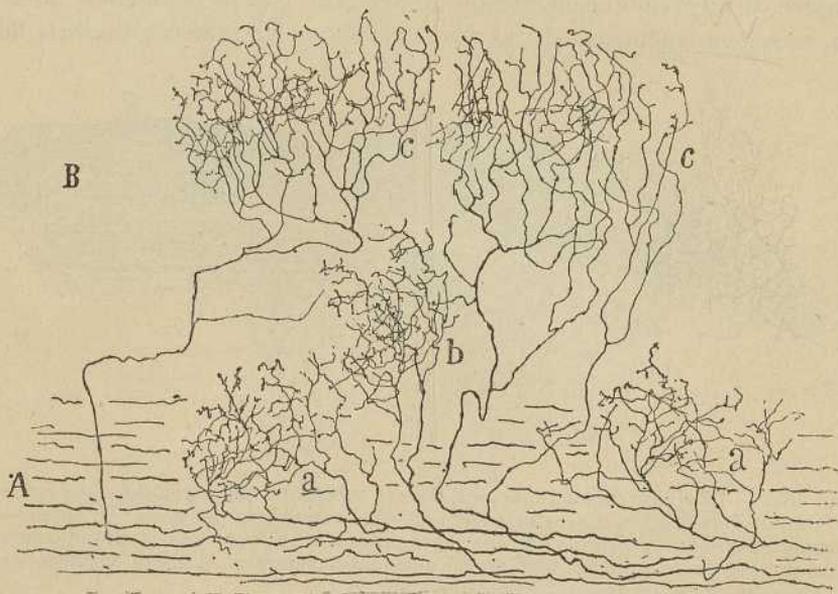


Fig. 466. — Corte antero-posterior del tubérculo cuadrigémimo anterior del gato de pocos días. — A, capa de las fibras ópticas; B, capa gris ó celular superficial; *a*, fibras ópticas arborizadas en el plano más profundo de la capa gris, en parte sobre la zona de fibras visuales; *b*, fibras ramificadas más afuera; *c*, fibras extensamente arborizadas, cuyas ramitas llegan casi á la superficie del tubérculo.

fibra, después de un largo recorrido antero-posterior, dóblase hacia arriba, marcha flexuosa ó trazando escalones por lo alto de la zona de fibras ópticas y aborda la capa gris superficial, donde se resuelve en una complicada, extensa y elegante arborización terminal libre, situada en torno de una pléyade de células medianas y pequeñas. Estas arborizaciones

(1) *S. R. Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, cerebelo, etc., 1895.

(2) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, 1896 (Véase la fig. 582, pág. 20 de dicha obra, donde se reconoce, comparando la descripción y figuras de este autor con las nuestras, que Kölliker sólo ha visto alguna rama suelta de la arborización total.

prólonganse á menudo verticalmente, llegando exteriormente hasta cerca del *estrato zonal*. No todas tienen, sin embargo, igual posición, ni se dilatan en el mismo perímetro ; bajo estos aspectos pueden dividirse en : *arborizaciones inferiores*, generalmente poco extensas, confinadas en el piso inferior de la corteza gris, y *arborizaciones superiores* mucho más extensas, verticalmente alargadas y dilatadas por los pisos medio y superior de dicho estrato. Bien se ve, al inspeccionar las figs. 466, c, y 467, A, que el número de corpúsculos nerviosos, á los cuales cada arborización lleva su influencia, es muy grande, mucho mayor que el caudal de neuronas conexonadas con una fibra del cuerpo geniculado externo ; circunstancia bien explicable, dada la significación meramente refleja que

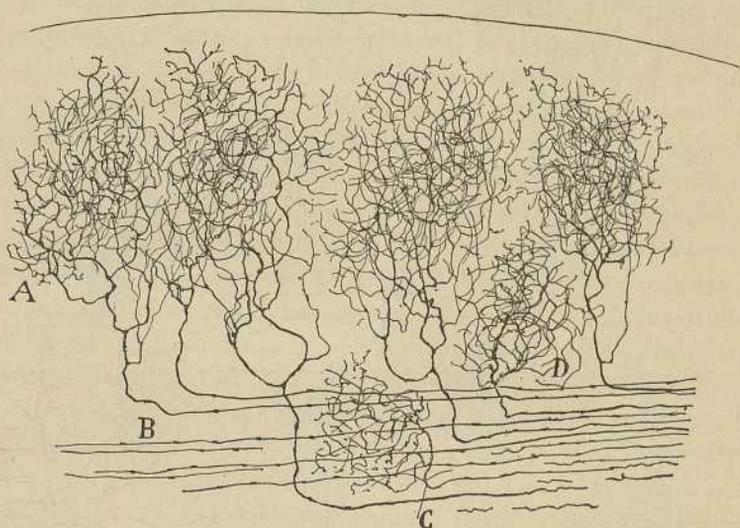


Fig. 467. — Arborizaciones terminales de las fibras ópticas en el tubérculo cuadrigémino anterior del ratón de veinticinco días. Corte sagital. — A, arborizaciones superficiales ; D, C, arborizaciones profundas.

poseen los conductores del tubérculo cuadrigémino, la cual no precisa una individualización tan perfecta de los cauces ópticos.

b) La *corriente profunda* es más pobre que la superficial y consta de hacecillos laxos algo apartados por pléyades de neuronas (fig. 465, D). Del curso antero-posterior de éstos nacen colaterales ascendentes terminadas en los intersticios de los haces, pero sobre todo colaterales profundas ó descendentes, las cuales proceden también, aunque menos veces, de la corriente superficial. Estas últimas colaterales son finas, largas, bajan á través de la zona de fibras ópticas y se ramifican entre las células de la zona gangliónica ó de fibras transversales (*estrato blanco ceniciento* de Tartuferi). Algunas descienden aún más, asaltando la substancia gris central,

donde se reparten. Las referidas colaterales descendentes, descubiertas por nosotros, están destinadas á llevar las excitaciones ópticas á las células profundas del tubérculo cuadrigémino, de las cuales procede principalmente, según es sabido, la vía descendente de este órgano, de que luego hablaremos.

En cuanto á la terminación de las fibras de la corriente profunda, se aprecia en la fig. 468, B, donde se ve que, llegados á distintas distancias de la zona tercera, se acodan y se resuelven en una elegante y apre-

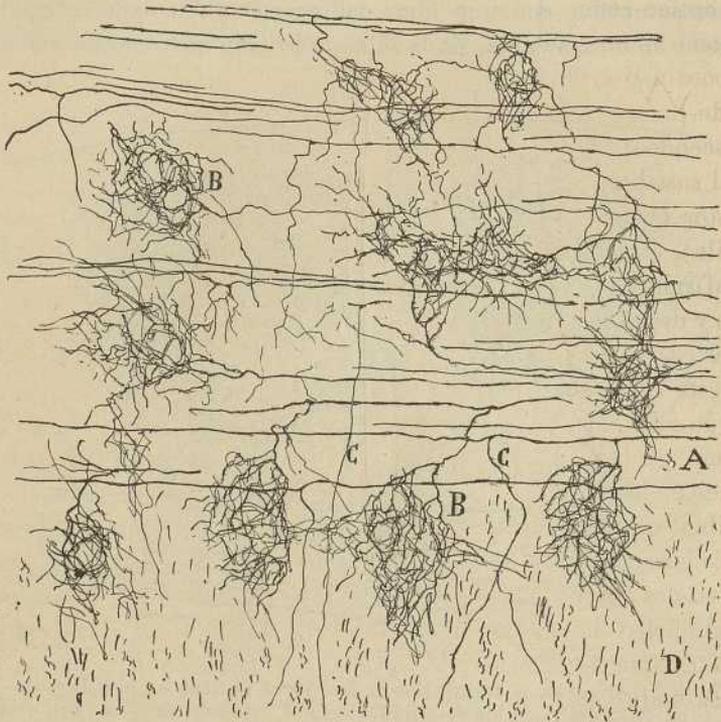


Fig. 468.—Plexos pericelulares formados por la corriente óptica profunda en la zona de fibras ópticas y subyacente. Corte sagital del cerebro medio del ratón de veinticuatro días. — A, tubos ópticos; B, nidos terminales; C, colaterales descendentes para la substancia gris central; D, capa de fibras transversales.

tadísima cesta terminal que rodea, ya el soma de un robusto elemento, ya, y esto es más frecuente, un grupo ó pléyade de neuronas muy próximas. Estas cestas interesantes yacen en el mismo plano de la corriente óptica que estudiamos; pero se encuentran más especialmente por debajo de ésta al nivel de las células más externas de la capa gangliónica ó de tubos transversales. En general, las fibras resueltas en los referidos nidos son terminales; pero alguna vez son punto de remate de colaterales robustas, y no es raro tampoco sorprender el ingreso en una cesta de

dos ó más fibras de diversa procedencia, ora colaterales, ora terminales.

Las fibras de la corriente profunda que acabamos de describir las consideramos ópticas, por llevar la misma dirección é impregnarse constantemente en las preparaciones coetáneamente con las de la corriente superficial. Sin embargo, su origen retiniano no lo consideramos probado. Seguidas hacia adelante, cabe sorprenderlas hasta el plano del foco posterior del tálamo, donde se pierden, sin que hayamos podido reconocer su reunión con la corriente óptica superficial. Este punto exige, pues, nuevas investigaciones.

Vía óptico-refleja ó descendente de tubérculo cuadrigémino anterior.

—Si como es creencia general, el tubérculo cuadrigémino anterior es el foco coordinador de los reflejos visuales, y singularmente del reflejo pupilar, de presumir es, discurrendo *a priori*, que dicho ganglio posea una vía descendente ó motriz, á favor de la cual la excitación luminosa arribada al susodicho foco pueda actuar inmediatamente sobre los núcleos del motor ocular común (que inerva también el músculo constrictor de la pupila), el patético y el motor ocular externo. Esta presunción racional confirmase por la observación directa. Las investigaciones de Edinger (1) y de mi hermano (2) en los vertebrados inferiores, y las de Held, nuestras (3) y de Pavlow (4) en los mamíferos han demostrado la existencia de este importante sistema de fibras reflejas, revelándonos los detalles de su origen, trayecto y conexiones. Nace esta vía de las células de la corteza gris del tubérculo cuadrigémino anterior, singularmente de los gruesos elementos estrellados de la zona 4.^a ó de las fibras horizontales, fibras que en realidad representan ya el trayecto inicial de la misma. Después corre hacia afuera, traza un arco de concavidad interna y se divide en dos corrientes, *cruzada y directa*. a) La *cruzada* pasa por debajo del núcleo del motor ocular común y fascículo longitudinal posterior y atraviesa la línea media, constituyendo una elegante decusación de fibras ondulantes, llamada *fontaineartige Kreuzung*, de Meynert, ó decusación en surtidor (fig. 469, F.). Una vez cruzadas, marchan estas fibras hacia afuera, se instalan, en parte en el espesor del núcleo rojo, en parte en un área situada por fuera de éste, y descienden después hasta la protuberancia, en donde se colocan por dentro del lemnisco lateral ó vía acústica central. En fin, las últimas fibras ganan el bulbo raquídeo, perdiéndose, no se sabe cómo, en el espesor de la substancia reticular gris. En todo este itinerario, y singularmente en su tra-

(1) *Edinger*: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Gehirns 1896.

(2) Véanse las varias Memorias de P. Ramón sobre el lóbulo óptico de batracios, aves, reptiles y peces, publicadas en la *Rev. trim. microgr.*, tomos I, II y III, y además, *El encéfalo de los reptiles*, etc., 1891.

(3) *S. Ramón Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc., 1895.

(4) *Pavlow*: *Journal de Neurologie*, 1899.

yecto inicial semicircular, dichas fibras emiten colaterales distribuídas por la substancia reticular de la calota : al nivel del núcleo rojo suministran también muchas ramificaciones para las células de éste ; en fin, á la altura de la decusación ventral de la calota emiten asimismo largas colaterales internas que participan verosímilmente en esta comisura (figura 471, D). Acaso, como quiere Held (1) y van Gehuchten, una parte de

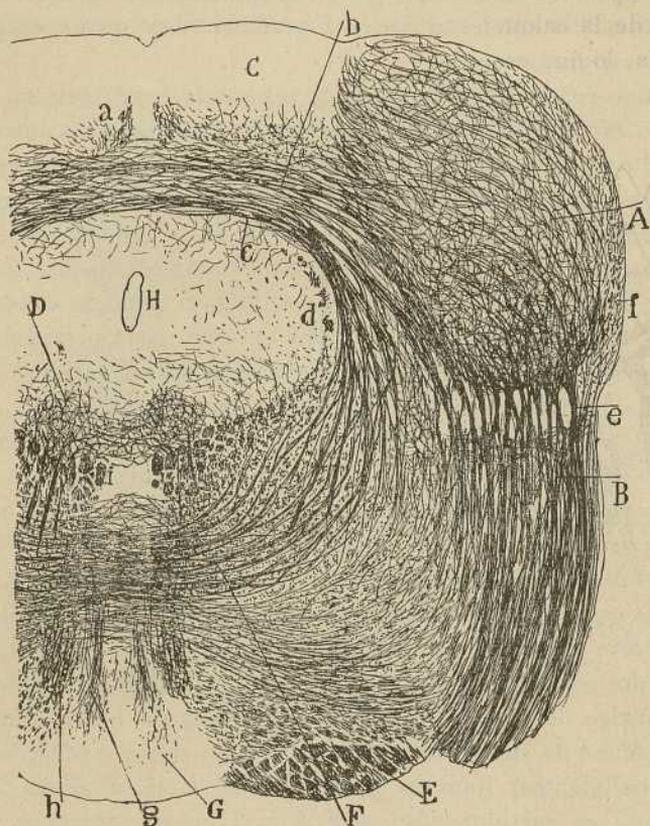


Fig. 469.—Corte frontal algo oblicuo del túbulo cuadrigémimo anterior del ratón. Método de Weigert-Pal.—A, núcleo del túbulo cuadrigémimo posterior visible aun en el corte merced á su oblicuidad; B, lemnisco externo; C, parte posterior de la corteza del *nates*; D, foco del motor ocular común; E, pedúnculo cerebral; F, vía optico-acústico-refleja descendente que se cruza debajo del fascículo longitudinal; G, ganglio interpeduncular; a, fibras ópticas; b y c, los dos planos de tubos nerviosos de la capa de fibras transversales del *nates*.

las fibras descendentes de la calota ingresan en el fascículo longitudinal posterior, cuyas colaterales se reparten, según veremos más adelante, en los núcleos motores del globo ocular.

La vía óptica descendente que acabamos de describir, nace en las cé-

(1) Held : *Loc. cit.*

lulas de la corteza del *nates* de su lado. Sin embargo, ya hemos consignado más atrás, al tratar de la capa de las fibras transversales de este foco, que una parte de los axones nacidos en la corteza del tubérculo cuadrigémino cruzaban el rafe por encima del acueducto de Silvio y substancia gris central, constituyendo una comisura robusta, semejante á la existente entre los tubérculos distales. Probable resulta que tales fibras, tempranamente decusadas, no participan en el cruzamiento de Meynert de la calota; de otra suerte, habría dos cruzamientos en una misma vía, lo que *a priori* resulta poco aceptable.

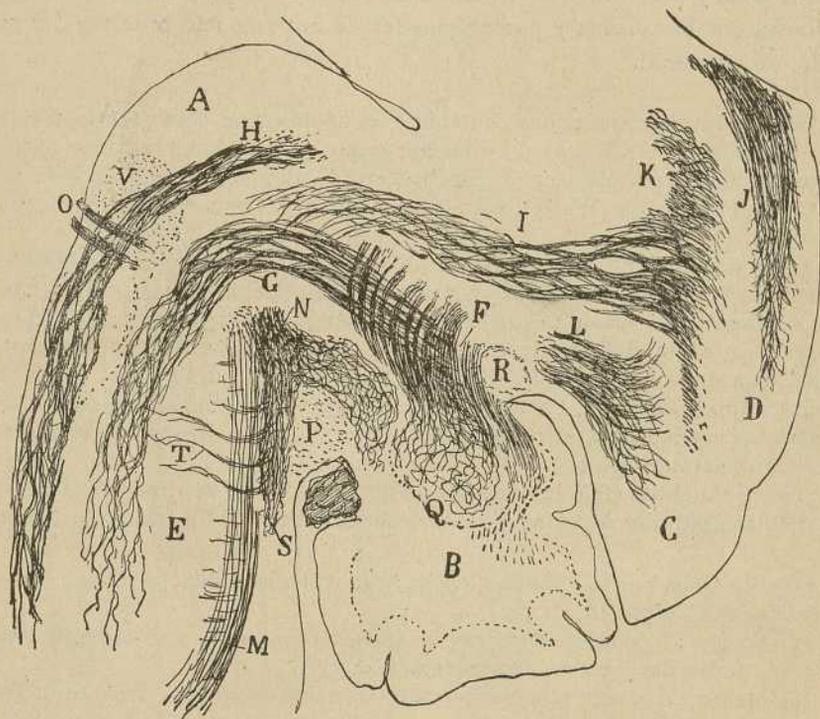


Fig. 470. — Corte muy lateral del bulbo, cerebelo y calota del ratón de pocos días. — A, protuberancia; B, cerebelo; C, tubérculo cuadrigémino posterior; D, tubérculo cuadrigémino anterior; F, pedúnculo cerebeloso anterior; G, cordón cerebeloso descendente; H, fascículo de Monakow; I, vía óptica descendente directa; V, facial; N, núcleo del vestibular; M, raíz descendente del quinto par.

El curso y comportamiento de las fibras de la vía óptica refleja cruzada aparece en las figuras 469, F, y 471, D.

En la fig. 471, a, que reproduce un corte frontal del cerebro medio del ratón de pocos días, pueden reconocerse las colaterales destinadas al núcleo rojo, y además ciertas ramas ascendentes (b) nacidas de la inflexión terminal de dichos conductores, las cuales semejan á veces á ramas de bifurcación. La vía descendente constaría, pues, también de algunas

fibras ascendentes, cuya área de terminación podría ser el cabo alto del núcleo rojo, y acaso los focos oculo-motores más anteriores.

b) La *corriente directa*, es decir, la que no participa en la decusación de Meynert de la calota, aparece reproducida en la fig. 470, I, que representa un corte sagital del encéfalo de un ratón de pocos días, donde se mostraba perfectamente individualizada. Nótese cómo proviene del plano fibrilar transversal del *nates* (cortado de través, en la fig. 470, K), y cómo separándose de los contingentes destinados á la comisura posterior, detrás de las cuales marcha al principio, descende después á la protuberancia y bulbo, donde disemina sus fibras. Esta vía es mucho menos robusta que la cruzada y parece emanar de la parte más anterior del tubérculo proximal.

La vía óptica descendente ha sido reconocida por Van Gehuchten (1) en los peces, por Edinger (2) y mi hermano en las aves, reptiles, batracios y peces, y por Münzer (3), Bechterew (4), Boyce (5), Redlich (6), Pavlow (7), Probst (8), Wallenberg (9) y Collier y Buzzard (10) en los mamíferos.

Estos últimos autores han estudiado el asunto con el método de Marchi, efectuando sus experimentos en distintos mamíferos y notando que cuando se destruye ó lesiona el tubérculo cuadrigémino proximal, las fibras degeneradas pueden seguirse, á través de la decusación de Meynert, hasta una zona de la substancia reticular blanca situada debajo del fascículo longitudinal posterior. Para Redlich, los rastros degenerativos continúan hasta los cordones anteriores de la médula, y según Probst, se terminan en plena asta anterior.

Van Gehuchten (11), interpretando los trabajos de su discípulo Pavlow y de otros, admite dos vías ópticas descendentes: 1.^a Un fascículo directo

(1) *Van Gehuchten*: Le faisceau longitudinal postérieur. *Bull. de l'Acad. roy. de Médecine de Belgique*, 1895.

(2) *Edinger*: Véanse sus Memorias de Anatomía comparada y su reciente obra: Vorles. u. den Bau der nerv. Centralorgane, &, 1900.

(3) *Münzer*: Beiträge zum Aufbau des Centralnervensystems. *Prag. med. Wochenschrift*, 1895.

(4) *Bechterew*: Ueber centrifugale aus der Seh- und Vierhügelgegend ausgehende Rückenmarksbahnen. *Neurol. Centralbl.*, 1897.

(5) *Boyce*: A contribution to the Study of (I) some of the decusations tracts of the und and interbrain, &. *Phylos. Transac.*, 1897.

(6) *Redlich*: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der motorische Bahnen bei der Katze. *Monatschr. f. Psychiatr. u. Neurologie*, 1899.

(7) *Pavlow*: Les conexions des tubercules quadrijumeaux superieurs chez le lapin. *Journal de Neurologie*, 1899.

(8) *Probst*: Ueber vom Vierhügel und von der Brücke absteigende Bahn. *Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilkunde*. Bd. 14, 1899.

(9) *Wallenberg*: *Neurol. Centralbl.*, 1901.

(10) *Collier y Bruzzard*: Descending mesencephalic tracts in cat, monkey and man., etc. *Brain*, fasc. 11, 1901.

(11) *Van Gehuchten*: *Anat. du Systme nerveux*. Bd. 1900, tomo II, pág. 210.

destinado á los focos grises del puente de Varolio, donde sus fibras constitutivas se ponen en relación probable con las células de origen de los pedúnculos cerebelosos medios, enlazando así los tubérculos cuadrigéminos de un lado con el hemisferio cerebeloso del lado opuesto (*haz mesencéfalo-protuberancial*); 2.º, un fascículo cruzado que desciende á la porción ventral del bulbo, poniendo verosíblemente en relación los citados tubérculos con los focos de origen de los nervios motores craneales. Este haz que Pavlow limita á la protuberancia y bulbo, descendería según Redlich, Münzer, Bechterew, Probst y Wallenberg, hasta la médula espinal. Entre ambos cordones brotarían tanto de los tubérculos proximales, como de

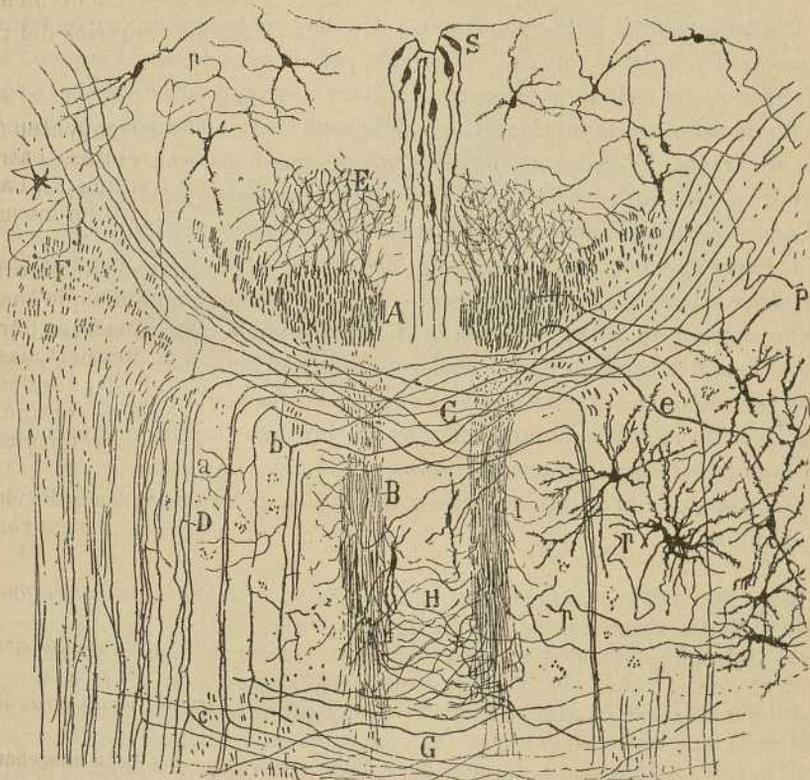


Fig. 471.—Corte frontal de la calota del ratón recién nacido.—A, cordón longitudinal posterior; C, decusación de Meynert; D, vía óptica descendente; a, colaterales de esta vía óptica; B, fascículo de la calota de Gudden.

los distales y representarían, por tanto, vías óptico y acústico reflejas. Para Pavlow, todavía existiría otro fascículo descendente menos importante, que enlazaría los *nates* á la substancia reticular gris del puente y bulbo. Queda aún otro haz: el *fascículo lateral de los tubérculos cuadrigéminos de Monakow*, que según Wallenberg y otros, provendría asimismo del cerebro medio.

De los tres haces reconocidos por Van Gehuchten y Pavlow, nosotros sólo hemos confirmado en preparados de pequeños mamíferos (método de Golgi) el haz cruzado descendente destinado al bulbo, hasta cuyo tramo

inferior lo hemos podido seguir bien, ignorando si aborda positivamente la médula, y el haz homolateral nacido en la porción anterior del *nates*, y cuyo paradero inferior es desconocido.

El método de Marchi no permite reconocer vías ascendentes. Según Pavlow, la destrucción del *nates* no va seguida nunca de degeneraciones penetrantes en las vías ópticas periféricas ni en el tálamo óptico. Este hecho, si se confirmara, resultaría muy importante, pues probaría que el tubérculo proximal es un foco exclusivamente reflejo y que las corrientes ópticas absorbidas por él no se aprovechan ni poco ni mucho en la formación de la imagen óptica mental.

Vía longitudinal peri-ependimal.— Cuando se examinan cortes transversales del cerebro medio, coloreados por el método de Weigert-Pal, adviértese que toda la substancia gris central situada alrededor del acueducto de Silvio presenta multitud de fibras finas meduladas, seccionadas de través. El conjunto de estas fibras engendra una vasta vía longitudinal peri-ependimal, que en los cortes sagitales puede seguirse fácilmente desde el límite superior del *nucleus tegmenti dorsalis* de Gudden, hasta más allá del fascículo de Meynert ó retro-reflejo, perdiéndose en pleno tálamo de un modo desconocido. La parte más condensada de dicho sistema de fibras, emplazada en la substancia central inferior, entre el foco del patético motor ocular común y el acueducto, fué ya conocida por Schultz (1), que le dió el nombre de *fascículo longitudinal dorsal*; pero en realidad, su extensión es mucho más amplia, comprendiendo la porción supra y latero-silviana, y lindando no pocas de sus fibras con la capa de fibras transversales ó arciformes de ambos tubérculos cuadrigéminos.

En la fig. 472 mostramos esta vía tal como aparece en las secciones del tubérculo proximal del ratón de pocos días. Adviértase que consta en realidad de dos sistemas, uno dorsal y otro ventral, ambos formados preferentemente de tubos finos, los cuales abandonan en su curso longitudinal bastantes colaterales, distribuidas tanto entre las células situadas en sus intersticios, como en las colocadas en un círculo más exterior.

El fascículo superior ó *porción dorsal* de la vía que estudiamos consta de los siguientes factores: *a)* axones ó ramas ascendentes de bifurcación de células de la substancia gris central, células situadas de ordinario en la frontera de la capa de fibras transversales del *nates* y *testes*; *b)* fibras transversales de esta misma formación blanca, que cambian de dirección, sumergiéndose en la substancia gris central, para recodar después y tornarse ascendentes; en su camino pueden emitir colaterales ramificadas en la substancia gris central; *c)* colaterales de las citadas fibras transversales (éstas nos parecen terminarse en plena substancia gris central, sin remontarse, como las especies precedentes, al tálamo). No sabemos si todas las fibras del citado haz longitudinal suprasilviano se comportan de este modo ó existe alguna otra categoría de conductores.

(1) Schultz: *Arch. f. Psychatrie*. Bd. 22, 1891.

El origen de la mayoría de las fibras de la corriente inferior ó haz de Schultze, no ha podido ser determinada. Acaso procedan de algunas células de substancia gris central, quizás también (aunque nos parece menos probable) del núcleo tegmental dorsal, como afirma Kölliker.

Hay una corriente de fibras longitudinales cortas que no debe confundirse con la formada por los conductores finos y largos que se prolongan hasta el tálamo. Los cortes sagitales coloreados por Weigert-Pal revelan en la porción más posterior é inferior de la substancia gris central unas

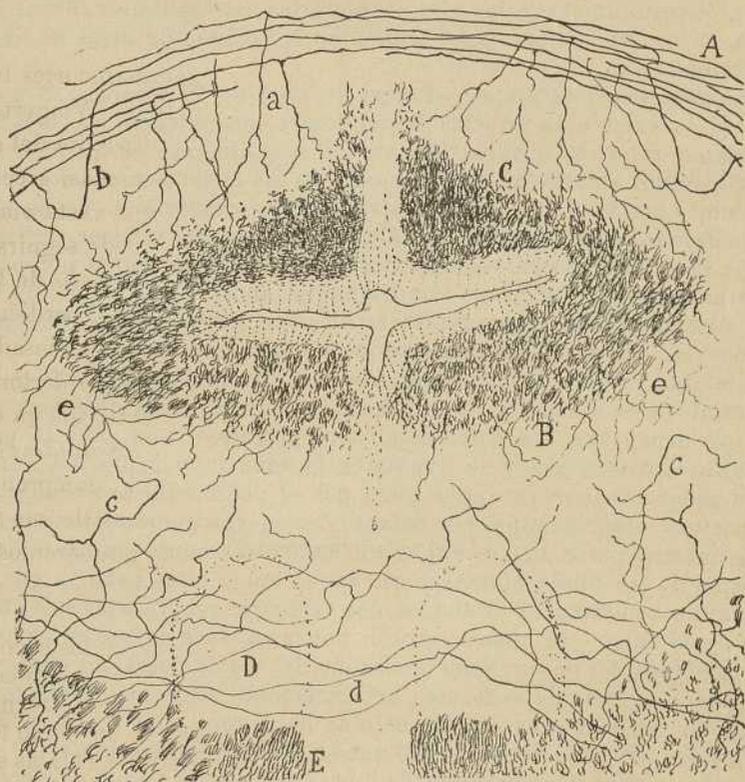


Fig. 472. — Corte frontal del tubérculo cuadrigémino anterior del ratón de pocos días. Substancia gris central. — A, capa de fibras transversales; B, haz de Schultze ó porción ventral de la vía peri-ependimal; C, porción dorsal; a, colaterales para la substancia gris central; e, colaterales de la vía periependimal; E, fascículo longitudinal posterior; D, foco del motor ocular común.

fibras meduladas gruesas y sagitales, que desaparecen progresivamente hacia arriba; al nivel del núcleo del tercer par quedan ya muy pocas de ellas.

A nuestro juicio, semejantes conductores representan colaterales sensitivas ascendentes llegadas de la substancia reticular del bulbo y protuberancia y destinadas verosimilmente á conexiarse con los focos motores oculares y células de la substancia gris central. En la fig. 495, D, que reproduce un corte sagital del bulbo del ratón, aparecen estas fibrillas ascendentes, las cuales asaltan la substancia gris central reunidas

en manojitos, por encima del codo del facial y también por planos más altos; se doblan después en distintas alturas de dicha substancia gris para tornarse sagitales y ramificarse en ángulos agudos. Muchas de ellas pasan en su curso longitudinal por entre el epéndimo y el núcleo tegmental dorsal. Las secciones frontales, que corresponden á la altura de este último foco y más abajo, presentan también haces ascendentes llegados del rafe así como de la substancia reticular gris inmediata. Perseguidos los referidos conductores hasta su origen, hemos observado que algunos de ellos nacen de fibras arciformes bulbares y protuberanciales pertenecientes verosímilmente á las vías secundarias del vestibular (fibras nacidas en el foco de Deiters) y del trigémino. El origen de otras no ha sido determinado aún.

Vías cortico-mesocefálicas.—Probst (1), Berl (2), Wallenberg (3) y otros admiten la existencia de vías descendentes, procedentes del cerebro ó del tálamo, y que se terminarían parcial ó totalmente en los tubérculos cuadrigéminos anteriores, precisamente en las mismas zonas donde acaba la cinta óptica. Para Probst, la vía cortico-mesocefálica constaría de dos neuronas articuladas en el tálamo: la neurona inferior tendría su remate en el cuerpo geniculado externo y en el estrato zonal y capa medular externa del tubérculo cuadrigémino anterior. En sentir de Berl, estas últimas fibras descendentes no irían al estrato zonal, sino que se ramificarían en los mismos parajes que las fibras ópticas.

Semejante sistema de conductores cortico-bigeminales, ha sido reconocido también en el hombre, donde adquiere gran desarrollo. Para Dejerine (4), constituye dos corrientes: una principal, que penetra por el *brachium conjuntivum* y se irradia en la zona intermedia del *nates*, y otra accesoria ó aberrante, que llega por el pedúnculo cerebral y sube á la corteza cuadrigeminal por delante del cuerpo geniculado interno.

Por nuestra parte, hemos explorado cuidadosamente las zonas de terminación de las fibras ópticas para ver si entre ellas existe algún tipo especial de conductores arribados del tálamo y arborizados en el mesocéfalo, y lo único que hemos logrado poner en claro es que entre los tubos retinianos de la corriente profunda del *nates* destacan algunos de mayor espesor, los cuales forman arborizaciones extensas descendentes, al parecer relacionadas con las células de la zona cuarta. Estas fibras, perseguidas hacia adelante, se vió que se perdían en el tálamo.

De todos modos, la existencia de fibras centrífugas en el cerebro medio nos parece probable por dos razones: porque se hallan en el lóbulo óptico de los vertebrados inferiores, y porque las poseen todas las estaciones sensoriales, incluso los focos sensitivo sensoriales del tálamo, donde las hemos demostrado recientemente (5). Pero el punto de terminación

(1) *Probst*: Ueber den Verlauf der centralen Sehfasern (Rinden-Sehhügelfasern), etcétera. *Arch. f. Psychatrie* Bd. 35, H. I, 1901.

(2) *Berl*: Einiger über die Beziehungen der Sehbahnen zu dem vorderen Zweihügel der Kaninchen. *Arbeit. aus dem neurol. Institut an dem Wiener Universität.* Herausgegeben von H. Obersteiner. Bd. VIII, 1902.

(3) *Wallenberg*: Gibt es centrifugale Bahnen aus dem Sehhügel zum Rückenmarks? *Neurol. Centralbl.* H. 2, 1901.

(4) *Dejerine*: *Anat. des centres nerveux.* Vol. II, 1901.

(5) *S. R. Cajal*: Contribución al estudio de la vía sensitiva central y estructura del tálamo óptico. *Rev. trim. microgr.*, tomo V, 1900.

de las tales, tanto en los mamíferos como en los vertebrados inferiores, no es el mismo en que se arborizan las fibras retinianas comunes, sino los corpúsculos de las zonas profundas, precisamente los encargados de dar origen á las vías ópticas reflejas ó descendentes. De este modo el cerebro podría actuar directamente sobre el mecanismo del reflejo visual y acaso provocar por el camino de dicho sistema centrifugo movimientos oculares voluntarios.

CAPÍTULO XXIV

ESTRUCTURA DEL LÓBULO ÓPTICO DE LOS VERTEBRADOS INFERIORES

Techo óptico de las aves, reptiles, batracios y peces. — Interpretación dinámica de la estructura del lóbulo óptico y tubérculo cuadrigémino anterior.

Para completar el estudio del tubérculo cuadrigémino anterior, vamos á dar aquí un resumen de la estructura de este foco en los vertebrados inferiores. Este examen comparado será instructivo bajo diversos puntos de vista: nos mostrará, desde luego, cómo un órgano nervioso puede, contra toda presunción teórica, acrecentar su complejidad estructural al descender en la escala animal; y además, de qué modo, los cambios más insignificantes en la posición y dirección de las fibras nerviosas aferentes y eferentes, provocan acomodaciones correlativas, tanto en la situación y espesor de los estratos celulares, como en la morfología de las neuronas.

Hemos dicho ya que el tubérculo proximal de los vertebrados inferiores es enorme, por comparación con el tamaño de su encéfalo. En general, constituye un grueso ganglio, blanquecino y ovoideo, colocado entre el cerebro y cerebelo, habiendo merecido por su volumen la designación de *lóbulo óptico*. En cambio, el tubérculo cuadrigémino posterior hállase como atrofiado y reducido á insignificante excrecencia. Entre todos los vertebrados, las aves son las que poseen el lóbulo óptico más desarrollado y más fina é intrincadamente organizado. Para no ser demasiado prolijos, limitaremos aquí tan sólo al estudio de la porción superior del citado lóbulo, región que los autores llaman *techo óptico*. El lector que desee detalles completos sobre todos los focos ópticos de los vertebrados, debe consultar las monografías de Edinger (1) y, sobre todo, las muy circunstanciadas de mi hermano (2), de las cuales sacaremos muchos datos descriptivos y no pocos grabados.

(1) *Edinger*: Vorlesungen u. den Bau der nervösen Centralorgane d. Menschen u. der Thiere, 2 Aufl., 1900.

(2) *P. Ramón*: Investigaciones sobre los centros ópticos, etc. Zaragoza, 1890.

— El encéfalo de los reptiles, 1891.—El encéfalo del camaleón. *Rev. trim. micrográfica*, tomo I, 1896. — Centros ópticos de las aves. *Rev. trim. microgr.* Vol. V. 1898, &c.

TECHO ÓPTICO DE LAS AVES

La corteza gris del lóbulo óptico de las aves fué examinada, mediante los antiguos métodos, por Stieda (1), Schulgin (2) y Bellonci (3); pero hasta que en 1890 aplicamos nosotros (4) los métodos de Weigert y Golgi, no pudo puntualizarse la morfología de las células y el modo de terminación de las fibras ópticas. Las observaciones posteriores de Van Gehuchten (5), Kölliker (6), mi hermano (7) y Ris (8), confirmaron los resultados principales de nuestro trabajo y adicionaron detalles importantes.

La substancia gris del techo óptico posee una estratificación muy complicada. Ya Stieda reconoció 13 capas, que Bellonci reduce a 11. Nosotros logramos diferenciar en una buena parte de dicha corteza 15 zonas bastante bien acusadas. Por lo demás, tales zonas, que no corresponden siempre á series ó empalizadas de neuronas, sino más bien á segmentos superpuestos de una misma serie ó á plexos nerviosos diversos, podrían simplificarse, como hacen Kölliker y Van Gehuchten. Sin embargo, estamos persuadidos de que cuanto más se multipliquen las capas, más fácil y cómoda resultará la descripción. En su consecuencia, nosotros exponemos 15 zonas, clasificadas en tres grandes formaciones: a) externa ó porción retiniana; b) media ó de la substancia gris intermedia; c) interna ó de la substancia blanca profunda.

La *formación externa ó retiniana*, caracterizada por ser el punto de terminación de las fibras llegadas de la retina, comprende desde la primera á la séptima capa.

1.^a Zona, ó capa de las fibras ópticas.—Esta zona hállase constituida por un macizo de fibras nerviosas meduladas, continuadas inferiormente con la cinta y nervio ópticos. A ellas se debe el color blanco del lóbulo óptico. Todos estos tubos, tras un trayecto superficial variable, dóblanse

(1) Stieda: Studien über das centrale Nervensystems der Vögel u. Säugethiere. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. XIX, 1868.

(2) Schulgin: Lobi optici der Vögel. *Zoologischer Anzeiger*. Mai, 1883.

(3) Bellonci: Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei Vertebraten. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 47, 1888.

(4) S. R. Cajal: Estructura del lóbulo óptico de las aves. etc. *Revista trim. de Histol. nor. y pat.*, núms. 3 y 4, marzo, 1889, y sobre todo: Sur la fine Structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. *Jour. intern. d'Anat. et de Physiol.*, &. Tome VIII. Fasc. 9 et 10, 1891.

(5) A. Van Gehuchten: La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet. *La Cellule*, 1892.

(6) A. von Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II.

(7) P. Ramón: *Loc. citat.*

(8) F. Ris: Ueber den Bau des Lobus opticus der Vögel, 1898.

hacia lo profundo, descienden vertical y flexuosamente en el espesor de la substancia gris subyacente, y se terminan en pisos diferentes (figura 474, A), mediante una arborización terminal densa, cuyas ramillas se muestran flexuosas, varicosas y como en-sortijadas. Las puntas finales están algo espesadas, no siendo raro verlas dobladas en asa.

Las citadas arborizaciones constituyen, como hemos dicho, varios pisos, que pueden reducirse á cuatro, escalonados desde la segunda á la séptima capa. El primer piso consta de arborizaciones cortas aplastadas de arriba á abajo, y extendidas en el espesor de la capa segunda (*a*). El piso segundo se compone de ramajes más extensos y espesos, esparcidos por las zonas tercera y cuarta (*b*). El piso tercero, al cual van los tubos ópticos más robustos, ofrece las ramificaciones más ricas y prolongadas en sentido radial, las cuales cesan bruscamente en la frontera de la zona sexta (*c*). En fin, el piso cuarto es el lugar donde se dilatan ciertas arborizaciones muy densas, varicosas y aplanadas, engendradas por tubos escasos que bajan sin emitir ninguna colateral, hasta la zona séptima, donde extienden sus ramillas terminales (figura 474, *d*). Por excepción se ve también asaltar el piso cuarto alguna fina colateral descendente, nacida de las arborizaciones del piso tercero (fig. 474, *e*). Las demás zonas del lóbulo no reciben ninguna fibra óptica directa; á ellas pueden arribar las excitaciones periféricas sólo por las dendritas largas prolongadas con neuronas profundas, ó por intermedio de células de axon corto, intercaladas entre las arborizaciones ópticas y los elementos más inferiores.

La terminación libre de las fibras ópticas en el cerebro medio de las aves, es un hecho fácil de observar, tanto en los embriones de pollo (casi de término), como en las aves adultas (pájaros).

Su importancia en la época en que lo descubrimos, era grande para la doctrina de las neuronas, pues constituía la primera observación positiva

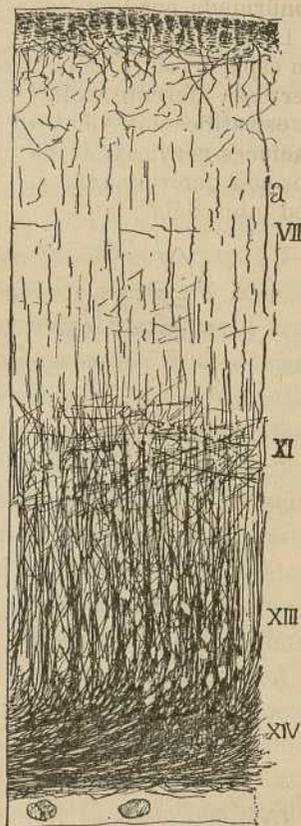


Fig. 473. — Corte sagital del techo óptico del pollo. Método de Weigert-Pal. Los números expresan los correspondientes á algunas capas. — *a*, tubo nervioso centrifugo.

tocante al modo de comportarse el extremo central de un tubo nervioso sensorial ó centrípeto. Como demostramos en otro trabajo (1), las citadas arborizaciones entran en contacto con los tallos terminales y somas de numerosas células del lóbulo, disposición que sirvió de apoyo sólido á la teoría de la polarización dinámica. La exactitud de nuestros análisis fué confirmada por Van Gehuchten, Kölliker, mi hermano, etc.

La disposición estratificada de las arborizaciones permite establecer, en un espacio relativamente estrecho, conexiones especiales para cada fibra nerviosa aferente. Aquí, como en otras provincias del sistema nervioso, la estratificación sólo resulta inteligible en el supuesto de que las arborizaciones nerviosas se terminen libremente y entablen contactos exclusivos con determinadas agrupaciones celulares. En la suposición de una red intersticial, tales estratificaciones resultarían supérfluas.

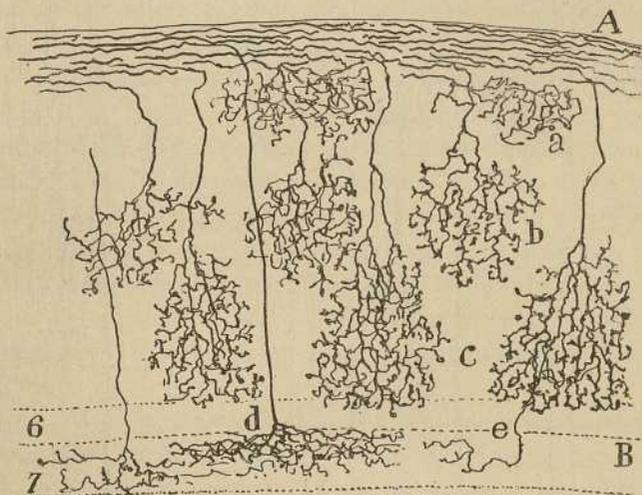


Fig. 474. — Fibras ópticas del gorrión joven con sus arborizaciones en la corteza del lóbulo óptico.—A, capa fibrilar tangencial; a, arborizaciones del piso primero; b, idem del segundo; c, idem del tercero; d, idem del cuarto; e, fibra que desciende al piso cuarto desprendida del tercero; B, capa séptima del lóbulo.

Además de las fibras centrípetas existen otras centrífugas, emanadas, al parecer, según veremos luego, de corpúsculos del techo óptico. Mi hermano cita todavía la existencia de otros conductores quizás centrífugos que atraviesan sin ramificarse las zonas intermedias y se continuarían con tubos de la substancia medular profunda.

2.^a Zona.—Considerada por Bellonci como de naturaleza neuróglia, consta en realidad, según señalamos nosotros, de células nerviosas estrelladas de pequeña talla y cuyo axon es descendente. Mi hermano, que ha analizado cuidadosamente tales células, diferencia las siguientes especies:

1.^a Primer tipo.—Posee soma pequeño con dendritas oblicuas ó tangen-

(1) S. R. Cajal: Significación fisiológica de las expansiones protoplásmicas y nerviosas, etc. *Revista de Ciencias médicas de Cataluña*, núms. 22 y 23, 1891.

ciales de apariencia espinosa (fig. 475, A). El axon marcha hacia adentro, suministra una tupida arborización extendida por las zonas cuarta y quinta, se adelgaza después para descender hasta las capas novena ó décima, á las cuales provee de colaterales, y retrocediendo hacia afuera se

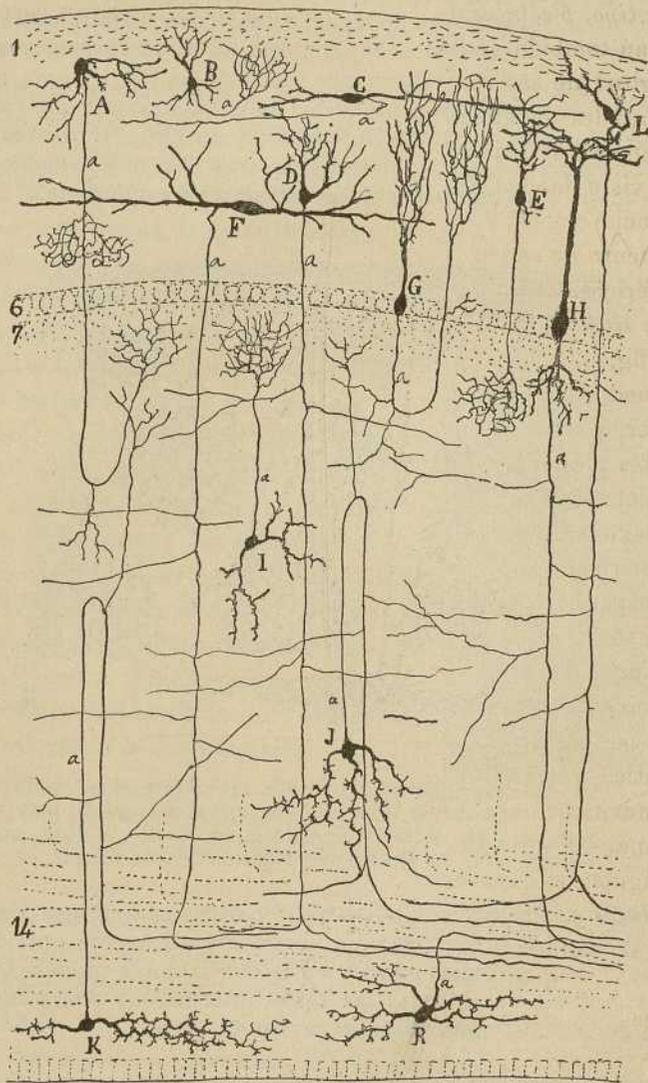


Fig. 475.—Corte antero-posterior del lóbulo óptico del pájaro de pocos días. (Células tomadas de preparados de P. Ramón). Los números marcan los de las capas.

extingue, ramificándose en el espesor del estrato siete, última capa de la formación retiniana. Trátase, pues, de células de axon semilargo.

Segundo tipo.—Escasos y difícilmente impregnables, ofrecen un cuer-

po piriforme ó prolongado, con un tallo corto ó radial, dirigido hacia afuera y varios apéndices basilares. Su axon se descompone en una arborización ténue yacente entre las ramificaciones ópticas más superficiales. Hay, sin embargo, elementos de este género cuyas arborizaciones nerviosas pueden bajar á las capas tercera y quinta (fig. 475, B).

Tercer tipo, ó células de cilindro-eje tangencial.— Estos corpúsculos, que habitan también en estratos más profundos, se caracterizan por la gran longitud de sus ramas, que marchan en sentido transversal recorriendo grandes distancias, y por la distribución de su axon, el cual, sin cambiar apenas de plano, marcha paralelamente al estrato zonal. Jamás le hemos visto descender hasta la substancia blanca profunda, por cuya circunstancia creemos que se extingue en una arborización periférica. Este elemento no es exclusivo de esta capa, sino común á todos los plexos periféricos del techo (fig. 475, C).

Cuarto tipo, células estrelladas de cilindro-eje central, ó pequeñas pirámides (fig. 475, L).— Estos corpúsculos fueron descritos por nosotros y confirmados por Van Gehuchten, que los ha figurado bien. Constan de un cuerpo cónico, piramidal ó estrellado, provisto de varias ramitas divergentes y espinosas, algunas recurrentes. Su axon atraviesa perpendicularmente todo el techo, proyectando largas colaterales en su tránsito por los plexos subyacentes y, por fin, ingresa en la substancia blanca central. Mi hermano hace observar que este cilindro-eje, al abordar la mencionada capa, se divide á menudo en T, originando dos fibras de dirección opuesta.

3.^a Capa.— De aspecto molecular, está ocupada principalmente por los dos primeros pisos de arborizaciones retinianas, y muestra escasas células dispersas por su interior, siendo en su mayor parte piramidales pequeñas, idénticas á las descritas. En su espesor circulan gran número de ramitos dendríticos terminales de diferentes tipos de tallo radial.

4.^a Capa.— Representa una faja celular no bien limitada en donde moran las siguientes especies celulares :

a) Células ganglionares dislocadas. — Corpúsculos estrellados voluminosos, de dendritas horizontales y provistos de un axon robusto perseguible hasta la substancia medular profunda. Tales células parecen ser elementos gigantes de la zona trece, diseminados y como emigrados en la formación retiniana é intermediaria. Corpúsculos de este género han sido señalados por van Gehuchten en diferentes zonas del lóbulo (fig. 475, F).

b) Corpúsculos pequeños, estrellados, provistos de un axon fino que puede seguirse más allá de la capa 7.^a — Mi hermano ha podido seguir este axon hasta la substancia blanca profunda donde á veces se bifurca, después de haber dado algunas colaterales en su itinerario (fig. 475, D).

c) Células pequeñas de axon corto ramificado en las capas 5.^a y 7.^a—

Descrito por mi hermano, aparece, también en recientes preparaciones nuestras (fig. 475, E).

d) *Fusiformes gigantes horizontales*.—Tipo análogo al de igual nombre de la zona precedente, descrito por mi hermano. Su axon camina horizontal.

c) *Células de expansiones axoniformes señaladas también por dicho autor*.—Son corpúsculos estrellados, análogos á otros que se describirán en las zonas subyacentes. Su axon asalta la substancia blanca.

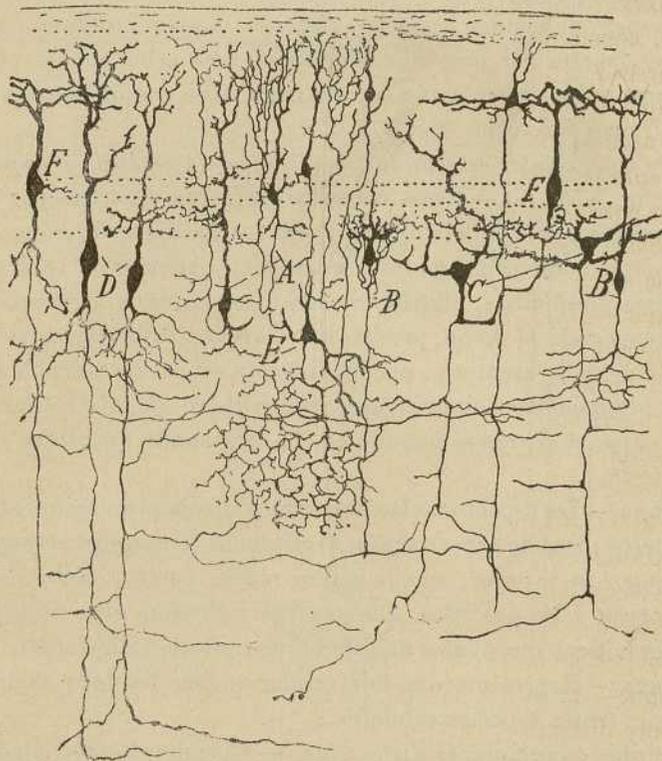


Fig. 476.—A, células de cilindro eje corto y recurrente de las quinta, sexta y octava capas; B, célula de cilindro eje corto de la octava capa; C, células triangulares con expansiones espinosas ascendentes de la octava capa; D, células de cuerpo cónico con cilindro-eje central; F, célula de penacho protoplasmático horizontal de la sexta capa; E, célula de cilindro-eje corto de la octava capa.

5.^a Capa.—De aspecto plexiforme y en gran parte ocupada por tallos dendríticos llegados de zonas subyacentes y por arborizaciones retinianas, contiene algunos corpúsculos nerviosos análogos á los de las zonas inmediatas.

6.^a Capa.—Es muy angosta, está bien limitada y consta de una sola fila celular. Contiene :

b) *Células fusiformes ú ovoideas de tallo radial corto y espeso que se descomponen rápidamente en ramas horizontales espesas.* — Su axon descendente emite largas colaterales para la zona octava y siguientes, y desciende hasta la substancia blanca profunda. Este tipo celular, descubierto por nosotros, ha sido bien observado y dibujado por Van Gehuchten y Kölliker, que lo presentan bajo la forma de una pirámide robusta, provista de penacho ascendente y aplanado extendido por el piso tercero de fibras ópticas y de otro penacho dendrítico descendente para la zona séptima y octava (fig. 475, H, y 476, F).

c) *Células de axon corto arqueado y recurrente.* — Descritos por mi hermano, constan de un soma ovoideo menos voluminoso que el de las células precedentes, un tallo radial prolijamente arborizado, y un cilindro-eje, que después de bajar y emitir ramillas para las capas 8.^a y 9.^a, traza un arco de concavidad externa, se torna ascendente y remata por una elegante arborización en forma de plumero ó penacho ascendente diseminado por las capas 2.^a, 3.^a y 4.^a Dicho elemento vive también en las zonas subyacentes; sería, en sentir de mi hermano, el tipo más común de la zona sexta (fig. 475, G, y 476, A).

7.^a *Capa.* — Esencialmente plexiforme, es el punto de encuentro de las arborizaciones ópticas más bajas y de numerosos penachos protoplásmicos de células subyacentes. También concurren aquí muchas colaterales de fibras nerviosas ascendentes y descendentes y hasta ramillas brotadas de la substancia blanca profunda. Sus células faltan ó son escasísimas.

Formación gris intermedia. — Consta de multitud de tipos celulares, los más característicos del lóbulo óptico, distribuidos en varias zonas espesas, alternativamente ocupadas por los somas y los plexos de articulación. Abarca desde la capa octava hasta la duodécima. La mayoría de estas células envía un tallo radial á la formación retiniana y un axon á la substancia blanca profunda.

8.^a *Capa.* — Aloja varias hileras celulares donde figuran tipos de morfología muy distinta. Nuestras observaciones permitieron descubrir las siguientes especies de neuronas:

a) *Tipo globuloso de penacho dendrítico descendente.* — Corpúsculo mediano de cuerpo ovoideo ó globuloso, de cuyo polo superior nacen cortas dendritas y de cuyo polo inferior surge un tallo descompuesto en un penacho terminal descendente. El axon nace de este tallo, baja verticalmente y emite numerosas colaterales para las zonas octava y novena, y se pierde en la capa medular profunda.

b) *Corpúsculo de axon corto descendente.* — Trátase de células fusiformes ó globulosas, provistas de una ó dos finas y largas dendritas ascendentes y de cortas y rudimentarias ramillas descendentes. El axon fino baja á la capa 9.^a donde se descompone en una delicada y rica arborización libre y en gran parte horizontal. Existen variedades de estos sin-

gulares corpúsculos, tanto en lo que toca á la talla como respecto del plano en que se dilata la ramificación del axon descendente. Este tipo celular ha sido confirmado por Van Gehuchten y mi hermano, quien describe también una variedad en la que el axon, después de un trayecto descendente y de dar ramillas en la capa 9.^a, retrocede para arborizarse en la 3.^a y 4.^a

c) *Tipo piramidal ó triangular de axon-largo.*—Esta célula muy abundante en esta zona, y confirmada por Van Gehuchten, Kölliker, mi hermano y Riss, posee un cuerpo robusto, uno ó dos tallos radiales descompuestos en ramajes ó penachos horizontales para las zonas séptima ó tercera, algunas dendritas basilares cortas y un axon prolongado hasta la zona de la substancia medular profunda, no sin haber suministrado colaterales para las capas 9.^a y 8.^a (fig. 476, D).

d) *Células fusiformes horizontales ó gangliónicas dislocadas.*—Análogas á las citadas en otras capas; su axon robusto y horizontal no pudo ser seguido hasta su término.

e) *Células gangliónicas triangulares.*—Discrepan de las precedentes por ser muy robustas, exhibir largas dendritas divergentes y un soma triangular. Su axon ingresa en la substancia blanca. Mi hermano describe dos variedades de esta especie celular: una caracterizada por dendritas axoniformes análogas á las mostradas por un tipo celular descubierto por nosotros en las zonas subyacentes; otra caracterizada por lo espeso y áspero de sus prolongaciones.

9.^a *Capa* (8.^a de Stieda, *sexta substancia reticular* de Bellonci).—Afecta apariéncia plexiforme y alberga escasas neuronas, la mayoría de las cuales son semejantes á las de la zona décimatercera. En su espesor concurren y se entretajan las arborizaciones nerviosas á las células de axon corto de la capa 8.^a, las colaterales de corpúsculos superpuestos de axon largo, y multitud de dendritas de las capas profundas.

10.^a *Capa* (*capa de los granos* de Stieda, de las *células fusiformes* de Bellonci).—Esta zona, rica en células, en su mayoría de talla media y de forma globulosa y en huso, contiene muchos elementos, entre los cuales abundan los siguientes:

a) *Tipo ovoide de axon ascendente.*—De estatura pequeña ó mediana, esta célula posee un cuerpo fusiforme y ovoide, una ó varias dendritas descendentes rudimentarias y un tallo radial robusto, varicoso, no ramificado, el cual cruza las zonas superiores hasta tocar á menudo en la capa de las fibras ópticas (fig. 476, A, B, C).

El axon se comporta de un modo muy singular. No nace del soma, sino de un punto muy elevado del tallo protoplásmico ascendente, á menudo á nivel de la capa 8.^a, sube en dirección radial, casi en contacto con la mencionada dendrita, y á la altura de la zona séptima, suministra una arborización colateral horizontal, y sumamente complicada, exten-

dida dentro de los límites de esta capa; después se remonta á través de las capas 6.^a, 5.^a, 4.^a y 3.^a y gana, al parecer, la capa de las fibras ópticas para constituir acaso un tubo centrífugo del nervio óptico. Algunos axones emiten, antes de arribar á la capa 1.^a, colaterales esparcidas por las zonas segunda y tercera.

Estos singulares elementos, descubiertos por nosotros, han sido comprobados por Van Gehuchten, Kölliker y mi hermano. Las arborizaciones aplastadas que el axon emite para la zona séptima han sido negadas por Van Gehuchten, que supone proceden del tallo radial. Esta es una equivocación que proviene, según nota mi hermano, de haber confundi-

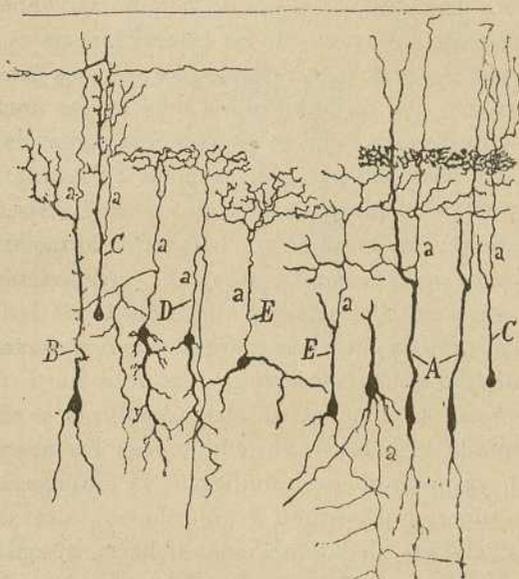


Fig. 477. — A, célula de cilindro eje retiniano ó periférico, primer tipo; B, célula de axon periférico, segundo tipo; C, célula de axon ascendente corto; D, células nerviosas invertidas de axon central; E, células de cilindro eje corto ascendente.

do las colaterales nerviosas con ciertas colaterales dendríticas horizontales que la prolongación ascendente suministra á diversos plexos de la formación retiniana (fig. 477, A).

Como variantes del tipo anterior menciona mi hermano dos elementos más: 1.º Célula fusiforme ó piramidal de dendritas espinosas y con un axon ascendente incorporado á la capa 1.^a, pero desprovisto de rosetón colateral en la zona séptima (B). 2.º Célula de axon periférico corto, es decir, arborizado en las zonas segunda, tercera y cuarta; el soma carece de dendritas basales (fig. 477, C). 3.º Célula estrellada de axon corto ascendente, ramificado en las zonas séptima y octava (fig. 477, E). Estos

dos últimos tipos celulares, ó variedades muy afines de ellos, fueron ya descritos por Van Gehuchten.

b) Células piramidales de axon largo, destinado á la substancia blanca profunda. — Son semejantes á las consignadas en la descripción de las capas precedentes.

c) Células ganglionares grandes con dendritas axoniformes. — Semejantes corpúsculos, que yacen también en capas limítrofes, suelen ser triangulares y ofrecen un axon largo descendente y tres, cuatro ó más dendritas ascendentes oblicuas y larguísimas, las cuales ofrecen la particularidad de emitir por intervalos muy finas ramillas en un todo semejantes en aspecto y en modo de ramificación á las colaterales nerviosas. De ahí el nombre de axoniformes que les hemos dado. Son tales ramillas comparables á los pseudo-axones de las células especiales de la primera capa de la corteza cerebral. Los referidos corpúsculos han sido confirmados por mi hermano, que da de ellos una muy exacta descripción.

11.^a Capa. — Posee esta zona un aspecto finamente plexiforme, sobre todo en la porción más externa, pero además de los plexos dendríticos nerviosos, aloja células de diversos atributos morfológicos. El tipo dominante es el siguiente, que también puede invadir las capas inmediatas.

a) Célula con axon dislocado y arqueado (células de cayado de los autores). — Nuestros estudios sobre el lóbulo óptico de las aves, nos condujeron al descubrimiento de un corpúsculo nervioso cuya morfología, á la que hemos aludido en diversos parajes de este libro, posee una gran importancia teórica. El soma es ovoideo, fusiforme y aun piramidal y afecta talla media ó grande; de su polo inferior brota comunmente una dendrita radial, ya prontamente ramificada, ya indivisa, larga y moniliforme; su polo superior da origen á un robusto tallo ascendente, que cruza las capas externas, llegando á menudo hasta la segunda, y pasando por consiguiente, al través de todos los pisos de arborizaciones ópticas; pero el rasgo más típico corresponde al axon, el cual nace del tallo radial, á una distancia considerable del soma, marcha inicialmente hacia un lado, traza en seguida una revuelta arqueada desprovista de colaterales y descendiendo después paralelamente al tallo y á veces á muy corta distancia de éste, gana las zonas profundas, incorporándose á una fibra medulada central. En su curso á través de las capas 10.^a, 11.^a y 12.^a, emite varias colaterales largas, horizontales ú oblicuas y prolijamente ramificadas; algunas ramillas de este género emanan ya en la proximidad del arco, circunstancia que parece justificar la singularidad del modo de emergencia del axon, á fin de acortar el trayecto de las colaterales iniciales (fig. 478, C, D).

Las mencionadas células han sido confirmadas y bien examinadas por Van Gehuchten, Kölliker y mi hermano. Este último describe, además, tres variedades de ellas: 1.^a Célula de cayado de cuerpo voluminoso, ve-

lloso, del cual parte un tallo robusto terminado en un penacho complicado, que no suele pasar mucho más allá del piso cuarto de las arborizaciones ópticas (capa 7.^a) (C); 2.^a, célula de tallo radial largo que emite ramas para todos los pisos de las arborizaciones ópticas (D); 3.^a, célula más rara de cayado, cuyo axon es corto y se termina en las zonas duodécima y decimatercera (E. F).

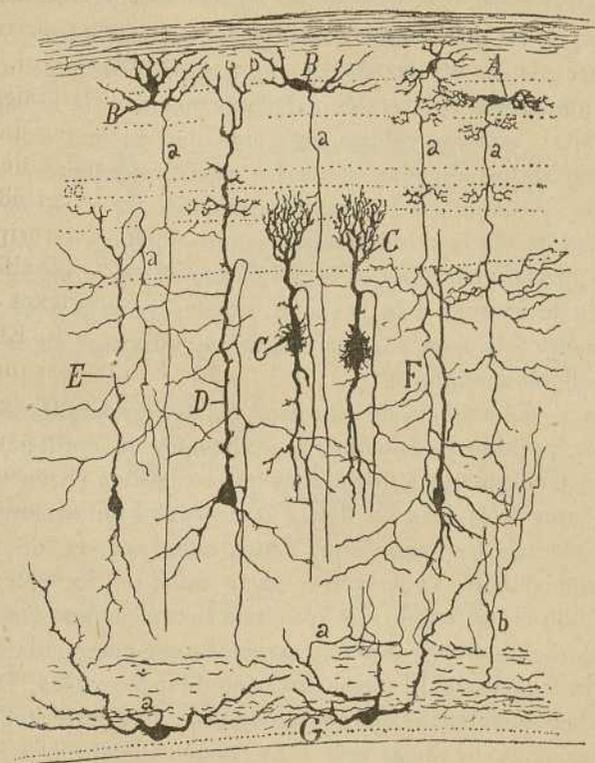


Fig. 478. — A, células pequeñas estrelladas de la capa segunda y tercera; B, célula de cilindro central largo de la capa cuarta; C, célula en cayado corto; D, célula en cayado largo; E, célula de cilindro eje arqueado; F, célula en cayado de cilindro-eje corto; G, células de la substancia gris central. (Gorrión joven).

b) *Célula triangular gangliónica.* — Análoga á las de la zona decimatercera, de que trataremos más adelante.

c) *Célula triangular con dendritas de ramas axoniformes.* — Semejantes al tipo ya descrito.

d) *Células invertidas de axon largo central y arqueado.* — Este tipo, descubierto por mi hermano, abunda más en las zonas siguientes. Posee talla mediana, forma globulosa ó en huso, y dendritas generalmente descendentes y fuertemente espinosas. Pero lo más singular consiste en que

el axon, que brota de lo alto del cuerpo, marcha, desde luego, hacia afuera, traza después un arco, del cual emana una colateral ascendente arborizada en la capa 7.^a (plexo óptico más profundo), y finalmente baja otra vez para ingresar en la substancia blanca profunda. Este notable corpúsculo constituye un buen ejemplo de la ley varias veces mentada, de la *economía de trayecto de las colaterales iniciales* (fig. 475, J).

Mi hermano cita todavía en la capa 11.^a, diversos tipos de células de axon corto ascendente.

12.^a Capa. — Es plexiforme y resulta del entretrejimiento de las dendritas basilares de las células de cayado, gangliónicas y de axon ascendente, con numerosas colaterales nerviosas nacidas de axones de paso. En ellas habitan también células nerviosas que, en sentir de mi hermano, no difieren de las alojadas en las dos capas precedentes.

Formación profunda. — Las capas siguientes (13 y 14) corresponden á la gran zona de fibras transversales (célulo-fibrilar) del tubérculo anterior de los mamíferos. Esta es la parte menos variada en la serie animal, tanto en lo relativo á la posición, como á la morfología de las células. En cuanto á la zona 15, representa un rudimento de la substancia gris central de los mamíferos.

13.^a Capa. — El examen de esta capa en los preparados al carmín ó hematoxilina, permite ya descubrir la existencia de multitud de células voluminosas, triangulares ó estrelladas que recuerdan en un todo los robustos elementos de la zoza de fibras horizontales del tubérculo cuadrigémino anterior de los mamíferos. Entre ellas aparece un plexo muy rico de fibras meduladas en su mayor parte radiales (fig. 479).

El método de Golgi revela que los citados corpúsculos (que designaremos *células ganglionares grandes*), carecen de orientación determinada y afectan figura muy variable, piramidal triangular ú ovoidea. De los ángulos del soma brotan robustas y largas dendritas divergentes, repetidamente dicotomizadas, y cuyas ramas más altas pueden invadir la formación retiniana, constituyendo á menudo, según ha observado mi hermano, arborizaciones ó penachos aplanados en contacto con las fibras ópticas. El axon nace, por lo común, de la parte inferior del soma, y acodándose luego, se continúa con un tubo horizontal de la capa medular profunda.

En esta zona habitan también el corpúsculo de axon arciforme descubierto por mi hermano y descrito en la zona undécima.

14.^a Capa (*zona medular ó de las fibras nerviosas profundas*). — Corresponde á la cuarta zona ó de *fibras horizontales* del tubérculo proximal de los mamíferos y viene á ser el paradero general de todos los axones largos nacidos de las células del techo óptico. En los preparados de Weigert-Pal (fig. 473, XIV), se reconoce que la mayoría de estas fibras son espesas y se continúan por acodamiento con tubos descendentes. El cromato de plata nos enseña que la continuación de los axones verticales

con dichas fibras horizontales, se efectúa á menudo por división en T, y además, que del curso de estas últimas brotan tal cual colateral ascendente arborizada en las zonas grises superpuestas (fig. 478, b).

Un análisis cuidadoso del origen y curso de los tubos de la zona decimacuarta, muestra dos órdenes de conductores: 1.º *Fibras eferentes* ya citadas, sumamente numerosas, nacidas en los elementos del techo óptico y engendradoras de una robustísima vía refleja, en gran parte descendente y en un todo comparable á la vía óptica refleja del tubérculo cuadri-

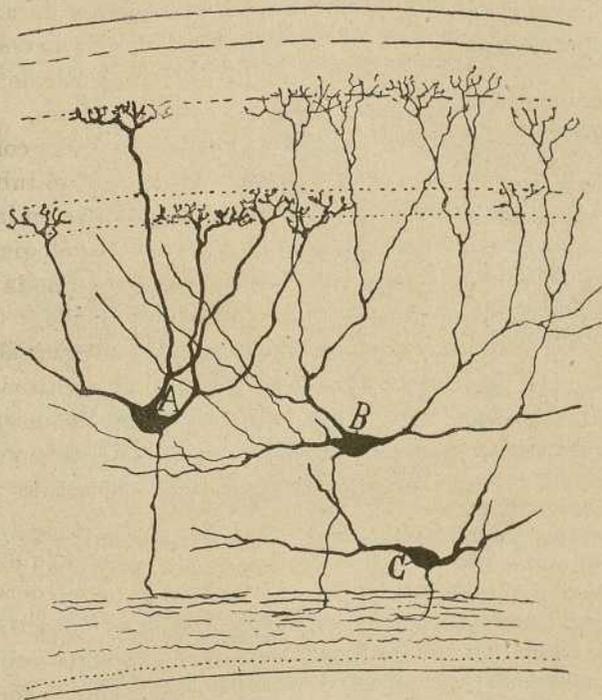


Fig. 479. — A, célula ganglionar de ramas gruesas; B, célula ganglionar de ramitas finas; C, célula de idéntica clase de la capa decimatercera.

gémino anterior (fascículo *tecto-espinal* de Edinger y otras vías); y 2.º *fibras aferentes* nacidas en otros centros nerviosos y terminadas libremente en las capas grises del techo óptico.

1.º *Fibras eferentes*. — En nuestro trabajo sobre la estructura del lóbulo óptico, no nos fué dable fijar el origen y paradero de las fibras centripetas, ni determinar las corrientes eferentes del centro que nos ocupa; mi hermano, que ha consagrado varios años de improbables trabajos á tan difíciles cuestiones, ha logrado avanzar no poco esta cuestión con sus observaciones en el embrión de pollo. En su sentir, las fibras centrifugas se clasifican en: a) Conductores espesos, emanados de las grandes células

gangliónicas de la capa 13 y precedentes (células estrelladas ó triangulares grandes desorientadas), los cuales marchan hacia afuera y se incorporan á la comisura de Gudden, sin relacionarse con el ganglio del itmo, bulbo y comisura posterior. Como la comisura de Gudden suministra colaterales al foco redondo del tálamo, y de este foco nace una vía (fascículo *strio-talámico* de Edinger) que se remonta al cerebro, los mencionados conductores podrian representar una vía óptica central. *b*) Conductores de las células de cayado que, después de emitir gruesas colaterales para el *ganglio del itmo* y de adelgazarse mucho, descienden al bulbo raquídeo. *c*) Conductores nacidos de las células piramidales (algunos corpúsculos de las capas 8.^a y 9.^a), y destinados en parte á la comisura posterior, en parte al fascículo *tecto-espinal* de Edinger.

2.º *Fibras aferentes.*

— Son de dos especies: fibras difusamente arborizadas, y fibras terminadas en pinceles ó escobas.

a) Las primeras, descubiertas por nosotros, son conductores espesos ascendentes, que se ramifican prolijamente en las capas medias y su superficiales del techo óptico, y acaban por ramillas finas varicosas y flexuosas, á veces por verdaderos penachos delicados, incorporados á las zonas plexiformes de la formación retiniana, y especialmente al existente en la capa 7.^a Mediante estas fibras

pueden ser influidas, acaso por corrientes de origen central, las articulaciones óptico-protoplásmicas (fig. 488, K).

b) Las segundas, ó fibras terminadas por escobas, engendran un tipo muy singular de arborizaciones nerviosas. Trátase de axones robustísimos, los más espesos de todo el lóbulo óptico, los cuales suben sin ramificarse hasta la capa 10.^a, forman en ésta un espesamiento triangular, ovoideo ó semilunar, erizado de hebras cortas y sedosas, y se descomponen á seguida en una arborización en forma de pincel ó escoba, cuyas ramas paralelas suben hasta la zona primera, engendrando con sus ramas secundarias y terciarias un plexo tan insólito, que no tiene par en

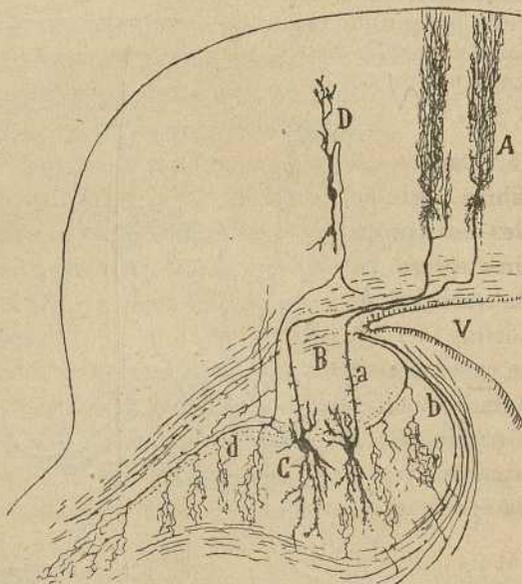


Fig. 480.—Ganglio del itmo y techo óptico de un gorrion. — A, arborización nerviosa terminal en el techo óptico, procedente de los corpúsculos del itmo; D, célula en cayado, cuyo cilindro eje se ramifica en el ganglio del itmo; C, célula grande de la región inferior de este ganglio; *a*, espinas colaterales de la porción inicial del axon durante su paso por el ganglio B; *b*, *d*, colaterales para el foco inferior del núcleo del itmo emanadas de fibras llegadas del techo.

ninguna provincia de los centros nerviosos. Dentro de tan tupida arborización, véanse huecos en donde se alojan todas las células nerviosas de la formación retiniana y algunas de las capas subyacentes inmediatas (según mi hermano, las células de axon periférico destinado á la retina).

Las citadas arborizaciones en escoba fueron descubiertas por nosotros; pero sorprendiéronnos tanto el grosor inusitado de las fibras de origen, el espesamiento protoplásmico del arranque de la arborización y la forma extravagante de ésta, que no nos atrevimos á reputarlas de naturaleza nerviosa. Más adelante, Ris demostró que tales fibras se continúan constantemente con recios axones de la capa medular profunda (1), y últimamente mi hermano, después de profundas y porfiadísimas pesquisas, ha logrado probar que estos conductores representan los axones del foco *inferior del ganglio del itsmo*, es decir, de un foco de células gigantes emplazado por debajo de la substancia blanca profunda del techo (fig. 480, C, y 488, L).

15.^a **Capa.**—De aspecto finamente granuloso, carece casi por completo de fibras meduladas y exhibe algunas células nerviosas, la mayoría de las cuales nos han parecido corpúsculos gangliónicos dislocados de la zona décimatercera. Mi hermano ha impregnado también algunos elementos de la variedad de axon ansiforme (véase capa 11.^a, tipo *d*) provistos de dendritas fuertemente espinosas y en gran parte horizontales. Esta zona debe considerarse como la representación de la substancia gris central del tubérculo cuadrigémino anterior de los mamíferos (fig. 475, K, R).

Finalmente, limitando la cavidad ventricular inmediata, hállanse los cuerpos de las células epiteliales, cuyas expansiones radiales se prolongan en la época embrionaria hasta la superficie periférica.

Lóbulo óptico de los reptiles.—Las investigaciones de mi hermano nos enseñan que existe gran semejanza estructural entre el lóbulo óptico de los reptiles y el de las aves. Como en éstas, diferéncianse 14 capas concéntricas, formadas de empalizadas celulares y plexos de conexión.

Los tipos morfológicos de las neuronas yacentes en cada capa, reproducen también con leves variantes los de las aves; y asimismo, las fibras del nervio óptico engendran en la periferia cuatro pisos de arborizaciones libres, en relación con los tallos y penachos terminales de las células subyacentes.

Una disposición nueva comienza á presentarse al descender de las aves á los reptiles. Los cuerpos de algunas células de axon arqueado, los de los corpúsculos de cilindro-eje centrifugo corto y largo y otros muchos, no residen ya en las capas intermedias del techo óptico, sino que descenden, para colocarse por debajo de la zona de las fibras meduladas profundas. Por virtud de esta emigración hacia adentro, se han empobrecido las zonas celulares externas, y se han formado cerca del ventrículo, dos ó tres hileras de corpúsculos apretados y semejantes en aspecto, en los preparados al carmin, á los granos de la retina. Al objeto de que las

(1) Ris: Ueber den Bau des Lobus opticus der Vögel, 1898.

(2) P. Ramón: Adiciones á nuestros trabajos sobre los centros ópticos de las aves. *Rev. trim. micrográfica*. Tomo IV, 1899.

dendritas basilares puedan relacionarse con las colaterales que descienden de las zonas medias y superiores, fórmanse entre los granos ó cuerpos neuronales fajas concéntricas de articulación, cuya regularidad recuerda las zonas plexiformes de dicha membrana (fig. 481). La misma disposición estratificada se advierte en las ramificaciones terminales del tallo radial, las cuales se conexionan periféricamente con los tres pisos de arborizaciones retinianas. Tales ramillas dendríticas transversales (figura 481, B) para las capas 10, 12 y 14, son muy varicosas, cortas y semejan por su modo de arborizarse á las ramas de la placa motriz.

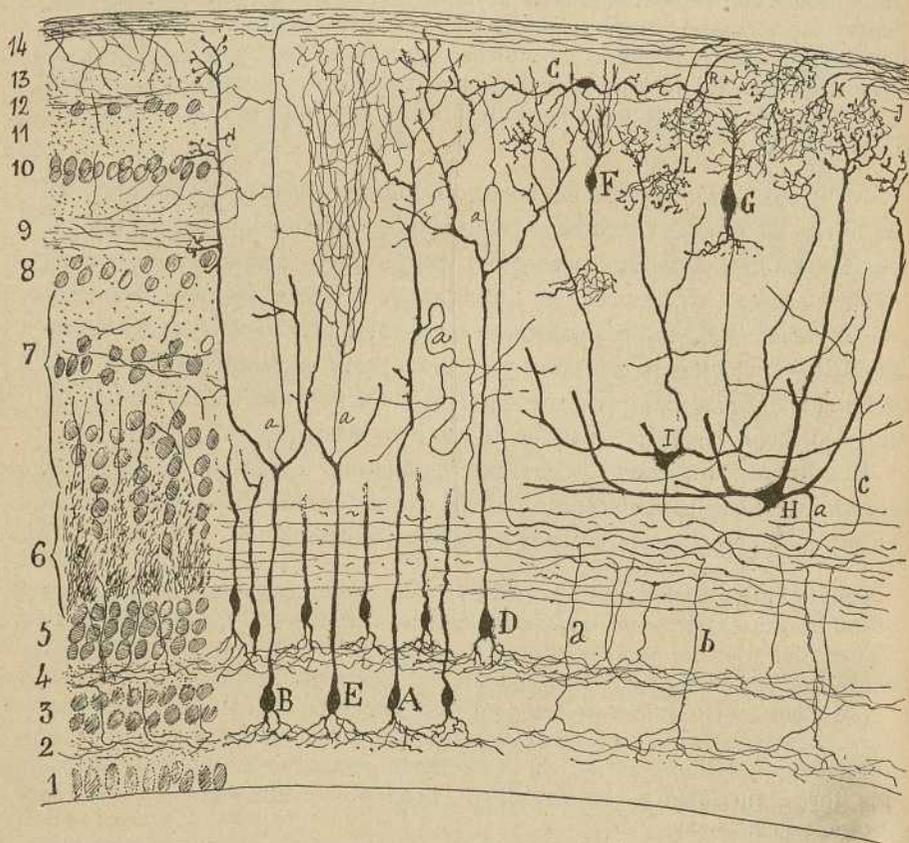


Fig. 481 —Segmento del lóbulo óptico de un reptil. La porción izquierda de la figura presenta las 14 capas que pueden distinguirse en las preparaciones al carmín y en las teñidas por el procedimiento de Weigert Pal. — A, célula con cilindro-eje en cayado; B y E, células de cilindro-eje ascendente; H, células gangliónicas. Los números del margen expresan el orden y nombre de los estratos.

Por el contrario, otras células, singularmente los grandes corpúsculos gangliónicos de la zona 12 y 13 de las aves, han variado poco de forma y situación, advirtiéndose tan sólo (y este es un detalle interesante) que los cabos periféricos de sus dendritas se resuelven en un penacho varicoso de ramas cortas, que contraen íntimo contacto con las arborizaciones ópticas (fig. 481, H, I).

Estos elementos robustos, que poseen numerosas y extensas dendritas

ascendentes, residen en los reptiles en plano más exterior, en la zona sexta y séptima, es decir, encima de la capa de las fibras nerviosas meduladas profundas. Entre ellos, existe un tipo descubierto por mi hermano, y notable por el extraordinario número de sus penachos periféricos, constitutivos de un plexo horizontal tupido (fig. 481, I, H).

Finalmente aparecen también sin grandes mudanzas las células horizontales de las capas externas (fig. 481, C), los tipos piramidales gruesos de las zonas sexta y octava del lóbulo de las aves (fig. 481, G), los corpúsculos de axon corto descendente (fig. 482, H) y ciertas células de ca-

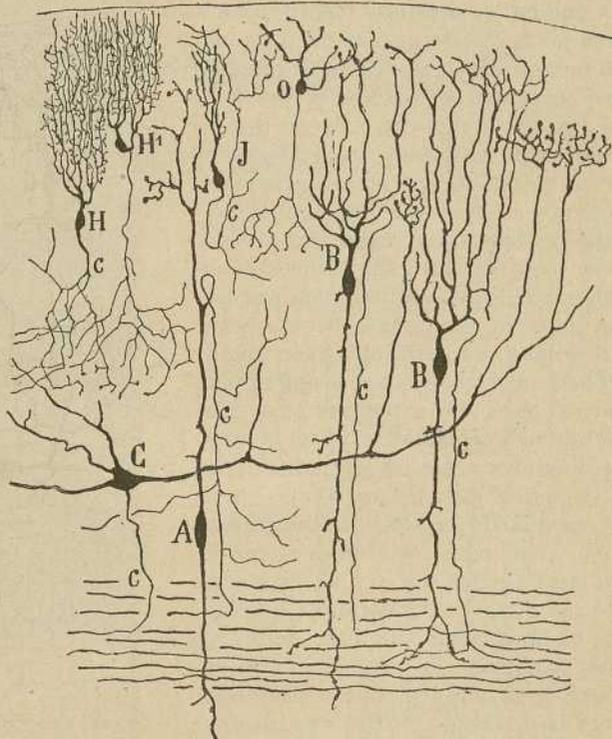


Fig. 482. — Diversos tipos celulares del lóbulo óptico del camaleón. — A, célula en cayado de larga expansión radial; BB, células en cayado de expansión radial rápidamente dividida; C, célula empenachada con cilindro-eje central del estrato profundo de la zona 7.^a; H, células con cilindro eje arborizado, las cuales habitan en las zonas 20.^a y 11.^a; J, célula de expansión nerviosa ascendente y arborizada en la zona 13.^a; O, pequeños corpúsculos de cilindro eje descendente de la zona 13.^a. La letra c, marca las expansiones funcionales.

yado, esto es, elementos cuyo axon nacido de una dendrita, se dobla en semicírculo y continúa con la substancia blanca. Este último tipo difiere de las células de cayado residente en los pisos inferiores, en que su dendrita inferior no forma penacho ni se extiende por los plexos protoplásmicos subventriculares, y en que la ramificación dendrítica periférica (fig. 482, B), forma un sólo penacho extendido difusamente por la formación retiniana.

No pudiendo entrar aquí en minucias sobre la organización del lóbulo

óptico de los reptiles, remitimos al lector que quiera profundizar el tema á las detalladas descripciones de mi hermano (1) y á las no menos valiosas de Edinger (2) y Neumayer (3). Aquí nos limitamos á reproducir algunas de las figuras dibujadas por el histólogo de Zaragoza, que es quien ha recogido datos más precisos sobre la morfología de las especies celulares y sobre el modo de terminación de las fibras ópticas (fig. 481, J).

Lóbulo óptico de los batracios. — En estos vertebrados, el movimiento de emigración de las células hacia lo profundo se ha acentuado todavía más que en los reptiles, llegando ya á cuatro ó cinco las zonas de granos profundos y á tres por lo menos los plexos lineales intercalares. Tales corpúsculos dislocados pertenecen, como se verá en la fig. 484, A, D, al tipo de cayado, al de axon retiniano ó periférico, al de axon corto ascendente y á otras variedades de elementos que en las aves moran por encima de la capa de las fibras medulares profundas. Hasta los corpúsculos gangliónicos grandes han comenzado á descender, instalándose, por lo menos en parte, por debajo de esta zona.

Las fibras ópticas caminan, en parte, superficiales, en parte más profundas, y engendran también varios pisos de arborizaciones más simples, varicosas y aplastadas en el sentido de las zonas celulares, que las correspondientes de aves y reptiles (fig. 484, a, b, c).

Por consecuencia de la aludida emigración hacia adentro, casi todos los axones nacen de los tallos radiales periféricos, y á veces á gran distancia de las zonas, circunstancia que impide á veces el fácil reconocimiento de dichos cilindros-ejes. Además, la posición relativamente extensa de la capa medular profunda, ha modificado la dirección de las expansiones funcionales. Así, en las células de cayado (A, B), el arco del axon resulta aquí poco acentuado, porque el plano de los tubos mielínicos profundos, hállase á corta distancia del punto de emergencia de aquél. De la parte culminante del arco ó de su proximidad, brota siempre aquella colateral inicial ramificada en zonas relativamente superficiales. Las únicas células cuyo axon no sufre apenas variaciones de curso, son las gangliónicas gigantes. En la fig. 484, tomada

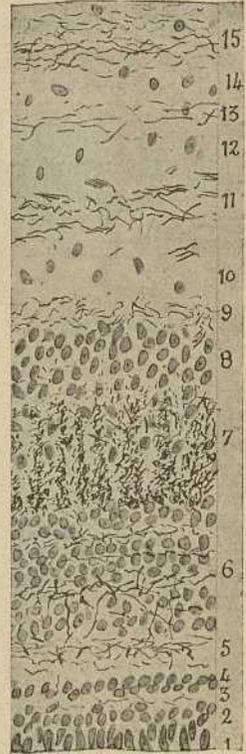


Fig. 483. — Corte frontal del lóbulo óptico de la rana. Método de Weigert-Pal y carmin. Los números marcan los de las zonas, á partir del epéndimo.

(1) *Pedro Ramón*: El encéfalo de los reptiles. Zaragoza, 1891. El encéfalo del camaleón. *Revista Trimestral micrográfica*, tomo I, 1896.

(2) *Edinger*: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Neue Studien über das Zwischenhirn der Reptilien. *Frankfurt. a. Mein.*, 1899.

(3) *Neumayer*: Die Grosshirnrinde der niederen Vertebraten. *Am. d. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München*, H. I, 1895.

del trabajo de mi hermano, presentamos el conjunto de la estructura del lóbulo óptico de la rana. Las fibras meduladas aparecen en la fig. 483.

En aquel dibujo aparece también un corpúsculo epitelial & ependimal (F), que consta de un soma ovoideo emplazado en la zona primera, de una expansión radial que cruza las capas intermedias, abandonando apéndices colaterales, complicadamente ramificados, para los plexos de

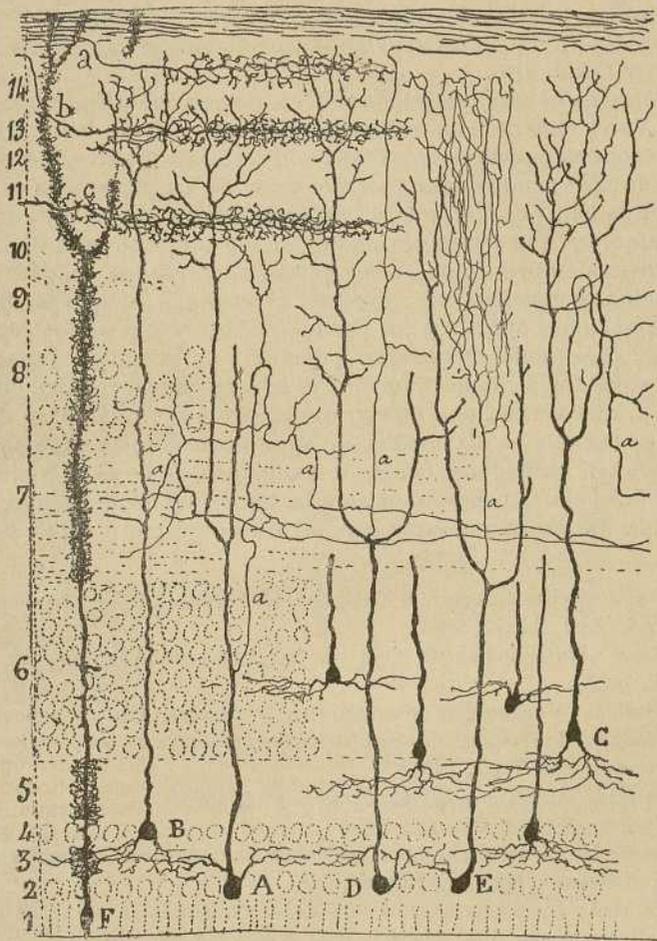


Fig. 484. — Corte del techo óptico de la rana (tomada de preparaciones de P. Ramón). Los números señalan el de las capas, á comenzar por la profunda ó epitelial. — *a*, *b*, *c*, arborizaciones de fibras ópticas ó llegadas de la retina; A, B, C, tipos de células de cayado; D, células de axon periférico; E, otra de axon corto.

fibras nerviosas, y de un penacho terminal, cuyas ramas rematan por conos en la superficie del techo óptico. Tipos semejantes de células epitelias constituyen también el único armazón neuróglia del lóbulo óptico de peces y reptiles, según han demostrado Retzius, mi hermano, Cl. Sala y otros (fig. 484, F).

El lóbulo óptico de los batracios ha sido poco explorado. Debemos mencionar, empero, como trabajos fundamentales sobre este punto, el de Bellonci (1), efectuado por el método de Exner, las Monografías de Edinger (2), y por lo que respecta á la fina textura, las investigaciones de mi hermano (3) y de Wlassak (4).

Lóbulo óptico de los peces.—Este centro ha sido más explorado que el de los reptiles y batracios. Sólo con el método de Golgi, han trabajado en él Fusari (5), mi hermano (6), van Gehuchten (7), Neumayer (8), Mirto (9) y Catois (10).

El número de capas, que Stieda y Fisch fijan en ocho, Fusari y Neumayer en siete, Van Gehuchten en tres, sería para mi hermano de diez, las cuales no corresponden exactamente á las de los reptiles y batracios, por consecuencia de las variantes que la dislocación de los somas y la emigración de las fibras han producido en el aspecto general de la substancia gris. Pero cualquiera que sea la variación del aspecto y número de las zonas, reconócense siempre, como en los demás vertebrados, cuatro formaciones principales concéntricas: externa ó retiniana, donde se despliegan las arborizaciones ópticas y los penachos dendríticos de las células subyacentes; substancia gris media, poblada de corpúsculos menudos y medianos; substancia blanca interna, donde se concentran las fibras centripetas y, finalmente, una faja granular profunda, donde se alojan los cuerpos de las células dislocadas (de axon arqueado, de axon ascendente largo, de axon ascendente corto, de axon ansiforme, gangliónicas, etc.).

Una diferencia importante salta á la vista cuando se compara un corte de techo óptico de teleósteo con otro de batracio ó reptil; mientras

(1) *Bellonci*: Ueber die centrale Endigung des Opticus bei Vertebraten. *Zeitschr. f. Wissensch. Zool.* Bd. 47, 1888.

(2) *Edinger*: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirnes. Frankfurt, 1892.

Véase también: Vorlesungen ueber den Bau der nervösen Centralorgane, &, 2 Auf.

(3) *P. Ramón*: Investigaciones de histología comparada en los centros ópticos de distintos vertebrados. Tesis, 1890.

Véase también: *Bibliographie Anatomique*, nº 6, 1896.

(4) *Wlassak*: *Arch. f. Physiol.*, 1893.

(5) *Fusari*: Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirn des Teleostier. Intern. Monatschr. f. Histol u. Physiol, 1887.

(6) *P. Ramón*: Investigaciones de histología comparada en los centros de la visión de distintos vertebrados. Madrid, 1890. Véase también: El lóbulo óptico de los peces. *Rev. trim. microgr.* Tomo IV, 1899.

(7) *Van Gehuchten*: Contribution à l'étude du Systeme nerveux des Teleosteens. *La Cellule*, tom. X, 2 fasc., 1893.

(8) *Neumayer*: Histologische Untersuchungen uber feineren Bau des Centralnervensystems von Esox Lucius. &. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd., 44.

(9) *Mirto*: Sulla fina Anatomia del Tetto ottico dei pesci telostei é sull origine reale del nervo ottico. *Rev. sperimentale di Freniatria e med. legale*, vol. 21, fasciulo I, 1890.

(10) *Catois*: Recherches sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encephale des poissons, 1901.

que en éstos la zona de fibras meduladas profundas hállase muy alta, en los peces reside mucho más cerca del ventrículo, con lo que el estrato de los granos ó somas de las células dislocadas ha sufrido una gran reducción. Además, este macizo de granos carece de los plexos protoplásmicos escalonados tan característicos de los batracios y reptiles (figura 485, A, B, C).

Resulta, pues, que ha descendido en general el número de los elementos nerviosos, y que, paralelamente á esta disminución cuantitativa, la morfología de las células ha experimentado simplificaciones notables. Por ejemplo, las células en cayado, de axon periférico, ansiforme, etc., poseen todas un soma piriforme que recuerda el de los neuroblastos (D, C). La única expansión existente es radial, marcha hacia afuera y emite un

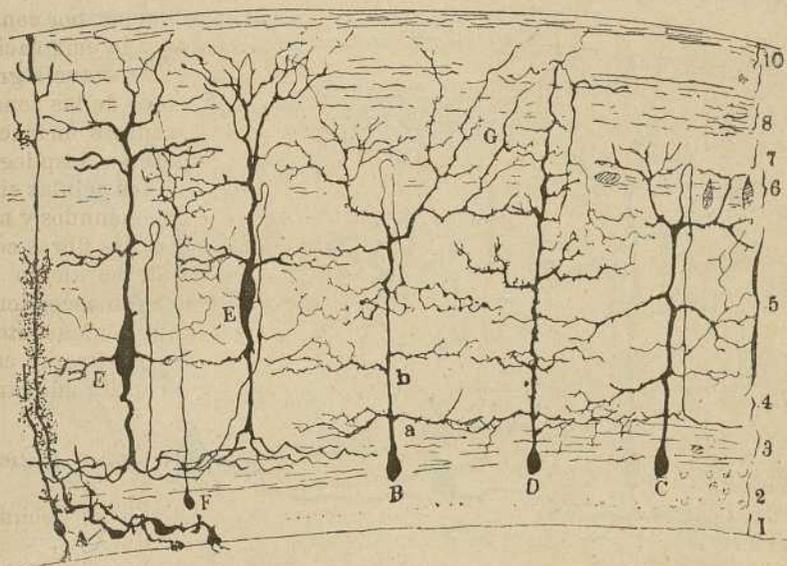


Fig. 485. — Techo óptico del *B. fluviatilis*: 1.^a, capa epitelial; 2.^a, capa de la substancia gris central; 3.^a, capa de la substancia blanca profunda; 4.^a, substancia gris media; 5.^a, capa plexiforme grande; 6.^a, capa de los corpúsculos fusiformes y de las fibras ópticas profundas; 7.^a, capa plexiforme profunda de la región retiniana; 8.^a, capa media de las fibras ópticas; 9.^a, capa plexiforme superficial de la región retiniana; 10.^a, capa cortical de las fibras ópticas. A, células epiteliales; B, célula de cilindro-eje arqueado; C, célula de cilindro-eje en cayado; D, célula de cilindro-eje retiniano; E, E, corpúsculos grandes en cayado de la capa quinta; F, célula sin cilindro-eje.

axon largo ó corto, que procede siempre á gran distancia del cuerpo celular. La dirección y disposición final de este axon es el único criterio susceptible de cualificar á las células, entre las cuales, *mutatis mutandis*, cabe reconocer, según ha hecho notar mi hermano, los mismos tipos fundamentales del lóbulo óptico de los reptiles y aves. Otra consecuencia de la posición muy profunda de los somas, es que las dendritas basilares no proceden ahora del polo inferior de éstos, sino del trayecto inicial del tallo protoplásmico radial; de donde resulta que las estrias plexiformes ó planos de conexión, situados en los reptiles y batracios en el espesor de la formación de granos, corresponden en los peces por encima de la

substancia blanca profunda y debajo de la capa de los corpúsculos gangliónicos grandes (fig. 485, *a*, *b*).

Las arborizaciones del nervio óptico mantienen la disposición en pisos superpuestos, y aquí también se acentúa el aplanamiento de las mismas, cuyas ramillas secundarias se extienden á grandes distancias. Los tubos nerviosos de que provienen no yacen todos en la superficie lobular, como en las aves, sino que engendran tres planos de substancia blanca, separados por dos fajas plexiformes. De estas tres fajas de tubos ópticos, la más espesa es la intermedia, á la cual va á parar la mayoría de las fibras del *tractus óptico*. Según mi hermano, en estas zonas blancas penetrarían también los axones centrifugos nacidos en el lóbulo, y además conductores de *torus longitudinalis*, que L. Sala hace llegar al nervio óptico (figura 485, 10, 8, 6).

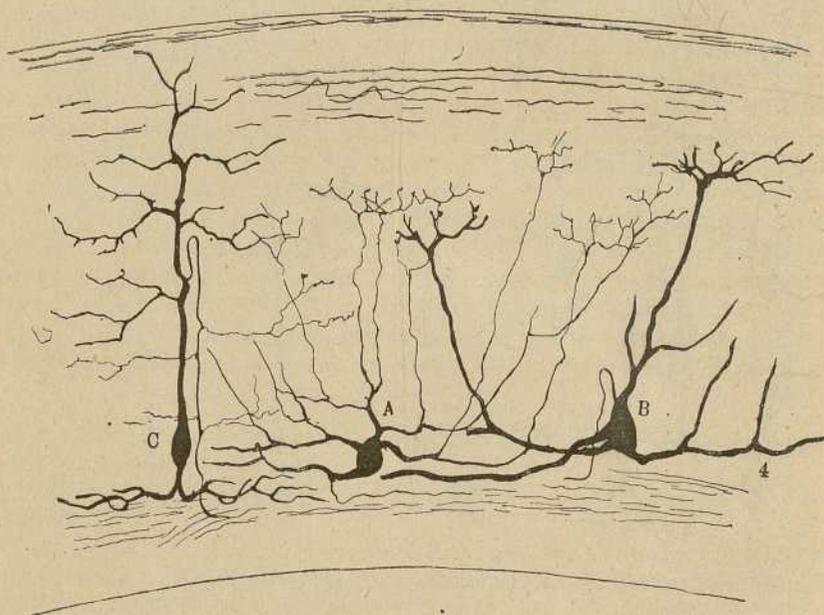


Fig. 486.—Corpúsculos nerviosos de la capa cuarta.—A, célula ganglionar de la primera variedad, con expansiones protoplasmáticas delgadas, distribuidas á distintas alturas del techo; B, célula ganglionar de la segunda variedad con ramas protoplasmáticas gruesas; C, célula grande con cilindro-eje en cayado. (*B. fluviatilis*).

En fin, en los plexos formados por las arborizaciones retinianas, concurren las dendritas y penachos terminales de casi todos los corpúsculos del techo óptico. Los penachos de las pirámides y de los corpúsculos fusiformes de axon corto y otros tipos, habitantes en las zonas medias y externas del lóbulo (zonas 6.^a, 7.^a, 8.^a y 9.^a de P. Ramón), contraen relaciones preferentes con el primer piso de ramificaciones ópticas; mientras que los penachos y ramas dendríticas altas de los corpúsculos ganglionares gigantes, células de cayado, elementos de axon periférico, etc., neuronas todas residentes encima ó debajo de la zona medular profunda (capas 2.^a, 4.^a y 5.^a de P. Ramón), se relacionan con el piso segundo ó principal de las arborizaciones ópticas.

No pudiendo entrar aquí en la exposición de más pormenores, remitimos al lector que quiera ahondar en la organización de los centros ópticos de los peces, á las memorias de Van Gehuchten, Neumayer, Sala, Mirto, y sobre todo á la de mi hermano, que es hasta hoy quien ha puesto más tiempo y más paciencia en sus análisis. Como muestra de las variaciones morfológicas de los tipos celulares y de la desviación ocurrida en las proporciones relativas de las capas, reproducimos aquí algunas figuras tomadas de las Monografías del último autor citado.

Consideraciones generales sobre la estructura y fisiologismo del lóbuló óptico y tubérculo cuadrigémimo anterior.—Del análisis precedente pueden sacarse algunas conclusiones morfológicas y fisiológicas que vamos á resumir brevemente.

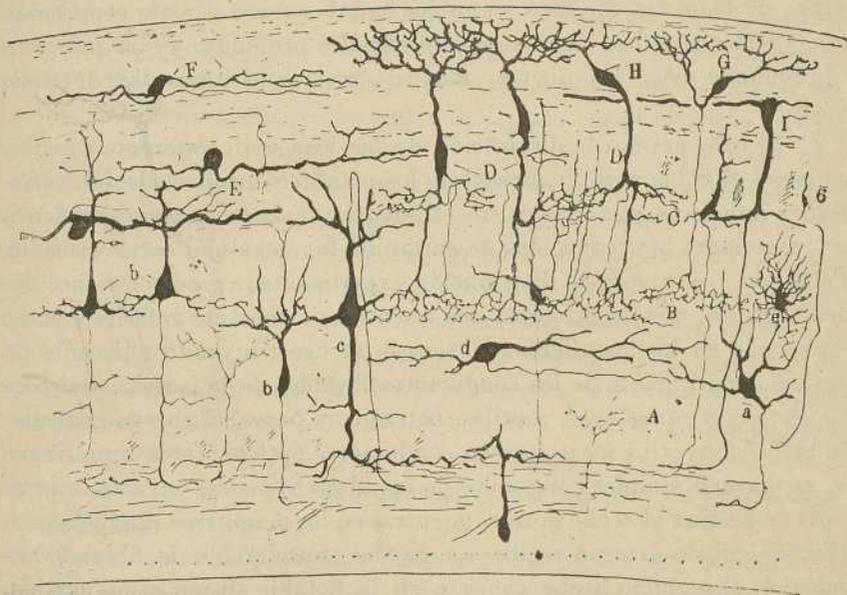


Fig. 487. — A, región inferior de la capa quinta; B, región media de la misma y plexo central de la misma; C, región superior de la misma capa formada principalmente por ramitos protoplásmicos de los corpúsculos fusiformes; a, célula ganglionar de esta capa; bb, corpúsculos piramidales de cilindro-eje central; c, célula de cayado con ramas protoplásmicas para el plexo central; d, célula tangencial de la capa quinta; e, célula estelar de pequeño tamaño. (*B. fluviatilis*).

1.^a Es la primera, la unidad estructural de los tubérculos cuadrigémimos en la serie animal. En efecto, tanto en los mamíferos como en los vertebrados inferiores, contiene la corteza del techo óptico dos planos de fibras nerviosas y dos anillos neuronales.

Los planos nerviosos son : el de las fibras aferentes ú ópticas y el de los tubos profundos ó de los axones nacidos en el techo y prolongados

con las vías reflejas. Para abreviar, llamaremos al primer sistema de fibras: *vía óptica aferente*, y al segundo: *vía óptica refleja ó centrífuga*.

Los dos anillos neuronales son: *a*) el de las células pequeñas y medianas (fusiformes, globulosas, de axon largo y corto), colocado precisamente en el paraje donde residen las arborizaciones libres de la vía óptica aferente; *b*) el formado por los corpúsculos gangliónicos gigantes y células de la substancia gris central. Estos dos anillos celulares sólo en parte se hallan superpuestos, toda vez que en su mayoría dan origen á los axones largos constitutivos de la vía óptica refleja, desde la cual abordan quizá órganos distintos. Pero como un cierto número de elementos de la formación retiniana poseen axon corto conexasiónado en diversos niveles con las dendritas de la formación celular profunda, resulta que en el lóbulo óptico, como en el cerebelo y cerebro, la excitación visual arribada á dicho foco sigue dos caminos: uno directo constituido por la neurona refleja de la zona superficial ó profunda, y otro indirecto representado por esta última, más el corpúsculo intercalar de axon corto.

2.^a Si comparamos la disposición de las vías óptica-aferente y refleja así como el doble anillo neuronal de los mamíferos, con el de los vertebrados inferiores, advertimos tres diferencias que quizá correspondan á las variaciones bien conocidas de gerarquía funcional del cerebro medio. Tales son: *a*) la notable disminución experimentada por la corriente óptica aferente, que de principal que es en los vertebrados inferiores se ha convertido en los mamíferos en accesoria, constituyendo solamente un pequeño contingente de los conductores llegados de la retina; y si bien es cierto que en las aves, reptiles, batracios y peces, el cuerpo geniculado talámico y otros focos reciben conductores ópticos, éstos representan en su mayoría simples colaterales de las fibras visuales, cuyo tallo principal se destina al techo óptico, mientras en los mamíferos el citado ganglio geniculado externo recibe un caudal considerable de fibras terminales; *b*) el segundo hecho consiste en la notable disminución que han tenido en los mamíferos las innumerables y variadísimas neuronas de axon corto, de la formación celular externa, y la desaparición ó diferenciación morfológica de los incontables tipos celulares de axon arqueado, de axon en asa, de axon centrífugo y otras categorías de corpúsculos de axon largo, cuya elegancia, variedad y multiplicidad de formas son una de las características del lóbulo óptico de los vertebrados inferiores. Puesto que en los mamíferos el lóbulo óptico ha perdido su cualidad de centro perceptivo, convirtiéndose en nuevo foco reflejo, razonable es conjeturar que las citadas células de axon corto y otras gerarquías de elementos que recuerdan mucho ciertos corpúsculos pequeños de la esfera cerebral visual del hombre, representan una de las condiciones anatómicas de la sensación visiva. Esta hipótesis adquiere más verosimilitud con-

siderando que los gruesos elementos de la formación celular profunda, aquellos de donde brota el grueso de las fibras reflejas, no han decrecido en los mamíferos, antes bien han aumentado en número y estatura.

Por todo lo cual es dable congeturar que el lóbulo óptico de los vertebrados inferiores viene á ser una mezcla y combinación del factor anatómico perceptivo y del factor anatómico reflejo; algo así como una superposición de los elementos de la fisura calcarina humana y de los del tubérculo cuadrigémimo proximal.

Bajo este aspecto sería curioso examinar comparativamente el foco cerebral visivo y el lóbulo óptico de ciertas aves en las cuales, según parecen acreditar los experimentos de Münk y Steiner, se ha iniciado ya la disociación del centro perceptivo y del centro reflejo.

Desde el punto de vista morfológico, no son menos valiosas las enseñanzas que arroja el foco que estudiamos. Nuestras investigaciones en las aves y las de Van Gehuchten, Fusari, Sala y Mirto y de mi hermano, recaídas en diversas clases de vertebrados, han puesto de manifiesto estos dos hechos sobre cuya transcendencia teórica hemos insistido más de una vez en el curso de nuestra obra.

1.º La forma y posición del soma son indiferentes y no pueden servir para definir ningún elemento. Células que en un vertebrado yacen encima de las fibras medulares profundas, en otros animales residen por debajo, sin que por ello se altere la cualidad esencial de la neurona, que consiste en las conexiones establecidas mediante el axon y dendritas.

2.º La figura del cuerpo celular y, por consiguiente, el modo de arranque y dirección de las dendritas son función de la situación de la neurona. Por ejemplo, las expansiones basilares dendríticas que en aves y reptiles parten del polo inferior del soma, dimanan en los batracios y sobre todo en los peces del tallo protoplásmico radial, y no son ya descendentes, sino horizontales.

3.º Los cambios de posición y dirección de las dendritas accesorias ó basilares, así como del soma, han inducido mudanzas correlativas en la situación de las arborizaciones nerviosas con quienes estas partes se conexionan. Así los plexos nerviosos residentes en batracios y reptiles cerca del ventrículo, y relacionados con dendritas basilares, se han dislocado en aves y peces hacia afuera, siguiendo la emigración de los somas y sus expansiones accesorias.

4.º A medida que avanza la evolución filogénica y ontogénica, sobrevienen dos mudanzas importantes: la emigración de las dendritas hacia el soma (particularidad que hemos notado ya en la médula espinal y en otros focos); y la huída hacia la periferia del mismo cuerpo celular, que abandona sucesivamente la porción subependimial donde vive durante su fase de célula germinal y neuroblasto.

5.º Las vías nerviosas centrales y las arborizaciones de fibras arriba-

das de otros centros, dislócanse también progresivamente huyendo de las zonas exteriores y colocándose en las más profundas. El emplazamiento superficial ó poco profundo de la substancia blanca de un centro nervioso representa, por lo tanto, una disposición primitiva y embrionaria.

6.º La referida dislocación del cuerpo celular ha suscitado concomitantemente una desviación del punto de arranque del axon, el cual, conforme se asciende en la escala animal, tiende á brotar más cerca del soma ó en el soma mismo, porque de este modo arriba más directamente á la substancia blanca central. Por este motivo, las células de cayado faltan ó son raras en los mamíferos. No obstante, ya hemos consignado nosotros que la ley de economía de trayecto del axon se combina también con otra ley varias veces aludida en capítulos anteriores, á saber: la del acortamiento de las colaterales iniciales. Ciertas curvas insólitas del axon, observables en aves, reptiles y hasta en mamíferos, dan testimonio de que esta ley ejerce primacía sobre los mismos principios económicos de que tan celosa se muestra la naturaleza en el modelamiento de las neuronas y vías nerviosas.

7.º Descartadas todas las mudanzas morfológicas exigidas por la ley de economía de espacio y por el estado evolutivo de las neuronas, es dable reconocer, según ha probado mi hermano en el lóbulo óptico de todos los vertebrados, varios tipos celulares constantes, que son, prescindiendo de los menos frecuentes: *a*), célula gangliónica gigante ó profunda; *b*), célula piramidal de axon largo; *c*), célula fusiforme de axon en forma de cayado; *d*), célula de axon periférico ó retiniano; *e*), célula de axon largo descendente y ansiforme; *f*), elemento de axon corto ascendente ó terminado en la formación retiniana; *g*), elemento de axon corto descendente arborizado en las zonas plexiformes inferiores; *h*), en fin, elementos horizontales, acaso de axon corto tangencial. Todos estos tipos, puesto que poseen conexiones constantes, deben representar unidades funcionales diversas, pero necesarias al mecanismo de la percepción y reflejismo visual en los vertebrados inferiores.

En el orden de las conexiones y del paso y dirección de las corrientes poco diremos aquí, toda vez que hemos aludido ya á este asunto en otros capítulos. Recordaremos solamente algunos hechos probados.

1.º Que las arborizaciones ópticas contraen relación de contacto con los tallos y penachos dendríticos de las células del techo óptico.

2.º Que esta conexión no es individual, es decir, de célula á célula, sino de una fibra á varias células (ley de la avalancha de conducción).

3.º Que el establecimiento de pisos separados de arborizaciones ópticas responde al propósito de establecer conexiones especiales con grupos isodinámicos de neuronas tectales.

4.º Que conforme ha probado mi hermano, el grado de dispersión de la corriente aferente es variable, habiendo células que se conexionan ex-

clusivamente con una arborización óptica (¿de la foseta central?); y células que parecen entrar en contacto con varios pisos de arborizaciones (¿vienen éstas de la región retiniana periférica ó de la visión indirecta?)

5.º Que la corriente óptica llega á las células ganglionares, á las de

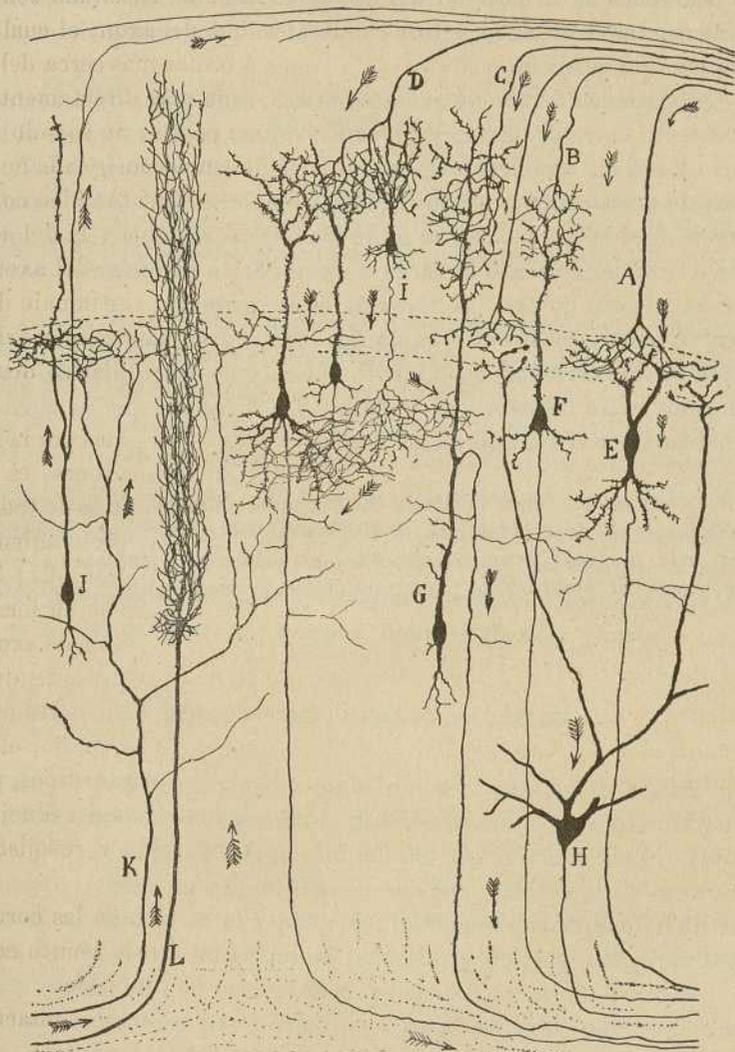


Fig. 488. — Esquema de las principales articulaciones neuronales del lóbulo óptico de las aves. Las flechas marcan el sentido de las corrientes. — A, B, C, D, fibras ópticas aferentes; E, F, células de axon largo; G, célula de cayado; J, célula de axon centrífugo; K, L, fibras centrífugas; H, corpúsculo ganglionar.

cayado, etc., ya directamente, ya por intermedio de una infinidad de corpúsculos de axon corto.

6.º Que cada célula de axon largo posee, según ha revelado mi her-

mano, tres órganos de absorción de corrientes : *a*), el penacho terminal por donde entra la excitación óptica ; *b*), las dendritas intermedias ó colaterales del tallo, que son el punto de afluencia de las corrientes ópticas indirectas (pues se conexionan con la arborización terminal descendente de las células de axon corto ; *c*), y las dendritas basilares que entran en contacto con las ramillas nerviosas colaterales de los axones descendentes ó de la vía óptica refleja.

7.º Que, además de las conexiones ópticas, cada plano de arborización ó de contacto entre dendritas y fibras nerviosas, posee como en el bulbo olfatorio y retina, ramificaciones terminales de fibras centrífugas (1), ó llegadas de otros centros nerviosos, fibras mediante las cuales, corrientes de origen interno pueden actuar sobre las citadas articulaciones, intensificando ó inhibiendo acaso la carga nerviosa de la articulación dendrítico-nerviosa (¿son, quizás, las fibras de la atención?)

Para terminar, mostramos en la fig. 488 un esquema de la marcha probable de las corrientes en el lóbulo óptico y de los principales enlaces establecidos entre las neuronas y fibras. La dirección de las corrientes está marcada por el sentido de las flechas.

(1) Recientes estudios en el tubérculo cuadrigémimo proximal nos han persuadido de que la mayoría y acaso la totalidad de las fibras aferentes que hemos descrito como *corriente óptica profunda*, terminada en cestas pericelulares, representa una vía centrífuga llegada del cerebro. Este punto será objeto de una próxima comunicación.

CAPITULO XXV

REGIÓN DE LA CALOTA Ó PORCIÓN INTERMEDIARIA DEL MESOCÉFALO

Focos motores oculares.—Núcleos tegmentales de Gudden (foco tegmental dorsal y foco tegmental ventral).—Focos del rafe (foco central superior de Bechterew y núcleo medio subacueductal).—Substancia gris central inferior.

La región de la calota comprende numerosos focos y vías endógenas y exógenas, cuya reunión y entretregimiento da á esta parte del cerebro medio una gran complicación. Los focos principales son : el *núcleo del patético*, el del *motor ocular común*, el de la *comisura posterior ó de Darshkewitz*, el *tegmental dorsal de Gudden*, el *tegmental ventral*, los *focos superior é inferior del rafe*, la *substancia gris central inferior* y el *núcleo rojo* ; las vías más importantes se llaman : el *fascículo longitudinal posterior*, el *pedúnculo cerebeloso superior*, los *lemniscos interno y externo*, la *vía central del trigémino*, el *fascículo descendente de Monakow*, el *haz de la calota del ganglio interpeduncular* y otros.

NÚCLEO DEL NERVIIO PATÉTICO

El *nervio patético* conocido también con el nombre de cuarto par, es un cordón exclusivamente motor, distribuido en el músculo oblicuo mayor del globo ocular. Emerge al nivel del borde lateral de la válvula de Wieussens y tiene su origen real en un foco esferoidal de neuronas de talla media, situado en el espesor del tubérculo cuadrigémino distal, por encima del fascículo longitudinal posterior y delante y algo por fuera de la línea sagital en que yace el *foco tegmental dorsal* de Gudden.

Cuando se estudia este núcleo en cortes sagitales del cerebro medio coloreados por el método de Nissl, se advierte que la masa nuclear del cuarto par es mucho más corta en sentido longitudinal que la del motor ocular común, del cual discrepa también por residir en un plano más externo. Por esta razón, los cortes sagitales que pasan por el centro del núcleo del tercer par no comprenden el foco del patético y al revés (fig. 495). Sin embargo, si los cortes pasan por el lado externo del núcleo del tercer par, ambos conglomerados celulares pueden verse en sólo un corte (fig. 490, A), en el cual se advierte que las pléyades más altas del

uno casi tocan las más bajas del otro. Como en todo ganglio motor, el del cuarto par comprende : las neuronas motrices, las fibras radiculares, las colaterales sensitivo-reflejas y las fibras piramidales.

Células.— Responden por completo al tipo motor y se parecen mucho á las residentes en el foco del motor ocular externo y facial. Como se

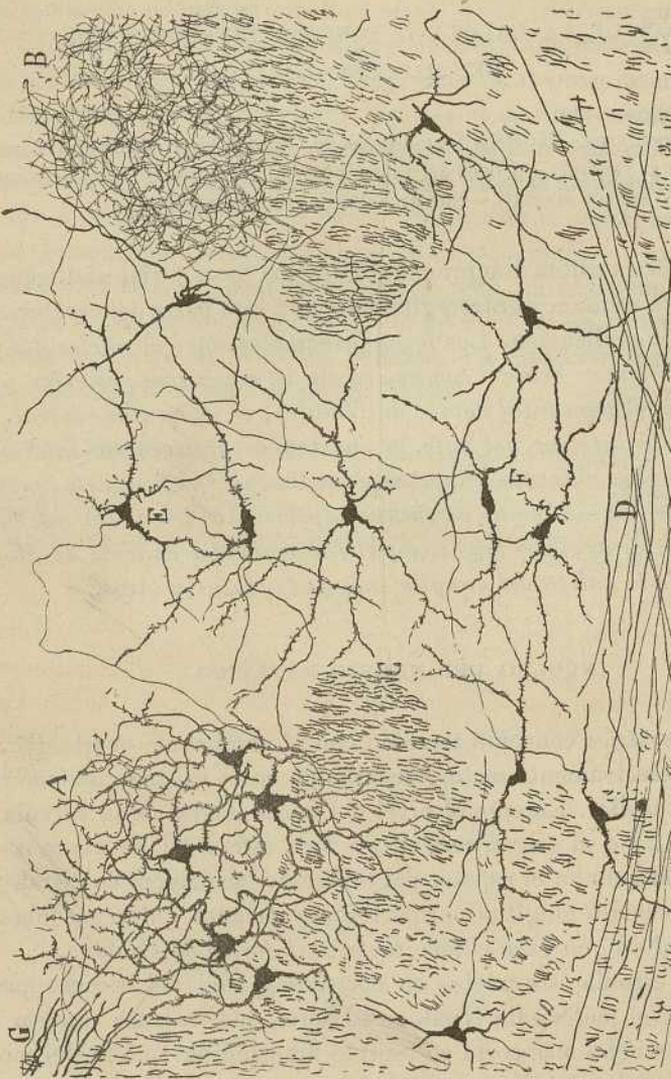


Fig. 489. — Corte frontal de los tubérculos cuadrigéminos (porción posterior) proximales del gato de pocos días. — A, células del foco del patético; B, plexo de colaterales de este núcleo; D, fibras cruzadas del pedunculo cerebeloso superior; E, células del foco subacueductal del rafe; F, células inferiores del rafe; G, radiculares del patético.

aprecia en la fig. 489, A, afectan todas figura estrellada, exhibiendo dendritas gruesas velludas, sumamente flexuosas y exclusivamente acomodadas dentro de una pléyade redondeada ú ovoidea. Algunos corpúsculos, particularmente los fronterizos del fascículo longitudinal poste-

rior, envían sus dendritas ventrales ó inferiores á los intersticios de éste. Pocas son las que marchan hacia afuera é ingresan en la porción vecina de la substancia gris central. El axon es grueso, nace indiferentemente de cualquier lado de la célula y marcha en tanta diversidad de direcciones y de manera tan flexuosa, que casi nunca se puede seguir hasta el cordón nervioso. Estudiando series de cortes, cabe, sin embargo, reconocer que tras un trayecto variable, las radicales acaban por congregarse en hacesillos laxos en el lado externo del núcleo, desde donde condensándose en un grueso manojo, suben contorneando la substancia reticular vecina hasta que, arribados no lejos de la raíz motriz descendente del trigémino, se tornan dorso-ventrales. En los cortes que pasan por detrás del foco del cuarto par y que comprenden el cabo superior del *núcleo tegmental dorsal* muéstrase el patético, seccionado de través (conejo, gato, perro), y emplazado en la frontera superior de dicha substancia reticular, de cuyos haces se distingue bien por el notable espesor de sus cilindros-ejes.

Marcha ulterior de las radicales.— El trayecto del nervio patético constituye uno de los casos más singulares de revuelta que nos ofrecen las vías nerviosas. Según es bien sabido, este cordón, después de marchar hacia afuera, conforme llevamos dicho, camina cierto trecho hacia atrás, tuerce en seguida hacia adentro, trazando un arco de concavidad interna, cruza luego casi transversalmente la línea media al nivel del vértice de la válvula de Wiussens y, finalmente, emerge por el lado opuesto de esta lámina blanca, del surco que la separa del pedúnculo cerebeloso superior. Creencia general es que las radicales patéticas se entrecruzan por completo, es decir, que no existen fibras homolaterales. En nuestros preparados del ratón, conejo y gato, coloreados por el método de Golgi, confírmase este dictamen. No obstante, van Gehuchten (1) admite la existencia de algunas pocas fibras directas, demostrables por el método de la cromatolisis.

El cruzamiento total ó casi total de las radicales del patético, legitima dos atributos negativos de las células de este foco, á saber: a) la ausencia de la comisura protoplásmica tan aparente en el foco del tercer par; y b) la falta de colaterales sensitivas cruzadas, asimismo numerosas en este último núcleo motor. No escasean ciertamente en el foco del cuarto par fibras transversales que cruzan el rafe y simulan, al emanar de la substancia blanca vecina, una decusación de colaterales; pero un examen atento de las mismas nos ha persuadido de que representan axones arciformes cruzados, nacidos en células limítrofes de la substancia

(1) *Van Gehuchten*: Recherches sur l'origine réelle des nerfs craniens I. Les nerfs moteurs oculaires. *Journal de Neurologie*, 1898.

— Véase también: De l'existence ou non existence de fibres croisées dans le tronc des nerfs moteurs. *Jour. de Neurol.*, 1899.

gris central inmediata, y particularmente en las residentes en un foco gris intermedio ó impar, que nosotros designamos *núcleo infra-acueductal del rafe* (fig. 489, E).

Colaterales reflejas. — Emanan, según demostraron Held y Kölliker, del fascículo longitudinal posterior y engendran dentro del foco un plexo de arborizaciones tupidas que rodean el soma de las células. La riqueza de este plexo terminal, aparece claramente en la fig. 489, B, donde se advierte también que las citadas colaterales provienen casi exclusiva-

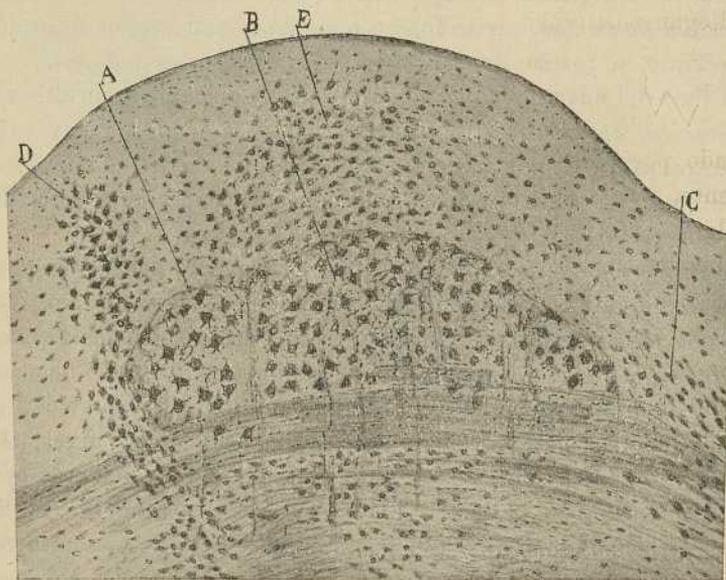


Fig. 490.—Corte sagital de los focos del patético y motor ocular común. Método de Nissl.—A, foco del patético; B, núcleo del motor común; C, núcleo de pequeñas células; D, un fragmento del foco del rafe; E, un conglomerado de substancia gris central situado encima del ganglio del tercer par.

mente de la porción externa del mencionado cordón nervioso longitudinal. Algunos haces de la substancia reticular blanca vecina, situados no lejos del emplazamiento del pedúnculo cerebeloso superior (antes de cruzarse), proveen también de finas colaterales á dicho foco. Consideramos posible que los fascículos de donde tales colaterales emanan, pertenezcan á la vía central del trigémino, cuya situación en el plano más superior de la calota ha sido fijado en el conejo por las investigaciones concordantes de Wallenberg (1) y van Gehuchten (2) (fig. 496, a).

(1) Wallenberg: Die secundäre Bahn des sensiblen Trigeminus. *Anat. Anzeiger*. Bd. 12, 1896.

(2) Van Gehuchten: La voie centrale des noyaux des cordons posterieurs, &. *Le Neuraxe*. Vol. IV, fasc. 1, 1902. Véase también: La voie centrale du trijumeau, &. *Le Neuraxe*. Vol. III, fasc. 3, 1902.

Como quiera que las dendritas ventrales de algunas neuronas del patético penetran en la substancia reticular de la calota, donde se reparten y terminan colaterales procedentes de los pedúnculos cerebelosos de la vía óptica refleja, y de las vías terciarias de la protuberancia y bulbo, cabe también admitir una conexión entre aquellas y todas estas vías.

Colaterales motrices. — De la porción prepontal de la vía piramidal parten algunas colaterales ascendentes penetrantes en la región de la calota; pero lo largo y complicado de su trayecto y lo raro de las impregnaciones, nos ha impedido averiguar su destino; no sabemos, pues, si algunas llegan positivamente al foco que nos ocupa.

NÚCLEO DEL MOTOR OCULAR COMÚN

Situado por delante y cerca del precedente, al cual toca á veces íntimamente, según acreditan las secciones sagitales, este foco es más espeso y largo que el precedente, y contiene, por consiguiente, mayor caudal de neuronas. Reside en el mismo plano frontal del núcleo rojo y se le reconoce fácilmente, no sólo por su volumen y su situación más próxima al rafe, sino por los gruesos hacecillos de radicales que, descendiendo á través del fascículo longitudinal posterior y núcleo rojo, emergen en el espacio interpeduncular.

En la descripción que sigue aludiremos exclusivamente al foco principal de los autores, sobre el que tenemos experiencia personal. Los demás focos, tales como el de Edinger-Wetsphal, el de Darkschewitz, el medio ó central de Perlia, no han sido suficientemente analizados por nosotros para emitir sobre ellos una opinión algo segura.

Células del foco principal.—Cuando se examinan estas neuronas motrices en el gato y conejo, previa coloración con el método de Nissl, aparecen de figura poligonal, de una talla mediana, algo menor que la de los del patético, según nota Biervliet, bastante inferior á la de los elementos motores de la médula espinal, y con un protoplasma abundante y salpicado de grumos cromáticos poco voluminosos. Dichos elementos se disponen en un acúmulo más ó menos redondeado, emplazado por delante del fascículo longitudinal posterior y separado, hacia arriba, del acueducto por una faja bastante espesa de substancia gris central. Algunas células dislócanse hacia atrás, insinuándose entre los haces de dicha vía nerviosa. A medida que los cortes son más anteriores, las células se acercan á la línea media, pero sin llegar á juntarse ni constituir en los animales el *foco medio* de Perlia del cerebro medio del hombre. Sólo en raros casos hemos sorprendido tal cual neurona dispersa por el rafe (gato, perro). Al nivel del segmento anterior del foco, el fascículo longitudinal ha perdido muchas de sus fibras, y se ha transformado en una lámina oblicua de arriba á abajo y de fuera á adentro; esta modifica-

ción de la vía refleja subyacente ha producido también un cambio de forma en el núcleo que de redondeado se ha hecho triangular, alargándose en sentido vertical y formando con el del otro lado un triángulo de base superior (fig. 493, B).

Recurriendo al método de Golgi para estudiar la morfología celular, advertiremos, que el citado foco principal encierra corpúsculos estrella-

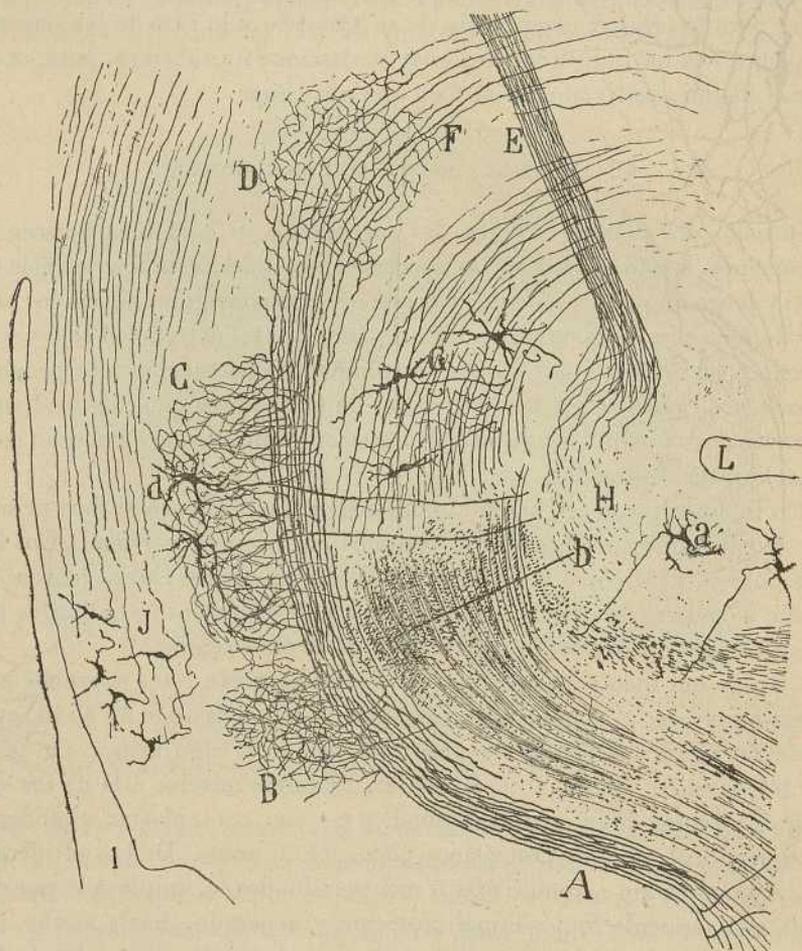


Fig. 491. — Corte sagital del cerebro medio del ratón recién nacido. — A, fascículo longitudinal posterior; B, colaterales de éste para el foco del patético; C, colaterales para el motor ocular común; D, foco intersticial; H, foco interpeduncular; E, fascículo retro-reflejo.

dos de largas y ramificadas dendritas, la mayoría de las cuales se distribuyen dentro de la pléyade gangliónica. No obstante, es muy común hallar expansiones cuyas ramas últimas sobrepasan los límites del foco, como se puede notar en la fig. 492. Entre estas dendritas extrafocales ó lar-

gas se cuentan por su dirección : las *posteriores*, que marchando ya á través de los haces del fascículo longitudinal posterior, ya por el rafe, se terminan ramificándose en la substancia reticular de la calota ; las *externas*, que invaden á menudo los intersticios de los haces externos de esta misma substancia reticular ; las *anteriores* y *antero-externas*, que

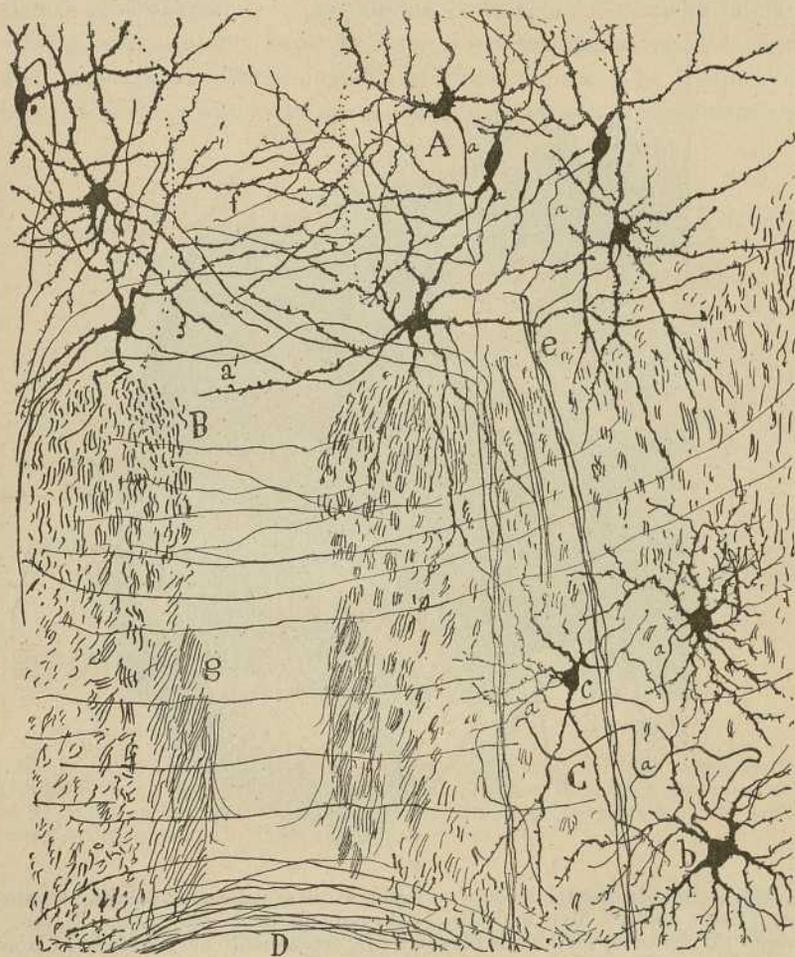


Fig. 492. — Corte frontal del foco del motor ocular común (porción distal) del ratón de pocos días. — A, células motrices ; B, fascículo longitudinal posterior ; C, núcleo rojo ; D, decusación ventral de la calota ; a, radicales cruzadas ; f, comisura protoplásmica.

se dividen en plena substancia gris central, y, finalmente, las *internas*, las cuales cruzan el rafe y se terminan, repartiéndose en el foco del lado opuesto. Estas últimas dendritas, no muy numerosas, engendran la llamada *comisura protoplásmica*, señalada primeramente por Bier-

vient (1) y análoga á la descrita por nosotros y Van Gehuchten en el foco del hipogloso.

Marcha de los axones.—Las secciones frontales que pasan por el foco del motor ocular común y espacio interpeduncular, muestran muy bien los haces de radicales, los cuales en número de dos, tres ó cuatro en cada sección, comienzan por debajo del núcleo, cruzan sucesivamente

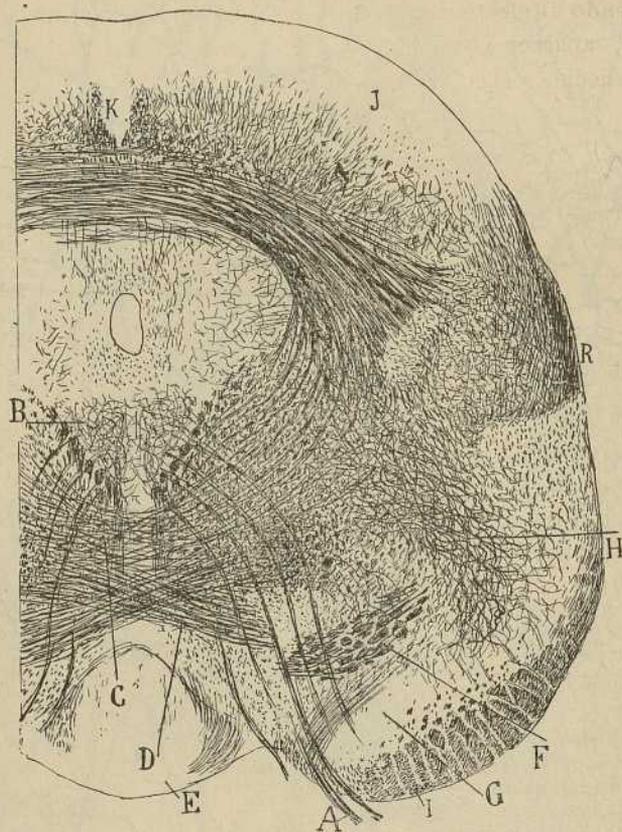


Fig. 493. — Sección frontal del cerebro medio al nivel del centro del foco del tercer par. (Ratón adulto). Método de Pal. — A, radicales de este nervio; B, foco de origen; C, cruce en surtidor de Meynert; D, cruzamiento del fascículo de Monakow; E, ganglio interpeduncular; F, vía sensitiva central; H, vía ascendente nacida en la *substantia nigra*; I, pedúnculo cerebral; G, *substantia nigra*; R, vía acústica central; J, corteza gris del *nates*.

el fascículo longitudinal posterior, la *substantia reticular* de la calota y el núcleo rojo, y por fin, pasando por fuera del *ganglio interpeduncular*, emergen del cerebro medio por el lado interno de los pedúnculos cerebrales (fig. 493, A). Un grupo de radicales, acaso el más voluminoso

(1) *J. Van Biervliet*: Noyan d'origine du nerf oculo-moteur commun du lapin. *Travaux du laboratoire*. Louvain, fascículo 1.º, 1899.

(ratón, conejo), desciende siempre por los lados del rafe, costeando el fascículo longitudinal posterior. En todo este itinerario las radicales trazan una S de curvas suaves, circunscribiendo las de un lado con las del opuesto un espacio triangular de base inferior.

El ingreso de los axones motores en los fascículos radicales, es difícil de sorprender en el gato ó conejo de pocos días, porque, á menudo, dichas prolongaciones trazan alguna ondulación ó revuelta inicial; pero escogiendo al efecto fetos de ratón ó ratones recién nacidos (figura 492, A), aparece clarísimamente el citado enlace y se comprueba, además, un hecho sospechado por muchos, demostrado primeramente en

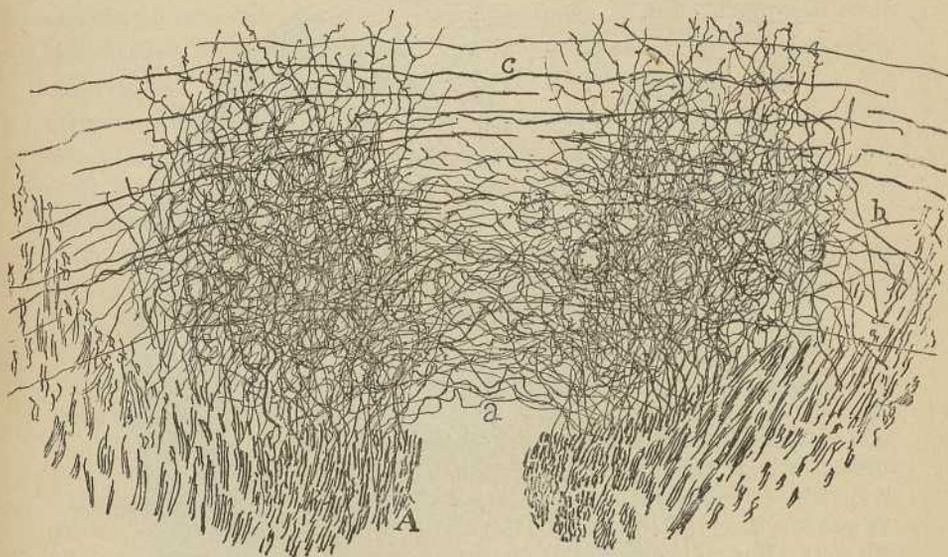


Fig. 494. — Corte frontal del foco del motor ocular común del gato recién nacido. Método de Golgi. — A, fascículo longitudinal posterior. En ambos núcleos aparecen las cestas pericelulares sensitivas; a, comisura de colaterales; b, colaterales de la substancia reticular; c, fibras arciformes de paso.

el embrión de pollo por van Gehuchten y en los mamíferos por Siemerlin y Boedecker, y es que una parte de los axones cruza la línea media é ingresa en los haces de radicales del opuesto lado (fig. 492, a). En el ratón, donde hemos estudiado bien este cruzamiento, la cuantía de las fibras decusadas es escasa, no llegando quizá al quinto ó sexto de la totalidad. Colaterales motrices iniciales no hemos podido ver; Biervliet, que las describe en el conejo, acaso haya tomado por ramas de este género colaterales nacidas de fibras arciformes de paso, pertenecientes á células de la substancia gris central.

Colaterales sensitivas.— Descritas por Held y Kölliker y confirmadas por nosotros, Van Gehuchten y Biervliet, son muy robustas y numero-

sas, brotan en su mayor parte del fascículo longitudinal posterior y engendran en el foco un plexo tupidísimo, en cuyo seno, á semejanza del núcleo del patético, se condensan en cestas pericelulares laxas. Una parte de las colaterales, según aparece en la fig. 494, *a*, cruza la línea media y se ramifica en el núcleo del lado opuesto. Habría, pues, entre los núcleos del tercer par tres comisuras, la dendrítica, la radicular y la sensitiva ó de colaterales.

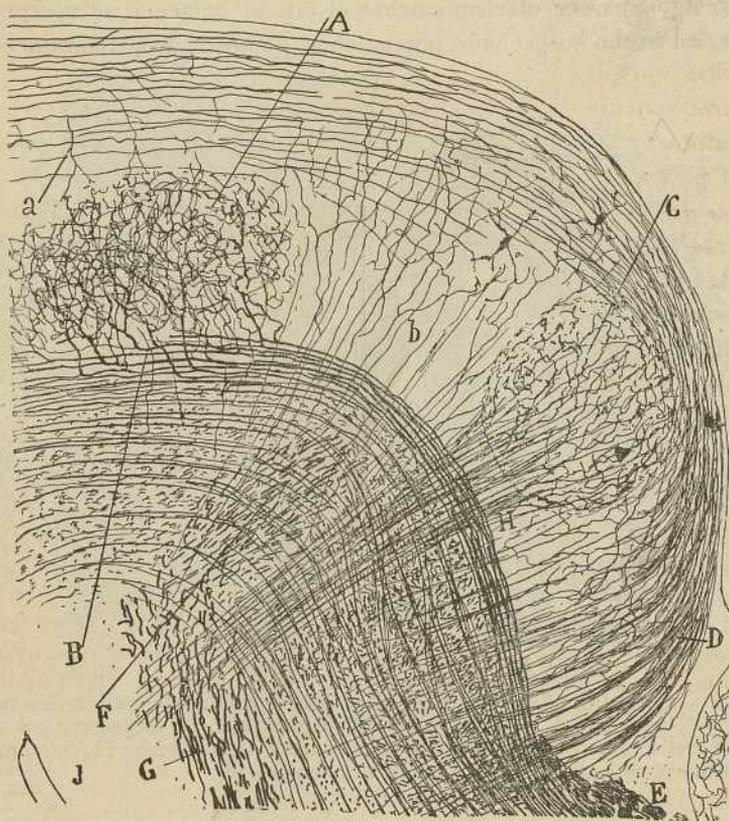


Fig. 495.—Corte sagital de la substancia gris central. Ratón de pocos dias.—A, foco del motor ocular común con sus colaterales y terminales del fascículo longitudinal posterior (B); C, núcleo tegmental dorsal; D, haces de colaterales ascendentes llegadas de la substancia reticular de la protuberancia; E, rodilla del facial; F, pedúnculo cerebeloso superior; G, haz de Monakow; *a*, colaterales de la via de Schulze; *b*, colaterales para la substancia gris central; J, ganglio interpeduncular.

El modo de nacimiento de las citadas colaterales apréciase bien en los cortes axiales del cerebro medio del ratón (fig. 491 y 496, *c*). Muchas de estas fibras representan ramas gruesas nacidas de un tubo que prolonga todavía su curso más allá; otras, quizás la mayoría, representan fibras ter-

minales de cuya inflexión parte una fina colateral prolongada hasta el cabo anterior del foco ó hasta el espesor del núcleo de la comisura; en fin, algunas, pocas, son enteramente terminales, es decir, que no emiten rama ninguna antes de penetrar en el foco.

A las colaterales sensitivas ó nacidas en el fascículo longitudinal, hay que añadir dos especies más: 1.^a *Colaterales de la substancia reticular inferior*. Nacen estas ramas en ángulo recto de tubos longitudinales que atraviesan el núcleo rojo y que se continúan con haces de la substancia reticular. El punto principal de emergencia de dichas ramas es delante de la región del cruce del pedúnculo cerebeloso superior y detrás del núcleo rojo (fig. 496, b). 2.^a *Colaterales de la porción más alta de la substancia reticular*, las cuales marchan hacia adentro é ingresan en la parte latero-posterior del núcleo. Es muy posible que estas colaterales, que son poco numerosas, emanen de la vía central del trigémino. 3.^a *Colaterales descendentes ó superiores llegadas del haz longitudinal infra-cueductal*, una parte del cual proviene, según hemos consignado más atrás, de fibras arribadas del bulbo y protuberancia, y que penetran en la substancia gris central por encima del codo del facial y en planos más altos (fig. 494, D), conexionándose con las dendritas ascendentes de las neuronas del foco del tercero y cuarto par. Estas colaterales del fascículo de Schultze han sido ya vistas por Biervliet (fig. 495, a).

¿Penetran en el foco colaterales procedentes de la vía piramidal? De presumir son, puesto que los movimientos de los músculos oculares, además de automáticos, hállanse también supeditados á la voluntad; mas todos nuestros esfuerzos por demostrarlas directamente han resultado fallidos. Si hemos de creer á Piltz (1), el método de Marchi sería más propicio al efecto. Aquel autor, tras la ablación en el perro de la corteza visual occipital, pudo seguir una degeneración descendente á través del cerebro medio, localizada en la porción central é interna del pedúnculo cerebral, desde cuyo punto vió subir rastros negros que cruzaban la calota y se remontaban hasta los focos motores oculares.

Basándose en los resultados de los antiguos métodos de coloración de los cortes nerviosos ó en las enseñanzas de la anatomía patológica, distinguen los autores, además del foco principal que acabamos de estudiar, otras pléyades accesorias, que son: 1.^o El *núcleo de la comisura* ó de Darkschewitz (*núcleo profundo de la comisura posterior* de Kölliker), conglomerado de pequeñas neuronas, situado al nivel de la comisura posterior, y por encima del remate del haz longitudinal posterior. 2.^o El *núcleo de Edinger-Westphall* formado de más pequeñas células todavía y situado detrás del precedente, delante del foco principal y muy cerca de la línea media. 3.^o El *núcleo medio ó central de Perlia*, acúmulo de células gruesas semejantes á las del foco principal y colocadas en el rafe, y por dentro de este último ganglio. En fin, el mismo núcleo principal se ha

(1) Piltz: Ueber centrale Augenmuskelnebenbahnen. *Neurologisches Centralbl.*, nº 11, 1902.

dividido en pléyades secundarias, cada una de ellas adscritas á la inervación de un músculo particular del globo del ojo.

Hemos consignado más atrás que de todos los núcleos más ó menos diferenciables que existen en los mamíferos (gato, perro, conejo), sólo el *principal* nos ha parecido emitir axones para los manojos radicales del tercer par. Esta opinión coincide con los resultados de las investigaciones anatomo-patológicas recientes de Siemerling y Boedecker (1), Biervliet (2), Gehuchten (3) y Bach (4). Para los dos primeros autores, en el hombre sólo del foco principal y del central de Perlia provendrían las fibras radicales. Bernheimer sostiene, sin embargo, fundándose en sus experimentos anatomo-patológicos en el mono (método cromatolísico de Nissl), que también las pequeñas células del *foco de Edinger-Wetsphal* envían sus axones al nervio; pero esta opinión no ha sido confirmada por Biervliet ni por nosotros. En nuestros preparados del conejo, gato y ratón (método de Golgi) aparece, en efecto, en la prolongación anterior del foco principal un grupito de elementos pequeños que podría considerarse como el foco de Edinger-Wetsphal; pero todos nuestros esfuerzos por seguir sus axones hasta el nervio han resultado vanos.

En cuanto al foco de Darkschewitz, existe en los pequeños mamíferos, pero la impregnación de sus células es tan rara que nada podemos decir de sus conexiones, fuera de las que contrae con las colaterales del fascículo longitudinal posterior (véase más adelante). De todos modos, opinión dominante es, confirmada recientemente por Bach, Reusz (5), Juliusburger y Kaplan (6), que este núcleo no envía sus axones á los músculos oculares.

Las investigaciones ya antiguas consagradas á fijar en el foco principal la situación de las neuronas que rigen un músculo ocular determinado, así como á puntualizar el curso directo ó cruzado de las fibras radicales, han sido modernamente renovadas, con ayuda del método de Nissl, por Bernheimer (7), Schwalbe (8), Biervliet y Bach. Estos dos últimos sabios convienen, con pequeñas discrepancias, en que los focos parciales del núcleo principal están dispuestos en fajas ó series dorso-ven-

(1) *Siemerling u. Boedecker*: *Cronische fortschreitende Augenmuskellähmung und Progressive Paralyse. Arch. f. Psychatrie*, Bd. 29, 1897.

(2) *Biervliet*: *Loc. citat.*

(3) *Van Gehuchten*: *Recherches sur l'origine réelle des nerfs crâniens I. Les nerfs moteurs oculaires. Journ. de Neurologie*, 1898.

— *De l'existence ou de la non existence de fibres croisées dans le tronc des nerfs moteurs crâniens. Journ. de Neurol.*, 1899.

(4) *Bach*: *Zur Lehre von den Augen Muskellähmung, &. Arch. f. Ophthal.*, 47, 1899.

— *Weitere vergleichende anatomische u experimentelle Untersuchungen über die Pupillarreflexbahn, &. Sitz-Berich. d. physik.-med. Gesell. zu Würzburg.*, 1899.

(5) *Reusz*: *Beitrag zur pathol. Anat. der Bulbarekrankungen bei Tabes. Arch. f. Psychatrie*. Bd. 32, 1899.

(6) *Juliusburger u. Kaplan*: *Anat. Befund bei einseitiger Oculomotoriuslähmung, etcétera. Neurol. Centralbl.* Bd. 18, n° 11, 1899.

(7) *Bernheimer*: *Zur Kenntniss der Localisation un Kerngebiete des Oculomotorius. Wiener Klin. Wochenschr.*, 1896.

— *Archiv. f. Ophthalmologie*, 1897.

(8) *Schwalbe*: *Ueber die Gliederung des Oculomotoriushauptkern und die Lage der den einzelnen Muskel entsprechenden Gebiete in derselben. Neurol. Centralbl.* 1896.

trales y algo oblicuas de fuera á adentro, que se suceden en este orden: la más externa y posterior inerva el músculo recto superior; viene después hacia adelante y adentro la del oblicuo menor; más adelante y adentro todavía reside el núcleo de los músculos lisos ó intrínsecos del globo del ojo; cerca del rafe habita la columna del recto inferior; en fin, las del recto interno aparecen diseminadas por dentro de la pléyade anterior y debajo de las precedentes. Todas estas pléyades no constituyen núcleos aislados, sino zonas ó parajes donde abundan más las neuronas rectoras de un músculo especial.

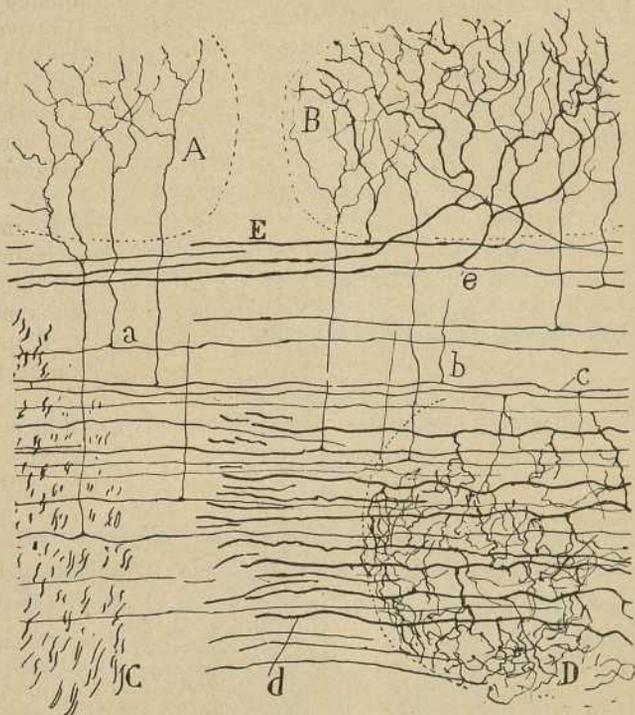


Fig. 496.—Fragmento de un corte sagital del cerebro medio del ratón recién nacido. — A, foco del patético; B, foco del tercer par con detalles de la terminación de fibras del fascículo longitudinal posterior; C, cruce del pedúnculo cerebeloso superior; D, núcleo rojo; E, algunas fibras del haz longitudinal posterior; a, colaterales de fibras de la substancia reticular; d, fibra del citado pedúnculo.

El carácter cruzado ó directo de las radicales de cada músculo, varía algo, según los mamíferos estudiados: *a priori* puede ya presumirse que animales, como el mono y el hombre, cuya visión binocular es de campo común, presentarán disposiciones algo diferentes de las del conejo y ratón, cuya visión es panorámica ó de campo especial para cada ojo. Así, Bernheimer (1) ha observado en el mono que las radicales del recto interno y oblicuo menor, están parcialmente entrecruzadas con mayoría

(1) Bernheimer: Die Ergebnisse experimenteller Unters. über die Augenmuskelngebiete. Die Heilkunde, 1897.

— Arch. f. Ophthalmologie, 1889.

en aquél de las homolaterales y en éste de las contralaterales, y ha visto exclusivamente cruzadas las fibras del recto inferior, y totalmente directas las del elevador del párpado superior, recto superior y músculos intrínsecos oculares. En cambio, en el conejo, Biervliet (1) considera decusadas la mayoría de las radicales destinadas al elevador del párpado y recto superior, totalmente directas las del recto inferior y casi exclusivamente homolaterales las destinadas al recto interno y oblicuo menor. Los músculos intrínsecos, coincidiendo en esto con Bernheimer, recibirían sólo fibras directas. Como se ve, la antigua presunción de Spitzka, que suponía cruzadas las fibras del recto interno á fin de explicarse la sinergia de los movimientos de lateralidad de ambos ojos, confirmase en parte, aunque solamente para los simios. Merced á dichos cruzamientos, una excitación óptica refleja, llegada monolateralmente al núcleo principal del tercer par, podrá provocar movimientos conjugados de convergencia en entrambos ojos. Pero en la explicación de dichas sinergias, podría entrar también por una buena parte un factor anatómico desatendido por los fisiólogos, á saber: la existencia de comisuras protoplásmicas y de colaterales sensitivas entre el foco derecho y el izquierdo, comisuras que en sus efectos valen por cruzamientos parciales. La decusación parcial de las vías nerviosas óptico reflejas en el tubérculo proximal ó más abajo, daría cuenta también, como ha hecho notar Márquez (2), de muchos fenómenos de sinergia binocular.

NÚCLEO TEGMENTAL DORSAL (NUCLEUS TEGMENTI DORSALIS,
DE GUDDEN).

Con este nombre dió á conocer Gudden un foco especial de células pequeñas bastante bien limitado del resto de la substancia gris central, y situado por debajo del núcleo del patético, en el plano superior de la protuberancia.

Los cortes transversales de la calota coloreados por el método de Nissl, permiten observar que la figura de dicho foco es redondeada, y que sus células son muy diminutas y están casi exentas de cromatina. En estas mismas secciones aparecen claramente las conexiones macroscópicas del mismo; se ve que reside junto al rafe, del cual se separa por manojos de fibrillas ascendentes y por algunas células nerviosas fusiformes; hacia el ventrículo confronta con una faja de substancia gris, donde se concentran hacecillos longitudinales del cordón de Schultze, ó parte inferior de la vía periacueductal; lateralmente confina con una masa gris, formada de células medianas, y continuada con la substancia ferrugínea; en fin, hacia la protuberancia sepárase del fascículo longitudinal posterior y

(1) *Van Biervliet*: Le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun chez le lapin. *La Cellule*, 1899.

(2) *M. Márquez*: Nuevas consideraciones acerca de los cruzamientos motores del aparato de la visión, *Rev. trim. microg.*, tomo V, 1900.

substancia blanca vecina á favor de un núcleo delgado ó faja gris construída de células de mediana talla.

Las células del núcleo que nos ocupa, no han sido hasta hoy impregnadas por el cromato argéntico. Adquieren, sin embargo, aunque con rareza, la coloración negra, y en la fig. 497, A, mostramos nosotros algunos de estos elementos, tomados del gato de pocos días. Son diminutos, casi tanto como los granos del cerebelo, ovóideos ó triangulares, con dos ó tres larguísimas dendritas, que irradian por el foco dicotomizándose sobriamente. En su contorno, las ramas nacidas de estas expansio-

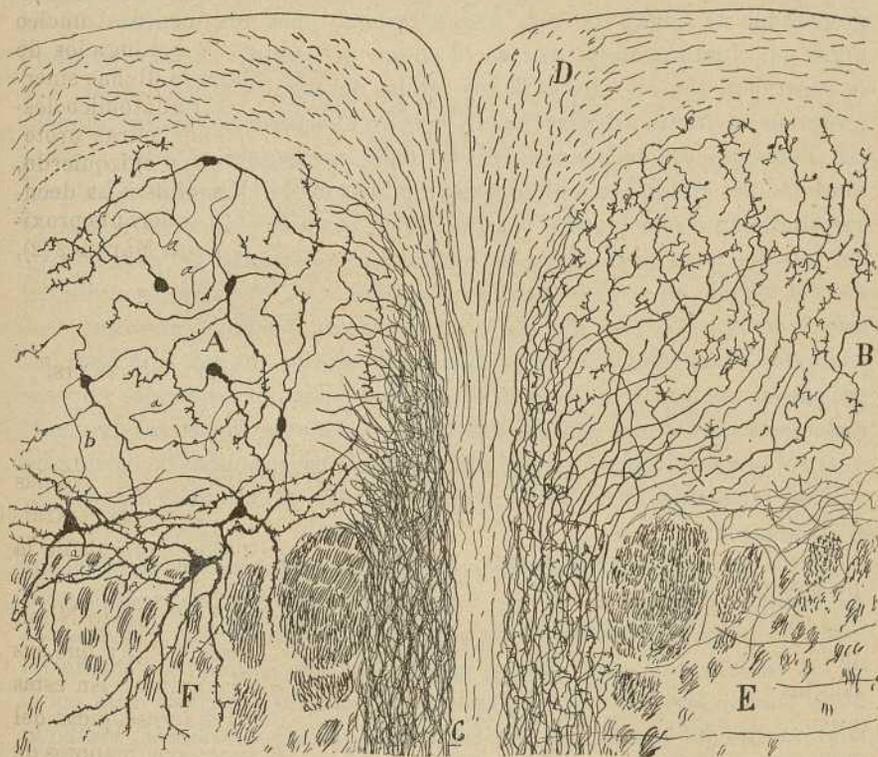


Fig. 497.— Corte frontal de los núcleos tegmentales dorsales. Gato de pocos días.— A, células del núcleo tegmental; B, arborizaciones terminales del haz nacido en el foco interpeduncular; D, substancia gris central; E, núcleo tegmental ventral.

nes muestran varicosidades, asperezas y como finos dentellones. En cuanto al axon, nace ya del soma ya de una dendrita, describe una revuelta, y tras un trayecto variable, hacia arriba, afuera ó abajo, aborda las fronteras del foco y se sustrae á la observación. Algunos axones se hacen longitudinales dentro del ganglio mismo. En fin, en unos pocos casos, hemos visto salir del axon una gruesa colateral semejante á una rama de bifurcación.

Nos ha sido imposible perseguir suficientemente estos axones, para determinar su paradero; ignoramos, pues, si como asegura Kölliker, tales fibras se tornan ascendentes y se incorporan al fascículo longitudinal dorsal de Schultze, ó vía periacueductal.

Arborizaciones terminales. — Como ha descubierto Gudden, el foco tegmental dorsal recibe una importantísima vía, nacida en el ganglio interpeduncular. Ya los preparados de Weigert-Pal revelan claramente la existencia de dos cordones de hebras finas, que, saliendo de las porciones anteriores del ganglio interpeduncular, marchan paralelos á lo largo del rafe, y desembocan en la vecindad del núcleo tegmental; pero los preparados de Golgi son más demostrativos, pues nos enseñan que las fibras del citado manojito (*haz de la calota del ganglio interpeduncular*) se continúan con los axones de las células del foco interpeduncular, y se terminan mediante arborizaciones libres en el espesor del núcleo tegmental. Estos preparados añaden aún un dato interesante, á saber: que la totalidad del citado fascículo contiene multitud de elementos nerviosos, verosímilmente relacionados con sus fibras, constituyéndose así á lo largo del rafe dos focos lineales que se espesan en la vecindad del ganglio tegmental dorsal, en cuyo lado interno desembocan. Al largo ganglio del rafe llamáremoslo *foco lineal*; al espesamiento terminal anterior, *foco pedicular*. Las células de estos núcleos accesorios no han sido bien impregnadas por nosotros; sólo en el acúmulo pedicular las hemos impregnado, mostrándonosnos con los mismos ó semejantes caracteres que en el núcleo tegmental dorsal; entre ellas, repártense infinidad de colaterales y acaso terminales, nacidas del cordón del rafe, ó *vía calota del foco interpeduncular*.

Mas volviendo á la terminación principal de este cordón, diremos que sus fibras engendran en el foco tegmental, mediante arborizaciones libres, un plexo pericelular de los más densos y delicados que se conocen en los centros nerviosos. En las impregnaciones incompletas donde las fibras pueden seguirse individualmente, se nota que penetran éstas por el lado interno del ganglio, se ramifican en seguida sobriamente, trazando las ramas complicadas revueltas y, en fin (y éste es un rasgo muy característico), del contorno de los ramos secundarios y terciarios emanan, en ángulo recto ú obtuso, ciertos apéndices, unas veces breves y varicosos, otras más largos y ramificados, que se disponen en plexitos ó rosáceas complicadas (fig. 497, B). El aspecto de tales arborizaciones cortas colaterales, recuerda algo el de las fibras musgosas del cerebelo. Tales arborizaciones y plexitos colaterales, convergen entre sí y se conexionan verosímilmente con las ramillas terminales de las dendritas.

Fibras ascendentes destinadas á la substancia gris central, emanadas del haz de la calota del ganglio interpeduncular, como admite Kölliker, no hemos visto; las fibras señaladas por este autor aparecen positiva-

mente, pero nos parecen representar conductores llegados de la substancia reticular pontal ; acaso son colaterales de fibras arciformes sensitivas (fig. 497, D).

GANGLIO TEGMENTAL VENTRAL

Por debajo del foco precedente, del que se separa por el fascículo longitudinal posterior, yace el *nucleus tegmenti ventralis* de Gudden, espesamiento redondeado, emplazado no lejos del rafe y en plena substancia reticular blanca de la protuberancia (fig. 498).

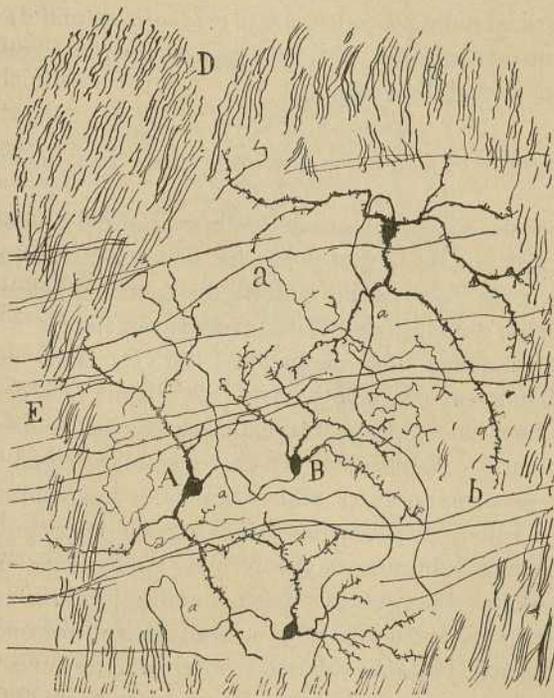


Fig. 498. — Corte frontal del foco tegmental ventral del gato recién nacido.—A, células grandes ; D, cordón longitudinal posterior ; a, colaterales distribuidas en el foco.

En los preparados de Nissl revélanse células de mediano espesor, mucho mayores, por tanto, que las del foco tegmental dorsal, con el cual no mantienen probablemente ninguna relación. En la fig. 498, A, B, reproducimos algunos elementos de este foco, tomados del conejo ; nótese que las células son triangulares y estrelladas, distinguiéndose dos tipos : a) células grandes de larguísimas y poco ramificadas dendritas ; b) corpúsculo pequeño ó mediano, más ó menos redondeado y provisto de dendritas más cortas, espinosas y complicadamente ramificadas. El axon

traza grandes revueltas iniciales, emite algunas colaterales no constantes, arborizadas por el foco y, después de un trayecto variable, se continúa con un tubo longitudinal á la substancia blanca vecina. La mayoría de estos axones nos ha parecido que se concentran en el lado ventral del foco y que se tornan verticales por delante del mismo.

Recibe este núcleo colaterales complicadamente ramificadas procedentes, ya de fibras arciformes de paso, ya de tubos longitudinales (figura 498, a). Algunas ramificaciones tienen carácter de terminales y emanan de fibras finas sagitales yacentes en la substancia blanca inmediata. De todos modos, si de la cuantía de todas estas colaterales y terminales hemos de juzgar por nuestros preparados, fuerza es convenir que el plexo nervioso intersticial del *nucleus tegmenti ventralis* es uno de los más pobres de los centros nerviosos, pudiendo bajo este aspecto compararse con el núcleo motor dorsal del vago.

NÚCLEO CENTRAL MAGNO-CELULAR DEL RAPE

En los cortes de Nissl, que pasan por la región del núcleo del patético y porción más alta de la protuberancia, la substancia gris periventricular presenta en la línea media, á cierta distancia del fascículo longitudinal posterior un acúmulo de células gruesas semejantes á las motrices y acumuladas en plena línea media (fig. 490, D). Este conglomerado central se continúa superiormente hasta más allá del foco del motor ocular común, si bien en tan largo trayecto sus células presentan muchos cambios de tamaño y disposición. Un rastro celular delgado se prolonga ventralmente, penetrando entre ambos fascículos longitudinales.

En el gato y conejo de pocos días hemos logrado impregnar tales células, mostrándose en volúminosas, fusiformes, triangulares ó estrelladas, con varias dendritas divergentes y fuertemente espinosas, que tienden á congregarse en haces dorso-ventrales, ascendentes y descendentes (figura 499, A). El axon, bastante robusto y provisto no rara vez de tal ó cual colateral, hémoslo seguido en su curso descendente hasta el fascículo longitudinal posterior, en donde ignoramos si se continúa con un tubo longitudinal ó pasa más allá. Algunas células más ventrales pueden remitirlo en dirección del rafe, como se veía en B (fig. 499).

NÚCLEO CENTRAL SUPERIOR

Así designó Bechterew un extenso acúmulo celular impar de figura lenticular situado en el puente de Varolio al nivel del rafe, entre ambas substancias reticulares blancas. Su extensión dorso-ventral es considerable, llegando desde la proximidad del lemnisco interno hasta las cercanías del fascículo longitudinal posterior.

En los cortes del puente de gato y conejo, coloreados por el método de Nissl, adviértese que este ganglio consta de células de mediano volumen, pobres en grumos cromáticos, especialmente acumuladas cerca del rafe. Un gran número de hacecillos transversales atraviesan el ganglio, segmentándolo en compartimentos frontales.

En la fig. 500, *b, c*, mostramos las citadas células del gato, coloreadas por el cromato argéntico. Nótese que las neuronas, más gruesas y complicadamente ramificadas (*b*), yacen cerca de la línea media; las residentes á los lados son menos voluminosas y á menudo fusiformes y extendidas

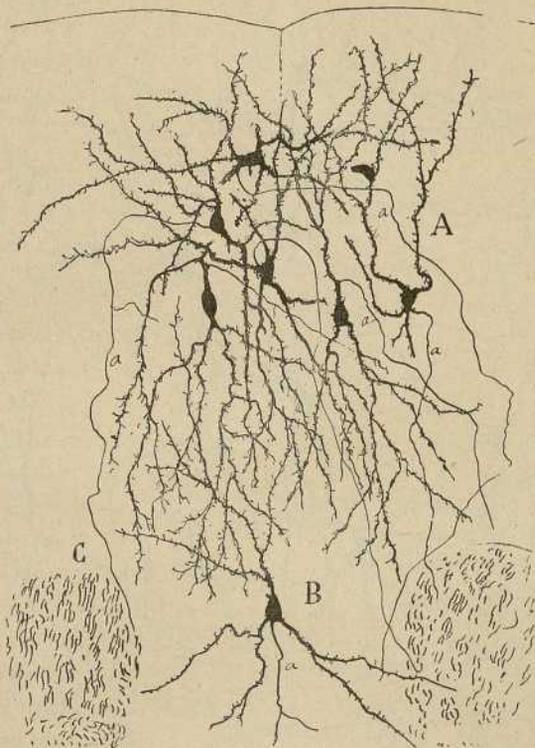


Fig. 499.— Foco infra-acueductal del rafe del gato de pocos días. —A, células superiores; B, célula inferior; C, fascículo longitudinal posterior.

en sentido del rafe (fig. 500, *d, c*). En unas y otras, las dendritas aparecen cubiertas por recias espinas. El axon describe frecuentemente una revuelta inicial, marcha transversalmente y engendra una fibra arciforme que se incorpora á la substancia reticular blanca vecina. La mayoría de estas expansiones es cruzada; algunas son homolaterales. En su camino por el foco pueden emitir alguna colateral.

Plexo terminal.—Se ven en este foco fibras ramificadas llegadas de la substancia blanca, y cuyo origen no hemos podido determinar. Además,

existen unas fibras finas ventro-dorsales, las cuales, de distancia en distancia, emiten unas arborizaciones colaterales cortas moniliformes, á menudo dispuestas en cestas pericelulares flojas (fig. 500 *e*). El aspecto de semejantes arborizaciones es muy característico. Las citadas fibras parecen venir de la protuberancia, extendiéndose hasta lo más dorsal del foco que nos ocupa, donde se agotan mediante ramillas terminales.

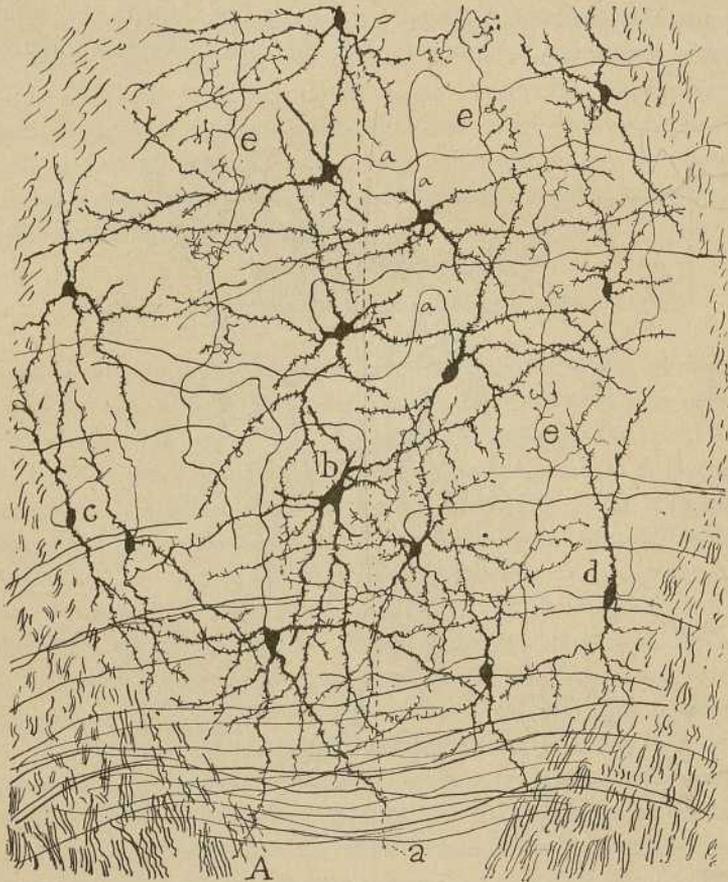


Fig. 500.—Células del núcleo central superior del gato.—A, borde interno de la vía sensitiva; *a*, fibras arciformes anteriores; *b*, células gruesas próximas al rafe; *c*, *d*, células externas más delgadas; *e*, arborizaciones terminales.

Este núcleo hállase también cruzado transversalmente por numerosos manojos arciformes, particularmente concentrados en el límite ventral (fig. 500 *a*), y además, y en sentido dorso-ventral, por fibras meduladas que recorren el rafe de un modo paralelo. Todos estos elementos representan probablemente fibras de paso sin conexiones con el foco.



Todos los intersticios resultantes entre los focos motores oculares, patético y ganglio tegmental dorsal, hállanse rellenos por una substancia gris difusa, donde moran innumerables elementos de axon largo y de talla mediana ó pequeña. Hacia arriba llegan hasta la pared del acueducto,

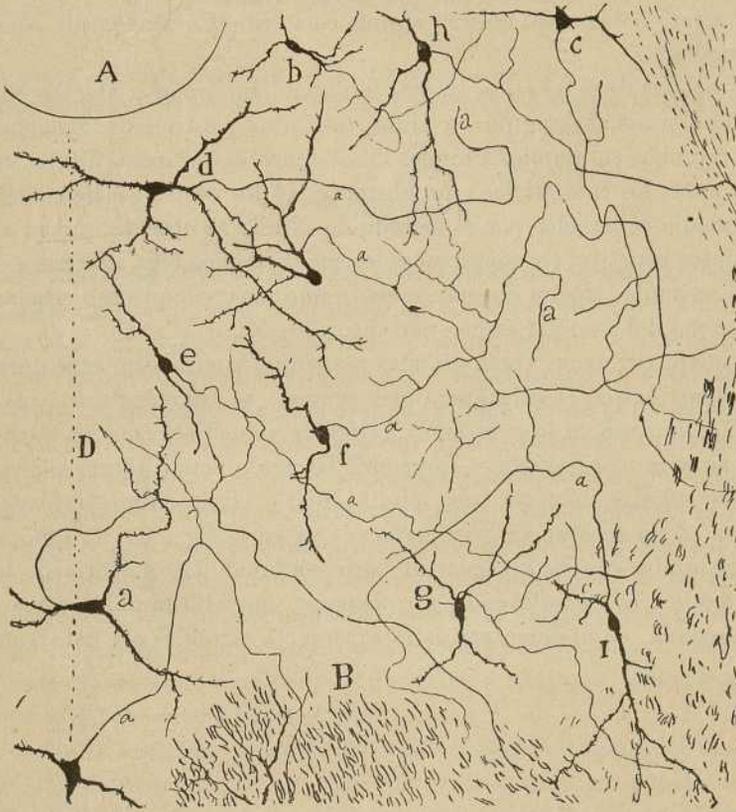


Fig. 501. — Células de la substancia gris central inferior á la altura del patético ó algo más atrás. (Gato recién nacido). — A, acueducto de Sylvio; B, fascículo longitudinal posterior; D, rafe; a, células gruesas de éste cuyo axon va á la substancia reticular de la calota; e, g, i, células cuyos axones se continuaban con tubos longitudinales de la substancia blanca situada por fuera del fascículo longitudinal posterior; c, h, f, células cuyos axones ingresaban en la substancia blanca subyacente al foco del tubérculo distal.

entremezclándose á los manojos del cordón de Schultze. Podrían por su situación distinguirse en *internas* y *laterales*, siendo las primeras algo más gruesas que las otras, aunque abundan las excepciones.

Las *internas* son muy numerosas y robustas, al nivel de los focos patéticos y entre los dos fascículos longitudinales (altura del cruce del pe-

dúnculo cerebeloso é inmediaciones), exhiben figuras variadas, dominando la fusiforme y la orientación oblícua ó transversal. Como se veía en E, F. fig. 501, el axon homolateral ó contralateral se continúa con un tubo arciforme que se pierde en la substancia reticular inmediata. Algunas de estas fibras pasan para hacerse laterales, ya por delante ya por detrás del foco del patético. A la altura del motor ocular común se las ve también cruzar en gran número el espesor del ganglio, simulando colaterales cruzadas, de las que se distinguen por su notable espesor. En su itinerario transversal emiten alguna colateral relacionada con elementos congéneres.

Las células de la *porción lateral* son abundantísimas y afectan diversidad de formas : triangular, ovoidea, fusiforme y estrellada. Su volumen oscila también en amplios límites. Dispónense de un modo difuso, rellenando todos los intersticios ; no obstante, en los cortes sagitales del cerebro medio coloreados por el método de Nissl, se observa que en algunos puntos constituyen conglomerados más ó menos bien limitados. Entre los acúmulos, figura constantemente uno muy voluminoso emplazado por encima del foco del tercer par (fig. 490, E).

En cuanto al axon, traza grandes revueltas, suministra varias colaterales repartidas en la substancia gris central, y después de un trayecto variable, ingresa en la substancia reticular inmediata, preferentemente en la situada por encima y fuera del fascículo longitudinal posterior, donde se continúa con un tubo longitudinal. Algún axon tornábase sagital en plena substancia gris, como se veía en la fig. 501, *d*; ignoramos si se enlazaba con la vía central periependimal. La mayoría de todos estos axones es homolateral ; no obstante, no falta también tal ó cual fibra cruzada, cuyo derrotero es la substancia reticular del lado opuesto.

CAPITULO XXVI

CONTINUACIÓN DE LA CALOTA

Núcleo rojo.—Haz de Monakow.—Haz descendente de la calota ó de Gudden.—Pedúnculo cerebeloso superior.—Via del trigémino.—Fascículo longitudinal posterior.

NÚCLEO ROJO

Este foco constituye un acúmulo gris prolongado en sentido longitudinal, colocado en el plano intermedio de la calota, entre las fibras arciformes más superiores, formadoras de la decusación de Meynert, y las más inferiores, que producen la de Forel. Su longitud en el conejo y ratón, como ha indicado Mahaim (1), se extiende desde el plano de la comisura anterior hasta la parte posterior de los tubérculos cuadrigéminos distales; sin embargo, la parte principal de dicho foco se presenta en los cortes frontales correspondientes al tubérculo cuadrigémico proximal. Por delante, está comprendido entre la terminación del fascículo de Meynert y el cabo terminal del haz longitudinal posterior. La mitad superior del núcleo rojo hállase cruzada transversal y sagitalmente por los haces del entrecruzamiento dorsal de la calota (*fontaineartige Kreuzung* de Meynert), y de atrás á adelante y de arriba á abajo, por los manojos radiculares del motor ocular común.

Cuando se examina un corte del núcleo rojo coloreado por el método de Nissl, se ve que consta: 1.º De células solitarias poligonales ó estrelladas, las más espesas de la calota, y caracterizadas por su riqueza en husos cromáticos, en un todo comparables á los de las neuronas motrices de la médula; 2.º, de medianas neuronas fusiformes, triangulares ó estrelladas, reconocidas por Mahaim; 3.º, de haces sagitales dispersos por todo el núcleo y formados por los pedúnculos cerebelosos superiores; 4.º, de hacillos arciformes ó transversales pertenecientes á la vía óptica descendente ó refleja; 5.º, en fin, de un plexo de fibras, reconocible en los preparados de Weigert y Golgi, y las cuales pertenecen ya á axones de neuronas autóctonas, ya á colaterales de los dos órdenes de fascículos nerviosos de paso.

(1) Mahaim: *Recherches sur la structure anatomique du noyau rouge*. Bruxelles, 1894.

Células gigantes.—Representan el factor característico del núcleo rojo. Como se ve en la fig. 502, A, B, tales elementos son más voluminosos que los de los núcleos motores oculares, y hállanse esparcidos con irregularidad y rara vez dispuestos en acúmulos. El método de Golgi permite reconocer que son multipolares y que sus dendritas espinosas, recias y largas, se dicotomizan á menudo, caminan flexuosas por el espesor del foco y se terminan frecuentemente por mechones de ramillas varicosas orladas de apéndices. En la fig. 502, presentamos algunas células de esta especie, tomadas del gato adulto; las de la fig. 492, C, son del ratón recién nacido.

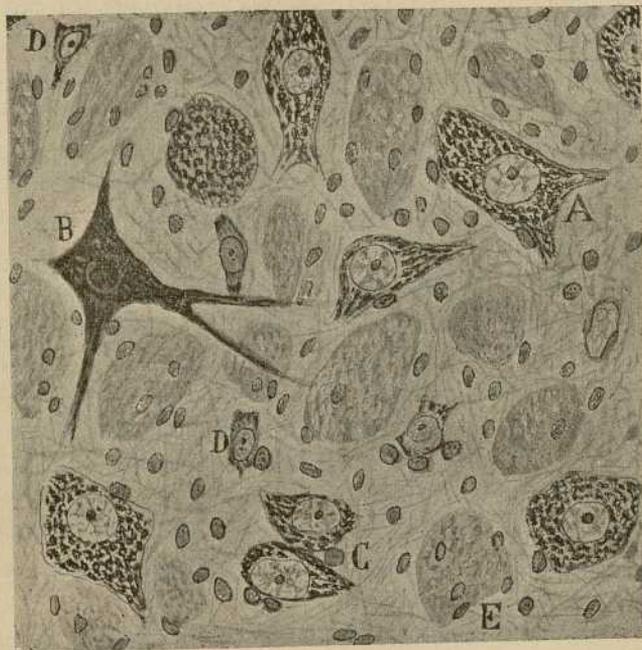


Fig. 502. — Células de núcleo rojo del gato. Método de Nissl. Corte frontal. — A, célula grande clara; B, célula grande oscura; C, tipos medianos; D, tipos menudos; E, haz del pedúnculo cerebeloso superior cortado de través.

El axon es robusto, nace ya del soma, ya del arranque de una dendrita, traza alguna revuelta inicial, marcha en variedad de direcciones y, arribado á las fronteras del foco, se sustrae á la observación. En su camino suministra algunas veces una ó dos colaterales, arborizadas en el plexo intersticial.

¿Dónde va el axon de estas células grandes? Punto es éste que, á pesar de haber sido examinado con grande atención, no hemos podido aclarar por completo. En realidad, es imposible perseguirle suficientemente en los preparados de Golgi para determinar su paradero. Hay, sin

embargo, razones que permiten suponer que tras un trayecto inicial variable, dirígese hacia la línea media é ingresa en el haz de Monakow. (Véase más adelante).

Células medianas y pequeñas.— Además de las células gigantes aparecen en el núcleo rojo corpúsculos estrellados ó fusiformes de volumen medio, provistos de dendritas moderadamente largas y ramificadas, y cuyo axon pudo seguirse hasta la substancia blanca vecina, sin determinación de su paradero. Las preparaciones de Nissl las presentan también (fig. 502, C, D).

En el gato, aparte de las dos especies celulares grandes y medianas, hemos encontrado otro tipo de talla diminuta, de cuerpo en huso, arciforme ó triangular, y cuyas dendritas se reconocen por lo complicado de su curso y la riqueza de sus pinceles ó haces de ramitas, que se incurvan rodeando parte de los gruesos elementos. El axon fino emite varias colaterales; acaso se consume entero en el núcleo rojo. Probable es que tales células diminutas pertenezcan á la categoría de las de axon corto.

Fascículo de Monakow.— Al tratar del bulbo raquídeo y con ocasión de las vías del cordón lateral, hemos mencionado con el nombre de *vía central* de este cordón, un paquete de gruesos tubos ascendentes situado entre el núcleo sensitivo del trigémino y el foco del facial, y cuya impregnación, á menudo exclusiva, por el cromato argéntico, permite su persecución en el ratón de pocos días hasta el cerebro medio. Estudios posteriores nos han persuadido, contra lo que habíamos creído en un principio, que semejante haz de tubos colosales se entrecruza en la calota por encima del ganglio interpeduncular y debajo del núcleo rojo. Esta decusación no es otra que la llamada *ventral de la calota ó cruzamiento de Forel*. En vista de este hecho, no dudamos ya en identificar nuestra vía central del cordón lateral con el *haz aberrante del cordón lateral* de Monakow (*haz de Monakow* de algunos autores, *fascículo intermedio lateral* de Lowenthal, *haz mesencefalo-espinal-lateral* de Pavlov y van Gehuchten), confirmado por diversos neurólogos, entre otros por Boyce, Lowenthal, Russel, Redlich, Probst, Pavlov, Tschermak, Wallenberg, Collier y Buzzard, etc.

Se discute mucho el origen de este fascículo. Para Tschermak (1) y Probst (2), nacería en el núcleo rojo, opinión á la cual se han adherido recientemente Rothmann (3) y van Gehuchten (4), autores que han comprobado una cromatolisis cruzada y precoz del núcleo rojo consecutivamente á la lesión protuberancial ó espinal del haz de Monakow ó rubro-

(1) *Tschermak*: Ueber den centralen Verlauf der auf teigunden Hinterstangbaen, &c. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil*, 1898.

(2) *Probst*: Ueber von Vierhugel und von der Brücke absteigenden Bahuen. *Deutsche Zeitschrif. f. Nervenheilkunde*. Bd, 15, 1899.

(3) *Rothmann*: Ueber das Monakow'sche Bündel. *Neurol. Centralblat*. 1900.

(4) *Van Gehuchten*: Les voies ascendantes du cordon lateral de la moelle epiniere et leurs rapports avec le fasciceau rubro-espinal. *Le Neuraxe*, vol. III, fasciculo 2, 1901.

espinal. Boyce (1), Bechterew (2), Sakowitsch y Wallenberg, ponen su fuente en el tálamo; otros, en fin, fundándose en que las lesiones del tálamo no producen degeneraciones en el consabido fascículo, fijan su procedencia en el cerebro medio, pero sin precisar el punto de origen (Munzer y Wiener, Pavlow, van Gehuchten).

Investigaciones recientes nos han permitido seguir este haz hasta más allá de su entrecruzamiento, encima del ganglio interpeduncular, donde se coloca inmediatamente por debajo del núcleo rojo, y sus fibras toman nuevamente dirección longitudinal en la vecindad del rafe. Algunas de ellas presentan en este sitio una bifurcación en rama fina ascendente y rama gruesa descendente, que es la destinada á la decusación de Forel y al manajo de Monakow.

El hecho de que algunas fibras pueden seguirse hasta las fronteras del núcleo rojo; la circunstancia importante de que tales gruesos conductores no pasan más allá de éste, y la particularidad de no existir en los focos talámicos y mesencefálicos ninguna pléyade celular cuyos corpúsculos tengan un soma proporcional al diámetro de los robustos axones constitutivos del cordón de Monakow, salvo el susodicho núcleo rojo, nos conducen á poner en las células de este centro el origen de la vía aludida.

Si tal opinión se confirmase, la porción principal del núcleo rojo debería considerarse como el punto de partida de una vía motriz refleja destinada á arborizarse en los focos motores de la protuberancia, bulbo y médula espinal (3), á los cuales llevaría, por una parte, las excitaciones centrifugas nacidas en el cerebelo, y por otra, los impulsos sensoriales ópticos, y acaso acústicos, también arribados de los tubérculos cuadrigéminos con las fibras arciformes ó fibras de la vía óptica y acústica descendente, fibras que, como veremos luego, emiten colaterales á su paso por el núcleo rojo.

Vías relacionadas con el núcleo rojo. — Son cinco: el pedúnculo cerebeloso superior, la vía óptica descendente, el fascículo de la calota de Gudden, el lemnisco interno y la vía central del trigémino.

Pedúnculo cerebeloso superior. — Del origen y marcha de esta importante vía hemos hablado ya en otro lugar de este libro; tratamos allí de la decusación de sus fibras en la calota, de la entrada de las ramas decusadas en el núcleo rojo y de las arborizaciones en cesta en que se resuelven.

Aquí añadiremos solamente algún detalle más. Como aparece en la figura 496, D, cada fibra suministra varias colaterales rápidamente divididas, y cuyas arborizaciones se extienden muy particularmente por los dos tercios posteriores del foco. Las fibras sagitales pedunculares no se agotan en el ganglio, sino que concentrándose en el cabo frontal de éste,

(1) *Boyce*: A contribution to the Study (I). Some of the decussating tracts of the und and hinterbrain, & *Phylos. Transactio*, 1897.

(2) *Bechterew*: Ueber centrifugale aus den Seh- und Vier hugelgegend ausgehende Rückenmarks bahnen. *Neurol. Centralbl.*, 1897.

(3) Recuérdese que al tratar de la vía central del cordón lateral del bulbo, hemos mencionado las colaterales que esta vía, que hoy identificamos con el fascículo de Monakow, suministra al núcleo del facial y otras pléyades motrices.

abordan el tálamo, pasan por fuera del fascículo de Meynert y se pierden en la gran corriente sagital colocada por debajo del foco talámico sensitivo. Al tratar más adelante del tálamo, ensayaremos fijar la terminación de estas fibras.

Fibras óptico-reflejas.—Los haces de esta importante corriente, cuyo origen conocemos ya, después que se han cruzado en el rafe (*fontaine-artige Kreuzung* de Meynert), corren en gran parte verticales por el espesor del núcleo rojo, al cual abandonan, según aparece en la fig. 471, *a, b*, colaterales, mediante las cuales, la excitación visual puede propagarse á la vía centrifuga del citado foco (haz de Monakow) y, por consiguiente, á los ganglios motores del cerebro medio, protuberancia, bulbo y médula espinal.

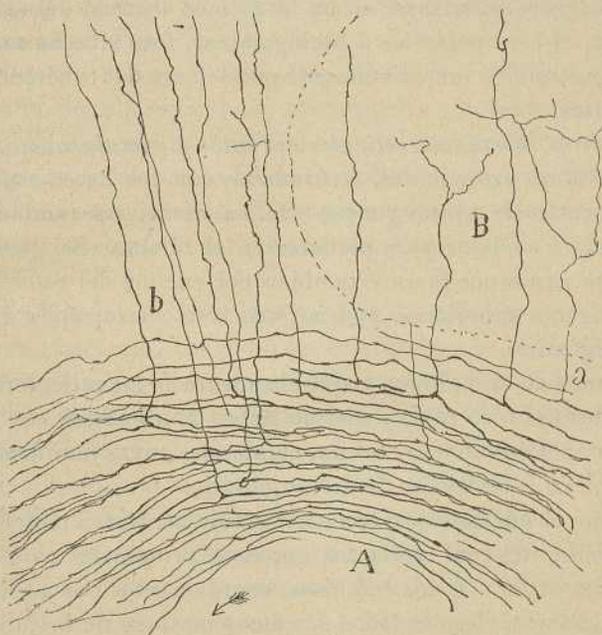


Fig. 503.—Corte sagital del cerebro del ratón de pocos días.—A, lemnisco interno ; B, núcleo rojo ; *a*, colaterales para éste ; *b*, colaterales más numerosas que cruzan por delante del núcleo rojo y se pierden en el foco posterior del tálamo.

Colaterales del fascículo de la calota de Gudden.—También de este haz, emplazado como veremos más adelante, á los lados del rafe y por dentro del núcleo rojo, hemos visto salir en el ratón algunas finas hebras que parecían terminar entre las células de dicho foco (fig. 471, B).

Colaterales sensitivas del lemnisco.—Algunos autores suponen un enlace del lemnisco con los tubérculos cuadrigéminos. Así Ferrier y Turner, hacen llegar fibras ascendentes al tubérculo anterior ; para Bruce, Wallenberg y Rothmann, tales conductores pararían en el posterior. Por

su parte, van Gehuchten (1) ha sorprendido también recientemente algunas fibras sensitivas que, apartándose del lemnisco interno al nivel del cerebro medio, se remontarían al tubérculo cuadrigémino distal, donde se perderían.

Estos conductores existen positivamente y son perfectamente demostrables por el cromato argéntico en los mamíferos jóvenes. Según aparece en la fig. 503, *a*, dichas fibras sensitivas representan, no tubos directos, sino colaterales y ramas de bifurcación de la vía sensitiva. En los cortes sagitales bien impregnados, se aprecia que estas ramas forman dos corrientes: una menor ó distal, cuyas fibras ingresan en el foco rojo, donde se arborizan y acaso se terminan definitivamente; y otra más caudalosa proximal, cuyos conductores marchan por delante y los lados del núcleo rojo, para arborizarse en un largo foco vertical del tálamo, verosímilmente, el *foco posterior* ó prebigeminal, foco situado no lejos de la comisura posterior é inmediatamente por delante del tubérculo cuadrigémino anterior.

Fibras de la substancia reticular del bulbo y protuberancia.—Un gran número de fibras ascendentes, continuadas con los haces sagitales de la substancia reticular pontal y meso-cefálica, atraviesan también el núcleo rojo de atrás á adelante para perderse en el tálamo. No pocos de tales conductores pasan por fuera y también por encima del referido ganglio. Estos tubos más superiores, podrían más bien corresponder á la vía central del trigémino.

De algunas de estas fibras y singularmente de las reticulares, que cruzan ó bordean el foco rojo, y que no deben confundirse con las del pedúnculo cerebeloso superior, brotan colaterales cuyas ramificaciones complican el plexo intercelular de dicho ganglio.

En suma; el núcleo rojo parece constituir un centro motor subordinado al cerebelo, del cual recibe los impulsos principales (vía pedúnculo-cerebelosa superior). Estos impulsos, representados por acciones motrices coordinadoras, descienden á los focos motores de la protuberancia, bulbo y médula espinal, por el fascículo de Monakow.

Mas como el citado foco es también estación de término de colaterales de vías sensoriales y sensitivas (colaterales del lemnisco, de la vía óptica descendente, etc.), hay también que admitir en sus células capacidad para entrar en actividad bajo la provocación de estímulos centrípetos directos, á la manera de los focos motores propiamente dichos.

Los anatomo-patólogos suponen, además, la existencia de fibras cerebrales afluentes al núcleo rojo, ó fibras cortico-rúbricas. Así, Déjerine (2), fundándose en que este núcleo degenera por consecuencia de vastas le-

(1) Van²Gehuchten: R  ch  rches sur l  sions sensitives centrales, &. *Le Neuroze*, vol 4, 1902.

(2) Dejerine: Anatomie des centres nerveux, vol. II, 1901, p  g. 72.

siones de la corticalidad cerebral y, sobre todo, de la parietal, las admite, creyendo probable que ocupen en su curso descendente la parte superior del segmento posterior de la corona radiante y la región talámica del segmento retrolenticular de la cápsula interna. Después entrarían en el sistema de radiaciones de la calota, y asaltarían, finalmente, el núcleo rojo por fuera, encima y delante. Acerca de esta vía no hemos podido adquirir ningún dato preciso en nuestras investigaciones.

FASCÍCULO LONGITUDINAL POSTERIOR

Así se designa un grueso manojito de substancia blanca sagital, formado de tubos medulares espesos, y emplazado á los lados del rafe, en el plano dorsal del bulbo, protuberancia y cerebro medio (fig. 471 y 491, A), y en la vecindad de los focos motores oculares, á los que envía gran cantidad de colaterales. Por abajo, continúa el fascículo longitudinal, como notaron ya varios autores, entre ellos Kölliker y Held, con el cordón anterior de la médula espinal; su cabo superior, notablemente adelgazado al nivel del extremo anterior del foco del motor ocular común, se extiende hasta cerca del foco de Darkschewitsch (*núcleo del citado fascículo ó foco de la comisura posterior*), conglomerado de pequeñas células que continúa hacia adelante la serie de los núcleos motores de la substancia gris central.

Habiendo descrito en diferentes parajes de este libro el origen de las fibras de este fascículo, así como las colaterales que en su largo camino sagital emite para los núcleos motores, limitáremos ahora á integrar estas nociones dispersas en un concepto anatómico-fisiológico total.

Consta esta importante vía de dos clases de conductores: sensitivos ó ascendentes; motores ó descendentes.

Conductores ascendentes. — Como las investigaciones de Kölliker, Held y las nuestras han demostrado, las fibras ascendentes son numerosísimas en los mamíferos y representan fibras sensitivas ó sensoriales secundarias y terciarias. Las fuentes de tales conductores son, en nuestro sentir (1) las siguientes:

1.^a *Núcleo de Deiters.* — Muchos axones de las células voluminosas de este foco marchan hacia adelante y adentro, pasan ya por detrás, ya por delante del codo del facial, cruzan el rafe y se hacen ascendentes en el fascículo longitudinal del opuesto lado. A veces la fibra se bifurca á su llegada en tubo ascendente grueso y descendente fino (fig. 304, N).

2.^a *Células del foco sensitivo del trigémino.* — Mencionadas por Held, reconocidas y mejor detalladas por nosotros, confirmadas por Mahaim y otros, estos conductores nacen en células gruesas de la substancia gelatinosa del trigémino, marchan hacia adentro convertidas en fibras arcifor-

(1) S. R. Cajal: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, cerebelo, etc., *Anales de la Socied. esp. de Historia natural*, 1895.

mes, cruzan el rafe después de pasar por entre el núcleo del hipogloso y el borde posterior de la substancia reticular gris, dan al foco del motor ocular externo colaterales, y llegadas á la parte externa del fascículo longitudinal y resto del cordón antero-lateral medular, se tornan ascendentes; á veces se dividen en rama ascendente y descendente. Estas fibras deben ser poco numerosas, pues los experimentos por el método de Marchi, efectuados por Wallenberg y van Gehuchten, parecen probar que la mayoría de los conductores ascendentes llegados de la substancia gris del trigémino se condensa en una vía especial de la substancia reticular blanca situada por delante del foco del hipogloso.

3.^a *Células del asta anterior de la médula espinal.* — Entre los tubos que de la médula espinal llegan al fascículo longitudinal, figuran principalmente ramas ascendentes de axones nacidos de células comisurales del asta ventral. De ellos hemos hablado ya al tratar de la prolongación superior del cordón medular anterior (fig. 329, A, G).

4.^a *Células de la substancia reticular.* — Como se ve en la figura 292, L, Ñ), algunas células gruesas de la substancia reticular gris y blanca del bulbo envían sus robustos axones al referido fascículo, donde á menudo se bifurcan en rama ascendente y descendente.

De todas estas corrientes ascendentes, las dos más poderosas son: la emanada del cordón anterior de la médula y la procedente del núcleo de Deiters. La inmensa mayoría de las colaterales del fascículo destinadas á los núcleos motores oculares proceden de estas fibras sensitivas y sensoriales ascendentes, muchas de las cuales rematan, según hemos consignado más atrás, en el espesor del núcleo del motor ocular común.

¿Cómo acaban superiormente los conductores sensitivos más largos de este fascículo? Disminuídos de volumen por el brote de las citadas colaterales, los tubos del fascículo longitudinal abordan, disgregándose en hacecillos plexiformes, el *foco intersticial* y se ramifican en él complicadamente (fig. 504, D, y 505, C), terminándose en gran parte. Sin embargo, algunas fibras no agotadas aún continúan su ruta hacia el tálamo, cruzan el fascículo de Meynert y se dividen en dos corrientes: una que sale al encuentro del fascículo de la calota de Gudden, y que marchando en dirección contraria de éste, se pierde en los focos mamilares ó regiones inmediatas; otra que marcha hacia la región ventral y frontal del tálamo, donde ignoramos cómo se termina (fig. 491, F). La gran complicación de las vías nerviosas con quienes ambas corrientes se entremezclan, hace imposible en los preparados de Golgi determinar con precisión el paradero de las dos citadas corrientes.

No hemos podido, pues, confirmar en los mamíferos los encuentros de mi hermano en los reptiles, quien ha seguido el manajo inferior, hasta lo alto de la comisura de Gudden, donde se decusaría, y el manajo superior, hasta un foco especial talámico colocado por delante del *núcleo redondo*

(equivalente al *ventral ó sensitivo* de los mamíferos), y en el cual extendería sus arborizaciones terminales; ni la opinión de Darkchewitsch y otros que suponen la penetración de las fibras del citado fascículo en la comisura posterior.

En la fig. 505 presentamos la disposición de las fibras del remate del fascículo longitudinal tal como se presenta en los cortes frontales del

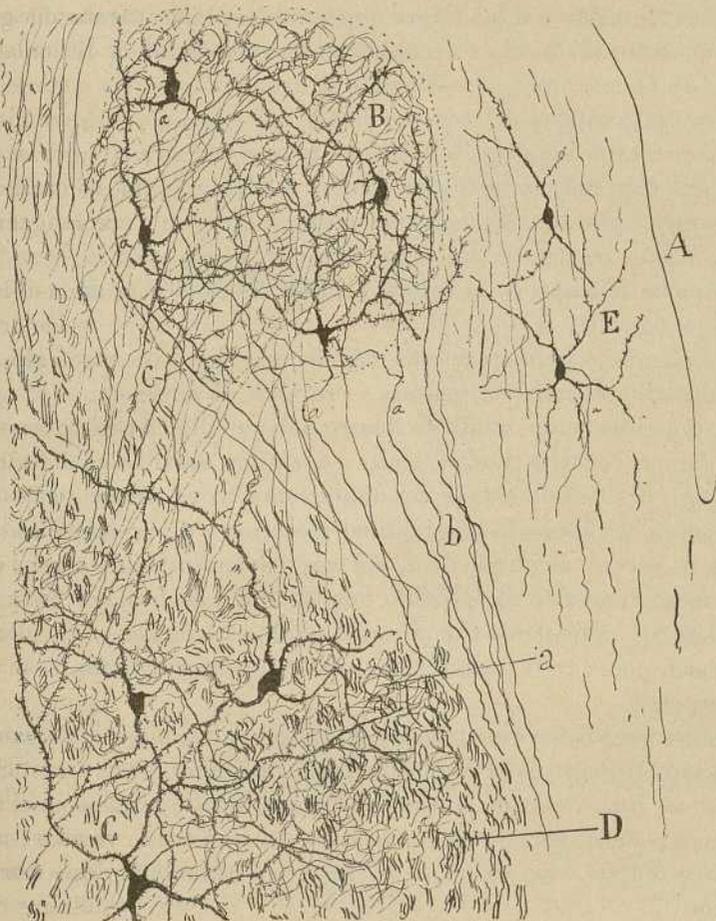


Fig. 504. — Corte de la substancia gris central y foco de Darskewitsch del gato de pocos días.—A, acueducto de Sylvio; B, foco de Darskewitsch; C, foco intersticial del cabo anterior del fascículo longitudinal posterior; D, haces de este fascículo; a, nidos pericelulares del foco intersticial; b, axones del foco de Darskewitsch; c, colaterales terminadas en éste.

cerebro medio del ratón de pocos días. Adviértase cómo las fibras del citado haz se disgregan dejando espacio para las células del *foco intersticial* (fig. 505, B), y cómo de su trayecto brotan tres especies de colaterales: *ascendentes* (fig. 505, A), ramificadas en un foco que continúa

por delante, pero en plano más alto, la columna celular (núcleo de Darkschewitsch y substancia gris inmediata), *intersticiales* más robustas destinadas al *ganglio intersticial*, de que más adelante hablaremos (fig. 504, a), é *internas* que descienden por los lados del rafe y se ramifican, al parecer, en la substancia gris media. Algunas de estas colaterales descendentes corresponden á las fibras que Kölliker ha visto bajar del cabo anterior del fascículo longitudinal; pero en nuestros preparados, tales conductores descendentes no son tan largos que ganen el plano inferior de la calota, ni muestran tendencia á decusarse en el rafe (fig. 505, B).

Foco de Darskchewitsch.—Cuando se examinan, previa coloración de Nissl, cortes frontales del cerebro medio del gato, perro ó conejo, que pasen por el cabo anterior del núcleo rojo y por delante del extremo frontal del foco del motor ocular común, se descubre un acúmulo de células multipolares de talla mediana, menor que las del núcleo del tercer par, las cuales residen en un plano superior á éste y en la vecindad de la substancia reticular de la calota y haces descendentes de la comisura posterior (fig. 504, B) (1).

Hemos logrado impregnar estas células en el gato de pocos días, donde se muestran estrelladas, vellosas y provistas de expansiones protoplásmicas, repetidamente divididas dentro del ganglio. El axon, que suele trazar alguna revuelta inicial, emite en alguna ocasión colaterales iniciales (fig. 504, a), desciende constantemente hacia abajo, gana las inmediaciones del fascículo longitudinal posterior y de preferencia la cara interna de éste, y se pierde aquí, sin que hayamos podido cerciorarnos, ni de su incorporación al fascículo longitudinal posterior, ni de su prolongación con radiculares frontales del tercer par (fig. 504, b), ni menos su entrada, como creía Darkschewitsch, en los contingentes de la comisura posterior.

Como hemos dicho, penetran en el ganglio gran número de colaterales, no sólo brotadas de la región del fascículo longitudinal, sino también de las áreas inmediatas de substancia blanca, donde residen sistemas de fibras que podrían pertenecer, ya á la vía del trigémino, ya á las corrientes optico-reflejas, ora, en fin, á la porción descendente de la comisura posterior.

Fibras descendentes.—Sospechadas por diversos autores, han sido demostradas en los vertebrados inferiores por Edinger, van Gehuchten y mi hermano, y en los mamíferos por Held y nosotros. Recientemente Kohnstamm las ha confirmado en el conejo, á favor del método de la cromatolisis.

Examinando en el ratón, conejo y gato cortes frontales del cerebro medio (método de Weigert) que pasen por delante del foco del motor

(1) *Darkschewitsch*: Ueber die hintere Commissur des Gehirns. *Neurol. Centralbl.* p. 100, vol. IV, 1885.

ocular común, adviértese que el fascículo longitudinal posterior disminuye mucho de diámetro, tornándose al mismo tiempo plexiforme. En los preparados de Nissl, dichos cortes revelan, además, la existencia de un foco que, por ser continuación del núcleo rojo, se ha confundido sin duda con él (nosotros mismos no lo habíamos diferenciado durante nuestras primeras pesquisas) (1). Designamos este acúmulo gris *foco intersticial*, por hallarse situado entre los haces algo dispersos del cordón longitudinal, y sobre todo entre los fascículos de la substancia reticular vecina, es decir, en la situada por debajo y fuera de dicho cordón (figura

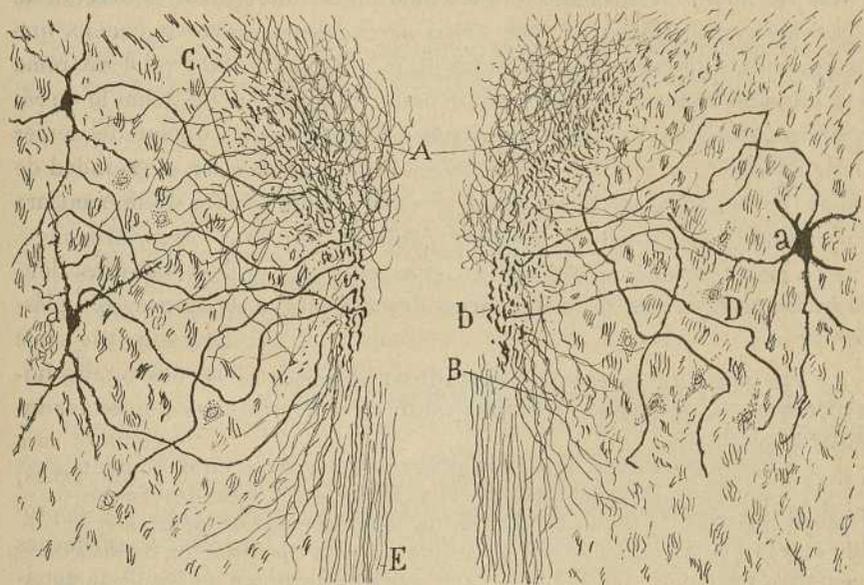


Fig. 505. — Corte frontal de la calota del ratón recién nacido. Región situada algo por delante del núcleo rojo. — A, plexo de colaterales y terminales del cordón longitudinal posterior; B, colaterales descendentes de éste; C, colaterales externas; D, foco intersticial; a, células de éste; b, región del fascículo longitudinal donde se concentran los axones del citado foco.

505, D). Las células de este foco son más pequeñas y menos ricas en grumos cromáticos que las del núcleo rojo, por encima del cual y á cierta distancia residen: su forma es triangular ó estrellada con largas dendritas divergentes y sobriamente ramificadas (fig. 504, C).

La importancia de este foco estriba en el hecho de que sus neuronas, según indicamos en otro trabajo (2), envían sus axones al fascículo longitudinal posterior, donde adquieren curso descendente.

(1) *Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc.

(2) En nuestros apuntes sobre el bulbo (Madrid, 1895), creíamos que estas células formaban parte del núcleo rojo y, en consecuencia, afirmábamos la existencia de una corriente descendente partida de este foco é incorporada al haz longitudinal pos-

Como se aprecia en la fig. 505, D, los axones susodichos, bastante robustos, marchan primero flexuosos hacia arriba y adentro para tornarse finalmente descendentes, ingresando en el lado más interno del mencionado haz longitudinal. Antes de incorporarse á éste, emiten alguna vez una ó dos colaterales robustas repartidas entre los elementos congéneres. Entre las referidas células habitan numerosos haces sagitales, pertenecientes á vías largas, entre otras, la vía central del trigémino y substancia reticular del bulbo, la de la comisura posterior, acaso también parte de los pedúnculos cerebelosos superiores, etc.

En resumen: el fascículo longitudinal posterior representa una doble vía refleja constituida: 1.º, por *fibras ascendentes sensitivas y sensoriales* de segundo y tercer orden, llegadas de la médula, bulbo y protuberancia y destinadas á llevar impulsos centrípetos inferiores á los focos motores oculares, al núcleo de Darkschewitsch y á algún centro todavía ignorado del entrecerebro; 2.º, por *fibras descendentes* nacidas en el *foco intersticial* (no negamos otros orígenes), y cuya misión parece ser transmitir á las consabidas estaciones motrices oculares impulsos sensoriales superiores, acaso visuales, dado que en el espesor del *núcleo intersticial* se ramifican colaterales de la vía óptica descendente y de la comisura posterior.

La anatomía del fascículo longitudinal posterior ha sido objeto de muchísimas investigaciones, recaídas tanto en el hombre como en los vertebrados inferiores.

Los autores á quienes se deben progresos positivos en el conocimiento de esta vía, son: Darkschewitsch (1) y Edinger (2), que determinaron el remate superior de dicho cordón en un foco especial de células conocido con el nombre de aquel sabio, y también con la designación de *foco de la comisura posterior*; Gudden (3), que probó que dicho haz no consta de fibras visuales de primero ó segundo orden, puesto que se halla bien desarrollado en los animales ciegos, como el topo, hecho que contrariaba la aserción de Spitzza (4), para quien el principal contingente de la citada vía se compondría de corrientes ópticas descendentes; Jakowenko (5) y Obersteiner (6) que insistieron sobre la continuidad del referido haz con el cordón antero-lateral de la médula y sobre su carácter de sistema reflejo; pero investigaciones posteriores nos han persuadido de que estos corpúsculos, cuya talla y morfología es algo diversa que las del citado núcleo rojo, no reciben arborizaciones del pedúnculo cerebeloso superior, ni contribuyen á formar el haz de Monakow.

(1) *Darkschewitsch*: Einige Bemerkungen uber den Faserverlauf in hinteren Commissur des Gehirns. *Neurol. Centralbl.*, 1886.

(2) *Edinger*: Untersuchungen uber die vergleichende Anatomie des Gehirns. 2. Das Zwischenhirn, 1892.

(3) *Gudden*: *Gesammelte Abhandlungen*. Wiesbaden, 1889.

(4) *Spitzza*: The oculomotor-centres and their cordinaors. *Adress delivered before the Philadelphia Neurological Society*, 1889.

(5) *Jakowenko*: Zur Frage über den Bau des hinteren Längsbundeln, etc *Ref. im Neurol. Centralbl.*, 1888.

(6) *Obersteiner*: *Nervösen Centralorgane*, & 2. Aufl. 1892.

subordinado á los focos motores superiores; Held (1), que señaló la existencia de tubos, tanto ascendentes, como descendentes, procedentes éstos de un ganglio residente en el tubérculo cuadrigémino anterior, cerca de la comisura posterior, y nacidos aquéllos de focos sensitivos indeterminados, conductores todos que emitirían colaterales para las estaciones motrices oculares; Kölliker (2), que descubrió la existencia de dichas colaterales y fijó el carácter sensitivo reflejo de los tubos ascendentes; nosotros (3), que demostramos la entrada en el haz de axones cruzados brotados de las gruesas neuronas del núcleo de Deiters, y substancia reticular y tubos descendentes procedentes de la porción anterior del núcleo rojo; y Van Gehuchten (4), que patentizó en los peces el origen de las fibras descendentes é impregnó las células del ganglio especial de que proceden.

En estos últimos años han publicado trabajos sobre el argumento: Cramer, Mahaim, mi hermano, Bechterew, Samuel, Kohnstamm, Spitzer, Tschermak, Probs y otros.

Cramer (5) ha seguido con atención en preparados de Weigert, el remate superior del fascículo y le ha visto enviar fibras á la comisura posterior, y llegar, después de cruzar el haz retroreflejo, hasta el infundíbulo, el tálamo y la cápsula interna. El núcleo de la comisura no sería, pues, terminal ni en él habría células de origen del fascículo longitudinal, dado que tales elementos remiten su axon á la comisura posterior.

Mahaim (6) confirma nuestro aserto de la llegada al haz de tubos nacidos en el foco sensitivo del trigémino y confirma el carácter sensitivo reflejo de los conductores ascendentes.

P. Ramón (7) ha estudiado la susodicha vía en el encéfalo de los reptiles, hallando también fibras ascendentes y descendentes. Entre éstas figuran ciertas fibras divididas en T, bajadas de la comisura posterior, otras no divididas de igual procedencia, y no pocas nacidas de un ganglio especial del cerebro medio y homólogo al núcleo de la comisura de Darkschewitsch y Edinger. En fin, algunos contingentes descendentes provendrían también de un foco especial situado por delante del núcleo redondo del tálamo. Es muy posible que en los vertebrados inferiores se asocien al fascículo longitudinal vías que en los mamíferos marcharían por planos más externos; esto explicaría la gran complejidad de orígenes de dicho cordón en los reptiles.

(1) *H. Held*: Die centrale Gehörleitung. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1893.

(2) *Kölliker*: Anatomischer Anzeiger, Bd. 6, 1891. *J. Handbuch. der Gewebelehre.* 2 Aufl. 2 Band. p. 300.

(3) *Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc. Madrid, 1895.

(4) *Van Gehuchten*: Le faisceau longitudinal postérieur. *Bulletin de l'Acad. royale de Médecine de Belgique*, 1895.

—A propos du faisceau longitudinal postérieur. *Comp. rendu de l'Assoc. de anat.* Sess. 1, 1899.

(5) *Cramer*: Das hintere Langsbündel, & *Anat. Hefte* (Merkel u. Bonnet). H. 41. Wiesbaden, 1899.

(6) *Mahaim*: Recherches sur les connexions qui existen entre les noyaux des nerfs moteurs du globe oculaire d'une part et d'autre part le faisceau longitudinal postérieur, & *Acad. Roy. de Médecine de Belgique*. Bruxelles, 1895.

(7) *P. Ramón*: El fascículo longitudinal de los reptiles. *Revista trim. micrográfica.* Tomo II, 1897.

Por su parte Bechterew (1) acentúa el carácter reflejo de los conductores ascendentes, sosteniendo que representan en una buena parte fibras de asociación entre el asta anterior de la médula y los focos motores de los ojos. En su opinión, el citado haz acaba en el núcleo vertebral de la comisura posterior.

Samuel (2), que ha explorado el manajo longitudinal del hombre atacado de hemorragia del puente de Varolio, confirma, apoyándose en la existencia de generaciones ascendentes y descendentes, la doble vía centrípeta y centrífuga de aquél, y hace llegar los tubos ascendentes hasta el tálamo.

Spitzer (3), estudiando un caso de lesión, en el hombre, de ambos cordones longitudinales, reconoció una vez más su doble composición y sus conexiones internas con el foco de Deiters; y añade, además, dos hechos que exigen confirmación: la continuidad de este haz con los focos del cordón posterior, y la llegada al mismo de fibras descendentes procedentes de células del foco de la comisura posterior. Este autor llama al fascículo longitudinal *via sensorial centrífuga*, la cual constituiría, con la vía piramidal ó motriz voluntaria y la vía cerebelosa descendente, el trío de sistemas motores.

También Tschermak (4) sorprende en el gato la existencia de la doble vía ascendente y descendente, y nota que degenera una parte del fascículo como consecuencia de la lesión de la substancia reticular y cuerpo trapezoide.

En fin, mencionemos todavía á Thomas (5), que ha observado en el perro la tantas veces aludida conexión con el foco de Deiters; á Probst (6), que la ha confirmado también, sorprendiendo, además, la entrada en el fascículo longitudinal de tubos ascendentes, originados del puente, calota y asta ventral medular, y la de fibras descendentes provenientes del núcleo de la comisura posterior; á Kohnstamm (7), que confirma las relaciones, mediante fibras descendentes, entre el foco comisural y el fascículo longitudinal; á Kaplan y Finkelnburg (8), que han establecido una vez más la conexión fundamental con el ganglio de Deiters, etc.

(1) *Bechterew*: Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. 2. Aufl. Leipzig, 1899.

(2) *Samuel*: Hæmorrhagie into pons secondary lesion of lemniscus posterior longitudinal fasciculi, & *Brain*. Part. I. 1898.

(3) *Spitzer*: Ein Fall von Tumor am Boden der Bautengrube. & *Jahrbücher f. Psych.* Bd. 18. Hefl. 1 u. 2.

(4) *Tschermak*: Ueber die Folgen der Durchschneidung des Traperkörpers bei der Katze. *Neurol. Centralbl.* 1898. n.º 15 u. 16.

(5) *Thomas*: Etude sur quelques faisceaux descendants de la moelle. *Jour. de Physiol. et de Pathol. générale.* 1899.

(6) *Probst*: Ueber. Experim. Untersuchungen über die Schleifenendigung, die Haubenbahnen, das dorsale Langsbundel, & *Arch. f. Psychiatrie.* Bd. 33. 1900.

(7) *Kohnstamm*: Ueber Coordinationskenne des Hirnstammes u. die absteigenden Spinalbahnen. *Monats. f. Psychiatr. u. Neurol.* Bd. VIII. 1900. Véase también: *Neurol. Centralbl.* 1899. n.º 14.

(8) *Kaplan u Finkelnburg*: Anatom. Befund bei traumatischer Psychose mit Bulbärscheinungen. & *Monats. f. Psych. u. Neurol.* Bd. VIII. 1900.

CAPITULO XXVII

PLANO INFERIOR DEL CEREBRO MEDIO

Ganglio interpeduncular. — Substantia nigra. — Tractus peduncularis transversus.

El plano inferior del cerebro medio contiene dos importantes focos de substancia gris: el *ganglio interpeduncular* y la *substantia nigra*. Posee también algunas vías, que son: el *pedúnculo cerebral*, el *lemnisco interno*, el *fascículo de Meynert*, el *haz de la calota del ganglio interpeduncular* y el *tractus peduncularis transversus*.

Puesto que algunas de estas vías han sido ya descritas y otras lo serán más adelante, por ser comunes al tálamo óptico, de donde brotan ó donde acaban, nos limitaremos á describir el *ganglio interpeduncular*, la *substantia nigra*, y el *tractus peduncularis transversus*.

GANGLIO INTERPEDUNCULAR

Llábase *foco interpeduncular* una masa gris muy voluminosa en los vertebrados inferiores, relativamente pequeña en los mamíferos, situada profundamente en el plano inferior del cerebro medio, entre ambos pedúnculos cerebrales, por debajo de la decusación ventral de Meynert de la calota. Esta masa gris fué descubierta por Gudden y detalladamente descrita por Forel, quien demostró, por el método de las atrofias, que en dicho foco se termina, previa decusación, el fascículo de Meynert.

La textura de este ganglio es poco conocida. Para Forel (1) encierra, aparte las fibras terminales del fascículo retroreflejo, células fusiformes y diminutas, entremezcladas con ciertos islotes granulosos, pequeños, semejantes á los glomérulos del bulbo olfatorio. Ganser (2), que ha examinado el ganglio interpeduncular del topo, señala la existencia de dos tipos celulares: uno grande, estrellado, rico en protoplasma, y otro pequeño, vesicular, exento de expansiones y guarnecido de un cuerpo protoplásmico escasísimo.

El método de Golgi, tan fértil en enseñanzas, ha sido ensayado por

(1) Forel: Beiträge zu Kenntniss des Thalamus opticus. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 66, III Abtheil. 1872.

(2) Ganser: Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphologisches Jahrbuch. 1. Band. 4 Heft. 1882.

Edinger (1) en los reptiles, y por Van Gehuchten (2) y nosotros (3), en los teleósteos. Estos ensayos de coloración negra, con ser incompletos, revelaron que las fibrillas del fascículo de Meynert se terminan entre las células del ganglio interpeduncular, ya por pinceles (en los reptiles, según Edinger), ya por arborizaciones libres de dirección transversal, entrecruzadas con las procedentes del lado opuesto (en los teleósteos, según Van Gehuchten). Nuestras observaciones (4) confirmatorias de las de estos sabios, y recaídas en los mamíferos (ratón, conejo, gato y perro), añaden algunos detalles sobre la morfología de las células y disposición terminal de las fibras aferentes.

Un corte sagital central de la protuberancia y cerebro medio (figura 491, H) nos presenta el foco interpeduncular como una masa gris semilunar situada por debajo del cruce ventral de la colota y limitando el labio posterior del surco mamilo-protuberancial. Un avance de las fibras de dicha decusación, estrecha algo la región central de este ganglio, dividiéndolo en dos lóbulos superior é inferior.

Aunque la estructura del ganglio interpeduncular nos ha parecido esencialmente igual en todas sus partes, ciertas diferencias morfológicas que se advierten en las células según las localidades en que residen, autorizan una distinción en dos planos ó zonas: *zona superficial* ó anterior, y *zona profunda* ó posterior.

La *región superficial* es la más próxima á la cisura protuberancio-mamilar, y por consiguiente, la parte más anterior del ganglio. En ella se advierten hileras irregulares de unos elementos de gran talla, y cuya morfología es bastante singular.

La mayor parte de las células posee el cuerpo liso, ovoideo, fusiforme ó triangular; sus expansiones protoplásmicas sumamente robustas, son en número de dos, tres ó cuatro, de las cuales una ó dos marchan casi siempre á la periferia, trazando á veces grandes curvas y revueltas (figura 506, b.) Después de un curso bastante prolongado, durante el cual dichos apéndices se muestran erizados de algunas espinas gruesas, cortas y á veces ramificadas (asemejándose á las astas de ciervo), resuélvense, ya en un penacho de ramúsculos espinosos y enredados, ya en dos ó tres ramitas terminales. Añadamos aún que las células más próximas á la superficie libre corren más ó menos paralelamente á ésta, y afectan con frecuencia la figura de husos retorcidos en S (fig. 506, a).

(1) *Edinger*: Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere. 4 Aufl. 1893.

(2) *Van Gehuchten*: Contribution à l'étude du système nerveux des Téléostéens. *La Cellule*, t. X, 2 fasc. 1893.

(3) *S. R. Cajal*: Notas preventivas sobre la estructura del encéfalo de los teleósteos. *Anal. de la Socied. Esp. de Hist. Nat.* 2.^a serie, t. III, 1894.

(4) *Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc., 1905.

En cuanto al cilindro-eje, es sumamente robusto, nace por lo común de un tallo protoplásmico y algunas veces de una rama que, dirigida en su arranque hacia dentro, recurre luego á la periferia; su marcha es flexuosa, y, después de dar una colateral robusta que se dobla para rami-

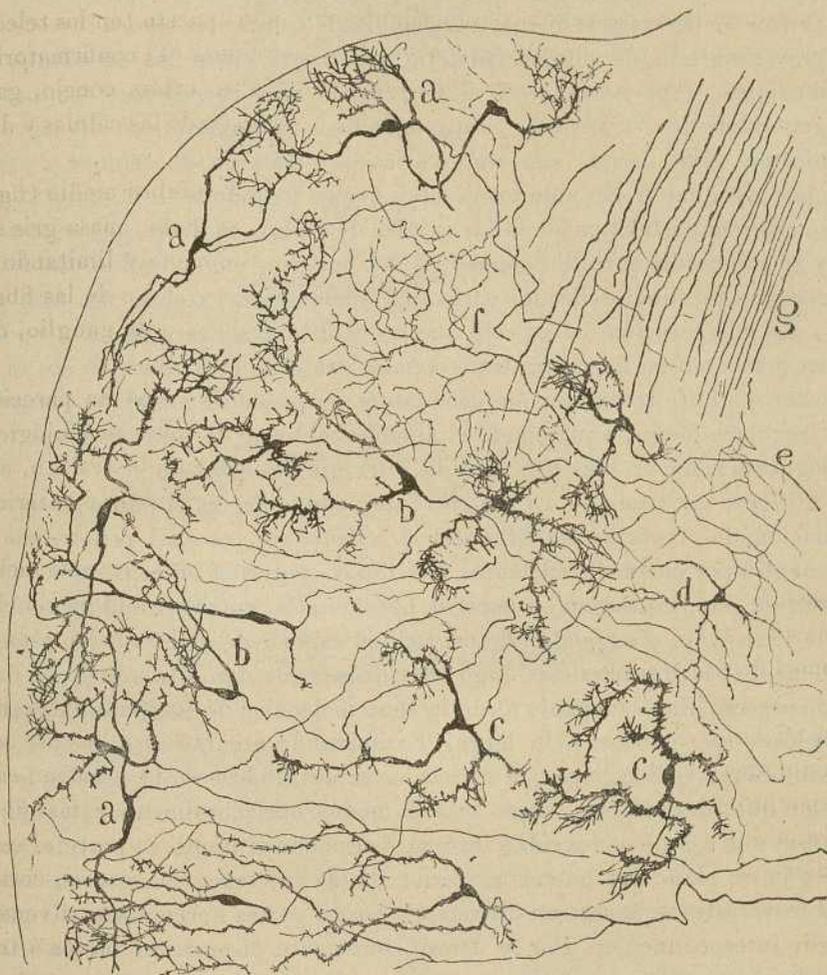


Fig. 506.—Corte sagital del ganglio interpeduncular del conejo de ocho días.—*a*, células horizontales superficiales; *b*, células alargadas; *c*, células estrelladas de la región profunda; *d*, corpúsculo de Golgi; *e*, arborización terminal de una fibra llegada de la protuberancia; *f*, entrada en el ganglio del fascículo de Meynert.

ficarse en el plano superficial del ganglio, sube hasta la substancia blanca de la calota.

La *región profunda ó posterior* del ganglio contiene células más pequeñas y en su mayor parte estrelladas, con apéndices protoplásmicos que divergen en todas direcciones. Por la talla y el comportamiento del

cilindro-eje cabe distinguir dos tipos celulares. *Tipo grueso*: Corresponde indudablemente á la misma especie que hemos señalado en la región superficial, discrepando de ella solamente en que sus apéndices, mucho más cortos y vellosos, acaban, tras un curso muy irregular, á beneficio de penachos espesos y notablemente complicados (fig. 506, *c*). La expansión nerviosa se pierde asimismo en la substancia blanca inmediata, previa emisión de alguna colateral arborizada entre los elementos inmediatos. *Tipo pequeño*: A él pertenecen unos corpúsculos diminutos, generalmente estrellados, cuyos apéndices protoplásmicos divergentes afectan gran finura, son algo varicosos y carecen de espinas y penachos terminales. En algunos de ellos hemos logrado teñir el cilindro-eje, que se comportaba como en las células de Golgi, es decir, que se dividía y se subdividía entre los elementos del ganglio, engendrando una arborización terminal delicada, varicosa y sumamente extensa (fig. 506, *d*).

La comparación del aspecto que las células grandes y de talla mediana presentan en los cortes transversales con el que exhiben en los sagitales, permite reconocer que semejantes corpúsculos son algo aplanados transversalmente, aun cuando el aplanamiento no es aquí tan correcto y riguroso como en los elementos de Purkinje del cerebelo.

Fibras nerviosas. — El ganglio interpeduncular es el punto de terminación del fascículo de Meynert ó retroreflejo, el cual penetra en el ganglio por encima y adelante; sus fibras, sagitales en la porción superior de éste, no tardan en hacerse horizontales, entrecruzándose con las del otro lado, y engendrando en todo el espesor de dicho núcleo un sistema de fibrillas paralelas, algo curvilíneas, que dan á la substancia gris un aspecto algo semejante al de la zona molecular de las laminillas cerebelosas seccionadas á lo largo. Examinando atentamente el curso de cada fibra, se reconoce que no acaba arborizándose en el opuesto lado, sino que, después de cruzar más ó menos horizontalmente el ganglio, traza una asa de concavidad interna, volviendo al punto de partida, pero según un plano mucho más posterior. Estas vueltas y revueltas en arcos transversales se muestran claramente en los cortes horizontales del ganglio interpeduncular. Por lo demás, semejante disposición fué ya señalada por Gudden en el conejo (1) y por Ganser (2) en el topo, quienes han descrito en las fibras terminales del fascículo de Meynert, revueltas en 8° de guarismo (fig. 507, *c*).

Durante la primera parte de su curso intraganglionar, las fibras nerviosas no dan sino raras colaterales; mas en las vueltas siguientes, las colaterales abundan, naciendo, por lo común, en ángulo recto, y marchando ya hacia arriba ya hacia abajo, para ramificarse sobriamente en-

(1) *Gudden*: Mittheilung uber [Ganglion interpedunculare, (Arch. f. Psyschr. u. Nervenkr.). Bd. XI, p. 414.

(2) *Ganser*: Loc. cit.

tre las células; finalmente, los tallos de origen adquieren por cada vez aspecto más varicoso, y sin perder su horizontalidad, se resuelven en

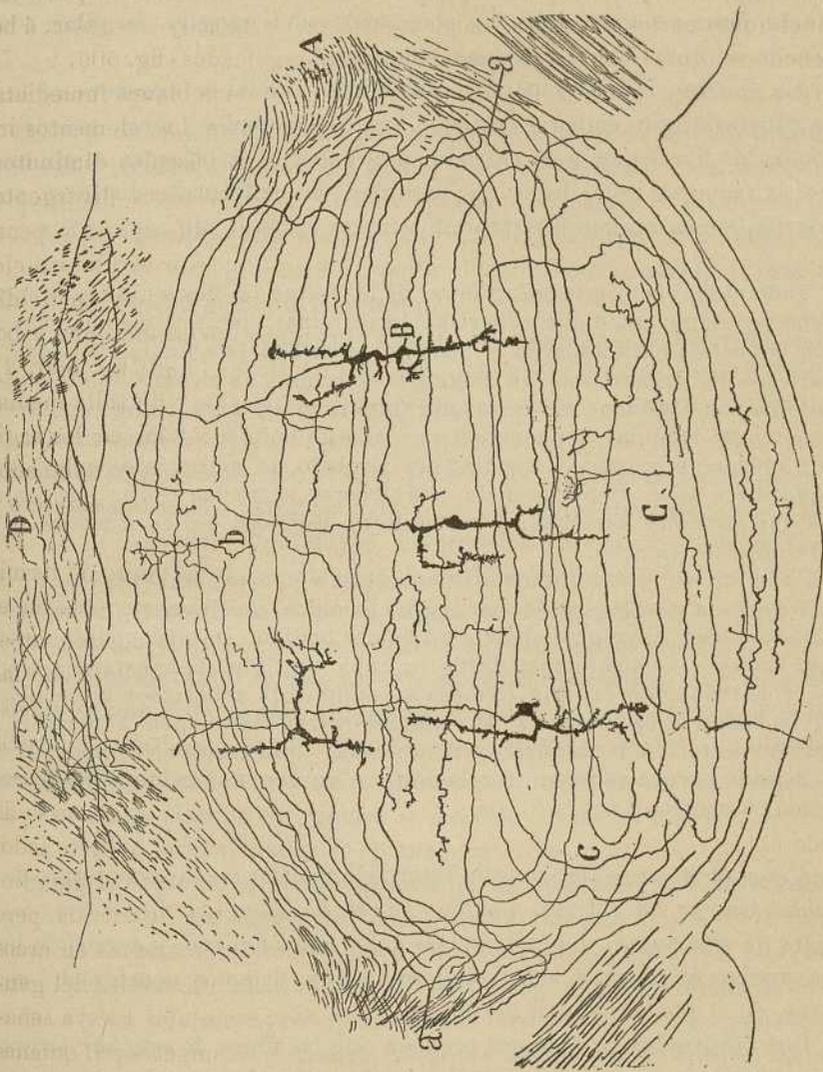


Fig. 507. — Corte frontal un poco oblicuo de atrás á adelante. Ratón de cuatro días. — El ganglio interpeduncular aparece entero seccionado según el plano de arborización de las fibras del fascículo de Meynert. — A, terminación del fascículo de Meynert; B, célula del ganglio interpeduncular vista de perfil; C, arborización final de una fibra del fascículo retroreflejo; *a*, bifurcación de una de estas fibras; *b*, colateral de las mismas; *c*, vueltas onduladas de cada fibra en el lado opuesto; D, decusación ventral de la calota.

una arborización pobre, compuesta de dos ó tres ramitas también horizontales ó casi horizontales. En ocasiones, apenas existe arborización

terminal, acabando la fibra del haz retroflejo (como de ello se ven muchos ejemplos en el ratón) por mera intumescencia libre, después de suministrar tal cual ramúsculo corto y varicoso. La reunión de colaterales y terminales produce, entre los corpúsculos del ganglio, un plexo complicado de fibras finas, varicosas y flexuosas.

En general, la individualidad de la fibra inicial se conserva en todo su itinerario; sin embargo, existen muchos ejemplos, sobre todo en el conejo, de fibras que, á su entrada en el ganglio, se bifurcan marchando ambas ramas en igual dirección, pero por planos frontales distintos, para distribuirse en regiones bastante apartadas entre sí (fig. 507, a).

Todo el trayecto intraganglionar de las fibras del fascículo de Meynert debe reputarse como una arborización terminal, que se pone en contacto con las células situadas en el camino ondulado de aquéllas. El aspecto varicoso de dichas fibras, su delgadez extrema y la circunstancia, ya señalada por Gudden, de estar durante todo su curso intraganglionar exentas de mielina, deponen en pro de esta opinión. A la manera de lo que sucede en la capa molecular del cerebelo, la conexión nervioso-protoplásmica debe de preferencia establecerse entre las fibras horizontales que dejamos descritas, y el contorno espinoso de los grandes corpúsculos del ganglio.

En el núcleo interpeduncular vienen también á terminarse otras fibras más gruesas y más escasas que las del fascículo de Meynert. Semejantes cilindros-ejes, cuya procedencia no hemos podido establecer, descienden más ó menos verticalmente desde la capa contigua de substancia blanca, y se resuelven en una extensa y complicada arborización terminal, cuyas ramillas secundarias, sumamente varicosas, nacen á menudo en ángulo recto. Cada arborización terminal (que carece de orientación marcada) parece ponerse en relación con un grupo considerable de corpúsculos nerviosos (fig. 506, f.).

Via centrifuga.—Del ganglio interpeduncular procede, conforme descubrió Ganser, un robusto manojo (*haz de la calota del foco interpeduncular* de este autor), que situándose á los lados del rafe y corriendo hacia arriba se termina arborizándose, según dejamos consignado más atrás, en el *foco tegmental dorsal*.

Los preparados de Weigert prueban que las fibras de este haz provienen del lóbulo central del ganglio, paraje donde habitan las células pequeñas; los axones emanados de las regiones laterales son más espesos y siguen verosímilmente otros derroteros. En algunos preparados nos ha parecido que, arribados al nivel de la decusación de Forel del haz de Monakow, estos tubos gruesos se decusaban, haciéndose transversales y mezclándose con las fibras descendentes más inferiores de la calota.

En resumen; en el ganglio interpeduncular terminan dos vías aferentes: el fascículo de Meynert y ciertas otras llegadas de la calota; y de él proceden otras dos corrientes: la de fibras finas, originadas del lóbulo

central (*haz del rafe*) y destinadas al *foco tegmental dorsal*, y la de *axones gruesos*, nacidos en los lóbulos laterales y cuyo paradero es desconocido.

SUBSTANTIA NIGRA

Llámase *substancia negra* de Sömmering á un foco de sección frontal semilunar, aplastado de arriba á abajo, y situado entre la cara superior del pedúnculo cerebral y la frontera inferior del lemnismo y substancia reticular de la calota. Hacia abajo y adentro confina con el fascículo de Meynert y foco interpeduncular; por arriba y afuera se acerca al lóbulo inferior del cuerpo geniculado externo.

Un corte frontal del pedúnculo y de la *substancia nigra*, coloreado por el método de Nissl, revela en este foco dos zonas ó fajas: una inferior extensa, pobre en células nerviosas y copiosa en plexos protoplásmicos y hacecillos nerviosos de paso, y otra superior ó marginal, estrecha y más abundante en neuronas. En el cabo interno de esta faja marginal obsérvase siempre (conejo, gato, etc.) un acúmulo celular apretado, donde las neuronas afectan talla algo mayor. En general, las neuronas son fusiformes ó triangulares, poseen un soma de mediano volumen (de 18μ á 24μ) y escaso en grumos cromáticos, y largas dendritas polares que, en los preparados de Nissl, no pueden seguirse sino en escasos trayectos.

El método de Golgi, primeramente empleado por Mirto (1), presenta estas neuronas de figuras diferentes, dominando la triangular, y provistas de larguísimas, vellosas y sobriamente divididas dendritas, las cuales recorren casi todo el ganglio. Aunque la dirección de estas expansiones es varia, tienden en general á marchar de arriba á abajo, es decir, en sentido perpendicular al aplanamiento del foco.

Discrepan algo las células limitantes de las inferiores. Las de la capa superior ó fronteriza suelen ser más grandes, afectan forma á menudo piramidal de base superior, y poseen largas y robustas dendritas descendentes, y á veces un verdadero tallo radial (fig. 509, A), mientras que las de la zona inferior ó principal son más menudas (hay excepciones), están más desorientadas y poseen dendritas largas, proyectadas en todas direcciones (fig. 509, B).

Además de las células comunes, este territorio ventral del foco encierra tal cual corpúsculo menudo, de finas y cortas dendritas y provisto de un axon delicadísimo y ramificado. Acaso se trate de células de axon corto (fig. 509, C).

Axon de las células principales. — Las células principales del foco, tanto inferiores como superiores, emiten un axon robusto, el cual mar-

(1) D. Mirto: Sulla fina Anatomia della regioni pedunculare e subtalamica nell' uomo. — *Riv. di patol. nervosa e mentale*, vol. I, fasc. 2, 1896.

cha durante su trayecto inicial en variedad de sentidos, suministrando una ó dos colaterales repartidas entre las células compañeras; después corre hacia arriba, abandonando el ganglio é ingresando en el vasto espacio de la substancia reticular interpuesto entre ambos lemmicos; y por último, llegado á la región superior de la calota, se substraerá á la observación en los cortes frontales. Durante todo este itinerario, los citados axones no constituyen un haz compacto, sino una faja plexiforme ondeada-

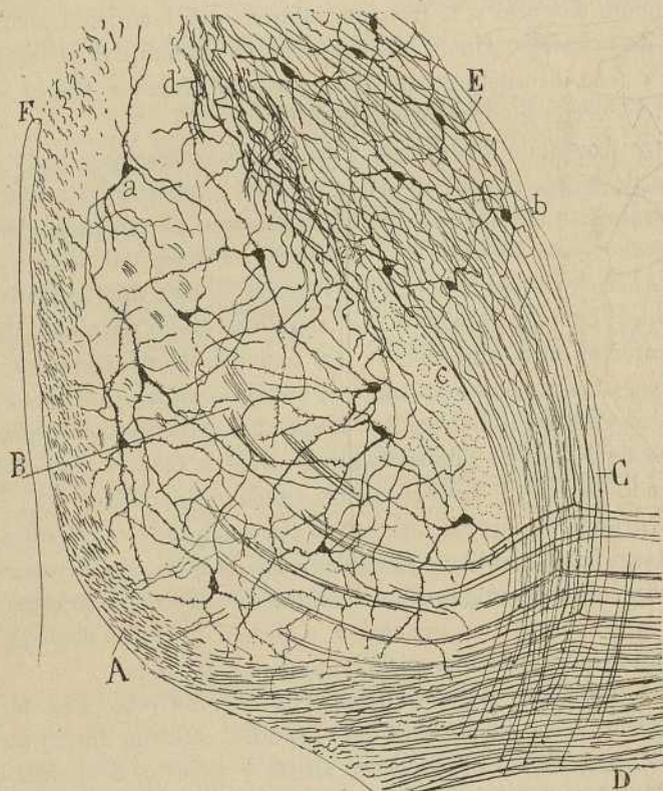


Fig. 508. — Corte sagital del cerebro medio del ratón. — A, pedúnculo cerebral; B, *substantia nigra*; C, haz de colaterales destinado á la región infratálámica; D, continuación del pedúnculo cerebral; E, pliegue protuberancial; F, pliegue protuberancial; *d*, haz nacido en la *substantia nigra*.

da, comparable á un buche de cabellos, disposición que se advierte ya en los preparados de Weigert (fig. 493, H).

¿Cuál es la terminación superior del mencionado fascículo? Mirto cree que el llamado *pedúnculo de la substantia nigra* sube hacia la calota y se torna ascendente. Kölliker, que ha estudiado la marcha de dicho haz en los preparados de Weigert, afirma que sus fibras asaltan á la calota y en parte se juntan al lemnisco interno, á quien refuerzan, y en parte se



pierden en la región lateral de aquélla. En sentir de Bechterew, una corriente emanada de la *substantia nigra* se incorpora al pié del pedúnculo y se remonta al cuerpo estriado. En los cortes sagitales y muy laterales del encéfalo del ratón hemos visto nosotros con entera evidencia que el citado fascículo, después de dar algunas colaterales para la región inferior de la calota, se hace transversal en el territorio de la comisura posterior ó por debajo de ella, entrecruzándose después para seguir ul-

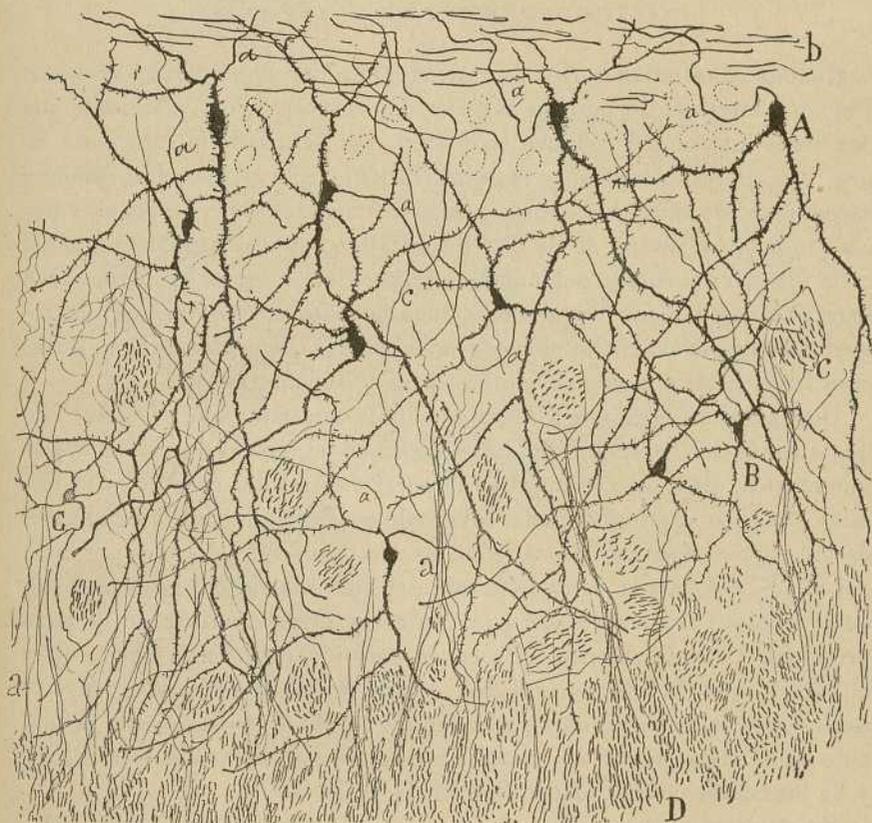


Fig. 509. — Un trozo de un corte frontal de la *substantia nigra* del gato de pocos días. — A, células superiores; B, células inferiores; C, corpúsculo de axon corto; D, pedúnculo cerebral; a, hacecillo de colaterales del pedúnculo ramificadas en dicho ganglio.

teriormente un derrotero que no hemos podido determinar. Algunas fibras se bifurcan en ramas ascendente y descendente.

Colaterales.— Tanto las fibras pedunculares como los numerosos hacecillos de paso que cruzan la *substantia nigra*, emiten colaterales numerosas que se reparten en el espesor del foco, engendrando un plexo muy delicado y tupido. Semejantes colaterales, vistas por Mirto y Kölliker,

son tardías en aparecer, faltando por completo en los animales recién nacidos (ratón y conejo), y alcanzando todo su auge en el gato y conejo de veinte á treinta días. La existencia de estas colaterales motrices relacionadas con la *substantia nigra*, explica bien el hecho señalado por diversos autores (Witkowsky, Bechterew, Jeldersma, Jurman, etc.) de atrofiarse dicha substancia consecutivamente á las lesiones corticales del cerebro.

TRACTUS PEDUNCULARIS TRANSVERSUS

Cuando se estudian cortes frontales teñidos por el método de Weigert-Pal, que interesen la porción anterior del cerebro medio, obsérvase que del borde interno del pedúnculo cerebral, por dentro de la *substantia nigra*, procede un compacto y angosto fascículo, que se hace bruscamente ascendente (de sagital que era), pasa por fuera de la vía sensitiva y núcleo rojo, y se pierde en lo alto de la calota, en una región vecina del cabo interno del cuerpo geniculado interno. Este singular fascículo, visto hace tiempo por Gall y Spurzheim, bien descrito por Gudden (1), ha tomado el nombre de *tracto peduncular transverso*, por alusión á su dirección transversal á la que tienen las fibras pedunculares.

Desconócense el origen y terminación de este fascículo. Kölliker (2), que además del haz principal ha descrito en el conejo dos haces supernumerarios, dice que comienza en la parte ventral del cerebro, y se termina en la porción profunda del tubérculo cuadrigémino anterior al nivel de un pequeño foco de células redondas multipolares, colocadas por fuera del núcleo rojo, y por detrás y debajo del foco ventral del tálamo (Nissl) en la frontera separatoria de este centro, y el tubérculo cuadrigémino proximal. Para Bechterew, el foco en cuestión reside más abajo, entre el núcleo rojo y la *substantia nigra*. Añade Kölliker que todo el trayecto ascendente del *tractus*, desde su arranque en el borde interno del pedúnculo contendría células nerviosas multipolares, situadas entre las fibras, y de las cuales podrían nacer algunas de ellas.

En nuestras preparaciones, el *tractus* muéstrase como un cordón compacto salpicado de células nerviosas, que partiendo del borde interno del pedúnculo, no lejos de la vía llamada *pedúnculo del cuerpo mamilar*, asciende oblicuamente por la región inferior de la calota, entre la substancia negra y la reticular gris calotal; cruza después los haces del lemnisco interno ó vía sensitiva, y finalmente, se termina por arborizaciones libres en un foco ovóideo situado por fuera y detrás del núcleo rojo, con el cual en algunos preparados aparece como soldado (fig. 510, J).

Estas arborizaciones libres son muy espesas y complicadas, parecién-

(1) Gudden: *Arch. f. Psychatrie*, Bd. II, 1870.

(2) Kölliker: *Lehrbuch de Gewebelehre*, 6 Aufl., II Band.

dose mucho á las borlas ó rosáceas complejas, por que acaban las fibras del foco interno de la habénula. Cada arborización tupida rodea una ó un grupo de células, que aparecen como huecos redondeados del plexo terminal. Pero, además, según ha hecho notar Kölliker, todo el cordón está sembrado de neuronas y de arborizaciones libres, las cuales son tan tupidas y se entremezclan tan íntimamente con los tubos ascendentes, que es imposible analizarlas convenientemente.

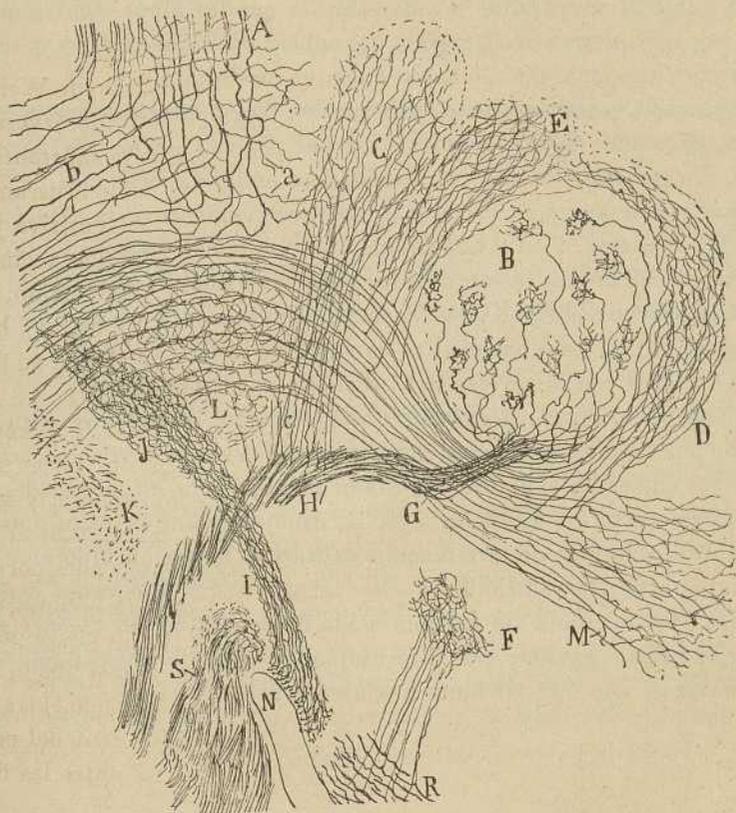


Fig. 510.—Corte sagital lateral del tálamo y parte del mesencéfalo del ratón de ocho días.—A, comisura posterior; B, foco sensitivo del tálamo; C, foco talámico posterior; D y E, núcleos accesorios del foco sensitivo; F, núcleo especial subtalámico; G, lemnisco interno; H, porción de éste de donde brotan colaterales; I, tractus peduncularis transversus; J, foco de terminación de éste; L, núcleo rojo; S, vía piramidal.

Células nerviosas.—Examinadas en las coloraciones de Nissl, se presentan con un soma diminuto, pobre en granitos cromáticos y una figura ovóidea, fusiforme ó triangular. Entre las neuronas pasan muchos haces de la calota, y aparece un plexo nervioso tupido.

Los preparados de Golgi, correspondientes al gato de pocos días, nos

revelan tales elementos pequeños multipolares, con dendritas vellosas repetidamente dicotomizadas y de curso muy complicado. El axon, pocas veces impregnado, no lo hemos seguido en suficiente trayecto para fijar su paradero. Ignoramos por tanto, si el *tractus peduncularis*, que en gran parte parece acabar en el aludido foco, toma origen también en algunas de sus neuronas.

En cuanto al trayecto originario, es decir, al seguido por el fascículo más allá del pedúnculo cerebral, nada concreto sabríamos decir; lo único que en nuestros preparados se advierte, es que las fibras del *tractus* se hacen sagitales detrás de la región del núcleo mamilar externo, y se tornan ascendentes, marchando como hacia el cerebro.

Aventurado, pues, resulta en vista de los fragmentarios datos que poseemos, pretender fijar la significación del *tractus peduncularis transversus*. En general, los autores, fundándose en las experiencias de Gudden, que vió desaparecer el *tractus* consecutivamente á la ablación de los globos oculares, y en las de Monakow, que le halló atrofiado después de extirpar en conejos recién nacidos la esfera visual cerebral de Munk, consideran dicha vía como una dependencia del aparato visual; pero hoy por hoy es imposible saber cuál es el modo de enlace del *tractus* con el nervio óptico ó con la corteza del tubérculo cuadrigémino anterior.

Además del *tractus peduncularis* que acabamos de exponer, Kölliker describe dos *tractus accesorios* con sus focos nerviosos correspondientes, uno de los cuales ha sido visto también por nosotros en el encéfalo del conejo, cavia y ratón. En la fig. 510, R, dibujamos uno de estos manojos accesorios con su foco de terminación situado en la región hipotalámica, inmediatamente por debajo del núcleo sensitivo (F). Mas como aparece en la fig. 510, la citada vía no tiene nada de común con el *tractus* principal, puesto que proviene, por bifurcación, de una vía especial del cuerpo mamilar de que más adelante hablaremos.

CAPITULO XXVIII

TÁLAMO ÓPTICO. — FOCOS DEL TÁLAMO

Cuerpo geniculado interno. — Pléyades celulares de este centro. — Terminación del lemnisco externo. — Via acústica talamo-cortical. — Focos supra-peduncular y de la vía óptica bigeminal.

El *entrecerebro* ó *cerebro intermediario* es el segmento relativamente angosto del encéfalo colocado entre los tubérculos cuadrigéminos (*cerebro medio*) y el cuerpo estriado y cerebro propiamente dicho (*cerebro anterior*). Su forma general es la de un cilindro cuyas paredes laterales hubieran adquirido un gran espesor, y cuyo extremo anterior hubiera penetrado hondamente, como invaginándose, en el cuerpo estriado, dependencia del cerebro anterior. Como todos los segmentos del eje cerebro-raquídeo, posee este centro una prolongación ependimal, el tercer ventrículo ó ventrículo medio, especie de rendija vertical, continuada caudalmente con el acueducto de Sylvio, y por arriba y los lados, y á favor de los agujeros de Monro, con los ventrículos laterales.

El entrecerebro consta de dos porciones ó pisos: El *piso superior* ó *tálamo óptico* (*capas ópticas* de los autores franceses), y el *piso inferior* ó *región subtalámica*. Independientemente de tales pisos, se estudian en el cerebro medio dos apéndices ó proyecciones, á saber: el apéndice superior ó *glándula pineal*, y el apéndice inferior ó *cuerpo pituitario*.

PISO SUPERIOR Ó TÁLAMO ÓPTICO

No vamos á exponer por la menuda los caracteres macroscópicos del tálamo, que podrán estudiarse más cumplidamente en los Tratados de anatomía descriptiva. Contentarémonos solamente con recordar aquí algún rasgo morfológico de sus caras y extremos.

Distínguense en el tálamo cuatro caras: *superior*, *inferior*, *interna* y *externa*, y dos extremidades: *frontal* y *caudal*. La *cara superior* ovoidea y libre, culmina en el interior del ventrículo lateral y por debajo del trígono, y exhibe tres eminencias cuya posición importa conocer, porque corresponden á algunos focos grises profundos; estas eminencias son, de delante á atrás: una redondeada, llamada *tubérculo anterior* ó *corpus album*

subrotundum; otra pequeña arciforme, muy estrecha, emplazada en la arista que separa la cara superior de la interna, inmediatamente por delante de la glándula pineal, y designada *ganglio de la habénula*; y una gruesa eminencia posterior, muy acentuada en el hombre, apenas perceptible en los animales, denominada *pulvinar*. La citada arista separatoria aparece, además, guarnecida por una fina tira blanca, que, arrancando del cabo anterior del tálamo, remata caudalmente, constituyendo un arco ó comisura entre ambas habénulas; este *tractus* blanco designase *estria medular* ó *pedúnculo de la glándula pineal*. En la frontera externa del tálamo, en conexión con el *cuerpo estriado*, aparece otro fino cordón blanco-grisáceo antero-posterior, más desarrollado relativamente en los animales que en el hombre, esto es, la *thenia semicircularis*.

La *cara interna* sólo es libre en sus dos tercios anteriores, y sirve de pared al ventrículo medio, que se halla interrumpido en su porción anterior por un puente transversal gris (*comisura gris*). El tercio posterior de esta cara está soldado á los tubérculos cuadrigéminos.

La *cara inferior* adhiérese al pedúnculo cerebral, de cuyos límites excede por fuera y por dentro. En fin, la *cara externa* hállase adherida á la substancia blanca del cerebro, principalmente al *núcleo caudal* del cuerpo estriado.

De sus dos *extremos*, *anterior* y *posterior*, el primero es redondeado y se termina junto á la comisura anterior; pero el *posterior*, mucho más extenso, es libre, presentando por debajo del pulvinar dos importantes eminencias: los *cuerpos geniculados*, distinguidos en *anterior* ó *externo* y *posterior* ó *interno*. Puesto que hoy se sabe bien que cada ganglio de estos representa una estación de empalme de vías sensoriales centrales, sería más conveniente designar respectivamente: *foco acústico* al cuerpo geniculado interno, y *foco óptico* al cuerpo geniculado externo; cuanto más que en muchos animales (cavia, conejo, ratón), la diferencia de posición de estos focos, con relación al eje, es poco notable, y es, por tanto, ocasionada á confusiones una nomenclatura basada en dato tan poco acentuado.

Estructura del tálamo óptico.—Cuando se estudia una serie de cortes horizontales del tálamo del conejo ó gato, coloreados por el método de Nissl, adviértese que la masa gris de este centro consta de varios núcleos escalonados de delante á atrás y dispuestos en tres series: *externa*, *media* é *interna*.

La serie externa encierra los focos que sobresalen en el cabo posterior y parte externa del tálamo, y son: de atrás á adelante el *cuerpo geniculado interno* ó *ganglio acústico*, el *cuerpo geniculado externo* ó *ganglio óptico inferior* y el *pulvinar* ó *ganglio óptico superior*. A estos podría añadirse el *ganglio rayado superior*, de Nissl (*Gitterkern dorsal* de este autor).

Comprende la *serie intermedia*, de delante á atrás : 1.º El *núcleo dorsal* (*c. albus-subrotundum, foco ventral anterior*, de Nissl). 2.º El *núcleo sensitivo* (*foco lateral* de varios autores y de Kölliker, *ventral*, de Nissl), con sus dos ganglios satélites, el *semilunar* ó *casquete anterior* y el *trapezoide* ó *casquete posterior*. 3.º El *núcleo posterior* ó *prebigeminal*, (*n. posterior lateral*, de Nissl).

En el *plano interno* se alinean de atrás á adelante : 1.º El *ganglio de la habénula*. 2.º El *núcleo interno* (*nucleus medialis*, de Kölliker, *n. posterior interno*, de Nissl). 3.º *Núcleo intermediario* ó *mediano*, de Luys. 4.º El *ganglio de la comisura gris* ó *comisural*. 5.º El *núcleo de la línea media* (*Mittellinie-Kern* de Kölliker), etc.

Por debajo de este piso superior de ganglios talámicos existen otros como el *núcleo arciforme*, el *campo de Forel*, el *cuerpo de Luys*, etc. ; pero todas estas pléyades celulares y otras pertenecen á la *región subtalámica* del cerebro medio, con la cual se estudiarán más adelante.

CUERPO GENICULADO INTERNO

Constituye el primero de los focos talámicos externos, partiendo de de atrás adelante y se presenta á la simple vista como una eminencia ovoidea de color blanquecino, colocada á los lados y debajo del tubérculo cuadrigémino proximal, detrás y algo por dentro del cuerpo geniculado externo (conejiillo de Indias, ratón, gato) y á manera de excrescencia de aquel cordón blanco superficial que reúne el *tractus* óptico con el tubérculo cuadrigémino posterior (*brachium conjunctivum* de este centro).

Cuando se estudian cortes frontales del cerebro medio que interesen el cuerpo geniculado interno (método de Nissl), se observa, como ya notó Monakow (1) y ha reconocido Nissl y otros (2), que el ganglio en cuestión consta de varios focos, principalmente de dos, que llamaremos lóbulos: uno *superior* ó *dorsal* y otro *inferior* ó *ventral* (figura 511).

El *lóbulo dorsal* se reconoce en seguida por su pobreza celular, por los haces nerviosos que lo cruzan en sentido arciforme y por la riqueza y extensión de los plexos nerviosos protoplásmicos intercelulares. Sus neuronas poseen, como ha reconocido Dantchakoff (3), en su mayoría talla mediana (18 á 24 μ), forma poligonal ó triangular, protoplasma pobre en grumos cromáticos y núcleo relativamente grande y provisto de

(1) Monakow: *Arch. f. Psychatrie*, 1882.

(2) Nissl: Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie, & *Neurol. Centralbl.*, 1895.

— Véase también: *Tagebl. der 62 Versaml. deutsch. Naturf. u. Aerzte*. Heidelberg, 1889 1890.

(3) Dantchakoff: Recherches experimentales sur les voies acoustiques. *Bull. de la Acad. royale de med. de Belgique*, 1902.

uno ó de dos nucleolos. De vez en cuando, véanse células emparejadas y tal cual corpúsculo nervioso diminuto diseminado irregularmente.

Las células del *lóbulos inferior* son más numerosas, poseen talla semejante, viven más próximas entre sí que las del núcleo anterior, y se disponen muy frecuentemente en pléyades ó grupos de dos, tres ó cuatro elementos, tan apretados á veces que llegan á tocarse (fig. 511, B).

En cada familia celular suele haber algún diminuto corpúsculo triangular ó ovoideo, reconocible por su pobreza en gránulos de Nissl. Luego veremos que estos elementos no son sino neuronas de axon corto.

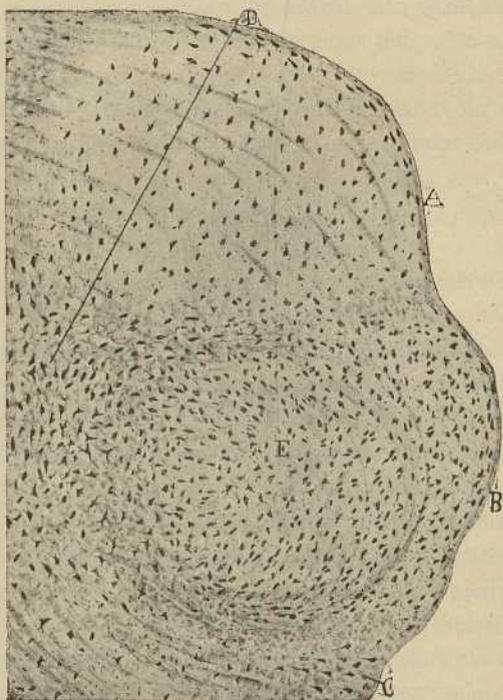


Fig. 511.—Corte frontal del cuerpo geniculado interno del gato. Método de Nissl. —A, lóbulo superior; B, lóbulo inferior; D, foco profundo; E, pléyade ovóidea; C, núcleo supra-peduncular.

A los lóbulos ventral y dorsal hay que añadir el *foco interior* ó *profundo*, pléyade de elementos fusiformes gruesos, yacente por dentro de aquellos focos y entre los haces del lemnico externo (fig. 511, D).

Cada uno de los *lóbulos* principales, es decir, el superior é inferior del cuerpo geniculado, podría subdividirse como ha hecho Nissl en segmentos ó subfocos secundarios; pero esto complicaría excesivamente el estudio del cuerpo geniculado sin ventaja para el análisis. Una subdivisión, sin embargo, del lóbulo principal ó inferior, se impone al efectuar el

examen de preparados de Golgi bien impregnados; *porción profunda ó subfoco ovóideo, y la superficial ó subfoco limitante*. Pero ambas porciones representan solamente áreas algo diferenciadas de un mismo centro (fig. 511, E, B).

En fin, aunque no pertenecen propiamente al cuerpo geniculado, mencionemos todavía dos acúmulos celulares vecinos: uno de células voluminosas, situado por encima de dicho centro y subyacente á los haces ópticos destinados al tubérculo cuadrigémimo anterior, y otro de células menos robustas, emplazado por debajo del cuerpo geniculado interno en-

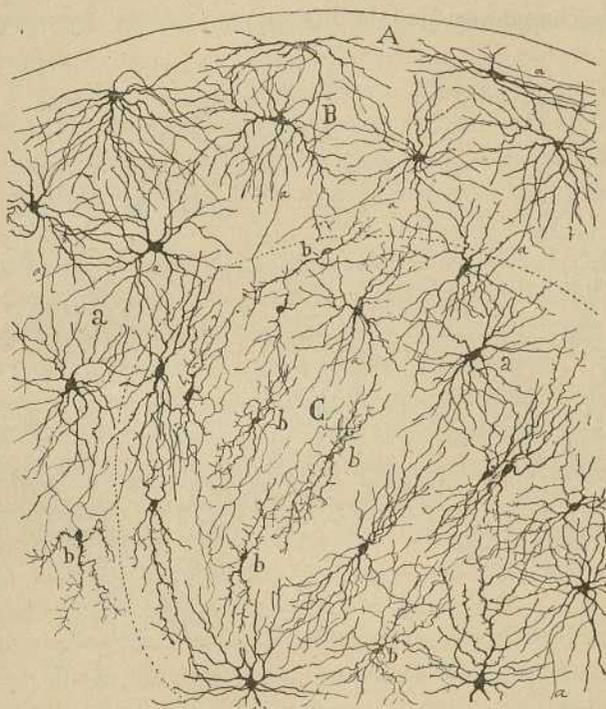


Fig. 512. — Conjunto de las células del lóbulo inferior del cuerpo geniculado interno.—A, corteza externa del lóbulo; B, células de la región externa; C, células de la pléyade ovóidea.

tre éste y lo alto de la substancia negra y el pedúnculo cerebral. Designaremos el primero: *núcleo de la vía óptica bigeminal*, y el segundo *foco suprapeduncular* (fig. 511, C).

Lóbulo inferior. — Es el que más nos interesa, por representar, según hemos probado nosotros, la estación principal de arborización de la vía acústica central ó lemnisco externo (1).

(1) S. R. Cajal: El cuerpo geniculado interno. *Trab. de Lab. de Investig.* vol II, 1903.

Un análisis detallado de este foco con el método de Golgi (perro, gato y conejo de pocos días), da los siguientes factores : 1.º *Células de axon largo* ; 2.º, *células de axon corto* ; 3.º, *arborizaciones acústicas* ; 4.º, *arborizaciones cerebrales ó fibras centrifugas*.

Células de axon largo.—De su aspecto en los preparados de Nissl hemos hablado ya. Como se ve en la fig. 512, B, C, el cromato de plata dibuja estos corpúsculos bajo la forma de elementos estrellados, multipolares ; sus dendritas muy numerosas y largas, se dicotomizan repetidamente, engendrando penachos ó mechones de hilos muy característicos. El axon bastante grueso, procede del soma ó del arranque de una gruesa dendrita, marcha en variedad de direcciones, y acaba por converger en

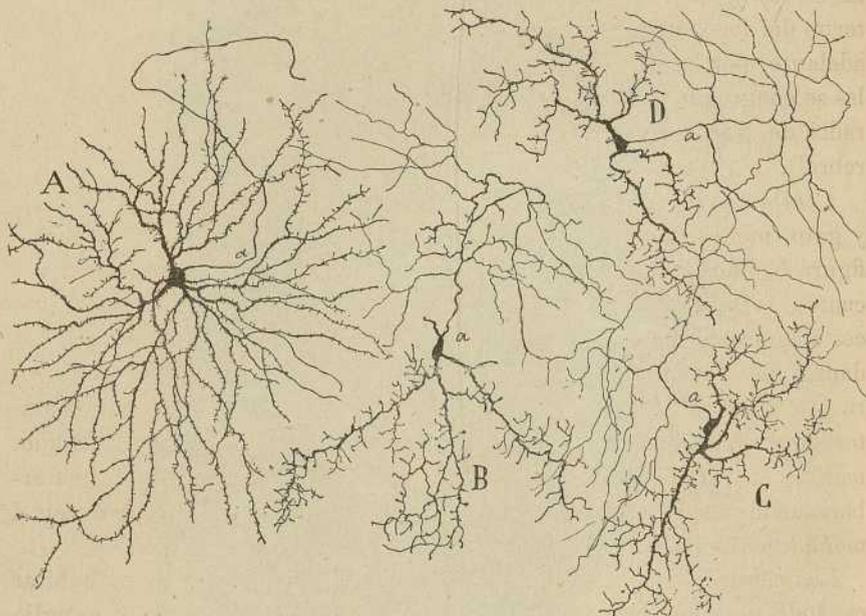


Fig. 513.—Células del lóbulo inferior del cuerpo geniculado interno.—A, elemento de axon largo ; B, C, D, corpúsculos de axon corto.

el cabo anterior del foco, incorporándose á la vía acústica superior ó *talamo-cortical*, según atestiguan los cortes horizontales y sagitales del encéfalo del ratón. En el gato y conejo es imposible perseguir los axones hasta dicha vía, cabiendo exclusivamente sorprender su ingreso en algún hacesillo sagital, de dirección diversa de la tomada por los fascículos del lemnisco externo. En su camino, dichos cilindros-ejes emiten alguna vez colaterales (fig. 512 y 513, A).

La forma y orientación de las células varían algo en las diversas provincias del *ganglio acústico*, cabiendo distinguir algunos tipos tales como las neuronas *marginales*, las de la *región externa* y las del *foco ovoideo*.

Las *marginales* (fig. 512, A) afectan figura triangular ú ovoídea y poseen dendritas que se extienden y ramifican tangencialmente por debajo del limbo blanco periférico. Su axon marcha largo trecho superficial, sin que hayamos averiguado el paradero. En algún caso (fig. 512) parecía incorporarse á la zona medular superficial.

Las células de la *región externa* son grandes, de largas expansiones; carecen de orientación precisa y exhiben un robusto axon central (figura 512, B).

Las células del *foco ovoídeo* afectan diversidad de formas, pero domina la alargada, con dos penachos, ascendente y descendente. Pero el rasgo más saliente de estas neuronas, menos gruesas por lo general que las de la región externa, consiste en la orientación concéntrica al contorno del foco, y en la dirección arciforme tomada, según veremos más adelante, por las arborizaciones nerviosas. En general, semejantes células se congregan en pléyades lineales apretadas ya visibles en los preparados de Nissl. En cuanto á los axones, marchan á la vía talamo-cerebral.

Células de axon corto.—Estos elementos muy abundantes en el perro y gato, menos numerosos en el cavia y ratón, ofrecen talla diminuta y figura ovoídea fusiforme ó triangular. Sus dendritas en número de tres ó cuatro, presentan numerosas varicosidades, y sobre todo, ciertos apéndices colaterales finos prolijamente ramificados, y particularmente, abundantes en el remate de las expansiones. Conforme se aprecia en la figura 513, B, C, D, la presencia de los referidos apéndices presta á semejantes corpúsculos una fisonomía muy especial. En cuanto al axon, es fino, marcha en variedad de sentidos y se resuelve, á poco trecho, en una arborización nerviosa complicada, cuyos ramos secundarios aparecen á menudo cubiertos de apéndices varicosos (fig. 513).

Las células de axon corto que acabamos de describir, parecen habitar en todo el lóbulo acústico, pero, su punto de elección es el ganglio ovoídeo, donde en ciertas preparaciones del gato, se presentan tan abundantes que se diría predominan sobre los corpúsculos de axon largo. Ellas poseen también aquella orientación en meridianos antes mentada, así como penachos polares de dendritas (fig. 512, b) ascendentes y descendentes.

Estos diminutos corpúsculos ¿podrían corresponder á las células intercalares supuestas, en virtud de ideas teóricas, por Monakow y recientemente por Dantchakoff en el espesor del foco que estudiamos? Para ello fuera preciso haber demostrado un hecho que hasta hoy no hemos logrado comprobar en células de este género (es decir, en elementos de Golgi con axon breve y difusamente ramificado): su rigurosa posición intercalar de modo tal que por sus dendritas reciba exclusivamente las corrientes llegadas por las fibras sensoriales, y por su ramificación nerviosa entre en contacto con las células de axon largo. En nuestras preparaciones nos

ha parecido siempre que las arborizaciones nerviosas acústicas tocan por igual á ambas categorías de células. Además, la ausencia de degeneración en muchas células de estos centros, y particularmente del foco superior, tras la ablación de la región acústica del cerebro, hecho que sirve de base á la teoría de Monakow, podría recibir muy diversas interpretaciones.

Arborizaciones acústicas.—Creencia general es, desde los importantes trabajos de Monakow (1) y de los no menos valiosos de Forel (2) y de Ganser (3), que el ganglio geniculado interno representa una estación acústica, como el ganglio geniculado externo representa una estación visual. Pero el modo de relación del lemnisco ó vía acústica secundaria con el susodicho ganglio, no ha podido puntualizarse hasta que, recientemente, nosotros en el ratón primero (4), en el gato y conejo después, hemos logrado demostrar con absoluta evidencia, las arborizaciones libres de las fibras auditivas, y sus conexiones mediatas con las células de donde brota la vía acústica superior. La vía acústica central no marcha, pues, según Held ha supuesto, directamente al cerebro, sino que se termina en el espesor del ganglio geniculado interno, y muy principalmente, en el lóbulo inferior de éste.

La dispersión del lemnisco externo en el espesor del cuerpo geniculado aparece ya con alguna claridad en los preparados de Weigert de los pequeños mamíferos. En los cortes transversales ó frontales se reconoce que del macizo de fibras acústicas que forma como una corteza profunda al ganglio inferior, proceden numerosas fibras acabadas entre las células de éste lóbulo. Pero son más demostrativos los cortes sagitales muy laterales del cerebro del ratón ó cavia, tal como el reproducido en la fig. 114, B, donde se advierte que el *brachium conjunctivum* del tubérculo cuadrigémino posterior consta de dos corrientes: una *profunda é inferior* formada de tubos gruesos y continuada directamente con el lemnisco externo (*vía acústica central*) (E), y otra *superior y externa* compuesta de tubos finos que se prolongan hasta la corteza de dicho tubérculo (D). Ahora bien, la primera, ó vía acústica central, se precipita en el lóbulo inferior, en cuya trama penetra por dos partes: por su borde superior y cabo posterior (*corriente dorsal*) (a); y por la cara inferior que aparece recubierta de una zona blanca sucesivamente adelgazada de la que parten

(1) V. Monakow. Ueber einige durch Extirpation circumscripter Hirnrindenregionen bedingte Entwicklungen des Kaninchengehirns. *Arch. f. Psych.*, 1882.

(2) Forel: *Archiv. f. Psychatrie*, B. VII, 1876. Véase también: Vorläufige Mittheilung über Ursprung des Nerv. acusticus. *Neurol. Centralbl.* 1885, n. 5.

(3) Ganser: Untersuchungen über das Gehirn des Maulwurfs. *Morphol. Jahrbuch.*

(4) S. R. Cajal: Estructura del tubérculo cuadrigémino posterior, etc. Trabajos del *Lab. de Inves. Biol.*, etc., Tomo I, 1902.

— Véase también: *Deutsche medizinische Wochenschrift*, Abril, 1902.

fibras repartidas por todo el espesor del foco (corriente ventral). Al nivel del extremo cerebral de éste muestran también dichos preparados el origen de la vía acústica cerebral ó superior (E). Entre los paquetes medulados de la vía acústica, es decir, antes de abordar el cuerpo geniculado interno, yacen varias pléyades ganglionares, entre cuyas células se arborizan colaterales ya mencionadas anteriormente y emanadas de los tubos del lemnisco. Estas pléyades merecen el nombre de *núcleo intersitial del lemnisco* (fig. 514, f).

Los detalles de la terminación de las fibras del lemnisco ó vía acústica central, muéstranse en la fig. 515, que reproduce una sección frontal del lóbulo inferior del g. geniculado interno del gato recién nacido. Las fibras

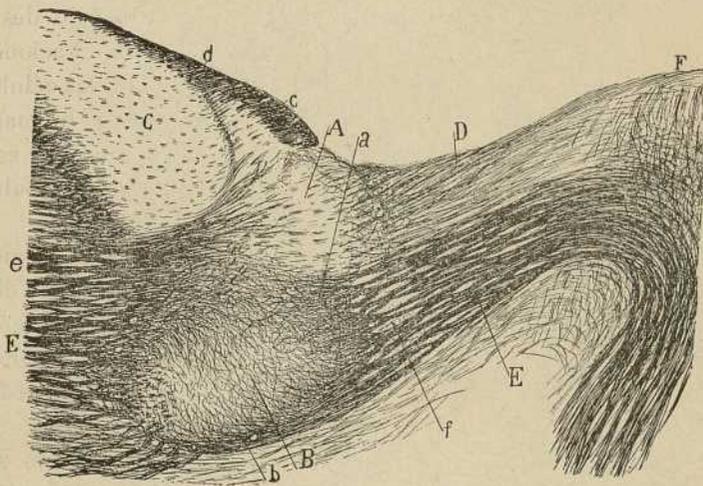


Fig. 514. — Corte sagital muy lateral del cerebro intermediario del *cavia cobaya*. Método de Weigert Pal. — A, lóbulo superior del cuerpo geniculado interno; B, lóbulo inferior; C, cuerpo geniculado externo; D, vía terminada en el lóbulo superior; E, vía acústica terminada en el inferior; F, vía acústica talamocortical.

se distinguen en *gruesas*, destinadas á la región externa y porciones profundas del ganglio, y *medianas* y *finas*, arborizadas en el núcleo central ú ovoideo.

Las primeras (fig. 515, A) pasan por debajo del foco ovoideo, marchan hacia afuera y, á distintas alturas, se incurvan para tornarse ascendentes, y resolverse en extensas y difusas arborizaciones libres, relacionadas con un caudal notable de elementos. A pesar de su difusión, nótese que cada arborización acústica ocupa un área prolongada y especial de dicha región ganglionar, conexionándose, por consiguiente, con una pléyade individualizada de corpúsculos de axon largo.

Las fibras medianas y finas invaden por distintos puntos de su contor-

no infero-interno el ganglio ovoideo y se resuelven también á diversas alturas en elegantes y prolongadas arborizaciones menos dilatadas que las anteriores y conexas con una ó varias pleyades meridianas de corpúsculos. En algunos parajes tales ramificaciones son tan densas que engendran verdaderas cestas terminales, las cuales dibujan el contorno de las células y el arranque de las dendritas. Cada arborización puede tener 4, 6 ó más nidos nerviosos (fig. 515, B).

Fibras centrifugas.—Los cortes horizontales del cuerpo geniculado interno del ratón revelan, de vez en cuando, unas fibras gruesas, penetrantes por el borde frontal de este centro, y las cuales se descomponen en una extensa arborización repartida por un área considerable del lóbulo

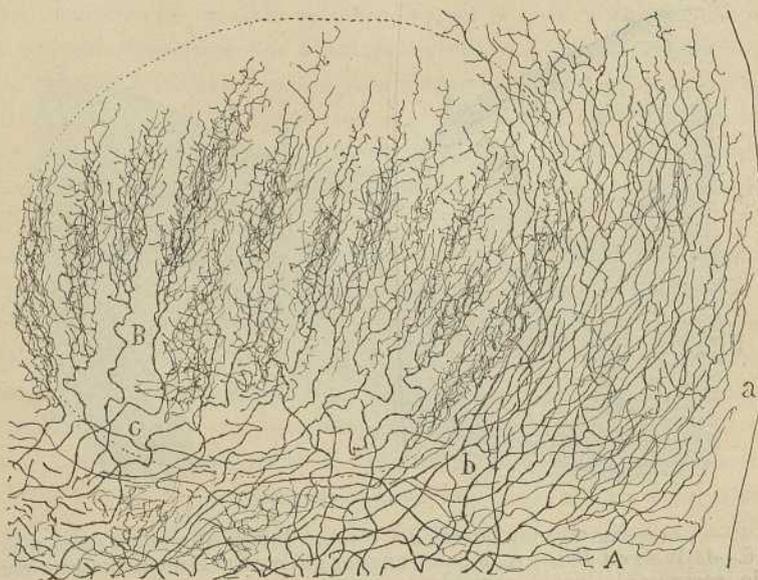


Fig. 515 — Arborizaciones de las fibras del lemnisco externo ó vía acústica en el lóbulo inferior del cuerpo geniculado interno.—A, fibras gruesas arborizadas en la región externa; B, fibras destinadas al foco ovoideo; c, b, tallos de estas arborizaciones (gato de pocos días, corte frontal).

inferior. Puesto que los tallos de estos conductores vienen del tálamo, es muy posible que se trate aquí de fibras centrifugas descendidas de la región acústica del cerebro y terminadas en el cuerpo geniculado.

Lóbulo superior.— Contiene células, fibras aferentes superficiales y fibras aferentes profundas.

Células.— Hemos hablado ya de su aspecto en los preparados de Nissl. En la fig. 516 las encontramos tal como se presentan en el gato de pocos días (método de Golgi). Divídense en superficiales y profundas.

Las *superficiales* constituyen una zona situada inmediatamente por

debajo de la capa fibrilar periférica : fusiformes ó estrelladas, sus dendritas corren en gran parte paralelas ; el axon, á menudo doblado en arco, marcha horizontalmente cierto trecho y parece incorporarse á la corriente ó corteza blanca superficial (fig. 516, A). Este mismo paradero tienen los axones brotados en algunas neuronas yacentes en plano menos superficial (fig. 516, F).

Las células profundas son numerosísimas, extendiéndose por casi todo el lóbulo, afectan forma francamente estrellada, poseen numerosas dendritas delgadas é irradiadas, y exhiben, en fin, un axon cuya marcha do-

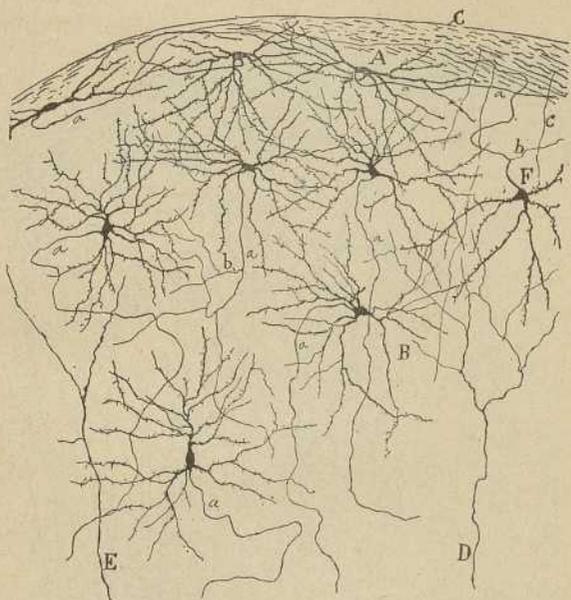


Fig. 516.—Células del lóbulo superior del ganglio geniculado interno (gato recién nacido, corte frontal). — A, células corticales ; B, células centrales de axon largo ; C, sustancia blanca cortical ; D, E, fibra terminal llegada de la sustancia blanca profunda ; F, célula cuyo axon ingresaba en la periferia.

minante es descendente y que acaba por incorporarse á los haces de la vía cerebral ó profunda. Alguno de tales cilindros-ejes suministra colaterales iniciales (fig. 516, b).

Entre las células descritas, y con más rareza que en el lóbulo inferior, residen también células de axon corto.

Corriente fibrilar superficial.— Tanto los cortes sagitales como los frontales, coloreados por el método de Weigert-Pal, revelan en la superficie del lóbulo superior una corteza de sustancia blanca, cuyo aspecto varía según la región de este foco que se explora. Las porciones posteriores del lóbulo (fig. 514, A) exhiben una corteza de tubos finos continuados en gran parte con el *brachium conjuntivum* del tubérculo distal,

mientras que la porción anterior fronteriza del cuerpo geniculado externo, hállase cubierta por una zona blanca mucho más espesa y de tubos robustos continuados con la rama posterior de la cinta óptica (fig. 517, *c*). Es indudable que una buena parte de esta corriente visual va á terminarse en el tubérculo cuadrigémimo anterior, pero es también probable que las fibras más posteriores, es decir, las prolongadas con la comisura de Gudden, se terminen parcial ó totalmente en dicho lóbulo superior.

Sea de esto lo que quiera, es lo cierto que en la región periférica del lóbulo superior, tienen su remate arborizándose: 1.º Ramas colaterales

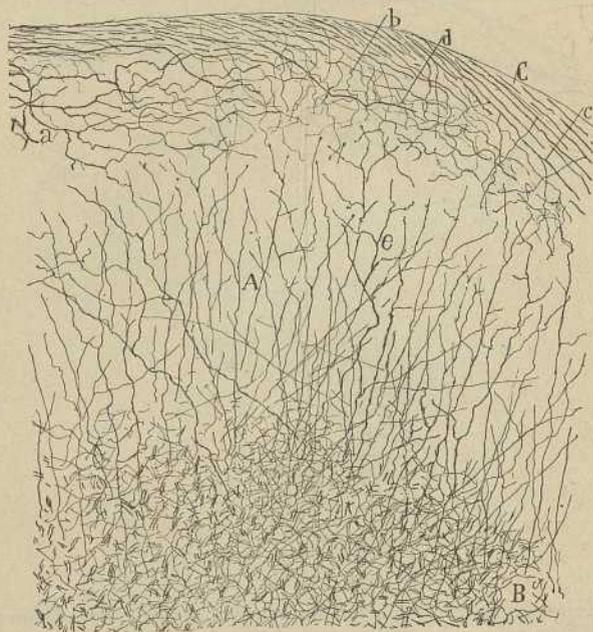


Fig. 517. — Plexo nervioso terminal del lóbulo superior del cuerpo geniculado interno (gato recién nacido, corte frontal). — A, arborizaciones de fibras profundas; B, plexo profundo con axones cortados de través; C, corteza de fibras ópticas; *c*, *b*, colaterales nacidas de estas fibras; *d*, axon nacido en dicho lóbulo.

y terminales de los tubos superficiales finos (*b*). Estas ramas engendran en torno de las células de las hileras corticales un plexo muy tupido y complicado. 2.º Ramas terminales más espesas que las precedentes (figura 517, *a*), llegadas de la cinta óptica y probablemente prolongadas con la comisura de Gudden. Añadamos aún, que á dicha zona blanca se incorporan, adquiriendo curso descendente y marchando posiblemente á la citada comisura, axones no ramificados nacidos en el foco que nos ocupa (fig. 517, *d*).

Corriente profunda.—Como se observa en la fig. 517, B, las regiones

medias y profundas del lóbulo superior, exhiben un plexo riquísimo de tubos finos ascendentes, colaterales ó terminales, continuados con un aco-riente sagital de conductores de mediano grosor (fig. 518, A). Dichas fibras ascendentes se ramifican sobriamente entre las células, engendran-do dos plexos: uno superior laxo, no modelado en nidos (fig. 518, e), y otro profundo, denso, emplazado entre los tubos sagitales, de donde eman-an las citadas fibrillas, y el cual se encuentra en cestas pericelulares flojas y mal individualizadas (fig. 518, B). Es posible que tales arbori-zaciones, que sólo hemos impregnado en el gato de pocos días, desarrol-len en ulteriores períodos arborizaciones más complicadas.

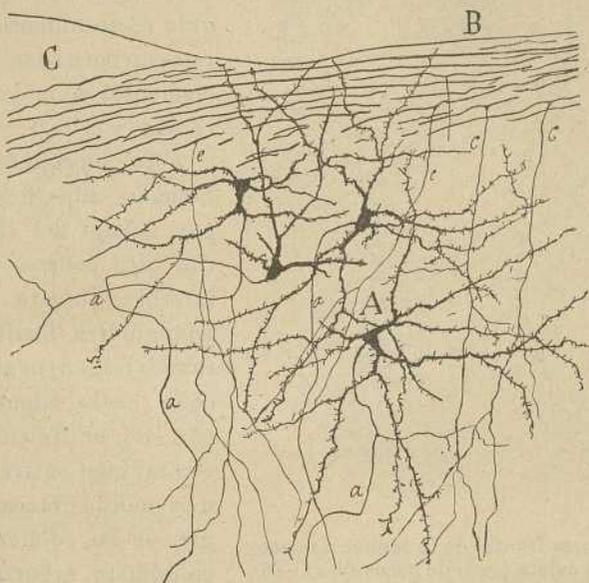


Fig. 518. — Células del núcleo de la vía óptica bigeminal (A); B, vía óptica bigeminal, es decir, destinada al tubérculo cuadrigémino proximal; C, porción más lateral de éste; c, colaterales de la citada vía. (El corte, que pertenece al gato recién nacido, es frontal y la zona presentada hállase situada por encima del cuerpo geniculado interno).

No hemos podido determinar con seguridad completa el origen de los tubos sagitales de que proceden los precedentes plexos. Su situación en la vecindad del lemnisco externo, parece indicar que representan una dependencia de la vía acústica; pero no sabríamos decir si provienen de la corriente profunda de tubos lemniscales, ó si (y esta opinión nos parece más verosímil), proceden de la corriente de tubos finos emanada de la corteza del tubérculo cuadrigémino posterior. En los cortes muy tangenciales del cerebro medio del ratón, aparecen disposiciones que dan mucha verosimilitud á esta última opinión; los preparados de Weigert abogan también en su favor (fig. 514, D).

Foco profundo ó de células grandes.— En él se terminan, mediante arborizaciones complicadas, fibras de la vía acústica. Sus células, voluminosas y multipolares, muestran un axon cuyo derrotero se ha escapado á nuestras pesquisas.

Núcleo de la vía óptica.— Yace, como dijimos, más atrás, debajo de la corriente óptica destinada al *nates*, algo por delante del comienzo de la corteza bigeminal. Sus células, según se aprecia en la fig. 518, A), son voluminosas y multipolares, poseyendo un axon dirigido hacia adentro y

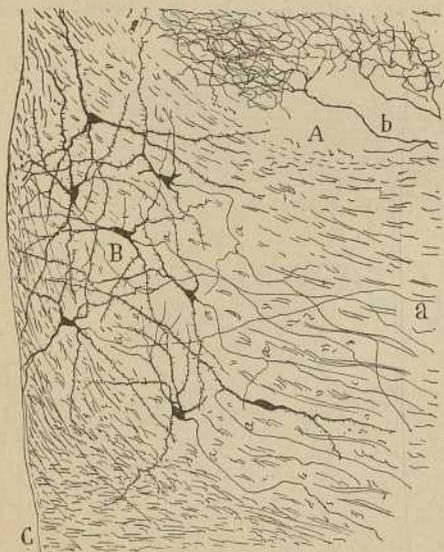


Fig. 519.—Corte frontal de la región intermedia de la calota (gato de pocos días).—A, porción más inferior del lóbulo ventral del cuerpo geniculado interno; B, foco suprapeduncular; C, porción más alta del pedúnculo cerebral; a, axones del citado foco; b, fibras acústicas.

que se pierde en la substancia blanca de la calota. De los tubos ópticos brotan en ángulo recto numerosas colaterales arborizadas entre los elementos mencionados (figura 518, c).

Foco suprapeduncular.— Situado superficialmente y por debajo del lóbulo inferior del cuerpo geniculado interno, consta de células triangulares, fusiformes ó piramidales, cuyos axones marchan hacia adentro (figura 518, B), no sin emitir alguna vez tal cual colateral. No hemos podido determinar el origen de las colaterales, pocas en número, arborizadas en dicho ganglio. La proximidad de este cuerpo al cuerpo geniculado, permite presentar en la misma figura algunas

arborizaciones acústicas yacentes en la porción más ventral del lóbulo inferior del cuerpo geniculado (A, b).

En resumen.—1.º El lóbulo inferior del cuerpo geniculado representa el paraje principal de terminación del lemnisco ó vía acústica central.

2.º De este foco emana una nueva vía, la *talamo-cortical acústica*.

3.º El lóbulo superior parece relacionarse especialmente con la comisura de Gudden y cuerpo cuadrigémino posterior.

4.º De este lóbulo proceden verosíblemente fibras ingresadas en la comisura de Gudden y terminadas en el ganglio homólogo contralateral.

5.º Asimismo brota del lóbulo inferior una vía central ó *talamo-cortical*.

6.º La significación acústica del lóbulo inferior hállase, pues, fuera de toda duda ; y los resultados conseguidos por nosotros armonizan muy bien con las conclusiones de las experiencias de Monakow, quien advirtió ya, hace tiempo, que, al extirpar la esfera cerebral acústica de los animales, atrófiase consecutivamente el citado lóbulo y no el superior, cuya naturaleza auditiva queda todavía en tela de juicio.

—

—

—

—

CAPITULO XXIX

SISTEMA VISUAL.—ÓRGANO RECEPTOR DE LA EXCITACIÓN VISUAL Ó RETINA

Enumeración de sus capas.—Corpúsculos epiteliales ó fibras de Müller.—Membranas limitantes.—Capa pigmentaria.—Capa de los bastoncitos y conos.—Capa de los cuerpos de las células visuales.—Capa plexiforme externa.—Células horizontales grandes y pequeñas.—Bipolares para cono y bastón.—Células amarillas y sus variedades.—Corpúsculos gangliónicos.

Antes de entrar en el análisis estructural del cuerpo geniculado externo y pulvinar, será conveniente estudiar la porción periférica del sistema visual, con el cual dichos focos contraen íntimas relaciones.

Comprende el sistema visual, desde la periferia al centro, las siguientes estaciones ó focos escalonados : 1.º, la *retina* ó ganglio periférico receptor de los impulsos visuales ; 2.º, los focos ópticos primarios, ó sean el *cuerpo geniculado externo*, el *pulvinar* y el *tubérculo cuadrigémino anterior* (ya descrito) ; y 3.º, la corteza visual del cerebro.

Estas tres estaciones nerviosas hállanse enlazadas por dos importantes vías aferentes de substancia blanca : 1.ª, la vía óptica periférica, representada sucesivamente por el *nervio óptico*, el *hiasma* y las *cintas ópticas* ; y 2.ª, la *vía óptica central* ó *radiación de Gratiolet*, formada por los axones que, partiendo de los citados focos ópticos primarios, se terminan en la región occipital del cerebro.

Pero el sistema óptico necesita, como todos los demás sistemas sensoriales ó sensitivos, mantener conexiones con los focos motores, á fin de que los impulsos aportados á los centros puedan provocar automáticamente reacciones musculares reguladoras de la forma, intensidad y dirección del estímulo luminoso. A esta ineludible exigencia responden dos grandes vías centrífugas : 1.ª, una superior, poco conocida, y brotada de la estación cortical ó esfera visual del cerebro ; 2.ª, otra inferior, mejor determinada, que, arrancando del tubérculo cuadrigémino anterior, desemboca tanto en los focos motores de los músculos del ojo como en ganglios más inferiores.

Merced á estos enlaces óptico motores, compréndese cómo, tras una simple impresión visual, prodúcense numerosos reflejos, entre los cuales

recordaremos : el *iridiano* ó regularizador de la luz, el *acomodador* ó enfocador de la imagen; el de la *convergencia*, que nos da la sensación del relieve; el de *dirección*, que lleva el objeto á la foseta central, etc.

RETINA (1)

La *retina* es un ganglio membranoso cóncavo, de estructura muy compleja, situado en el fondo del ojo, entre la coroides y el humor vítreo. Lejos de ser una simple expansión terminal del nervio óptico, como creyeron los anatómicos antiguos, representa una estación de origen de los axones de éste.

El *espesor* de la retina decrece de atrás adelante, siendo por término medio en el hombre de 0·3 milímetros. Su *color* es rojo transparente, según descubrió Boll en 1876, y este matiz lo debe á una substancia especial llamada *púrpura retiniana* ó *rodopsina*, depositada en el espesor de los artículos externos de los bastones. Falta dicho color en la *fovea centralis*, territorio que carece de bastoncitos.

Aunque la retina ofrece en todas sus partes cierta unidad estructural, posee, no obstante, dos regiones que merecen descripción particular : la *fovea centralis* ó *foseta*, es decir, el punto adelgazado del fondo retinia no donde se efectúa la visión distinta, y el *área periférica*, que corresponde á casi toda la membrana. La descripción siguiente versará sobre este territorio principal : de la *fovea* trataremos en capítulo especial. En cuanto á los lugares retinianos menos importantes, desde el punto de vista de su fisiologismo, tales como la *osa serrata*, la *pars ciliaris retinae*, la *papila* del nervio óptico, etc., serán más someramente descritos.

Capas de la retina. Nomenclatura de éstas.—Cuando se explora un corte fino de la retina coloreado con la hematoxilina ó carmín, aparecen claramente diseñadas ciertas extratificaciones concéntricas ó capas, cuyo número fijan diversamente los autores (fig. 520). Así, H. Müller, que dió la primera enumeración exacta de las mismas, las fija en ocho,

(1) El estudio de la retina que sigue es el resumen de nuestras investigaciones en las cinco clases de vertebrados, publicado en *La Cellule* con el título de *La rétine des vertébrés*, 1892, á cuyo texto ó al de la traducción alemana del mismo, mejorada en algunos puntos, remitimos al lector (*Die Retina der Wirbelthieren*, versión del doctor R. Greeff. Wiesbaden, 1894)

Podrán también consultarse con fruto las obras de conjunto, muy bien documentadas é ilustradas, del Dr. Richard Greeff, tituladas : *Der Bau des menschlichen Retina*, Breslau, 1896. Atlas y texto. Y sobre todo :

— Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut *Aus Graeff-Soemisch. Handbuch der Augenheilkunde*. Juli, 1900.

Para conocer los escasos progresos hechos en los últimos años, será bueno consultar también el artículo de E. Kallius, incluido en *Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgeschichte von Fr. Merkel u. Bonnet*, X Band, 1901.

á saber : 1.^a, *membrana limitante interna* ; 2.^a, *capa de fibras nerviosas* ; 3.^a, *capa de las células nerviosas* ; 4.^a, *capa granulosa* ; 5.^a, *capa de los granos internos* ; 6.^a, *capa intergranular* ; 7.^a, *capa de los granos externos* ; 8.^a, *capa de los bastoncitos*.

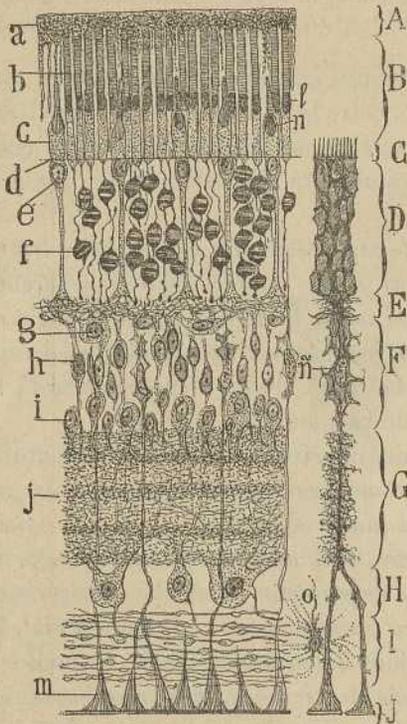


Fig. 520.—Corte perpendicular de la retina del perro.—A, capa pigmentaria, B, de los bastones y conos ; C, basal externa ; D, de los cuerpos de las células visuales ; E, plexiforme externa ; F, de las células bipolares ; G, plexiforme interna ; H, de las células de axon largo ; I, de las fibras del nervio óptico ; J, capa basal interna.

a, Células pigmentarias ; b, segmento externo de un bastón ; c, cono ; d, basal externa ; e, núcleo del cuerpo del cono ; f, núcleo del cuerpo del bastón ; g, célula horizontal ; h, célula bipolar ; i, espongiablasto ó célula amarina ; j, zonas granulosa ó pisos de la plexiforme interna ; m, cono terminal de una fibra de Müller ; o, célula de neuroglia ; n, núcleo de las fibras de Müller. A la derecha de la figura se ve una fibra de Müller ó célula epitelial.

Con leves variaciones, adoptaron esta división y nomenclatura de Müller, Henle, Schwalbe, Kölliker y Babuchin, Max Schultze, etc. Sin embargo, este último sabio añadió dos capas más, á saber : la *limitante interna*, que situó por debajo de la zona de los bastoncitos (octava de Müller), y la *capa del epitelio pigmentario*, colocada en el confín posterior de la retina y delante de la membrana coroides.

Los citados estratos no corresponden á hileras de células enteras superpuestas con regularidad, sino á trozos ó segmentos neurónicos, situados á la misma altura, y similares en morfología, aspecto y estructura. Si en la individuación de capas hubiera de atenderse solamente al número de neuronas superpuestas, sólo podrían en rigor contarse las tres siguientes : la zona de las *células visuales ó receptoras* ; la zona de los *elementos bipolares*, y la zona de los *corpúsculos ganglionicos*. Pero una tal división, excelente para el estudio de la fisiología de la retina, no

lo es tanto para la exposición analítica de la estructura de la misma.

Como acabamos de ver, la nomenclatura de las zonas retinianas deja algo que desear. Creada en una época en que los métodos de análisis eran

muy imperfectos, traduce necesariamente, no la constitución anatómica real de aquéllas, sino el aspecto grosero y meramente exterior de las mismas. Los esclarecimientos aportados en estos últimos años al conocimiento de la estructura de dicha membrana, permiten adoptar hoy una nomenclatura más racional, basada en la morfología real y significación fisiológica de las células. He aquí, con algunos retoques, la adoptada por nosotros en nuestra obra *La retina de los vertebrados* :

- 1.^a *Capa de las células pigmentarias.*
- 2.^a *Capa de las expansiones externas ó receptoras de los corpúsculos visuales* (zona de los bastoncitos y conos de Schültze).
- 3.^a *Capa de los cuerpos de las células visuales* (granos externos de los autores).
- 4.^a *Capa plexiforme externa* (*molecular externa* de los autores) ó primera articulación retiniana.
- 5.^a *Capa de las células horizontales.*
- 6.^a *Capa de las células bipolares* (*granos internos* de los autores).
- 7.^a *Capa de las células amacrinas.*
- 8.^a *Capa plexiforme interna* ó segunda articulación retiniana (*molecular interna*).
- 9.^a *Capa de las células de axon largo* (gangliónicas ó de las células ganglionares).
10. *Capa de las fibras del nervio óptico.*

Estas zonas pertenecen á tres categorías: las 2.^a, 3.^a, 5.^a, 6.^a, 7.^a y 9.^a representan segmentos de neuronas ; y la 4.^a y 8.^a constituyen puntos de empalme ó articulación de las neuronas.

Neuroglia retiniana.—Antes de comenzar la reseña estructural de las capas, convendrá exponer el armazón epitelial de la retina, representado por dos especies de elementos : las *células epiteliales* ó *fibras de Müller*, corpúsculos alargados, de forma muy irregular, que cruzan perpendicularmente el órgano desde la superficie anterior hasta la capa basal externa ; y las *células neuróglícas* ó *astrocitos*.

Fibras de Müller.—Cuando se examina un corte perpendicular de la retina, coloreado por el carmín ó hematoxilina, se advierten de trecho en trecho unas fibras espesas, paralelas, que atraviesan las zonas retinianas desde la porción inferior de los conos y bastones á la superficie interna. Al nivel de la zona de las células bipolares (granos internos), dichas células presentan un espesamiento y exhiben un núcleo prolongado y ovoideo (fig. 520, *o, n*). El atributo más interesante de las fibras de Müller consiste en la presencia de un contorno irregular, como desgarrado, en cuyos huecos se alojan los corpúsculos nerviosos. Semejante disposición, bien aparente en los preparados por disociación, y que fué descrita ya por Schultze, Schwalbe, Ranvier y otros, se presenta con absoluta claridad en los cortes impregnados por el cromato de plata, según

han probado nuestras investigaciones (1), así como las de Dogiel (2) y Retzius (3). Según puede repararse en las figs. 521 y 523, el aspecto de las referidas expansiones varía para cada estrato retiniano.

Al nivel de los granos externos ó cuerpos de las células visuales, el protoplasma epitelial presenta una infinidad de fosetas ordenadas en series verticales irregulares, y cuyos delgados tabiques separatorios entran en contacto con los de las vecinas y engendran una infinidad de estuches, donde se alojan los mencionados granos.

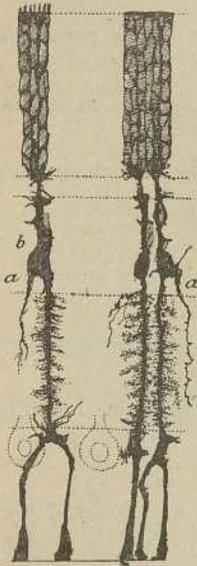


Fig. 521. — Fibras de Müller de la retina del buey. — *a*, expansión para la capa plexiforme interna; *b*, región del núcleo.

A la altura de la capa plexiforme externa, dichas expansiones laminares cesan; el protoplasma se concentra en fibra gruesa, de la cual brotan algunos apéndices filiformes irregulares y de marcha horizontal (figs. 520 y 521).

Al nivel de las células bipolares, las fosetas y prolongaciones laminarias reaparecen, pero sin alcanzar la extensión y complicación de las residentes en la zona tercera; estas laminillas separan aquí los corpúsculos bipolares y los espongioblastos ó células amacrinas, impidiendo los contactos (fig. 521, *b*).

Al cruzar esta última capa, la fibra se estrecha y de su contorno emanan, no laminillas, sino hilos finos, granulados, rizados, ramificados, nacidos en ángulo recto y extendidos á no mucha distancia (fig. 521). La reunión de tales apéndices con los de las vecinas fibras de Müller engendra en dicha zona una especie de apretada esponja, cuyos huecos angostos y tubuliformes alojan las innumerables prolongaciones protoplásmicas de las células amacrinas y gangliónicas. En los parajes donde existen líneas de articulación ó contacto, la complicación del plexo neuróglico disminuye, y aun pueden faltar del todo los susodichos apéndices colaterales.

Finalmente, arribada la fibra á la zona ganglionar, emite alguna laminilla corta ó apéndice grueso, cruza la capa subyacente de las fibras ópticas, se espesa progresivamente, al propio tiempo que alisa sus contornos, y acaba en base de cono al nivel de la capa limitante interna, es decir, en la superficie anterior de la retina (fig. 520, *m*).

(1) *Cajal*: Notas preventivas sobre la retina, etc., de los mamíferos. *Gaceta Sanit. de Barcelona*, 1891.

(2) *Dogiel*: *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 41, 1893.

(3) *Retzius*: Die Neuroglia der Nervus opticus und der Retina des Menschen und der Saugthiere. *Biol. Unter.* Bd. VI, 1894.

∇ (8) Llámanse *capas limitantes* á las delgadas chapas vítreas, sin textura aparente, que presentan los cabos de la fibra de Müller.

La *limitante externa* (figura 522, *a*) yace por debajo del pié de los bastoncitos y conos y constituye una placa poligonal articulada con la de las compañeras, y horadada en muchos parajes para dar paso á las prolongaciones inferiores de dichos elementos.

De la cara externa de esta placa brota una brocha de finísimos y rectilíneos hilos, bien aparentes en las preparaciones de Golgi, los cuales se intercalan á los segmentos internos de conos y bastones, impidiendo sus contactos.

Membrana limitante interna se designa la chapa vítrea que guarnece la extremidad anterior cónica del corpúsculo epitelico, y la cual, articulándose con la de los congéneres vecinos, engendra una cutícula continua que separa la retina del humor vítreo (*b*). Si, á ejemplo de Schelzke (1) y Retzius (2), coloreamos la cara anterior de la retina fresca por el nitrato de plata, descúbrense en la limitante un mosaico, cuyos campos claros,

(1) *Schelzke*: Notiz uber die sogenannte Membrana limitans des menschlichen Netzhaut. *Medic. Centralbl.*, núm. 35, 1863.

(2) *Retzius*: On membrana limitans retinae interna. *Nordiskt. med. Arkiv.*, Bd. III, núm. 4, 1871.

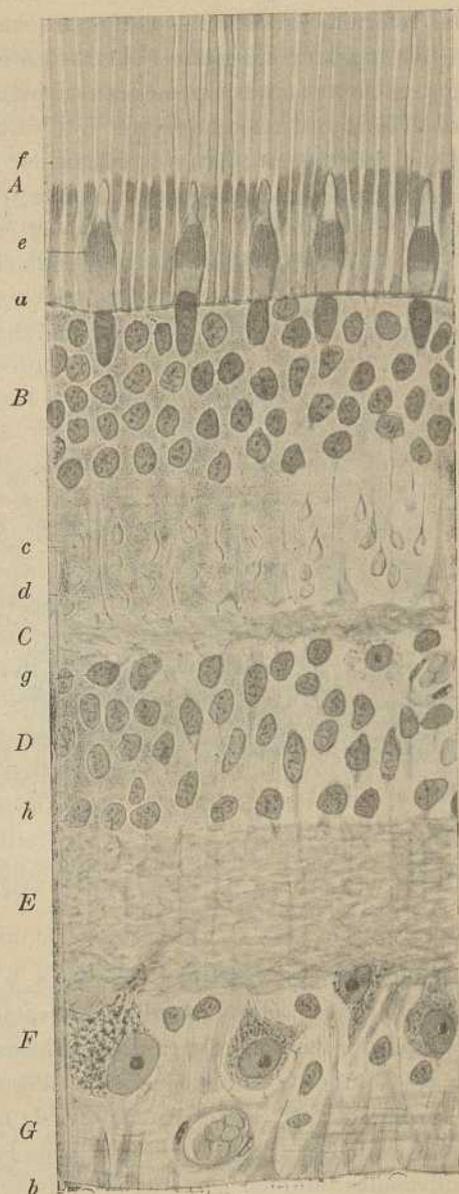


Fig. 522. — Corte de la retina del hombre.—A, capa de los bastones y conos; B, cuerpos de las células visuales; C, plexiforme externa; D, granos internos; E, plexiforme interna; F, células ganglionares; G, fibras ópticas; a, limitante externa; b, limitante interna; g, células horizontales; h, amacrinas; c, grano terminal de bastón; d, pié del cono.

correspondientes á los fines de las fibras de Müller, afectan formas y dimensiones variadas.

Células de neuroglia.— Algunos autores habían sospechado ya que ciertos núcleos residentes entre las fibras de la capa novena, y semejantes á los existentes en el nervio óptico, pertenecían á las células de neuroglia. De este dictamen fueron Schwalbe, Golgi y Manfredi, Borysiewicz, quienes estudiaron la retina por los métodos comunes. Nosotros, aplicando al tema el cromato de plata, confirmamos esta congetura, demostrando entre las fibras ópticas la existencia de un gran número de corpúsculos neuróglícos de largas radiaciones (fig. 523, C, D). El soma afecta formas variadas, y de sus contornos, erizados de laminillas, parten numerorísimos apéndices, que marchan en diversidad de direcciones y

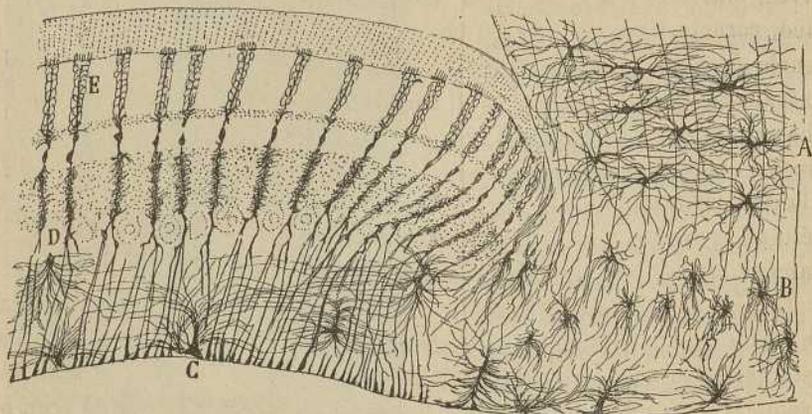


Fig. 523. — Células epiteliales y neuróglícas de la retina y nervio óptico. — A, células del nervio óptico; B, neuroglia de la papila; C, neuroglia de la capa de fibras ópticas; D y E, fibras de Müller.

originan entre los fascículos nerviosos, y en parte también entre los cuerpos de los corpúsculos ganglionares vecinos, un plexo muy complicado, destinado probablemente tanto á rellenar los intersticios, como á impedir los contactos entre los axones. Algunos apéndices ascendentes pueden repartirse en los pisos inferiores de la zona plexiforme interna (figura 528, *h*). Las células neuróglícas de la capa de fibras ópticas han sido confirmadas también por Dogiel (1) y Greeff (2). Pines (3) ha aplicado

(1) *Dogiel*: Die Neuroglia in der Retina des Menschen. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. XLI, 1893.

(2) *Greeff*: Ueber Spinnenzellen im Sehnerven und die Retina. *Arch. f. Augenheilk.* Bd. 29, 1894.

(3) *Pines*: Untersuchungen über den Bau der Retina mit Weigert's Neuroglia-methode. *Zeitschr. f. Augenheilk.* Bd. 2. H. 3, 1899.

también, con éxito incompleto, á estas células y á las fibras de Müller, el método de Weigert para el teñido de la neuroglia.

Las células neuróglícas faltan por completo en las restantes capas retinianas. En cambio son abundantísimas en la papila y espesor del nervio óptico, según se aprecia en la fig. 523, A, B.

Zona pigmentaria.—Es la primera ó más externa de la retina y representa la pared epitelial externa de la vesícula ocular del embrión; la pared interna, que aventajó en diferenciación y desarrollo á la precedente, no es otra que la formación nerviosa ó principal de la membrana visual.

Consta dicha zona de una sola hilera de elementos epitelícos alargados, de figura de prismas exagonales, en los cuales se distinguen dos segmentos: el *externo* ó pálido y el *interno* ó pigmentario. El segmento externo es incoloro, exhibe un protoplasma pálido y, en algunos animales (aves, batracios), gotitas de grasa (*lipocrina*). Encierra, además, el núcleo, caracterizado por la palidez de su reticulación cromática y su ausencia de melanina. El *segmento interno* es mucho más largo, pudiendo extenderse hasta la zona limitante externa, y tiene la forma de una brocha protoplásmica, cuyos apéndices granulosos y ásperos se insinúan entre los conos y bastones, separándolos entre sí y reforzando el armazón filamentosos también llegado de la membrana limitante externa. Entre las células aparece un cemento claro, sólido, bien perceptible cuando esta capa se examina de plano del lado de la coroides (fig. 520, a).

El pigmento es moreno ó pardo y se distingue del corioideo por hallarse cristalizado (*fuschina* de Kühne). En los mamíferos, los cristales de esta variedad de melanina son finísimas, y sólo se ven bien con el 1'30 apocromático: afectan figura de bastoncitos ó de agujas paralelas. Yacen por lo común en la porción intermediaria de la célula, es decir, en la proximidad del segmento externo ó pálido.

Como Kühne (1) demostró y muchos autores han confirmado, los granos del pigmento retiniano emigran bajo la acción de la luz. Cuando la retina se pone en la obscuridad, dichos granos se concentran cerca de la región nuclear, dejando libres los conos y bastones; pero en cuanto la luz penetra en el ojo, el pigmento emigra á las prolongaciones profundas, constituyendo una cámara oscura á cada corpúsculo visual, que resulta de este modo perfectamente aislado. En los vertebrados inferiores (batracios, peces, etc.), la melanina llega hasta la misma limitante externa. Kühne descubrió también que dicho pigmento palidece cuando se expone á una luz viva.

Capa de las expansiones externas en las células visuales. (*Capa bacilar ó de los conos y bastones*).—Esta zona, extraordinariamente alterable, hasta el punto que, horas después de la muerte, ya no es posible

(1) *Kühne*: Handbuch der Physiologie von Hermann. Bd. III, 1879.

estudiarla, consta de una empalizada regular de prolongaciones pertenecientes á neuronas, cuyo núcleo reside en la carpa tercera ó de los granos externos. Distínguense en ella dos especies de expansiones: las largas y cilíndricas, llamadas *bastoncitos*; las cónicas y más recientes, denominadas *conos*.

Bastoncitos. — Cuando se examinan en una retina humana fijada por el ácido ósmico, preséntanse bajo la forma de cilindros brillantes, cuya longitud llega, según Schültze, en el fondo del ojo, á 60 μ ; su espesor es de 2 ó 2'5 μ . Son rigurosamente paralelos y están implantados perpendicularmente en la membrana limitante externa. Su número es superior al de los conos, menos en la foseta central, donde faltan por completo, siendo reemplazados por estos últimos elementos (fig. 524, A).

Constan los bastones de dos segmentos bien perceptibles en las preparaciones osmicadas: el externo y el interno. El externo es brillante y birefringente (Valentín, Schültze), y posee una finísima cubierta hialina, perceptible con los objetivos de gran potencia (*f*). El ácido ósmico lo colorea de negro (rana) ó moreno (mamíferos), cosa que no ocurre con el segmento interno; en cambio, el carmín y la hematoxilina lo repugnan. El

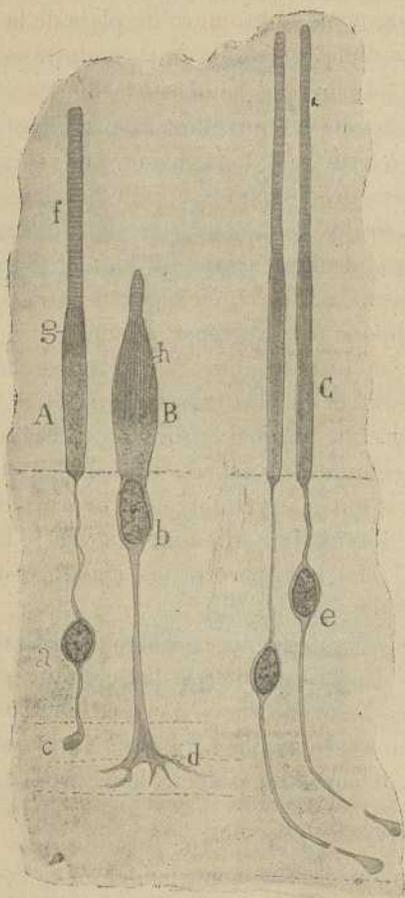


Fig. 524. — Células visuales del hombre. — A, bastoncito; B, cono; C, conos largos y finos de la foseta central; a, grano ó núcleo del bastón; b, núcleo del cono; f, artículo externo del bastón; h y g, cuerpo elipsoideo de las células visuales.

agua salada, y aun la simple disociación en el humor acuoso, lo descomponen en discos transversales sumamente delgados. Algunos autores mencionan aún ciertos finos canalitos superficiales, originados quizás por la impresión de los apéndices de los elementos pigmentarios, y un eje ó filamento central, que nos parece ser un producto artificial de la disociación.

El segmento externo de los bastones exhibe en la retina fresca color

rojizo, debido á la presencia de un pigmento difuso ausente en el segmento interno, así como en los conos. Este pigmento, descubierto y bien estudiado por Franz Boll (1), ha tomado el nombre de *rodopsina*, *fotoestestina* ó *púrpura visual*, por poseer la notabilísima propiedad de descomponerse y palidecer á la acción de la luz, como el bromuro de plata de la placa fotográfica. Tan impresionable es dicha substancia que, momentos después de insolar la retina de un vertebrado, el intenso color rojo púrpuro de ésta pasa á blanco amarillento. Compréndese bien, dada tal propiedad, la posibilidad de obtener, trabajando en ciertas condiciones, *retinógrafos*, es decir, imágenes logradas exponiendo algún tiempo á la luz el ojo fresco y recién extirpado de un animal. La retina así impresionada, sólo conserva la imagen en la obscuridad ó bajo una luz poco actínica. La rodopsina hállase en los bastoncitos de todos los vertebrados, incluso los peces. Créese que falta solamente en algunas aves. Los animales nocturnos, como el buho, la lechuza, así como el ratón y rata, la poseen en abundancia.

El *segmento interno* presenta una longitud algo menor que el externo, al cual supera también un poco en diámetro; exhibe aspecto finamente granuloso, atrae algo el carmín y las anilinas básicas, repugnado el ácido ósmico, y muestra, en fin, en su zona periférica una finísima cubierta, á veces surcada por canalillos longitudinales, en los cuales se aplican los apéndices filiformes de las células de Müller (fig. 524, A).

Cerca del punto de unión con el segmento externo, presenta el interno un corpúsculo alargado, poco afine del carmín y anilinas y finamente estriado en sentido longitudinal (fig. 524, g). Este cuerpo, descubierto por W. Krause en las aves, y reconocido por M. Schultze, en muchos vertebrados, ha recibido el nombre de *elipsoide*. En el hombre aparece mucho más exíguo y pálido que en los vertebrados inferiores, exhibiendo una textura francamente fibrilar, de donde nace la designación de *aparato filamentosos* (Schultze).

Conos. — Elementos más cortos que los bastones y menos numerosos que éstos, salvo en la foseta central donde se hallan de un modo exclusivo. Afectan una figura comparable á una botella con base ó fondo apoyado en la capa limitante externa y vértice libre, terminado en los intersticios interbacilares (fig. 524, B, y 522, e).

La longitud de los conos crece desde la periferia retiniana á la foseta central. Según las mediciones de Greeff (2), en la *osa serrata* tiene 22 μ , en las áreas intermediarias de la retina 31 μ y en la *fovea centralis*, paraje de la visión detallada, 85 μ . El espesor guarda un orden inverso; exíguo en la foseta, donde no pasa de 2 μ (artículo interno), sube á 7 μ en las regiones retinianas periféricas.

(1) Boll: Zur Anat. u. Physiol. der Retina. *Arch. f. Anat. u. Physiologie*, 1877.

(2) Greeff: Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut, 1899.

A la manera de los bastones, constan los conos de artículo interno y externo. El *externo*, corto, de forma cónica y sumamente alterable, posee una cubierta hialina finísima y un contenido homogéneo y fuertemente refringente en estado fresco, pero fácilmente reductible á placas ó láminas superpuestas mediante la disociación.

El segmento *interno* es mucho más largo y espeso ; se compone de protoplasma granuloso, algo coloreable por la hematoxilina, el carmín y anilinas básicas. El extremo periférico de este segmento posee un *elipsoide* mucho más robusto y largo que el del bastón y formado también de una materia finamente estriada á lo largo.

El artículo interno de los conos se encoge bajo la acción de la luz, como demostró Van Genderen (1) en la rana y Engelmann (2) en los batracios, aves y peces. Este encogimiento es tan pronunciado que, según Engelman, los conos de la rana, que en la obscuridad llegan á 50 μ , descienden bajo la influencia del sol á 5 μ . Algunos conos carecen de movimientos. De presumir es, aunque no ha sido todavía probado, que el mencionado fenómeno se produzca asimismo en los mamíferos.

Zona de los cuerpos de las células visuales ó granos externos.—Observada esta extensa zona en los preparados del carmín, hematoxilina ó anilinas, aparece construída de un macizo de núcleos pequeños, apretadísimos, fuertemente teñidos y dispuestos en hileras irregulares. La disociación de estos corpúsculos, y mejor aún, el examen de los cortes impregnados por el método de Ehrlich ó el de Golgi, revelan con absoluta claridad, que los llamados granos ó núcleos no son otra cosa que el cuerpo ó porción principal de los conos y bastones, con quienes se continúan á través de la membrana limitante. Es menester distinguir el cuerpo y núcleo del cono, del cuerpo y núcleo del bastón.

El cuerpo del cono yace cerca de la membrana limitante, poseyendo un núcleo grueso y ovoideo, provisto de una red cromática irregular y de un nucleolo ; por abajo, el protoplasma perinuclear se estira bajo la forma de expansión recta y robusta que, al abordar la zona plexiforme externa, se dilata en base de cono (*pié* del cono); del contorno de esta base emergen, divergiendo algunas hebras horizontales poco ramificadas y libremente terminadas (fig. 524, d).

El cuerpo del bastoncito (fig. 524, a), reside á distintas alturas y en todo el espesor de la zona que estudiamos ; ofrece escasísimo protoplasma y un núcleo ovoideo de menor tamaño que el del cono, y cuya cromatina exhibe á veces, conforme descubrió Henle y confirmaron Ritter, Krause y otros, capas horizontales separadas por un plasma incoloro.

(1) *Van Genderen Stort*: Ueber Form und Ortsveränderungen des Netzhaut elemente unter Einfluss von Licht u. Dunkel. *Arch. f. Ophthal.* Bd. 33, 1887.

(2) *Engelmann*: Ueber Bewegungen der Zapfen und des Pigments, &. *Archiv. f. d. gesamt. Physiol.* Bd. 35, 1885.

Flemming (1) demostró que tales zonas representan sencillamente trabéculas y grumos cromáticos voluminosos, incluso en una red extendida por todo el núcleo. Por lo demás, esta disposición estratificada de la nucleína falta en muchos vertebrados, y aun en el hombre y mamíferos hállese á veces tan poco acentuada, que se explica que autores como Schaper (2) la nieguen, mientras que otros, como Stöhr (3), la estimen constante.

Según Mann (4) y Pergens (5), la mencionada cromatina disminuye bajo la influencia de la luz, al paso que aumentaría el tamaño nuclear (Mann); pero este efecto de la luz sobre la cromatina ha sido puesto en duda por otros autores: así, Greeff (6) afirma que en el gato y cavia, sólo ha podido observar un ligero aumento de volumen nuclear sin alteración perceptible de la estructura nuclear.

De los polos del protoplasma perinuclear, parten dos prolongaciones finísimas, onduladas, granulosas, solamente bien perceptibles en los preparados del cromato de plata: la *prolongación ascendente*, que se remonta hasta la limitante externa, encima de la cual se engruesa para formar el bastoncito, y la *prolongación descendente*, la cual baja hasta la zona plexiforme externa, en cuyo plano periférico se termina libremente, según demostramos nosotros (7), á favor de una esférula lisa, á veces ovoidea ó elipsoide. Las ramificaciones y anastomosis que Tartuferi (8), Baquis (9), Kallius (10) y otros han supuesto en el cabo inferior de la fibra descendente del bastón, son productos artificiales, por otra parte rarísimos, de las preparaciones incorrectamente impregnadas.

Esta independencia la hemos observado también en los preparados del método de Ehrlich y hasta en los ordinarios (cortes teñidos con picro-

(1) *Flemming*: Beobachtungen zur Beschaffenheit der Zellkerns. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 12, 1876.

(2) *Schaper*: Bemerkung zur Struktur der Kerne der Stäbchensehzellen der Retina. *Anat. Anzeiger*. Bd. 15, 1899.

(3) *Stöhr*: Ueber die Querschichtung in der Kernen der menschlichen Stäbchenszellen. *Anat. Anzeiger*. Bd. 16, 1899.

(4) *Mann*: Histol. changes induced in Sympathic, motor, and sensory cells by functional activity. *Journ. of Anat. and Physiologie*, vol. 29, 1894.

(5) *Pergens*: Action de la lumière sur la rétine. Bruxelles, 1896.

(6) *Greeff*: Capitulo Retina del *Handbuch de Augenheilkunde von Graefe-Soemisch*, Juli, 1900.

(7) *S. R. Cajal*: Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamíferos. *Gaceta sanitaria de Barcelona*, 10 de Diciembre de 1891.

— *Anatomischer Anzeiger*, 1889, n° 4.

(8) *Tartuferi*: Sull anatomia della retina. *Inter. Monatschrift f. Anat. u. Physiol.*, 1887.

(9) *Baquis*: Sulla retina della faina. *Anat. Anzeiger.*, n° 13 et 14, 1890.

(10) *Kallius*: Untersuchungen ueber den Netzhaut des Saugethiere. *Merk. u. Bonnet, & Anat. Hefte*. Vol. III, 1894.

carminato), donde aparece por encima de la zona plexiforme un limbo claro, sembrado de esférulas pálidas (fig. 522, c).

Una de las características de la retina de los mamíferos, según resulta de su comparación con la de los vertebrados inferiores, es la extraordinaria abundancia de granos externos ó cuerpos de bastoncitos. Esta abundancia, así como la delgadez de la expansión descendente del grano, representan una acomodación á la notable cuantía y delgadez de los bastoncitos. En los vertebrados en donde son escasos ó gruesos estos elementos, la zona de los granos externos encierra pocas hileras nucleares, y además, por natural compensación, las prolongaciones descendentes y ascendentes de las células visuales afectan mayor robustez. En nuestro sentir, el espesor de las citadas prolongaciones carece de significación funcional, creciendo ó menguando, según lo consienta la amplitud de los espacios intragranulares.

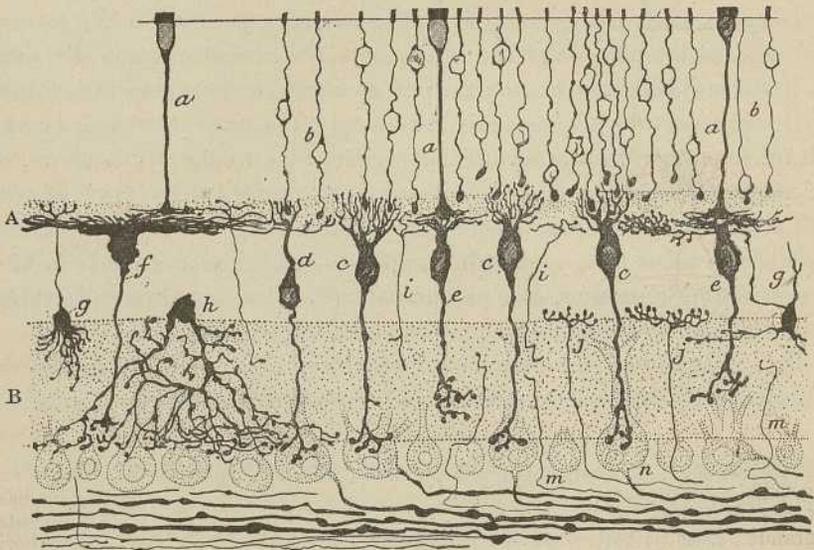


Fig. 525. — Corte de la retina de un mamífero (exceptuadas las zonas primera y segunda). — a, fibra y cuerpo del cono; b, fibras y cuerpo del bastoncito; c, bipolares para bastón; e, bipolares para cono; f, bipolar gigante para cono, etc.; A, capa plexiforme externa; B, capa plexiforme interna.

Capa plexiforme externa. — Es el punto de concurrencia y articulación de numerosas expansiones procedentes, unas de las fibras descendentes de conos y bastones, emanadas otras de los penachos protoplásmicos superiores de las células horizontales y elementos bipolares. El plexo apretado resultante aparece en los preparados al carmín, como una faja pálida finamente granulosa y desigualmente limitada. De aquí el nombre de *zona molecular externa* con que la conocieron los histólogos antiguos (fig. 525, A).

Que esta zona constituye el punto de concurrencia y unión de los filamentos descendentes y ascendentes de conos y bastones y de los penachos ascendentes de las bipolares, es un hecho mencionado ya por los histólogos antiguos, tales como Schultze, Merkel, W. Krause, Schwalbe, etc., y por los modernos Tartuferi, Dogiel, Baquis, Kallius y otros; pero en general, estos sabios han admitido, entre ambas especies de expansiones, una reunión por anastomosis (Dogiel y Kallius la aceptan con algunas reservas). Nuestras observaciones efectuadas con los dos métodos de Ehrlich y Golgi, nos han persuadido de que la citada conexión se verifica por simple contacto, para lo cual la zona plexiforme se dispone en dos pisos superpuestos: *piso externo*, donde según

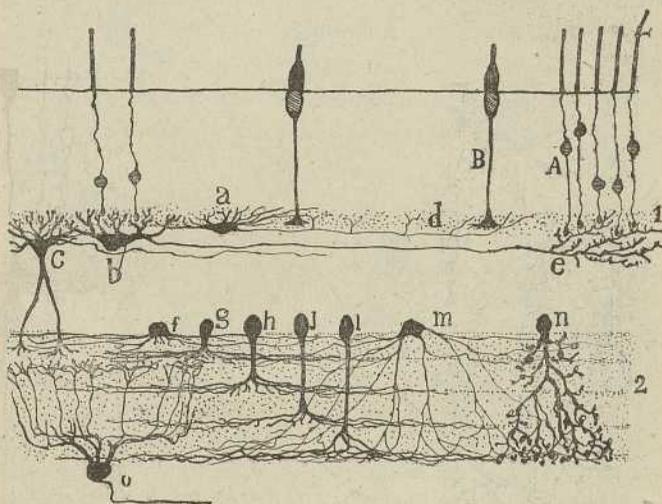


Fig. 526. — Corte perpendicular de una retina de mamífero.—A, cuerpo de los bastones; B, cuerpo de los conos; a, célula horizontal pequeña; b, célula horizontal grande; c, célula horizontal con expansión protoplásmica descendente; e, arborización terminal de un cilindro eje de célula horizontal; f, g, h, j, l, m, n, variedades de espongioblastos; o, célula ganglionar bi-estratificada (figura semiesquemática).

veremos luego, se alinean principalmente los penachos de las células bipolares para bastones y las series de esférulas terminales de éstos; y *piso interno*, donde se congregan y articulan complicadamente los pies y filamentos basilares de los conos y las dendritas de otras bipolares (llamadas bipolares para cono) asociadas á las expansiones de ciertas células horizontales. Las citadas articulaciones han sido confirmadas en diversos vertebrados por Retzius, Van Gehuchten, Neumayer, Schaper, Greeff, etc.

Con el nombre de capa de los *granos internos* se designa una extensa faja de núcleos situados entre los estratos plexiforme externo é interno.

Un examen atento, en los preparados teñidos con hematoxilina, permite reconocer que toda esta extensa zona no constituye una formación homogénea, sino que consta en realidad de tres pisos bien deslindados, cada uno de los cuales, por encerrar elementos de morfología y significación fisiológica especiales, merece ser considerado como zona retiniana independiente. Así, nosotros descomponemos la capa clásica de los granos internos en tres zonas: la de las *células horizontales*, la de los *elementos bipolares* y la de las *células amacrinas* ó *espongioblastos*.

Capa de las células horizontales. — Estos elementos así calificados por nosotros, atendiendo á su dirección principal, corresponden á las

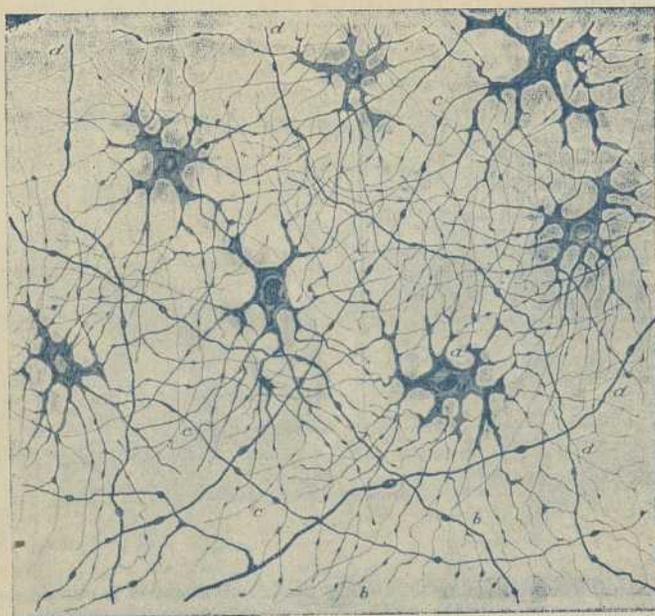


Fig. 527. — Células horizontales externas vistas de plano por su cara inferior. — *c*, axones de estas células; *d*, axones recios de las horizontales internas. (Método de Ehrlich).

células basales y subreticulares de los autores (*células estrelladas* de Tartuferi y Dogiel, *concéntricas* de Schiefferdecker). En los mamíferos componen una estrecha é irregular faja, á menudo discontinua, en la cual cabe distinguir dos especies de elementos: los *externos*, emplazados inmediatamente por debajo del estrato plexiforme externo; y los *internos*, situados por dentro de los precedentes y más ó menos alejados de la citada zona.

Células horizontales externas (*Células superficiales de mediano grosor*, de Tartuferi, *concéntricas intermediarias* de Schiefferdecker, etc.).

Son elementos pequeños y muy aplanados, como ha hecho notar Tartuferi, y residen inmediatamente por debajo de la zona plexiforme y aun en el espesor mismo de este estrato. Vistas de plano aparecen estrelladas, emitiendo por sus contornos un número considerable de dendritas horizontales divergentes y sucesivamente ramificadas, y terminadas por ramos lisos situados por debajo de los piés de los conos, con quienes parecen contraer especial conexión. El número considerable de estos corpúsculos y la longitud de sus expansiones que se entrecruzan en ángulos variados, producen un plexo dendrítico horizontal sumamente aplastado y extremadamente complicado (fig. 527 y 526, a).

El axon, que fué descrito por nosotros (1), es difícil de reconocer porque se oculta en el rico plexo de dendritas antes citado; es fino, horizontal, nace de ordinario de una rama protoplásmica, y tras un trayecto horizontal variable se resuelve en algunas ramas finas, varicosas y libremente terminadas en el espesor de la zona plexiforme externa (figura 527, c). A veces emite, antes de formar la arborización final, algunas colaterales.

La planimetría y riqueza de protoplasma del soma de las células horizontales externas, crea en ellas condiciones muy á propósito para el estudio de la textura celular. Así, el método de Nissl y el de Ehrlich permiten distinguir granos cromáticos y filamentos ó tractus intraprotoplásmicos que, según ha señalado Dogiel, parecen pasar de una dendrita á otra. Estos hilos han sido confirmados también modernamente por Embden, que ha trabajado con el método de Bethe. En ciertas células nótese además la presencia de crestas y de canales superficiales debidos indudablemente á la presión ejercida por los haces protoplásmicos de paso de los elementos congéneres, ó de los residentes en la zona subyacente.

Por consecuencia de la inusitada riqueza del plexo, las dendritas se ponen frecuentemente en contacto, siendo imposible individualizarlas bien en los preparados de Ehrlich y hasta en los de Golgi totalmente impregnados. No es extraño, pues, que algunos autores, tales como Dogiel, Renaut (2) y otros, hayan creído sorprender anastomosis entre las expansiones de células vecinas. Entre los hilos de este plexo quedan huecos por donde pasan á las zonas superiores los penachos de las bipolares para bastones, y las dendritas cortas de las horizontales internas.

Células horizontales internas (Grandes células superficiales de Tartuferi, gruesas y pequeñas células estrelladas de Dogiel). — Tales corpúsculos, más gruesos y profundos que los precedentes, se dividen en dos variedades: elementos con expansiones protoplásmicas descendentes y elementos exentos de tales dendritas.

Las *células horizontales provistas de dendritas descendentes*, han sido bien descritas por Tartuferi y Baquis, y sobre todo, por Dogiel. Caracte-

(1) *Cajal*: La rétine des vertébrés. *La Cellule*, 1892.

(2) *Renaut*: Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer. *Bull. de l'Acad. de Médecin de Paris*, 5 mars 1895.

rízanse por exhibir prolongaciones protoplásmicas ascendentes numerosas, recias, cortas, terminadas por cabos ascendentes digitiformes, prolongados hasta el plano externo de la zona plexiforme; y una, rara vez dos, expansiones descendentes que después de cruzar la zona de los granos internos ganan la plexiforme profunda, en cuyo piso primero ó segundo se ramifican y terminan libremente (fig. 528, *a*, y 526, *c*).

Las células horizontales internas ó gruesas, exentas de dendritas descendentes, han sido primeramente señaladas por nosotros (gato, perro, vaca), y á juzgar por nuestros preparados, son más abundantes que el tipo precedente, al cual se aproximan por la robustez del soma, el número y cortedad de las dendritas ascendentes y comportamiento del axon (fig. 528, *b*). Algunos elementos de este género, cuyas dendritas marchan en dirección *horizontal* y se dicotomizan repetidamente, parecen establecer una transición morfológica con los elementos horizontales externos.

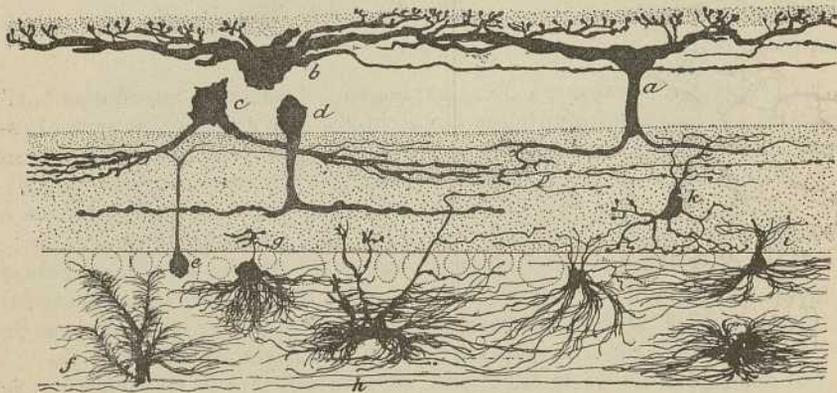


Fig. 528. — Corte de la retina de un mamífero. (Método de Golgi).—*a*, célula horizontal interna con dendrita descendente; *b*, célula horizontal interna desprovista de este apéndice; *c*, *d*, amacrinas; *f*, *g*, *h*, células neuróglícas de la capa de las fibras ópticas.

Todas las células horizontales internas poseen un axon robusto que corre horizontalmente por debajo de la zona plexiforme externa. Según Dogiel, este cilindro-eje, tras un trayecto variable horizontal, se tornaría descendente y se continuaría con un tubo del nervio óptico. Pero este curso descendente es un error imputable al método del azul de metileno, que no siempre permite determinar bien el origen de las fibras nerviosas. Mis observaciones en los mamíferos, confirmadas por Kallius (1) y recientemente hasta por el mismo Dogiel (2), han probado que el axon en cuestión, mantiene indefinidamente su dirección horizon-

(1) Kallius: Untersuchungen ueber die Netzhaut der Säugethiere. *Anat. Heften* herausgegeben von F. Merkel u. Bonnel, 1894.

(2) Dogiel: *Arch. f. mikros. Anat.* Bd.

tal y, después de recorrer trayectos variables, y á menudo muy largos, acaba en el espesor de la zona plexiforme externa, por debajo mismo de las esférulas de los bastones, á favor de una extensísima, complicada y elegante arborización terminal, cuyas ramillas varicosas hállanse erizadas de apéndices ascendentes, penetrantes entre los piés de los bastones (figura 529, *a*, *b*, y 526, *b*).

En su camino, el axon horizontal puede bifurcarse y emitir alguna colateral, resuelta también en una arborización aplanada (fig. 529, *b*). Las referidas arborizaciones hémoslas teñido asimismo por el método de Erlich, bien que sólo el de Golgi (proceder de arrollamiento de la retina y celoidinización subsiguiente), es capaz de mostrarlas en todos sus detalles.

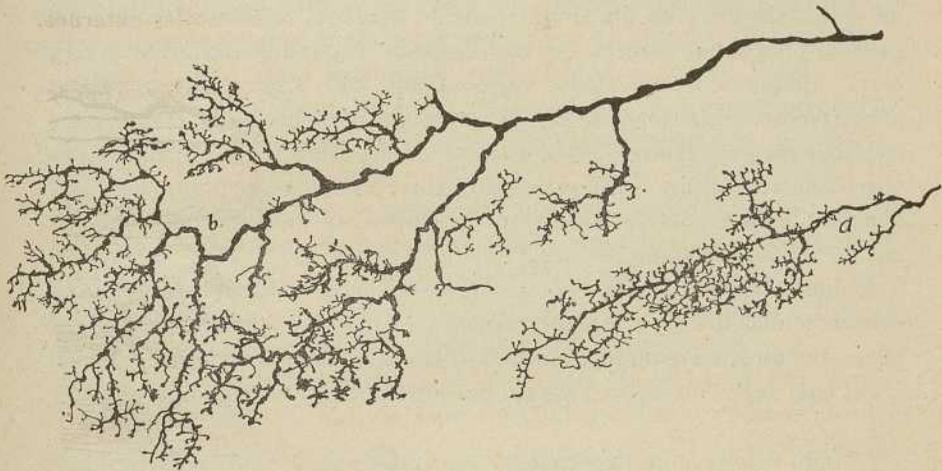


Fig. 529. — Arborización terminal del axon de las células horizontales internas. — *a*, arborización fina; *b*, ramificación extensa y gruesa.

En resumen; las células horizontales internas y externas, pertenecen á la categoría de las neuronas de axon corto. Dificil es conjeturar el oficio desempeñado por tales elementos; pero atendiendo á sus conexiones, cabe conjeturar que su misión es desparramar por una gran parte de las articulaciones de la zona plexiforme externa, el impulso visual recogido en un paraje especial de la retina. Mas de este asunto, que no consideramos esclarecido aún y que entraña una gran importancia teórica, trataremos más adelante.

Capa de las células bipolares. — Estos elementos, cuya morfología general notaron ya los histólogos antiguos (Müller, Schultze, W. Krause, Ranvier, etc.), han sido bien descritos por Tartuferi y Dogiel, que lograron demostrar las ramillas terminales de la expansión descendente y de la ascendente. Mis investigaciones, recaídas en las cuatro clases de

vertebrados, han añadido tres hechos de algún interés: 1.º Tanto las expansiones ascendentes como las descendentes de las células bipolares se terminan, no por redes paralelas y continuas, según supusieron los citados autores, sino por arborizaciones libres y bien separadas para cada célula. 2.ª Dichas neuronas no constituyen un solo tipo anatomo-fisiológico, sino dos; la bipolar destinada á relacionarse con los conos y la bipolar destinada á conexionarse con los bastoncitos.

Bipolar para cono.—Consideradas por Dogiel y otros, como los únicos tipos existentes, se caracterizan por exhibir un cuerpo ovoideo, exíguo y de escaso protoplasma perinuclear, una prolongación ascendente recia, á veces doble y triple, descompuesta en el piso inferior de la capa plexiforme externa en una arborización de largas, flexuosas y horizontales ramas, que entran en contacto con el pié y filamentos basales de varios conos; y en fin, una expansión delgada, descendente, la cual gana la plexiforme interna, en cuyo espesor engendra una arborización corta, aplanada y sumamente varicosa (fig. 530, *a, b*, y 525, *c*). Estas arborizaciones inferiores se dilatan en pisos diversos de la mencionada capa (líneas granulosas), pisos que en los mamíferos son en número de tres ó cuatro. Según veremos más adelante, á semejantes planos de ramificación de las bipolares concurren inferiormente los penachos dendríticos de las células ganglionares.

Como variedad de las *células bipolares para cono* deben estimarse ciertas células de gran tamaño (*bipolares gigantes*), caracterizadas por presentar un soma grueso emplazado junto á la capa plexiforme externa, y del cual brota un rico y extenso penacho horizontal (fig. 525, *f*).

Cuando tratemos de la retina de los vertebrados inferiores tendremos ocasión de notar dos nuevas particularidades de las bipolares para cono; la existencia de colaterales en la prolongación descendente, hecho rarísimo en los mamíferos (fig. 537); y la presencia, entre las ramas del penacho periférico, de un largo apéndice ascendente terminado en el espesor de la limitante externa. Recientemente, Dogiel asegura haber sorprendido esta expansión, llamada *maza de Landolt*, en la retina humana, coloreada por el método de Ehrlich. Nosotros no hemos tenido la fortuna de sorprenderla jamás en los mamíferos, ni por el azul de metileno, ni por el cromato de plata. Así que dudamos mucho de su efectividad y nos inclinamos á creer que el sabio ruso ha tomado equivocadamente por maza de Landolt alguna fibra de los cuerpos ó granos de bastoncitos.

En la capa plexiforme externa hemos visto penetrar también, aunque con rareza, fibrillas finas llegadas de zonas retinianas profundas y arborizadas libremente en el espesor de aquélla. En algún caso, la fibra en cuestión emanaba de un corpúsculo especial yacente en la zona de las células amacrinas (fig. 525, *g*); pero en otros casos, se perdía en la zona plexiforme interna y no se consiguió fijar el origen (fig. 525, *i*). La existencia de fibras nerviosas terminadas en la capa plexiforme externa ha sido confirmada por Retzius y por Neumayer en los selacios.

Bipolar para bastón.—Suele ser más robusta que la conexionada con los conos y se reconoce fácilmente por estos dos rasgos: *a*) el penacho ascendente consta de dos ó tres tallos gruesos y cortos, que llegados á la frontera de la zona plexiforme constituyen una elegante brocha ó penacho de ramas cortas, finas, lisas, ascendentes, prolongadas, hasta el piso más externo del citado estrato, en donde reciben las esférulas de los bastones; *b*) la prolongación descendente, bastante espesa, cruza todo el espesor de la capa plexiforme interna y, al nivel de la frontera inferior de ésta, se resuelve en una ramificación simple digitiforme, de ramos cortos, recios y varicosos, que se articulan con el soma ó con los tallos ascendentes de las células gangliónicas. Estas interesantes células, destinadas, conforme se puede presumir, á recibir las excitaciones recolectadas por los bastoncitos, han sido confirmadas por Kallius y otros. Por lo demás, ya Tartuferi las había impregnado, bien que incompletamente, sin sospechar su conexión específica con los bastones (fig. 525, *d, c*).

Capa de las células amacrinas (*espongioblastos*, de W. Müller, *células parareticulares*, de Kallius, etc.). Constituyen en la parte inferior de los granos internos una formación granular bien diferenciada, hace tiempo observada por Vintschgau (1854) y W. Müller (1875). Según las regiones de la retina que se examinan, aparece compuesta de una, dos ó tres hileras irregulares de corpúsculos piriformes de talla variable, y en general algo más voluminosos que las células bipolares. De vez en cuando, resalta alguna amacrina gigante, cuyo núcleo voluminoso y riqueza de protoplasma recuerdan las células gangliónicas (fig. 528, *d*).

La morfología de las células amacrinas, que los preparados al carmín no presentan sino de manera muy imperfecta, fué primeramente demostrada por Tartuferi y Dogiel. Este último sabio llamó especialmente la atención sobre la imposibilidad de descubrir entre las dendritas de tales elementos un verdadero cilindro-eje. Nuestros estudios confirmatorios en este punto de los de Dogiel, nos permitieron además precisar mejor la disposición terminal de las expansiones de los espongioblastos, y demostrar en las cuatro clases de vertebrados un gran número de tipos diversos de células amacrinas. Por la forma y conexiones de su arborización terminal, las hemos clasificado en *amacrinas monoestratificadas*, *amacrinas biestratificadas* y *amacrinas difusas*. A estos tipos, residentes en las capas de los granos internos, hay que reunir también las *amacrinas dislocadas*, que viven en zonas más inferiores (fig. 528, *h*).

Amacrinas mono-estratificadas.—Son las más abundantes y afectan forma de pera, con una sola expansión gruesa descendente, excepto las destinadas á arborizarse en el primer piso de la zona plexiforme interna, que son estrelladas y poseen varios apéndices divergentes.

En la fig. 526, *f, g, h, j*, mostramos estas células, que discrepan solamente por el nivel de la citada capa en que el tallo descendente se des-

compone para formar su arborización horizontal. En los mamíferos, estos niveles son tres, cuatro, lo más cinco, distinguidas de fuera adentro por sus números de orden. Nuestras pesquisas han demostrado que las citadas ramificaciones aplanadas de las amacrinas concurren precisamente en los mismos pisos horizontales de la capa plexiforme en que se alinean los penachos inferiores de las bipolares de cono y las capas protoplásmicas de las células ganglionares, estableciéndose de esta suerte en cada piso una articulación compleja de tres neuronas.

Prescindiendo del piso en que las amacrinas mono-estratificadas se terminan, nos ofrecen éstas, en cuanto al volumen del soma y modo de distribución del tallo, muchas variantes. Hay amacrinas gigantescas cuyo tallo robusto se descompone en pocas ramas horizontales, espesas y larguísimas (fig. 528, *a, c*); las hay pequeñas, de tronco delgado y resuelto en una radiación horizontal de finísimos hilos largos que semejan por su lisura ramas nerviosas (fig. 532, *f*); en fin, no faltan elementos gran-

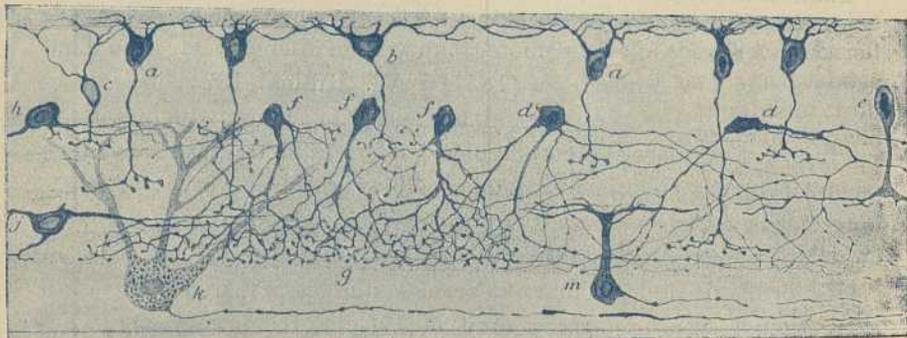


Fig. 530.—Diversos tipos de bipolares para cono y amacrinas de la retina del perro. (Método de Ehrlich).

des ó medianos, cuyo tallo se termina en una arborización muy rica de fibras no excesivamente largas, flexuosas y fuertemente varicosas (figura 531, *G*).

Amacrinas bi-estratificadas. — Sumamente raras en la retina de los mamíferos, las escasísimas que se nos han mostrado, proveían de ramas prolongadas á las zonas primera y última, según la región de la retina examinada. En general, sus ramificaciones terminales son largas, y sus tallos de origen parten directamente del cuerpo celular, como ocurre en las mono-estratificadas del primer piso.

Amacrinas difusas. — Bastante abundantes y más ávidas del azul de metileno (método de Ehrlich) que todos los tipos precedentes, son corpúsculos de talla media triangulares ó semilunares, de cuya cara inferior emanan dos ó tres expansiones que descienden oblicuamente, dividiéndose y subdividiéndose repetidamente. Sus ramas secundarias, suma-

mente varicosas, se distribuyen por todo el espesor de la zona plexiforme, acumulándose las más largas en el piso último, donde forman un plexo horizontal bastante rico (fig. 530, *d*).

Además de este tipo voluminoso, existe un elemento pequeño, de cuerpo oval ó piriforme y provisto de un corto tallo resuelto rápidamente en una arborización de ramas varicosas, oblicuas y descendentes, extendidas por un área menos amplia que las células anteriores, y especialmente concentradas en los dos tercios inferiores de la zona plexiforme (fig. 530, *f*, 526, *n*, y 525, *h*).

Neuronas de cilindro-eje ascendente. — Además de las amacrinas que acabamos de describir, hemos hallado algunas veces en la retina de los mamíferos ciertos elementos diminutos, triangulares y ovoides, provistos inferiormente de un penacho de dendritas terminadas en la zona plexiforme interna; de lo alto del soma brota un axon fino ascendente, que se arboriza en zona plexiforme externa, complicando el plexo aquí existente (fig. 525, *g*).

Amacrinas intersticiales. — La existencia de núcleos y células en la capa plexiforme interna, había sido ya notada por Nagel (1), H. Muller (2), Borysiekiewicz (3) y otros, pero la naturaleza de tales elementos estaba por averiguar. Nuestras observaciones en la retina del buey y otros mamíferos (método de Golgi), nos han permitido reconocer que los citados elementos no son sino amacrinas dislocadas de su yacimiento originario. Afectan, en general, forma de huso ó triangular, y residen en las diversas líneas granulosas de la zona plexiforme; sus expansiones, muy largas y ramificadas, se extienden á veces por un solo piso, aquel en que el soma yace; pero en otros casos, se distribuyen en dos ó más pisos inmediatos (fig. 530, *J*, y 528, *k*).

Amacrinas dislocadas de la zona de las células gangliónicas. — Descubiertas por nosotros y muy abundantes en la retina de los reptiles y aves, son menos numerosas en la de los mamíferos. De ellas nos ocuparemos más adelante.

Dogiel (4), en un trabajo sobre la retina humana, ejecutado con el método de Ehrlich, admite, además de las células amacrinas difusas (únicas vistas por él), ciertos corpúsculos nerviosos, situados entre los espongioblastos. Tales neuronas formarían dos tipos: uno, cuyas dendritas se expanden por pisos diversos de la capa plexiforme y cuyo axon descendente se incorpora á las fibras del nervio óptico; y otro, que ofrecería la singularidad de que el axon en vez de nacer individualmente del soma, resultaría de la fusión ó anastomosis de varias dendritas. Ninguno de estos dos tipos aparecen en nuestros preparados. En nuestro sentir, entre los

(1) Nagel: *Graeffe Arch.*, Bd. VI.

(2) H. Muller: *Zeitschr. f. wissensch. Zool.*, Bd. VIII., 1857

(3) Borysiekiewicz: *Untersuchungen über den feineren Bau des Netzhaut*; Wien, 1887.

(4) Dogiel: *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 38, 1891.

—Ueber die nervösen Elemente in der Retina der Menschen (2 Mittheilung). *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 40, 1 Heft., 1892.

espongioblastos de los mamíferos, faltan constantemente células nerviosas de axon largo, debiendo considerarse las neuronas de Dogiel como apariencias erróneas del método de Ehrlich.

Capa plexiforme interna.—Se compone de una sucesión de plexos horizontales, cuya significación no pudo comprenderse hasta que Dogiel y nosotros aplicamos á su estudio los métodos modernos. Tales plexos no son otra cosa que los parajes donde tienen lugar los contactos ó articulaciones neurónicas, las cuales se descomponen en varios planos á fin de multiplicar las superficies de contacto y salvar la individualidad de las transmisiones. Por esta razón, cuanto más pequeñas y numerosas son las células bipolares y amacrinas de un animal, mayor es el espesor total de la plexiforme y más se multiplican los pisos ó plexos lineales de que consta. En los mamíferos, donde las bipolares y amacrinas son relativamente poco abundantes, los pisos en cuestión son 4 ó 5, en vez de los 6 ó 7, de los reptiles y aves. Además de los mencionados elementos (bipolares, amacrinas y ganglionares), contribuyen á complicar la zona que nos ocupa, infinidad de apéndices colaterales, flexuosos y como esponjosos, de las fibras de Müller.

Capa de las células gangliónicas.—Este estrato encierra, en la mayor parte de la retina, una sola hilera de corpúsculos de talla variable (según Müller oscilan entre 10 y 30 μ en el hombre) y de forma de pera, ovoidea ó semilunar. Al nivel de la *mácula lútea*, las células abundan más, pudiendo formar dos hileras apretadas; en las paredes de la foseta central suben á 6 ú 8. La circunstancia de aumentar las células gangliónicas, conforme crece la acuidad visual, anuncia ya que esta acuidad depende en gran parte de la cuantía de las vías conductoras existentes en la unidad de área retiniana. Al mismo fin, es decir, á la mejora de la virtud analítica ó diferenciadora de dicha membrana, conspira también el empequeñecimiento de la talla celular, particularidad que fué ya notada por Müller, Schwalbe y Ritter, en la *mácula lútea* y foseta.

La estructura de las células gangliónicas coincide con la de las neuronas gruesas de los centros. Mediante el método de Nissl, los corpúsculos voluminosos exhiben un núcleo con cromatina concentrada en recio nucleolo, y un protoplasma salpicado de granos cromáticos (fig. 530, *h*), tanto más robustos cuanto mayor es la talla celular. La presencia de estos grumos es constante según ha probado Abeldort (1) en las células gangliónicas retinianas grandes de todos los vertebrados. En los tipos pequeños, el protoplasma es más pálido y la cromatina aparece más fina y difusa.

Recientemente, Embden (2), aplicando el método de Bethe (colora-

(1) Abeldort: Zur Anatomie der Ganglienzellen der Retina. *Arch. f. Augenheilk.* B. 1. 42, H. 3.

(2) Embden: Primitivfibrillenverlauf in der Netzhaut. *Arch. f. mikros. Anat. u. Entwickel.* Bd. 57.

ción de las fibrillas conductoras), ha demostrado también en los tipos gigantes los filamentos intraprotoplásmicos de este autor, los cuales pasarían, en gran parte, de una á otra dendrita (1), así como desde las dendritas y cuerpo celular al axon.

Atendiendo á la morfología y disposición de las dendritas, las células gangliónicas pueden clasificarse en : *neuronas monoestratificadas, neuronas bi y poliestratificadas, neuronas de penacho difuso*.

Células gangliónicas monoestratificadas. — Afectan, por lo común, forma bipolar y están provistas de un grueso tallo ascendente descompuesto en ramas oblicuas que no tardan en hacerse horizontales al nivel de uno de los pisos de la plexiforme interna ; y de un axon descendente destinado á la capa de las fibras ópticas. En vez de un tallo protoplásmico, pueden emerger dos ó más, circunstancia que se observa, sobre todo en las células arborizadas en el último piso de la citada capa. El tamaño de dichas neuronas es muy variable, así como el perímetro de la arborización terminal, cabiendo distinguir tres tipos : el gigante caracterizado, aparte del volumen del soma, por el espesor y longitud de las

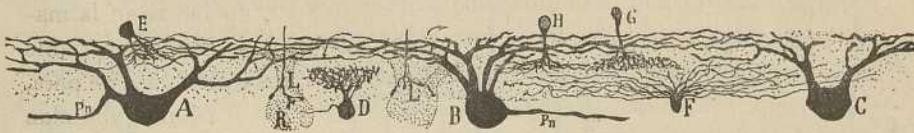


Fig. 531.—Diversos tipos de células gangliónicas de la retina de los mamíferos.

ramas de la arborización dendrítica terminal : el mediano y el pequeño, bien reconocibles, además de la talla, por la delgadez, flexuosidad, complicación y exígua extensión de las ramillas de la arborización horizontal (fig. 531, A, B, y 532, m, ñ).

Por el plano de la capa plexiforme en que dichas arborizaciones aplanadas se dilatan, clasifican las células ganglionares en *neuronas del piso primero, del segundo, del tercero, del cuarto y del quinto*. La morfología del soma y número de ramas varía en cada uno de estos tipos, con arreglo á la ley de ahorro de protoplasma, es decir, que si el piso de arborización reside lejos del cuerpo, el ramaje final procede de un tallo, y si está cerca, brota directamente del soma ; en fin, cuando el área por donde el penacho debe extenderse es enorme, el ramaje resulta de la ramifi-

(1) La circunstancia de que muchas fibras de Bethe van de una dendrita á otra y no al axon, y la imposibilidad de demostrar dichos hilos conductores en las células bipolares, cuerpos de las células visuales de la retina, y en otros muchos elementos de los centros indudablemente nerviosos, como los granos del cerebelo, etc., conducen á sospechar que tales hebras denunciadas por el método de Bethe, no poseen función conductriz.

cación de varios tallos oblicuos directamente nacidos en el soma. Hay, sin embargo, alguna excepción de estas disposiciones (fig. 531, A, B).

Neuronas bi ó poliestratificadas.—Abunda en estos corpúsculos el tipo gigante con soma semilunar ó irregular, de cuyo lado superior parten dos, tres ó más tallos dendríticos. No faltan, empero, especies medianas y aun pequeñas. Las ramas ascendentes, como se ve en la fig. 526, *o*, tuercen en seguida, marchando en sentido horizontal por uno de los pisos inferiores para elevarse después hasta el piso superior ó terminal, donde acaban también numerosas colaterales de la porción horizontal de los tallos. En el nivel inferior en que éstos toman dirección paralela á la retina, ramifican también ramos secundarios y aun tallos especiales, engendrando, por tanto un plexo profundo. En los mamíferos, las células poliestratificadas más comunes son las que engendran plexos para los pisos segundo y cuarto; raras las que proveen á tres pisos (5, 3 y 2), ó también otras parejas de pisos distantes. En cambio, son bastante frecuentes

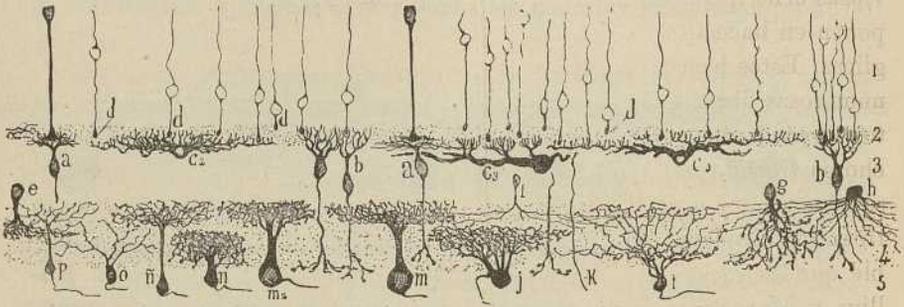


Fig. 532. — Corte de la retina de un mamífero.—1, cuerpos de las células visuales; 2, plexiforme externa; 3, granos internos; 4, plexiforme interna; 5, células gangliónicas; *a*, bipolar de cono; *b*, bipolar de bastón; *c*, células horizontales, *m*, *n*, *ñ*, *o*, etc., corpúsculos gangliónicos.

las que envuelven en una misma masa espesa de ramas terminales, varicosas, dos pisos seguidos, como el tercero y cuarto (fig. 532, *h*) y el primero y segundo (fig. 532, *m*).

Células ganglionares difusas.—Más raras que las precedentes y, por lo común, de escaso volumen, reconócense en que sus dendritas, en número de dos, tres ó cuatro, recorren oblicuamente todo ó casi todo el espesor de la capa plexiforme interna, sin mostrar predilección por ningún piso (figura 522, *o*).

El axon de las células gangliónicas, descubierto hace tiempo por Corti (1), es perceptible ya en los preparados al carmín ó hematoxilina; pero sólo en las impregnaciones de Ehrlich y Golgi puede estudiarse satisfac-

(1) Corti: *Muller's Archiv*, 1850.

toriamente. Brota, por lo común, de un lado del polo profundo del soma, rara vez del arranque de una dendrita, marcha horizontal por la capa de las fibras del nervio óptico en sentido convergente á la papila, y penetrando en ésta, conviértese en un tubo medulado del nervio óptico. En todo este larguísimo trayecto retiniano carece de mielina, exhibe un aspecto varicoso y no emite colateral ni ramificación ninguna, circunstancia interesante que separa á esta categoría de axones de las prolongaciones funcionales de las neuronas de los centros. Si la continuidad de los tubos del nervio óptico con las células gangliónicas tuviera necesidad de confirmación, hallaría también apoyo en los experimentos de Birch-Hirschfeld (1), que ha producido la cromatolisis en aquéllas tras de la sección del nervio óptico (método de Nissl).

Las investigaciones de Dogiel y de Greeff han demostrado que las células gangliónicas pueden acoplarse á veces por parejas, que exhiben un modo de distribución análogo (*ganglionales gemelas de estos autores*).

Capa de las fibras del nervio óptico.—La totalidad de las fibras nerviosas centrípetas emanadas de las células de la capa precedente, se disponen en haces, espesos, separados por células y expansiones neuróglícas. Estos haces, que suelen constituir una sola hilera, encierran numerosas fibras finas y de mediano espesor, y unos pocos axones robustos, procedentes de los elementos gangliónicos más voluminosos. De trecho en trecho, pero sin regularidad, repáranse en cada fibra, ciertos ensanchamientos ó varicosidades, ya notados por Tartuferi, y las cuales se tiñen intensamente por el azul de metileno (método de Ehrlich). Es posible que las varicosidades sean productos artificiales, según afirman Kallius y Marengi; hagamos notar, de todos modos, que se presentan, aunque poco acentuadas, hasta en los preparados de Golgi más rápidamente fijados.

Recientemente ha descrito Marengi (2) en la capa que nos ocupa numerosas colaterales que brotando en ángulo recto del curso de las fibras ópticas, penetrarían en la zona de las células gangliónicas, entre las cuales engendrarían un plexo muy tupido. Nuestras observaciones sobre este plexo son completamente negativas en las cinco clases de vertebrados. Sólo en los reptiles (3) vimos una vez alguna colateral, pero el hecho es muy excepcional, y parece faltar en los mamíferos y aves.

Fibras centrífugas.—Admitidas por Monakow (4) como conclusión

(1) Birch-Hirschfeld: Beitrag zur Kenntnis der Netzhautganglienzellen unter physiol. u. pathol. Verhältnissen. *Graefes Arch. f. Ophthalm.* Bd. 50. Abth. 1, 1900.

(2) G. Marengi: Contributo alla fina organizzazione de la retina. *Società de Anatomia de Pavia*, 1900.—Véase también: *Anat. Anzeiger*, 1900.

(3) S. R. Cajal: La retine des vertebrés. *La Cellule*, 1892.

(4) Monakow: Experimentelle und pathol.-anat. Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen. *Arch. f. Psych.* Bd. 20, H. 3, 1889.

verosímil de sus experiencias anatomopatológicas, descubiertas por nosotros en la retina de las aves (1), y después en la de los mamíferos (2), han sido confirmadas por diversos autores, entre otros por Dogiel (3) y Resnikoff (4).

En los mamíferos son difícilísimas de impregnar y afectan menos espesor que en las aves. En el perro, donde las hemos visto alguna vez, se comprueba que provienen de la capa de fibras del nervio óptico, suben verticalmente á través de la capa plexiforme interna hasta la zona de las células amacrinas, en donde se terminan á favor de una arborización libre, varicosa, provista de ramos finos y ascendentes que parecen entrar en contacto con los somas y tallos de los espongioblastos.

(1) *S. R. Cajal*: Estructura de la retina de las aves, *Rev. trim. de Histol. nor. y patol.*, núm. 2, agosto de 1888.—Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. *Anat. Anzeiger*, núm. 4, 1889.

(2) *S. R. Cajal*: La rétine des vertébrés *La Cellule*, t. IX, 1 fasc., 1892.

(3) *Dogiel*: Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliose Schicht der Vogelsretina, *Anat. Anzeiger*, núm. 23.

(4) *Resnikoff*: Contribution à l'étude de la structure de la rétine des oiseaux (en ruso), 1897.

CAPITULO XXX

CONTINUACIÓN DEL ESTUDIO DE LA RETINA

Retina de los vertebrados inferiores (aves, reptiles, batracios y peces).—Estructura de la foseta central de la retina.—Histogenesis retiniana.—Conexiones de los elementos retinianos, é inducciones fisiológicas sacadas de la estructura de la membrana visual.

La retina, como casi todos los aparatos nerviosos sensoriales y ganglios periféricos del sistema nervioso, presenta en la serie animal una gran unidad estructural. Mamíferos, aves, reptiles, batracios y peces, poseen las mismas capas retinianas, y en cada una de ellas los mismos tipos de neuronas é igual mecanismo de conexión. Sin embargo, como, dada la diversa conformación del ojo, y las condiciones algo diferentes en que la visión se efectúa en cada animal, éste no recoge del mundo exterior exactamente las mismas impresiones, concéíbese bien que cada tipo de vertebrado presente, á título de acomodación utilitaria y económica á su especial ambiente físico y particulares necesidades de la lucha por la vida, algunas interesantes mutaciones de estructura. Como vamos á ver en seguida, tales cambios no afectan á lo esencial del plan, sino á la morfología, abundancia y posición de las neuronas, y muy particularmente á la figura, tamaño y composición química de las células visuales ó receptoras.

RETINA DE LAS AVES

Esta retina, la más perfecta y complicada que existe, ha sido objeto de muchas investigaciones. Casi todos los histólogos antiguos, tales como Müller, Schulze, Schwalbe, W. Krause, Dobrowsky, Hoffmann, Schiefferdeker, etc., han consagrado atentos análisis al tema. Entre las modernas investigaciones deben citarse las de Dogiel, realizadas por el método de Ehrlich, las nuestras efectuadas con este método y el de Golgi, las de Ressnikoff, etc. Los resultados de tales estudios serán expuestos en el resumen siguiente.

Capa de los bastoncitos y conos.—El primer hecho que llama la atención al examinar esta capa en las aves, es la pobreza extrema de los bastoncitos, cualquiera que sea el área retiniana explorada. La retina de las aves consta, pues, esencialmente de conos. Una excepción interesante

hay : las aves nocturnas, en donde según resulta de nuestras investigaciones, los bastoncitos abundan casi tanto como en los mamíferos.

Bastoncitos.—Presenta, como en los mamíferos, artículo externo é interno, siendo ambos finos en unas aves (nocturnas, pájaros), y gruesos en otras (gallináceas). La fotoestesia se ha demostrado en los bastoncitos de las aves nocturnas.

Conos.—Más delgados que en los mamíferos, se caracterizan sobre todo por un rasgo interesante : en el límite entre ambos artículos yace una esfera grasienta coloreada (órgano ausente en los mamíferos), que ocupa casi todo el diámetro de la fibra, de suerte que no puede llegar al artículo externo ó porción sensible, sino una luz monocromática, ó por lo menos muy empobrecida de las demás radiaciones del espectro. Los colores de dichas esferas son : el rojo, el naranja, el amarillo y el verde. El azul es más raro, y ha sido negado por Schwalbe; pero W. Krausse, Dobrowsky y Greeff, afirman su existencia. Algunos conos, en fin, muestran gotas grasientas incoloras. El reparto de las esferas coloreadas es desigual, y varía en algunas aves, según hace notar Waelchli (1). En el palomo, la porción posterior superior de la retina exhibe una gran abundancia de esferas rojas (campo rojo); en el resto predominan las amarillas. Este mismo autor ha reconocido que las esferas de un determinado matiz yacen en el cono á nivel diverso que las de otros colores. Según Genderen Stort (2), habría hasta cuatro pisos ó series de esferas. Añadamos aún que los conos con grano rojo, suelen poseer en todo el artículo interno finas granulaciones rosáceas, como mostraron Schultze, Beaugerard y otros sabios (fig. 533, a).

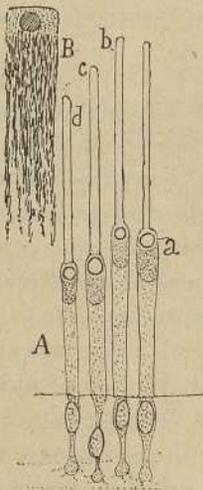


Fig. 533.—Conos de la retina del palomo.—A, artículos internos de los conos; B, célula pigmentaria; a, esfera coloreada.

Granos externos.—Diferénciase bien (según resulta de nuestras observaciones en los pájaros, palomo y gallináceas), el cuerpo del cono del bastón. Mientras que éste es recio, tiene el núcleo hacia el centro de la zona y se termina por un pié grueso, de donde brotan muchos hilos horizontales; el del cono yace en todos los planos de la citada capa y exhibe una prolongación descendente delgada, terminada en un grumo conoideo erizado de pocos apéndices. El contraste entre ambos elementos visuales aparece muy bien en los pájaros, donde, según se aprecia en la figura 534, a, b, la base del bastón termina en plano más exterior que la del cono, y además da origen á un penacho de largos filamentos descendentes y oblicuos.

(1) *Waelchli*: Zur Topographie der gefärbten Kugeln der Vogelnetzhaute. *Arch. f. Ophthlm.* Bd. 29, 1883.

(2) *Van Genderen Stort*: Ueber Form und Orstveränderungen der Netzhautelemente unter Einfluss von Licht, &. *Arch. f. Ophthal.* Bd. 33, 1887.

En las gallináceas y la paloma se halla, además, una variedad de conos descubiertos por nosotros y confirmados por Ressnikoff: los *conos oblicuos*, cuya expansión descendente corre inclinada ó en arco, para terminarse á favor de una gruesa varicosidad en el plano más bajo de la capa plexiforme. A veces, esta prolongación recorre, antes de terminar, un buen trayecto horizontal, del cual emanan algunas colaterales (figura 535, a).

En las aves, obsérvanse también los *conos gemelos*, es decir, parejas de elementos en íntimo contacto longitudinal, uno de los cuales es más pequeño que el compañero (cono accesorio).

Como nuestras pesquisas pusieron de manifiesto, cada elemento de la pareja representa un conductor individual, pues la varicosidad ó pié de la prolongación descendente reside en plano diferente de la zona plexiforme y entra verosímilmente en relación con una bipolar especial (fig. 535, d).

Según dejamos consignado más atrás, los conos son raros en las aves nocturnas; no faltan, sin embargo, en la lechuza y mochuelo, animales estudiados por nosotros, comportándose como en las aves diurnas. En cambio, el bastón, sumamente abundante, se singulariza por terminar en

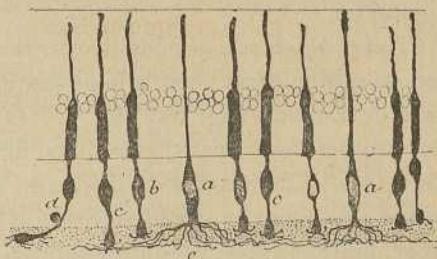


Fig. 534. — Conos y bastoncitos de la retina de un pájaro. — a, bastoncitos; b, c, conos rectos; d, cono oblicuo.

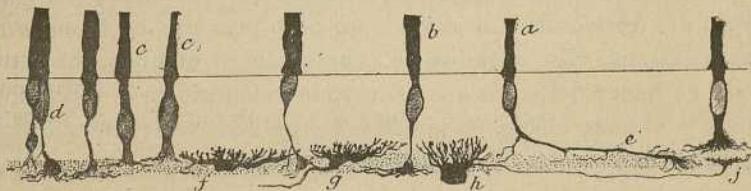


Fig. 535. — Cuerpos de conos y bastones de la gallina. — a, cono oblicuo; b, cono recto; c, bastones; d, conos gemelos; f, g, h, células horizontales.

el primer plano de la zona plexiforme, á la manera de los homólogos de los mamíferos, á favor de una varicosidad lisa (1), sin radiaciones filamentosas.

Células horizontales.—Son mucho más pequeñas que en los mamíferos, constituyendo una hilera regular. En nuestros preparados adoptan dos formas: 1.^a *Forma de borla ó brocha*, muy numerosa, provisto de infinidad de apéndices ascendentes (fig. 535, h) y de un axon horizontal,

(1) Cajal: *Anat. Anzeiger*, 1889.

que se termina á una distancia variable, mediante una ramificación espinosa y muy característica. 2.^a *Forma estrellada*; corpúsculo menos abundante que el precedente, de figura más aplastada y de más largas y horizontales dendritas; su axon, seguido en los pájaros durante largos trayectos, acaba en una arborización algo más extensa que el tipo precedente (fig. 339, I, y 535, *g*). La primera forma ha sido confirmada por Ressnikoff.

Células bipolares.—Constituyen también dos tipos: 1.^o *Tipo grueso*, rico en protoplasma, con numerosas expansiones ascendentes, pero sin maza de Landolt (fig. 537, *n*). 2.^o *Tipo fino*, abundante, de figura ovoide, protoplasma escaso, yacente en diversos planos de la zona de los granos internos; de sus dos expansiones, la interna se termina mediante un penacho varicoso en diversos pisos de la zona plexiforme interna, no sin haber emitido antes, según descubrimos nosotros en las aves, reptiles y batracios, arborizaciones colaterales para los pisos superpuestos; la periférica engendra un penacho horizontal repartido en la zona plexiforme



Fig. 536. — Célula horizontal (en brocha) vista de plano (gallina).—*a*, dendritas; *b*, axon; *c*, arborización horizontal.

externa, pero, además, conforme hicimos notar contemporáneamente Dogiel (1) y nosotros (2), emite una fibra ascendente, terminada libremente mediante una varicosidad al nivel ó un poco más allá de la membrana limitante externa. Este apéndice se conoce con el nombre de *maza de Landolt*, en honor del autor que primero lo reconoció en la retina de los batracios, y abunda mucho en la paloma y gallináceas, pero en los pájaros no hemos conseguido impregnarla (fig. 537, *m*, *o*, *p*).

Es probable que, á la manera de lo que sucede en los mamíferos, la bipolar de tipo grueso se conexe con los bastones, y la de tipo delgado con los conos.

Células estrelladas.—Entre las células bipolares, la retina de los pá-

(1) *Dogiel*: Ueber dar Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, & *Anat. Anzeiger*, 1888.

— Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien u. Vögel. *Anat. Anzeiger*. Mai, 1888.

— Die Retina der Vögel. *Arch. f. mikros.* Bd. 44, 1894.

(2) *Cajal*: Estructura de la retina de las aves. *Rev. trim. de Histol., nor. y pat.*, número 2, Agosto de 1888.

— Sur la morphologie et les connexions des éléments de la retine des oiseaux. *Anatom. Anzeiger*, n^o 4, 1889.

jaros encierra también, según hemos hecho notar en trabajo reciente (1), unos corpúsculos estrellados, ovoideos ó triangulares, sin orientación precisa y provistos de varias expansiones descendentes, relativamente cortas, y de otras ascendentes terminadas mediante ramificaciones complejas en la zona plexiforme externa. Ignoramos cuál sea la significación de estos elementos, en los cuales no hemos podido hallar expansión funcional (fig 538, *a, b*).

Amacrinas.— La capa de estos elementos contiene tres clases de neuronas: amacrinas propiamente dichas, células gangliónicas dislocadas y células de axon corto ó amacrinas de asociación.

Las *amacrinas propiamente dichas* responden á la descripción hecha más atrás, discrepando de las correspondientes de los mamíferos en su mayor abundancia, en la variedad y elegancia extraordinaria de sus tipos

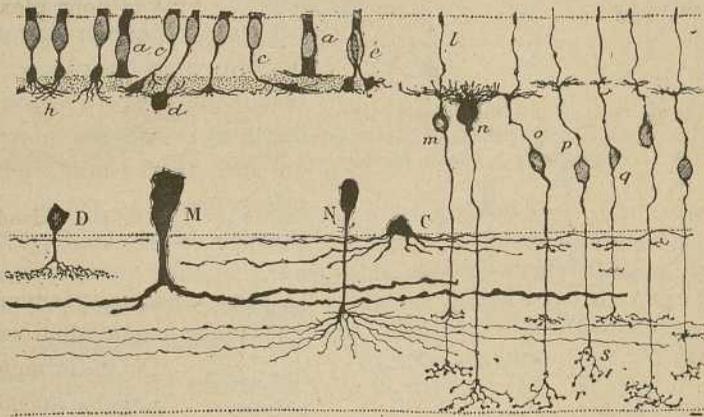


Fig. 537. — Retina del pollo. — *a*, bastón; *c*, cono oblicuo; *d*, cono de pie dislocado; *e*, cono gemelo; *m*, bipolar de maza; *n*, bipolar gruesa sin maza; *l*, maza de Landolt; *s*, penacho terminal de las bipolares; M, N, D, C, tipos de amacrinas.

y en la inusitada riqueza de las arborizaciones horizontales, las cuales en las regiones más espesas de la retina se ordenan en siete pisos. En la figura 537 y 540, presentamos algunas variedades de estas células, cuya descripción detallada podrá verse en nuestro libro extenso sobre la retina. Repárense las amacrinas monoestratificadas (grandes, pequeñas, de penacho recogido y varicoso, de penacho fino, claro y extenso, etc.), las biestratificadas y las difusas. En algunos parajes hemos hallado también amacrinas triestratificadas (fig. 538, *d*).

Las *células ganglionares dislocadas* fueron descubiertas por Dogiel y confirmadas por nosotros. Tales corpúsculos, que llamaremos *células de*

(1) *Cajal*: *Nouvelles contributions à l'étude histologique de la retine, etc. Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*; 32 Année, núm. 5, 1896.

Dogiel en honor de su descubridor, son escasas y voluminosas, afectan forma semilunar ó mitral, y poseen dendritas y axon. Las dendritas son espesas y comunmente horizontales, distribuyéndose por el primer piso de la zona plexiforme interna; el axon, que desciende verticalmente, sin emitir colaterales, se continúa con una fibra del nervio óptico. La circunstancia de comportarse substancialmente estas células (salvo la posición), como las células gangliónicas destinadas á la zona primera, autorizan la suposición de que los elementos de *Dogiel* no son otra cosa que corpúsculos gigantes de la zona novena, dislocadas de su yacimiento común, en virtud de adaptación á la ley de economía de espacio (fig. 542, A).

Células de axon corto ó amacrinas horizontales. — Estos singulares elementos descubiertos por nosotros (1), afectan figura de pera y están

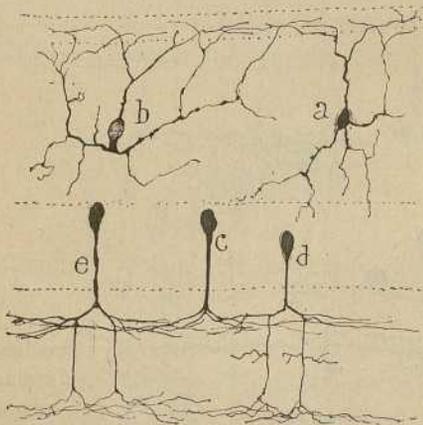


Fig. 538. — Retina de un pájaro. — *a, b*, células estrelladas de la zona de las bipolares; *c*, amacrina mono-estratificada; *e*, bi-estratificada; *d*, tri-estratificada.

provistas: de un penacho descendente de dendritas cortas, gruesas, muy sobriamente ramificadas, á veces representado por un solo apéndice dentellado y terminado á breve distancia; y de un axon robusto, horizontal, que camina ya por el espesor del piso primero, ya por la frontera superior de la plexiforme interna, y el cual, tras un itinerario larguísimo, se resuelve en una arborización horizontal tupida, instalada en el mencionado piso primero, y relacionada con un grupo de tallos de amacrinas ordinarias (fig. 539, *b*). Como veremos más adelante, las prepara-

raciones de Ehrlich enseñan que en torno del soma y dendritas de tan interesantes elementos se dilata la arborización terminal de las fibras centrífugas (2).

Las citadas células han debido ser vistas, aunque imperfectamente, por *Dogiel*; pero el método usado por este autor (azul de metileno), no per-

(1) *S. R. Cajal*: Sobre unos corpúsculos especiales de la retina de las aves. *Actas de la Sociedad española de Historia natural*, sesión del 3 de Julio de 1895. Véase también: *Nouvelles contributions à l'étude histologique de la retina. Jour de l'Anat. et de la Physiol.*, etc., núm. 5, vol. 32, 1896.

(2) Estas células, que nosotros habíamos teñido solamente con el método de Golgi en la retina de los pájaros, las hemos impregnado también recientemente en la paloma. Sus caracteres son iguales que en los pájaros, salvo que suelen exhibir dendritas algo más largas y ramificadas.

míte esclarecer su morfología. Además, la circunstancia frecuente de colorearse estos elementos contemporáneamente con las fibras centrifugas, con quienes se relaciona, expone á cometer errores, sobre los cuales hemos llamado la atención en otro trabajo (1).

Dogiel (2) menciona en las aves la existencia de ciertas células horizontales, pequeñas y semilunares, situadas inmediatamente por fuera de la zona plexiforme, y las cuales poseerían un axon corto, fino, ramificado en igual plano de dicha capa. Carecemos de experiencia personal sobre

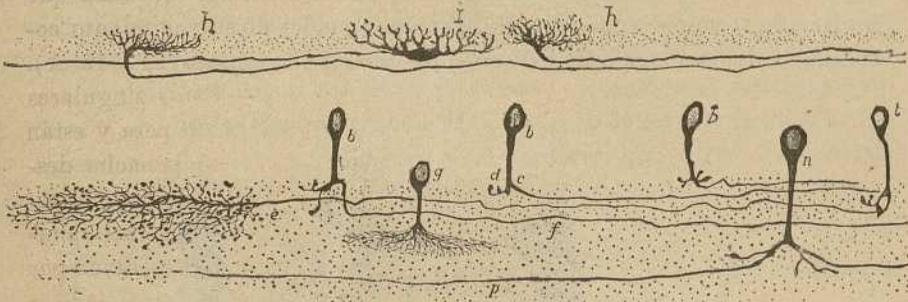


Fig. 539. — Retina de un pájaro (verderón). — *b*, amacrinas de axon corto ó de asociación ; *d*, dendritas ; *c*, *f*, axon horizontal ; *e*, arborización final ; *i*, célula horizontal aplanada ; *h*, arborización nerviosa de éstas ; *g*, *n*, amacrinas.

tales elementos (en nada parecidos á los precedentes), que no se muestran ni en nuestros preparados de Ehrlich ni en los de Golgi. Nos inclinamos, empero, á suponer que el sabio ruso ha tomado por neuronas de axon corto ciertas amacrinas semilunares, hace tiempo descritas por nosotros en la retina de las aves, cuyas radiaciones múltiples y larguísimas (algunas de las cuales habrá tomado quizás por axon), se extienden por el espesor del primer piso de la zona plexiforme (fig. 540, B).

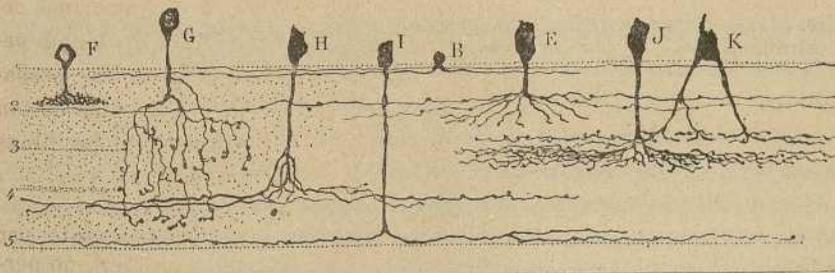


Fig. 540. — Diversos tipos de células amacrinas de la retina de las aves.

Zona de las células gangliónicas. — Ostenta en las aves, y singularmente en los pájaros, cantidad grandísima de neuronas, entre las cuales

(1) Cajal : *Jour. de l'Anat. et de la Physiol.*, etc., 1896.

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

descuellan las estratificadas por lo vario de sus tamaños y formas y por la exquisita elegancia de los plexos horizontales en que sus dendritas se resuelven. La inspección de la fig. 542, donde reproducimos algunos de los principales tipos de esta variedad celular, nos dispensa de entrar en detalles descriptivos. Las variedades de gangliónicas mono-estratificadas son casi iguales que las de los reptiles dibujadas en las figs. 545 y 546.

Contiene, además, esta zona un gran número de *amacrinas dislocadas*, cuyo tallo fino ascendente engendra en el piso tercero un *bouquet* ó arborización terminal aplanado, de gran densidad y delicadeza; sus ramos son tan varicosos que á flojos aumentos semejan montones de gránulos.

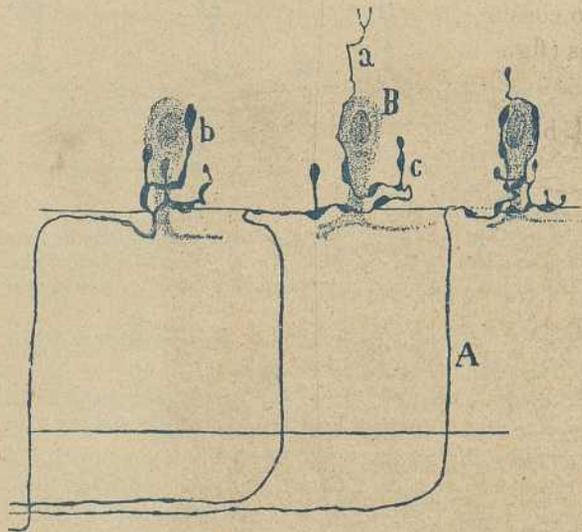


Fig. 541. — Fibras centrifugas de la retina del palomo. Coloración por el método de Ehrlich-Bethe.—A, fibra nerviosa; B, célula rodeada por la arborización, a, b, c, ramitas varicosas terminales.

Capas de las fibras del nervio óptico.—Consta de *axones centripetos*, la mayoría de diámetro mediano ó escaso, y de *axones centrifugos*, de ordinario más robustos y arborizados, como en los mamíferos, en la zona de las células amacrinas. En las aves, estos últimos conductores se colorean muy fácilmente, tanto por el método de Golgi como por el de Ehrlich.

En la fig. 541 presentamos las principales variedades de fibras centrifugas de la retina de la paloma; en la fig. 542, a, b, mostramos estos mismos conductores en la retina de los pájaros. Adviértase que la fibra procede de la capa de las fibras ópticas, y después de atravesar indivisa la zona plexiforme, aborda la capa de las amacrinas y se descompone en una arborización de ramos cortos, gruesos y fuertemente varicosos. Algunas

veces, la fibra se bifurca en el espesor de la plexiforme interna ó más arriba, y engendra dos arborizaciones algo separadas; no es raro tampoco notar que, antes de producir la ramificación terminal, dicho conductor camina horizontalmente un cierto trecho por debajo de las amacrinas.

Como demostramos nosotros (1) y confirmó Dogiel (2), la arborización terminal constituye á menudo un elegante nido, situado en torno del soma de una amacrina, célula que en un principio creímos pertenecía al tipo común, pero que, estudios posteriores, permitieron suponer que corresponde á las amacrimas de asociación.

Además del nido propiamente dicho, la arborización de las fibras centrífugas emite siempre dos clases de ramas: *ascendentes*, relativamente finas y no constantes, que acaban libremente en lo alto de la zona de las amacrinas (fig. 541, *a*), é *inferiores* ó basilares, que corren horizontal-

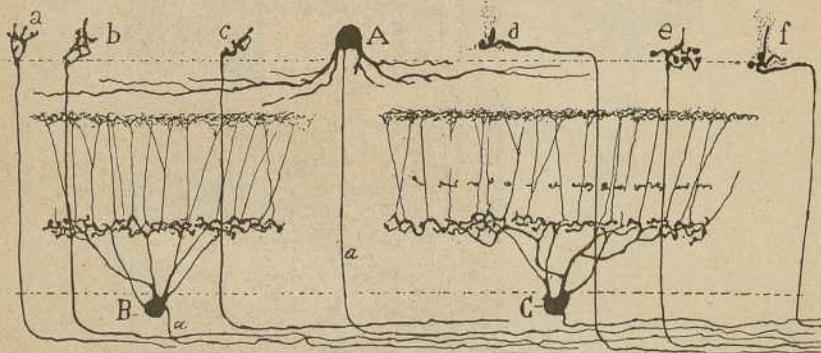


Fig. 542. — Retina del gorrión.—A, célula ganglionar dislocada; B, C, ganglionar bi y tri-estratificada; *a*, *b*, *c*, fibras centrífugas; *d*, *f*, arborizaciones centrífugas muy simples.

mente, dando revueltas al nivel de la frontera inferior de las amacrinas. Estas dos categorías de ramas, que sólo aparecen bien desarrolladas en la paloma, se relacionan verosímilmente con las amacrinas comunes. En los pájaros y gallináceas (fig. 542, *d*, *f*), la ramificación es á menudo tan sobria que se reduce á la cesta terminal, y á veces á una simple maza con excrecencias, apoyada sobre una amacrina de asociación. A menudo, cuando las ramas son pocas y breves, se advierte que éstas se ponen en contacto con las dendritas de la amacrina de asociación (figura 542, *d*, *f*). En suma, mediante el nido terminal y las ramas accesorias, cada fibra centrífuga lleva su influencia central á un espongioblasto de asociación, así como á un grupo de amacrinas ordinarias (3).

(1) *Cajal*: Nota de la traducción alemana de nuestra obra sobre la retina. Véase, *Die Retina der Wilbelthiere*, traducción del Dr. Richard Greef, Wiesbaden, 1894.

(2) *Dogiel*: *Anat. Anzeiger*, núm. 23, 1895.

(3) Recientes estudios nos han persuadido de que también en la paloma lo princi-

La descripción precedente ha sido confirmada en lo substancial por Dogiel quien en reciente trabajo, abandona su antigua opinión de que nuestras fibras centrifugas no eran sino axones nacidos en la retina de ciertas células especiales. También Ressnicoff las ha confirmado en las gallináceas (1).

Además de las fibras centrifugas que acabamos de exponer, existirían, según Dogiel (2), otras, las cuales, después de cruzar la zona plexiforme interna, se bifurcarían repetidas veces por encima de ésta y engendra-

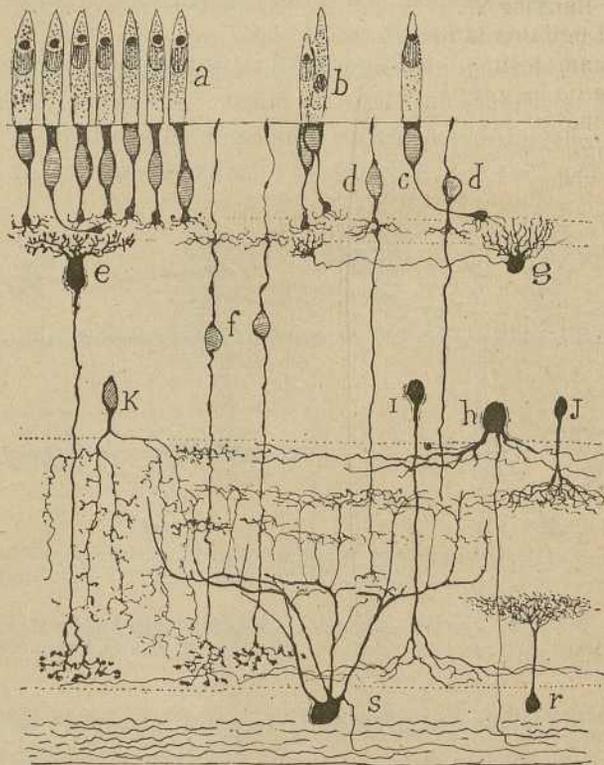


Fig. 543. — Corte de la retina del lagarto. — *a*, conos; *b*, conos gemelos; *c*, cono oblicuo; *d*, bipolar dislocada; *e*, bipolar gruesa; *f*, bipolar con maza; *g*, horizontal; *h*, célula de Dogiel; *k*, *r*, *t*, amacrinas; *s*, ganglionares; *v*, amacrina dislocada.

rían extensas y complicadas arborizaciones finas aplanadas. Hasta ahora no hemos conseguido observar esta variedad de fibras aferentes ni por el método de Ehrlich ni por el de Golgi.

Neuroglia retiniana. — No hemos encontrado células en araña en la capa de las fibras ópticas, pero sí corpúsculos ó fibras de Müller, que se diferencian de los correspondientes de los mamíferos en que alrededor de

pal de la arborización se conexiona con las dendritas dentelladas de las amacrinas de asociación.

(1) *Ressnikoff: Loc. cit.*

(2) *Dogiel: Die Retina der Vögel. Arch. f. mikros. Anat., Bd. 44, 1895.*

la frontera superior de la plexiforme interna se resuelven en un manojito de hebras descendentes, libres al nivel de los pisos de articulación, y ásperos en los intervalos de éstos, que se terminan por otros tantos conos en la membrana limitante interna. El conjunto de la proyección fibrilar se parece á una escoba.

RETINA DE LOS REPTILES

Esta interesante retina ha sido estudiada por Schultze, Hannover, Hoffmann, Ranvier W. Krause, etc. Los métodos modernos han sido aplicados por Dogiel en la tortuga, y por nosotros en la lagartiga, lagarto, culebra y camaleón.

La retina de los reptiles tiene un extraordinario parecido con la de las aves, á la cual se aproxima por el número considerable de amacrinas y células gangliónicas, la copia de bipolares y la figura y constitución de las células visuales. Esta semejanza nos dispensará de entrar en muchos detalles.

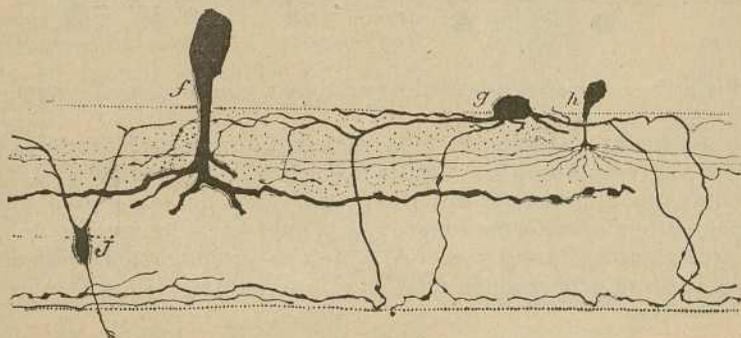


Fig. 544.—Tipos de células amacrinas del lagarto.—J, célula gangliónica dislocada.

Capa de las prolongaciones receptoras de las células visuales. (Conos y bastones). — Como han reconocido muchos autores, esta capa encierra exclusivamente conos, cuya morfología y estructura recuerdan las de las aves. Entre el artículo interno y externo preséntase también una gota de grasa coloreada, que en la tortuga y el lagarto exhibe matices rojos, amarillos, verdes y azules. En otros reptiles los colores se presentan más pálidos y aun pueden faltar (fig. 543, a).

También se observan *conos gemelos*, descritos por M. Schultze, Hoffmann, Ranvier. A la manera de las aves, el grano final del cono accesorio se termina en plano distinto de la capa plexiforme que el principal.

Capa de los cuerpos de las células visuales. — En ella aparecen por lo común tres series de núcleos: las dos externas pertenecen al cuerpo de los conos; la profunda, contiene somas de bipolares dislocadas.

Los cuerpos de conos se distinguen como en las aves en rectos y oblicuos, terminándose por una masa protoplásmica de que brotan apéndices cortos conexiónados con el penacho de las bipolares. El grumo final del cono oblicuo yace en plano más profundo (fig. 543, c).

Las *bipolares dislocadas* son las *células basales externas* de Ranvier, vistas por este autor en el gecko y por Hoffmann en la tortuga. Como mostramos en la fig. 543, d, trátase de verdaderas bipolares, cuyo soma

ha emigrado á la zona de los cuerpos de las células visuales ; por debajo del núcleo nace el penacho horizontal para la zona plexiforme externa ; y de lo alto emana la maza de Landolt, descubierta por Hoffmann en la tortuga y reconocida por nosotros en varias especies de reptiles.

Células horizontales.—Según ocurre en las aves, existen también dos clases : células en forma de brocha y con axon horizontal terminado en un penacho de ramas breves y ascendentes (fig. 543, g) ; células estrelladas y aplanadas de axon fino, cuya terminación no hemos observado.

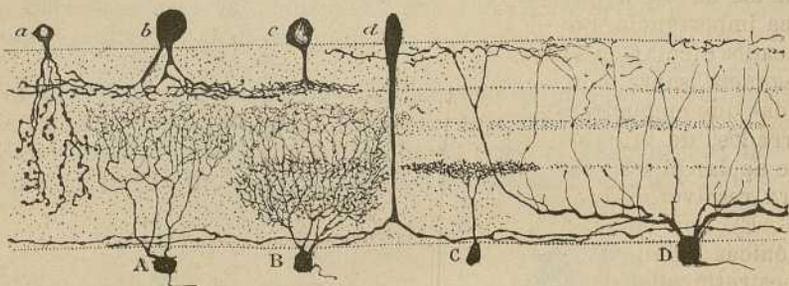


Fig. 545. — Variedades de células amacrinas y gangliónicas del lagarto.

Células bipolares.—Además de la variedad de soma dislocado ya mencionado, se presentan en los reptiles dos especies de bipolares : 1.º Ciertas células descubiertas por nosotros y provistas : de soma recio, situado por debajo de la plexiforme externa, á la cual envía un manejo de apéndices ascendentes gruesos y cortos, y de una prolongación descendente que extiende su arborización final en la proximidad de las células gan-

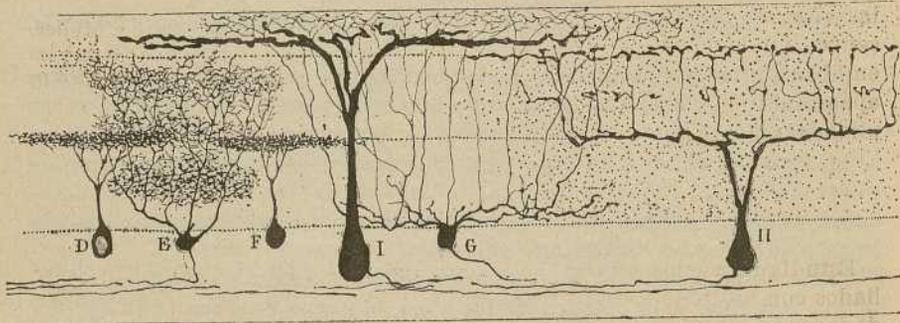


Fig. 546. — Tipos de células gangliónicas mono estratificadas, bi-estratificadas, etc., de la retina del lagarto. — D, F, amacrinas dislocadas.

gliónicas. 2.º Bipolares de cuerpo pequeño y ovoideo, armado de maza de Landolt, y cuya expansión descendente origina, mediante colaterales, según reconocimos nosotros, varios plexos horizontales emplazados en el espesor de la zona plexiforme interna (fig. 543, e, f).

Células amacrinas.—Tan numerosas y variadas como en las aves, clasificanse también en monoestratificadas, biestratificadas y difusas. Entre los tipos variadísimos hallados por nosotros en la retina del lagarto y ca-

maleón, merecen mencionarse: un corpúsculo gigante (1), cuyas ramas terminales, al principio gruesas, se adelgazan bruscamente, haciéndose lisas, larguísimas y rectilíneas; y otro, cuyo penacho terminal engendra una elegante radiación de fibras horizontales de extraordinaria longitud y regularidad (fig. 544, h). Existen, además, en esta capa, según mostró Dogiel, células nerviosas de axon largo y de forma mitral (nuestras células gangliónicas dislocadas) (fig. 543, h).

Células gangliónicas. — Coinciden en sus formas, tamaño y disposición con las de las aves, salvo variantes de poca importancia. Los corpúsculos estratificados afectan en sus ramajes una gran elegancia, sobre todo ciertas células menudas que engendran plexos dendríticos cerrados, de tanta delicadeza, que hay que apelar al 1°30 apocromático de Zeiss para resolverlos bien (fig. 545, A, B, y 546, E). Son notables también las gangliónicas gigantes (fig. 546, I) y las mono-estratificadas de la zona primera (figura 546, G), bien reconocibles por la delgadez de sus ramas ascendentes y plexo terminal.

También las amacrinas dislocadas son abundantes en los reptiles, en donde se comportan como en las aves (fig. 546, D, F); su penacho protoplásmico engendra una línea granulosa especial de la capa plexiforme interna.

Fibras de Müller. — Recuerdan las de las aves, de la que desvían sólo por presentar un haz descendente, más pobre en fibras, apareciendo éstas cubiertas de apéndices colaterales más largos y complicados (fig. 547).

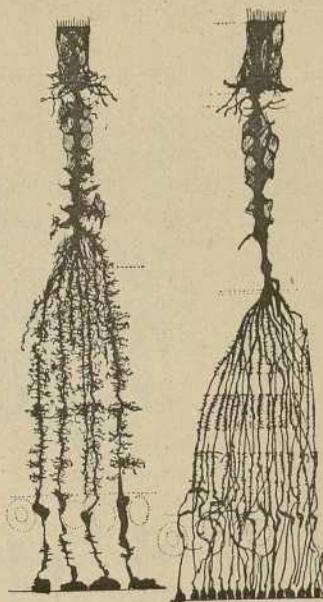


Fig. 547. — Células de Müller. La de la derecha pertenece á las aves, la de la izquierda á los reptiles.

RETINA DE LOS BATRACIOS

Estudiada por los histólogos antiguos, ha sido objeto de análisis detallados con los métodos modernos por Dogiel y nosotros. Las particularidades más interesantes, que distinguen esta retina de la de los demás vertebrados, atañen sobre todo á la capa de conos y bastones.

Capa de los conos y bastones. — Se compone de conos, bastones rojos y bastones verdes.

El cono es muy pequeño y corto con relación á los bastones; el articulo interno se presenta espeso, granugiento y provisto de un corpúsculo elipsoide voluminoso: el articulo externo es muy breve y fino. Entre am-

(1) Este tipo singular, del cual se diría que posee tantas expansiones nerviosas como ramas, lo hemos encontrado recientemente en gran abundancia en la retina de las aves.

Los bastones verdes, así llamados por estar su artículo externo impregnado de una materia colorante verde sensible á la luz, fueron descubiertos por Schwalbe, y bien descritos por Hoffmann, Krause y otros; se reconocen por la delgadez y longitud extrema del artículo interno que da al conjunto aspecto de maza (fig. 548, a).

Los bastones rojos se distinguen bien, aparte su color, debido á la púrpura visual, por el espesor notable y considerable longitud del artículo externo, coloreable en negro por el ácido ósmico, y fácilmente descomponible en placas transversales. El artículo interno es cortísimo, granuloso, incoloreable por el ácido ósmico y exhibe en su cabo periférico un

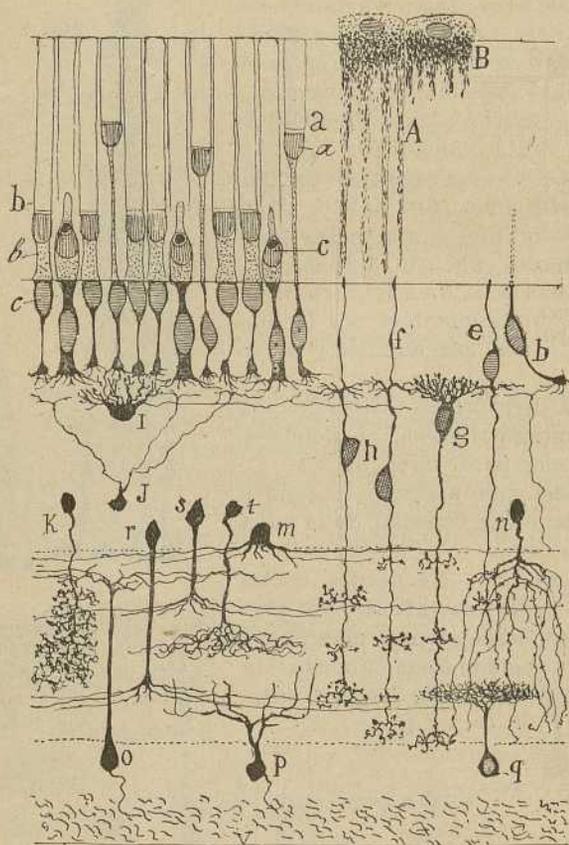


Fig. 548. — Retina de la rana. Figura semi-esquemática.—A, célula epitelial con el pigmento relajado; B, retraído; a, bastones verdes; b, bastones rojos; c, conos; a, elipsoide; c, cuerpo de un bastón; e, bipolar dislocada; f, maza de Landolt; r, s, t, m, n, amacrinas; o, p, células gangliónicas; q, amacrina dislocada.

elipsoide truncado (semielipsoide), cuya cara plana toca al artículo externo á favor de una línea de una substancia transparente (fig. 548, b).

Los bastones verdes, así llamados por estar su artículo externo impregnado de una materia colorante verde sensible á la luz, fueron descubiertos por Schwalbe, y bien descritos por Hoffmann, Krause y otros; se reconocen por la delgadez y longitud extrema del artículo interno que da al conjunto aspecto de maza (fig. 548, a).



Cuerpos de las células visuales. — A semejanza de los reptiles, forman tres hileras : dos externas correspondientes á los granos de los bastones verdes y rojos, y una interna constituida por los cuerpos de los conos y células bipolares dislocadas.

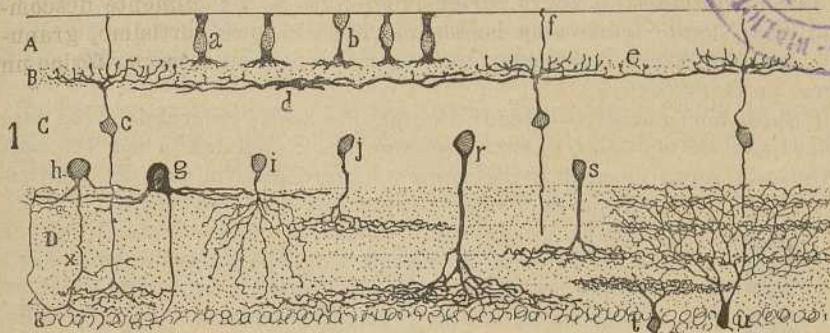


Fig. 549. — Retina de la rana. — A, capa de los cuerpos de las células visuales; B, plexiforme externa; C, capa de las bipolares; D, plexiforme interna; a, cuerpo de cono; b, cuerpo de bastón; d, célula horizontal; g, célula de Dogiel; h, i, j, r, s, tipos de amacrinas.

A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, el cuerpo del cono es recio y se termina por una expansión ancha, de la cual brotan numerosas fibras basales; en cambio, el cuerpo, y sobre todo el apéndice descendente de los bastones es más delgado y se termina por una intumescencia de pequeño volumen y erizada de apéndices divergentes. Esta particularidad viene en apoyo de la opinión de Steinlin (1), que diputaba los

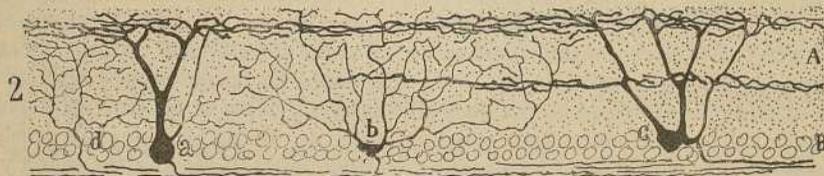


Fig. 550. — Tipos de células gangliónicas de la retina de la rana.

bastones de la rana homólogos de los conos de los demás vertebrados; sin embargo, el criterio morfológico debe posponerse en este caso al funcional y, puesto que la púrpura retiniana existe en el artículo externo de las células visuales terminadas en la capa plexiforme á favor de un pié de cono, por bastones y no por conos debemos estimarlas (figura 548, c).

Además de los bastones rectos, hemos hallado también en la rana bas-

(1) Steinlin: Ueber Zapfen und Stäbchen des Retina: *M. Schultze's Archiv.* Bd. 4, 1868.

tones de expansión descendente oblicua, semejantes á los descritos en aves y reptiles (fig. 548, b).

Las *bipolares dislocadas* son más raras que en los reptiles, pero existen, según han demostrado muchos autores (Krause, Ranvier, Dogiel, Schieferdecker, etc.). Las propiedades morfológicas de estos elementos fueron bien determinadas por Dogiel (1) en los peces (ganoides). En los batracios, donde nosotros los hemos impregnado por el cromato de plata, muestran la misma morfología que en los reptiles y aves, como puede verse en la fig. 548, e.

Células horizontales. — Según Dogiel, que las ha coloreado en la rana con el azul de metileno, existiría un solo tipo: el llamado por él *célula estrellada*, cuya naturaleza nerviosa no logró determinar. En nuestros preparados se distinguen dos clases de células: 1.º, elementos gruesos semi-esféricos, cuyo soma emite por su cara externa un manojo de expansiones cortas terminadas por arborizaciones digitiformes ascendentes, así como un axon fino y largo, horizontal; y 2.º, elementos estrellados de largas dendritas horizontales; este tipo corresponde á las *horizontales externas* ó pequeñas de los mamíferos. El axon de ambas clases de células se termina en el espesor de la zona plexiforme externa por arborizaciones libres (fig. 548, I, y 549, d).



Fig. 551. — Célula epitelial de la retina de la rana.

Bipolares y amacrinas. — Coinciden con las de igual nombre de los reptiles; se presentan, por tanto, los dos tipos de bipolares (grueso y delgado ó sin maza y con maza), y una variedad considerable de espongioblastos, entre los que descuellan los de larguísimas radiaciones horizontales. Tampoco faltan las gangliónicas dislocadas, descubiertas por Dogiel (fig. 549, g).

Es muy posible que la capa de las amacrinas contenga también ciertos elementos estrellados análogos á aquellos que en las aves y los peces emiten expansiones finas ascendentes arborizadas en la capa plexiforme externa. Las fibras que dibujamos en la fig. 548, J, abogan en favor de esta opinión.

Células gangliónicas. — Son también muy numerosas, apareciendo las formas y tipos ya conocidos, con variantes de figura que pueden apreciarse en los grabados. Abundan particularmente las gigantes mono y bi-estratificadas (fig. 550, a, c) y las difusas, fig. 550, b).

El elegante corpúsculo que hemos llamado *amacrina inferior* ó dislocada, es asimismo constante (fig. 548, g).

Células epiteliales. — Retornan al tipo de los mamíferos, con cuya retina tiene la de los batracios muchos puntos de contacto. Así el penacho inferior desaparece y la fibra se cubre, al cruzar las zonas plexiformes (fig. 551), de robustas excrescencias y apéndices ramificados.

(1) Dogiel: Ueber das Verhalten des nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden Reptilien, Vogel und Säugethiere. *Anat. Anzeiger*, n.º. 4 u 5, 1888.

RETINA DE LOS PECES

Estudiada por muchos autores, y principalmente por M. Schultze (1), W. Müller (2), Reich (3), Hannover (4), Denissencko (5), Retzius (6) y W. Krause (7), ha sido explorada por los modernos métodos de impregnación por Dogiel en los ganoides (8), nosotros en los teleosteos (9), G. Retzius (10), L. Neumayer (11), y Schaper (12) en los selacios.

He aquí un resumen de nuestras observaciones en la retina de los teleosteos, cuya estructura coincide en gran parte con la demostrada por Retzius, Neumayer y Schaper en los selacios.

Capa de los bastones y conos. — Alcanza un gran desarrollo en los peces, particularmente en los teleosteos, donde se advierte, como en los mamíferos, una proporción considerable de bastones. Estos son finos y largos, mostrando un artículo interno delgadísimo y granuloso, un artículo externo más largo aún, pero de diámetro mayor, y un elipsoide intermediario de reducida dimensión. Los conos son, por lo contrario, muy espesos, colosales, y constan: de un artículo externo corto, y de un artículo interno recio y largo, una gran parte del cual se halla rellenado por un voluminosísimo elipsoide de aspecto granuloso. En nuestro sentir, la delgadez extrema del artículo interno de los bastones representa una acomodación de espacio al enorme volumen de los conos. En los selacios, semejante desproporción de diámetro entre los conos y bastones no se acentúa tanto como en los teleosteos (fig. 552, A).

Zona de los cuerpos de las células visuales. — Alberga esta zona exclusivamente los somas y núcleos de los bastoncitos; el excesivo número de éstos ha dislocado hacia la periferia el cuerpo del cono, cuyo núcleo yace inmediatamente por fuera de la limitante (fig. 552, a). En los selacios, sin embargo, el núcleo del cono ocupa su posición habitual (Schaper). En cuanto al comportamiento de la fibra descendente del cono y del bastón, es la misma exactamente, según reconocimos nosotros, en los teleosteos, que en los mamíferos (fig. 552, C). Retzius ha observado también esta disposición en los selacios.

Según Neumayer, además de los bastones acabados inferiormente por

- (1) M. Schultze: *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. II, 1866.
- (2) W. Müller: *Beitrage zur Anat. u. Physiol.*, als Festgabe Carl Ludwig, zum 14 October 1874, gewidnet von seinem Schülern, II Hefl., 1875.
- (3) Reich: *Hofmann Schwalbe's Jahresberich des Anat. u. des Physiol.*, 1873 u. 1875.
- (4) Hannover: *La rétine de l'homme et des vertebres*, 1876.
- (5) Denissencko: *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 19, 1881.
- (6) G. Retzius: *Biol. Untersuchungen*. Vol. I, 1881 u. vol. II, 1882.
- (7) W. Krause: *Die Retina: II. Die Retina des Fische. Intern. Monatschrit. f. Histol. u. Anat.* Bd. III, 1886.
- (8) Dogiel: *Loc. cit. Anatom. Anzeiger*, 1888.
- (9) Cajal: *La retina de los teleosteos, etc. Anat. de la Sociedad españ. de Hist. Anat.* Sesión del 1.º de Junio de 1892, tomo 21.
- (10) G. Retzius: *Zur Kenntniss der Retina der Selachier*. Upsala, 1896.
- (11) L. Neumayer: *Der feinere Bau der Selachier-Retina. Arch. f. mikr. Anat. & Bd.* 48, 1896.
- (12) A. Schaper: *Die nervösen Elemente der Selachier-Retina in Methylenblaupräparaten, Festschrift. zum siebenzigsten Geburtstag von Carl v. Kupffer*, 1899.

una esfera lisa, existirán en los plangiostomos otros bastones, de soma más espeso, cuya expansión se termina como en las aves y batracios, es decir, á favor de un pié cónico erizado de apéndices basales. Esta forma de bastón falta probablemente en los teleosteos.

Capa de las células horizontales. — El espesor de esta zona y el desarrollo hipertrófico de las células que contiene (que son las más voluminosas de todo el órgano), constituyen la característica de la retina de los peces, según revelaron las investigaciones de H. Müller, Krause, Schœfferdecker y otros. En nuestros preparados, distingüense más ó menos netamente tres hileras, *externa, media é interna*.

Células externas. — Corresponden á la *membrana fenestrata* de Krause, y á las *células concéntricas intermediarias* de Schœfferdecker, y constituyen una capa apretada, para formar la cual sus elementos se articulan por sus caras, dejando libres ciertos espacios redondeados para el paso de las bipolares. Morfológicamente, estas células representan á los corpúsculos en brocha de las aves, es decir, que poseen una cara superior erizada de cortas y digitiformes dendritas, una inferior lisa, caras laterales en contacto con los elementos vecinos, y un axon horizontal, larguísimo, que se termina probablemente, como llevamos descrito en los vertebrados superiores, ó sea, por una arborización libre. Esta morfología ha sido confirmada por Neumayer en los selacios (fig. 553, a).

Las *células horizontales medias (membrana perforata*, de Krause) han sido descritas por W. Krause, Retzius, Schwalbe, Reich, etc. Son análogas á las horizontales externas, de las que difieren solamente por afectar mayor anchura, poseer expansiones ascendentes más robustas y largas, y yacer debajo de las mismas (fig. 553, b).

Las *células horizontales internas* componen un estrato irregular salpicado de espacios ó vacuolas pálidas (lo que ha motivado el nombre de *stratum lacunosum* con que Krause lo designa). Según mostró primeramente Schœfferdecker, estos elementos son gruesos, fusiformes, y se estiman en brazos horizontales. En la fig. 553, e, f, g, reproducimos algunos de estos singulares corpúsculos; adviértese la pobreza de expansiones (no suelen tener más de dos), lo espeso de los tallos de origen, que se adelgazan progresivamente, alcanzando enorme longitud y engendrando por encima de las células bipolares un plexo fibrilar horizontal hace tiempo visto por Schulze y Schwalbe, que no acertaron empero á interpretarlo. En fin, una de las expansiones se asemeja á un cilindro-eje, y es de creer se termine en la capa plexiforme externa, según la manera conocida. En conclusión; nuestras observaciones, confirmadas por Neumayer, permiten afirmar que las células horizontales de los peces, consideradas por W. Krause, Schœfferdecker y otros como corpúsculos de sostenimiento, representan células nerviosas de axon corto y horizontal. Su desarrollo colosal en los peces se relaciona quizás con la abundancia de bastones y con exigencias dinámicas de que más adelante hablaremos.

Células bipolares. — Nuestras investigaciones confirmadas por Neumayer, y en parte, también por Retzius y Schaper, probaron la existencia en los peces de dos clases de bipolares: 1.^a, las *destinadas á los bastones* que son células robustas de complicado penacho ascendente, y provistas de un tallo descendente recio, terminado en un bulbo ó arborización corta y grosera, apoyada sobre los corpúsculos gangliónicos; 2.^a, las *destinadas á los conos*, elementos delgados provistos de penacho horizontal

superior, formado de hebras finas y de penacho inferior extendido por diferentes pisos de la plexiforme interna (fig. 552, *d, e*).

En nuestros preparados, las bipolares de cono carecen de maza de Landolt; acaso no existen en los teleosteos. Sin embargo, como acreditan las investigaciones de Retzius, Neumayer y Schaper, la maza de Landolt es constante en los selacios. Este último autor, que ha trabajado con el método de Ehrlich-Dogiel, distingue dos categorías de bipolares de maza: células gruesas, de ancho penacho superior y provistas de un reio cilindro protoplásmico acabado en la limitante externa; y células menos voluminosas, armadas de una legítima maza de Landolt.

En los ganoides, ha visto Dogiel (1) células bipolares dislocadas, es decir, yacentes por encima de la plexiforme externa. También Retzius las ha observado en los selacios.

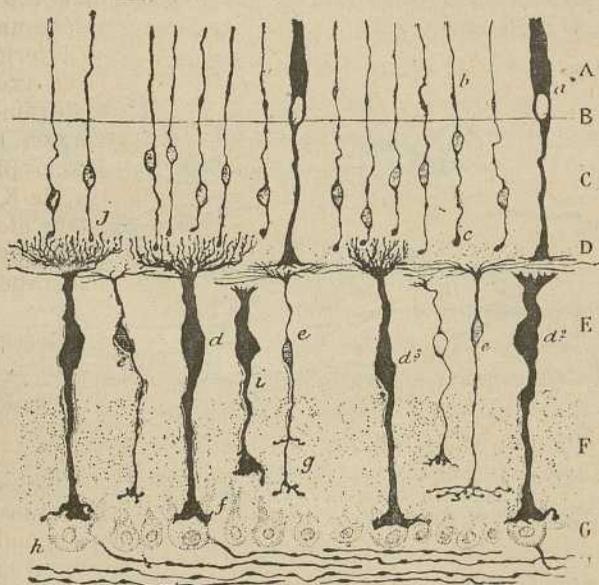


Fig. 552.—Corte de la retina del barbo.—A, capa de conos y bastones; B, limitante externa; D, plexiforme externa; *d*, bipolares para bastón; *e*, bipolares para cono; *h*, células gangliónicas.

Células estrelladas.—Nuestras pesquisas en la retina de los peces, mostraron la existencia de ciertas células pequeñas, estrelladas, yacentes comunmente por encima de las amacrinas, y las cuales exhiben dos especies de expansiones: ascendentes ramificadas en la capa plexiforme externa donde engendran un plexo laxo; y descendentes algo más gruesas por lo general, terminadas en el espesor de la zona plexiforme interna. Semejantes elementos, que Neumayer ha confirmado en los selacios y que existen también en las aves y batracios, podrían considerarse como amacrinas destinadas á las dos capas plexiformes, dado que no parecen os-

(1) Dogiel: Die Retina des Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22, 1883.

tentar expansión larga ó funcional. Ciertos elementos piriformes de expansión ascendente arborizada en la plexiforme externa, hallados recientemente por Retzius en los selacios, representan quizá una variedad de estas singulares células desprovistas de apéndices descendentes.

Células amacrinas.—Como hicimos notar en otro trabajo, las amacrinas de los peces constituyen varias especies clasificables por el espesor del soma y expansiones y por el piso donde se extiende la ramificación final. Coincidiendo en gran parte la disposición de las amacrinas de los peces con las de los demás vertebrados, no entraremos aquí en minucias descriptivas. Sólo diremos que en los teleosteos se hallan menos amacrinas que en los reptiles y aves, y que sus variedades son menos numerosas, así como los pisos de arborización, ocurriendo algo así como un retorno á la retina, toscamente arquitecturada, de los mamíferos (figura 553, A, B, C). Según Dogiel, los ganoides alojan entre las amacrinas células gangliónicas dislocadas; en los peces óseos parecen faltar. Tampoco Neumayer, Retzius y Schaper, las mencionan en los selacios.

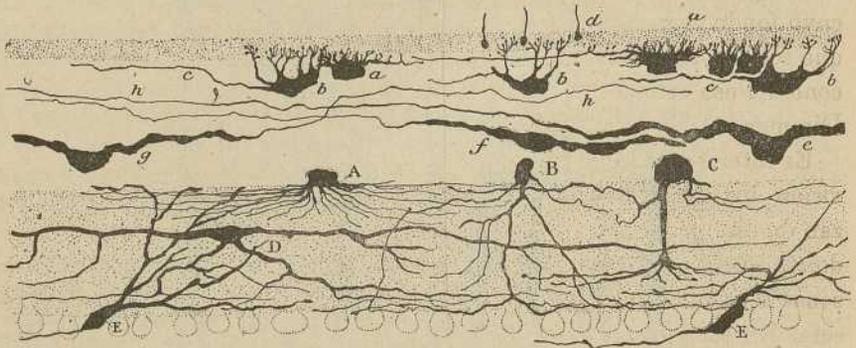


Fig. 553. — Corte de la retina de un teleosteo.—*a, b*, células horizontales externas y medias; *e, f, g*, grandes horizontales profundas; *A, B, C*, amacrinas; *D*, amacrina intersticial; *E*, células gangliónicas.

Células gangliónicas.—Recuerdan bastante bien á las de la retina de los mamíferos y batracios. Entre los corpúsculos dominantes, hallanse los tipos gigantes, el menudo mono-estratificado, el bi-estratificado, el difuso, etc. Probablemente existen también las amacrinas inferiores ó dislocadas, reconocibles por lo denso y delicado del penacho periférico. Fibras nerviosas centrifugas no hemos visto.

Células epitelicas.—Son semejantes á las de los mamíferos y batracios, salvo la mayor extensión de las láminas para los granos internos y la superior longitud y complicación de los apéndices de la zona plexiforme interna, á la cual llegan también apéndices como algodanosos de porciones más exteriores de la fibra de Müller.

En los peces más inferiores, tales como el *petromizon* y la mixina, la estructura retiniana aparece simplificada y modificada en puntos esenciales. Así Greeff (1) hace notar que en el *petromizon*, la capa de fibras del nervio óptico yace por encima de la plexiforme interna. En la mixi-

(1) *R. Greeff*: Die mikros. Anat. des Sehnerven und der Netzhaut, &c.

na, las investigaciones de Krause (1), y sobre todo de Retzius (2), han revelado una degradación estructural notable, ya que no existen bastones y conos bien definidos, sino células epitelicas que hacen sus veces; también la disposición de las zonas nerviosas hállase muy alterada y simplificada.

FOSETA CENTRAL DE LA RETINA

Según es bien sabido, posee la retina un paraje, el correspondiente al cabo posterior del eje antero-posterior del ojo, en donde la impresión retiniana alcanza el máximo de precisión y de acuidad. Este territorio aparece á la simple vista como una foseta oscura, cuyo fondo posee, según Schafer (3), una anchura de 1'1. El borde ó valladar de la *fovea* es espeso y ofrece una gran abundancia de elementos. Para dicho autor y Golding-Bird, habría además por detrás de la *fovea* una depresión, cuyo fondo correspondería á la membrana limitante externa; depresión que sólo en parte vendría á ser compensada por la mayor longitud de los conos. Pero esta foseta externa es negada por Greef (4), Kuhnt (5) y Dimmer (6).

Es interesante saber qué animales poseen foseta central ó paraje de la visión distinta. Entre los mamíferos, sólo el hombre y los primates gozan de este privilegio; el gato, el perro, el conejo, presentan en su fondo retiniano una área al nivel de la cual los conos son más finos y las zonas retinianas más ricas de células, pero carecen de una verdadera foseta. En cambio, las aves (excepto las gallináceas) la ostentan muy desarrollada, así como muchos reptiles, entre los cuales es digno de mención, por su bien organizada *fovea*, el camaleón. Según han probado los recientes estudios de Rollin Stomaker (7), que confirman y amplían investigaciones de Müller, Schultze, W. Krause, Chievitz (8), etc. y otros, en ciertas aves (golondrina, halcón, etc.), existen dos fosetas, una *nasal*,

(1) Krause: Die Retina II. Die Retina des Fische. *Intern. Monats. f. ital.*, & Bd. III, 1886.

(2) Retzius: Das Gehirn und das Auge von Myxine, & *Biol. Unter. N. F.* Vol. VI, 1893.

(3) Schafer, Golding Bird: Observations on the structure of the central fovea of the human Eye. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Phys.* Bl. 12, 1895.

(4) Greeff: *Loc. cit.* (Obra de conjunto sobre la retina).

(5) Kuhnt: Histologische Studien an der menschlichen Retina. *Archiv. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1889.

(6) Dimmer: Beiträge zur Anat. u. Physiol. der Macula lutea des Menschen. Leipzig u. Wien, 1894.

(7) Rollin Stomaker: A comparative Study of the Area of acute vision in vertebrates. *Journal of Morphologie.* Vol. XIII, n° 3. Boston, 1897.

(8) Chievitz: Ueber das Vorkommen der Area centralis retinae in der vier höheren Wirbelthierclassen. *Arch. f. mikros. Anat.*, 1891.

correspondiente á la del hombre, y otra *temporal*, es decir, colocada en la porción externa de la retina. La primera parece servir para la visión lateral y la segunda para la visión de frente.

En el espesor de las paredes y alrededor de la foseta humana, muéstrase un anillo amarillento: la *mácula lutea* de W. Müller, debida á la presencia de un pigmento amorfo de color amarillo intenso, esparcido por todas las zonas retinianas, menos las correspondientes á las células visuales (granos externos y conos). Este pigmento tiene por misión probable atenuar la intensidad química de los rayos de escasa longitud de onda, que, como se sabe, son los más fotogénicos. Bajo este aspecto puede compararse á las esferas coloreadas del cono de las aves y reptiles.

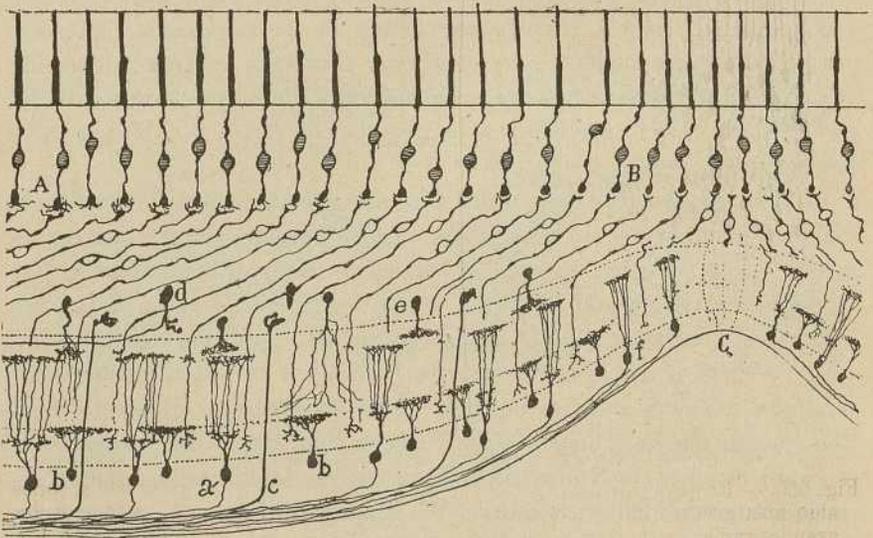


Fig. 554. — Corte de la retina de un pájaro (verderón). Aspecto de la foseta central. —B, cuerpos de los conos; C, fondo de la foseta; a, célula gangliónica bi-estratificada; b, amacrina dislocada c, fibra centrifuga; d, amacrina de asociación.

Cuando se examina un corte fino de la foseta de la retina humana, llaman la atención inmediatamente, aparte de la depresión propiamente dicha, los siguientes rasgos importantes: 1.º, los bastones faltan por completo, siendo reemplazados en el fondo y bordes de la *fovea* por conos; 2.º, estos elementos aparecen sumamente largos y delgados, no habiendo apenas diferencia de diámetro entre el segmento externo y el interno; 3.º, la fibra descendente del cono se alarga y oblicua, marchando inclinada desde la región foveal al borde de ésta y parajes inmediatos; 4.º, la ausencia de bastones, y por consiguiente, de sus granos, da lugar á que los pisos inferiores de la capa de los granos ó cuerpos visuales se

muestra vacía de núcleos, resaltando en tal paraje la citada prolongación de los conos, con que se forma una capa exclusivamente fibrilar (*zona fibrosa* de Henle) muy característica de la *fovea* y *mácula lutea*; 5.º, en fin, cerca del fondo de la foseta todas las zonas, á partir de la plexiforme externa, se adelgazan, y en el centro mismo desaparecen las células gangliónicas bipolares y amacriñas.

La morfología y conexiones de las células de la foseta central ha sido poco estudiada, á pesar de la grande importancia teórica que tiene la investigación del cómo se conexionan las neuronas en una región donde cada cono transmite y recoge una impresión separada. Las investigaciones de Dogiel (1) con el azul de metileno no nos da luz alguna sobre

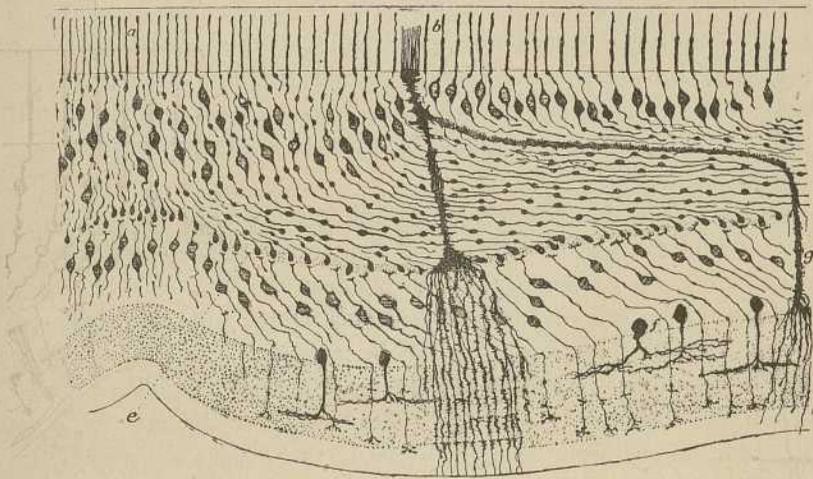


Fig. 555. — Foseta central del camaleón.—*a*, conos finos del centro foveal; *b*, conos algo más gruesos de la región periférica foveal; *g*, célula de Müller con sus dos grandes ramas; *e*, bipolares.

este punto, pues no ha logrado teñir sino la capa de fibras nerviosas, demostrando que todas las partes de la *fovea*, incluso el fondo, originan los conductores del fascículo macular del nervio óptico.

Para saber á qué atenernos sobre este tan importante punto, nosotros hemos estudiado la foseta central de los pájaros y reptiles (camaleón), habiendo logrado resultados que aparecen en las figs. 554 y 555.

El primer hecho de importancia refiérese al modo de articulación de los conos con las bipolares. Las fibras descendentes de los conos no terminan en pié ancho ni existen filamentos como en las demás zonas retinianas, sino que acaban en un grano pequeño redondeado y liso. Por su parte, la bipolar de cono, en vez de terminarse en la plexiforme por

(1) Dogiel: Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Menschen. I Theil. Arch. f. mikros. Anat., &. Bd. XL, 1892.

un amplio penacho de radiaciones horizontales, engendra una placa cóncava ó arborización rudimentaria, que se pone exclusivamente en contacto con el pié de un cono (fig. 554, B). La dirección de estas bipolares es, desde luego, vertical ó casi vertical (fig. 554); pero en seguida se inclinan divergiendo hacia la periferia retiniana y recorriendo oblicuamente la capa de los espongioblastos, hasta que al abordar la plexiforme interna se hacen nuevamente verticales, para terminarse mediante la consabida arborización. En los pájaros, esta oblicuidad de las bipolares se observa en la mayor parte de la retina. Añadamos dos rasgos interesantes sobre las bipolares: su prolongación ascendente carece de maza de Landolt, y además, la expansión descendente abrevia sus colaterales á medida que nos aproximamos á la foseta, hasta desaparecer enteramente (fig. 554).

En contacto con esta ramificación entra el ramaje dendrítico de un corpúsculo ganglionar monoestratificado; ramaje que se reduce también en extensión, aunque no en la medida en que se limita la ya citada articulación de la zona plexiforme externa. Igual reducción y simplificación se advierte en las gangliónicas bi y tri-estratificadas, según puede verse en la fig. 554, f.

En las aves (gorrión, jilguero, verderón, golondrina), los bordes de la foseta contienen, según resulta de recientes investigaciones nuestras, fibras centrífugas y células horizontales y amacrinas de asociación (c, d).

En el camaleón, las cosas pasan substancialmente igual, acentuándose todavía las disposiciones que aseguran la transmisión separada de cada unidad de impresión (impulso recibido por un cono), es decir, que los conos son más delgados, así como la nudosidad inferior, y exageradísima la oblicuidad de sus prolongaciones descendentes, hasta el punto de invadir una gran parte de la retina y de constituir encima de la plexiforme externa una recia zona fibrilar (fig. 555). En cambio, en las aves, esta prolongación del cono apenas desvía (fig. 554).

Un rasgo interesante nos presenta además dicho reptil. Las fibras de Müller, para mejor aislar las expansiones de los conos y evitar contactos, se bifurcan no lejos de la limitante externa, formando dos recias ramas: una que desciende verticalmente, engendrando debajo de la plexiforme externa una escoba de fibras descendentes; otra algo más delgada, que antes de descomponerse en el penacho final corre oblicuamente por entre las expansiones descendentes de los conos, á las cuales se aplica en sentido longitudinal (g). De este modo, las fibras de los conos, así como las bipolares, poseen dos sistemas de mortajas ó de tabiques interfibrilares, cesando todo riesgo de comunicación transversal de corriente. La oblicuidad de la porción alta de la fibra de Müller ha sido confirmada por Dogiel (1) en la *mácula lutea* del hombre.

(1) Dogiel: Die Neuroglia in der Retina des Menschen, *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. XLI, 1893.

Es fácil darse cuenta del objeto de todas estas disposiciones. Ellas representan adaptaciones anatómicas á dos hechos de importancia suma para la exaltación de la acuidad visual (poder definidor y diferenciador de la retina): el adelgazamiento de los conos, y la creación, al objeto de aumentar la transparencia retiniana, de una excavación en que se suprimen ó disminuyen mucho las zonas celulares profundas. No pudiendo aprovecharse, en virtud de este último hecho, para los contactos entre los conos y bipolares y entre éstas y las gangliónicas, el territorio atrofiado de la foseta, ha sido forzoso utilizar las áreas limitrofes de la excavación; tanto más cuanto que la articulación compleja entre bipolares, espongioblastos y gangliónicas monoestratificadas exigía, si la individualización de los cauces había de ser conservada en las zonas profundas, un espesor enorme de la capa plexiforme interna, una multiplicación de sus pisos y un aumento considerable de las neuronas del tercer anillo retiniano. Explicase llanamente, pues, la oblicuidad de las expansiones de los conos y de las bipolares, el incremento de las amacrinas y gangliónicas del área perifoveal, la multiplicación de los pisos de la plexiforme interna y hasta la disminución de tamaño de todos estos elementos. Y la inclinación de las fibras de conos y bipolares es tanto mayor cuanto más finos son los artículos externos de las células visuales y más honda y extensa la foseta; previsión que se confirma *a posteriori*, comparando las fosetas profundas del hombre y camaleón con las más superficiales y angostas de algunos pájaros, en los cuales (verderón, gorrión, jilguero), no llegan á desaparecer las zonas inferiores en el centro foveal.

HISTOGENESIS RETINIANA

El desarrollo de la retina ha sido estudiado por muchos autores, singularmente por Babuchin (1), Müller (2), Lowe (3), Ogneff (4), Bellonci (5), Koganeï (6), H. Chievitz (7), Falchi (8), Martin (9), Mall (10). Nosotros mismos hemos consagrado á este interesante tema dos trabajos, á los cuales remitimos al lector que desee informes detalla-

(1) Babuchin: Beitrage zur Entwicklung de Auges bes. de Retina. *Wärzb. naturwiss. Zeitschr.* Bd. 4, 1863.

(2) Müller: Festgabe an C. Ludwig, 1874.

(3) Lowe: Die Histogenese der Retina. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. XV. 1878.

(4) Ogneff: Histogenese der Retina. *Med. Centrabl.* n° 35, 1881.

(5) Bellonci: Contribution à l'histogenése de la couche moléculaire interne de la rétine. *Arch. italien. de Biol.* Vol. III. 1883.

(6) Koganeï: Untersuchungen uber Histiogenése der Retina. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. XXIII. 1884.

(7) Chievitz: Die Area and Fovea centralis Retinæ beim menschlichen Fœtus. *Intern. Monatschr. f. Anat u Physiol.* Bd. IV. 1887.

(8) Falchi: Ueber Histogenese der Retina und des Nervus opticus. Graefe's. *Arch. f. Ophthalm.* Bd, 34. Abth. 2.

(9) Martin: Zur Entwicklung der Retina bei der Katze. *Anat. Anzeiger.* Bd. V. 1890.

(10) Mall: Histogenesis of the Retina in Amblistoma and Necturus. *Journal of Morphologie.* Vol 8. Núm. 2. 1893.

dos sobre la cuestión (1). Aquí nos limitaremos á hacer un resumen sucinto sobre la histogenesis retiniana.

Células de Müller.—Cuando se examinan las fibras de Müller de una retina embrionaria (ratón y gato algunos días antes del nacimiento, embrión de pollo de catorce á diez y ocho días, etc.), aparecen dichas células de figura de huso, como Babuchin, Martin y otros han indicado, con

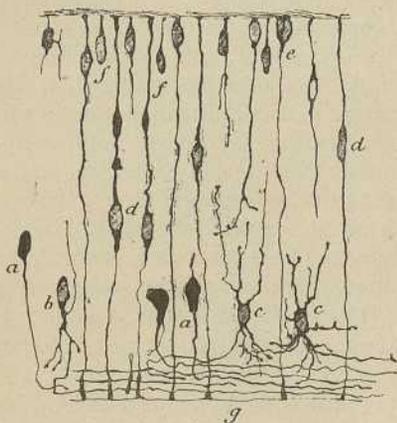


Fig. 556. — Retina de un feto de ratón casi de término.—*a*, fase de neuroblasto de un corpúsculo ganglionar; *b*, *c*, células con dendritas rudimentarias; *d*, células epiteliales embrionarias; *e*, célula epitelial en vía de división; *f*, células visuales embrionarias.

un núcleo que yace á muy diversas alturas y dos expansiones lisas acabadas por sendas chapas en las zonas limitantes. A medida que la retina crece en espesor y comienza la diferenciación de capas, el núcleo emigra al centro (granos internos) y del contorno de las fibras de Müller brotan apéndices y expansiones (fig. 556, *d*).

En el gato y perro recién nacidos, así como en el embrión de pollo de diez días, las fibras de Müller son todavía lisas; de los trece á los catorce días en los embriones de pollo, y algunos días después del nacimiento en el gato y perro, surgen las primeras expansiones laminares colaterales que se inician al nivel de las células

amacrinas y se prosiguen á lo largo de los granos internos. Sólo después aparecerán las mortajas de los granos externos y los filamentos de las capas plexiformes.

En fin, los últimos apéndices son los brotados de la capa externa ó limitante. El penacho terminal inferior de la fibra de Müller (retina de las aves y reptiles) representa un fenómeno tardío, observándose una particularidad interesante, á saber: que este penacho, compuesto al principio de pocas ramas, comienza por el cabo interno (fig. 559, *r*), corriéndose progresivamente hacia á afuera, como si la fibra de Müller se rajara en sentido longitudinal. Nuestras observaciones en los mamíferos recién nacidos (fig. 557, *a*) prueban que las fibras de Müller pueden también multiplicarse tardíamente.

Células nerviosas.—Como las investigaciones de Koganeï, His, Martin y otros han probado, la retina se compone en los primeros períodos de su formación de un macizo apretado de núcleos, dispuestos sin estrati-

(1) S. R. Cajal: La retine des vertébrés. *La Cellule*. — Nouvelles contributions à l'étude histologique de la rétine. *Jour. de l'Anat. u de la Physiol.*, etc.

ficación regular. Algún tiempo antes de aparecer la capa de las fibras del nervio óptico y plexiforme interna, la retina puede dividirse en dos formaciones: *externa ó germinal*, habitada por los corpúsculos esferoidales ó irregulares, muchos de los cuales en vías de mitosis (*células germinales*, de His); é *interna*, donde se congregan los *neuroblastos*, es decir, los elementos más adelantados en evolución y caracterizados por exhibir forma de pera y una expansión única descendente. Nosotros hemos teñido estas células en fetos de ratón, de gato, en una época en que no se hallaba todavía bien deslindada la zona plexiforme interna; y hemos confirmado plenamente la doctrina de His (comprobada por Martin, Mall y otros), acerca del origen del nervio óptico, esto es: que la primera expansión

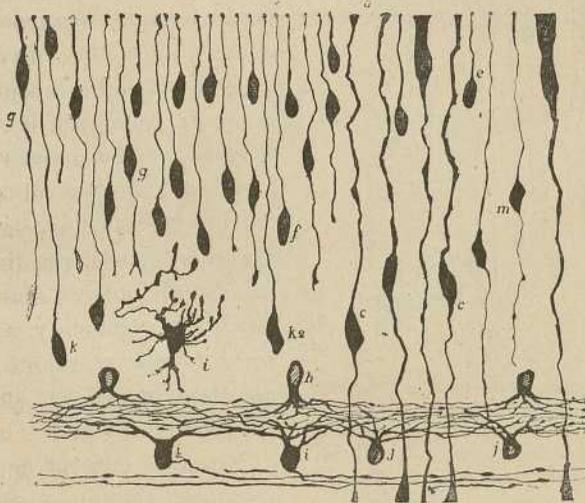


Fig. 557.—Corte de la retina del gato recién nacido.—*a*, célula epitelial con dos núcleos; *e*, cuerpo del bastoncito en fase monopolar; *g*, cono en fase bipolar; *m*, ¿bipolar?; *l*, célula horizontal; *h*, amacrinas; *i*, célula gangliónica.

diferenciada en los corpúsculos gangliónicos es el axon, el cual, marchando hacia la limitante interna y resbalando por encima de ella, tuerce hacia atrás, converge en la papila, y creciendo y marchando hasta el cerebro, engendra el nervio óptico.

La temprana diferenciación de las expansiones primordiales de los corpúsculos gangliónicos, las cuales preceden á las dendritas, explica el hecho ya notado por Kölliker (1) y Chiewitz (2), de que la zona de fibras ópticas se forma antes que la plexiforme interna.

Capa plexiforme interna.—Resulta de la diferenciación relativamente

(1) Kölliker: Embriologie de l'homme et des animaux vertébrés, 1882.—Edition française, p. 717.

(2) Chiewitz: *Loc. cit.*

tardía del penacho protoplásmico ascendente de las células gangliónicas y del descendente de las amacrinas. En las figs. 556, *a* y 557, *i*, mostramos las transiciones existentes entre las gangliónicas que sólo poseen tal cual expansión irregular y las que presentan un verdadero penacho. La zona plexiforme interna aparece bastante desenvuelta en los mamíferos recién nacidos, en los cuales faltan todavía los pisos de arborizaciones y las ramificaciones horizontales del cabo inferior de las bipolares.

Desarrollo de los conos y bastones.—En los mamíferos recién nacidos (gato, ratón, perro), no existen todavía las capas de los bastones y conos,

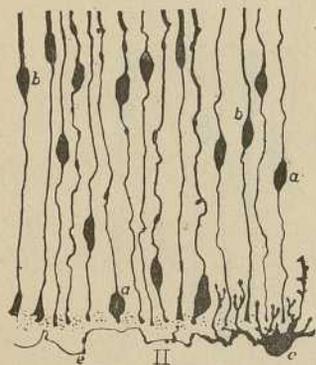


Fig. 558.—Corte de la capa de los cuerpos visuales del gato de cuatro días.—*a*, cuerpo del bastón; *b*, cuerpo del cono; *c*, célula horizontal embrionaria.

cuerpos de las células visuales y plexiforme interna, mostrándose los cuatro quintos externos de la retina compuestos de una masa de núcleos apretados, que se extiende, sin señales de extratificación, desde la zona plexiforme interna, todavía rudimentaria, hasta la membrana limitante externa. Entre las células menudas, ovoideas y apretadísimas que residen no lejos de dicha limitante, destacan muchos núcleos en vías de mitosis, como revelaron ya las observaciones de Koganeï y Chiewitz (*células proliferantes*).

Nuestros ensayos de impregnación, por el método de Golgi, de

los innumerables y menudos elementos que pueblan en los mamíferos recién nacidos la mitad externa de la retina, nos han revelado que la mayoría de los mismos representan formas jóvenes de las células visuales, las cuales pasan por las siguientes fases :

a) Célula germinal.—Corpúsculo esferoidal ó poliédrico situado en la vecindad de la limitante, y el cual, por su indiferenciación y frecuentes mitosis, puede identificarse con el *corpúsculo germinal* de His.

b) Fase monopolar.—El protoplasma se estira en una fina expansión que sube hasta la limitante externa, por encima de la cual sobresale en forma de exíguo mamelón (fig. 557, *e*).

c) Fase bipolar.—Del polo inferior, antes liso, brota un largo apéndice que crece sucesivamente, terminándose á diversas alturas de las zonas medias, á favor de un pequeño cono irregular (figs. 557 y 558). Más tarde, cuando la zona plexiforme externa se dibuja, este grumo final se acorta, se sitúa á igual nivel en todas las células, y se modela la esférica ó pié terminal (fig. 558, *a*.)

Ambas clases de células, conos y bastones, evolucionan de igual modo, y en sus primeras fases es difícil distinguirlos. No obstante, durante el estado monopolar, reconócese á menudo el cono por poseer un núcleo algo más espeso y protoplasma somático más abundante (fig. 557, *g*).

Las prolongaciones externas de las células visuales, es decir, los conos y bastones propiamente dichos, representan una formación muy tardía. En el perro y gato recién nacidos, no existen aún, ó se reducen á una pequeña excrecencia que sobresale de la limitante externa. En los días siguientes al nacimiento, crecen progresivamente, hallándose casi del todo modelados en la época de la apertura de los párpados. En resumen, y de acuerdo con las ideas de Babuchin, Ogneff, Koganeï, Mall, et-cétera, los conos y bastones no son otra cosa que un brote ó excrecencia del cuerpo de las células visuales (granos externos). Según estos sabios,

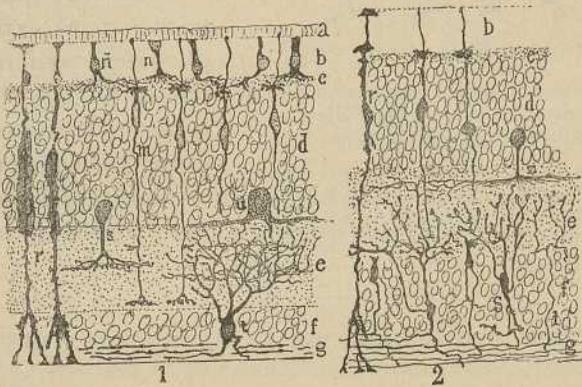


Fig. 559. — Cortes de la retina del embrión de pollo en fases diversas de la evolución. —ñ, n, cuerpos de bastones y conos; m, bipolares; r, fibras de Müller.

el artículo interno formaría antes que el externo. En cuanto al elipsoide, podría muy bien resultar, como Kostenisch afirma, de una segmentación del núcleo (conos) de la célula visual.

Células bipolares.—En sus fases primitivas, no es dable diferenciarlas de los corpúsculos visuales, con quienes se entremezclan y conviven. Sólo después del nacimiento hemos podido impregnarlas en los mamíferos. En el perro y el gato aparecen ya desde el cuarto día, mostrándose como elementos delgados bipolares, cuya fibra inferior se termina mediante un grumo protoplásmico en la plexiforme interna, en tanto que la externa avanza hacia la limitante. Ulteriormente, la expansión periférica se retrae, prolongándose sólo hasta la plexiforme externa; menos en los vertebrados inferiores, en donde subsistirá el mencionado cabo terminal, constituyendo la maza de Landolt (fig. 559, *b*). En cuanto á la diferenciación de las dos clases de bipolares, sobreviene tardíamente, mostrándose muy bien en la retina del gato y perro de ocho días, como aparece

en la fig. 560. Según mostramos en la fig. 560, que copia la retina del gato de ocho días, la bipolar de bastón destaca ya por su espesor y por exhibir un pié robusto apoyado sobre las células gangliónicas.

Células horizontales.—No las hemos logrado teñir en su fase de neuroblasto, sino mucho más adelante, cuando las dendritas han aparecido

(figura 557, *i*). Son notables las revueltas del axon y la disposición grosera y varicosa de la arborización nerviosa final, que en algunos corpúsculos recuerda, por su corteidad, la maza ó cono de crecimiento (fig. 558, *c*).

Amacrinas.—Aparecen al mismo tiempo que las ganglionares, y en un principio poseen un tallo descendente cortísimo armado de breves y groseros apéndices. A medida

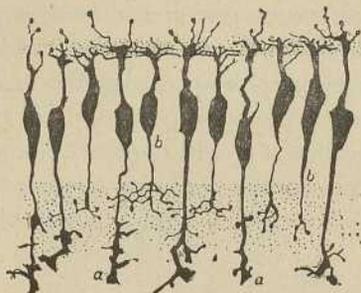


Fig. 560.—Células bipolares para bastón y para cono de la retina del gato de ocho días.—*a*, bipolar para bastón; *b*, bipolar para cono.

que la plexiforme interna es espesa, el tallo se alarga, el penacho final se desarrolla (fig. 557 y 559) y se diferencian los diversos tipos morfológicos de amacrinas.

INDUCCIONES FISIOLÓGICAS DE LA ESTRUCTURA RETINIANA

Reducida la membrana visual á su composición más esencial, puede estimarse, según dijimos más atrás, como una triple empalizada de neuronas superpuestas y articuladas por sus cabos libres, al nivel de las dos capas plexiformes.

La primera empalizada, compuesta por los conos y bastones, representa la zona sensible ó fotoquímica, cuya misión es transformar el impulso luminoso en energía nerviosa, analizando al mismo tiempo, cualitativa y cuantitativamente, las ondas de la luz. Añadamos aún que cada elemento de dicha empalizada posee *carácter espacial*, es decir, que apunta á un lugar determinado del espacio, y la corriente que en artículo extenso se origina, provoca en cuanto llega al cerebro las acciones nerviosas que condicionan la intuición del espacio visivo.

La *segunda empalizada* de neuronas está representada por las células bipolares en sus dos categorías: *bipolares para cono* y *bipolares para bastón*.

La *tercera y última empalizada* está constituida por la serie de las células ganglionares, cuyo axon se continúa con las fibras del nervio óptico.

Estas dos últimas series de neuronas podrían calificarse de *neuronas de conducción y de refuerzo*, porque prestan verosíblemente superior tensión á las débiles ondas generadas en los conos y bastones, y las transmiten, conducen y encauzan hasta los centros ó estaciones secundarias del encéfalo (fig. 561).

Propiedades de las células visuales y pigmento.—Todo el problema de la visión se encierra en la virtud singular que poseen los conos de los mamíferos de sufrir un choque ó conmoción bajo la influencia de la luz. En general, los fisiólogos suponen que en los artículos externos de dichas células existen substancias fotogénicas incoloras de varias especies, cuya descomposición química produce una descarga que, sacudiendo de manera y con intensidad variables los elementos visuales, dan origen á una

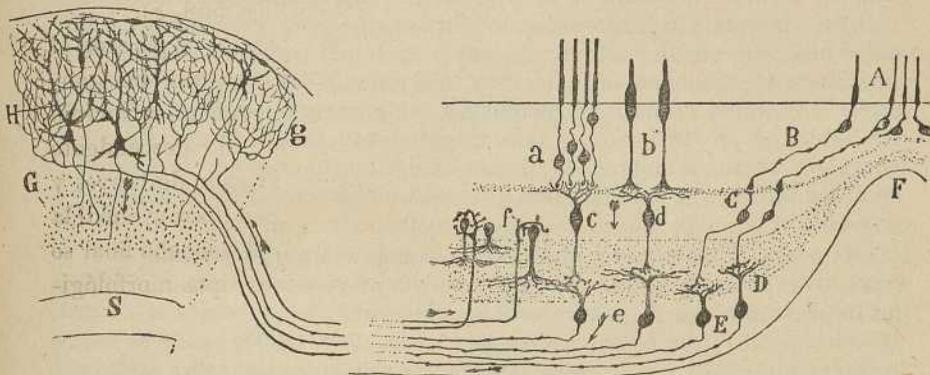


Fig. 561. — Esquema de la retina y del tubérculo cuadrigémino.—A, conos de la fovea central de la retina; a y b, bastones y conos de las regiones anteriores; c y d, bipolares; e, gangliónicas; g, arborizaciones ópticas de la corteza del tubérculo cuadrigémino; f, fibras centrifugas.

corriente nerviosa. La exposición de las varias teorías imaginadas para explicar el mecanismo de esta impresión ó sacudida de los conos y bastones no nos ocupará aquí; las hallará el lector en todas las obras fisiológicas modernas. Nosotros mismos (1), así como nuestro sabio compañero el Dr. Gómez Ocaña (2), hemos imaginado y publicado algunas conjeturas sobre el árduo problema á cuya solución han consagrado en estos últimos años extensas monografías, Kries, Weinland (3), Hirth (4), Parinaud (5), Charpentier (6) y Patten (7).

(1) Cajal : Conferencias en el Ateneo de Madrid. La retina. Enero de 1897.

(2) Gómez Ocaña : Bosquejo de una nueva teoría de la visión. *Rev. Trim. micrográfica*. Tomo II, 1897.

(3) Weinland : Neue Untersuchungen ueber die Funktionen der Netzhaut, & Tübingen, 1895.

(4) G. Hirt : La vue plastique fonction de l'écorce cerebrale, & Paris, 1893.

— Energetische Epigenesis und Epigenetische Energieformen, & Munschen u. Leipzig, 1898.

(5) Parinaud : La visión. Etude physiologique. Paris, 1890.

(6) Charpentier : *Rev. gen. des sciences*, 9 année, n° 13, 1898.

(7) Patten : A Basis for a theory of colour vision. *Amer. Naturalist*. Vol. 32, 1898.

Aquí nos limitaremos solamente á hacer alguna observación sobre la significación fisiológica probable de los bastones, las células pigmentarias, las esferas coloreadas de las aves, etc.

Que los bastones parecen impresionarse por la intensidad luminosa solamente, despojada de sus notas cualitativas, es opinión ya profesada por Schultze, y defendida con leves variantes por Kries, Parinaud, etc., que halla sus mejores apoyos en los hechos anatómicos siguientes: 1.º Abundancia notable de los bastoncitos en los mamíferos y aves nocturnas (en la visión por la noche no apreciamos el color, sino el blanco y negro). 2.º Predominio de estas células en los batracios y peces que suelen morar en aguas profundas, á donde llega la luz muy atenuada. 3.º Escasez de los bastones en las aves diurnas y su falta en los reptiles, animales que no ven ó ven muy poco de noche. 4.º Existencia en el artículo externo de una substancia fuertemente coloreada y fotogénica (si esta materia tuviera alguna influencia en la impresión cromática, no sería coloreada).

Créese que la púrpura visual, ó fotoestesina, es la materia sensible cuya descomposición, bajo la influencia de la luz, produce el desprendimiento de alguna energía (calorífica, mecánica ó eléctrica) capaz de sacudir el artículo interno del bastón y de originar una corriente nerviosa. No habiendo en los bastones más que una substancia fotogénica, como ocurre en la placa fotográfica, compréndese fácilmente que la impresión en ellos nacida sólo provoque en el sensorio una sensación de mera luminosidad (el blanco y negro de la fotografía).

Lo que no se ha comprendido aún es por qué la púrpura visual es roja, cuando dada su finalidad funcional podría carecer de color. ¿No sería licito presumir que la naturaleza ha adoptado una substancia de tinte antifotogénico, para evitar los malos efectos de la reflexión de la luz en la cámara ocular? Siendo rojos estos rayos reflejados no serían poderosos á impresionar el rojo visual de las áreas retinianas contrapuestas. En las aves, donde no hay fotoestesina (aves diurnas), estas reflexiones intra-oculares son acaso evitadas por el peine ó pantalla negra antero-posterior que divide la retina en dos áreas.

En cuanto á la longitud del bastón (equivalente del espesor de capa sensible), se relaciona verosímilmente con la sensibilidad á la luz incolora. Los largos bastones de peces y batracios parecen revelarnos que estos animales, por compensación de su pobreza en conos y, por tanto, de su imperfecta visión de los colores, gozan de exquisita sensibilidad á la luz acromática.

Sobre la significación de la materia colorante amarilla de la mácula lútea del hombre, existe una conjetura sugerida por diversos autores, á saber: que dicha substancia, como las pantallas amarillas usadas en la fotografía isocromática, tienen por objeto atenuar la excesiva energía fotogénica de los rayos azules y violetas, equiparando los valores de impresión de todas las ondas del espectro (es sabido, que los rayos amarillos y rojos poseen menos actividad química que los azules).

Igual misión pudiera atribuirse á las bolas coloreadas de los conos de aves y reptiles (y aun la hemos defendido nosotros en otro trabajo), si no suscitara algunas dudas sobre ella la consideración del diverso color de las esferas (rojas, amarillas, anaranjadas y verdes) y la presencia de granos azules, es decir, de un color eminentemente fotogénico. La casi insensibilidad á la luz de estas pantallas coloreadas, prueba, por otra

parte, que el papel que desempeñan no puede compararse al de la púrpura visual de los bastones, ó al de las sustancias impresionables teóricamente admitidas por Hering y otros. Se opone también al pretendido oficio analizador del color, el matiz mismo de las esferas del cono, porque: 1.º, si un rayo de color rojo, por ejemplo, incide sobre una esfera verde, dará la impresión de negro y no de rojo, por haber sido la onda coloreada, absorbida por la pantalla cromática; 2.º, porque repartidas las esferas de color diverso en conos más ó menos distantes, la acuidad visual, para cada tono, acusaría un descenso notable; así, dos imágenes azules ó rojas, proyectadas en la retina de las aves, necesitarán, para dar dos percepciones cromáticamente correctas, estar separadas por una distancia mucho mayor que en los mamíferos, con lo que resulta sin efecto útil, la delgadez extrema de los conos en la foseta central; 3.º, en fin, en tal supuesto una imagen blanca ó gris sería descompuesta en puntos ó manchitas de colores diferentes.

Es, pues, de presumir que la substancia sensible analizadora del color resida en el artículo externo del cono y que la esfera coloreada sirva, como en la fotografía isocromática, de pantalla coloreada para atenuar ciertas radiaciones; pero se nos escapa la razón de la policromía de estas pantallas, variables para cada animal.

En cuanto al pigmento retiniano, es indudable que desempeña el papel de impedir el fenómeno óptico del halo, es decir, de la propagación lateral de las ondas luminosas al través de la zona impresionante. La sensación llamada *destumbamiento*, que experimentamos al pasar de un cuarto oscuro á la plena luz del sol, depende verosimilmente de que el pigmento retiniano, recogido por la acción de la obscuridad en el cuerpo de las células epiteliales, necesita algún tiempo para descender á lo largo de las expansiones y construir á cada elemento visual una cámara oscura correctora del halo.

Estos movimientos del pigmento pudieran constituir un mecanismo reflejo, como ha indicado von Genderen. Para Roux (J), la vía centripeta de este reflejo sería la retina y nervio óptico, mientras que la centrifuga hallaríase constituida por nervios del tercer par (nervios ciliares) (1).

Dirección de las corrientes — Vía centripeta ó principal. — El modo de articulación de las tres filas de neuronas queda consignado ya. En cuanto á la dirección de las corrientes, fácil es inferirla con sólo recordar, que el punto de partida del impulso visivo está en el artículo externo de conos y bastoncitos. Por tanto, y con arreglo á la ley de la polarización dinámica (que en la retina representa un postulado indeclinable), la impresión se propagará desde las células visuales á los penachos externos de los elementos bipolares, y desde los piés de éstos á los ramajes dendríticos de las células ganglionares (fig. 561).

Mas como existen dos especies de aparatos receptores, los conos y los bastones, las neuronas segunda y tercera constituirán dos cauces específicos de conducción: el cauce del cono se compone de éste y su prolongación inferior, de la bipolar llamada de cono, y de la gangliónica mo-

(1) Roux (J.): Reflexes retine-retiniens. *Arch. d'Ophtal.* Vol. 18, 1898.

no-estratificada correspondiente; y el cauce del bastoncito, aparece constituido por éste y su prolongación descendente, la gruesa bipolar para bastón y los robustos corpúsculos gangliónicos de la capa octava.

Las células gangliónicas grandes, cuyo cuerpo se relaciona con las bipolares de bastón, son acaso el punto de convergencia de ambos cauces, dado que podrían, mediante el penacho dendrítico, contraer también relaciones con las bipolares de cono. Empero, sería igualmente lícito admitir, ínterin no se determinen mejor las conexiones de aquellas

células, que dicho ramaje protoplásmico entra en conexión exclusiva con algún sistema de amacrinas, acaso con las de talla considerable.

En las aves y reptiles, donde las bipolares poseen varias arborizaciones horizontales, una sola de estas células puede tener relaciones con varios corpúsculos gangliónicos, á menos que no se suponga que la pluralidad de superficies de contacto obedece al propósito de multiplicar los contactos entre el segundo y tercer anillo neuronal. Cabría también imaginar que las células gangliónicas mono-estratificadas

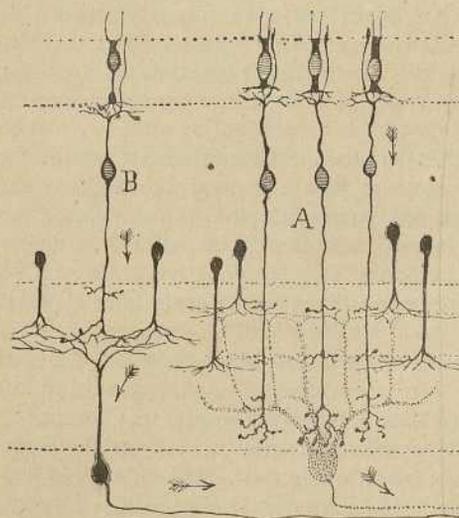


Fig. 562. — Los dos cauces posibles, individual y colectivo, de la retina de las aves.—A, cauce difuso para los reflejos; B, cauce individualizado para la imagen mental.

constituyen con los elementos bipolares más cortos el cauce exclusivo de las impresiones analíticas ó espaciales propiamente dichas; mientras que las gangliónicas pluri-estratificadas, relacionadas con muchas bipolares asimismo pluri-estratificadas, representan el origen de la vía refleja. En tal supuesto, presentamos en la fig. 562, A, B, los dos cauces visuales con sus posibles enlaces con las amacrinas. En la fig. 562, B, aparece el cauce de la imagen visual mental; en A, el de los reflejos. En esta última vía, la célula gangliónica recibiría por su cuerpo, en concepto de afluente principal, el pie de una bipolar; mientras que por sus plexos dendríticos horizontales le llegarían también corrientes accesorias de otras bipolares destinadas á enlazarse, por su penacho descendente, con células gangliónicas vecinas. Una parte de la superficie de estos plexos horizontales entraría en contacto con las amacrinas. Advirtamos que los esquemas de la fig. 562 no son hechos demostrados, sino meras posibilidades, y sólo á título de tales las damos.

Vías horizontales intrarretinianas.—No es dudoso que lo principal del impulso recolectado por la célula visual transmítase directamente al nervio óptico, á lo largo de los tres anillos neuronales precitados; pero una parte de él debe propagarse también en sentido transversal, á favor de los corpúsculos horizontales situados por debajo de la capa plexiforme externa. Fijándonos en la disposición de las dendritas y arborización nerviosa de estas células, y teniendo en cuenta que los corpúsculos horizontales internos y gruesos faltan en las aves y reptiles, así como en la fosea central y mácula lútea del hombre, es decir, donde sólo existen los conos, es lícito conjeturar que las células horizontales externas asocian entre sí pléyades de piés de conos, y las internas ó grandes, grupos considerables de piés de bastoncitos.

Pero ¿cabe admitir aquí una verdadera asociación transversal de corpúsculos visuales? Tratándose de un aparato sensitivo tan notablemente analítico como la retina, ¿es dable suponer que la naturaleza haya establecido una disposición

que implica la destrucción del poder diferenciador de conos y bastones y capaz de desvirtuar ó suprimir en ciertos parajes el signo espacial de éstos? Por otra parte, para explicarnos la vaguedad de la visión periférica en oposición con la precisión y acuidad de la visión central ó foveal, no es preciso invocar la cuantía de las células horizontales en las regiones retinianas periféricas, ni su disminución en la mácula lútea; porque del referido contraste funcional dan, en nuestro sentir, cuenta cabal el progresivo acortamiento de las expansiones basilares de los conos conforme nos aproximamos á la fosea, y su total desaparición en ésta, en donde, según dejamos dicho, cada pié de cono notablemente adelgazado sólo se articula con una bipolar. Además, recientes investigaciones nuestras, efectuadas en los bordes de la fosea de las aves y en la mácula lútea del hombre, parecen probar que en estos parajes las células horizontales no desaparecen sino que se achican, reduciéndose probablemente todas al tipo aplastado y pequeño, verosíblemente enlazado con los conos. Y decimos *probablemente*, porque nuestras observaciones se han efectuado en preparados teñidos en hematoxilina ó carmín, reactivos que no dan, por desgracia, datos precisos acerca de la morfología celular (1).

(1) En las aves hemos visto recientemente células de brocha hasta en las paredes de la fosea.

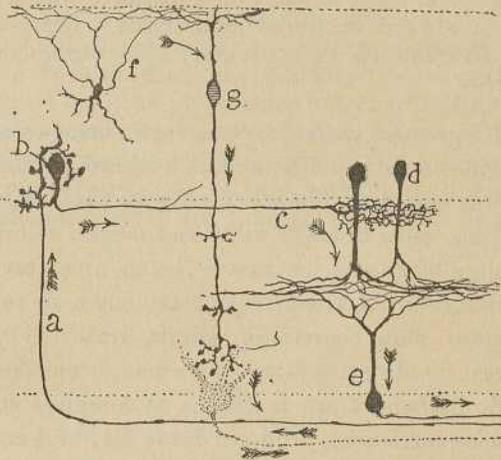


Fig. 563. — Esquema destinado á mostrar la marcha de la corriente en las fibras centrifugas y amacrinas de las aves.

En resumen, en nuestro concepto las células horizontales no representan un aparato de asociación ó de dispersión de corrientes, sino más bien un depósito de energía nerviosa, destinado á reforzar la impresión y á darle la tensión necesaria para su propagación hacia los centros. En pro de este dictamen hablan las colosales células horizontales para bastones de los peces, y en general de todos los animales que moran ó pueden morar en parajes de luz debilitada y poseen una rica empalizada de bastoncitos; lo cual no impide atribuir á las células horizontales otros oficios, por ejemplo, el de servir de intermediarias á algún sistema de corrientes centrifugas, dictamen profesado en el terreno teórico por Márquez. Para Roux, constituirían el anillo periférico de una vía refleja enlazada con las fibras centrifugas, y destinada á producir un movimiento de ajuste en las articulaciones retinianas durante la atención consciente.

Corrientes centrifugas.—Según hemos visto ya en otros centros, y tendremos ocasión de notar más adelante, todos los focos sensitivos ó sensoriales encierran fibras centrifugas nacidas en los focos superiores. En la retina, estas fibras se arborizan, según es bien sabido, al nivel de los espongioblastos, á los cuales llevan una corriente especial bajada quizás del cerebro. La cadena consta, como se ve en la fig. 561, de tres neuronas: fibra centrifuga, célula amacrina y célula ganglionar. En las aves, donde existen las amacrinas de asociación (en los mamíferos no han sido halladas aún), la cadena se complica con un nuevo anillo, marchando las corrientes, primero, desde las fibras centrifugas al soma y dendritas cortas de los espongioblastos de asociación, después, desde la arborización nerviosa horizontal de éstos á los tallos de las amacrinas comunes y acaso también al de las bipolares, y, finalmente, desde el penacho de las amacrinas al de las células ganglionares (fig. 563, a, b, c).

Esta vía motriz de la retina, ¿qué misión desempeña? Nosotros habíamos admitido que las fibras centrifugas traían del cerebro alguna acción indispensable para el fisiologismo retiniano, algo así como tensión ó energía necesaria á la buena transmisión. M. Duval y su discípulo Manouelian (1) afirman que el influjo llegado por las fibras centrifugas tiene por objeto provocar una contracción en las ramificaciones de las bipolares y de las gangliónicas, con lo cual aumentaría el ajuste y contacto de la articulación interneuronal y las corrientes centrifugas pasarían con mayor facilidad. En los cefalópodos, donde Lenhossék (2) ha confirmado las fibras centrifugas, supone este sabio que algunas de ellas pudieran representar conductores aferentes ó sensitivos.

No faltan autores, como Roux (3), Radziwittowicz (4), que consideran dichas fibras centrifugas como los conductores de la atención expectante,

(1) M. Duval: Les neurones l'amiboidisme nerveux. La théorie histologique der sommeil. *Rev. ec. Anthropol.* Vol. X, 1900.

(2) Lenhossék: Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopodeu. *Arch. f. micros. Anat.* Bd. 47, 1896.

(3) Roux: *Loc. cit.*

(4) Radziwittowicz: *Neurol. Centralbl.*, n° 13, 1901.

cuya misión es avivar por impulso central, en los parajes sensibles del organismo, la intensidad de la impresión; opinión que no contradice, antes armoniza bien con la referida hipótesis del insigne profesor Duval.

Si la articulación interneuronal inferior posee fibras centrifugas, es razonable suponerlas también en la articulación superior ó capa plexiforme externa. A decir verdad, hasta hoy no se han encontrado conductores directos arborizados en dicha zona y llegados del nervio óptico; pero como hemos expuesto más atrás, existen en diversos vertebrados y hasta en los mamíferos, ciertas células residentes entre las amacrinas, y cuyo axon ó prolongación ascendente se reparte y termina en la zona plexiforme externa. Nada impide, pues, imaginar que ciertas fibras centrifugas ó las mismas destinadas á los espongioblastos, entran en conexión con el soma y penacho inferior de tales elementos, á lo largo de los cuales la corriente se remontaría hasta la zona plexiforme externa, actuando sobre la articulación establecida entre los conos y bastones de una parte, y las células bipolares y horizontales de otra. En la fig. 563, *f, g*, aparecen esquematizadas ambas vías centrifugas, en la suposición de que las mismas centrifugas se conexionan con las dos especies de células intercalares.



CAPITULO XXXI

NERVIOS ÓPTICOS, KIASMA Y CINTAS ÓPTICAS

Estructura del kiasma en las distintas especies de vertebrados. — Fibras cruzadas y directas. — Fibras bifurcadas. — Justificación teórica del cruzamiento de los nervios ópticos.

Nervio óptico. — Cuando se examina un corte axial de la retina que pase por el nervio óptico, adviértese que los axones de la capa de las fibras nerviosas, nacidos en las células gangliónicas, no se entremezclan irregularmente en el espesor de aquél, sino que guardan en el nervio un orden correspondiente al que tienen las neuronas de origen en la retina. En otros términos; cada cuadrante retiniano coincide en posición, salvo leves desviaciones, con los cuadrantes de la sección del nervio óptico. Esta concordancia es muy importante para la teoría, porque nos enseña que la naturaleza tiene empeño en mantener en las vías centrales la significación espacial de cada cono retiniano.

Consta el nervio óptico de tubos medulados de espesor diverso, provistos de estrangulaciones, discos de soldadura alargados y, en fin, de todos los atributos propios de los conductores de la sustancia blanca de los centros. Dichos tubos no marchan sueltos, sino que se reúnen en gruesos paquetes exentos de la vaina laminosa de los nervios periféricos y separados entre sí por tabiques conectivos robustos, continuados con el neurilema. En el espesor de los cordones aparecen multitud de núcleos correspondientes, según resulta de las observaciones de Petrone (1), nuestras y de Greeff, á legítimas células de neuroglia (fig. 523, A, B).

Entre el armazón conectivo de los tabiques y la periferia de cada fascículo nervioso se encuentra, como han demostrado, por el método de las inyecciones, Schwalbe y Key y Retzius, un espacio linfático, continuado á lo largo del nervio hasta la papila y comunicante con el espacio subpial ó sistema de lagunas situado por debajo del neurilema. Exteriormente, el nervio óptico hállase protegido, como prolongación del cerebro que es, por las tres membranas cerebrales: la *dura mater*, la *aracnoides* y la *pia mater*. Entre las dos primeras membranas existe un espacio linfático bien descrito por Schwalbe, llamado *espacio subdural*, y entre las

(1) Petrone: Sur la structure des nerfs cérébro-rachidiens. *Intern. Monatschrift f. Anat. u. Physiol.* Bd. V. H. 1, 1898.

dos últimas otro interrumpido por multitud de tabiques y cordones conectivos revestidos de endotelio y llamado *espacio linfático subaracnoideo*.

Kiasma óptico. — Llegados ambos nervios ópticos á la base del cerebro por delante del *tuber-cerebrum*, fúndense en una masa transversal de substancia blanca llamada *kiasma*, constituída exclusivamente por tubos nerviosos y células de neuroglia. En el kiasma concurren dos clases de conductores : los ópticos, llegados de la retina y que ocupan los tres cuartos anteriores de aquél ; y los acústicos situados en el borde posterior de este órgano, donde componen la *comisura de Gudden*. Conforme dijimos ya en capítulos anteriores, este último sistema de fibras tiene su origen probable en el cuerpo geniculado interno.

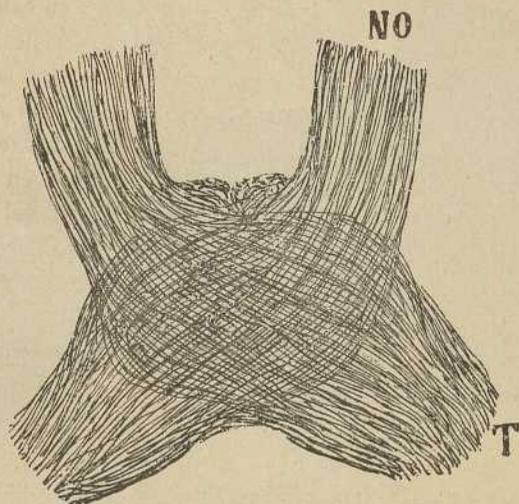


Fig. 564. — Kiasma óptico del ratón. (Método de Ehrlich).—NO, nervio óptico ; T, cinta óptica.

La organización del kiasma varía algo en los vertebrados, según que la visión sea de campo común, como en el hombre, gato, perro, mono, etcétera, ó de campo diverso (visión panorámica), como en el conejo, ratón, conejillo de Indias, aves, reptiles, batracios y peces.

Kiasma de los mamíferos de campo común y que gozan de la visión del relieve. — Los primeros anatómicos y fisiólogos que estudiaron este interesantísimo tema, creyeron que el kiasma resultaba pura y simplemente del entrecruzamiento de los dos nervios ópticos (Galeno, Vesalio, Monro, etc.). Pero como ya previó Newton, inspirado en concepciones matemáticas, y han confirmado numerosos anatómicos (Joseph y C. Wenzel, Hannover, etc.), fisiólogos (Johannes Müller, Nicati, etc.), y patólogos (Gudden, Singer y Munzer, Cramer, Bechterew, Jakobsonn,

Bernheimer, etc.), no se entrecruzan todas las fibras llegadas de la retina, sino exclusivamente las procedentes del lado nasal ó interno de la misma; las emanadas de las áreas externas ó temporales, pasan por los lados del kiasma, sin cruzarse, incorporándose á la cinta óptica de su lado. Es cierto que en estos últimos tiempos, Michel (1) y Kölliker (2) han pretendido negar la existencia del cordón homolateral, alegando la imposibilidad de demostrarlo con los métodos anatómicos; pero este excepticismo no aparece justificado, toda vez que el procedimiento de Weigert usado por dichos autores, no permite seguir, sino en escaso trayecto, los tubos nerviosos kiasmáticos. Para averiguar la causa de esta singular aseveración, nosotros hemos emprendido una serie de nuevas obser-

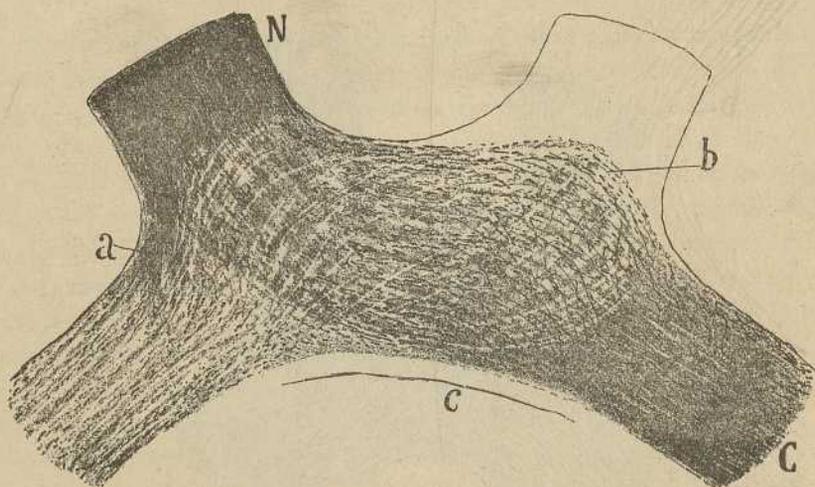


Fig. 565. — Kiasma del gato. (Método de Marchi).—N, nervio óptico; C, cinta óptica; c, comisura de Gudden.

vaciones recaídas en todos los vertebrados y fundadas en el empleo de métodos, como el de Ehrlich y el de Golgi, que permiten seguir fácilmente las fibras, y el resultado ha sido probar definitivamente para los mamíferos de visión de campo común la antigua doctrina sobre la composición del kiasma, habiendo tenido la fortuna de persuadir al mismo Kölliker (3), pues en reciente memoria reconoce ya la existencia del manojo homolateral. Nuestras observaciones probaron, además, un hecho de

(1) Michel: Lehrbuch der Augenheilkunde. 2. Auf. 1890. — *Archiv. f. Ophthalm.* Bd. XXX. 11 Abth. 1873.

(2) A. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. II. 1896, p. 565 y siguientes.

(3) Kölliker: Neue Beobachtungen zur Anat. des Chiasma opticum. Wurzburg, 1899.

cierta importancia, á saber : que al nivel del kiasma algunas pocas fibras llegadas de la retina se bifurcan, engendrando una rama destinada á la cinta óptica de su lado y otra que se pierde en la del opuesto.

Fibras cruzadas.— En la fig. 565, *b*, que reproduce un corte del kiasma del gato, á quien se le extirpó un ojo (método de Marchi), podemos notar que la mayoría de las fibras cruzadas marchan primero transversal-

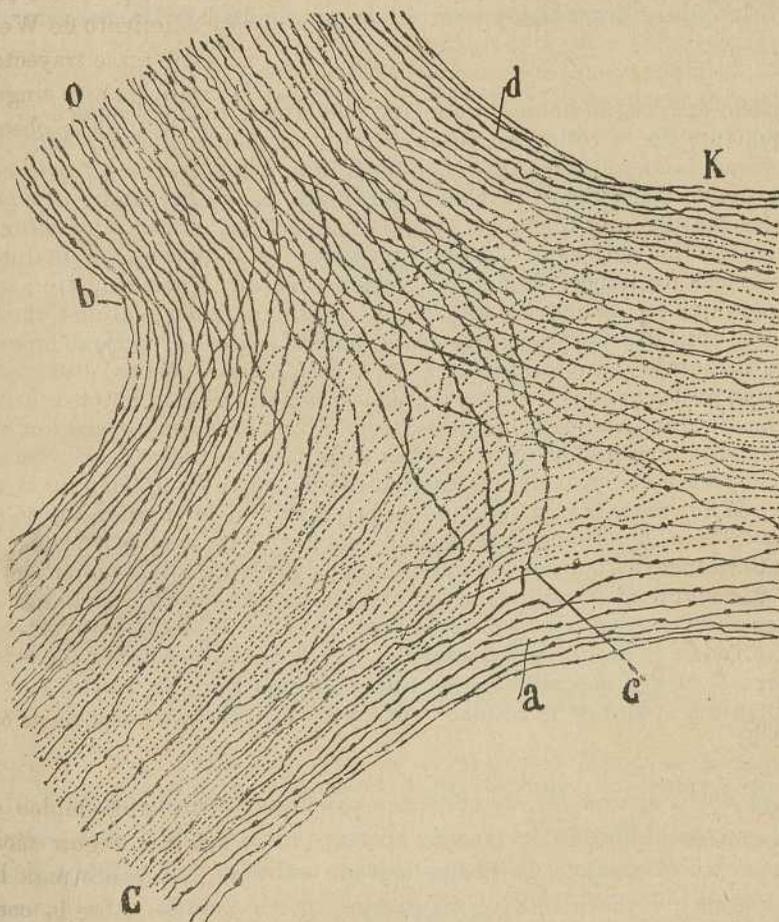


Fig. 566.—Trozo del kiasma del gato de pocos días.—O, nervio óptico ; *a*, comisura de Gudden ; C, cinta óptica ; K, kiasma ; *d*, fibras cruzadas ; *b*, *c*, fibras directas.

mente y trazan después una curva de convexidad anterior, bien observada por Michel y Kölliker, é ingresan de preferencia en los dos tercios internos de la cinta óptica del lado opuesto. Algunas de las fibras más anteriores constituyen arcos salientes que culminan en la entrada misma del nervio óptico del lado opuesto.

Fibras directas ú homolaterales. — Parten en su mayoría de la por-

ción externa del nervio é ingresan en el lado correspondiente de la cinta, donde no forman, sin embargo, un cordón rigurosamente separado de los tubos contralaterales. En la fig. 566, que reproduce un trozo de kiasma de un gato de pocos días (método de Golgi), pueden perseguirse mucho mejor los conductores ópticos, reparándose que si bien la mayoría de los homolaterales (*b*) adoptan la mencionada posición en el *tractus*, no faltan otros que circulan por planos más internos y se instalan entre las fibras cruzadas, y aun en la proximidad de la comisura de Gudden (*c*).

Puesto que, según hemos enunciado más atrás, toda la superficie impresionante de la retina no posee el mismo valor fisiológico, habiendo dos áreas, la anterior ó de la visión indistinta, y la posterior ó *foseta central*, donde tiene lugar la visión detallada, es de presumir, *a priori*, que los contingentes fibrilares de ambas superficies no estarán confundidos en las vías ópticas primarias. En efecto; las observaciones anatómicas patológicas de Leber, Samelsohn, Bunge, Voisin, Thomsen, etc., han probado que en los nervios ópticos y kiasma existen en realidad dos corrientes ópticas separadas: una *axial*, llamada *macular*, porque procede de la mácula ó *fovea centralis*, y otra *periférica* ó cortical, donde se concentran los axones llegados de toda la amplia región anterior de dicha membrana. Ambas corrientes poseen fibras *directas* y *cruzadas*, singularmente la *macular*, cuyo oficio es transmitir las impresiones visuales más importantes, es decir, las emanadas del centro de fijación de la mirada. El *haz macular* está situado en la papila, en la porción infero-externa de ésta, donde forma un sector cuneiforme de base periférica; en cuanto se incorpora al nervio óptico, ocupa el eje de éste, situación central que mantendrá también en el kiasma y cinta óptica, según resulta de las observaciones de Sachs (1), Wilbrand (2), Widmark (3) y Henschen. Todas estas fibras maculares y periféricas, directas y cruzadas, pueden á su vez considerarse divididas en una porción dorsal, correspondiente á lo alto de la retina, y una ventral, representante del sector inferior.

Las *fibras bifurcadas*, descubiertas por nosotros mediante el azul de metileno, en el kiasma del conejo, aparecen en la fig. 567. Son pocas en número (en el conejo sólo hemos logrado colorear 4 ó 6 bifurcaciones por kiasma), y yacen en diversos parajes, por lo común en el arranque del nervio óptico. Las ramas hijas parten de una estrangulación, poseen un espesor próximamente igual, y se dirigen la una á la cinta del lado del tallo y la otra á la del opuesto. Alguna vez hemos sorprendido también divisiones en el arranque de la cinta óptica; las ramas resultantes marchaban en la misma dirección.

(1) *Sach*: Das Gehirn des Foersterchen. *Arb. aus d. Phys. Klin. zu Breslau*, Het. II, 1895.

(2) *Wilbrand*: Die Seelenblindheit. Wiesbaden, 1887.

(3) *Widmark*: Om låget af det papillo-makulaera Knippet. *Noril. med. Arch* 1898.

En vano hemos buscado en el gato y perro las fibras bifurcadas. Sin embargo, Kölliker ha conseguido confirmarlas en el gato de pocos días (método de Golgi), haciendo notar que, en su mayoría, residen en la entrada del nervio óptico.

¿Qué significación debemos atribuir á las fibras bifurcadas? Henschen se inclina á considerarlas como una dependencia del haz macular, fundándose en que la *macula centralis* parece inervada, según Wilbrand, por ambos cerebros. En nuestro sentir, tales fibras podrían constituir el primer tramo de la vía visual refleja, destinada á provocar en los centros correspondientes del cerebro medio reacciones motrices oculares bilaterales (reflejo iridiano, acomodador y acaso el de la convergencia). Añadi-

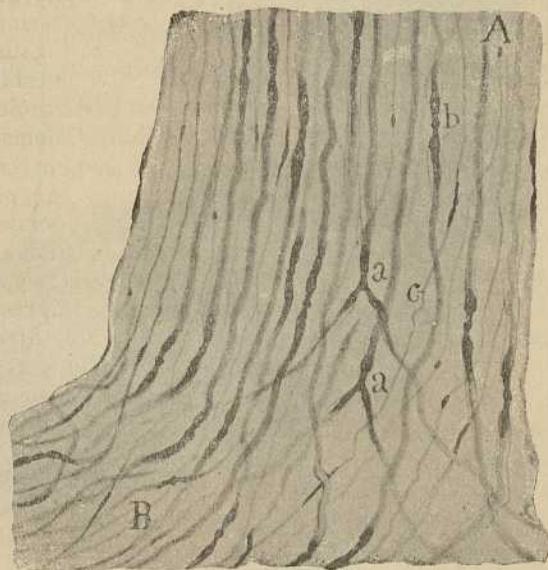


Fig. 567. — Trozo del kiasma y nervio óptico del conejo. (Método de Ehrlich).—A, nervio óptico; B, trozo de kiasma; a, fibra bifurcada; b, estrangulación.

remos aún que el descubrimiento de tales fibras se debe precisamente á esta hipótesis. Convencidos *a priori* de que todos los conductores nacidos en la retina no poseen el mismo valor, existiendo fibras analíticas ó diferenciadoras, destinadas á conducir la imagen visual mental, y fibras reflejas ajenas á este cometido, antojábasenos muy lógico que las primeras mantuviesen su individualidad hasta los centros; pero no así las segundas, cuya misión es (al menos para las pupilares y las de la convergencia), provocar acciones sinérgicas en los centros motores de entrambos ojos. Creíamos, pues, que de existir bifurcaciones en los citados conductores reflejos, el sitio de elección de las mismas, es decir, el paraje en el cual con más economía de protoplasma y trayecto podría tener lugar la división, es el kiasma mismo, y tras algunos ensayos de impregnación con el método de Ehrlich-Bethe en la rata y conejo, las fibras bifurcadas se mostraron.

Kiasma de los vertebrados inferiores (visión panorámica).—Nuestras investigaciones efectuadas en todos los tipos de vertebrados con el azul de metileno, confirmaron plenamente la opinión clásica acerca del cruce total de los nervios ópticos en el kiasma. En las figuras 564 y 568, mostramos respectivamente este órgano en el ratón y conejo. Los tubos nerviosos son medulados, afectan diverso calibre y están provistos de estrangulaciones muy acentuadas. En pleno kiasma asóciense en cintas, cordones ó láminas de vario espesor, los cuales se cruzan, constituyendo un entretejido complicado. Nos ha sido imposible hallar en las aves,

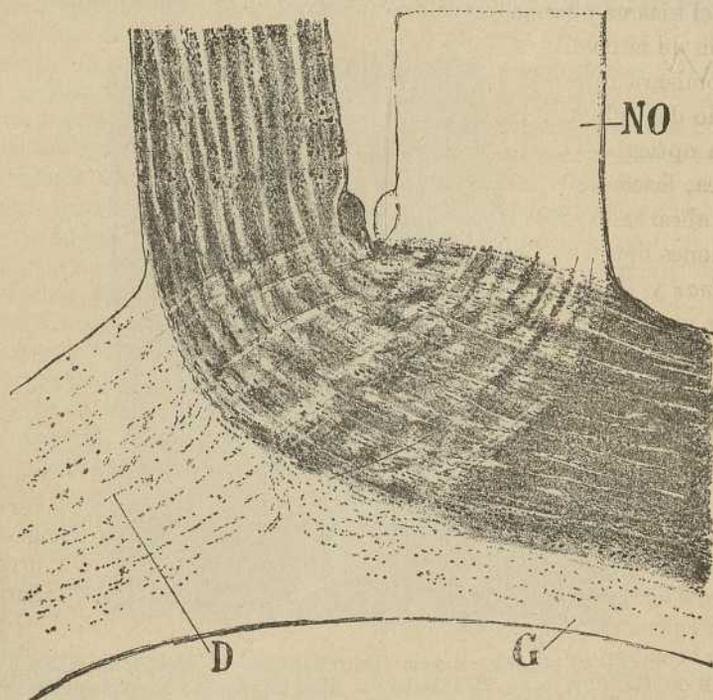


Fig. 568. — Kiasma del conejo. (Método de Marchi).—NO, nervio óptico; D, cinta óptica; G, comisura de Gudden.

reptiles y batracios fibras bifurcadas, circunstancia que armoniza muy bien con lo que sabemos de la independencia de los reflejos pupilares y de acomodación en cada ojo. En todos los kiasmas existen fibras finas de estrangulación poco pronunciada y fibras gruesas provistas de un disco de soldadura bien aparente.

Un principio de haz homolateral se presenta ya en los mamíferos de visión panorámica ó semipanorámica. Mediante el método de Marchi, diversos autores, entre ellos Singer y Münzer (1) en el conejo, nos-

(1) *Singer u. Münzer*: Beitrage zur Kenntniss der Sehnervenkreuzung. Wien. 1888.

otros (1), en el cavia y rata, Dexler (2) en el caballo, etc., han sorprendido fibras degeneradas en la cinta de igual lado que la lesión, bien que relativamente poco numerosas. En la fig. 568, tomada de un conejo á quien se extirpó un ojo (método de Marchi), compruébase que las raras fibras contralaterales se hallan esparcidas por casi toda la cinta óptica contralateral, sin modelarse en haz separado. Alguno de los rastros grasientos de la cinta óptica contralateral (método de Marchi), corresponden seguramente á una de las ramas de los tubos centrípetos cruzados. En cuanto al cordón decusado, se presenta sumamente robusto, atraviesa oblicuamente el rafe dividido en manojos, que abarcan los tres cuartos anteriores del kiasma y ganan, en fin, el otro lado, respetando casi enteramente la región de la comisura de Gudden. Repárese también la ausencia total de la comisura interretiniana, supuesta por Pagano (3) y Hellendal (4); el nervio del lado sano carece siempre de fibras degeneradas.

Cinta óptica.—Del lado posterior y externo del kiasma emana la cinta óptica, fascículo cilíndrico algo aplastado, que marcha hacia atrás y arriba, abrazando el pedúnculo cerebral y terminándose en tres centros ó estaciones ópticas secundarias, á saber: el *corpo geniculado externo*, el *pulvinar* y el *tubérculo cuodrigémino anterior*. En el *tractus*, el *haz macular* ocupa también el centro, según resulta de las observaciones anatómicas de Vossius, Bunge y otros: el *directo* está colocado por encima y por fuera del cruzado, el cual reside á su vez en el lado inferior é interno (Henschen).

Teoría de los entrecruzamientos.— En un trabajo especial consagrado al estudio del kiasma en la serie animal (5), hemos intentado averiguar la razón utilitaria del entrecruzamiento total de las fibras ópticas en los vertebrados inferiores. *A priori*, esta decusación total se nos presenta como un contrasentido; porque con arreglo á los principios de ahorro de que tan celosa se muestra la naturaleza, la ausencia de cruce y, sobre todo, la creación de un kiasma mixto, como el del hombre, parece mucho más conforme con la organización económica y eficaz de las vías reflejas. En efecto, toda excitación visual llegada de un lado del espacio, debe poder provocar, por el más corto camino, reflejos coordinados y acciones conscientes de carácter bilateral; pero en este conjunto de reac-

(1) *Cajal*: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo. VII. Terminación central del nervio óptico. *Anal. de la Sociad. españ. de Histor. natural.*, tomo III, 1894.

(2) *Dexler*: Untersuchungen uber den Faserlauf im Chiasma des Pferdes, & *Arbeiten Prof. Obersteiner's Laboratorium*. Wien., 1897.

(3) *Pagano*: Sulle vie associative periferiche del nervo ottico. *Rev. di pathol. nerv. e mentale*. Vol II, fasc 2, 1897.

(4) *Hellendal*: Ein Beitrag zur der Frage der Kreuzung der Sehuerven. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. 11, 1897.

(5) *Cajal*: Estructura del kiasma óptico y teoría general de los entrecruzamientos de las vias nerviosas, *Rev. trim. microgr.*, tomo III, 1898.

ciones defensivas, predominan siempre las encomendadas á la musculatura del lado por donde el estímulo asaltó las superficies sensibles, á lo que debe añadirse aún que, muy á menudo, la respuesta motriz es exclusivamente homolateral.

Nuestras reflexiones sobre tan difícil é interesante problema, nos han conducido al establecimiento de un principio, que puede formularse así:

El cruce óptico, que se inicia probablemente en los peces y cefalópodos con la visión lenticular, representa una corrección ó compensación orgánica, destinada á hacer continua y congruente la imagen visual formada por cada ojo. Este principio entraña como se ve, un postulado fundamental: que la correcta percepción mental del espacio visivo exige la activi-

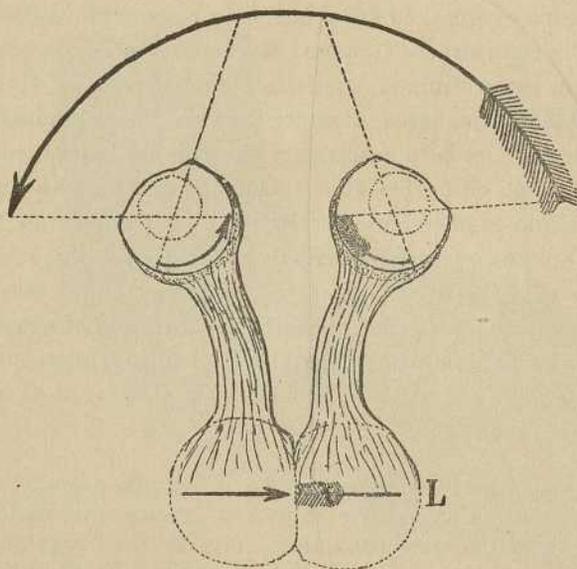


Fig. 569.—Esquema que demuestra la incongruencia de la imagen mental en los peces, en el supuesto de la falta de kiasma óptico. — L, centro visual.

dad sinérgica de un centro perceptivo bilateral, en el cual se proyecta por mitad y bajo la forma de panorama continuo y de igual sentido la doble imagen retiniana.

En virtud de acomodaciones económicas, dicho cruzamiento motivó el de la vía motriz, tanto cerebral como cerebelosa, á fin de reaccionar preferentemente por el lado mismo de la excitación periférica; y otro tanto ocurrió con las vías centrales táctiles, acústicas y del sentido muscular, las cuales se cruzaron para que sus estaciones cerebrales ó centrales, representativas de una misma mitad del espacio, se correspondiesen con las visivas de igual signo espacial.

Sin perjuicio de ocuparnos más ampliamente de este punto, al tratar ulteriormente de la teoría del cerebro y de la forma de la imagen mental visiva, séanos permitido reproducir aquí algunos esquemas, que explican suficientemente nuestro pensamiento, y que prueban hasta qué punto el cruce óptico está ligado, en los vertebrados inferiores, al mecanismo geométrico de la visión lenticular.

El esquema primero muestra la forma de la proyección óptica mental, en el supuesto de que el cruzamiento en los nervios ópticos no se hubiera efectuado. La incongruencia de ambas mitades de la imagen salta á la vista: la proyectada por el ojo derecho no conviene con la del izquierdo, y sería imposible que el animal pudiera sintetizar las dos copias en una representación fiel y armónica del espacio visivo. El horizonte se le mostraría á la manera de una vista panorámica formada por la reunión de dos fotografías invertidas lateralmente entre sí (fig. 569).

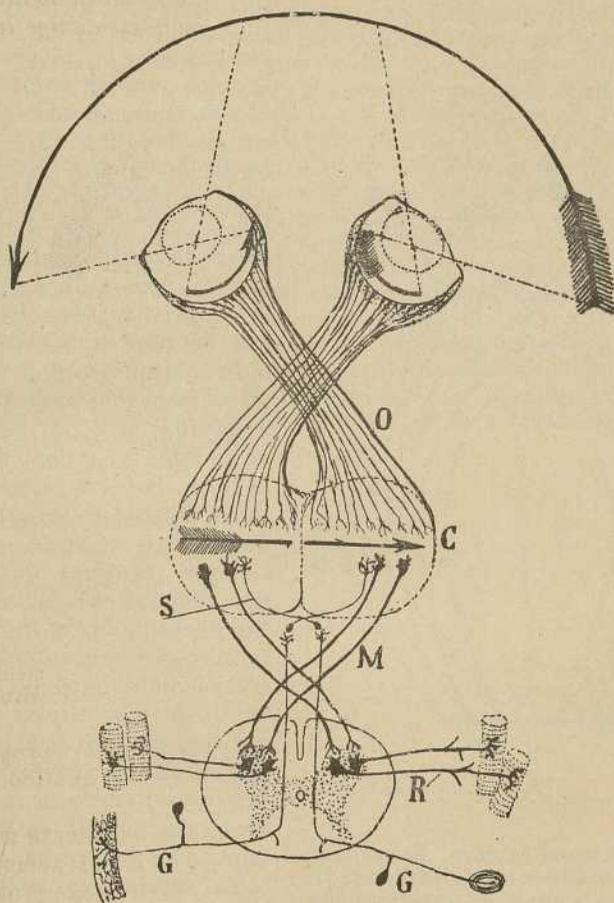


Fig. 570. — Esquema que demuestra la utilidad del kiasma y la decusación compensadora de las vías motrices y sensitivas (vertebrados inferiores).

Examinemos ahora en el segundo esquema la imagen mental resultante del cruce de los nervios ópticos, disposición sabiamente adoptada por la naturaleza en los vertebrados de visión panorámica ó de campo diferente. Repárese cómo, gracias á la citada decusación, ambas imágenes, derecha é izquierda, se corresponden, componiendo un panorama continuo y corrigiéndose la inversión (fig. 570).

Aplicación de la teoría á los mamíferos de campo visual común.—La precedente explicación se adapta también á los mamíferos de visión panorámica ó semipanorámica (ratón, conejo, cavia, cabra, carnero, etcétera); pero en el hombre, gato, perro, etc., en que los ejes visuales resultan paralelos y apuntan en la convergencia á un mismo punto del espacio, entra en juego un nuevo factor, la presencia del cordón homolateral, sin el cual, y según se deduce fácilmente de la consideración de

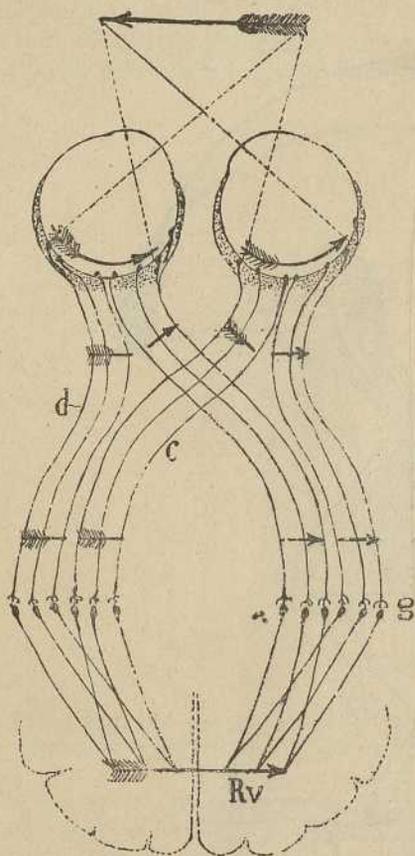


Fig. 571. — Kiasma humano. Esquema en que se demuestra la necesidad del haz homolateral en la visión del campo común. Rv, corteza visual del cerebro; g, cuerpo geniculado externo.

Lugaro (1) ha presentado algún reparo al postulado fundamental de la misma, es lo cierto que hasta hoy nadie ha podido refutarla ni logrado imaginar otra explicación tan plausible. No sería oportuno entrar aquí en consideraciones polémicas, que encontrará el lector en otro tra-

(1) Lugaro: Considerazioni critiche in torno alla ipotesi di S. R. Cajal sul significato degli incrociamenti sensoriali sensitivi e motori. *Riv. de Patologia nervosa e mentale*, vol. IV, fas. 6, 1899.

los esquemas anteriores, habría duplicación de la imagen, es decir, que se formarían en la región occipital de los hemisferios cerebrales dos proyecciones iguales (una en cada lado) del objeto contemplado. En el esquema de la fig. 571 aparece la forma de la proyección mental en el hombre y mamíferos superiores. La imagen está lateralmente invertida con relación al objeto; pero ambas mitades de la proyección repartida en los dos hemisferios constituyen un todo continuo, según ocurre en los vertebrados inferiores.

La aparición del haz directo no implica abandono de los beneficios del entrecruzamiento; estos subsisten, porque decusada la corriente óptica principal, siempre resultará que la imagen visual dibujada en el cerebro derecho se continúa con la formada en el izquierdo. El entrecruzamiento compensador de la vía motriz resulta asimismo indispensable en el hombre, porque en éste se proyecta también la representación de la parte derecha del espacio en el cerebro izquierdo, y al revés.

La teoría que acabamos de exponer ha sido en general acogida favorablemente por los sabios, y aunque algún autor como

bajo (1). Bastará decir que á vuelta de muchas ideas ingeniosas, Lugaro deja sin explicación utilitaria suficiente, el cruce fundamental de los nervios ópticos y de las demás vías sensoriales (2).

(1) *Cajal*: Algunas reflexiones sobre la teoría de los entrecruzamientos nerviosos, *Trab. del Lab. de Inves. biol.*, 1903.

(2) El principio de la hipótesis de Lugaro consiste en suponer que la percepción visiva exige un *subtractum* cerebral en que las partes correspondientes á puntos próximos de la retina posean breves y poderosas vías de asociación. Si no hubiera kiasma, las vías de asociación intervisuales callosas correspondientes á los puntos extremos del doble campo visual del cerebro se alargarían, engendrando un prolongado haz del cuerpo calloso; mientras que gracias á la decusación óptica, este haz de axones asociativos marginales resulta mucho más corto. Contra esta hipótesis militan muchas razones: 1.^a No está probada la necesidad y menos la existencia de dichas fibras asociativas cortas intracerebrales. 2.^a Aunque existieran, y una mínima parte de ellas, la procedente de las márgenes de la proyección mental se alargara, esto no justificaría el hecho fundamental del cruce total de los nervios ópticos en las cinco clases de vertebrados, en alguna de las cuales, como los peces y batracios, falta un cuerpo calloso y un cerebro visual, y en donde es dudoso que existan asociaciones intercorticales mesocefálicas. 3.^a Aun admitiendo la necesidad económica y funcional á que alude Lugaro, hubieran bastado en todo caso para satisfacerla cruzar unas cuantas fibras ópticas marginales, ó mejor aún, dividir en su trayecto infracerebral algunas de ellas, con lo cual los conductores emanados de puntos próximos del objeto, se distribuirían por las áreas cerebrales isodinámicas, entre quienes habría posibilidad de intercalar vías asociativas cortas. 4.^a Resulta muy inverosímil que sólo con la mira de regularizar un tanto la asociación de las porciones marginales, las menos analíticas é importantes del campo visual, se haya creado el cruce fundamental de los nervios ópticos, etc.

CAPITULO XXXII

CUERPO GENICULADO EXTERNO Y PULVÍNAR

Terminaciones ópticas, células y vía óptica central.—Foco de la cinta óptica.

Dejamos consignado más atrás que la cinta óptica se termina en tres focos: el *cuero geniculado externo*, el *pulvinar* y el *tubérculo cuadrigémino anterior*. Las observaciones clínicas nos han revelado que de todos estos ganglios, el único positivamente relacionado con las fibras destinadas á la visión mental, es el *cuero geniculado externo*; el tubérculo cuadrigémino anterior representa el órgano de los reflejos ópticos, y acaso ocurra lo mismo con el pulvinar. Los casos publicados por Nothnagel, Eisenlohr, Monakow y Miura, autorizan á pensar que los *tubérculos cuadrigéminos anteriores* pueden ser destruídos, sin que se altere sensiblemente la función visual. En cambio la ciencia registra algunos ejemplos de lesiones del cuerpo geniculado externo, que se tradujeron durante la vida por hemianopsias.

CUERPO GENICULADO EXTERNO

En el hombre consta este ganglio, que alcanza gran volumen, de una corteza blanca periférica formada por el tractus ó cinta óptica, y de un foco gris subyacente, cruzado por estrías ó radiaciones blancas también de naturaleza visual, las cuales penetran en el ganglio por el cabo inferior. En los mamíferos, y singularmente en el conejo y ratón, este foco es menor en volumen, pero afecta mayores proporciones con relación al tálamo, en cuyo lado externo engendra una robusta eminencia que sube hasta lo alto, quedando un área muy poco extensa para el pulvinar. Como se ve en la fig. 573, B, C, que reproduce un corte del tálamo óptico del conejillo de Indias (método de Weigert), el cuerpo geniculado de este animal aparece dividido en dos segmentos por una línea oblicua de substancia blanca: *segmento superior ó mayor* (C) y *segmento inferior menor* (*ganglios geniculados laterales ventral y dorsal* de Kölliker) (B). Ambos segmentos poseen igual estructura, constando de una capa blanca superficial, zona gris profunda y estrías ópticas internas. Hacia la parte

interna ó profunda se observan gruesos fascículos arciformes de substancia blanca, los cuales se concentran en lo alto del pedúnculo cerebral (fig. 576, F). Estos haces representan una buena parte de la *vía óptica superior ó central*.

En el cuerpo geniculado externo hay que considerar las siguientes partes: las fibras ópticas ó aferentes, las células nerviosas, la *vía óptica central ó eferente* y las fibras centrífugas.

Fibras ópticas ó aferentes.— La continuidad de la corteza y estrías blancas del cuerpo geniculado con la cinta óptica, es un hecho facilísimo

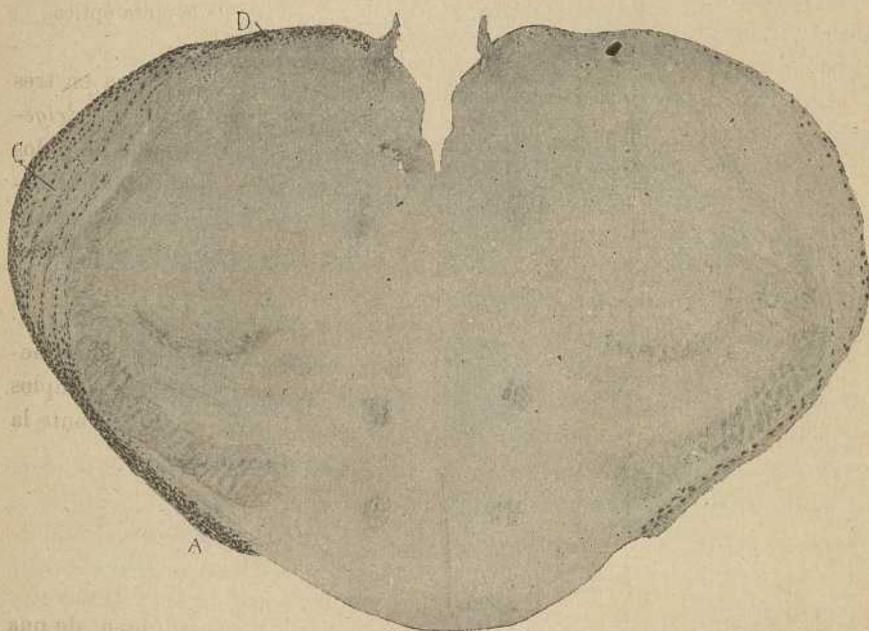


Fig. 572. — Corte del tálamo de la rata á la que se extirpó un ojo. (Método de Marchi). — A, cinta óptica del lado opuesto á la lesión; B, cinta homolateral; C, cuerpo geniculado externo; D, corriente óptica para el tubérculo cuadrigémino anterior.

de establecer en los pequeños mamíferos, cualquiera que sea el método anatómico empleado (método de Weigert, de Golgi, de Marchi, etc.). Si los cortes frontales están bien orientados, nada más fácil que sorprender en ellos el kiasma, su continuación con la cinta óptica y el ingreso de ésta en el cuerpo geniculado. En la fig. 572, que reproduce un corte del tálamo preparado por el método de Marchi (extirpación de un globo ocular, etc.), se ve claramente que las fibras retinianas residen tanto en la corteza como en las estrías profundas del ganglio, y además, que un rastro negro de gotas grasientas se extiende por la parte superior del tálamo ó *stratum zonale* (D). En los pequeños mamíferos (ratón, cone-

jillo de Indias, conejo), no parece existir el pulvinar, y la corriente óptica, prolongada por encima del cuerpo geniculado externo, tuerce hacia atrás y penetra en el tubérculo cuadrigémino anterior, constituyendo el plano más alto de las fibras sagitales; en el gato y perro, y sobre todo en el hombre, existe, además de esta vía importante destinada al cerebro medio, un contingente óptico que se termina en el plano superior del tálamo, por delante y encima del cuerpo geniculado externo.

Más arriba del pulvinar, el método de Marchi no revela jamás fibras degeneradas. De lo que deduciremos que las fibras retinianas acaban exclusivamente en los tres focos citados, no existiendo, contra el dictamen de algún autor, ninguna vía retino-cerebral directa, ni tampoco comunicaciones entre el tractus y la habénula y otros focos talámicos.

Los rastros de gotas grasientas aparecen tras la extirpación de un globo ocular, en ambos focos geniculados externos, pero con esta variante: En el conejo, rata, cavia y demás animales de visión panorámica ó semipanorámica, el cuerpo geniculado homolateral exhibe escasísimas fibras degeneradas; mientras en el gato y perro, animales de visión de campo común, los rastros grasientos son abundantes en ambos focos, pero más en el contralateral que en el homolateral. La degeneración parece, pues, comprender en ambos lados todo el espesor del ganglio, lo que indica que las fibras directas y cruzadas poseen la misma distribución. En cuanto á la corriente destinada al tubérculo cuadrigémino anterior, encierra también fibras directas y cruzadas (gato, conejillo de Indias, rata, etc.), pero el contraste tocante á la cuantía de ambos contingentes nos ha parecido menor que en el cuerpo geniculado. Esto se acentúa sobre todo en los roedores, donde la inmensa mayoría de los tubos ópticos homolaterales van consignados al *nates*, lo que armoniza bien con la teoría.

El modo de terminación de las fibras ópticas se demuestra fácilmente en los mamíferos de pocos días (gato, conejo, perro) apelando al método de Golgi. Fué mi hermano (1) el primero que reveló las arborizaciones libres de dichos conductores, resolviendo así un problema que se había resistido á las pesquisas de Marchi (2) y Tartuferi (3), que ya habían usado el cromato de plata, así como á las de Forel, Monakow, Ganser, Honneger y otros, que se sirvieron de métodos insuficientes. Las arbo-

(1) *Pedro Ramón*: Investigaciones de histología comparada en los centros de la visión de los distintos vertebrados, 1890.

— Investigaciones micrográficas en el encéfalo de los batracios, reptiles, cuerpos geniculados, etc.—Zaragoza, 1891.

(2) *Marchi*: Sulla struttura dei Talami ottici *Rev. Sperimentale di Frenatria*, 1884-1885.

(3) *Tartuferi*: Studio comparativo del tratto ottico e dei corpi geniculati nell'uomo, nelle scimie e nei mamiferi inferiori. Torino, 1881.

rizaciones ópticas fueron confirmadas por nosotros (1), Kölliker (2), Edinger (3) y Van Gehuchten (4). En el gato, donde hemos estudiado la distribución de las fibras ópticas, es preciso distinguir la corriente inferior ó del foco ovoideo, y la corriente superior ó del lóbulo dorsal del cuerpo geniculado.

Las fibras de la *corriente inferior* corren poco trecho á lo largo del cuerpo geniculado, y á diversas alturas se hunden en la substancia gris, trazando una curva y penetrando más ó menos profundamente sin emitir ninguna rama; llegadas á cierto nivel, variable para cada fibra, se descomponen en una rica, complicada y libre arborización terminal que por los cruces, giros y revueltas de sus últimas ramillas, puede compararse á un zarzal. En la figura 575, C, reproducimos estas interesantes arborizaciones tomadas del tálamo del gato de ocho días. Obsérvese que antes de resolverse en el zarzal terminal, la fibra se bifurca ó trifurca, juntándose las arborizaciones parciales de cada rama. Repárese, asimismo, que la ramificación es muy extensa y tupida, y que en ella destacan por claro cuatro, seis ó más huecos ocupados por células multipolares, disposición que prueba una vez más la doctrina de la avalancha de conducción sugerida por nosotros, es

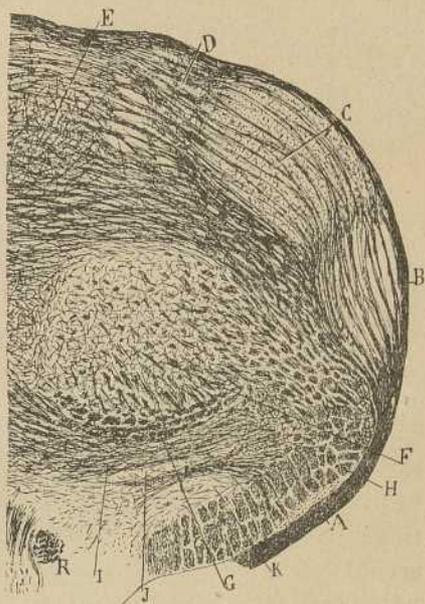


Fig. 573. — Corte frontal del tálamo del conejillo de Indias. (Método de Weigert-Pal). — A, cinta óptica; B, foco inferior del ganglio geniculado externo; C, foco superior del mismo; F, núcleo sensitivo.

decir, que la corriente aportada por un conductor, se transmite á un grupo de células del cuerpo geniculado y sube hasta el cerebro propagada por un fajo de axones. En fin, nótese aún que las susodichas arborizaciones están escalonadas en un doble sentido de arriba á abajo y de dentro á afuera, de suerte que desde la superficie á lo profundo existen

(1) S. Ramón Cajal: Apuntes para el estudio del bulbo, etc., 1894.— Véase sobre todo la traducción alemana de Bressler, en la que se incluyen algunas adiciones sobre el tema. Leipzig, 1896. Libr. de A. Barth.

(2) Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre 6, Aufl, vol. II, p. 585.

(3) Edinger: Nervösen Centralorgane, 5 Aufl., 1898.

(4) Van Gehuchten: Anatomie du système nerveux de l'homme. Vol. I, 1900.

tres ó más series verticales de zarzales terminales. Aunque raras, pueden verse también algunas colaterales nacidas del curso periférico de los tallos, es decir, antes de que éstos se hagan profundos: estas ramificaciones acaban del mismo modo, pero son más largas y pobres en ramillas. En la fig. 574, A, mostramos á pequeños aumentos el conjunto de las arborizaciones ópticas del foco inferior del gato. Adviértase la dis-

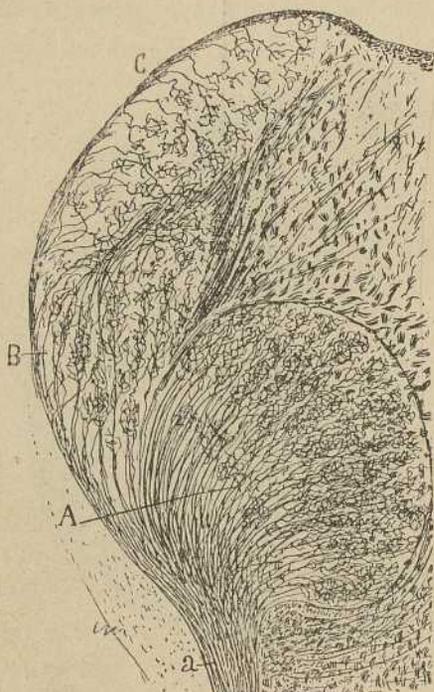


Fig. 574.—Corte frontal del tálamo del gato de pocos días. — A, foco inferior del cuerpo geniculado externo; B y C, foco superior; a, fibras ópticas.

posición estratificada del ganglio que semeja á una retina espesa, y repárese, además, cómo las fibras ópticas que en él penetran divergen en abanico, constituyendo una irradiación de singular elegancia.

Las fibras de la *corriente superior*, en gran parte superficiales, ascienden por la corteza del cuerpo geniculado y, á diferentes alturas del foco dorsal de éste, se terminan por arborizaciones libres menos extensas y regulares que las destinadas al foco inferior (fig. 574, C.). En la región inmediata al lóbulo ó foco esférico (B), las ramificaciones son ascendentes y algo más extensas.

El aspecto de estos dos ganglios varía algo según los cortes del cuerpo geniculado.

Las secciones más posteriores revelan solamente el lóbulo dorsal, que afecta gran volumen, y un plexo sumamente extenso de arborizaciones ópticas. Por debajo de él, según revelan los preparados de Marchi, pasa la gran vía óptica destinada al tubérculo cuadrigémino anterior. Los cortes más anteriores encierran solamente el lóbulo inferior ó foco esférico, que se prolonga cierto trecho hacia adelante en el tálamo: la cinta óptica no aparece ya en las secciones frontales. A estas alturas, las fibras ópticas se muestran, hacia el centro y parte interna del ganglio, seccionadas de través é irradiando en todos sentidos. En cuanto á los cortes intermedios, como el reproducido en la fig. 574, A, presentan el foco esférico en todo su apogeo, simultáneamente con el lóbulo superior, ya muy adelgazado y, el cual, en secciones algo más frontales, constituirá solamente una delgada capa gris provista de arborizaciones ópticas cortas.

En los mamíferos de visión panorámica ó semipanorámica (ratón, rata, conejo, conejillo de Indias, etc.), la disposición es algo diferente. En primer lugar, la inmensa mayoría de los tubos ópticos, tanto de los superficiales, como de los constitutivos de las estrias subyacentes, representan conductores de paso destinados al tubérculo cuadrigémino anterior, según puede notarse en la fig. 576, A, B, que reproduce un pedazo de un corte frontal del tálamo del ratón, y en la fig. 577, D, E, que nos presenta una sección sagital muy lateral. Las fibras ramificadas en ambos lóbulos,

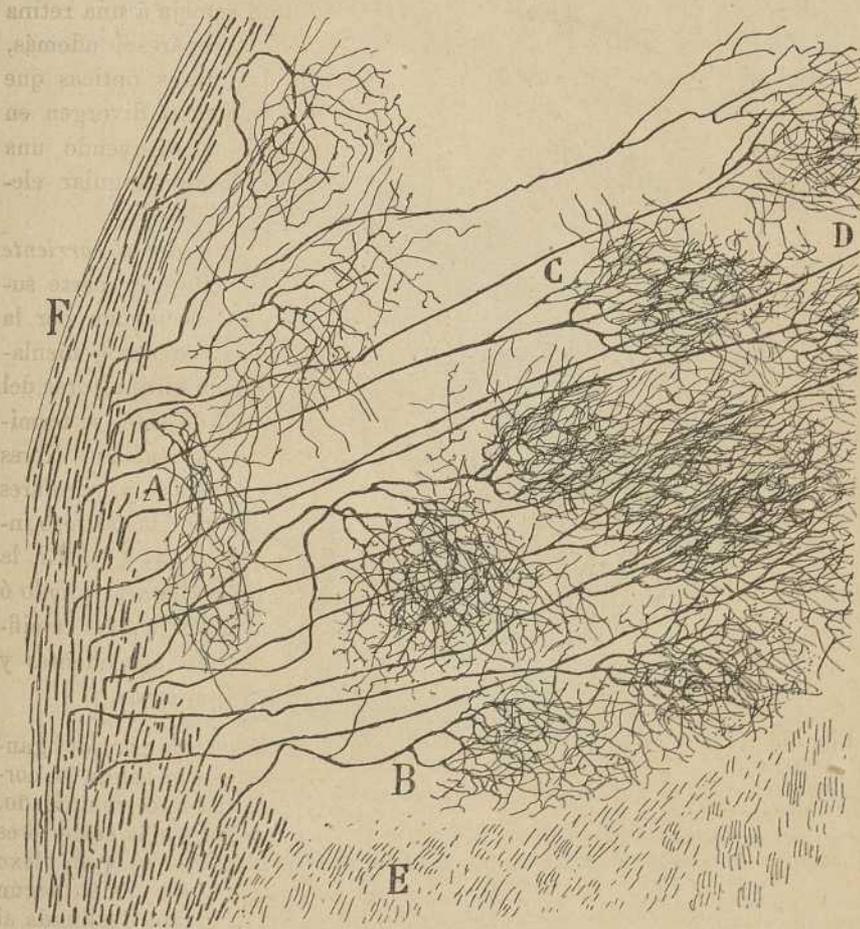


Fig. 575. — Trozo del núcleo inferior del cuerpo geniculado externo del gato.—A, arborizaciones ópticas superficiales; B, C, D, arborizaciones ópticas profundas; E, F, capa superficial de fibras ópticas.

dorsal y ventral, representan en su mayor parte colaterales de fibras de paso; circunstancia muy interesante, porque nos da á entender que, en los roedores, al igual de lo que ocurre, según ha probado mi hermano, en los vertebrados inferiores, las fibras de origen retiniano y portadoras de la corriente indispensable á la proyección de la imagen mental, participan en la construcción de la vía refleja ó bigeminal.

Sin embargo, no faltan tampoco fibras terminales; muchas de ellas se distribuyen en el lóbulo principal ó superior, según se aprecia en la figura 577, *c*; en el lóbulo inferior no hemos hallado hasta hoy (ratón y conejo), sino ramas colaterales engendradoras de un plexo complejo, siempre menos rico y tupido que el del lóbulo dorsal ó superior. Como se ve en la fig. 577, *a*, *b*, muchas fibras de paso emiten dos, tres y más colaterales, unas arborizadas por el lóbulo dorsal, y otras por el ventral.

Células nerviosas. — Cuando con ayuda del método de Nissl, se examinan las células de los dos focos del cuerpo geniculado externo del gato ó del conejo, nótese que son de talla mediana (17 á 18 μ) y muy se-

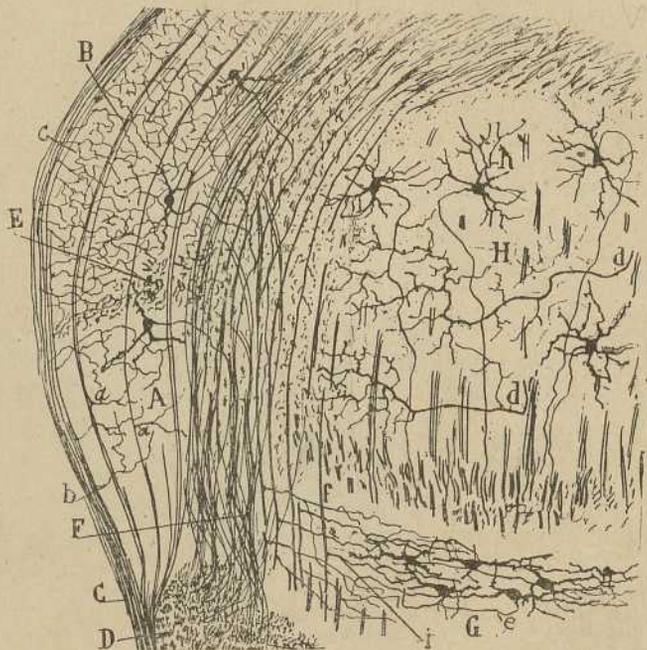


Fig. 576. — Trozo del tálamo del ratón de pocos días. Corte frontal.—A, núcleo inferior del cuerpo geniculado externo; B, núcleo superior de éste; C, cinta óptica; D, pedúnculo cerebral; E, lámina blanca intermedia; F, vía óptica central; H, núcleo sensitivo.

mejantes á la del cuerpo geniculado interno. Las mayores, á que corresponde la citada dimensión, poseen un protoplasma relativamente abundante, sembrado de algunos pocos grumos cromáticos, en su mayoría marginales. Los corpúsculos más pequeños carecen de cromatina protoplásmica ó poseen solamente finísimos granos basiófilos.

En general, las células hallanse diseminadas con irregularidad en medio de un plexo nervioso abundante, según revelan ya los preparados de Weigert, y muy especialmente los de Golgi; pero es bastante frecuente

verlas reunidas en pléyades, dentro de las cuales casi nunca falta algún corpúsculo diminuto.

Impregnadas por el cromato argéntico, afectan estas células, según demostró primeramente mi hermano, figura estrellada y disposición multipolar. Sus expansiones bastante largas y dicotomizadas, divergen en todas direcciones, y aparecen cubiertas de espinas. En el gato, las dendritas son más numerosas y enmarañadas que en el conejo, al cual pertenecen los elementos reproducidos en la fig. 578.

Es preciso distinguir, bajo el aspecto de la forma, las células de la zona marginal ó subóptica y las de la región profunda. Las marginales situadas, ya por debajo de la prolongación de la cinta óptica, ya entre

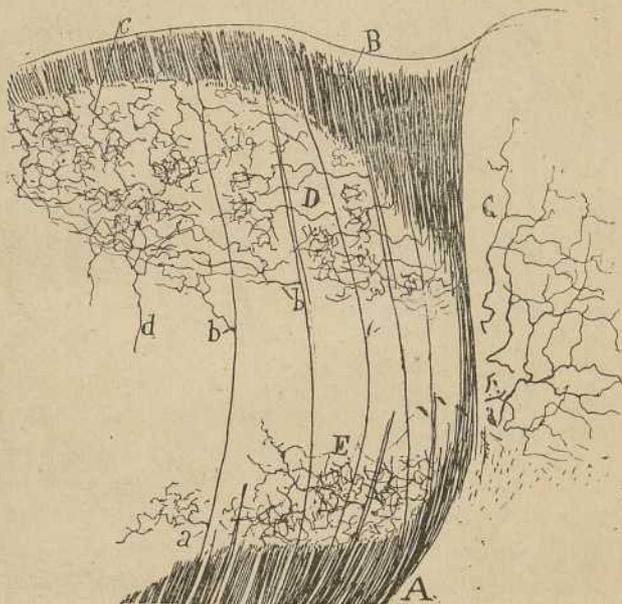


Fig. 577. — Corte sagital muy lateral del tálamo del ratón de quince días.—A, cinta óptica; B, parte superior de ésta destinada al tubérculo cuadrigémino anterior; C, cuerpo geniculado interno; D, foco superior del cuerpo geniculado externo; E, foco inferior; a, colaterales ópticas inferiores; b, colaterales ópticas superiores.

sus haces, forman una ó dos hileras irregulares y discontinuas, y afectan figura en huso ó triangular, cuyas principales dendritas corren paralelas á los fascículos superpuestos de substancia blanca (fig. 578, B). Algunas expansiones marchan también hacia adentro, ramificándose en la zona profunda.

A los corpúsculos profundos pertenecen casi todos los del cuerpo geniculado; estas células viven diseminadas ó agrupadas en pléyades, afectando figura triangular fusiforme ó estrellada. Sus dendritas marchan en todas direcciones, dividiéndose repetidas veces, pero sin llegar á la com-

plicación de ramificaciones de las del cuerpo geniculado interno, según se echará de ver comparando la fig. 578, con la 512.

Axon de las células y radiación de Gratiolet. — El axon suele trazar un gran rodeo en su trayecto inicial, emite, aunque no constantemente, una ó dos colaterales, y después de un itinerario variable, penetra en la zona blanca subyacente al cuerpo geniculado, donde se incorpora á la vía óptica central (fig. 578, *a*). En el gato y conejo es imposible perseguir por entero el trayecto de estos axones; mas en el ratón de pocos días, hemos logrado muchas veces observar (1) que tales conductores, después de asociarse en hacecillos, que caminan por debajo del lóbulo infe-

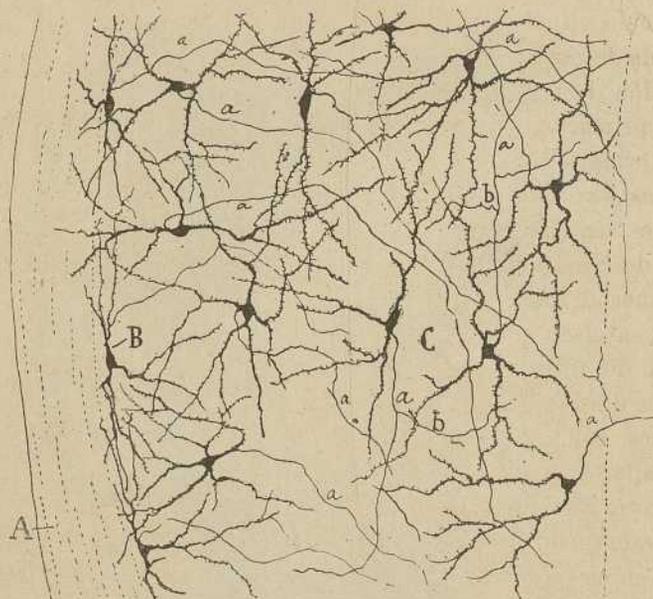


Fig. 578. — Trozo de un corte frontal del cuerpo geniculado externo del conejo de ocho días. — A, capa superficial de fibras ópticas; B, células superficiales; C, células profundas; *a*, axones; *b*, colaterales.

rior, abordan el pedúnculo cerebral, condensándose en una robusta vía triangular emplazada por encima de la motriz, y continuada hacia el cerebro con la llamada *radiación óptica de Gratiolet* ó *vía óptica central*.

En el ratón recién nacido, hemos visto alguna vez que la fibra óptica central, divídese, al abordar la radiación de Gratiolet, en fibra ascendente ó principal, y descendente ó accesoria. Ignoramos el paradero de esta rama descendente, que podría representar una colateral destinada á ramificarse en las porciones posteriores del cuerpo geniculado externo.

(1) *S. R. Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, cerebelo, etc., 1894.

En el hombre, los axones nacidos del cuerpo geniculado y pulvinar, forman un vasto sistema de fibras arciformes, que atravesando las capas periféricas del tálamo de arriba á abajo y de dentro á afuera, se condensan en un haz robusto que se denomina *pedúnculo posterior de las radiaciones contratálamicas, vía óptica central, ó radiación de Gratiolet*. Esta radiación marcha en el hombre horizontalmente hacia atrás, á través de la porción extrema del brazo posterior de la cápsula interna ó *segmento retrolenticular* de Dejérine y se termina, después de pasar por el eje del centro blanco occipital, en la cara interna y punta de este lóbulo del cerebro. Del tálamo proceden también otras muchas radiaciones dirigidas á la corteza; pero sólo la nacida en el cuerpo geniculado externo tiene significación visual y está encargada de poner en comunicación los ganglios ópticos primarios con la corteza occipital.

Células de axon corto.

— Hemos visto ya que el método de Nissl denuncia en el cuerpo geniculado externo, al lado de corpúsculos de talla media, otros más diminutos, diferenciables, sobre todo, en los mamíferos superiores.

Los ensayos de impregna-

ción de estas células en los roedores, no han tenido éxito; pero á fuerza de ensayos en el gato y perro, hemos logrado por fin impregnarlas, aunque sólo en el lóbulo inferior ó foco redondo de estos animales, donde son bastante numerosas (fig. 579). Poseen talla exigua y afectan formas irregulares y variadísimas; sus dendritas descomponense también como las de los corpúsculos homólogos del cuerpo geniculado interno, en penachos filamentosos y espinosos de curso y aspecto muy complicados. En cuanto al axon, que es fino, se resuelve, á no mucha distancia, en una arborización terminal laxa, poco extensa (fig. 579, a).

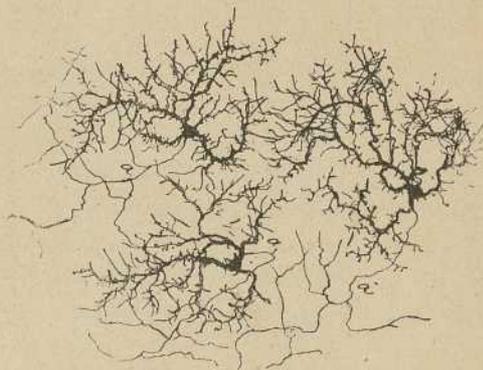


Fig. 579. — Células de axon corto del foco inferior del cuerpo geniculado externo del gato. — a, axones.

Las citadas células de axon corto corresponden acaso á los *elementos intercalados* de Monacow, células supuestas, en virtud de exigencias teóricas, para enlazar en los focos sensoriales las fibras aferentes con las células de axon eferente. Creemos, sin embargo, con Kölliker, que no hacen falta las células intercaladas para transmitir el impulso visual, porque las dendritas y soma de los elementos de axon largo generadores de la radiación de Gratiolet, entran ya en íntimo contacto con las arborizaciones ópticas. Además, tales corpúsculos parecen faltar en los ma-

míferos inferiores. De todos modos, su actividad fisiológica no parece ser esencial al mecanismo visual, sino un perfeccionamiento funcional actualmente indeterminable.

Lámina blanca intermediaria. — Entre los lóbulos superior é inferior del cuerpo geniculado de los roedores, aparece una lámina de tubos medulados longitudinales, cuya robustez crece de atrás á adelante (figura 576, E). Perseguida hacia el cerebro en el ratón y rata, se va colocando de cada vez más superficial, y hemos sorprendido su ingreso en la corona radiante y en el cuerpo estriado.

Sus fibras observadas en los cortes sagitales, emiten colaterales repartidas en el lóbulo superior del cuerpo geniculado, donde acaso se agotan también los tallos de origen. ¿Representan acaso la vía centrifuga ó cor-

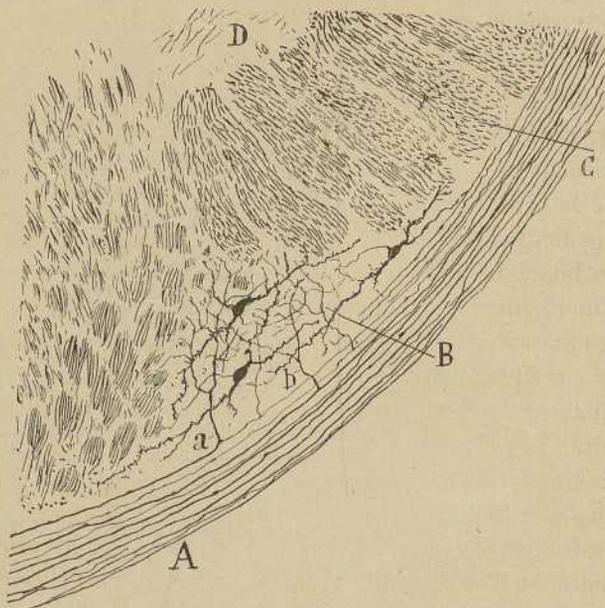


Fig. 580. —Corte frontal de la cinta óptica y pedúnculo cerebral del ratón de ocho días.—A, cinta óptica ; B, foco de la cinta ; a, colateral gruesa ; b, colaterales finas ; C, pedúnculo cerebral ; D, cuerpo de Luys.

tico-talámica del cuerpo geniculado externo? Lo ignoramos; sólo podemos decir, que rarísima vez hemos visto penetrar en dicha lámina medular axones nacidos en dicho cuerpo, y que nuestros esfuerzos para sorprender la entrada en el mencionado ganglio de otros conductores de origen central, han resultado fallidos.

Foco de la cinta óptica. — Examinando cortes frontales del tálamo paralelos á la cinta óptica, hemos observado (ratón y conejo) que algunos conductores, probablemente llegados de la retina, emiten colaterales ramificadas en un foco especial hasta hoy poco ó nada explorado. Yace este ganglio, cuya sección frontal es triangular, en un golfo ofrecido por la cara inferior convexa del pedúnculo cerebral, entre éste y la cinta que lo recubre en gran parte. En algunos puntos, véanse algunas células

correrse hacia arriba, constituyendo una lámina delgadísima que cesa no lejos del borde supero-externo del citado pedúnculo. Los elementos son fusiformes, menudos, con dendritas sobriamente ramificadas y un axon, cuyo trayecto no hemos logrado determinar. Entre estos corpúsculos yace un plexo nervioso formado por la concurrencia y ramificación de las citadas colaterales ópticas, algunas de las cuales es tan gruesa, que puede pasar por terminal de un tubo óptico ascendente (*a*). La mayoría de estas ramas marchan paralelas á la superficie del pedúnculo cerebral, por lo cual aparecen mucho mejor en los cortes tangenciales á esta vía que en los frontales. Las referidas colaterales nos han parecido proceder de todas las regiones de la cinta óptica y señaladamente de la posterior, correspondiente á la comisura de Gudden (fig. 580, B).

El referido ganglio aparece bien teñido en los preparados de Nissl. Su posición en el conejo y conejillo de Indias nos ha parecido algo más superior que en el ratón.

Pulvinar. — Hemos dicho ya que este foco falta ó es rudimentario en los roedores, estando representado en el gato por una área blanca (*estrato zonal*), situada en la parte superior y externa del tálamo. Las células nerviosas de la zona gris subyacente asemejanse morfológicamente á las del cuerpo geniculado externo, y el axon parece marchar igualmente hacia abajo en busca de la vía óptica central. De todos modos, la estructura del pulvinar, que sólo puede estudiarse bien en el hombre y los primates, exige nuevas investigaciones histológicas. Tampoco sabemos cómo se terminan sus fibras ópticas.

El pulvinar no parece contener conductores ópticos destinados á la visión mental. Los clínicos citan varios casos de lesión más ó menos difusa del tálamo óptico, en los cuales, á pesar de estar seriamente comprometido dicho foco, no se produjo hemianopsia. En resumen; de nuestros estudios resulta que los ganglios que reciben fibras ópticas son: el cuerpo geniculado externo y pulvinar, el tubérculo cuadrigémimo anterior, el foco de la cinta óptica, y el núcleo accesorio de la vía óptica bigeminal.

CAPÍTULO XXXIII

CONTINUACIÓN DEL ESTUDIO DEL TÁLAMO

Núcleo sensitivo, terminación del lemnisco interno, células del foco sensitivo y vía sensitiva talámico-cortical. — Núcleos accesorios de este foco ó semilunar anterior y posterior.—Núcleo posterior ó prebigeminal.

Cuando se examina un corte frontal del tálamo que interese el ganglio geniculado externo, adviértese por dentro de este foco, por debajo del núcleo talámico posterior (*núcleo lateral posterior* de Nissl) y por encima de la vía sensitiva, un robusto ganglio de sección ovoidea que se prolonga en sentido dorso-ventral por una gran parte del tálamo. En los alrededores se adelgaza por delante, tocando al gran foco rayado y núcleo dorsal; mientras que por detrás confina con el cuerpo geniculado interno. Semejante masa gris, cuya dimensión guarda cierta relación con el volumen del animal, corresponde al *núcleo lateral* de Kölliker y al *talámico ventral* de Nissl. En él hay que considerar las fibras sensitivas ó aferentes inferiores, las células nerviosas y las fibras centrífugas ó aferentes superiores.

Terminación de la vía sensitiva.—Las series de cortes frontales ó sagitales de este foco talámico (método de Weigert), muestran con entera claridad que el lemnisco interno ó vía sensitiva, después de ensancharse horizontalmente en forma de cinta cóncava, se sitúa inmediatamente por debajo del foco sensitivo, al cual acompaña de atrás á adelante hasta perderse definitivamente. Sobre el modo de terminación de esta importante vía, hemos hablado ya en otro capítulo anterior (fig. 573, G).

Recordemos aquí que, en sentir de Monakow (1) las fibras sensitivas se pierden en el *foco ventral* (nuestro núcleo sensitivo) dictamen á que se adhieren también Mahaim, Dejerine y, recientemente y en virtud de las revelaciones del método de Marchi, Probst (2), Ferrier y Turner (3), Wallenberg (4), Van Gehuchten (5), Dollken, etc. (6); mien-

(1) Monakow: Neue experimentelle Beiträge zur Anatomie des Schleife. *Neurol. Centralbl.*, 1885.

(2) Probst: *Arch. f. Psychiatrie*. Bd. 33, 1900.

(3) Ferrier y Turner: *Phylos. Transactions*. Vol. 185, 1895.

(4) Wallenberg: Secundare sensible Bahuen im Gehirnstamme des Kaninchens & Anat. Anzeiger. núm. 4 u 5, 1900.

(5) Van Gehuchten: La voie centrale des noyaux du cordon posterieur, etc. *Le Neuraxe*. Vol. IV. fasc. 1, 1902.

(6) Dollken: Zur Entwicklung des Scheife und ihrer centralen Verbindung. *Neurol. Centralbl.* n. 2, 1899.

tras que otros sabios como Flechsig, Hösel, Tschermak (1), etc., suponen que dicha vía bifúrcase en el tálamo: un grupo de fibras quedaría interrumpido en el ganglio citado, donde se originaría la tercera neuro-na ascendente ó talámico-cortical; y el otro grupo se remontaría sin detenerse, á través de la cápsula interna, hasta asaltar la corteza motriz del cerebro.

Nuestras investigaciones ejecutadas con el método de Golgi en los pequeños mamíferos, han resuelto definitivamente esta cuestión (2), demos-

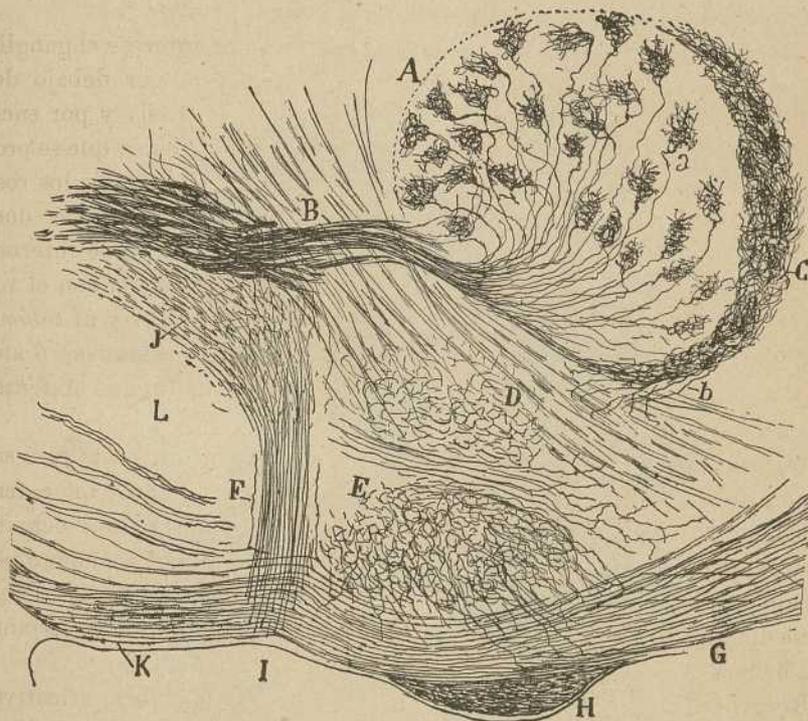


Fig. 581. — Corte sagital de la región talámica inferior y peduncular del ratón de veinte días. La sección es bastante lateral y comprende el eje del pedúnculo cerebral. — A, foco sensitivo del tálamo; B, fascículo sensitivo; C, foco semilunar anterior; D, *Gitterkern* ventral de Nissl; E, ganglio de Luys; F, fascículo de colaterales del pedúnculo; G, pedúnculo; H, *tractus* óptico; I, asta de Ammon; J, campo de Forel donde principalmente se termina el haz de colaterales.

trando que toda la vía sensitiva ó lemnisco acaba en el citado foco ventral, mediante arborizaciones libres en contacto con ciertas células de que brota la vía sensitiva superior ó corriente talámico-cortical. Las comunicaciones accesorias supuestas entre el lemnisco interno y la *comisura poste-*

(1) Tschermak: *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1898. Anat. Abtheil., 1898.

(2) S. R. Cajal: Contribución al estudio de la vía sensitiva central y de la estructura del tálamo óptico. *Rev. trim. microgr.* Tomo V, 1900.

rior (Probst), la *comisura de Meynert* (Tschermak, Dollken), la *zona incerta* y *pedúnculo mamilar* (Wallenberg), el *tubérculo cuadrigémino anterior* (Van Gehuchten), la *substantia nigra* (Tschermak, Dolken), el *cerebelo* (Ferrier y Turner, Mott), etc., no han sido confirmadas por nosotros; y es de advertir que en muchos de nuestros cortes sagitales aparece el lemnisco teñido por entero, y puede seguirse con absoluta claridad desde la altura de la protuberancia al foco ventral talámico.

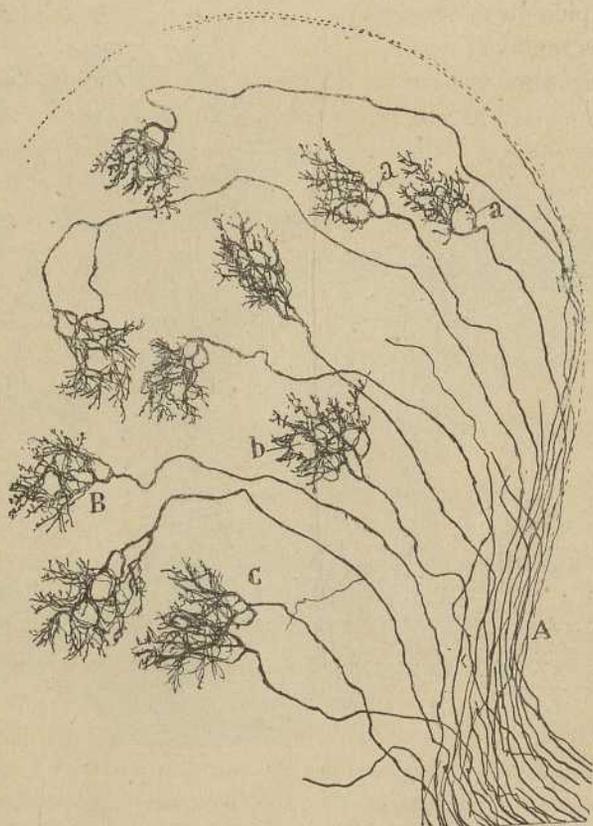


Fig. 582.—Porción del núcleo lateral del tálamo donde terminan las fibras sensitivas. Obj. C. de Zeiss. Ratón de veinticuatro días. Método de Golgi doble. — A, Vía sensitiva; B, arborización terminal de una fibra; C, dos fibras que mezclan sus ramificaciones; a, b, huecos de la arborización. (Sección sagital).

Sólo por debajo y detrás del núcleo rojo emite dicha vía algunas colaterales destinadas á este último ganglio y muy particularmente al foco talámico posterior ó prebigeminal (fig. 586, c). Naturalmente, habiendo nuestras observaciones más precisas recaído en el ratón y conejo, no podríamos excluir en absoluto para el hombre alguna vía sensitiva directa, aunque lo estimamos poco probable.

Los detalles de la terminación del lemnisco aparecen claramente en las figuras 582 y 581, tomadas del ratón de veinticuatro días. Repárese que las fibras sensitivas abordan el ganglio por detrás y abajo, marchan cierto trecho por el espesor de éste, sin emitir colaterales, y, después de describir alguna revuelta, ganan en espesor y se resuelven en una arborización tupida formada por numerosas ramas varicosas muy próximas y prolijamente entrecruzadas. Las últimas ramillas se muestran tan erizadas de apéndices varicosos que cuesta trabajo diferenciarlas. En el espesor del tupido plexo aparecen tres ó cuatro vacíos redondeados, ocupados por otras tantas neuronas de axon largo. En ocasiones obsérvase un nido grande y otros medianos y pequeños.

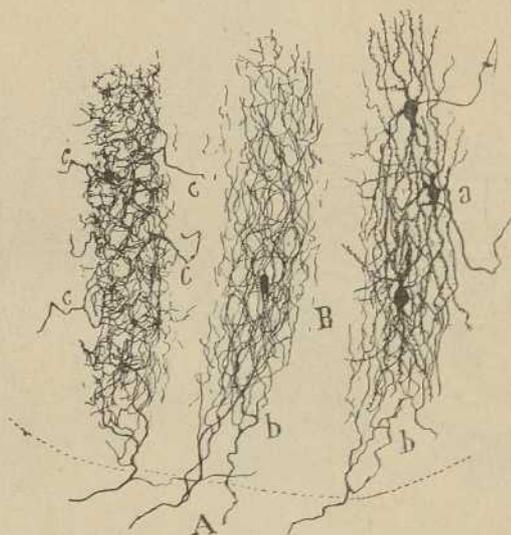


Fig. 583. — Trozo de un corte horizontal del núcleo sensitivo del ratón de veinte días.—B, foco sensitivo ; A, núcleo semilunar anterior ; a, racimos de células ; b, fibras centrifugas ; c, series de arborizaciones sensitivas.

Las citadas arborizaciones guardan un cierto orden en su colocación; así, los tubos más dorsales del lemnisco se terminan en las porciones posteriores del ganglio, en tanto que los ventrales disponen sus ramificaciones en series sucesivas más frontalmente emplazadas.

Si en vez de observar las susodichas arborizaciones sensitivas en el ratón ó rata de veinte á veinticuatro días, lo hacemos en animales recién nacidos, el plexo terminal aparecerá mucho menos característico y expresivo, conteniendo ramas finas escasas y varicosas, extendidas por un perímetro mayor que en el animal de más edad.

En el conejo y en el gato, el plexo terminal es más extenso y flojo, conteniendo mayor caudal de nidos (fig. 585, F) pericelulares. Como es na-

tural, el tamaño del ganglio no permite establecer con la facilidad que en el ratón, la continuidad de las fibras sensitivas con la corriente lemniscal situada por debajo.

Fibras aferentes de origen cerebral.— Diversos autores, inducidos por los resultados de la experimentación anatomopatológica, han supuesto la existencia en el tálamo de fibras centrífugas procedentes del cerebro; así, Held y Kölliker las admiten, aunque sin dar la prueba de su realidad. Nosotros, después de algunos ensayos infructuosos, las hemos reconocido al fin con entera evidencia en el ratón, conejo y gato, según atestiguan las figuras 585, G y 588, e.

Ya en los cortes frontales del tálamo del ratón de pocos días se las halla constantemente, proviniendo de los haces de sustancia blanca que

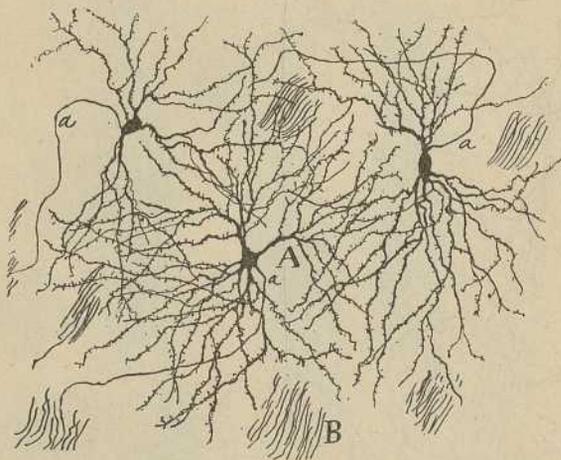


Fig. 584.—Células nerviosas del foco sensitivo del conejo.—A, células; B, haces sagitales de sustancia blanca donde se incorporan los axones.

cruzan el ganglio en sentido sagital ú oblicuo, y terminándose, tras de torcer y marchar cierto trecho más ó menos horizontalmente, á favor de una arborización de ramos gruesos, y tan extensos que abarcan una gran parte del foco. Pero la continuidad de tales fibras con la corona radiante y, por tanto, la demostración de su origen cerebral, sólo es posible en los cortes talámicos, ya sagitales, como el de la fig. 590, b, ya horizontales, como el de la fig. 588, e. En tales secciones, nada es más fácil que remontar el tallo formador de las citadas arborizaciones, á través de los focos semilunar anterior y rayado, hasta el mismo cuerpo estriado.

En los animales de pocos días, la arborización terminal centrífuga es difusa y sin forma bien acusada, como se advierte no sólo en el ratón (figura 590, b), sino en el gato (fig. 585, G); pero cuando los cortes, que deben ser horizontales, provienen del ratón ó conejo de veinte ó más días,

échase de ver que dichas ramificaciones constituyen plexos lineales y curvilíneos orientados en sentido oblicuo de fuera á adentro y de atrás á adelante. Estos plexos, donde concurren también series arciformes de ramificaciones sensitivas, constituyen á modo de cartuchos celulares, cada uno de los cuales puede alojar un gran número de elementos. Aunque hay variantes, la fibra cortico-talámica suele abordar el cartucho plexiforme por el cabo antero-externo de éste, mientras que los tubos sensitivos penetran por el resto de su extensión, y de preferencia por el cabo posterior (fig. 583, *b*, *c*).

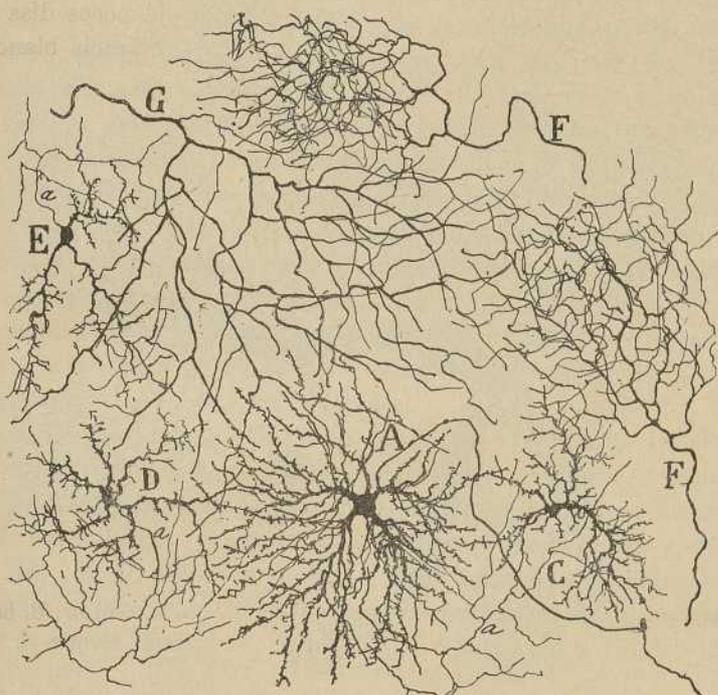


Fig. 585. — Trozo de un corte frontal del foco sensitivo del gato de pocos días.—A, célula de axon largo; C, D, E, corpúsculos de axon corto; F, fibras sensitivas; G, fibras centrifugas ó cerebrales.

Células nerviosas.—Un examen somero con el método de Nissl, acreditada en el foco sensitivo la existencia de corpúsculos en un todo semejantes á los de los ganglios geniculados internos. Afectan figura estrellada, poseen talla mediana (de 20 á 22 μ) y contienen un protoplasma pálido, sembrado de escasos grumos cromáticos. En el gato véense con claridad, además de las células medianas, otras más pequeñas (de 14 á 12 μ), diseminadas por todo el foco. Tampoco en el conejo faltan, aunque son mucho menos numerosas y de protoplasma más pálido.

El método del cromato argéntico, al paso que dibuja mejor la morfo-

logía celular, revela dos clases de corpúsculos nerviosos : células de axon largo y células de axon corto.

Células de axon largo.—Confirmando la asección de Nissl (1), afirma Kölliker (2) que en este foco habitan de preferencia voluminosos elementos multipolares, los cuales, por la disposición de sus dendritas se

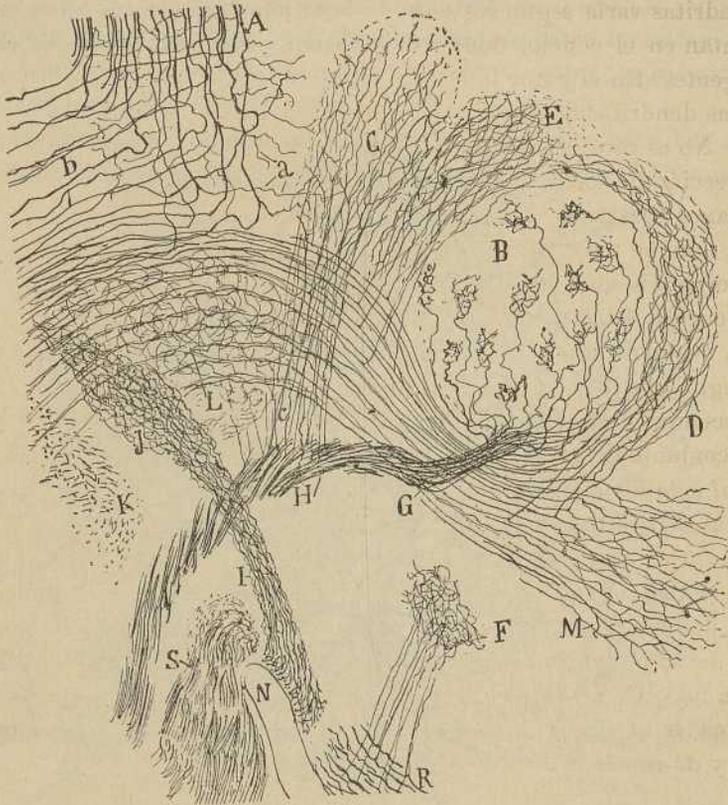


Fig. 586.—Corte sagital lateral del tálamo y parte del mesencéfalo del ratón de ocho días.—A, comisura posterior ; B, foco sensitivo del tálamo ; C, foco talámico posterior ; D y E, núcleos accesorios del foco sensitivo ; F, núcleo especial subtalámico ; G, lemnisco interno ; H, porción de éste de donde brotan colaterales ; I, *tractus peduncularis transversus* ; J, foco de terminación de éste ; L, núcleo rojo ; S, vía piramidal.

clasifican en dos categorías : los elementos de numerosas, cortas y enredadas dendritas (las *Buschzellen* ó células de *zarzal*), y los corpúsculos estrellados de largas y poco ramificadas expansiones. El axon, que pue-

(1) Nissl : *Tageblatt. der 62 Versaml. deutsch. Natur. u. Aertz. Heidelberg. 1889* á 1890.

(2) Kölliker : *Lehrbuch der Gewebelehre. 6 Aufl., p. 595 y siguientes.*

de emitir colaterales, penetraría en los haces de la corona radiante, según parece haber sido observado por Held (1).

En las figs. 584 y 585, A, presentamos nosotros algunas células del foco que nos ocupa, todas pertenecientes á un mismo tipo: al de los corpúsculos con numerosas dendritas, arregladas en haces ó penachos semejantes á los descritos en el cuerpo geniculado interno. El número de dendritas varía según los mamíferos estudiados; escasas en el ratón, aumentan en el conejo, donde se reúnen en dos, tres ó más hacecillos divergentes. En el gato, tales haces son todavía más ricos (fig. 185, A), pero las dendritas de que constan, nos han parecido más cortas y enredadas. No es raro ver que los principales haces protoplásmicos marchan en dirección de los cartuchos nerviosos más atrás descritos (fig. 583, a).

El axon, bastante espeso, suele trazar un recodo en su trayecto inicial, emite, aunque muy rara vez, una, dos ó más colaterales, y, finalmente, se incorpora á uno de los haces radiados que cruzan el foco é ingresan en el cuerpo estriado. Los cortes sagitales algo oblíquos del tálamo del ratón, nos han permitido seguir en varios casos los citados axones, desde el ganglio sensitivo hasta la corona radiante, donde se entremezclan con los fascículos de la vía sensitiva.

El conjunto de estos axones constituye la *gran vía sensitiva superior central ó talámico-cortical*, de cuyo modo de terminación en la corteza cerebral motriz trataremos más adelante.

Células de axon corto.—Hasta ahora sólo las hemos visto en el gato, donde son abundantísimas. Afectan formas muy variadas y, á semejanza de las del cuerpo geniculado externo, son más pequeñas que los corpúsculos de axon largo, y poseen dendritas muy arborizadas y vellosas (figura 585, C, D, E). Con todo, no faltan elementos de largas y poco ramificadas expansiones. El axon engendra una arborización no muy extensa y de ramas laxas.

FOCO SEMILUNAR Ó ACCESORIO ANTERIOR DEL NÚCLEO SENSITIVO

En los cortes sagitales del tálamo, coloreados por el método de Golgi, se presenta por delante del foco sensitivo un casquete gris de sección vertical semilunar, cuyas especiales propiedades le hacen acreedor á una descripción aparte. En realidad, la forma semilunar de este foco sólo aparece en las secciones sagitales, en las cuales se le ve acomodarse estrechamente á la convexidad anterior del núcleo sensitivo (fig. 586, D); en los cortes horizontales constituye un área triangular, cuyo lado antero-externo confronta con el foco rayado, el posterior con el núcleo sensitivo, y el interno con el núcleo dorsal del tálamo. El borde postero-

(1) Held: Beitrage zur feineren Anatomie der Kleinhirns und des Hirnstammen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil, 1893.

interno corre por la cara interna del núcleo sensitivo hasta tocar al ganglio accesorio posterior (fig. 587, F).

El núcleo semilunar tiene que estudiar las fibras aferentes inferiores, las centrífugas ó superiores y las células nerviosas.

Fibras aferentes.—En un principio habíamos creído que el foco semilunar recibía también algunas fibras del lemnisco; pero estudios más detenidos nos han convencido de que las fibras aferentes provienen en realidad de la gran corriente sagital situada por debajo del núcleo sensitivo. En esta corriente que, para evitar prejuicios de origen designaremos *lámina blanca central del tálamo*, ingresa la continuación de la vía central sensitiva del trigémino, según se advierte con toda claridad en los

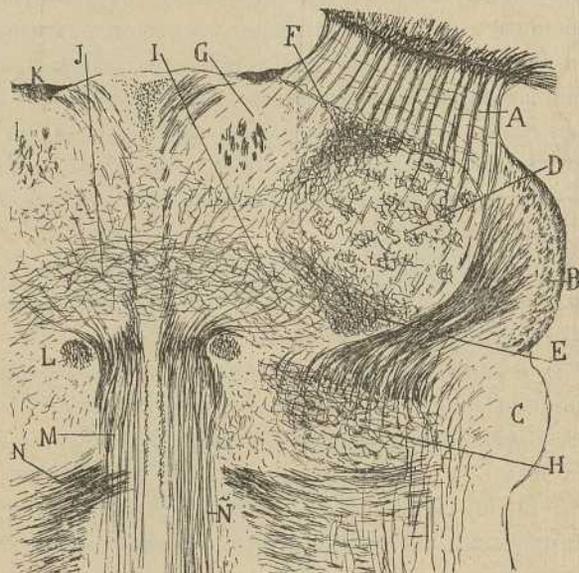


Fig. 587. — Corte horizontal del tálamo del ratón de veinte días. — A, foco rayado; B cuerpo geniculado externo; C, cuerpo geniculado interno; D, núcleo sensitivo; E, F, focos semilunares anterior y posterior; H, foco posterior; G, núcleo dorsal con el haz de Vicq d'Azyr; K, estria talámica; I, foco mediano; L, fascículo de Meynert; N, comisura posterior.

cortes sagitales del encéfalo del ratón; pero á ella se agregan también conductores de la substancia reticular de la protuberancia y cerebro medio, la prolongación anterior del pedúnculo cerebeloso, y la continuación de algunas fibras del fascículo longitudinal posterior. Precisamente tamaña complejidad estructural de la citada lámina blanca constituye un gran obstáculo para la determinación de la significación fisiológica de los conductores aferentes destinados á los focos accesorios.

Sea como quiera, la gran corriente talámica central suministra, al pasar por debajo del foco semilunar, una infinidad de fibras que abordan

el cabo inferior de éste y suben flexuosas hasta lo alto, descomponiéndose en largas y complicadísimas arborizaciones, dentro de las cuales se divide el hueco de muchas células nerviosas. Conforme se nota en la figura 586, D, estas fibras aferentes son de dos especies: tubos *terminales*, que se desprenden de la lámina central para remontarse y ramificarse en el espesor del foco, y ramas *colaterales*, nacidas en ángulo recto del trayecto de fibras que acaban en un foco más anterior y ventral.

Fibras centrifugas.—Son robustísimas, acaso las más recias que existan en el tálamo, y muy abundantes. Para observar bien su origen y ter-

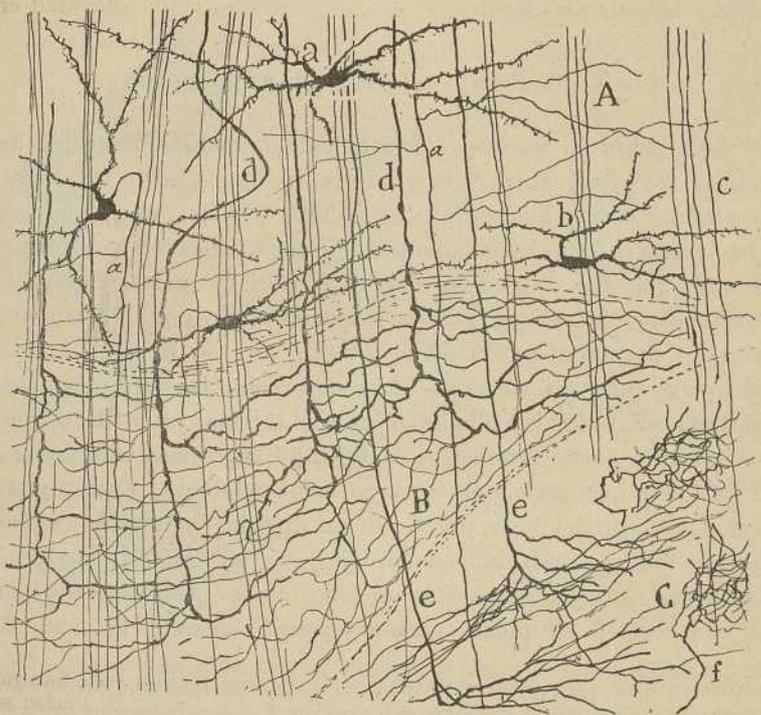


Fig. 588.—Corte horizontal del tálamo (el mismo de la figura precedente, pero muy aumentado). — A, pedazo del foco rayado; B, núcleo semilunar anterior con sus colosales fibras centrifugas; C, foco sensitivo; d, fibras centrifugas para el semilunar; e, otras para el núcleo sensitivo; f, fibras del lemnisco interno.

minación, es preciso estudiarlas en los cortes horizontales del tálamo del ratón ó conejo, que comprendan á un tiempo, con el foco rayado, el semilunar y el sensitivo (fig. 588, d). En estos preparados se advierte que descienden del cuerpo estriado, ya sueltas, ya incorporadas á los haces de la corona radiante; cruzan, á veces después de alguna revuelta, el foco rayado, y en cuanto abordan el núcleo semilunar, se descomponen en una robusta y extensísima arborización, cuyas ramas son en gran parte ho-

rizontales y transversales. En la fig. 588, *e* aparecen, además, otras fibras recias, aunque no tanto como las precedentes, las cuales atraviesan el foco semilunar y engendran arborizaciones horizontales en el ganglio sensitivo; tales conductores no son otros que las fibras centrífugas de este foco, que parecen ser totalmente independientes de las destinadas al semilunar.

Células. — Son estrelladas ó fusiformes y ostentan numerosas dendritas vellosas, complicadamente ramificadas y extendidas de preferencia en sentido vertical. El axon presenta un curso tan complejo que no hemos logrado determinar su paradero, aunque sea de presumir su incorporación á la corona radiante.

FOCO ACCESORIO Ó SEMILUNAR POSTERIOR

Así designamos un territorio gris situado inmediatamente por detrás del núcleo sensitivo, entre éste y el foco talámico posterior. Según se muestra en los cortes horizontales (fig. 587, E), este núcleo es más espeso hacia afuera que hacia adentro, en cuya dirección se prolonga en delgada ala que toca ó se acerca mucho á la arista caudal del ganglio semilunar. Posee esta masa gris fibras aferentes inferiores, fibras aferentes superiores y corpúsculos nerviosos.

Fibras aferentes inferiores. — Proceden, como las del núcleo semilunar anterior, de la lámina blanca central del tálamo, y son en su inmensa mayoría, según puede notarse en la fig. 586, E, ramas colaterales brotadas de fibras que prosiguen su curso hacia adelante. Estas ramas ascienden á lo largo del foco, divídense en ángulos agudos y engendran entre las células arborizaciones complejas que, en unión de las formadas por las fibras centrífugas, prestan al foco, en las preparaciones bien teñidas, el aspecto de un plexo cerrado y complicadísimo (fig. 586, E).

Es muy posible que estas colaterales, así como las del foco semilunar anterior, procedan de la vía central sensitiva del trigémino, que constituye acaso en el ratón el principal contingente de la lámina medular talámica citada (lámina *medular interna* de los autores). Semejante opinión armoniza con el parecer de Van Gehuchten (1), que ha visto en los preparados de Marchi perderse una buena parte de las fibras de la vía central del quinto par en una región próxima al cabo posterior del foco sensitivo (ventral de este autor), región correspondiente sin duda á nuestro ganglio semilunar posterior, y con las investigaciones más anteriores aún de Wallenberg (2), quien vió perderse la porción más alta de dicha vía, después de haber dado fibras á la comisura posterior, en la lámina medu-

(1) V. *Gehuchten*: Recherches sur les voies centrales. La voie centrale du Trijumeau. *Le Neuraxé*. Vol. III, fasc. 3, 1902.

(2) A. *Wallenberg*: Secundäre sensible Bahnen un Gehirnstamme des Kaninchens, & *Anat. Anzeiger*, n° 4 u. 5, 1900.

lar interna. Pero no apareciendo en los preparados de Marchi las colaterales, ni la arborización terminal, ni Wallenberg ni Van Gehuchten han podido precisar la terminación de la vía trigeminal. Algunas gotas grasientas que en los dibujos de Van Gehuchten se ven marchar hacia adelante, por debajo del foco sensitivo, podrían representar los contingentes destinados al foco semilunar anterior. De todos modos, y sea lo que quiera de esta nuestra interpretación, es lo cierto, según resulta de los trabajos de los citados sabios, que la vía central del quinto par no se prolonga hasta el cerebro.

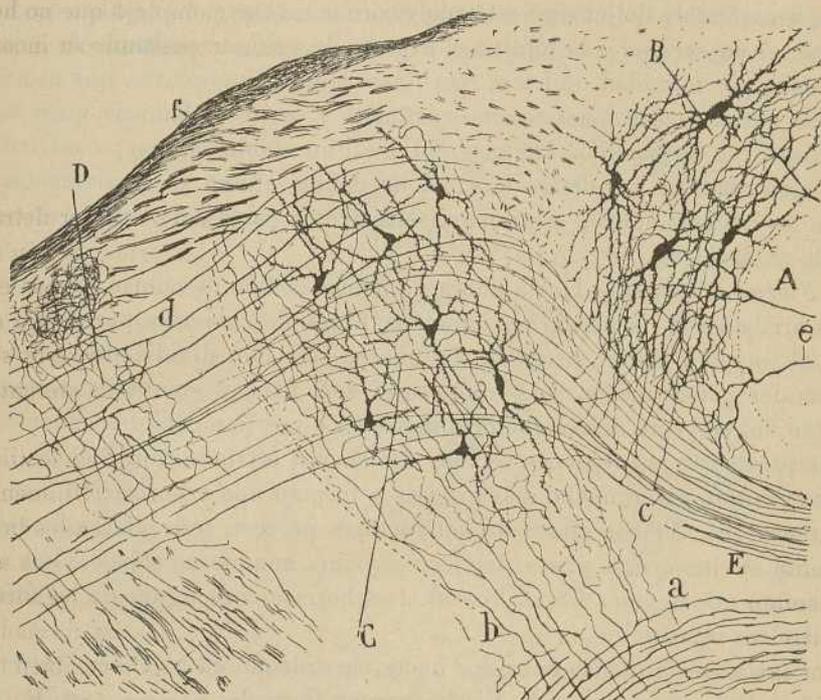


Fig. 589. — Corte sagital del tálamo del ratón de diecinueve días. Porción posterior vecina del tubérculo cuadrigémino anterior.—A, cabo posterior del foco sensitivo; B, núcleo semilunar posterior; C, foco posterior ó prebigeminal; D, foco de la vía óptica bigeminal; E, lámina blanca central del tálamo; a, lemnisco interno; b, colaterales para el núcleo posterior; c, colaterales de la lámina blanca para el núcleo semilunar posterior; d, vía óptica centrifuga; e, fibras centrifugas del foco semilunar posterior; f, fibras ópticas destinadas al tubérculo cuadrigémino.

Fibras de origen cerebral.—Son espesas y numerosas, y penetran en el ganglio por delante, después de haber cruzado el foco sensitivo, de cuyos haces sagitales se desprenden. Como se aprecia en la fig. 589, e, tales conductores se resuelven en una laxa arborización de fibras robustas, cuyas ramas flexuosas alcanzan gran longitud y marchan de preferencia en sentido vertical.

Células.—Afectan talla regular, figura estrellada ó en huso y dendritas largas, abundantes, vellosas y muy ramificadas. El axon, que no fué

nunca suficientemente perseguido y traza grandes revueltas, parece dirigirse hacia adelante, ingresando en los haces sagitales de substancia blanca que van al cerebro (fig. 589, B).

FOCO RAYADO

Con este nombre designamos el *Gitterkern* dorsal de Nissl, grueso y ancho casquete que rodea por delante y afuera una buena parte del tálamo, separándolo del cuerpo estriado y corona radiante. El nombre de *rayado*, ó de *enrejado*, lo motiva el aspecto de celosía resultante de estar cruzado por infinidad de haces rectilíneos y algo divergentes, que no son otros que las radiaciones talamo-corticales y cortico-talámicas, para las cuales sirve de camino. Delante del ganglio reside el cuerpo estriado (núcleo caudal); por detrás confina, de dentro afuera y sucesivamente, con los núcleos dorsal, semilunar, sensitivo, y parte del cuerpo geniculado externo (fig. 587, A).

Fibras aferentes.—Hasta ahora no hemos podido descubrir conductores arribados de la periferia; todas las fibras descubiertas por nosotros en el conejo y ratón, proceden del cuerpo estriado, dividiéndose en colaterales y terminales. Las *colaterales* son finas y emanan en ángulo recto del trayecto de conductores motores, ó por lo menos descendentes, que pasan por las regiones vecinas del cuerpo estriado (fig. 590, E, f); las *terminales* son mucho más gruesas y forman una arborización laxa y extensa (e). Ambas clases de conductores parecen terminar exclusivamente en las masas grises del foco rayado, aunque no cabe excluir en absoluto que algunas fibras provean de arborizaciones alguno de los focos talámicos inmediatos.

Células.—Situadas entre los haces, se ordenan en pléyades lineales, que en las preparaciones de Nissl aparecen formadas por corpúsculos relativamente voluminosos, fusiformes ó triangulares, provistos de un protoplasma bastante rico en cromatina, y de dendritas en gran parte transversales á los haces de paso.

El método del cromato de plata dibuja bien estas expansiones que son largas, sobriamente divididas y vellosas (fig. 588, a). Las células fronterizas al foco semilunar y sensitivo, afectan constantemente forma de huso y ostentan gruesas dendritas transversalmente orientadas (b).

Un resultado interesante é imprevisto han dado nuestras recientes observaciones en este ganglio (conejo, ratón); el axon de dichas células, bastante grueso, después de trazar algún recodo y de emitir dos ó tres largas colaterales ramificadas en el foco, tuerce resueltamente hacia atrás y abajo é ingresa en los haces que cruzan sagitalmente los núcleos sensitivo y semilunar. *El foco rayado representa, por lo tanto, una estación centrífuga*, análoga quizás al cuerpo estriado, puesto que sus células en-

vían el cilindro-eje, no al cerebro, sino á la periferia, rematando en focos todavía ignorados. No podemos, empero, excluir la ausencia de células cuyo axon se comporte de otra manera (fig. 588).

NÚCLEO TALÁMICO POSTERIOR Ó FOCO PREBIGEMINAL (NÚCLEO POSTERIOR LATERAL DE NISSL POSTERIOR DE KÖLLIKER, ETC.).

Cuando se examina un corte horizontal del tálamo (fig. 587, H), adviértese delante del tubérculo cuadrigémimo anterior, por detrás del foco accesorio posterior y núcleo mediano ó intermediario, una masa gris ovoi-

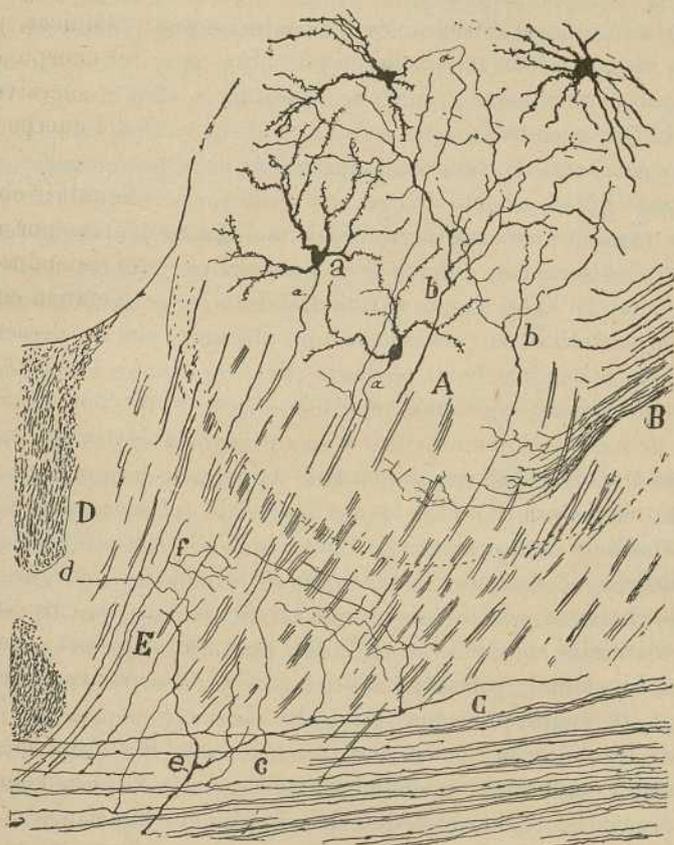


Fig. 590. — Trozo de un corte sagital del tálamo del raton de quince dias. —A, foco sensitivo ; B, terminación del lemnisco interno ; C, fibras más altas del pedúnculo cerebral ; E, foco rayado ; c, e, fibras nacidas del pedúnculo para este foco.

dea de contornos indecisos, cuyo eje mayor es transversal y algo inclinado hacia adelante y adentro. Multitud de fascículos de substancia blanca le cruzan de delante á atrás, y señaladamente en sus porciones profundas. Sus conexiones superior é inferior aparecen en los cortes sagitales

(figura 589, C). Confronta arriba con el macizo de fibras ópticas destinado al tubérculo cuadrigémimo posterior; su cabo inferior adelgazado se prolonga hasta cerca del lemnisco interno. En fin, hacia atrás, según se advierte en la fig. 589, D, se aproxima á un foco prolongado y superficial, ya descrito, *núcleo de la vía óptica bigeminal*.

Fibras aferentes. — Las que mejor hemos logrado seguir en los pequeños mamíferos proceden, según se advierte en la fig. 589, *b* y 586, *c*, del lemnisco ó vía sensitiva central, antes de perderse ésta en el gran foco sensitivo. Estas ramas, que representan colaterales y, á veces, ramos de bifurcación del lemnisco, ascienden oblicuamente hacia arriba y atrás, penetrando por el cabo profundo del ganglio, en el cual se descomponen en larguísimas y flojas arborizaciones terminales (fig. 589, *b*).

Hemos visto también arborizaciones de fibras muy robustas, cuyo origen no pudo determinarse; quizás representan la terminación de tubos centrífugos ó cortico-talámicos.

Células nerviosas. — Hémoslas impregnado en el gato, conejo y ratón. Preséntanse bajo el aspecto de cuerpos fusiformes, triangulares ó estrellados, de tamaño mediano, cuyas dendritas, no muy abundantes, marchan en todos sentidos, aunque con marcada preferencia á orientarse verticalmente. El axon adopta diversidad de direcciones, trazando recodos que imposibilitan su persecución; no obstante, nos ha parecido que su tendencia es caminar hacia adelante para ingresar en los haces curvilíneos que atraviesan sagittalmente el foco (fig. 589, C).

Haces de paso. — Son numerosos y en su mayoría sagitales y oblicuos de delante á atrás y de fuera á adentro. Aunque no hemos logrado puntualizar la naturaleza de todos los fascículos de tránsito, podemos afirmar la existencia de dos especies: haces de la vía centrífuga del tubérculo cuadrigémimo anterior, la cual pasa de preferencia por lo alto del foco y se distingue por lo robusto de las fibras, algunas de las cuales emiten colaterales, según se ve en la fig. fig. 589, *d*, para el núcleo de la vía óptica bigeminal, y fascículos productores de la lámina central del tálamo, de los cuales proceden colaterales ascendentes para el foco accesorio posterior del gran núcleo sensitivo (fig. 589, E). Estos haces, que se concentran conforme descienden y avanzan hacia la parte anterior del tálamo, cruzan las regiones mêmias del ganglio que nos ocupa.

CAPITULO XXXIII

CONTINUACIÓN DEL TÁLAMO

Núcleos de la fila interna. — Ganglio angular ó de gruesas células. — Foco dorsal. — Terminación en éste del cordón de Vicq d'Azyr. — Ganglio de la habénula. — Foco mediano. — Focos comisurales ó del rafe. — Núcleo enano ó de la *stria thalami*, etc.

Las pléyades grises de la fila talámica interna no constituyen una línea rigurosa, sino un conjunto prolongado de focos, más ó menos próximos á la línea media, y escalonados con irregularidad de arriba á abajo y de dentro á afuera. En esta faja de acúmulos grises, los más externos son el foco mediano, el de grandes células y el dorsal, y los más internos el ganglio de la habénula y los comisurales.

GANGLIO ANGULAR Ó DE GRANDES CÉLULAS

En las secciones horizontales muy superiores del tálamo que comprendan el foco de la habénula y el cabo alto del núcleo sensitivo (fig. 592), se observa por fuera de la estría talámica un ganglio ó sección irregularmente triangular que abulta en el cabo talámico ventral, precisamente en el ángulo obtuso formado por la cara superior del entrecerebro, al continuarse con la anterior. Esta posición, así como la figura y conexiones del foco, aparecen muy bien en los cortes sagitales centrales que interesan el borde externo de la *stria thalami*. En la fig. 593, A, que reproduce una de estas secciones del tálamo del ratón, adviértese que el citado ganglio reside por encima del foco dorsal, detrás y debajo de la *stria thalami*. Por delante confina con el ventrículo lateral, que lo separa del asta de Ammon y arranque de la fimbria.

En los preparados de Nissl del conejo, las células del ganglio angular (foco *lateral anterior* de Nissl, parte superior del *núcleo dorsal* de Kölliker) destacan por su volumen de todas las demás del tálamo, oscilando entre 24 y 30 μ . Su protoplasma, bastante abundante, aloja numerosos grumos cromáticos de mediano espesor. Entre los somas celulares repárase un plexo intersticial tupido.

El método de Golgi, aplicado primeramente por nosotros, es mucho

más explícito, habiéndonos permitido diferenciar las siguientes partes: fibras aferentes inferiores, fibras aferentes externas, y las células nerviosas.

Fibras aferentes inferiores.— Proceden de una corteza de substancia blanca que, estudiada en series de cortes, parece continuarse hacia adentro con el fascículo de Vicq d'Azyr ó cordón mamilo-talámico. Esta continuación se reconoce también en los cortes sagitales internos (figura 591, a), donde se aprecia que las fibras destinadas al foco angular

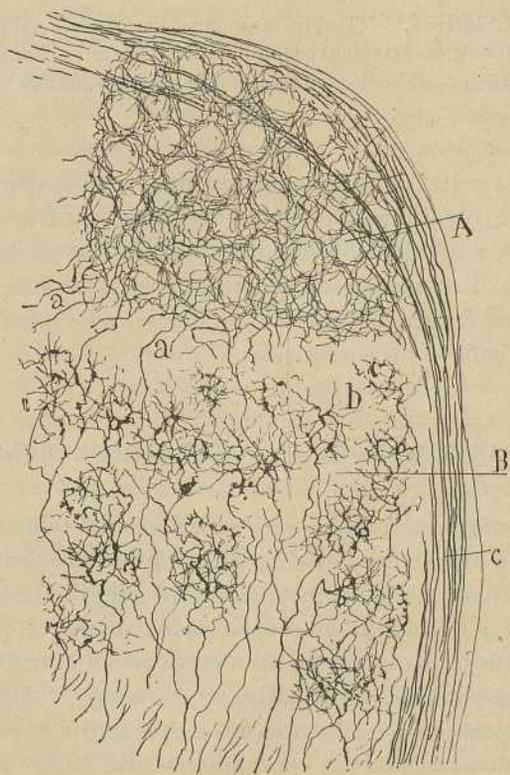


Fig. 591. — Corte sagital de la porción anterior del tálamo del ratón de veinticuatro días. La sección pasa no lejos de la línea media. — A, foco angular ó de grandes células; B, núcleo dorsal; c, *stria thalami*; b, arborizaciones musgosas del haz de Vicq d'Azyr.

atravesan antes el ganglio dorsal, penetrando en aquél por dentro y abajo. Una vez dentro del ganglio, cada una de estas fibras se descompone en una arborización extensa y laxa, difundida exclusivamente por la citada masa gris y modelada en nidos pericelulares, bien perceptibles en los animales de veinte á treinta días (fig. 591, A).

Fibras centrifugas ó aferentes superiores.— Según se aprecia en la figura 592, a, los cortes horizontales del núcleo angular, presentan cier-

tas fibras espesas mucho más robustas que las precedentes, las cuales parecen llegar del ganglio rayado y, por consiguiente, del cerebro. Semejantes conductores asaltan el foco gris que nos ocupa por su lado externo, y se resuelven inmediatamente en un plexo complejo que se añade al formado por los contingentes del cordón de Vieq d'Azyr.

El ganglio angular es atravesado de abajo á arriba por varios haces desprendidos de la *stria thalami*, según aparece claramente en la figura 591; pero estas fibras no establecen ninguna conexión con dicho foco, al cual no dan colateral ninguna.

Células. — Voluminosas, según dejamos consignado, afectan disposición multipolar con dendritas recias, largas, vellosas, onduladas y complicadamente ramificadas (fig. 592, *b*), dentro del territorio gangliónico. Los corpúsculos más superficiales pueden tener, conforme se echa de ver en la fig. 593, A, forma de huso con dendritas paralelas á los haces de

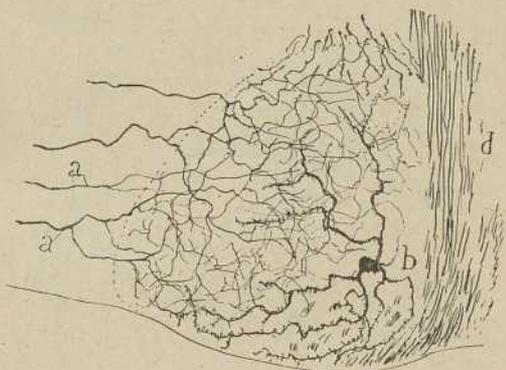


Fig. 592.—Ganglio angular examinado en un corte horizontal del tálamo.—*a*, fibras centrifugas llegadas por fuera; *b*, célula de este foco; *d*, *stria thalami*.

la *stria*. El axon, bastante robusto, traza un curso irregular dentro del foco y marcha hacia afuera, ingresando en un haz arciforme, al parecer penetrante en la corona radiante; sin embargo, no lo hemos seguido bastante para asegurarnos bien de su paradero. A veces emite en su curso inicial varias colaterales distribuídas entre las células congéneres (figura 593, *a*).

GANGLIO DORSAL

Este foco, ovoideo y algo prolongado de atrás á adelante, constituye uno de los más importantes y mejor diferenciados del tálamo, cuya porción antero-interna ocupa. Los cortes sagitales que pasan por el foco externo de la habénula presentan su prolongación interna ó, mejor, la extremidad interna de su lóbulo medio, con la entrada del cordón mamilo-

talámico ó de Vicq d'Azyr. Pero son más expresivos los cortes que pasan algo más exteriormente y comprensivos del foco angular (fig. 593). En éstos, el cordón de Vicq d'Azyr no se halla completamente á la vista, pero en cambio, el ganglio alcanza todo su desarrollo, exhibiendo dos lóbulos de sección cuadrilonga : el *superior*, compuesto de pequeñas células, confinante con el ganglio angular, y el *inferior*, formado de medianos elementos, emplazado no lejos del diminuto núcleo de la *stria thalami*.

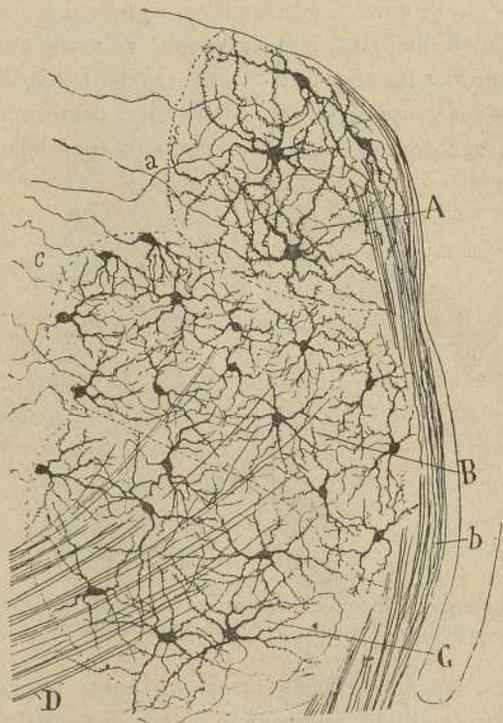


Fig. 593. — Corte sagital paralelo á la *stria thalami* del cabo anterior del tálamo del ratón de quince días.—A, foco angular ; B, lóbulo superior del núcleo dorsal ; C, lóbulo inferior ; D, cordón de Vicq d'Azyr ; a, axones del foco angular ; b, *stria thalami*.

Fibras aferentes. — Según es bien sabido, desde las observaciones de Gudden y Gauser, confirmadas por nosotros y Kölliker, en el foco dorsal, tiene su terminación un robusto cordón talámico, el *fascículo de Vicq d'Azyr*, de cuyo modo de origen por bifurcación de un tronco común nacido en el ganglio mamilar interno, trataremos más adelante. Llegado al foco, que abordea por el contorno inferior, dispersa sus hacecillos ; algunos se distribuyen en el lóbulo inferior, mientras otros avanzan en sentido ascendente hasta el lóbulo superior (fig. 591, B).

Es muy fácil reconocer en los cortes del tálamo, ya de Golgi, ya de Weigert, la posición y curso de este fascículo. Mientras el cordón de Meynert, la *stria thalami*, y las columnas del fornix son masas fibrosas compactas, el fascículo de Vicq d'Azyr, es un conjunto de haces finos que suben, apartándose en ángulos muy agudos, hasta dispersarse en el núcleo dorsal. Esta disposición en manojos, algo divergentes, hállase patente en la fig. 602, J, que reproduce un corte sagital del tálamo del ratón. En las secciones frontales, de que damos dos figuras reproducidas á au-

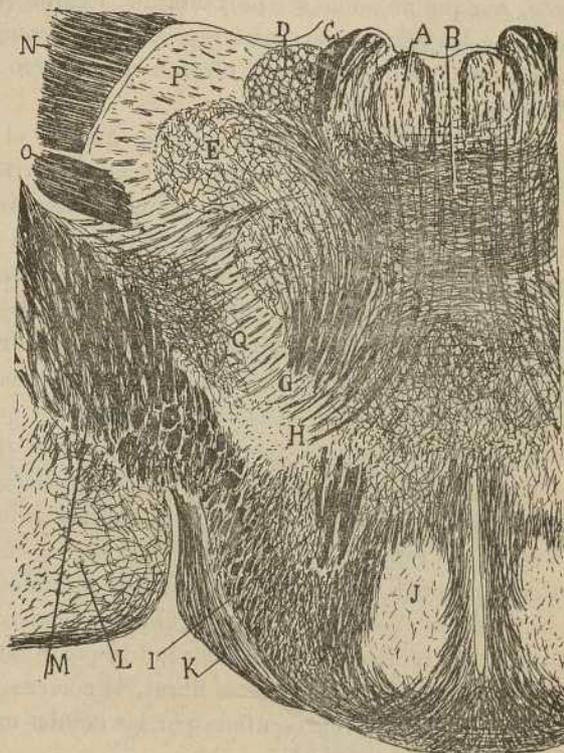


Fig. 594. — Corte frontal del tálamo del ratón.—G, cordón de Vicq d'Azyr; F y E, lóbulos superior é inferior del núcleo dorsal; D, foco angular ó de gruesas células; C, estria talámica; B, foco comisural interdorsal.

mentos diferentes (fig. 594, G y fig. 605, E), se advierte además que los fascículos más internos costean el lado interno del lóbulo inferior del foco dorsal, tocan al núcleo comisural anterior ó interdorsal, y, doblándose en ángulo obtuso, ganan la parte interna y superior del lóbulo supero-externo. Un grupo de estas fibras internas tangenciales, parece abordar el núcleo angular.

Las arborizaciones libres de las fibras del haz de Vicq d'Azyr, hace

tiempo descubiertas por nosotros (1), son pobres y difusas en los animales recién nacidos; pero cuando se examinan en los de veinte á treinta días (fig. 591, B), se presentan modeladas en un plexo rico y sumamente característico, que recuerda bastante el formado por las fibras musgosas del cerebelo. La mayoría de las ramillas de la arborización se espesa, tornándose desigual, constituyendo en ciertos parajes grumos ó mazas de contorno áspero, de los cuales brotan hilos divergentes. No es raro notar que la maza y sus hilos dejan un hueco de poca extensión, en donde se aloja verosímilmente el arranque de una dendrita. Cada arborización en conjunto, aunque no suele ser muy amplia, exhibe varios huecos ó nidos destinados á las células nerviosas. En el gato y conejo, estas arborizaciones son mucho más extensas, y ofrecen un aspecto menos variado que en el ratón.

Células.— Más pequeñas en el lóbulo superior que en el inferior, se reconocen por la figura ovoidea y por ostentar varias dendritas delgadas, divergentes y fuertemente vellosas, y frecuentemente terminadas en penachos. Las situadas en el contorno gangliónico, exhiben á menudo forma de pera, con una superficie periférica limpia de dendritas, de la cual emana el axon fino y de dirección descendente (fig. 593, B). Los cortes sagitales del tálamo del ratón, permiten notar que los cilindros-ejes, brotados de las referidas células, ingresan en haces radiados, los cuales, tornándose dorso-ventrales, penetran en el cuerpo estriado y engendran un importante sistema tálamo-cortical. En la fig. 602, *h*, mostramos el conjunto de estas radiaciones, que forman ángulo con los haces del cordón de Vieq d'Azyr ó vía aferente, y atraviesan la porción inferior del foco rayado (foco ventral en reja de Nissl).

Fibras cortico-talámicas.— Los cortes frontales talámicos muy anteriores dejan ver, de vez en cuando, algunas fibras ascendentes que, desprendiéndose de la vía tálamo-cortical, abordan la parte lateral del foco en cuyo seno se ramifican. Merced á estas fibras, la corteza puede actuar sobre la articulación nerviosa representada por las células mencionadas y las arborizaciones del fascículo de Vieq d'Azyr.

Según veremos más adelante, cuando estudiemos el origen de este cordón aferente, el *foco dorsal* es un centro talámico subordinado al ganglio mamilar, del cual recibe cierta categoría todavía indeterminada de excitaciones sensoriales.

(1) *S. R. Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc., XII. Estructura del tálamo óptico, 1895.

GANGLIO DE LA HABÉNULA

Este pequeño núcleo, indicado hace ya mucho tiempo (1824) por Serres, mejor descrito por Stieda (1869) y Meynert (1870), es un acúmulo gris fusiforme, dirigido en sentido sagital, situado en la unión de la cara interna con la superior del tálamo, delante de la glándula pineal, y por debajo mismo del *tractus* blanco superficial llamado *stria thalami* ó freno del *conarium*.

Constituye el *ganglio de la habénula* un órgano esencial del entre cerebro, pues no falta en ningún vertebrado y hasta parece adquirir un vo-

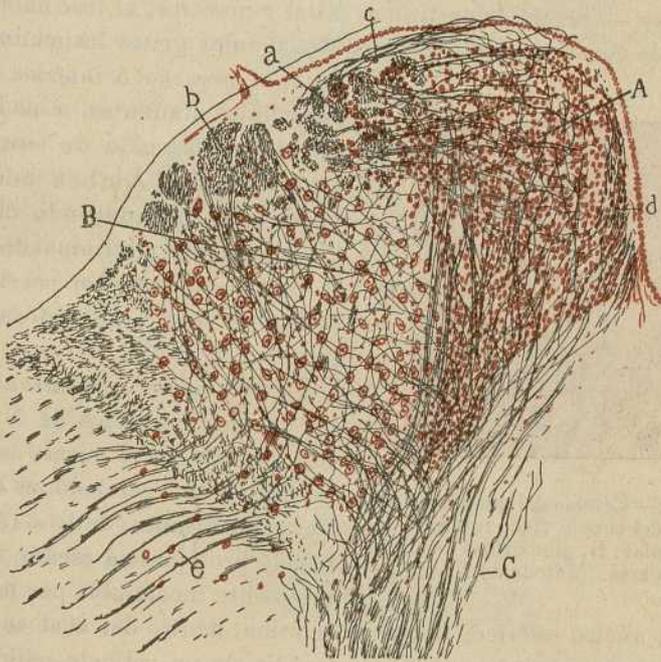


Fig. 595. — Corte frontal del ganglio de la habénula del cavia (método de Weigert-Pal). — A, foco interno ó de pequeñas células; B, foco externo; a, porción de la *stria thalami* cuyas fibras se arborizan en el foco interno; b, porción destinada al núcleo externo; C, origen del fascículo de Meynert.

lumen relativamente mayor en los animales inferiores que en el hombre. Según Edinger, este centro representa una dependencia del aparato olfativo; su volumen guarda, pues, relación con el del bulbo y corteza cerebral olfatoria. Semejante solidaridad anatómica, da cuenta de la pequeñez del foco habenular en el hombre y mamíferos microsmáticos.

La estructura y conexiones del foco de la habénula están hoy casi enteramente esclarecidas, gracias á las indagaciones de Meynert, de

Edinger (1), Mayser (2), Van Gehuchten (3), nuestro hermano (4) y nosotros (5). Meynert demostró primeramente el enlace del citado foco con el fascículo retroflejo ó de Meynert, pero á Van Gehuchten debemos la demostración de que las fibras de esta importante corriente proceden en los peces de las células del ganglio habenular y se terminan en el núcleo interpeduncular. Nuestros estudios, recaídos en los mamíferos, y confirmados por Kölliker, prueban que lo mismo ocurre en los vertebrados superiores donde, como es natural, aparecen también variaciones y perfeccionamientos en lo tocante á la morfología de las células y modo de arborización de las fibras.

En el ganglio de la habénula hay que estudiar cuatro factores: *las células, la vía centripeta ó stria thalami, la comisura interhabenular y la vía centrifuga ó fascículo de Meynert.*

Células. — Según demostramos Nissl y nosotros, el foco habenular de mamíferos consta en realidad de dos acúmulos grises íntimamente unidos:



Fig. 596. — Células del ganglio habenular del conejo (foco interno). — A, células; B, glomérulos ó plexos intercalares. (Método de Nissl).

el pequeño ó interno, formado por células diminutas, y el grande ó externo, construído de neuronas de mediana talla. Ambos núcleos son fusiformes, disminuyendo de espesor hacia adelante y terminando en punta, después de marchar paralelos y de costear el lado profundo de la stria thalami (fig. 595).

a) *Células del foco interno.* — Vistas en los preparados de Nissl ó del carmín, exhiben el mismo aspecto que los granos del cerebelo, es decir, que son pequeñísimas (de 10 á 15 μ), mostrando protoplasma escaso, y casi enteramente incolorable por las anilinas

básicas, núcleo esférico, rico en cromatina, dentro del cual se divide un nucleolo cromático, suspendido en medio de un retículo pálido. En algunas células, el núcleo, á manera de los granos cerebelosos, muestra,

(1) *Edinger*: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Gehirns, II, Das Zwischenhirn, 1892

(2) *Mayser*: Vergleichend anatomische Studien ueber das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden.—*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, B1. 36, 1882.

(3) *Van Gehuchten*: Contribution à l'étude du système nerveux des téléostéens. *La cellule*, t. X, 1893.

(4) *P. Ramón Cajal*: Investigaciones micrográficas en el encéfalo de los batracios y reptiles, etc. Zaragoza, 1894.

(5) *S. R. Cajal*: Estructura del ganglio de la habénula de los mamíferos.—*Anal. de la Socied. españ. de Histor. natural*, tomo XXIII, 1894.

además del nucleolo, varios grumos de nucleína esparcidos por el armazón nuclear (fig. 596, A). Los somas forman islotes ó series irregulares entre los cuales existen unos espacios claros donde concurren las dendritas (*glomérulos habenulares*) (fig. 596, B).

El cromato de plata aplicado en el perro, gato y conejo, nos presenta estos elementos bajo un aspecto sumamente característico. Como se ve en la fig. 597, A, el soma afecta forma estrellada, en huso ó pera; las dendritas, en número de 2, 3 ó más, son cortas, vellosas, marchan divergiendo en todas direcciones y se resuelven á corta distancia en penachos

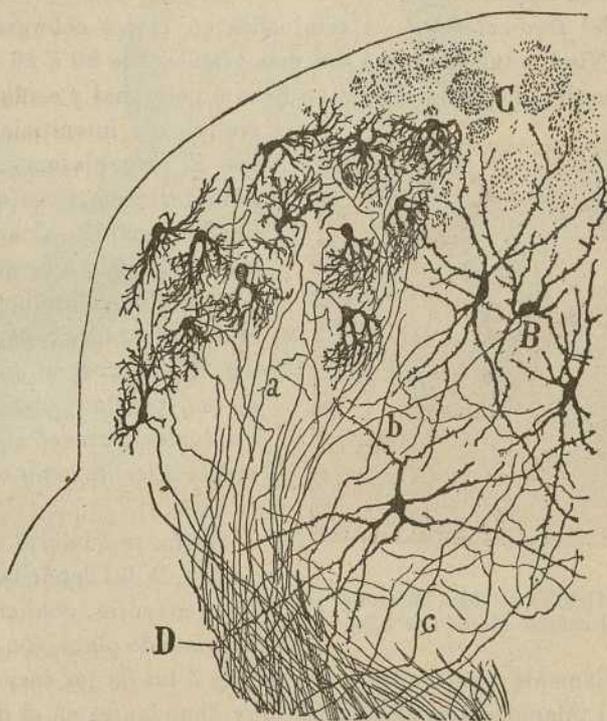


Fig. 597. — Corte frontal de los dos focos habenulares del perro. — A, interno; B, externo; C, estria talámica; D, fascículo de Meynert.

ó plexos sumamente complicados, que recuerdan bastante las borlas terminales de las células empenachadas del bulbo olfatorio, y los elementos de los focos de Goll y Burdach del bulbo raquídeo. Estas borlas concéntranse especialmente en los citados espacios claros ó *glomérulos habenulares*.

El cilindro-eje es fino, y brota comunmente del cuerpo celular, rara vez de una expansión protoplásmica. En las células adultas, ó casi adultas, su curso es complicado; á menudo asciende para descender después; otras veces se dirige hacia adentro ó hacia afuera, doblándose ul-

teriormente para hacerse vertical ; en todo caso, después de un trayecto variable, gana la parte inferior y externa del ganglio, é ingresa en el fascículo de Meynert. En el conejo y ratón de pocos días, el curso del cilindro-eje es menos complicado, dirigiéndose desde luego hacia afuera y abajo. Colaterales del axon sólo hemos visto en el gato y perro, en donde se ramifican y pierden en el espesor mismo del foco interno, como poniéndose en conexión con sus células ; sin embargo, la mayoría de dichas fibras carecen de ramillas iniciales. Una vez que dichos cilindros-ejes ingresan en el haz retro-reflejo, conservan su individualidad en la mayor parte de su trayecto.

Células del foco externo. — Examinadas en cortes coloreados por el método de Nissl, adviértese que son más grandes (de 20 á 26 μ) que las del foco precedente, poseen forma en huso ó poligonal y están separadas

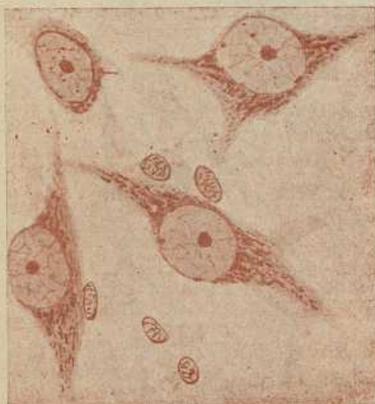


Fig. 598. — Células del foco habenuar externo del conejo. Método de Nissl.

por plexos intersticiales extensos. El protoplasma exhibe finos gránulos cromáticos que se extienden también al arranque de las dendritas. Además de los corpúsculos voluminosos, los citados preparados contienen otros más diminutos de protoplasma escaso, pálido y casi invisible, los cuales pertenecen verosíblemente á los de axon corto (figura 598).

Según se advierte en la figura 597, B, las dendritas de las células mayores, coloreadas por el cromato de plata, son largas, ve-

llosas, sobriamente ramificadas y semejantes á las de los corpúsculos ordinarios del tálamo. Tales elementos, muy abundantes en el centro y en la región inferior del ganglio, yacen entremezclados con manojos de fibras meduladas antero-posteriores en la porción supero-externa del mismo, fibras correspondientes á la mitad externa de la *stria medullaris thalami*.
El cilindro-eje de algunas de estas células es grueso, suministra tres, cuatro ó más colaterales, distribuídas en el espesor mismo del núcleo externo, y, después de un trayecto variable, ingresa en el fascículo de Meynert, donde destaca por su relativo espesor de las otras fibras constitutivas, que son delgadas y provienen, como dejamos dicho, de los pequeños corpúsculos del ganglio interno. Otros elementos emiten cilindros-ejes que se dirigen hacia afuera y aun hacia arriba, suministrando un gran número de colaterales ramificadas y terminadas entre los cuer-

pos celulares ; pero no habiendo podido seguir dichas expansiones funcionales durante un trayecto suficiente, no podemos decir si se comportan como las de las demás células, contribuyendo á formar el fascículo de Meynert, ó si llevan un camino diferente. Estas fibras externas ¿constituyen acaso una vía central destinada al cerebro y homóloga de la *talamo-cortical* de otros núcleos talámicos? Lo ignoramos. A decir verdad, en los preparados Weigert-Pal, hemos sorprendido muchas veces fibras

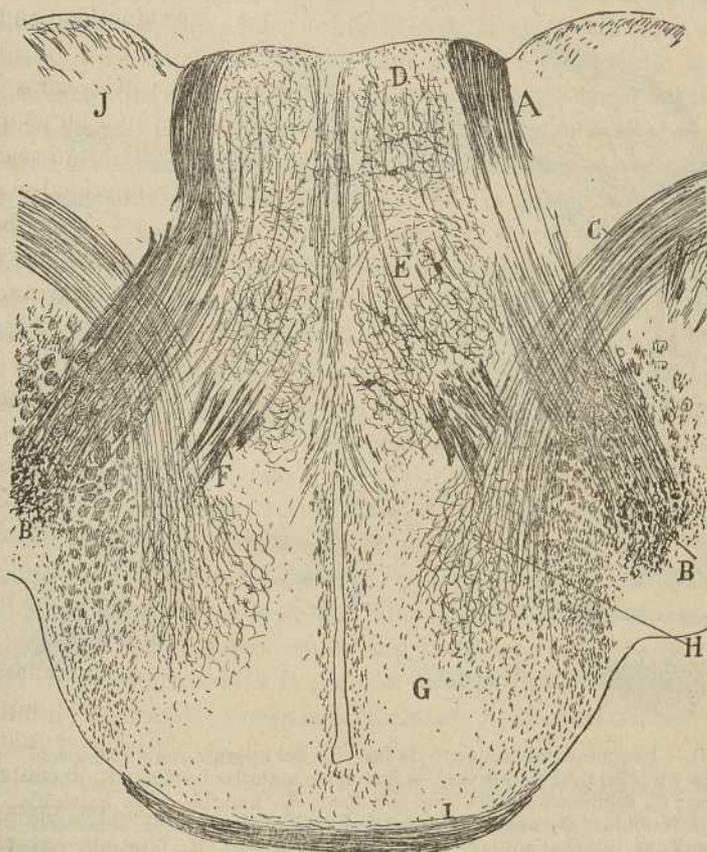


Fig. 599. — Corte frontal del cabo anterior del tálamo del ratón de diez días. — A, *Stria thalami* ; B, vía olfativa frontal ; C, *themia* semicircular ; E, columnas anteriores del fornix ; H, foco de la estria semicircular ; J, asta de Ammon ; I, kiasma.

relativamente espesas que desprendiéndose de la cara lateral é inferior del ganglio externo (fig. 595, e), se incorporaban á manojos arciformes de origen cortical ; mas tales conductores podrían ser también tubos descendentes ó cortico-talámicos, no coloreados por accidente en nuestros preparados de Golgi.

La manera cómo los axones del foco externo se reúnen para colaborar

en la formación del cordón retro-reflejo ó de Meynert, se reconoce muy bien en los cortes sagitales paralelos al foco (fig. 602, D). En el arranque de este cordón repáranse tres porciones : una central, que proviene de la cabeza del ganglio habenular ; otra posterior, dispuesta en cinta ó hacecillo sagital que costea la cara ventral del foco y se extiende hasta el cabo anterior del mismo (fig. 602, e); y otra posterior, que recoge los axones más caudales, aproximándose mucho á la comisura interhabenular (fig. 602, c).

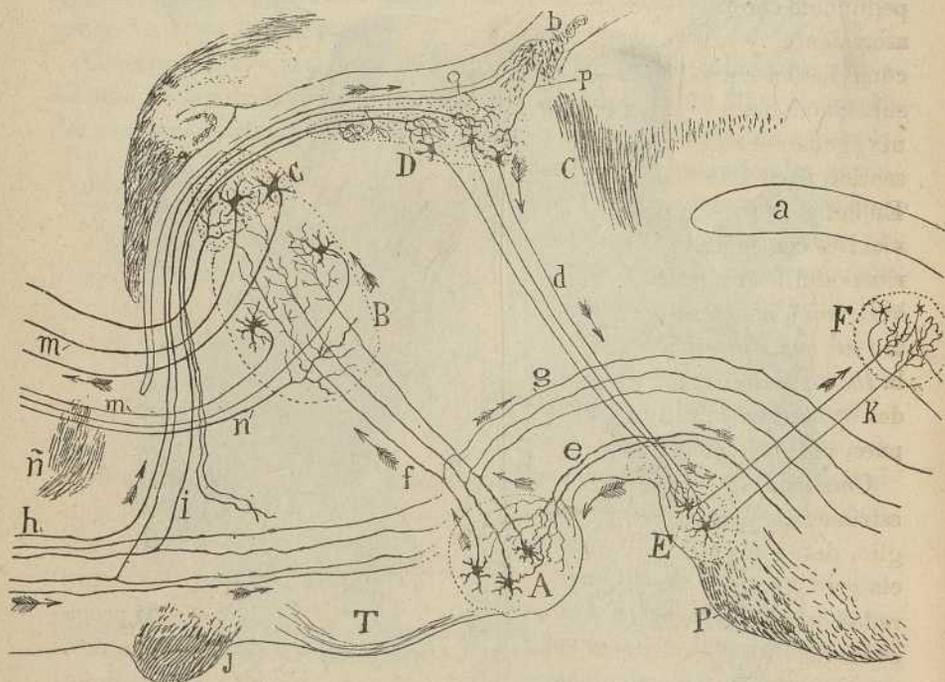


Fig. 600.—Esquema del conjunto de las vías del aparato mamilar, ganglio de la habénula y núcleo talámico-dorsal.—A, núcleo mamilar interno; B, núcleo dorsal del tálamo; C, segmento superior de este foco; D, ganglio de la habénula; E, foco interpeduncular; F, núcleo tegmental dorsal; J, kiasma; a, acueducto de Sylvio; b, comisura interhabenular; c, comisura posterior; d, fascículo retroflejo ó de Meyner; e, pedúnculo del cuerpo mamilar; f, haz de Vicq d'Azyr; g, fascículo de la calota de Gudden; i, *stria thalami*; h, vía de proyección olfativa; n, fibras cortico-talámicas; m, fibras talamo-corticales; o, fibra de la *stria* que va á la comisura interhabenular para ramificarse en el foco contralateral; p, fibra llegada del otro lado.

Fibras sensoriales ó centrípetas.—Como la mayoría de los núcleos talámicos, el de la habénula posee una vía aferente sensorial, que los autores estiman unánimemente como de naturaleza olfativa, por emanar del tubérculo olfativo y acaso del pedículo del bulbo olfatorio. Esta vía es la *stria* ó *thenia thalami*, bien conocida de los neurólogos.

Semejante cordón, sumamente robusto, consta en su origen, según he-

mos demostrado nosotros (1), de fibras colaterales y terminales, desprendidas de una gran corriente centrífuga sagital, designada vía de proyección olfativa frontal (*radiaciones olfativas profundas* de Dèjerine y otros). Existen también algunas fibras cuya fuente no hemos podido determinar y que ingresan en la *stria* por detrás. En la fig. 599, A, mostramos un corte frontal del cabo anterior del tálamo del ratón, en que aparece claramente la continuación de la vía aferente habenular con la corriente olfativa yacente en este animal, así como en el conejo, en el segmento inferior del pedúnculo cerebral, entre los contingentes de la vía motriz, que se torna ascendente, y los numerosos haces llegados del septo lúcido. Repárese cómo los hacecillos de la estría se remontan por entre haces sagitales de substancia blanca, y cómo, ascendiendo por fuera de las columnas del fornix, ganan el contorno anterosuperior del tálamo, para correr después en sentido frontocaudal y asaltar los dos focos de la habénula (fig. 599, A). En la fig. 600, *i*, mostramos esquemáticamente el trayecto entero de esta vía. Los contingentes que la estría talámica recibiría de las columnas anteriores del fornix (Ganser, Schwall, Forel, Honneger, Lotheisen, Kölliker, etc.), así como los procedentes del *septum lucidum* por el intermedio del *haz septo-thalamico* (Lotheisen, Kölliker, etc.) y los arribados de la *thenia semicircularis* (Reil, Luys, Honneger, etc.) no aparecen teñidos en nuestros preparados de los pequeños mamíferos. Su existencia es, pues, algo problemática.

Conforme se ve en los cortes frontales de la habénula, las fibras de la estría ocupan, reunidas en manojos, la porción supero-externa del ganglio, desde cuyo paraje se desprenden, ganando el espesor de la substancia gris y engendrando un plexo medular bien perceptible en los preparados de Weigert-Pal, sobre todo al nivel del foco externo. Los preparados de Golgi colorean bien la porción terminal no medulada de estos conductores, mostrándonos que la arborización final afecta forma diferente en cada foco.

Arborizaciones del foco interno. — Son sumamente características, no pudiendo confundirse con las de ningún centro nervioso. En vez de ramificaciones amplias y flojas, observamos aquí una arborización riquísima, notablemente tupida, de ramitas fuertemente varicosas y tan próximas, á veces, que á nada pueden compararse mejor que á los plexos apretados que rodean las células de Purkinje del cerebelo (fig. 601). Hay parajes en que la arborización se presenta como un nido de maleza en donde es imposible discernir el origen y la terminación de las fibrillas se-

(1) *S. Ramón y Cajal*: Plan de estructura del tálamo óptico. Conferencia dada en la Facultad de Medicina de Madrid, el día 28 de Abril de 1903, con ocasión del Congreso médico internacional. *Revista de Medicina y Cirugía prácticas*. Mayo, 1903. — Véase también: Estudios talámicos. *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas*, etc. Tomo II, fascículo 1, 2 y 3, 1903.

cundarias. Por lo común, antes de emitir las ramas terminales, la fibra se espesa; luego suministra dos ó tres ramas que no tardan en resolverse en verdaderos penachos de hilos granulosos, varicosos, llenos de excrecencias ó apéndices filiformes é íntimamente entremezclados. En cada arborización aparecen tres ó cuatro huecos correspondientes al soma de otras tantas pequeñas neuronas; pero nos ha parecido que la mayoría de las franjas ó penachos finales se entremezclan íntimamente con las arborizaciones dendríticas de las células, contribuyendo á formar los glomérulos

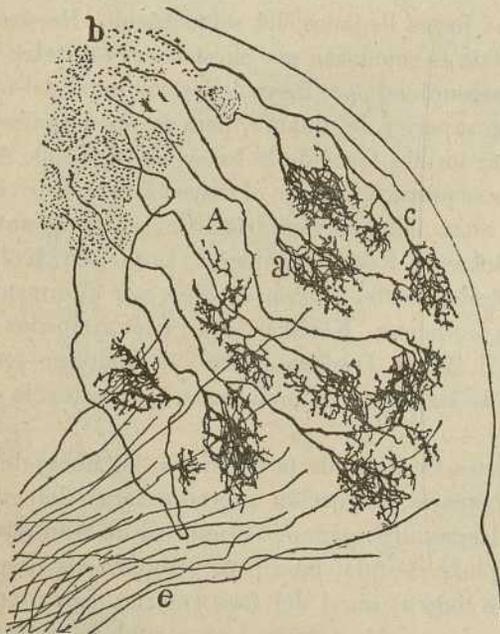


Fig. 601. — Corte transversal del foco de la habénula del conejo. — A, arborizaciones de la estria talámica para el foco interno; b, estria; e, cordón de Meynert.

Las fibras arborizadas en el foco interno provienen de los manojos más internos de la *stria*; los externos conságranse al foco externo. Semejante independencia terminal de ambas porciones de la corriente aferente, enseñan que la *stria* no es un órgano simple, sino un sistema complejo, cada uno de cuyos contingentes, interno y externo, podría reconocer origen diferente.

Arborizaciones del foco externo.— Según dejamos consignado, el foco externo representa la estación terminal de los contingentes laterales de la estria talámica, los cuales, según aparece en la fig. 602, B, y al revés de lo que ocurre en el núcleo interno, se descomponen en arborizaciones finas, laxas y extensas, engendrando un plexo intersticial continuo y de gran complicación. Falta aquí la disposición en islotes ó plexitos separa-

habenulares, es decir, ciertos plexos densos é intrincados, donde concurren también, á semejanza de los glomérulos ó islotes cerebelosos, las arborizaciones dendríticas. En ocasiones, las fibras nerviosas emiten, á más de la arborización principal, alguna ramilla colateral inicial, también destinada á plexos pericelulares. Por lo demás, el aspecto de los susodichos plexos nerviosos varía poco en los animales estudiados (gato, perro, conejo); lo único que cambia es la extensión de las ramillas emanadas de una sola fibra.

dos que hemos hallado en el foco interno, de donde debemos inferir que la corriente nerviosa aportada por cada tubo se propaga á casi todas las células del ganglio, en vez de encauzarse, como en el foco externo, á lo largo de un corto número de axones del cordón retro-reflejo.

Esta difusión de la arborización terminal, es todavía más extensa de lo que el examen de los cortes transversales hace presumir. En efecto, cuando se observan secciones sagitales bien impregnadas del tálamo del ratón ó conejo, nótase que todos ó la mayoría de los conductores de la estria consignados al foco externo, emiten durante su curso sagital (cada

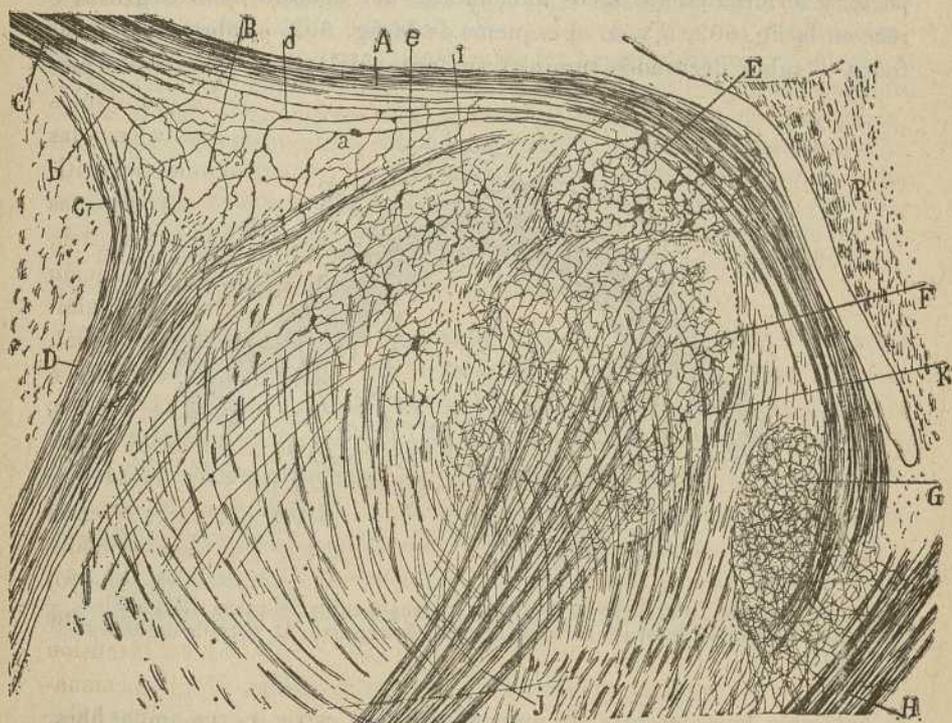


Fig. 602. —Corte sagital del tálamo del ratón de pocos días. — A, *stria thalami*; B, foco habenular externo; C, fibras destinadas á la comisura interhabenular; D, fascículo de Meynert; J, cordón de Vicq d'Azyr; E, K, focos del núcleo talámico-dorsal; G, núcleo de la *stria thalami*.

tubo puede tener tres ó más ramillas de este género), colaterales que pueden contraer relación con todas las pléyades nerviosas de que consta el ganglio en su largo trayecto fronto-caudal. A veces, después de suministrar varias colaterales recias, queda el tubo reducido á finísima ramilla, que se agota en el cabo posterior del foco (fig. 602, a).

Comisura interhabenular. — Trátase de un cordón superficial de fibras transversales, colocado por delante y debajo de la glándula pineal, y que parece juntar entre sí las dos habénulas, así como ambas estrias talámi-

cas. A pesar del nombre que lleva y otros más antiguos que anunciaban una conexión con la glándula pineal (*frenos de la glándula pineal*, *pedúnculo anterior de la misma* de Willis, Vicq d'Azyr, etc.), esta vía transversal no recibe ninguna fibra de la epísis ni de la habénula; representa pura y simplemente, según resulta de recientes observaciones nuestras, un cruzamiento parcial de ambas estrías talámicas, cada una de las cuales consta en realidad de tres contingentes fibrilares: *externo*, arborizado en el foco externo; *interno*, ramificado en el interno; y *comisural*, que después de cruzar la línea media, formando la vía que nos ocupa, se reparte y termina en los focos habenulares del opuesto lado. Según aparece en la fig. 602, *d* y en el esquema de la fig. 602, *o*, algunos — quizá todos — tubos decusados suministran, antes del cruce, colaterales para

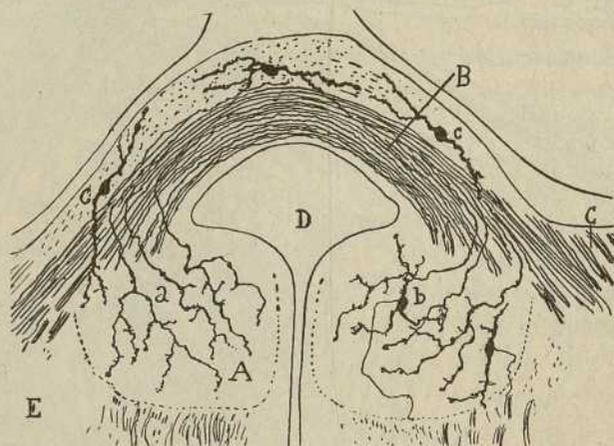


Fig. 603. — Corte frontal de la comisura interhabenular del ratón de ocho días. — A, foco habenular interno; B, comisura interhabenular; D, entrada del acueducto de Silvio.

la habénula homolateral; por manera que cada estría inerva ambas habénulas. El curso de las fibras cruzadas no es transversal, sino arciforme, marchando primeramente hacia atrás y adentro, luego directamente hacia adentro, hasta que pasado el rafe, en el cual forman un arco de concavidad anterior, se sitúan en el lado interno del foco habenular del otro lado, desde donde se diseminan por la substancia gris.

En la fig. 603, B, donde reproducimos la comisura interhabenular del ratón de ocho días, se observa que el limbo superior de este cordón transversal posee algunas neuronas fusiformes (*e*). No habiéndolas hallado en el conejo adulto, debemos creer que tales células representan corpúsculos dislocados del foco interno, destinados, en cuanto se ultime el desarrollo, á emigrar al territorio de dicho núcleo. Debido á este retardo evolutivo, adviértese también que las arborizaciones de las fibras comisurales ter-

minadas en el núcleo interno, son mucho menos complicadas que en el adulto (a).

El dictamen de los autores sobre la significación de la comisura interhabenular es muy vario. En general, recházase hoy toda unión de aquella con la glándula pineal, admitiéndose su continuación directa con la *thenia* ó *stria thalami*. Mas en el modo de efectuarse esta relación, surgen las discrepancias. Para Kölliker, la citada vía transversal no sería otra cosa que una comisura establecida entre las dos *thenias*. Déjérine, que ha visto degenerar la comisura conjuntamente con la *stria* en casos de lesiones de la corteza olfativa, opina que además de contingentes llegados de la estria, contiene la vía transversal susodicha ciertas fibras nacidas en el ganglio de la habénula, otras desprendidas del fascículo retro-reflejo y, en fin, no pocas llegadas de los haces radiados del tálamo y del estrato zonal del pulvinar. Algunas de tales fibras irían á la habénula contralateral, otras ingresarían en la estria opuesta. Por nuestra parte, de todos estos contingentes sólo hemos podido confirmar el procedente de la estria del lado opuesto y arborizado en la habénula. De vez en cuando, sin embargo, hemos seguido axones del haz retro reflejo que parecían separarse del ganglio, inclinándose hacia adentro, hasta el paraje de origen de la comisura; pero no nos ha sido posible dable sorprender de modo indudable la continuidad entre ambas corrientes (fig. 602, C).

Vía centrífuga. — Está representada por el citado haz de Meynert ó retro-reflejo, importante vía descendente, terminada, según dejamos consignado en otro capítulo, en el foco interpeduncular. Sus fibras de origen aparecen ya en los preparados de Weigert bajo la forma de finos y pálidos hacecillos medulados, que cruzan los focos habenulares en sentido descendente y convergen por debajo y fuera de la habénula en un robusto cordón. Dada la posición lateral de éste, los tubos emanados del foco interno marchan oblicuamente hacia abajo y hacia fuera, mientras los nacidos en el externo son casi verticales (fig. 595, C).

NÚCLEOS INTERNOS Y COMISURALES

El territorio talámico vertical y central extendido, de arriba á abajo, desde el ganglio de la habénula hasta el plano inferior de la comisura blanda, y confinante por los lados en los núcleos sensitivo y semilunares, constituye la región más compleja y menos conocida del tálamo. A ella corresponden, sin duda, los *núcleos interno* de Burdach, el *mediano* de Luys, y acaso el *semilunar* de Flechsig del tálamo humano; pero las diferencias de aspecto que se advierten al explorar el citado territorio en el hombre y mamíferos son tales, que resulta casi imposible determinar en el gato ó conejo las masas grises á que aquellos núcleos del hombre corresponden.

Para colmo de dificultad, el método de Golgi, utilizado ventajosamente por nosotros en el ratón y conejo para establecer, mediante el ha-

llazgo de conexiones nerviosas específicas, la individualidad anatomofisiológica de las masas grises próximas al rafe, no ha dado en éstas los resultados que en otros ganglios talámicos. Debemos, pues, limitarnos á indicar la posición de los principales conglomerados celulares internos, señalando de pasada algunos pocos detalles estructurales.

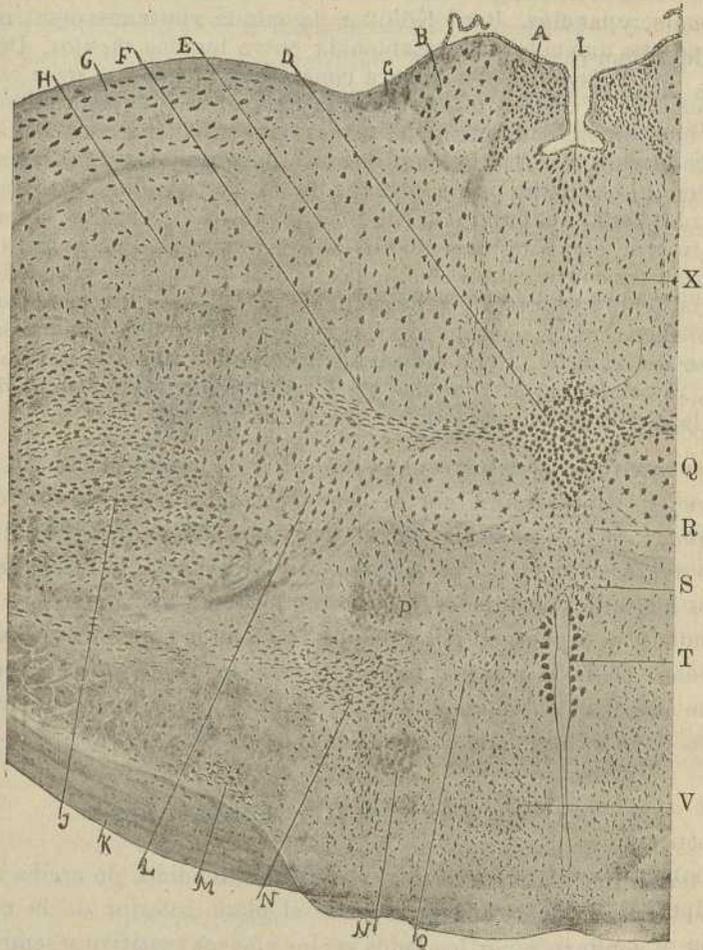


Fig. 604.—Corte transversal del tálamo del conejo (método de Nissl).—A y B, focos habenulares; C, estria talámica; D, foco romboidal; E, núcleo intero-interno; F, núcleo falciforme; G, núcleo geniculado externo; J, ganglio sensitivo; K, cinta óptica; L, foco triangular; M, foco de la cinta óptica; N, porción interna posterior del núcleo de la cápsula interna; N', fornix; O y V, focos del *tuber cinereum*; P, cordón de Vicq d'Azyr; Q, núcleo ovóideo; R, S, foco comisural inferior; T, foco subventricular; X, foco superior del rafe.

Cuando se examina una serie de cortes frontales del tálamo del conejo ó del *cobaya* (método de Nissl y Weigert), nótase que la región gris central no es uniforme, sino que exhibe pléyades celulares imperfecta-

mente separadas, que pueden distinguirse en *medias ó centrales y laterales*.

Las *medias* son : el *foco superior del rafe*, el *romboidal ó intermedio*, el *comisural inferior* y el *interdorsal*. Las masas grises laterales son : el *foco antero-interno*, el *falciforme ó transversal*, el *mediano ó triangular* y el *ovoideo*. La fig. 604, correspondiente á un preparado de Nissl del conejo, y las figs. 607 y 610, que forman una sucesión de cortes frontales del tálamo del ratón, previa coloración con el cromato de plata, dan alguna idea de la posición y forma de estas pléyades.

Núcleo interno ó supero-interno. — Correspondiente, en parte al menos, al *núcleo central gris* de Kölliker, al *interno posterior* de Nissl, y quizá también á la *substancia gris central* de Déjerine, este ganglio se prolonga en sentido radial desde el núcleo dorsal hasta más atrás del nivel de la comisura interhabenular. Confina por arriba con la habénula, á la que abraza, mediante una escotadura; por debajo, con el *núcleo falciforme* (fig. 604, E), que le separa del triangular; interiormente, toca al *superior del rafe*, del que le separa un plano vertical de fibras meduladas, bien visibles en los cortes transversales (fig. 610, J y 607, Y). Es muy posible que dicha masa gris contenga varios focos, según se infiere del examen de los cortes seriados horizontales; pero ínterin no conozcamos las vías propias á cada segmento, es preferible, para evitar confusiones, reunirlos en una sola individualidad.

Células y fibras talamo-corticales. — Consta este foco de neuronas multipolares de talla mediana, cuyas dendritas se ramifican sobriamente, marchando en todas direcciones. El axon, provisto á veces de alguna colateral, ingresa en ciertos haces arciformes descendentes, concéntricos, los cuales, después de cruzar el foco de arriba abajo y un poco de dentro afuera, y de atravesar los núcleos triangular y ovoideo, ingresan en la corona radiante talámica y ganan el cerebro.

Fibras cortico-talámicas. — Confundidas con las radiaciones precedentes, penetran en el foco que nos ocupa infinidad de fibras nerviosas ascendentes, que engendran no sólo en el foco, sino en el ganglio comisural superior, un plexo fino y apretado. Los detalles del origen y terminación de estas fibras no aparecen con claridad en nuestros preparados.

Fibras aferentes ó sensoriales. — Todos nuestros esfuerzos para averiguar cuáles son éstas han fracasado. A la verdad, en cortes sagitales del tálamo del ratón hemos sorprendido más de una vez la entrada en el susodicho foco de fibras ascendentes arborizadas, que no parecen corresponder á las cortico-talámicas; mas la imposibilidad de perseguirlas hasta alguna vía sensorial de importancia conocida, nos ha vedado conocer su significación funcional y por ende la del foco talámico interno.

Foco superior del rafe. — Entre los dos ganglios precedentes, los preparados de Nissl muestran junto al rafe, y extendido en sentido verti-

cal, un conglomerado impar de células diminutas y apretadas y correspondiente á la *substancia gris central* de los autores (fig. 604, T). En el rafe mismo, las células se condensan en lámina vertical impar, más espesa en lo alto, inmediatamente por debajo del epéndimo interhabenular. Esta lámina, cuyos elementos suelen ser algo más voluminosos que los del resto ganglionar, cesa mucho antes de llegar al foco romboidal. La forma del foco que nos ocupa se aprecia mejor en los cortes sagitales que en los transversales, advirtiéndose que constituye una masa gris falcifor-

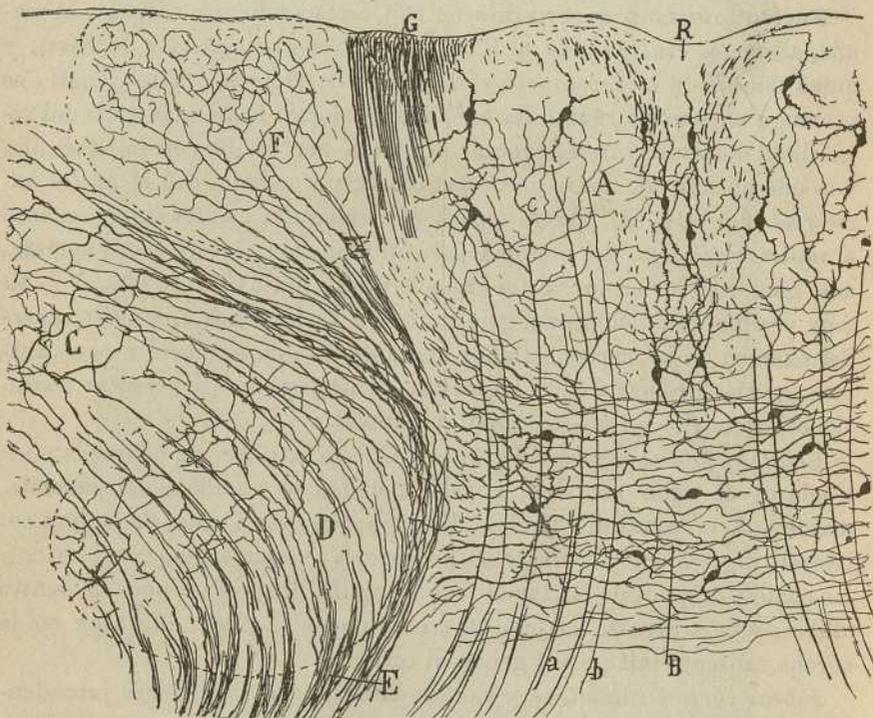


Fig. 605.—Corte transversal del cabo anterior del tálamo (ratón de diez días). — A, foco comisural superior; B, núcleo comisural interdorsal; C, D, subfocos del núcleo dorsal; E, fibras del cordón de Vicq d'Azyr; G, estria talámica; F, foco angular; R, rafe.

me, prolongada en sentido sagital desde la entrada del acueducto de Silvio hasta el cabo anterior del tálamo (fig. 606, D). Su espesor crece de atrás á adelante, llegando á formar, al nivel del cabo talámico anterior, un foco ancho central ovoideo, tendido entre las dos estrias talámicas y situado inmediatamente por encima del núcleo comisural interdorsal (figura 605, A).

Vistos en los preparados de Nissl los corpúsculos de este foco, resultan diminutos y pálidos, salvo los del rafe, que afectan mayor estatura, están

orientados verticalmente y poseen un protoplasma con alguna cromatina. En las impregnaciones argénticas preséntanse estrellados ó fusiformes (fig. 605, A) con un axon descendente difícil de seguir; sin embargo, en algunos casos cabe observar el ingreso de éste en un haz radiado vertical, no sin haber emitido antes tal cual colateral ramificada dentro del núcleo. Nada más fácil que sorprender en los cortes frontales la marcha de estos manojos medulados que, pasando por dentro del núcleo dorsal y triangular, van á buscar el plano superior é interno de la cápsula interna (fig. 594, H).

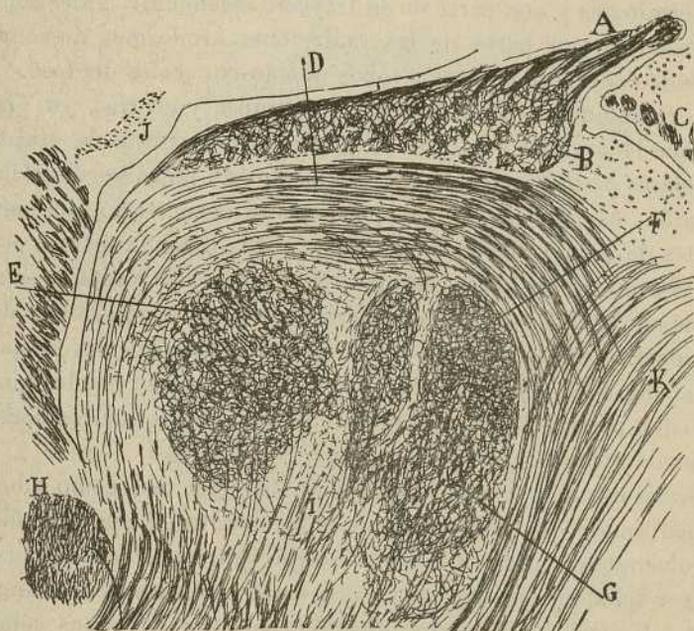


Fig. 606.—Corte sagital talámico próximo al rafe (ratón de pocos días).—A, comisura interhabenular; B, foco habenular interno; D, foco superior del rafe con sus fibras sagitales; E, foco interdorsal; G, fibras gruesas de la comisura media; K, fibras llegadas del acueducto de Silvio; H, comisura anterior.

Los elementos próximos al rafe, hállanse orientados en sentido vertical, y sus dendritas polares emiten á veces ramas que, cruzando la línea media, engendran una comisura protoplásmica (fig. 605, R).

Fibras aferentes. — Los cortes frontales del núcleo superior del rafe revelan, tanto en los preparados de Weigert como en los de Golgi, haces sagitales seccionados de través, y particularmente concentrados en lo alto y cerca del rafe; pero sólo los cortes longitudinales permiten notar que tales haces corresponden á fibras sagitales extendidas por una gran parte del foco, y las cuales se tornan descendentes por detrás de la habénula y

del borde posterior del núcleo romboidal. Aunque no hemos logrado estudiar completamente la marcha y terminación de estos conductores, estimamos probable que representen fibras sensoriales aferentes ramificadas en el espesor del núcleo que nos ocupa (fig. 606, D). Por lo demás, el plexo nervioso yacente entre las células es muy rico y delicado, y en él colaboran también colaterales iniciales de los axones endógenos. Una parte de las fibras de este plexo cruza el rafe, y forma, por tanto, una comisura nerviosa complicada.

Fibras cortico-talámicas.—Señaladas en uno de nuestros trabajos sobre el tálamo (1), aparecen en la fig. 605, c, donde se ven sus arborizaciones libres terminales y una parte de su trayecto ascendente. Tales conductores parecen formar parte de las radiaciones arciformes descendentes, marchando confundidas con los tubos talamo-corticales del foco.

Foco romboidal.—Este acúmulo gris impar y central, ya visto por Nissl, que lo designa *núcleo de la línea media*, consta de corpúsculos multipolares de mediana talla, separados por un plexo nervioso intersticial (ratón, cavia, conejo). Lo que permite encontrarlo fácilmente en los cortes de Nissl (secciones frontales), es su situación media, por encima de la comisura de fibras medulares y la forma romboidal de su sección transversal (fig. 604, D) con dos ángulos, superior é inferior, y dos prolongaciones laterales ó aletas, que no son otra cosa que los *núcleos falciformes* (fig. 604, F). Los cortes que lo exhiben mejor son los que pasan por el cabo posterior de la habénula; al nivel de los núcleos dorsales no se le puede reconocer con certeza.

Nuestros estudios sobre la textura de este foco, así como sobre la de los falciformes, que parecen representar territorios subordinados, son muy incompletos. Nos es lícito solamente afirmar que á su nivel, así como por debajo y encima, existe una vasta comisura de fibras nerviosas cortico-talámicas (véase más adelante) arborizada entre sus células, así como en el foco triangular del lado opuesto, y que sus neuronas de figura multipolar poseen axones largos descendentes incorporados á fascículos arciformes muy internos. Una parte del plexo nervioso intersticial de este ganglio aparece en las figs. 607 y 594. La fig. 606, F, que reproduce una sección sagital casi media, muestra asimismo al nivel del núcleo una urdimbre nerviosa muy tupida.

Foco comisural inferior.—En el rafe, pero por debajo del foco precedente, existe una zona transversal granulosa, sembrada de neuronas pequeñas y bastante apartadas, y extendida hasta la vecindad del ventrículo medio (fig. 604, S). Esta masa gris yacente en el plano inferior de la comisura blanda, posee también un plexo nervioso delicado, en gran

(1) S. R. Cajal: Las fibras nerviosas de origen cerebral del tubérculo cuadrigémino anterior y tálamo óptico. *Trab. del Lab. de inves. biol.* Tomo II, fasc. 1, 1903.

parte comisural, en donde no falta tal cual fibra nerviosa medulada. De sus células multipolares no hemos podido perseguir el axon (fig. 607, T).

Foco oval.—Según aparece en la fig. 604, Q, que copia un preparado de Nissl, no lejos del rafe, inmediatamente por encima del núcleo precedente y por debajo de las aletas del foco romboidal (focos falciformes) yace una masa gris pálida, ovoidea, caracterizada por su pobreza en tubos medulados y la escasez de sus neuronas, que aparecen separadas por una materia granulosa intersticial abundante. Nuestras observaciones sobre este foco, que dicho sea de pasada, sólo hemos logrado determinar

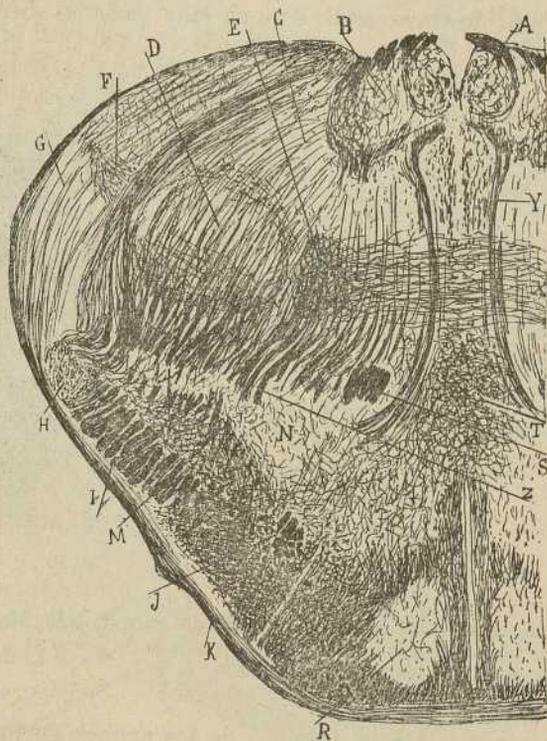


Fig 607.—Corte transversal del tálamo del ratón de ocho días (método de Golgi).— A, B, focos de la habénula; C, núcleo supero-interno; D, núcleo sensitivo; E, núcleo triangular; K, cinta óptica; G, cuerpo geniculado externo; J, columnas anteriores del fornix; S, cordón de Vicq d'Azyr; T, núcleo comisural inferior; R, foco principal del *tuber cinereum*.

en el conejo, son harto incompletas; únicamente podemos decir que sus elementos, relativamente voluminosos, afectan figura estrellada ó triangular, y que entre ellos yace un plexo nervioso delicado, cuya procedencia ha escapado á nuestras pesquisas.

Núcleo triangular ó mediano.—Las secciones comprensivas de la mitad caudal del foco sensitivo, revelan por dentro de éste, debajo del falci-

forme y fuera del oval, una masa gris de forma irregularmente triangular. La delgadez de sus hacecillos radiados, la falta de orientación de sus células y la existencia de un plexo nervioso intersticial de gran riqueza, distinguen este núcleo del sensitivo contiguo, del que en algunos preparados semeja una excrecencia interna.

Como en el foco sensitivo, sus elementos son de dos especies: unos gruesos, de axon largo y robustas dendritas divergentes (fig. 608, A), y otros medianos ó pequeños, provistos de dendritas complicadamente arborizadas y de un axon corto ramificado á variable distancia (fig. 608, B). Estas últimas células, según se nota en la fig. 608, no se encuentran orientadas en sentido transversal, sino en muy variadas direcciones.

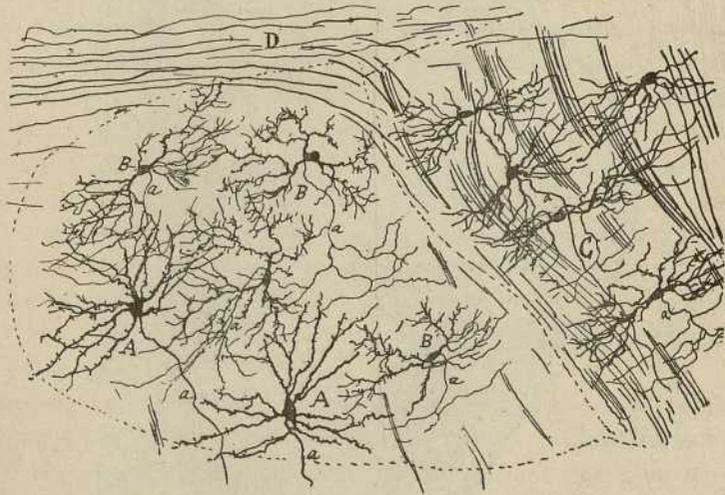


Fig. 608.—Trozo de un corte frontal del tálamo del gato de ocho días. — A, células de axon largo del núcleo triangular; B, células de axon corto; C, porción interna del núcleo sensitivo; D, fibras comisurales.

Fibras eferentes. — De la reunión de los axones de los corpúsculos gruesos, fórmanse haces descendentes continuados con una vía talamo-cortical (fig. 608, A).

Fibras cortico-talámicas. — Constituyen una vía muy importante y su disposición terminal representa la característica del foco que nos ocupa. Cuando se examinan cortes frontales talámicos algo posteriores (conejo, ratón) y un poco oblicuos de arriba á abajo y de atrás á adelante, adviértese que del piso superior del pedúnculo cerebral, se desprenden manojos de tubos robustos que ascienden en el sentido de los cortes, costean á variable distancia la frontera interna del núcleo sensitivo, y en el espesor del triangular, ó por debajo de él, se bifurcan; la *rama superior* ó externa, de ordinario algo más gruesa (fig. 609, D), se arboriza en el

seno de este ganglio; la *rama inferior* ó interna se dobla desde luego hacia adentro, cruzando á alturas diversas y de un modo flexuoso (figura 609, C), el núcleo que nos ocupa, así como una parte del foco oval inmediato, gana después el rafe emitiendo ramillas en todo su curso transversal, y acaba por perderse en el foco triangular del lado opuesto, así como en los territorios limítrofes (*ganglio romboidal, falciforme, comisural inferior*, etc.).

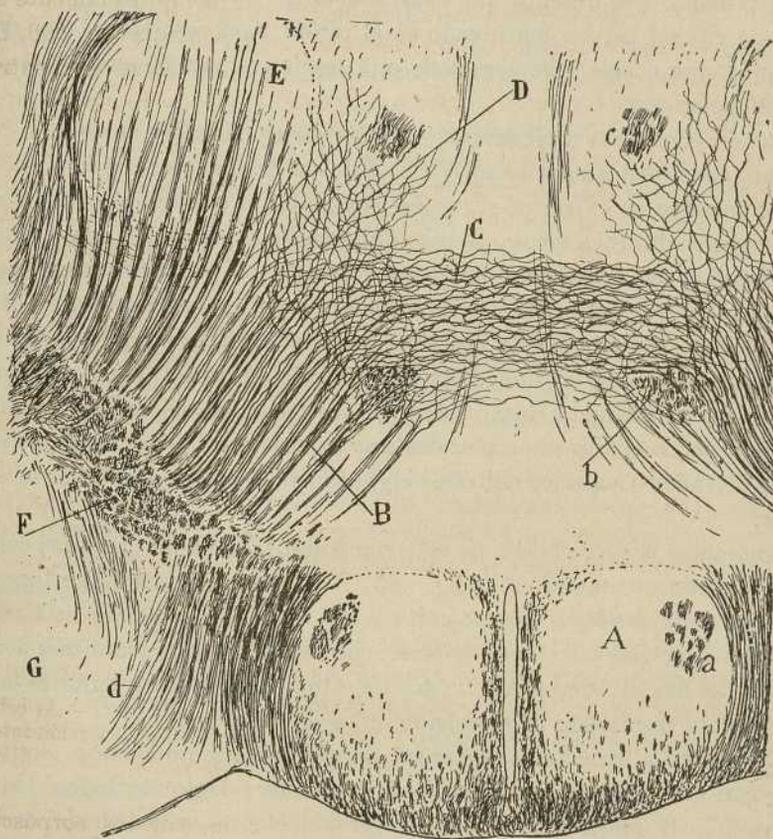


Fig. 609.—Corte frontal del tálamo óptico del ratón de pocos días. El corte es oblicuo de abajo á arriba y de delante á atrás.—A, foco principal ó anterior del *tuber cinereum*; B, fibras cerebrales para la comisura y foco triangular; C, ramas comisurales; D, ramas ascendentes; E, foco sensitivo; F, cápsula interna; a, pilar del fornix; b, haz de Vicq d'Azyr; c, cordón de Meynert.

El tallo de origen emite á veces, antes de la bifurcación, algunas colaterales destinadas al cabo inferior del núcleo triangular. En ocasiones recibe la comisura blanda dos ramas internas en vez de una.

El citado sistema comisural abarca una gran extensión de la comisura blanda, como lo prueban las secciones frontales; pero hay un punto donde las fibras son más numerosas y robustas: es un territorio correspon-

diente á la mitad posterior del foco sensitivo é inmediaciones del núcleo romboidal (fig. 607, E, C).

Fibras sensoriales. — No han sido halladas todavía, por más que la analogía estructural que existe entre este ganglio y el sensitivo, hacen presumible su existencia.

El foco triangular se presenta muy desarrollado en el conejo, y sobre todo en el gato y perro. ¿Corresponde al *núcleo mediano* de Luys del tálamo humano, ó representa una excrescencia del núcleo semilunar posterior con el cual parece continuado en el ratón? Para resolver estas dudas y fijar la significación fisiológica de este territorio, son menester nuevas investigaciones.

Núcleo comisural interdorsal. — En los cortes frontales anteriores del tálamo, cuando el núcleo sensitivo ha sido en buena parte reemplazado por el dorsal y no existe ya el núcleo romboidal ni el ovoideo y triangular, surge en la línea media, debajo del ganglio superior del rafe y entre los dorsales, una masa gris compacta formada de pequeñas células sumergidas en un plexo nervioso intersticial muy tupido. Caracterizan este foco, por el gran número de fibras horizontales ramificadas que contiene, las cuales parten de las inmediaciones del núcleo dorsal, corren serpenteando y ramificándose hacia adentro y se terminan en ambas mitades del ganglio. Las fibras horizontales más superiores abrazan el límite inferior del núcleo superior del rafe; algunas parecen distribuirse en su espesor.

Ignoramos la procedencia de este riquísimo sistema de fibras horizontales que representamos en la fig. 605, B. Cuando se examinan ligeramente los preparados á que se refieren las figs. 594 y 605, se está tentado á pensar que tales conductores representan simplemente una derivación del haz de Vicq d'Azyr, pero un estudio detenido no autoriza esta presunción, resultando más probable un origen cortical.

En cuanto á las células pequeñas multipolares y numerosas, emiten un axon descendente incorporado á fascículos talamo-corticales. En la figura 605, B, mostramos algunos de estos elementos, cuya dirección dominante es la transversal.

Focos de la región talámica superior del hombre. — En el hombre reconocense substancialmente los mismos núcleos que en los mamíferos, pero su volumen relativo y situación experimentan grandes mudanzas. Así el *cuerpo geniculado externo* afecta un gran volumen, y en vez de ofrecer la regularidad que en el gato—donde según las investigaciones recientes de Tello (1), se presenta como una retina donde se escalonan tres pisos de células y arborizaciones ópticas—aparece como plegado con una serie de capas grises onduladas, cada una de las cuales exhibe una hilera de ar-

(1) Tello: Estructura del cuerpo geniculado externo. *Trab. del Lab. de Investigaciones biológicas*, fasc. 4, 1903.

borizaciones. El *foco lateral*, equivalente al sensitivo, es enorme y muy prolongado en sentido antero-posterior. El *dorsal*, situado entre el lateral y el interno, es relativamente pequeño; en fin, el *pulvinar*, rudimentario en los animales, alcanza proporciones enormes.

Es indudable que en el hombre deben existir también los focos semilunares, así como los del rafe; pero hasta hoy no se ha hecho de tales pléyades un estudio suficiente para determinar su situación y forma.

Entre los focos de más dudosa homología, cuéntanse los siguientes, hasta hoy solamente bien estudiados en el hombre: el *núcleo mediano de Luys*, el *interno de Burdach* y el *semilunar de Flechsig*.

Centro mediano de Luys.—Llamado así en honor de su descubridor, es una masa gris esferoidal situada entre el pulvinar, con quien continúa posteriormente, el núcleo externo ó sensitivo colocado por fuera, y el núcleo interno situado por delante y dentro. Habita en frente de la habénula y confronta exteriormente con la lámina medular interna y el foco semilunar de Flechsig. Su estructura es desconocida, sabiéndose solamente que consta de células multipolares y de un plexo tupido de fibras medulares, plexo por el cual destaca del territorio del foco interno mucho más pobre en fibras nerviosas. Se ignora la significación funcional de este centro que hipotéticamente relacionan los autores con la cinta de Reil interna. Para Déjerine (1), este foco recibiría un cierto número de fibras de la vía sensitiva, del pedúnculo cerebeloso superior y de los haces longitudinales de la formación reticulada del bulbo, sin contar las importantes radiaciones descendentes que le llegan de la corteza cerebral.

No es fácil averiguar á qué foco talámico del gato ó del conejo corresponde el centro de Luys. Según Monakow, este núcleo afectaría en el conejo forma de cinta, y yacería en un desdoblamiento de la lámina medular interna. En nuestras preparaciones no se reconoce con certeza, aunque alguna vez nos hayamos inclinado á identificarlo con el núcleo triangular.

Núcleo interno de Burdach.—Así se califica un territorio gris voluminoso del hombre, situado en la porción anterior del tálamo por dentro de la lámina medular interna y por delante del foco mediano de Luys y el pulvinar. Confina por dentro con la substancia gris central que le separa del ventrículo, y posteriormente se continúa sin límite preciso con el pulvinar. En los preparados de Nissl, exhibe gran número de pequeños elementos asteriformes, y en los de Weigert se reconoce por su pobreza en fibras meduladas. Las conexiones de este foco son inciertas. Para Déjerine, sus fibras aferentes vendrían del *pedúnculo infero interno* del tálamo, del *asa lenticular* y el *haz de Forel*, relaciones que parecen muy dudosas, así como las que Monakow supone entre la zona cortical del núcleo interno y las circunvoluciones frontales segunda y tercera é insulares.

En el conejo es probable, pero no seguro, que el foco interno de Burdach esté representado por la masa gris anterior, situada por debajo de la *stria thalami* y foco de la habénula, masa que nosotros hemos designado *núcleo supero-interno*.

Núcleo arqueado.—En los cortes frontales del tálamo humano, aparece debajo del foco de Luys, por fuera y á cierta distancia de la corteza blan-

(1) Déjerine: Anat. des centres nerveux. Vol. II, pág. 350.

ca del núcleo rojo, un territorio gris, pálido, arqueado, reconocido primeramente por Tschisch (1) y Flechsig, que le dieron respectivamente los nombres de *núcleo en copa* y *foco semilunar*. Ignóranse las conexiones de este núcleo, así como su homología en los animales.

(1) *Tschisch*: Untersuchungen zur Anatomie des Grosshirnganglien des Menschen. *Sächs. Ber.*, 1886.

CAPITULO XXXIV

NÚCLEOS DE LA REGIÓN SUBTALÁMICA

Cuerpo de Luys, *zona incerta*, núcleo de la cápsula interna, fascículo y campo de Forel, foco de la *stria thalami*, foco subventricular, cuerpo mamilar y *tuber cinereum*.

La región subtalámica no es menos complicada que la talámica superior que acabamos de exponer. En ella yacen numerosos ganglios, de los cuales sólo un corto número han sido hasta hoy bien diferenciados. A semejanza de los focos del plano superior, aparecen estas masas grises dispuestas en series antero-posteriores irregulares. La *serie externa ó lateral* comprende: el *cuerpo de Luys*, el *foco de la zona incerta*, el *fascículo y campo de Forel*, el *núcleo de la cápsula interna*, el *diminuto núcleo de la stria thalami* y otros menos bien individualizados, como por ejemplo el que rodea las columnas del fornix (fig. 604, N), la substancia gris intersticial del pedúnculo cerebral, etc. En la serie interna se alinean de atrás á adelante el *cuerpo mamilar*, el *tuber cinereum*, el *foco supra-óptico* y el *pequeño núcleo subventricular*.

CUERPO DE LUYA

En una serie de cortes frontales del tálamo coloreados por el método de Weigert, y que interesan el cuerpo mamilar, nótase que, á medida que se examinan secciones más anteriores, disminuye progresivamente el área de la *substancia nigra*, siendo reemplazada por una masa gris más pequeña, transversal, y algo oblicuamente alargada, de figura ovoidea ó lenticular, y conocida con el nombre de *cuerpo de Luys* (fig. 610, E). Posee este ganglio una gran unidad morfológica y estructural en el hombre y mamíferos, y sus fronteras, netamente acusadas, son en los pequeños mamíferos: por abajo, el pié del pedúnculo cerebral, del que, según luego veremos, representa una dependencia; por detrás, el cordón de Forel, que le separa del *locus niger*; por encima, una zona pobre en fibras nerviosas, en la vecindad de la cual reside caudalmente la *zona incerta* y su foco, y frontalmente el *núcleo de la cápsula interna*. Más voluminoso que en el gato y conejo, el cuerpo de Luys humano está cubierto superior y lateralmente por una parte del cordón lenticular de Forel y campo de igual

nombre. Una especie de cápsula de tubos medulados, íntimamente aplicada á la cara superior del ganglio, sepárale de dichas formaciones.

Reconócese fácilmente el cuerpo de Luys en los preparados de Nissl por el gran número de elementos de talla mediana, fusiformes ó poligonales que contiene. El protoplasma, estirado en expansiones, aloja finos grumos cromáticos esparcidos con desigualdad. En algunas células, vén-

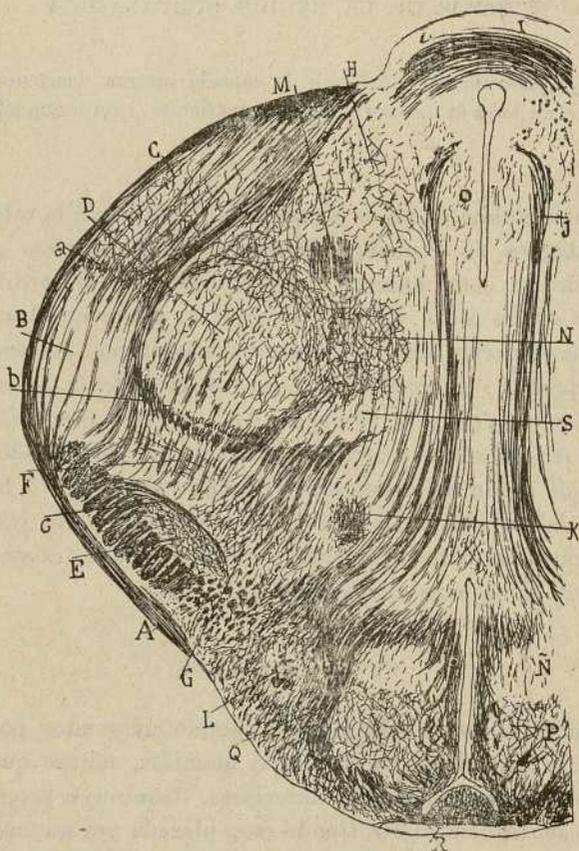


Fig. 610.—Sección frontal del entrecerebro del ratón al nivel del cuerpo de Luys.— A, tracto óptico; B y C, focos del núcleo geniculado externo; D, núcleo sensitivo; N, foco triangular; E, núcleo de Luys; F, zona incierta; I, comisura posterior; O, foco superior del rafe; J, vía central de este ganglio, etc.

se concreciones basiófilas superficiales. No es raro hallar neuronas envueltas en coronas de núcleos de neuroglia. Examinadas en los preparados de Weigert, aparecen separadas por un plexo medulado muy tupido, continuado con haces nerviosos ascendentes desprendidos del pedúnculo (fig. 611).

Respecto á la fina estructura, he aquí los datos estructurales en gran

parte confirmatorios de los resultados obtenidos por Kölliker y Mirto, que hemos conseguido estudiando el cuerpo de Luys del ratón, conejo y gato.

Células.—Según se aprecia en la fig. 611, A, B, las neuronas del cuerpo de Luys son fusiformes, poligonales ó triangulares, y yacen sin orden en todo el espesor del ganglio. Las colocadas cerca ó en plena cápsula, oriéntanse transversalmente (fig. 611, B). Las dendritas, bastante largas, flexuosas ó vellosas, se muestran irradiadas y repetidamente ramificadas. El axon da grandes revueltas en su porción inicial, por lo que es difícil determinar su paradero; sin embargo, hemos tenido oca-

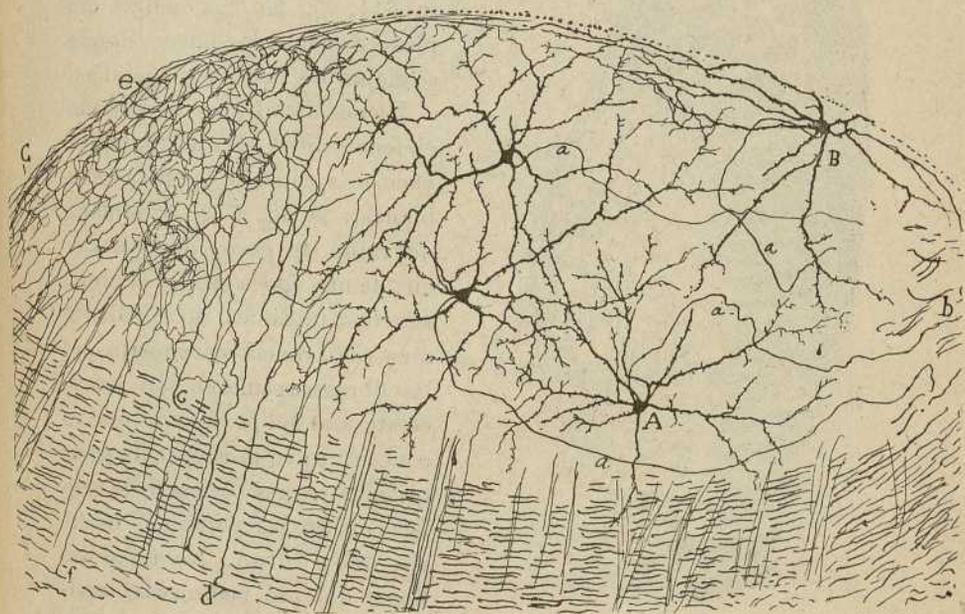


Fig. 611.—Corte frontal del cuerpo de Luys del gato de pocos días.—A, células cuyos axones iban hacia adentro y abajo; B, célula marginal, C, cápsula del foco formada de colaterales llegadas del pedúnculo; e, plexos de colaterales; d, c, f, origen de colaterales pedunculares.

sión de notar, tanto en el gato como en el conejo, que en algunas células, quizás en todas, tales expansiones marchan hacia adentro y atrás, incorporándose á unos manojos de fibras descendentes que residen en el ángulo interno del foco y por encima del tercio interno del pié peduncular. En la fig. 611, b, tomada del gato de ocho días, aparecen claramente la marcha de algunos axones.

Fibras aferentes.—Son de dos especies: colaterales y terminales, todas provenientes de los haces pedunculares subyacentes, ó de los fascículos aberrantes que cruzan sagitalmente el foco que nos ocupa,

Las *fibras colaterales* nacen, en ángulo recto, de los tubos pedunculares subyacentes, y muy especialmente, según se aprecia en la fig. 612, C, de la substancia blanca situada por fuera del borde externo del núcleo. Estas colaterales se condensan en haces mientras circulan por entre

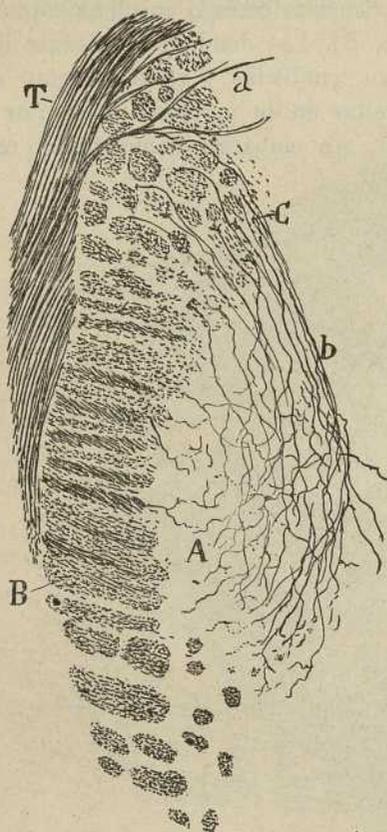


Fig. 612. — Corte transversal del pedúnculo cerebral del ratón de veinte días, al nivel del cuerpo de Luys. — A, cuerpo de Luys y plexo de colaterales; B, porción inferior del pedúnculo que no da colaterales al cuerpo de Luys; T, *tractus óptico*; C, región profunda del pedúnculo de donde emana la mayoría de las colaterales para el cuerpo de Luys; b, cápsula del cuerpo de Luys formada de colaterales.

los paquetes de la vía motriz, y llegadas que son al foco se diseminan, ramifican complicadamente y engendran, al confundir sus arborizaciones, uno de los plexos nerviosos más ricos y densos del tálamo óptico (figura 611, e). En las mallas del plexo destacan los huecos donde se alojan las neuronas luisianas.

Hemos dicho que revistiendo el foco por el plano superior yace una cápsula de substancia blanca; la fig. 612, b, tomada del ratón de pocos días, es decir, de una época en que el plexo nervioso intrafocal no es todavía muy rico, revela claramente que las fibras capsulares son ramas colaterales del pedúnculo, que se concentran en la superficie gangliónica para arborizarse de preferencia en las porciones internas del núcleo. No todas las fibras del pié peduncular emiten las referidas colaterales; éstas faltan casi por completo en el borde inferior de aquél, así como en las regiones superiores del pedúnculo extrañas, como se sabe, á la conducción motriz. Los cortes sagitales del pedúnculo y cuerpo de Luys en el ratón recién nacido nos han

permitido reconocer que en la región donde las colaterales son más numerosas, hay tubos sagitales que suministran dos y tres ramas para dicho cuerpo, según mencionamos ya en otro trabajo (1).

(1) S. R. Cajal: Contribución al estudio de la vía sensitiva central y á la estructura del tálamo óptico. *Rev. trim, microgr.*, vol. V, 1900.

Fibras terminales.—Explorando los referidos cortes sagitales del tálamo del ratón se aprecia que, además de las colaterales luisianas nacidas de tubos de paso y pedunculares, existen otras procedentes de tubos espesos, que después de cruzar más ó menos oblicuamente los haces motrices, acaban por trazar un arco y ramificarse enteramente en el cuerpo de Luys (fig. 613, *b*); de suerte que suministran á éste ramas colaterales y ramas terminales. En algunos casos (fig. 613, *e*) hemos logrado seguir

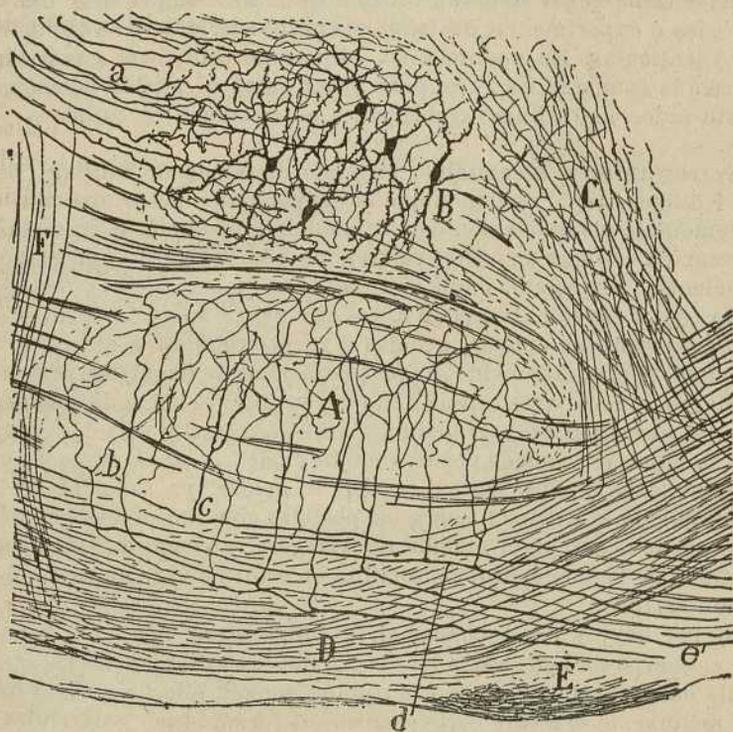


Fig. 613. — Corte sagital del hipotálamo del ratón de pocos días. — A, cuerpo de Luys; B, foco de la zona incerta.

las referidas fibras gruesas hacia el cerebro y notado que se pierden en el cuerpo estriado, sin que haya sido posible determinar sus células de origen.

Las colaterales destinadas al cuerpo de Luys han sido ya señaladas por Kölliker (1) y Mirto (2); pero aquel sabio las hace provenir en gran parte del *tractus opticus*, mientras que éste, reconociendo que algunas de ellas emanan de la cápsula interna, establece otros orígenes que nos parecen dudosos. Entre las fibras que en sentir de este sabio tendrían su

(1) Kölliker: *Lehrbuch des Gewebelehre* 6 Auf., pág. 995 y siguientes.

(2) Mirto: *Sulla fina Anatomia delle regioni pedunculare e subtalamica nell uomo*. Nota preliminar. *Rev. di pat. nervosa e mentale*, vol. I, 1896.

terminación en el foco de Luys, se encontrarían: 1.º, colaterales nacidas del asa del núcleo lenticular; 2.º, axones directos de ésta; 3.º, fibras sutiles arribadas del foco lenticular, y 4.º, colaterales emanadas del segmento posterior de la cápsula interna.

En opinión de Déjerine, el cuerpo de Luys recibe fibras del *fascículo lenticular de Forel* (relación solo aparente, como veremos más adelante), y muy principalmente, según afirmaron ya Mahaim y Monakow, un sistema de conductores descendentes procedentes del cuerpo estriado (*globus pallidus, putamen, núcleo caudal*). Apóyase este autor en el hecho de que estas radiaciones *strio-luysianas* degeneran siempre que una lesión patológica ó experimental destruye el cuerpo estriado, y en particular el núcleo lenticular. En cuanto á las células de este foco, enviarían sus axones á la comisura de Forel para pasar quizá al núcleo homólogo del opuesto lado. Tales fibras comisurales no aparecen en nuestros preparados.

Diversos autores, resucitando un viejo dictamen de Stilling (Berheimer, Kölliker, etc.), sostienen que el nervio óptico posee una raíz luisiana. Semejante comunicación con la bandeleta no es sino el fruto de la interpretación errónea de cortes coloreados por Weigert y otros métodos insuficientes; en efecto, nada más fácil que tomar simples colaterales nacidas de la cápsula interna, ó fibras que pasan más allá hasta el *globus pallidus*, por fibras ópticas, gracias á la proximidad y dirección de la bandeleta. Afortunadamente, en los preparados de Golgi (fig. 613, c, d) no hay riesgo de semejante lapsus; en ellos se observa con toda claridad que todas las fibras perforantes pedunculares de trayecto más ó menos á la bandeleta, nacen positivamente ya de la cápsula interna, ya del *globus pallidus* y foco lenticular. Por lo demás, ya Déjerine (1) llama discretamente la atención sobre las posibles equivocaciones que en este punto puede acarrear el método de Weigert, y recuerda, además, que el método de las degeneraciones milita en contra de la existencia de vías optico-luisianas.

Hoy por hoy, y sin rechazar en absoluto otras vías, sólo cabe atribuir al cuerpo de Luys estas tres corrientes: a) *descendente ó aferente*, nacida en el cuerpo de Luys y destinada, quizás, á focos motores del bulbo y médula; b) *aferente cortico-luisiana*, formada por colaterales de la cápsula interna; c) *aferente strio-luisiana*, emanada quizás del cuerpo estriado. Aunque parece improbable, no sería imposible que estas dos corrientes aferentes provinieran en realidad del cuerpo estriado, ya que muchas de las fibras de este ganglio yacen adosadas á la vía motriz, por lo menos en los pequeños mamíferos.

A pesar de nuestros esfuerzos reiterados, y no obstante las opiniones de Flechsig, Edinger, Bechterew, etc., quienes admiten la terminación en el cuerpo de Luys de una parte de la vía sensitiva, nos ha sido imposible confirmar la entrada en este ganglio de ninguna especie de corriente sensorial ó aferente. Si esta ausencia de relación con los focos sensitivos y sensoriales secundarios se confirmara, podría establecerse una esencial diferencia entre el cuerpo de Luys y los núcleos yacentes en el piso talámico superior. Conforme veremos más adelante, cuando sintetizamos nuestros estudios sobre el tálamo, el cuerpo de Luys, á semejanza

(1) Déjerine: Loc. cit., pág. 402.

de la *substancia nigra*, *focos rayados* y otros varios territorios grises sub-talámicos, representa verosimilmente un ganglio motor intermediario, es decir, una estación de empalme y coordinación entre las fibras motrices cerebrales ó primarias y los núcleos motores secundarios ó terminales.

El cuerpo de Luys del hombre y mamíferos girencéfalos, es más voluminoso que en los roedores, y aparece atravesado por gran número de haces sagitales que no son otra cosa que fibras pedunculares dislocadas. De ellas emanan también numerosas colaterales para el ganglio. En el gato y perro, los haces de paso pueden ser tan gruesos que interrumpen algunas pléyades celulares inferiores que forman lo que hemos llamado *cuerpos luisianos accesorios* (1) (fig. 620, C).

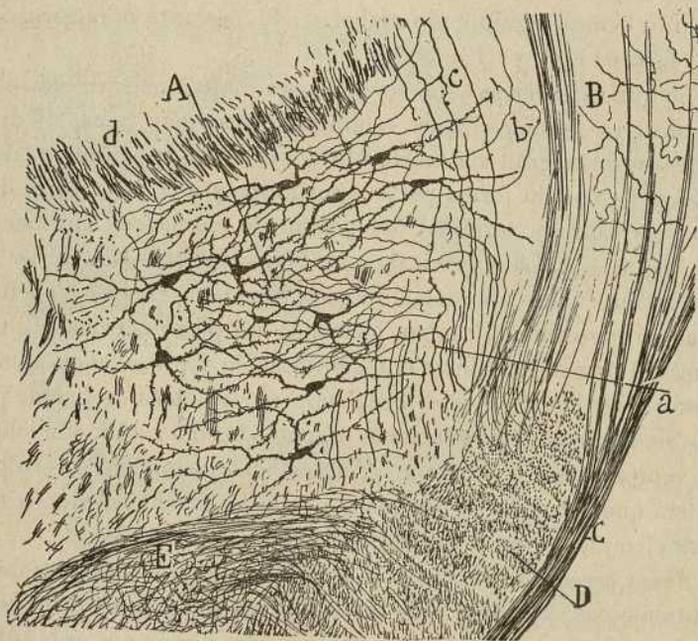


Fig. 614. — Trozo de un corte frontal del tálamo que pasaba á la altura del cuerpo de Luys.— A, foco de la zona incerta; B, ganglio geniculado externo; C, *tractus* óptico; D, pedúnculo cerebral; E, cuerpo de Luys (ratón de pocos días).

Zona incerta y su foco. — Califican los autores de *zona incerta* una banda transversal gris, pobre en fibras nerviosas, situada entre la corteza del cuerpo de Luys y la capa blanca que guarnece por abajo el foco sensitivo, corteza nerviosa que corresponde, según dijimos más atrás, al lemnisco interno y demás vías ascendentes del bulbo y protuberancia (figs. 614, A y 613, B). Por detrás se prolonga esta región hasta el comienzo de la *substancia nigra*; por delante carece de fronteras acusadas,

(1) *Cajal*: Estudios talámicos. *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas*. Vol. II, 1903.

pareciendo confundirse con un foco especial subtalámico recientemente diferenciado por nosotros; el núcleo de la cápsula interna (fig. 613, C).

Toda esta región de sección frontal cuadrilonga aparece sembrada de *gruesos hacecillos* descendentes que se tornan sucesivamente externos y sagitales para incorporarse á la cápsula interna; y de *pléyades celulares* ó neuronas sueltas bastante voluminosas, esparcidas irregularmente y particularmente abundantes hacia afuera, no lejos del cuerpo geniculado externo.

Coloreados por el cromato de plata presentan estos corpúsculos forma triangular ó en huso, y una orientación preferentemente transversal de las dendritas polares. El axon traza una curva y parece marchar hacia atrás; no lo hemos seguido, sin embargo, lo bastante para reconocer su destino (figs. 614, A y 613, B).

Pero lo que caracteriza y ha servido para individualizar esta pléyade gangliónica, es que en ella se ramifican y terminan ramas de división descendentes de la gran vía sensitiva sagital colocada por debajo del foco sensitivo, y de la cual forma parte verosíblemente la vía central del trigémino y la porción terminal del pedúnculo cerebeloso superior (figuras 613, a y 614,). La mayoría de estas fibras aferentes, se tuercen transversalmente en cuanto abordan el foco, y, trazando grandes revueltas que dificultan su persecución, acaban formando un plexo nervioso de mediana riqueza. Imposible es decir qué significación y procedencia tienen los conductores destinados á este foco; empero, si hemos de juzgar por los aspectos de algunas impregnaciones afortunadas del ratón, el núcleo sub-sensitivo representaría la estación principal del pedúnculo cerebeloso superior, sin que con esto pretendamos descartar otras conexiones sensitivas; por ejemplo, la de la vía del trigémino (fig. 646, M).

Las *fibras cerebrales* representan robustas colaterales nacidas de tubos cortico-talámicos, la mayoría de los cuales se destinan al núcleo sensitivo. Dichas colaterales, en número de una, dos ó más por cada tubo cortical, marchan hacia dentro cruzando transversalmente por entre las células voluminosas del foco, dentro del cual engendran arborizaciones complicadas en íntimo contacto con las dendritas y cuerpo celular (fig. 614, a).

Foco de la cápsula interna. — Estudios recientes recaídos en el tálamo del gato, conejo y ratón nos han permitido individualizar una masa gris que parece prolongación anterior de la *zona incerta*, y que viene á ser á la porción alta de la cápsula interna sobre la que se apoya lo que el cuerpo de Luys es al pedúnculo cerebral. Este foco es bien aparente en aquellos cortes frontales que pasan por delante del cuerpo de Luys y *zona incerta*, á los cuales viene á sustituir. Aplanado de arriba á abajo, y más grueso por dentro que por fuera, exhibe en las secciones frontales una figura triangular con el ángulo externo extendido en largo y delgado pedículo horizontal, insinuado entre el foco sensitivo y lo alto de

la cápsula interna. He aquí los límites del foco: por dentro, los cordones de Vicq d'Azyr y fornix, entre los cuales sobresale hasta confundirse con la frontera lateral del *tuber cinerum* (fig. 604, N); por encima la cápsula blanca que guarnece el núcleo sensitivo y aquella zona gris superpuesta al haz de Vicq d'Azyr, que hemos llamado núcleo oval; por abajo la cápsula interna.

Si en vez de examinar secciones frontales de preparados de Weigert ó Nissl, estudiamos cortes horizontales del cerebro del ratón coloreados por el cromato de plata (fig. 615, F), echaremos de ver que la porción in-

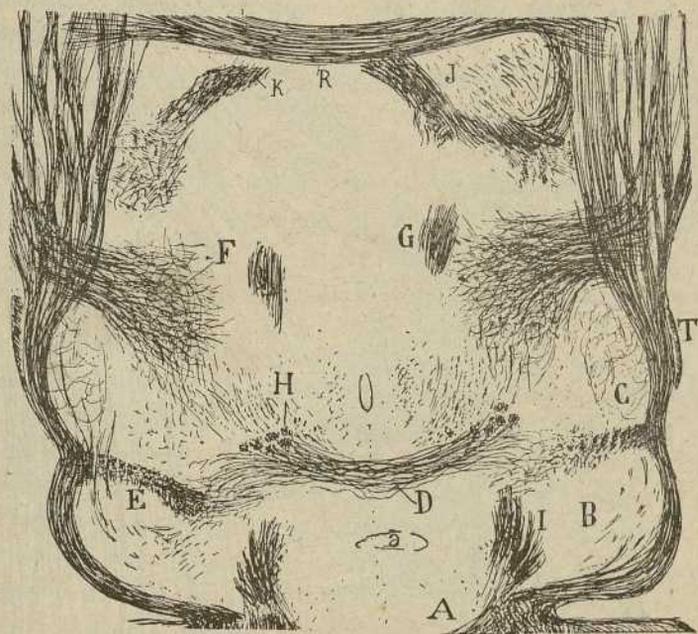


Fig. 615. — Corte horizontal de la región hipotalámica del ratón.— A, foco interpeduncular; B, substancia nigra; C, cuerpo de Luys; D, decusación de las columnas del fornix; E, fascículo de Forel; F, foco de la cápsula interna; G, haz de Vicq d'Azyr; I, vía sensitiva; R, comisura anterior; T, cinta óptica.

terna del foco se ensancha notablemente en sentido sagital, sobre todo hacia atrás, rebasando las fronteras antero-internas del cuerpo de Luys.

No es la morfología exterior del ganglio, no siempre bien acusada, lo que nos ha permitido individualizarlo de las demás formaciones grises hipotalámicas, sino el hecho de recibir de la cápsula interna, como luego veremos, un riquísimo y especial sistema de colaterales y terminales.

Consta el foco, de fibras aferentes y de células y fibras eferentes.

Las *fibras aferentes* son espesas, se reúnen á menudo en manojos que cruzan oblicuamente los contingentes pedunculares, como si procedieran

del foco lenticular subyacente, y trazando una revuelta penetran en el citado foco. En cuanto á las colaterales, pertenecen á dos categorías : unas son ramillas delicadas nacidas en ángulo recto y poseyendo un diámetro menor que el núcleo de origen (fig. 616, *b*); otras afectan mayor grosor, constituyendo verdaderas ramas terminales, dado que la prolongación ulterior del tallo resulta más delgada que aquélla (*a*). Todas

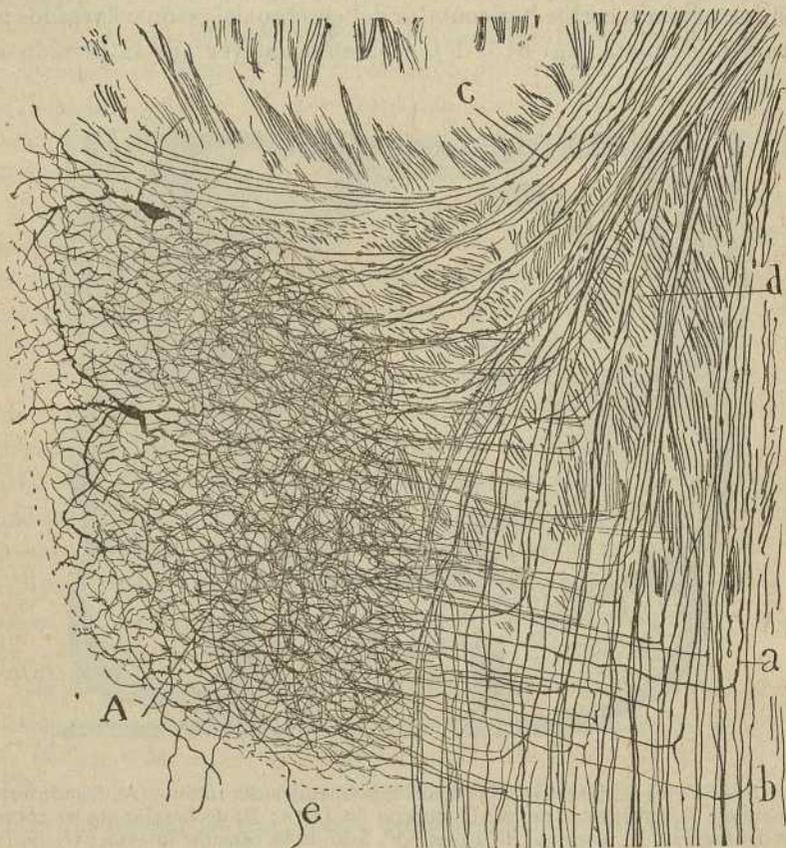


Fig. 616. — Trozo de un corte horizontal del hipotálamo del gato de cuatro días. — A, ganglio especial del hipotálamo situado delante del cuerpo de Luys : *a*, fibras pedunculares que suministran una rama gruesa al citado foco; *b*, otra que daba una colateral para el mismo; *c*, fibras terminales llegadas de la cápsula interna; *e*, axones nacidos en el foco y dirigidos hacia atrás.

estas fibras, mezcladas con las directas, penetran en el ganglio de fuera á dentro, y engendran, con sus extensas ramificaciones finales en todo el espesor de éste, un plexo tupidísimo, mucho más rico é intrincado que el yacente en el cuerpo de Luys (fig. 616, A).

Las células estudiadas en los preparados de Nissl, son pequeñas, de figu-

ra ovoidea ó fusiforme, y provistas de un protoplasma pálido y escaso en finos grumos cromáticos. Acumúlanse especialmente en la base del foco, cerca del haz de Vicq d'Azyr. Acá y allá destacan algunos elementos más gruesos, con más caudal de protoplasma y dendritas divergentes. Casi todos ellos parecen orientados en sentido transversal, particularmente los yacentes en el espesor del pedículo, que están como oprimidos por la gran cantidad de haces radiados que los cruzan.

En los preparados de Golgi dichas células aparecen multipolares, con largas dendritas ramificadas y vellosas. Entre ellas hállase el plexo intersticial ya citado. El axon, que traza alguna revuelta, nos ha parecido dirigirse hacia atrás para engendrar alguna fibra centrífuga semejante á la nacida en el cuerpo de Luys (fig. 616, e).

Hasta hoy no hemos visto llegar á este ganglio *fibras ascendentes*, es decir, arribadas de focos del cerebro medio ó del bulbo. Nos parece, por tanto, representar el citado foco subtalámico un *centro centrífugo* semejante al *cuerpo de Luys, núcleo rojo, substantia nigra, núcleos rayados*, etc., donde también parece faltar esta vía aferente sensorial.

CORDÓN LENTICULAR DE FOREL Y CAMPO VENTRAL DE ESTE NOMBRE

Con el nombre de *cordón lenticular de Forel* se conoce un robusto paquete de fibras transversales, bien aparente en los cortes frontales de la región subtalámica, y el cual, partiendo de la cápsula interna ó de más allá, marcha hacia atrás y adentro, tapizando en parte (hombre) el cuerpo de Luys, y diseminándose y perdiéndose en una región gris vecina del rafe, y no muy alejada de la columna anterior del trígono, designada *campo de Forel* (fig. 617, J). El origen y trayecto de esta importante vía, que los autores reputaban erróneamente dependencia del cuerpo estriado, y totalmente extraña al pedúnculo cerebral, han sido esclarecidos por nuestras recientes investigaciones, efectuadas en dos épocas distintas (1) sobre preparados de Golgi y Ehrlich (ratón, conejo y gato).

Según se advierte en las figuras 617, F y 620, A, el cordón lenticular de Forel representa sencillamente un cuantioso grupo de colaterales, nacidas en ángulo recto del curso de las fibras motrices del pedúnculo cerebral. Los cortes sagitales (excelentes para el estudio) presentan este sistema de fibras á la manera de un cordón compacto arciforme, que dirigiéndose hacia adentro, arriba y atrás, disemina en abanico sus fibras, después de costear ó de aproximarse mucho á la frontera superior de la substancia nigra (figs. 617 y 621, A). El punto de origen en el pedúnculo

(1) S. Ramón Cajal: Contribución al estudio de la vía sensitiva y estructura del tálamo. *Revista trimestral microgr.* Vol. V, 1900.

— Véase también: Estudios talámicos (origen del fascículo lenticular de Forel, etc.). *Trabajos del Lab. de investigaciones biológicas.* Vol. II, 1903.

parece constituir un área muy limitada. Sin embargo, si en vez de los cortes sagitales horizontales oblicuos se examinan los frontales que pasan por delante de la substancia negra, el sistema de Forel cambia de aspecto, apareciendo dividido en una serie de hacesillos paralelos y advirtiéndose que proceden de la región central ó motriz del pedúnculo cerebral (figura 620, A).

En las figuras 619 y 620 mostramos detalles del origen del cordón de Forel, tomados del gato joven y adulto. En los preparados de Ehrlich

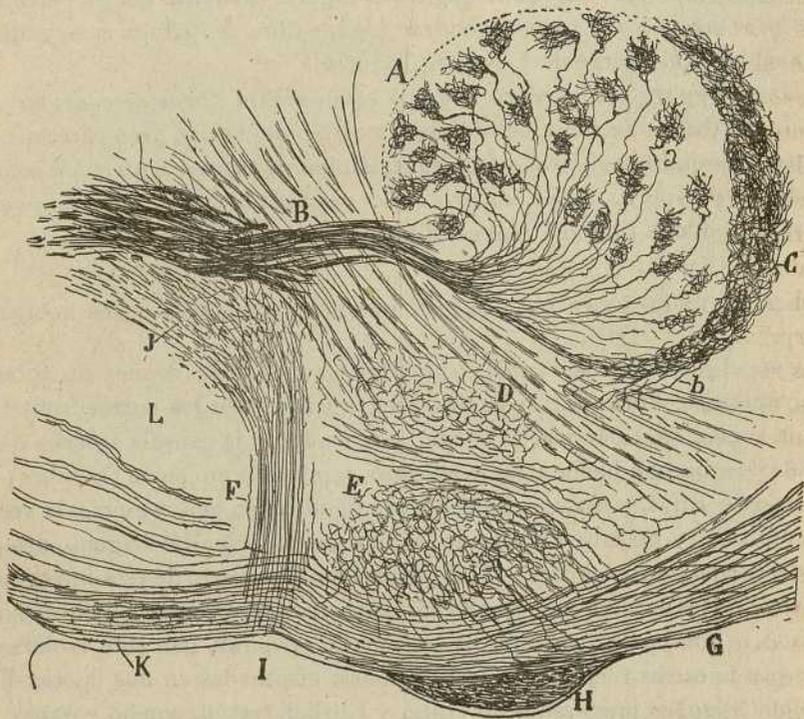


Fig. 617. — Corte sagital de la región talámica inferior y peduncular del ratón de veinte días. — A, foco lateral del tálamo; B, fascículo sensitivo; C, foco semilunar; D, *Gitterkern* ventral de Nissl; E, ganglio de Luys; F, fascículo lenticular de Forel; G, pedúnculo; H, *tractus* óptico; I, asta de Ammon; J, campo de Forel donde principalmente se disemina el haz de Forel.

(fig. 619, *a*), sobre todo, se nota que las colaterales brotan de una estrangulación, al nivel de la cual el tubo peduncular suele trazar un ángulo ó inflexión, que recuerda el de las fibras funiculares de la médula. A menudo, el tallo de origen (fig. 619, *b*) es algo más grueso antes que después de emitir la ramilla, que representa por su delgadez relativa una colateral de aquél; no es raro, sin embargo, que las dos ramas de la di-

visión sean iguales. Alguna vez hemos sorprendido tallos con dos ramas ascendentes.

Las citadas colaterales proceden, tanto de los tubos más inferiores del pié peduncular, como de los superiores; sin embargo, en el perro y gato nos han parecido algo más escasas las brotadas en los pisos inferiores. Ni dejan de contribuir con sus colaterales, aquellos fascículos motores más altos y aberrantes que cruzan el cuerpo de Luys y *locus niger* por planos bastante elevados, particularidad manifiesta en las figuras 620 y 617. En los cortes sagitales de preparados de Ehrlich y Golgi del gato y perro, hemos sorprendido también algunas rarísimas fibras directas, es decir, tubos descendentes pedunculares, que se doblan bruscamente en el arranque del cordón de Forel, entre cuyos conductores destacan por su mayor robustez. En algunos casos se advierte que el conductor directo se divide inmediatamente en

dos ramas, que marchan paralelas á lo largo del haz que nos ocupa.

Naturalmente, en el gato y perro el área de origen de esta vía es mucho más extensa que en el ratón y conejillo de Indias, apareciendo en los cortes sagitales como una ancha faja extendida desde el *locus niger* hasta la vecindad del cuerpo de Luys, y dividida en dos ó más cordones mal deslindados.

○ Todos los tubos pedunculares ¿emiten colaterales para el *cordón lenticular* de Forel? Ya expusimos en nuestro primer trabajo sobre el tema, que las colaterales parten exclusivamente de la región media del pedúnculo, correspondiente muy verosimilmente á la vía piramidal (recuérdese que en el hombre estas fibras proceden de la región peduncular nacida de la esfera motriz del cerebro), no de sus porciones superiores é in-

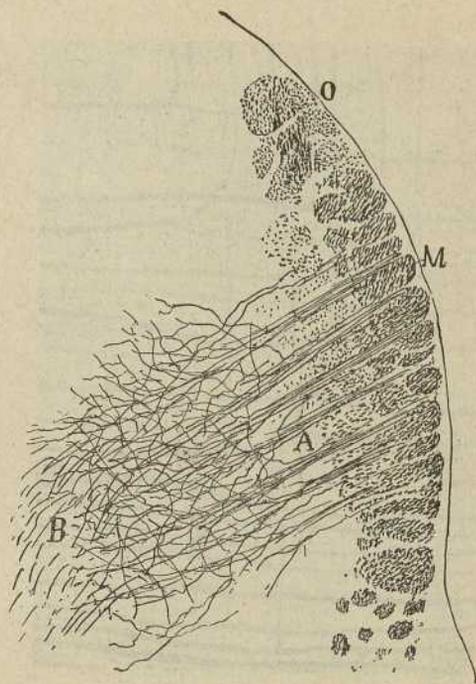


Fig. 618. — Corte transversal del pedúnculo cerebral por detrás del cuerpo de Luys. Ratón de quince días. — A, haces de colaterales formadoras del cordón de Forel; B, ramificaciones de estas fibras en el campo de Forel; O, vía óptica central exenta de colaterales; M, parte probablemente motriz del pedúnculo.

feriores. Pero aun en esta presunta región motriz, existen conductores desprovistos de colaterales. De todos modos, cabe afirmar que en el gato, conejo y ratón, donde hemos aplicado con fortuna los métodos de Ehrlich y Golgi, la mayoría de las fibras pedunculares motrices contribuyen á formar la citada vía subtalámica. Otra cuestión importante es averiguar de qué focos superiores nacen las fibras provistas de colaterales. Puesto

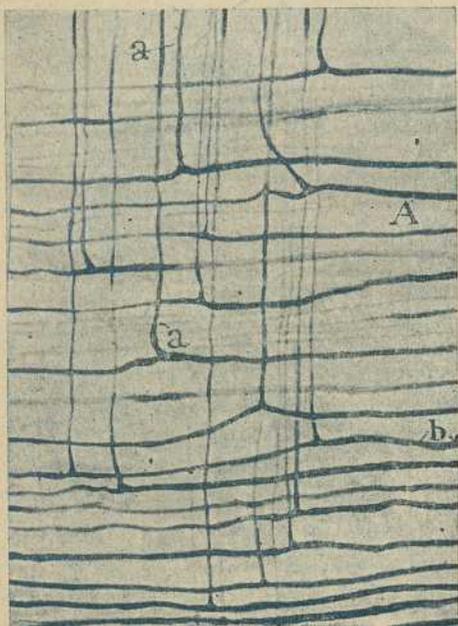


Fig. 619.—Detalles del origen del haz de Forel en el pedúnculo del gato. Método de Ehrlich (obj. 1'30 apocr.). — A, fibras pedunculares antes de dar las ramas del haz de Forel; a, fibras de éste.

los haces de la cápsula interna y marchando en dirección de los segmentos no lejanos del foco lenticular. Sin embargo, un examen atento de estos mismos preparados en los pequeños mamíferos, donde las distancias son cortísimas, prueba absolutamente que ninguna de las fibras del llamado cordón lenticular cruza enteramente el pedúnculo ni se enlaza parcialmente, como Kölliker ha supuesto, con la cinta óptica, que, por cierto, en los roedores reside en plano mucho más anterior que el paraje de arranque del cordón que nos ocupa.

Curso y terminación. — El curso del haz lenticular y campo de Forel ha sido estudiado ya por los autores, singularmente por Déjerine. En nuestros preparados se observa que los haces constitutivos del cordón marchan primeramente hacia arriba y adentro, según una línea curva bien perceptible en los cortes frontales del pedúnculo; llegados estos fascículos por encima de la *substantia nigra* y no lejos de la vía sensitiva,

que forman parte, según llevamos dicho, de la vía motriz, claro está que emanarán *ab initio* de la región central de la corteza cerebral; mas como los autores han atribuído, con razón ó sin ella, un origen estriado al cordón lenticular de Forel y campo H³, resulta interesante examinar, en los cortes sagitales más favorables, el curso ulterior, ascendente y descendente, de las fibras de la cápsula interna que están provistas de las consabidas colaterales.

El resultado de nuestras pesquisas ha sido comprobar que por lo menos la mayoría de dichos tallos de origen no se apartan de los haces de la cápsula interna, ni se detienen, por tanto, en el foco lenticular. A nuestro juicio, la opinión que combatimos debe atribuirse simplemente á que, en los preparados de Weigert, ó del carmín, el cordón de Forel aparece como cruzando

tuercen hacia atrás y arriba, desplegándose en abanico y tornándose plexiformes. Entre ellos quedan intervalos prolongados que alojan algunas células intersticiales, constitutivas de un foco especial que podría llamarse : núcleo del *campo de Forel*. Las fibras de la vía que nos ocupa, se entremezclan ahora con numerosos conductores, procedentes unos del

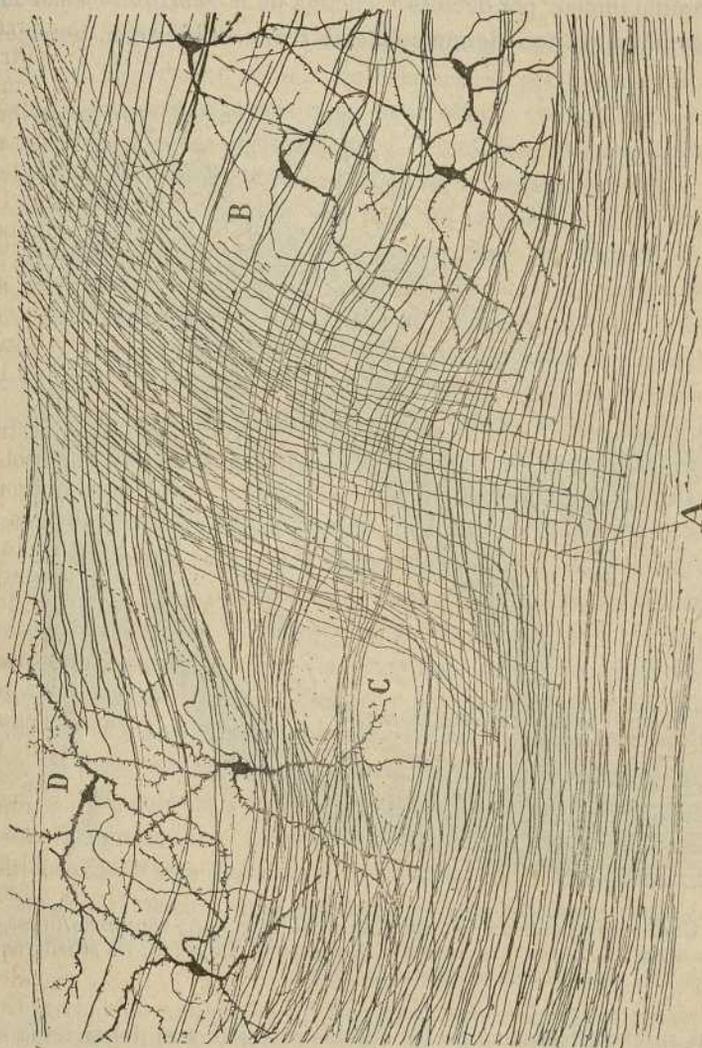


Fig. 620. — Trozo de un corte sagital de la región hipofalámica del gato de pocos días. — A, colaterales del pedúnculo cerebral constitutivas del haz de Forel; B, substancia nigra; C, cuerpo de Luys; D, cuerpos de Luys accesorios.

cuerpo de Luys, otros de la misma vía motriz, de la que representan fibras aberrantes ó desviadas, otros, en fin, continuados quizá con la vía central del trigémino ó con tubos ascendentes de la substancia reticular de la protuberancia y calota. Finalmente, las mencionadas colaterales, haciéndose de cada vez más internas y posteriores, se sitúan debajo de

la vía sensitiva, á la cual cruzan en parte muy oblicuamente, para abordar por fin la substancia reticular gris de la calota é ingresar en la cápsula externa del núcleo rojo, más allá del cual, habida cuenta de la confusión de conductores sagitales de esta región, es imposible perseguirlas en los cortes sagitales y algo oblicuos del encéfalo del ratón (figura 621, A).

En su camino inicial, por delante y encima de la *substantia nigra*, las mencionadas fibras emiten alguna colateral y aun se bifurcan, parecien-

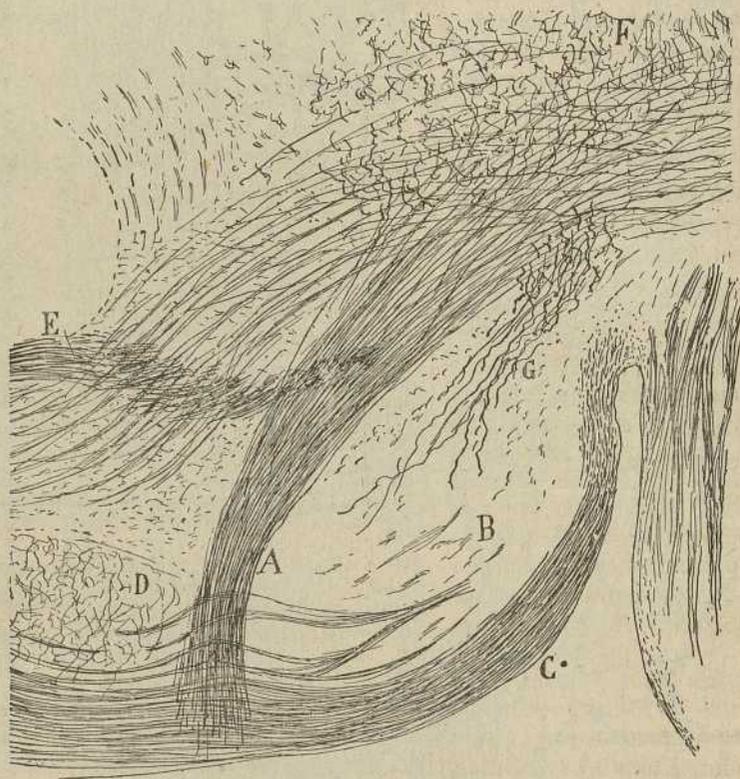


Fig. 621.- Corte sagital oblicuo del hipotálamo del ratón.—A, cordón de Forel; B, *substantia nigra*; C, pedúnculo cerebral; D, cuerpo de Luys; E, vía sensitiva; F, núcleo rojo; G, vía nacida de la *substantia nigra*.

do algunas ramas terminarse en las células intersticiales del sistema que nos ocupa. Por esta razón, en un principio nos habíamos inclinado (1) á reputar dicho foco intersticial como el paraje de terminación exclusiva del manejo motor hipotalámico; pero el estudio de preparados de Nissl, donde se revela la poca importancia de este núcleo intrafascicular, por

(1) Cajal: *Loc. cit. Rev. trim. micr.* Vol. V, 1900.

comparación con la enorme cuantía de las colaterales que lo surcan, y el hecho de no haber sorprendido en muchísimas de éstas ramificación ninguna desde su arranque hasta su proximidad al núcleo rojo, nos obligan á admitir que el fascículo de Forel y campo de este nombre representan, por lo menos en su porción principal, una vía larga destinada á terminarse en focos todavía ignorados del cerebro medio, y acaso del bulbo.

¿Cuáles son estos focos? ¿Debemos estimar como principal estación terminal del importante sistema de colaterales motrices que nos ocupa, el núcleo rojo? Esta hipótesis tiene en su abono, además de nuestras observaciones anatómicas en los pequeños mamíferos, los experimentos de Déjerine, que ha reconocido en el hombre la llegada del *campo de Forel* á la cápsula del núcleo rojo, más allá de la cual no pudo seguirlo. Por nuestra parte, hemos sometido á examen detenido nuestros mejores cortes sagitales del núcleo rojo y cordón de Forel, y aunque la complicación de los conductores que por fuera y delante de este núcleo se entrecruzan, hace difícil el análisis, hemos comprobado en algunos casos bifurcaciones y ramificaciones penetrantes en el *nucleus ruber* que parecían continuadas con las fibras de la vía motriz colateral aludida.

Aunque faltan datos analíticos más precisos para fallar en definitiva, no ocultaremos que la hipótesis de una terminación parcial ó total del cordón de Forel en el núcleo rojo, nos complace singularmente, porque viene á llenar un vacío de la observación anatómica. En efecto, es sabido que el núcleo rojo constituye un centro reflejo, unido probablemente á los núcleos motores bulbares y protuberanciales (y acaso también á los medulares), mediante una vía centrífuga descendente en él nacida, el *fascículo de Monakow*. Recuérdese que nuestras observaciones han probado que este haz rubro bulbo-espinal emite durante su curso colaterales para los focos motores bulbares, singularmente para el del facial. Ahora bien, el fascículo de Forel y campo de igual nombre, vendrían de esta suerte á representar el puente de conexión del núcleo rojo con la vía piramidal. Las fibras descendentes ó cortico-rúbricas que los autores, singularmente Déjerine, han señalado, se identificarían también con este importante sistema motor.

El juicio que acabamos de estampar sobre el origen y naturaleza del *cordón lenticular de Forel*, y *campo de Forel*, echa por tierra las opiniones corrientes sobre este punto.

Forel (1), el sabio neurólogo suizo, descubridor de este sistema de tubos subtalámicos, creyó que provenía del núcleo lenticular del cuerpo estriado, opinión á que se han adherido casi todos los autores.

(1) *Forel*: Beitrage zur Kenntniss des Thalamus opticus. Zurich, 1872.

— Untersuchungen uber die Haubenregion. *Arch. f. Psychatrie*. Bd. VII, 1877,

Monakow (1), Mahaim (2), De Sanctis (3), dibujan bien este haz, coincidiendo en sus apreciaciones con Forel.

En cuanto á Kölliker (4), que lo ha estudiado también en preparados de Weigert del conejo y gato, hácelo provenir de la cápsula interna, de la cual se desprendería en la región hipotalámica para penetrar ó formar parte del *cordón de la calota* del cuerpo mamilar, después de haber marchado cierto trecho adosado á los pilares anteriores del fornix. Pero, además del citado origen, dicho sabio acepta, para algunos haces del sistema que nos ocupa (que Kölliker separa de la vía principal con el nombre de *fascículos perforantes*) una procedencia de la cinta óptica. En sus dibujos aparecen estos últimos haces atravesando, por planos diversos, el pedúnculo cerebral y continuándose con los tubos ópticos subyacentes.

Déjerine (5) reconoce con exactitud el curso y conexiones topográficas del cordón peduncular que nos ocupa, pero se engaña igualmente en cuanto á la procedencia. Fundándose en un notable caso anatomopatológico (*caso Gardette*) en el cual el cerebro encerraba dos focos necróticos, uno en la corteza motriz y otro en el tálamo, en pleno campo de Forel, afirma que dicho sistema centrífugo emana del *núcleo lenticular*, prolongándose hasta la cápsula del núcleo rojo, después de formar el *haz lenticular* de Forel y el *campo* de igual nombre. Ignora Déjerine si las fibras de esta vía peduncular se terminan en el núcleo rojo ó caminan más allá; reconoce solamente que las gotas grasientas de la prolongación posterior del campo de Forel no pueden seguirse más atrás del citado foco. Mas como la degeneración aludida (la lesión talámica residía en el *campo de Forel*) era ascendente y descendente á la vez, deduce que en dicho *haz lenticular* de Forel se comprenden dos especies de fibras, unas centripetas y otras centrifugas. Empero del examen de las figuras de Déjerine (figs. 304 y 305 del libro de este sabio) no se infiere necesariamente que el *cordón lenticular* de Forel proceda del cuerpo estriado; precisamente en dichos dibujos se presenta la vía motriz completamente degenerada, reconociéndose que, justamente del paraje de máxima degeneración del pedúnculo cerebral, brota un rastro tupido de gotas grasientas, prolongado con el susodicho cordón de Forel y campo H^a de este autor. En presencia de tales aspectos cabe, en rigor, sacar la inducción de un origen lenticular, sobre todo, si, cual afirma Déjerine, existen fibras degeneradas en el foco inferior del cuerpo estriado; pero nos parece mucho más natural y legítima esta otra interpretación: dado que la degeneración consecutiva al foco necrótico de la corteza motriz ha atacado á un tiempo la vía piramidal y el haz de Forel, debemos suponer

(1) *Monakow*: Einiger uber secundare Degeneration im Gehirn. *Corresp. Blat. f. Schweiz Aertze*, 1896.

— Ueber einige durch Extirpation circumscripfter Hirnrindenregionen bedingte Entwicklungshemmungen des Kaninchenhirn. *Arch. f. Psych.* Bd. XII.

— Experimentelle und pathol-anatomische Untersuchungen ueber die Haubenregion, den Sehhugen und die Regio subthalamica nebst Beitragen zur Kenntniss früh erworbener Gross- u. Kleirnhirndefecte. *Arch. f. Psychiatr.*, 1895, Bd. XXXII.

(2) *Mahaim*: *Arch. f. Psychatrie*. Bd. 25.

(3) *De Sanctis*: *Ricer. f. n. Labor. d'Anat. di Roma*. Vol. IV. p. 127.

(4) *Kölliker*: *Lehrbuch der Gewebelehre*. Bd. II. 1895.

(5) *Déjerine*: *Anatomie des centres nerveux*. Vol. II.

que estos sistemas son continuación el uno del otro. Naturalmente, para que tal inducción fuera posible, era indispensable conocer un hecho que Déjerine no alcanzó: el origen peduncular, mediante colaterales, del referido *cordón lenticular*.

Núcleo de la *stria thalami*.— Detrás de la porción profunda ó inicial de la *stria thalami*, por debajo y dentro del foco dorsal, yace un diminuto núcleo de corpúsculos menudos, multipolares, cuyas conexiones no hemos podido esclarecer. En él existe un plexo delicado de colaterales llegadas de fascículos sagitales de proyección y de otros sistemas de procedencia enigmática. El foco en cuestión, según se aprecia en la figura 602, G, se prolonga hasta el intervalo existente entre la estría talámica y las columnas del fornix, de las cuales no es dudoso que recibe colaterales arborizadas.

Núcleo subventricular.— En los preparados de Nissl del tálamo del conejo y en las secciones comprensivas del ganglio sensitivo y foco romboidal, la cavidad ventricular subsiguiente á la comisura blanda, contiene inmediatamente por debajo del epitelio una ó dos hileras de células ovoideas ó piriformes voluminosas, cuyo protoplasma ostenta gran riqueza cromática (fig. 604, T). No habiendo logrado impregnar estos elementos por el cromato de plata, ignoramos la morfología real y conexiones de esta singular masa gris de la línea media.

CUERPO MAMILAR

El *cuero ó tubérculo mamilar* es una eminencia superficial redondeada, blanquecina, situada en la base del cerebro, entre el *tuber cinereum* y el espacio interpeduncular. En el hombre, culmina notablemente en la cara inferior del entrecerebro; pero en los animales de laboratorio (gato, conejo, conejillo de Indias), sobresale poco, hallándose como oculto en el citado espacio perforado que en los roedores es muy angosto y semeja una hendidura transversal (repliegue *mamilo-protuberancial*).

Los cortes frontales del cuerpo mamilar del hombre nos presentan este ganglio como una masa gris vecina del rafe, en el cual, y separando en parte ambos ganglios, asoma un divertículo del ventrículo medio. En los carnívoros y roedores, falta esta prolongación ventricular, apareciendo los dos cuerpos mamilares soldados por una delgada tira maciza de sustancia neuróglia.

El tubérculo mamilar consta, según demostró Gudden, de dos focos íntimamente soldados: el *interno ó principal*, que constituye casi todo el ganglio, y el *externo*, mucho más pequeño, de figura semilunar, que se aplica á la periferia externa de aquél, contorneándolo, pero sin formar eminencia al exterior. A guisa de revestimiento antero-superior del núcleo interno, existe, además, una zona gris de aspecto algo especial, que

cabría llamar, según hemos hecho nosotros (1), *foco limitante*. En fin, guarneciendo la cara infero-posterior del foco interno, se muestra una capa de substancia blanca, á la que debe esta masa su color, designada cápsula del *cuerpo mamilar*.

Núcleo mamilar interno. — Consiste en una masa gris relativamente pobre en fibras meduladas, que contiene infinidad de células nerviosas separadas por plexos intersticiales. Vistas en los preparados de Nissl, se echa de ver que son pequeñísimas y encierran un protoplasma escaso, sin cromatina ó sembrado de finísimos granos basiófilos. Del cuerpo poliédrico ú ovoideo, parten finas dendritas difíciles de seguir. Un examen cuidadoso del ganglio, con ayuda del obj. 1'30 apocr., y en cortes de

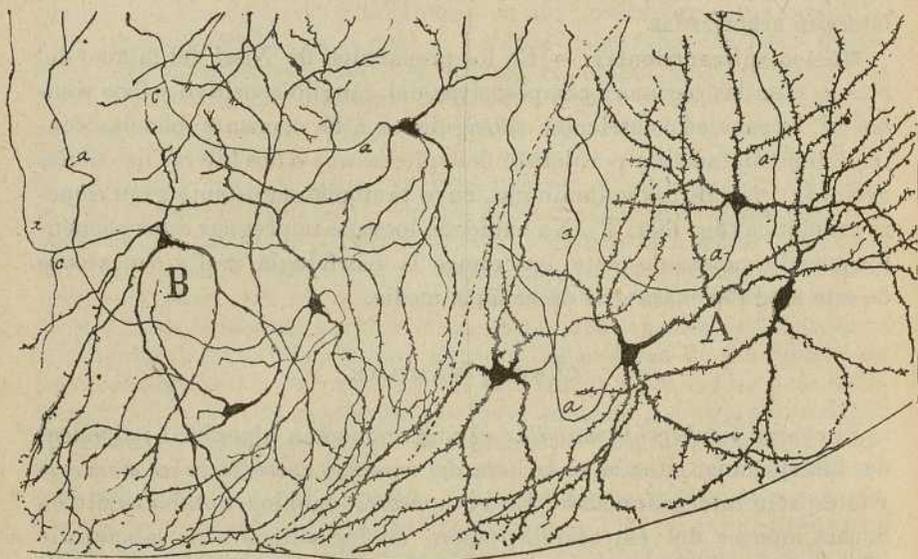


Fig. 622. —Corte frontal de un trozo de los núcleos mamilares del gato de ocho días. — A, foco mamilar externo ; B, pequeño fragmento del núcleo mamilar interno ; a, axon ; c, colateral.

Nissl fuertemente coloreados, revela que las células están, por lo común, dispuestas en pléyades ó islotes, entre las cuales median listas ó espacios claros con tal cual núcleo neuróglia, espacios donde se concentran las dendritas de las neuronas limítrofes. Los citados elementos abundan mucho en la región inferior y externa del ganglio, y se advierte que su talla tiende á aumentar conforme nos acercamos al ganglio limitante, que es de 10 á 12 μ , en donde los somas, de forma de huso y más ricos en protoplasma, alcanzan ya un diámetro máximo de 14 μ .

En los preparados de Golgi procedentes del gato de pocos días, afec-

(1) S. R. Cajal: Estudios talámicos. — II. El pedúnculo mamilar. *Trab. del Lab. de Investig. biol.* Vol. II, 1903.

tan las células del foco interno disposición multipolar con largas dendritas vellosas ramificadas, que han sido bien representadas y descritas por Kölliker (fig. 622, B). En las células centrales, tales expansiones irradian en todos sentidos, pero en las yacentes no lejos de la cápsula, dominan las orientadas normalmente á la superficie; en fin, no pocas de las nacidas del cabo inferior del cuerpo, trazan una curva para hacerse superficiales. A menudo, como ha visto Kölliker, las dendritas acaban por un penacho

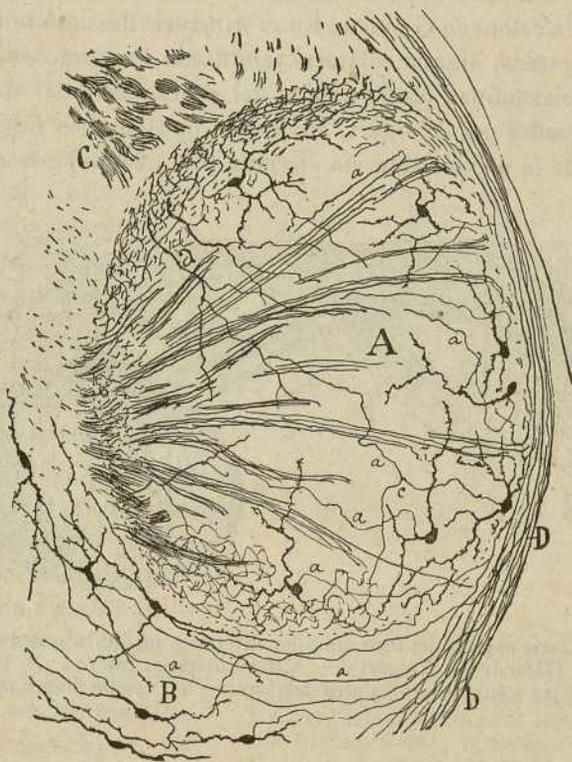


Fig. 623.—Corte sagital del foco mamilar interno del ratón.—A, foco; D, cápsula; C, cruce del fornix.

espinoso. Estos penachos, y en general todas las finas ramificaciones protoplásmicas, concéntranse en los islotes pálidos antes citados, donde se ponen en contacto con los plexos nerviosos de que luego hablaremos. Naturalmente, las preparaciones del foco mamilar del ratón recién nacido ó de pocos días, presentan, según aparece en las figs. 623 y 636, células de arborización dendrítica más simple, como embrionaria.

En cuanto á los corpúsculos del *núcleo limitante* (fig. 623, B), suelen tener talla algo mayor que los precedentes figura en huso, orientada en

sentido vertical y, en fin, dendritas polares ascendentes y descendentes sobriamente ramificadas.

El axon de las células del foco interno es fino y marcha flexuoso durante su trayecto originario, circunstancia que impide á menudo sorprender su paradero. Sin embargo, estudiándole con gran cuidado en los cortes axiales del encéfalo del ratón recién nacido, cabe observar, según reconocimos nosotros hace tiempo (1), que, tras un trayecto irregular variable, ingresa en uno de los hacecillos ascendentes constitutivos de la vía mamilar eferente, continuada más arriba con los cordones de Vicq d'Azyr y de la calota de Gudden. En su itinerario flexuoso inicial emiten, aunque con rareza, alguna colateral ramificada en el espesor del ganglio.

Cuando se examinan cortes axiales del cuerpo mamilar del conejo ó cobaya coloreados por Weigert, adviértese que algunos fascículos muy posteriores de la mencionada vía eferente (fig. 624, *a*) parecen salir de

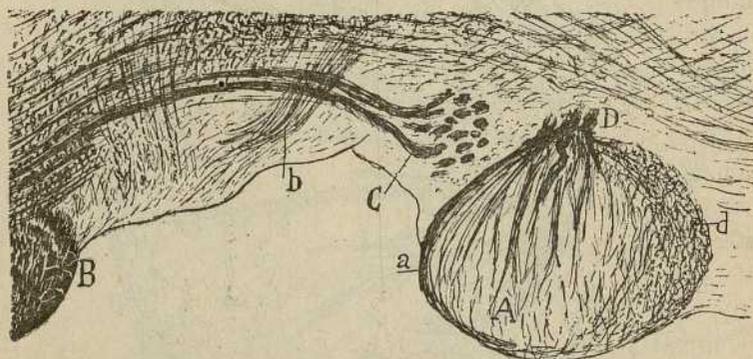


Fig. 624. — Corte sagital del foco mamilar interno y región interpeduncular del *cavia cobaya*. (Método de Weigert). — A, foco mamilar interno; B, protuberancia; C, cruce de las columnas anteriores del fornix; *a*, cápsula mamilar; *b*, foco limitante.

la cápsula. Esta circunstancia, fácil también de apreciar en los preparados de Golgi (fig. 623), hace presumir que muchos axones originados en el núcleo interno marchan, desde luego, hacia la cápsula, corren por ella de adelante atrás y descendiendo por la región posterior del ganglio, se incorporan á los fascículos de la vía eferente ó centrífuga.

Núcleo externo. — Según mostramos en la figs. 630, B, y 634, E, posee aspecto falciforme residiendo en el lado externo del cuerpo mamilar, cerca del surco mamilo-peduncular y costeano estrechamente por su porción basilar ó externa, las columnas anteriores del fornix. Vistas en los preparados de Nissl, sus células se muestran fusiformes ó triangulares y

(1) *S. R. Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc., 1895.

afectan talla mayor que las del foco interno (de 18 á 24 μ) de las que se diferencian además por su riqueza en cromatina protoplásmica. A más de los grumos basiófilos, el protoplasma exhibe una reticulación bastante bien coloreable por el azul de metileno. A semejanza del foco interno, estos corpúsculos se ordenan en pléyades ó islotes separados mediante plexos pálidos.

Teñidos con el cromato argéntico, presentan los elementos del foco externo un soma voluminoso y largas y no muy ramificadas dendritas. En la fig. 525, A, que reproduce una sección sagital muy lateral del cuerpo mamilar del ratón, se ve que las expansiones marchan sin orientación precisa en todas direcciones (fig. 622, A).

Tocante á los axones, cuyo curso inicial laberíntico no exhibe ninguna colateral, no es posible perseguirlos. Examinando, no obstante, cortes frontales coloreados por Weigert ó por el método de la hidroquinona (1) puede observarse con toda evidencia, que un sistema de tubos nacidos en el núcleo externo (fig. 632, E), contornea por dentro el fornix é ingresa en el lado externo de la vía eferente principal. Para nosotros, es, pues, indudable que los axones procedentes del núcleo mamilar externo no constituyen, según han creído equivocadamente los autores, el pedúnculo mamilar, sino que engendran conjuntamente con el foco interno el cordón de Vicq d'Azyr y el de la calota del Gudden. Más adelante expon-dremos otras razones que abonan este dictamen.

En cuanto á los axones del foco limitante, marchan constantemente hacia abajo, costean la porción anterior del foco y se pierden en una lámina blanca en parte continua con la cápsula.

Vias del cuerpo mamilar.—El doble ganglio mamilar posee, como los focos talámicos superiores, una vía sensorial ó ascendente, el *pedúnculo del cuerpo mamilar*; otra superior ó cortico-talámica, las *columnas ante-*

(1) S. R. Cajal: Estudios talámicos, etc., 1903.

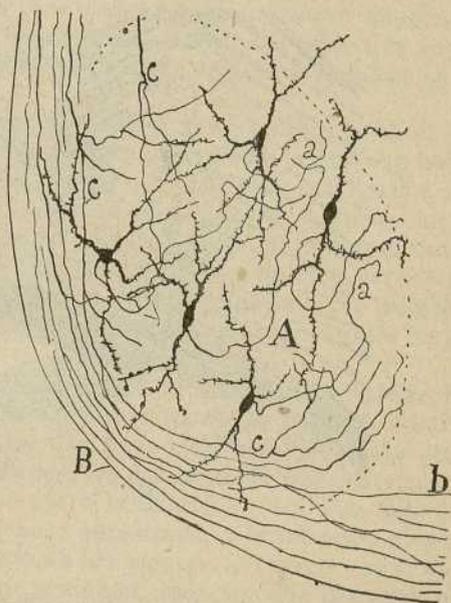


Fig. 625. — Corte sagital del foco mamilar externo del ratón.—A, núcleo externo; B, cápsula fibrosa de éste; c, ramas del pedúnculo mamilar; b, fibras que pasan al *tuber cinereum*.

riores del fornix, y otra mixta centripeto-centrífuga, representada por el haz de Vic d'Azyr y *cordón de la calota*. Añadamos aún una vía accesoria, probablemente descendente, de composición enigmática, la *cápsula mamilar*.

Pedúnculo mamilar. — A los lados del espacio interpeduncular y costeando casi paralelamente el borde interno del pedúnculo, existe un cordón aislado, blanco, robusto, compuesto de tubos voluminosos fuertemente coloreables por la laca hematoxilíca. Este cordón viene de la región de la calota, tórñase superficial en el espacio interpeduncular, cruza por

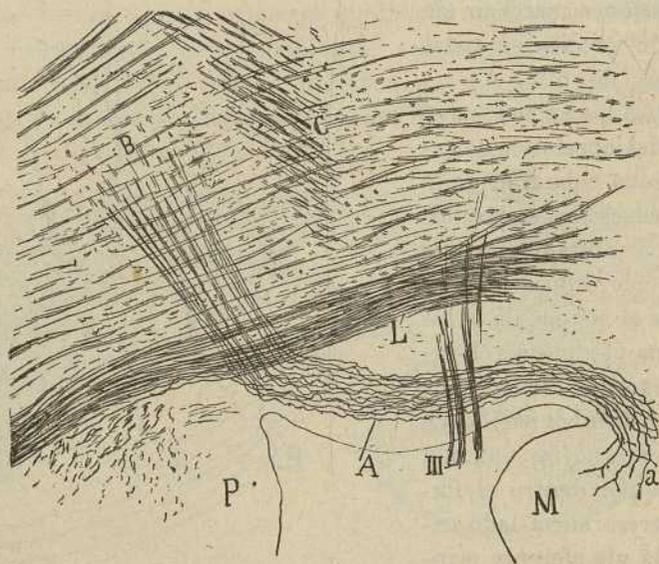


Fig. 626. — Corte sagital del espacio mamilo-protuberancial del gato de pocos días (débil aumento).—A, pedúnculo mamilar; B, foco de la substancia reticular donde se hace transversal el pedúnculo; M, cuerpo mamilar; P, protuberancia; C, cruce del pedúnculo cerebeloso superior.

entre las raíces del motor ocular común, y aplicándose estrechamente al lado externo y anterior del foco mamilar externo cesa, perdiéndose en el espesor de los focos mamilares (fig. 626, A, y 627, B).

Sobre la significación, origen y terminación de este importante cordón se tenían, antes de aparecer nuestros estudios (1), noticias bastante contradictorias.

Forel (2) reputaba esta vía como un trozo desprendido del lemnisco interno y dirigido hacia el foco mamilar, dictamen que ha sido moderadamente defendido también por Wallenberg (3), quien ha visto pene-

(1) *S. R. Cajal*: Estudios talámicos, etc., 1903.

(2) *Forel*: Beiträge zur Kenntnis des Thalamus opticus. Zurich, 1872.

(3) *Wallenberg*: Secundäre sensible Bahnen im Gehirnstamme des Kaninchens, etcétera. *Anat. Anzeiger*, n° 4 u 5, 1900.

trar en el pedúnculo un segmento importante de la vía sensitiva central. Ganser (1) puso su fuente en la *substantia nigra*, desde la cual marcharía al citado núcleo. En sentir de Honneger (2), el pedúnculo mamilar representa un complejo de fibras, toda vez que en él ingresarían fascículos de la columna del fornix de ambos lados y conductores llegados de la *zona incerta* bilateral. Algún autor, como De Sanctis, niega toda relación entre el cuerpo mamilar y el pedúnculo de este ganglio (3).

Kölliker ha defendido modernamente un parecer que se aparta bastante de los anteriores. Según el sabio de Würzburg (4), esta vía emana del núcleo mamilar externo, donde residen sus células de origen; marcha á seguida hacia arriba y atrás sagitalmente, colocándose entre la *substantia nigra* y el lemnismo interno, y se pierde finalmente en la substancia reticular de la calota. En otro pasaje añade este autor que se termina probablemente en el ganglio tegmental dorsal de Gudden, es decir, en el mismo acúmulo gris, donde se diseminan las fibras nacidas en el ganglio interpeduncular.

Déjerine (5), que ha estudiado dicho cordón en el hombre y en el conejo, sirviéndose del método de Weigert, acepta también que sus fibras proceden del foco mamilar externo, desde el cual marchan hacia atrás para irradiar por la calota; una parte de ellas cruza el lemnisco interno; otra se dirige como al *locus niger*; en fin, otra muy principal rodea el haz de Meynert, atraviesa la decusación del pedúnculo cerebeloso superior, concurriendo á formar los haces longitudinales de la substancia reticular de la calota, y gana finalmente los focos tegmentales dorsal y ventral.

Resulta, pues, de estas dos últimas opiniones, que el pedúnculo representa la vía eferente ó centrífuga del núcleo mamilar externo, opinión que produce en el ánimo de todo el que haya estudiado con algún detenimiento la organización del entrecerebro dos sorpresas: consiste la primera en la desproporción enorme entre la exigüidad del foco mamilar externo, cuyas células son muy poco numerosas, y la robustez notable del pedúnculo mamilar; es la segunda la ausencia, al parecer, en el aparato mamilar de toda vía aferente principal, toda vez que las columnas del *fornix*, consideradas generalmente como la corriente sensorial, no contraen, según veremos más adelante, sino exiguas conexiones con el núcleo mamilar y tienen, además, la representación de una vía corticotalámica.

Contrariamente á la aserción de los citados sabios, nuestras observaciones demuestran, sin la menor duda, que el pedúnculo del cuerpo mamilar es una vía ascendente ó sensorial terminada en los dos focos mamilares, así como en el núcleo limitante.

He aquí el resumen de nuestros trabajos:

(1) Ganser: Vergleichend-anat. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. *Morphol. Jahrb.* Bd. VII, 1881.

(2) Honneger: Vergleichend-anatomische Untersuchungen ueber den Fornix, & *Rec. de Zoologie suisse.* Vol. V, 1890.

(3) De Sanctis: *Loc. cit.*

(4) Kölliker: *Lehrbuch der Gewebelehre.* Bd. II.

(5) Déjerine: *Anatomie des centres nerveux*, tomo II, p. 303.

Origen del pedúnculo mamilar.—En ciertos preparados del ratón, conejo y gato, el cordón peduncular consta en su origen de dos corrientes convergentes: 1.^a, la *corriente principal* se desprende, en la región de la calota, de un grueso de tubos arciformes situados por debajo del pedúnculo cerebeloso superior. Tales conductores cruzan casi perpendicularmente la vía sensitiva central, caminan en seguida hacia adentro y

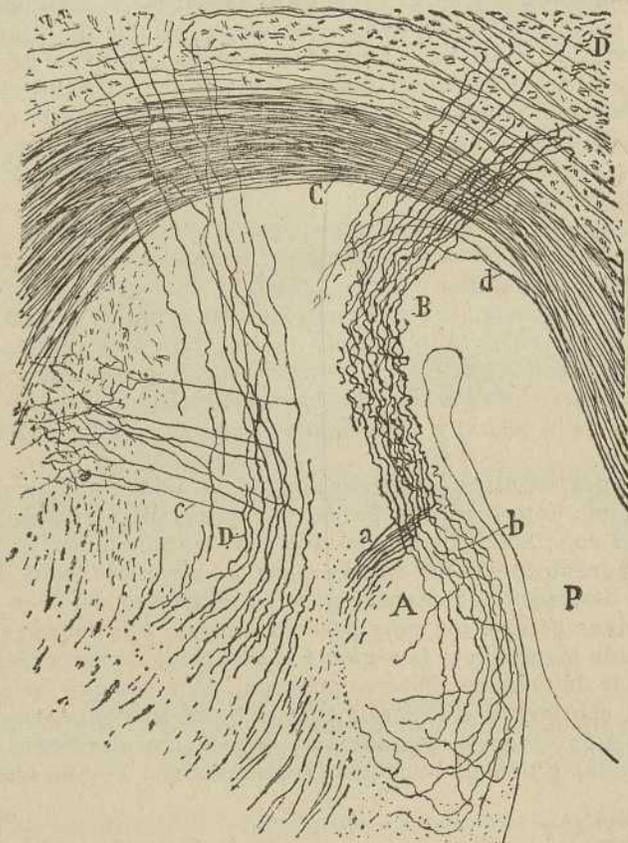


Fig. 627.—Trozo de un corte sagital del hipotálamo y región de la calota del ratón. —A, foco mamilar externo; B, pedúnculo del cuerpo mamilar; C, vía sensitiva; D, vía olfativa de proyección llegada del cerebro frontal; a, rama anterior del pedúnculo mamilar; b, rama posterior del mismo; P, protuberancia; d, fibras del pedúnculo que parecen desprenderse de la vía sensitiva.

abajo é ingresan en el pedúnculo; 2.^a, la *corriente interna ó accesoria*, poco aparente en el ratón y conejo (fig. 627, d), algo más desarrollada en el gato y perro, emana del lemnisco interno, según parecen haber visto Forel y Wallenberg. Como se ve en la fig. 627, d, dichas fibras incorporáanse al lado anterior del cordón peduncular, ingresando con las otras en el pedúnculo mamilar.

Esta doble procedencia del pedúnculo mamilar aparece con mucha claridad en los cortes horizontales de la región interpeduncular del gato (fig. 628, *a, b*); pero para juzgar del modo de origen y de la considerable importancia del contingente calotal, son más expresivos los cortes sagitales como el que reproduce la fig. 626, A, en la cual la preparación copiada, por uno de esos azares no muy raros en el método de Golgi, exhibía completa y casi exclusivamente impregnando el pedúnculo ma-

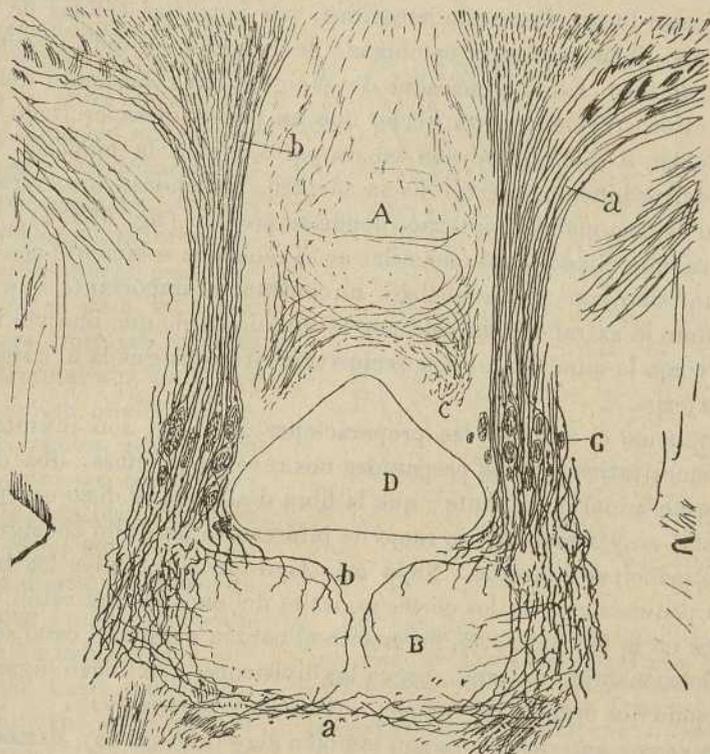


Fig. 628. — Corte horizontal muy inferior del pedúnculo cerebral y cuerpo mamilar del gato de ocho días. — A, ganglio interpeduncular; B, foco mamilar interno; D, pliegue mamilo-protuberancial; G, raíces del motor ocular común; *a* y *b*, los dos segmentos de origen del pedúnculo mamilar. — Nota. Las letras *a* y *b* repetidas en la porción inferior de la figura, representan ramas internas posteriores y anteriores del pedúnculo para el foco mamilar interno.

milar. Repárese que llegada caudalmente esta vía á la proximidad de la protuberancia y á un plano situado por detrás del cruce del pedúnculo cerebeloso superior, traza un ángulo obtuso, atraviesa por entre los haces del lemnisco interno y asciende dividido en manojillos paralelos á través de un foco gris de la substancia reticular protuberancial, verosímilmente el *central superior* de Bechterew, para tomar en definitiva dirección transversal y cruzar probablemente el rafe.

Terminación del pedúnculo mamilar. — Hemos citado ya la opinión de Kölliker y Déjerine, quienes admiten una relación estrecha entre el foco mamilar externo y el pedúnculo. En efecto; nada más fácil que sorprender en los cortes frontales seriados, coloreados por Weigert-Pal, la entrada en dicho núcleo de fibras pedunculares. Como se aprecia en la fig. 633, A, estas fibras, que destacan por su gran robustez de todas las que surcan los focos mamilares, marchan de arriba á abajo y un poco de fuera á adentro, abordan el núcleo externo por su lado postero-superior; pasan luego, formando hacecillos, por entre las células de éste y se pierden, incurvándose y cambiando de dirección en toda la extensión del citado foco. Estos preparados de Weigert, singularmente del cavia y del ratón, revelan ya un hecho que ha pasado desapercibido de los neurólogos, á saber: que una buena parte, quizá la mayoría, de las fibras del pedúnculo, tuercen hacia adentro, haciéndose transversales, y asaltan el foco mamilar interno, donde se pierden (fig. 633, D). Resulta, pues, que el pedúnculo mamilar no se relaciona solamente con el foco externo, sino con ambos núcleos, circunstancia importante que disipa del ánimo la extrañeza causada por la suposición de que una vía tan robusta como la citada estuviera exclusivamente consignada al exíguo núcleo externo.

Mas, como es natural, las preparaciones de Golgi son infinitamente más demostrativas. Estos preparados nos revelan, además, una disposición preterminal interesante: que la fibra destinada al foco externo representa, muy á menudo, la rama de bifurcación del tallo consignado al núcleo principal ó interno. Nada más fácil que sorprender las bifurcaciones pedunculares en los cortes sagitales del encéfalo del ratón. Según aparece en la fig. 627, *a, b*, en cuanto el cordón aborda el cabo superior del núcleo mamilar externo, surgen las divisiones, que tienen lugar en Y, resultando dos órdenes de ramas: *anteriores y posteriores*.

Las *ramas anteriores*, que son también algo internas (*a*), destacan por su notable espesor, costean durante breve trayecto el borde posterior del foco mamilar externo, y se hunden rápidamente hacia adentro, es decir, en el foco mamilar interno. Como el corte sagital pasa justamente por el espesor del foco externo, es imposible perseguirlas hasta su término. Las *ramas posteriores*, que son también descendentes (*b*), afectan menor espesor que las precedentes, de quienes semejan, á menudo, meras colaterales; se instalan en las capas superficiales del citado núcleo externo, y se ramifican y acaban en el espesor de éste, después de trazar arcos más ó menos concéntricos de concavidad anterior y de emitir tal cual colateral en su itinerario intraganglionar.

En los citados cortes sagitales, se aprecia bien que el paraje de las divisiones corresponde, según dejamos dicho, al borde superior del foco mamilar externo; mas, con ser el principal, no es éste el único sitio

donde se hallan bifureaciones. En la fig. 629, A, que reproduce un corte axial del foco mamilar externo del ratón, se sorprenden también dicotomías á diversas alturas de este último núcleo, incluso en el borde infero-anterior del mismo. Algunas pocas pueden todavía continuar adelgazadas hacia adelante y hacia abajo, y asaltar la región del *tuber cinereum* (fig. 629, d).

Curso y terminación de la rama gruesa ó interna.— Ya en las preparaciones provenientes del ratón de pocos días se nota, á menudo, que la rama interna, por lo general muy robusta, rodea la columna del fornix, tuerce hacia adentro y entra en el foco interno, donde se resuelve en una extensa arborización dilatada por una gran parte del mismo. Pero esta arborización aparece mucho más complicada en el gato, en donde se advierte que tan gruesas fibras terminales suministran en su camino numerosas ramas, las cuales generan un plexo nervioso tupido que abarca la totalidad del foco interno (figs. 630 y 631, b). Algunas fibras, después de arborizarse en el núcleo interno de un lado, cruzan serpenteando el rafe y se terminan, ramificándose en el foco contralateral (fig. 630, e).

Uno de los parajes donde las arborizaciones terminales se concentran más especialmente es la proximidad del rafe, así como la frontera antero-inferior del citado núcleo mamilar interno. La densidad del plexo es tal, que no permite distinguir bien los nidos pericelulares, que parecen confundirse entre sí. En fin, no pocas ramas internas, ó derivaciones de éstas, antes de abordar el núcleo interno, caminan tangenciales ya por el foco limitante anterior, ya por el dorso ganglionar; ganan el rafe, y haciéndose sagitales, se arborizan en las zonas mamilares próximas á la línea media. En su itinerario capsular, estas fibras emiten colaterales que se ramifican en los territorios grises subyacentes á la cápsula (fig. 628, b).

Curso y terminación de la rama posterior. — Dejamos descrita ya la

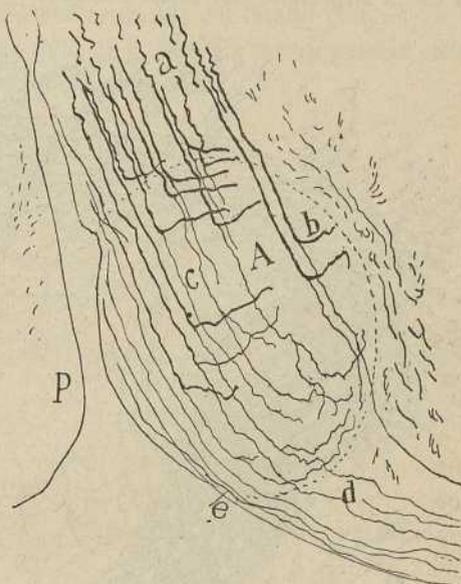


Fig. 629.—Detalles de la bifurcación del pedúnculo mamilar. Corte sagital que pasa por el foco mamilar externo.—A, foco mamilar externo; P, protuberancia; a, fibras pedunculares aferentes; b, rama interna; c, rama posterior; d, ramas posteriores que parecen ir al *tuber cinereum* (ratón de ocho días).

distribución de esta rama en el foco mamilar externo del ratón de pocos días, donde se presenta aún poco arborizada y como esquemática. Mas para juzgar bien de la importancia del plexo terminal por ella engendrado, es preciso recurrir á las impregnaciones del gato de quince días. Cuando dicho plexo está completamente coloreado, según se observaba en la preparación que la fig. 630, B, reproduce, muéstrase en todo el foco externo una arborización obscura y apretadísima, exactamente limitada al área de esta masa gris y extendida en ala delgada por la parte lateral de la superficie del centro mamilar interno. Perseguidas las ramas

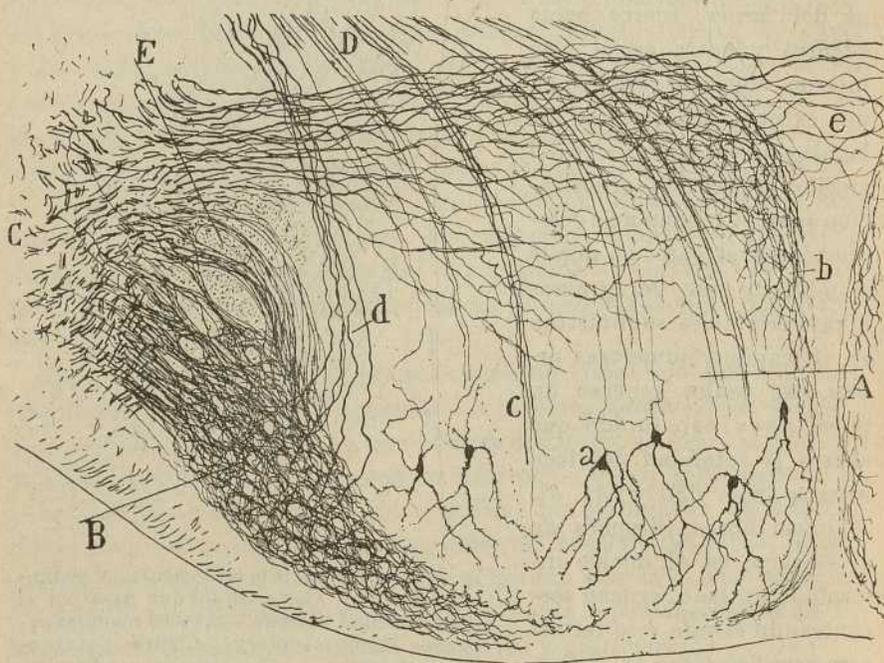


Fig. 630.—Corte frontal de los dos ganglios mamilares del gato de pocos días. — A, núcleo mamilar interno; B, núcleo mamilar externo con su plexo de arborizaciones formadas por el pedúnculo mamilar; C, tallos de este pedúnculo cortados de través; D, manojos de la vía mamilar eferente; E, F, corte de los haces de la columna anterior del fornix; a, células del foco mamilar interno; b, ramificaciones terminales de las ramas pedunculares internas; c, haces de axones eferentes; d, axones nacidos en el foco mamilar externo; e, comisura formada por el cruce de ramas pedunculares internas.

productoras de este plexo nervioso tupidísimo, se ve que constituyen hacecillos que pasan tanto por debajo de la columna del fornix, como por entre sus haces (que en la fig. 630, F, aparecen cortadas de través), para continuarse, finalmente, con una rama de los tubos gruesos del pedúnculo, tubos que en los cortes frontales se presentan en sección óptica ó casi de punta.

El comportamiento de las ramas del pedúnculo mamilar, se aprecia también en los preparados de Weigert ó de la hidroquinona. Según se reconoce en la fig. 633, B, del macizo de fibras gruesas constitutivas de dicha vía, proceden ramas inferiores finas, destinadas al foco externo y ramas opuestas superiores destinadas al foco interno y situadas, en su origen, encima de las columnas del fornix, inmediatamente por delante del paraje en que éstas se inclinan para decusarse. Del examen comparado de tales preparados con los de Golgi, se viene en conocimiento de que la mayoría de las fibras de lo que los autores llaman comisura intermamilar, representan ramas internas cruzadas del citado pedúnculo, yacentes en el foco limitante (fig. 632, A). Sin embargo, pueden existir también en esta comisura fibras de otro origen.

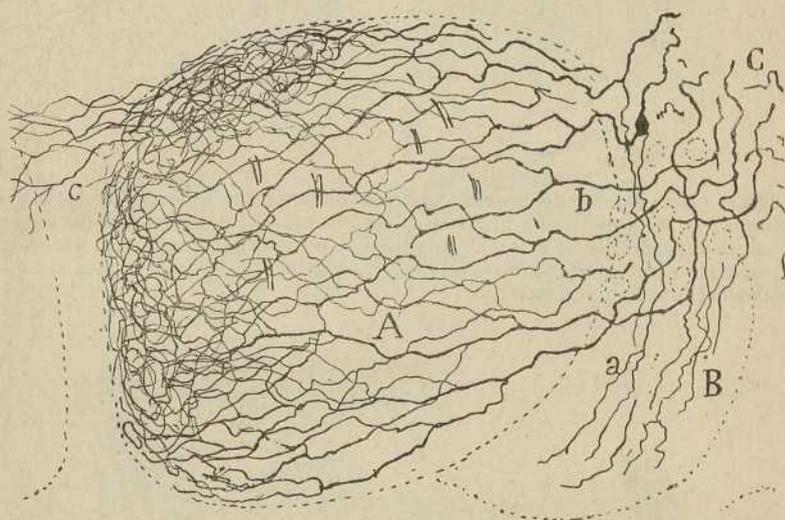


Fig. 631.—Arborizaciones de la rama interna en el foco mamilar interno del gato de pocos días.—A, foco mamilar interno; B, foco mamilar externo; C, tallos del pedúnculo mamilar.

Pilares del fornix ó vía cortico-talámica.—En nuestros primeros trabajos sobre la estructura de los cuerpos mamilares, habíamos descrito algunas colaterales nacidas de los pilares anteriores del triángulo cerebral, al nivel del núcleo mamilar externo, y terminadas al parecer en éste y su congénere. Disposición semejante ha sido también señalada por Kölliker. Recientes estudios recaídos en el tálamo del gato, nos permiten añadir que las fibras del fornix no solo dan colaterales, sino ramas internas de bifurcación, las cuales se terminan en los dos focos mamilares, y de preferencia (si hemos de juzgar por nuestros preparados) en el externo. Estas ramas son finas, se ramifican sobriamente y contribuyen á com-

plicar el plexo intersticial del tubérculo mamilar. Algunas fibras nos ha parecido que enviaban una rama de bifurcación á cada núcleo.

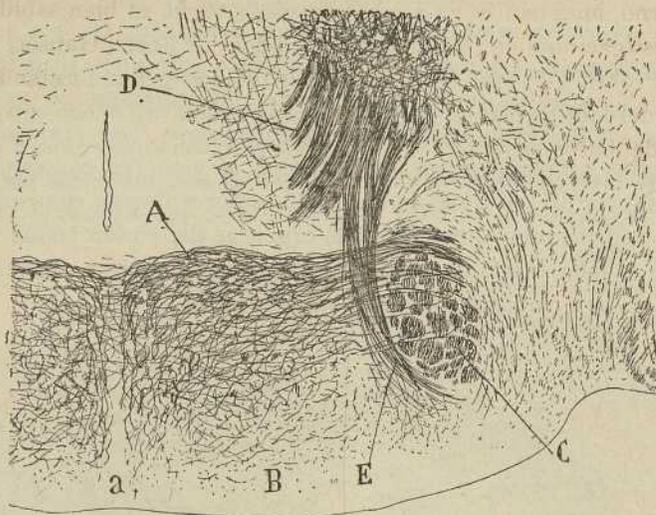


Fig. 632.—Corte frontal del aparato mamilar del cavia adulto (método de la hidroquinona). — A, área rica en fibras en el lado frontal del ganglio mamilar interno; B, zonas superficiales de éste; C, columnas anteriores del fornix; D, vía eferente del aparato mamilar ó cordón *princeps*; E, contingente llegado á esta vía de las células del foco mamilar externo.

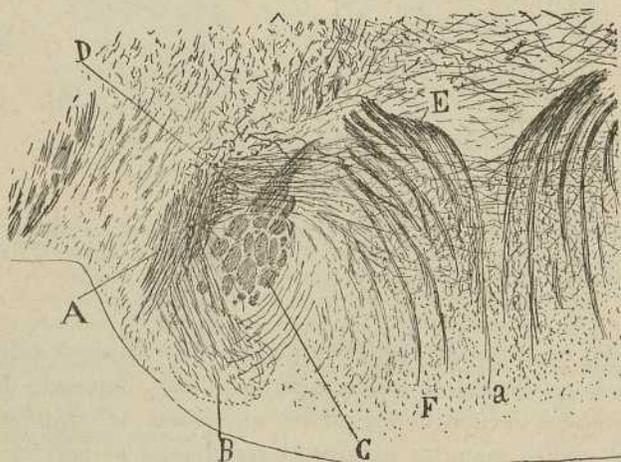


Fig. 633.—Corte frontal más posterior que el precedente del aparato mamilar del cavia adulto (método de la hidroquinona). — A, pedúnculo mamilar; B, ramas para el foco externo; D, ramas para el interno; E, haces de origen del cordón *princeps*; F, foco mamilar interno; a, rafe.

Pero estas conexiones no son tan importantes como se había creído. La mayoría de los tubos del fornix no parece emitir rama colateral ó de

bifurcación para los citados ganglios. Los tubos indivisos, así como la continuación de las fibras provistas de colaterales, abandonan el foco mamilar externo, marchan hacia arriba y atrás, y según es bien sabido desde las investigaciones de Gudden, confirmadas por Forel, Ganser, Vogt, Kölliker, Probst, Déjerine, etc., atraviesan la línea media, formando aspa con la vía del lado opuesto, para continuarse en definitiva con tubos descendentes del bulbo raquídeo. Esta importante decusación post-mamilar aparece muy bien en los cortes frontales del tálamo coloreados por Weigert (fig. 634, *b*). En la fig. 624, C, dibujamos también un corte sagital del tubérculo mamilar y bulbo, en que se presentan los haces decusados cortados de través, así como la vía descendente resultante, que puede seguirse fácilmente hasta la protuberancia.

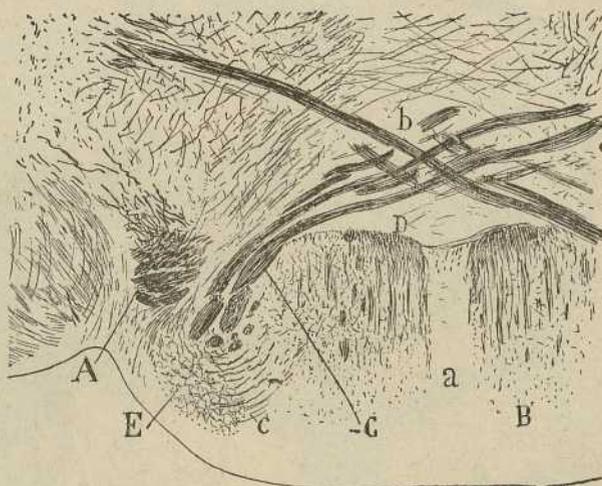


Fig. 634. — Corte frontal muy posterior del aparato mamilar del cavia, que muestra el cruzamiento de las columnas anteriores del fornix. — A, pedúnculo mamilar; B, foco interno; E, foco externo; C, columnas del fornix cruzadas en B.

Fibras de las columnas del fornix incorporadas al pedúnculo mamilar homo y contralateral, según mencionan Honneger, Vogt y otros, no hemos conseguido reconocer. Tampoco hemos sorprendido tubos incorporados á la vía eferente, ó sea al haz de Vicq d'Azyr y fascículo de la calota.

Vía eferente ó centripeto-centrifuga.— Los axones nacidos en los focos mamilares marchan reunidos en manojos, según dijimos más atrás, hacia arriba y adelante, ganan la frontera del foco mamilar interno y engendran un grueso cordón ascendente que penetra hasta lo alto de la región subtalámica.

Las secciones frontales del ganglio mamilar (Weigert-Pal) muestran

con toda claridad los detalles del itinerario de estos hacecillos y el mecanismo de formación de la vía eferente. Cuando dichos cortes interesan el cabo posterior del ganglio al nivel de la decusación del fornix (figura 634, D), preséntanse los hacecillos cortados de través, apareciendo en la frontera superior un área triangular de substancia blanca, correspondiente al punto donde se inicia la mencionada vía; si la sección pasa por el centro del ganglio, muéstranse ya muchos manojitos sagitalmente seccionados, de curso arciforme, así como un trozo de la vía aferente

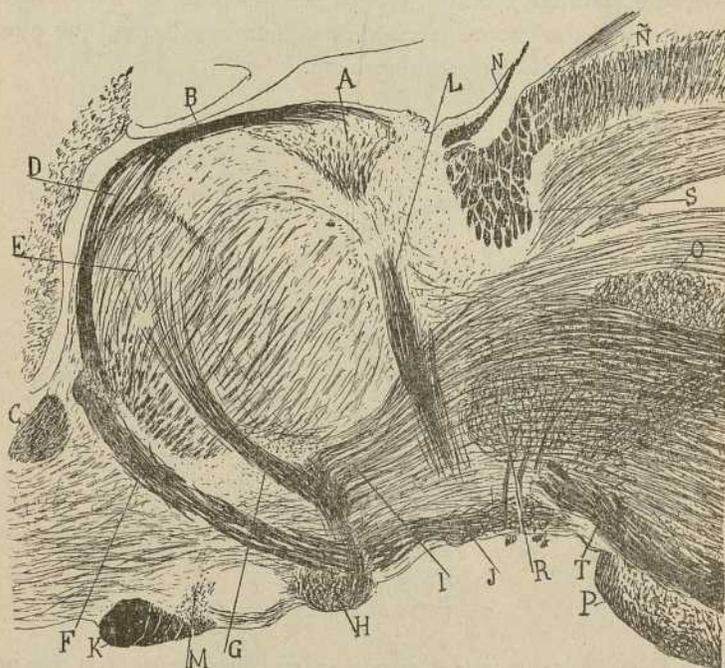


Fig. 635. — Corte sagital del tálamo del cavia. (Método de Weigert-Pal).—A, ganglio de la habénula; B, estria talámica; C, comisura anterior; D, foco angular; E, foco dorsal; F, columnas anteriores del fornix; G, haz d'Vicq de Azyr; I, haz de la calota de Gudden; H, cuerpo mamilar; J, pedúnculo mamilar; K, kiasma; L, fascículo de Meynert; R, núcleo rojo; T, vía sensitiva; S, comisura posterior; N, comisura interhabenular; P, protuberancia.

(fig. 633, E). Nótese, de pasada, que ninguno de los manojos ascendentes cruzan la línea media, de la que debemos inferir que cada foco mamilar está representado solamente en la vía eferente de su lado. En fin, las secciones más anteriores (fig. 632, D), sobre que revelan claramente las fibras horizontales del pedúnculo mamilar, exhiben la susodicha vía eferente completamente formada, remontándose hacia el piso superior del tálamo. En estos mismos cortes échase de ver que el contingente na-

cido del núcleo externo, se incorpora al cordón aferente en plano más anterior y externo que el emanado del foco interno.

Mas para formar idea cabal del comportamiento ulterior del cordón eferente, es preciso apelar á los cortes sagitales. Particularmente instructivos son los procedentes del ratón y conejo recién nacidos, donde el cromato de plata produce impregnaciones muy completas. En tales

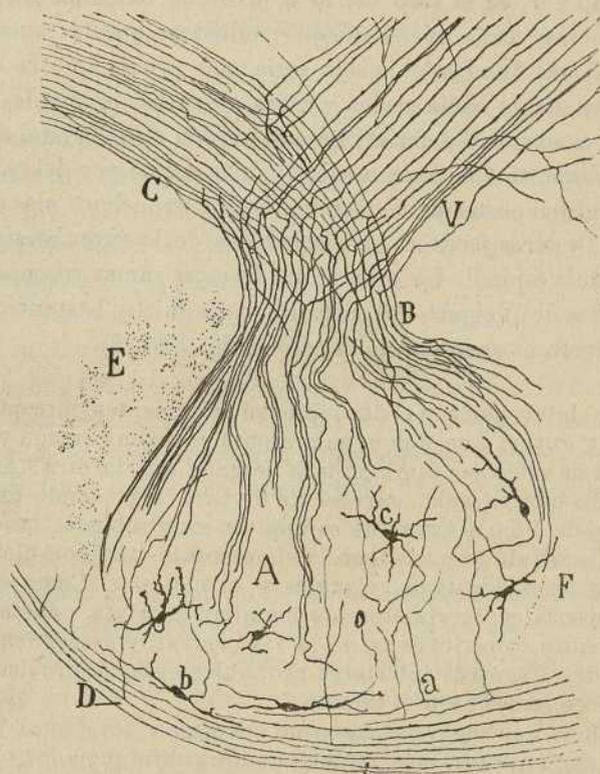


Fig. 636. — Corte sagital del tubérculo mamilario interno del ratón recién nacido. — A, núcleo interno del cuerpo mamilario; B, manojó común de los haces de la calota de Vicq d'Azyr; D, manojó capsular; E, cruce del fornix; F, región anterior del núcleo mamilario interno; C, fascículo de la calota; V, fascículo de Vicq d'Azyr; a, colateral del fascículo capsular; b, célula fusiforme superficial; c, células cilindros-ejes parecían ingresar en el haz común de la calota de Vicq d'Azyr.

preparaciones se observa un hecho de importancia, descubierto por nosotros (1) en 1895, y confirmado después por Kölliker (2). Los dos haces llamados de Vicq d'Azyr y de la calota prolongados con la vía eferente,

(1) *S. E. Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, cerebelo, etc., XII. Estructura del tálamo óptico, Madrid, 1895.

(2) *Kölliker*: Gewebelehre, Bd. II, p. 514, 1896.

no nacen separadamente en células especiales del tubérculo mamilar, sino que representan ramas de bifurcación de un tallo común.

Según mostramos en la fig. 636, B, la bifurcación de los tallos del *fascículo principal ó princeps*, como lo llama Kölliker, afecta la forma de una Y, y se presenta en planos algo diferentes para cada conductor; la *rama anterior*, formadora del haz de Vicq d'Azyr, marcha resueltamente hacia arriba y adelante y acaba, según descubrimos nosotros y ha comprobado Kölliker, en el foco dorsal á favor de extensas arborizaciones libres (véase más atrás *núcleo dorsal*); mientras que la rama posterior, de ordinario más fina (en el conejo sería más gruesa que la otra según Kölliker), se dirige hacia arriba y atrás, describe, en niveles diferentes arquitos de concavidad inferior, gana la región de la calota, aproximándose sucesivamente á la línea media, y, situándose por debajo del fascículo longitudinal posterior, se termina, según expusimos más atrás, en el núcleo rojo, y otros focos no bien conocidos de la protuberancia, bulbo y acaso médula espinal. La gran finura de estas ramas reconocible ya en los preparados de Weigert-Pal, permite distinguirlas bastante bien de los demás conductores sagitales de la calota (fig. 635, I).

La citada bifurcación ha sido observada recientemente por nosotros en el perro y gato (1), en donde se presenta como en el ratón y conejo; la rama posterior suele ser también más delgada que la otra. Algunas pocas fibras nos han parecido carecer de división ingresando enteramente en el cordón de Vicq d'Azyr que es una vía muy robusta.

Notemos, antes de terminar con la vía eferente, una notable coincidencia entre los focos acústicos, visuales y el mamilar. Como en aquellos sistemas sensoriales, la vía eferente mamilar es mixta, constando de ramas *ascendentes*, constitutivas de la vía central, y *descendentes ó reflejas* destinadas á centros inferiores probablemente desprovistos de conductores ascendentes para el tálamo.

La diferencia que separa el foco que nos ocupa del visual y acústico, consiste en que en estos, más evolucionados y diferenciados que el aparato mamilar, al lado de la vía nacida de un tallo común (disposición que entraña cierta inferioridad, según veremos más adelante), se han desarrollado notablemente vías ascendentes ó centrales separadas. Por donde se ve que el cuerpo mamilar no posee la significación de los focos talámicos secundarios de las demás vías sensoriales, sino de los primarios (retina, ganglio ventral acústico, focos de los cordones de Goll y de Burdach); el verdadero centro talámico del aparato mamilar, el que positivamente corresponde á los cuerpos geniculados, focos sensitivos, etc., es el *ganglio dorsal*, de donde, según dijimos más atrás, procede la vía superior ó tálamo-cortical destinada á conducir al cerebro las excitaciones sensoriales aportadas primero por el pedúnculo mamilar y después por el cordón de Vicq d'Azyr.

En la fig. 600, e, A, mostramos esquemáticamente la marcha de las corrientes á través del complicado aparato mamilo-talámico cortical.

(1) S. R. Cajal: Estudios talámicos, etc., 1903.

Cápsula mamilar.—Consta de fibras propias nacidas del foco mamilar y continuadas verosímilmente con la vía eferente, y fibras de paso de curso sagital arribadas de la región del *tuber cinereum*, y de origen desconocido. De la cápsula proceden algunas colaterales terminadas en el espesor del foco interno, sin que lo intrincado de las fibras de dicha corteza blanca nos consienta establecer el origen de aquéllas (fig. 636, a).

TUBER CINEREUM

Delante de las eminencias mamilares, entre ellas y el kiasma óptico, se ve tanto en el hombre como en los animales un abultamiento medio, grisáceo, conoideo, de cuyo vértice parte un pedículo delgado que sostiene el cuerpo pituitario. En el interior de dicho abultamiento ó tubérculo grisáceo, llamado *tuber cinereum*, existe una prolongación del ventrículo medio, revestida del epéndimo.

Los cortes transversales del *tuber cinereum* coloreados por Nissl, revelan en los mamíferos una gran cantidad de corpúsculos menudos, apiñados, poligonales, escasos de protoplasma y casi desprovistos de grumos cromáticos. Estos elementos, cuya forma no puede apreciarse sino en los cortes de Golgi, engendran un gran conglomerado inferior, situado á los lados del epéndimo y cerca de la superficie libre. Esta pléyade, que es la principal del ganglio, llamémosla *núcleo anterior ó principal*. Encima de éste, del cual está mal separado en los preparados de Nissl, pero mejor en los del cromato argéntico, yace un conglomerado celular menos importante, que designamos *núcleo superior*. En fin, entre el ganglio anterior ó principal y la frontera frontal del foco frontal mamilar, reside un foco aplanado de delante atrás, y prolongado en sentido dorso-ventral (fig. 637, B), que nombramos *núcleo posterior*.

Todos estos focos son pobrísimos en tubos medulados, hasta el punto que, por esta ausencia de fibras nerviosas de doble contorno, se reconoce fácilmente el *tuber* en las secciones frontales ó sagitales del tálamo (método de Weigert). No obstante, por debajo y encima del núcleo principal circulan constantemente fibras meduladas que parecen pasar á los focos limítrofes. De ellas trataremos más adelante.

Ganglio principal ó anterior.—Homólogo probablemente del *posterolateral* de Lenhossek y del *núcleo del tuber* de Ganser, constituye en los roedores casi todo el espesor del *tuber cinereum*. Posee una sección frontal casi redondeada, según aparece en la fig. 638, A, y sus contornos, correctamente trazados, hállanse guarnecidos de un estrato ó cápsula de tubos nerviosos, en parte medulados. Sepárale de su compañero la cavidad ventricular que descende hasta muy cerca de la superficie cerebral (figura 638). En los cortes sagitales afecta forma ovoidea, con una extremi-

dad posterior más delgada que la anterior, una cara superior recubierta por el foco superior, y una cara inferior superficial (fig. 637, A).

Los preparados de Nissl no revelan otra cosa en este ganglio que un conglomerado de pequeñas células ovoideas ó fusiformes (12 á 15 μ), provistas de protoplasma escaso y pobre en cromatina. La hematoxilina de Weigert apenas muestra en el espesor del foco tal cual finísima fibra medulada; sólo en las partes más laterales del mismo, al nivel de la cápsula superficial, se descubren hacecillos de fibras nerviosas finas. La región inferior ó superficial, así como la interna ó ventricular, hállanse totalmente desprovistas de fibras medulares (conejo, cavia).

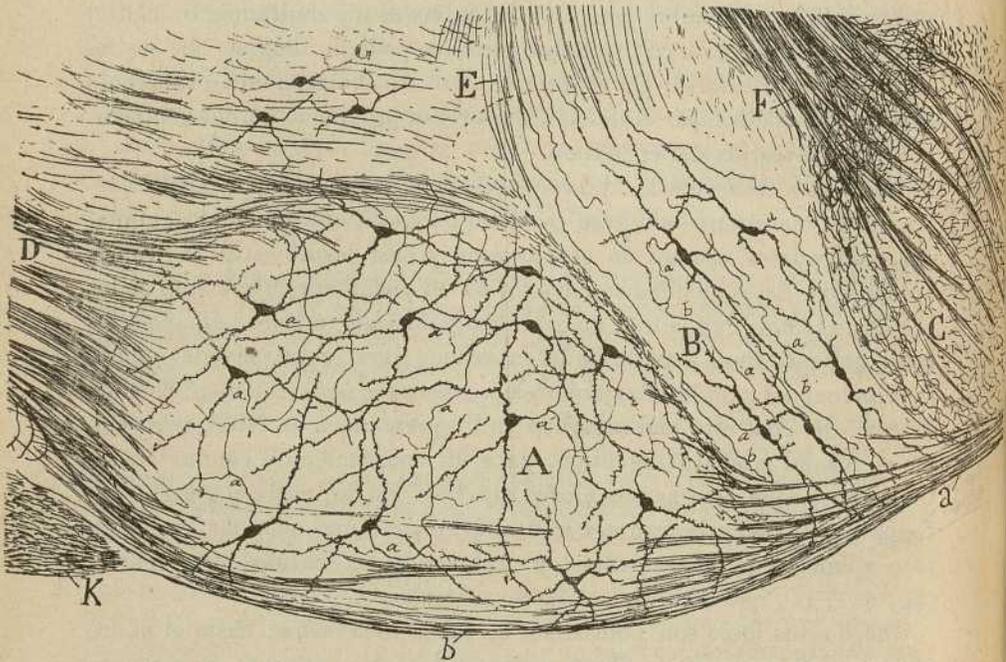


Fig. 637.—Corte sagital del *tuber cinereum* del ratón de ocho días.—A, foco anterior ó principal del *tuber*; B, foco posterior ó accesorio; C, foco mamilar interno; D, vía nerviosa llegada del septo lucido; F, vía eferente del aparato mamilar; G, foco superior del *tuber*; K, kiasma; E, fibras que parecen ir á la substancia gris central.

El método de Golgi es más explícito, presentándonos una infinidad de células de mediano grosor, más voluminosas que las del cuerpo mamilar, de forma en huso, triangular ó estrellada, y provistas de largas y ramificadas dendritas, que marchan en todas direcciones. Algunas de ellas son tan largas que pueden cruzar casi todo el ganglio. El axon, que es fino, marcha en variedad de direcciones, ya hacia abajo, ya hacia adelante, pero más á menudo hacia arriba, haciendo en su camino revueltas que hacen difícil su total persecución; no obstante, hemos logrado en mu-

chos casos sorprender su ingreso en los haces sagitales que cubren la cara superior, interna y externa del foco, donde toma dirección fronto-caudal. En su trayecto intraganglionar emite este axon constantemente colaterales ramificadas dentro del foco: en algunos axones hemos contado hasta tres ramillas (fig. 638, A). La reunión de estos axones, entremezclados de fibras de otros orígenes, engendra en los límites del núcleo, pero sobre todo por encima y por fuera, una robusta vía antero-posterior sin límites precisos, y extendida en forma de cápsula.

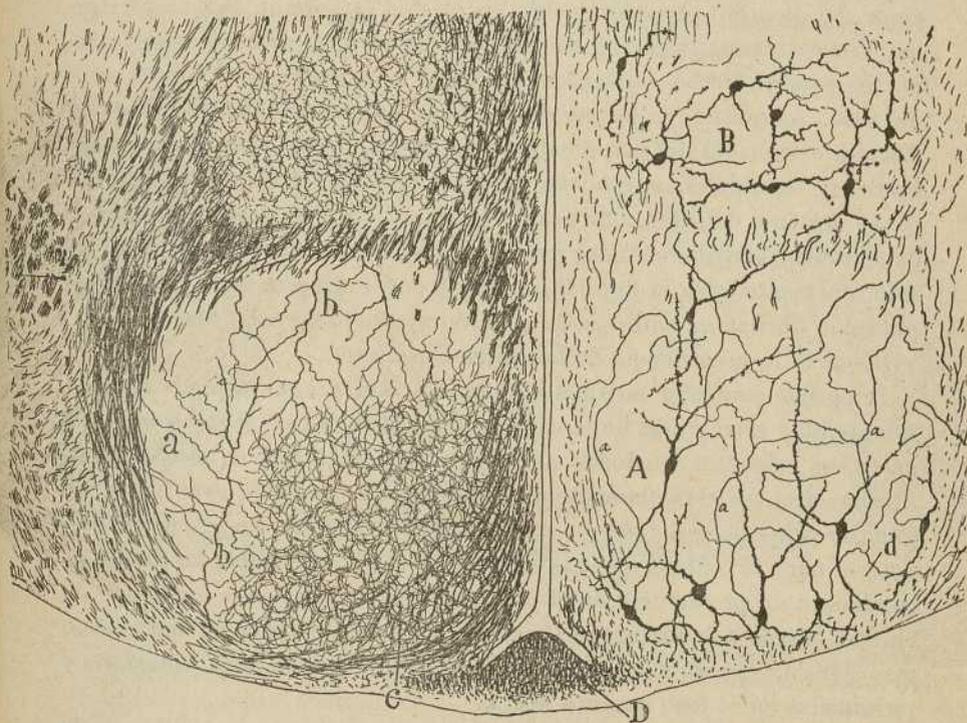


Fig. 638.—Corte frontal del *tuber cinereum* del ratón de pocos días.—A, foco principal; B, foco superior; C, columnas del fornix; D, haz del *tuber cinereum*; a, colaterales nacidas de la cápsula; b, fibras terminales; c, plexo nervioso intrafocal.

Cápsula fibrilar del foco principal. — Llamamos *cápsula fibrilar del tuber*, al conjunto de tubos marginales y más ó menos sagitales que se condensan en lámina en torno del ganglio, engendrando una corriente antero-posterior de gran complicación. La inmensa mayoría de estas fibras carece de mielina y, por tanto, sólo son perceptibles en los preparados de Golgi; las meduladas, que son las más gruesas, yacen, sobre todo, lateralmente, en la proximidad de las columnas del *fornix*, extendiéndose un poco por la cara inferior y superior del foco principal.

Como se aprecia en la fig. 638, dicha cápsula aparece bien dibujada

en los cortes transversales del encéfalo de ratón ó de conejo, exhibiendo parajes donde las fibras se condensan de un modo especial. En ella se pueden distinguir varias regiones: la *interna* plexiforme, relativamente sobria en fibras nerviosas, emplazada junto al ventrículo; la *inferior*, más espesa, sobre todo junto al rafe, donde aparece la sección del cordón triangular dirigido al cuerpo pituitario; la *superior*, que se continúa sin límites precisos con la *externa*, que es la más robusta y la que posee los tubos más espesos y la mayoría de los medulados.

De las fibras capsulares se desprenden colaterales ramificadas en el espesor del ganglio, particularmente visibles en la porción capsular externa. Los cortes sagitales revelan también fibras terminales desprendidas, por lo general, de las corrientes llegadas á la cápsula por el lado frontal del foco. Asimismo, en los cortes frontales hemos sorprendido tubos terminales destacados del plano capsular superior. Todas estas fibras, colaterales y terminales, engendran entre las células del foco principal un plexo nervioso delicado y de gran riqueza, el cual en algunos parajes se condensa en verdaderos nidos pericelulares. Una parte de este plexo ha sido representado en la fig. 638, *c*, donde puede apreciarse la gran complicación fibrilar que alcanza en el ratón y conejo de ocho días.

¿Cuál es la procedencia de las fibras capsulares?

Imposible contestar satisfactoriamente á esta pregunta, dada la gran complejidad estructural de la cápsula y la dificultad de seguir sus fibras hasta sus orígenes. De todos modos, es indudable que en esta cápsula fibrilar circulan tres clases de conductores: 1.^a, axones nacidos en el ganglio principal del *tuber*, y cuyo itinerario ulterior no hemos podido determinar; 2.^a, fibras de paso llegadas de focos más altos, las cuales se condensan de preferencia en el plano inferior del foco para continuar su curso á través del núcleo posterior é ingresar en la cápsula del cuerpo mamilar; 3.^a, y fibras llegadas igualmente de centros más anteriores y terminadas en el foco que nos ocupa.

En el ratón, rata y conejo de algunos días, la riqueza fibrilar de la cápsula hace imposible todo análisis fructuoso de sus elementos; pero en el ratón recién nacido cabe diferenciar fácilmente una categoría especial de fibras de paso que reproducimos en la fig. 639, E. Bajan estas fibras por encima del kiasma, entremezclándose en parte con las células del foco suprakiasmático, donde muchas de ellas se presentan cortadas de través, y llegadas que son al foco posterior del *tuber*, se dividen en dos ramas: una posterior sagital (*a*), que gana la cápsula del ganglio mamilar para continuar su curso hacia la calota; otra, anterior ó ascendente (*b*), que se ramifica en el espesor del foco caudal del *tuber cinereum*. Algunas de estas ramas ascendentes parecen todavía continuar su curso saliendo del foco (fig. 639, B) y asaltando la calota. Hay también fibras de paso que cruzan el foco principal por planos algo más elevados, y

que se continúan sin ramificarse al parecer con la cápsula del cuerpo mamilar.

El origen de las fibras exógenas ramificadas en el foco, así como de las fibras de paso mencionadas, constituye un problema muy difícil, que hasta hoy no hemos podido esclarecer. Estorban el empeño, según dejamos dicho, la cantidad enorme de fibras capsulares, su dispersión en grandes masas y la falta de limitación precisa de los sistemas que reconocen distinta procedencia. Lo único que podemos afirmar es que una buena parte de las fibras de la corriente aferente proviene del tabique transparente, hasta el cual las hemos perseguido algunas veces, perdiéndose por delante de la comisura anterior. Este gran sistema de fibras finas, después de abordar el cabo anterior del foco principal del *tuber*, se divide en una corriente inferior que rodea el citado cabo y pasa en

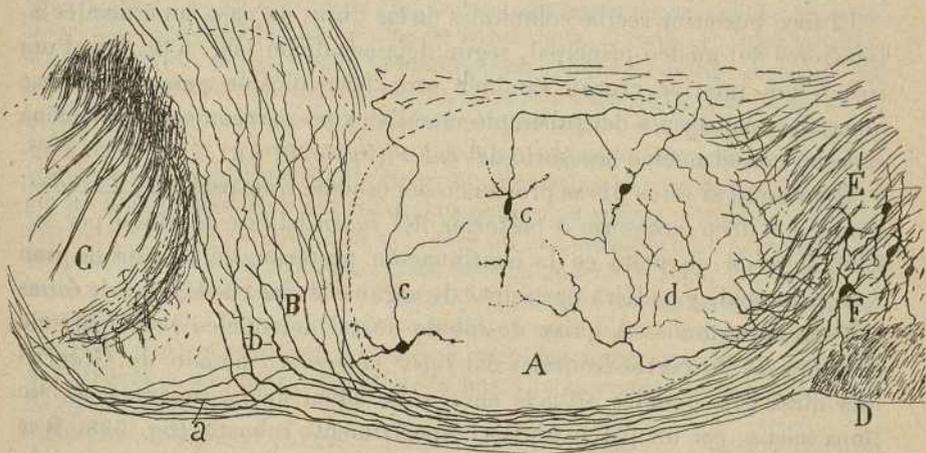


Fig. 639.—Corte sagital del *tuber cinereum* de un ratón recién nacido.—A, foco anterior ó principal; B, núcleo posterior; C, núcleo mamilar interno; D, kiasma; E, vía aferente; F, núcleo supra-óptico; a, b, ramas de bifurcación de fibras capsulares; d, fibras terminales.

parte al plano capsular inferior, y una corriente superior que costea la cara alta del foco (fig. 337, D), interponiéndose entre éste y el superior.

Consideramos probable también la llegada al *tuber* de otro sistema de fibras, el representado por la *thenia semicircularis* ó lámina córnea. Esta gran corriente, que según hemos demostrado en otro trabajo proviene de la región inferior ú olfativa del lóbulo esfenoidal, penetra después de una gran revuelta en un foco especial prolongado (foco de la *thenia*) emplazado en la parte lateral del cabo anterior del tálamo, no lejos de la comisura anterior. Después de suministrar colaterales á este ganglio, muchas de sus fibras parecen ganar el territorio del foco superior del *tuber*, donde ignoramos si se terminan (fig. 599, H).

Foco posterior ó accesorio del tuber cinereum.— Situado, según dejamos expuesto, entre el cuerpo mamilar y el foco principal del *tuber*, es

de forma prolongada en sentido vertical oblicuo, y ofrece una sección sagital cuadrangular (fig. 637, B).

Sus células son fusiformes, prolongadas en el mismo sentido del foco y provistas de dendritas polares, ascendentes las unas, descendentes las otras. Como se advierte en la fig. 637, B, *a*, el axon, bastante fino, marcha constantemente hacia arriba y se continúa con una fibra nerviosa arciforme, que después de rodear la región vecina de lo alto del cuerpo mamilar, dirígese hacia atrás, ingresando quizás en la gran corriente sagital de tubos nerviosos que rodea el acueducto de Silvio. En su trayecto intraganglionar, el axon suele emitir colaterales, una de las cuales afecta á menudo curso recurrente (*b*). En muchas células del cerebro del ratón sólo aparece esta colateral retrógrada, que se remonta al plano superficial del ganglio, donde se arboriza probablemente.

El foco posterior recibe colaterales de las fibras de paso superficiales ó inferiores del núcleo principal, según dejamos dicho (fig. 639, B). Por su porción inferior cruzan también otros fascículos de paso sagitales, que asaltan la cápsula del tubérculo mamilar y no parecen tener relación especial con el núcleo accesorio del *tuber* (fig. 639, *a*).

Ignoramos si estas fibras provienen del tabique transparente; de todos modos, el foco accesorio ó posterior del *tuber* hállase también por su cabo superior envuelto en la continuación posterior de la cápsula del foco principal, y pudiera participar de algunas de las conexiones de éste.

Foco superior. — A guisa de lóbulo dorsal del núcleo principal, se presenta en los cortes frontales del *tuber cinereum* (método de Golgi), una masa gris ovoidea situada encima de aquel foco y separada de la línea media por un plano fibrilar especialmente robusto (fig. 638, B). En los preparados de Nissl la separación entre ambos focos es menos precisa, aunque está indicada como se aprecia en la fig. 604, *a*.

Consta de células fusiformes ó esferoidades, provistas de dendritas varicosas y de curso enredado. El axon fino y flexuoso va hacia los contornos ganglónicos. Entre las neuronas de este acúmulo gris yace un plexo muy tupido de ramificaciones nerviosas que hemos representado en la figura 638. En fin, posee dicho foco una cápsula fibrilar no bien distinguida del resto de la región hipotalámica; cápsula que por debajo toca al foco principal disponiéndose en lámina horizontal plexiforme. Generalmente, en el punto de concurrencia de las cápsulas externas de ambos focos, el principal y el superior, yacen las columnas del *fornix* cuya altura varía naturalmente con el plano del corte frontal (fig. 638, C).

Los datos estructurales que acabamos de exponer, tomados de un reciente estudio nuestro sobre el argumento (1), representan el primer ensayo de análisis estructural fino del *tuber cinereum*. Lo poco que los auto-

(1) S. R. Cajal: Estudios talámicos, etc. *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, 1903.

res dicen sobre este ganglio subtalámico, se refiere casi exclusivamente al hombre y se funda en las revelaciones de métodos incompletos. Citemos algunas opiniones :

Según Meynert, en la parte lateral del *tuber cinereum* del hombre, existen dos focos ópticos basales, que comienzan por delante, encima del *tractus*, y se prolongan hacia atrás hasta un centímetro de la frontera caudal del centro que estudiamos. En su interior albergarían células nerviosas fusiformes.

Dichos focos, llamados impropriamente *ópticos*, en virtud de un prejuicio fisiológico no confirmado, hállanse también, según Ganser (1), en el topo, donde se presentan prolongados en sentido sagital y extendidos á todo lo largo del *tuber*. Su posición no sería externa, sino central, formando propiamente la eminencia de este centro.

A esclarecer el número y la posición de los focos del *tuber cinereum* en el hombre, ha consagrado un buen trabajo Lenhossek (2). Ordenados, según una línea antero-posterior, existen, en sentir de este sabio, tres núcleos grises separados por septos de substancia blanca. El más anterior ó *supra-óptico*, de pequeño volumen, yace sobre el borde anterior del *tractus*, bastante apartado de la línea media; los otros dos, es decir, el *núcleo anterior* y el *postero-lateral* residen detrás del kiasma, en pleno *tuber cinereum*, apareciendo envueltos en cápsulas fibrosas. En su interior habitarían células fusiformes y un plexo finísimo de fibras, la mayoría no meduladas. Además de dichos acúmulos grises, reconoce Lenhossek en las capas superficiales del *tuber* un haz longitudinal de substancia blanca, ya visto por Gudden. Este cordón marcharía por los lados del *tuber*, extendiéndose desde la porción posterior del tubérculo mamilar hasta debajo del *tractus*, donde se juntaría con radiaciones emanadas del fornix. Todavía reconoce Lenhossek otro fascículo, nacido igualmente del tubérculo mamilar y prolongado hasta la substancia gris de la lámina perforada anterior.

Los tres focos de Lenhossek han sido confirmados por Kölliker (3), que llama al núcleo supra-óptico de aquel neurólogo *foco óptico basal*, acúmulo gris emplazado por encima y fuera del *tractus*, inmediatamente por dentro del pié peduncular. Designa, además, á otro de los focos de Lenhossek, al principal del *tuber*, *nucleus tuberis*, afirmando que yace en plano más interno que el supra-óptico, y posee neuronas de menor tamaño. Cuanto á las conexiones, repútalas inciertas. Inclínase, no obstante, á admitir una relación mediante el *fascículo longitudinal*, de una parte, entre el foco supra-óptico ú optico-basal y el cuerpo mamilar, y de otra, entre aquel foco y ciertos haces dorso-ventrales de la *stria thalami*. En fin, entre ambos núcleos del *tuber* existiría una débil comisura.

Estos datos se refieren todos al hombre; en los animales no ha logrado Kölliker reconocer con certeza los focos del *tuber cinereum*. Con todo, en una de las figuras de su obra de conjunto (4), la fig. 631, que copia un corte frontal del cerebro del conejo, aparece en el entrecerebro, á los lados del ventrículo, es decir, junto á la línea media, un grueso foco ovoi-

(1) Ganser : Vergleichenden — anat. Studien ueber das Gehirn des Maulwurfs *Morphol. Jahrbuch*. Bd. VII, 1881.

(2) Lenhossek : Anat. Anzeiger, 1887.

(3) Kölliker : Gewebelehre. Bd. II.

(4) *Loc. cit.*, p. 499.

deo que califica de *ganglio óptico basal*, y que no parece corresponder al descrito con este mismo nombre en el texto, sino más bien al *nucleus tuberis* (*foco postero lateral* de Lenhossek?). Estas vacilaciones, achacables á la obscuridad del tema y á lo difícil que resulta á veces reconocer en los animales focos nerviosos primeramente diferenciados en el hombre, dejan indecisa la cuestión de saber cuáles son en el *tuber cinereum* de los roedores y carnívoros los núcleos homólogos de los humanos.

Para Déjerine (1), la substancia gris del *tuber cinereum* representa la continuación de la substancia gris central del cerebro medio, de la comisura media, del entrecerebro y substancia perforada posterior. En su espesor alberga el *foco supra-óptico* de Lenhossek ó *ganglio óptico basal* de Meynert y Kölliker, que se prolonga hacia atrás y fusiona con los *núcleos postero laterales* del *tuber cinereum* de Lenhossek (eminencias laterales hipercéfálicas de Retzius). Estos últimos ganglios vendrían á ser algo así como tubérculos mamilares accesorios. Al tratar de las conexiones, menciona una vía profundamente situada, la cual, partiendo de la línea media, donde formaría una comisura transversal situada no lejos de la cinta óptica y comisura de Meynert, marcharía sagitalmente por dentro del haz de Vicq d'Azyr hasta perderse en el acueducto de Silvio. Esta vía, que no es otra cosa que *el haz del tuber cinereum* de Gudden, provendría, según Darkschewitsch y Pribykow, de la parte basal del núcleo lenticular; se cruzaría después en la línea media cerca del epéndimo y, finalmente, corriendo subventricular, desaparecería en la substancia gris central comprendida entre el pilar anterior del triángulo y el cordón de Vicq d'Azyr. Mas este origen lenticular es rechazado por Déjerine, que no ha visto nunca degenerar dicho cordón consecutivamente á las lesiones del núcleo lenticular.

Como se ve, distamos mucho de conocer las relaciones de los focos del *tuber cinereum*, que sólo ulteriores investigaciones conseguirán establecer. Una cosa parece, sin embargo, indudable: que dicho centro carece de conexiones con el quiasma óptico, debiendo, por tanto, ser desechados por completo para designar los núcleos secundarios, los nombres que sugieren la idea de una significación visual, etc., nombres usados por Meynert, Lenhossek y Kölliker. Y aunque la significación fisiológica del *tuber* está todavía envuelta en nieblas, creemos probable, como deducción de los datos estructurales consignados, que dicho centro representa, á semejanza del cuerpo de Luys, *locus niger*, etc., una estación motriz ó refleja intermediaria, intercalada en las vías de proyección del tabique transparente y otros sistemas corticales todavía indeterminados.

Ganglio peri-kiasmático ó tangeencial.—Por encima y detrás del quiasma óptico, y formando una lámina tangeencial gris que reviste la superficie del *tuber cinereum*, muéstrase en el conejo, cavia y ratón un ganglio medio, delgado, compuesto de corpúsculos voluminosos, ricos en granos cromáticos. El método de Nissl pone de manifiesto en este foco un lóbulo ó prolongación anterior delgado (fig. 640, *a*), que guardece el quiasma por el lado frontal; una lámina superior más fina todavía (fig. 640, *b*),

(1) *Dejerine*: Anatomie des centres nerveux. Vol. II.

un lóbulo posterior ó principal (fig. 640, C) triangular y algunas de cuyas células se intercalan á los haces superficiales de la comisura de Gudden. Estas células intersticiales, aparecen notablemente desarrolladas en el cavia. En los preparados de Golgi véanse salir de este foco fibras gruesas que, después de emitir una ó dos colaterales robustas para el mismo, se dirigen hacia adentro y arriba, constituyendo verosímilmente la comisura de Meynert.

Este foco singular, de conexiones todavía enigmáticas ¿corresponde al foco *supra-óptico* de Lenhossek y á las tres pléyades *supra ópticas*, an-

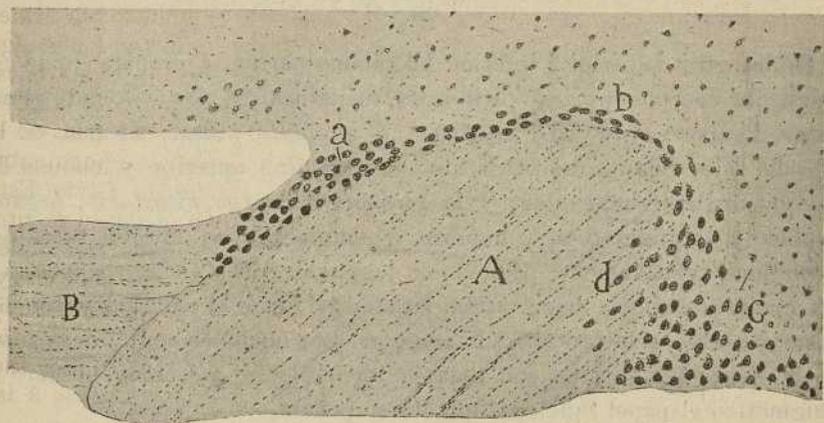


Fig. 640. — Corte sagital de la región kiasmática del conejo (método de Nissl. — A, Corte transversal del centro kiasmático; B, nervio óptico; a, b, c, porciones anterior, superior y posterior del foco perikiasmático.

terior, dorsal y posterior descritas por Kölliker, en torno y encima del *tractus* del hombre? Acaso; pero hagamos notar que existen grandes diferencias de forma, posición y extensión entre los referidos focos humanos y el *tangencial* de los roedores.

A pesar de la proximidad de esta masa gangliónica al kiasma, solo hemos visto salir de éste alguna fibra distribuída entre sus células; estas dudosas colaterales provendrían de la comisura de Gudden.

CAPÍTULO XXXV

Conarium ó glándula pineal. — Cuerpo pituitario. — Comisuras y principales vías sagitales del entrecerebro. — Síntesis anatomofisiológica del tálamo óptico.

De las caras superior é inferior del tálamo parten, á manera de apéndices, dos cuerpos impares, piriformes, de naturaleza esencialmente glandular, á saber: la *epíffisis*, *conarium* ó *glándula pineal*, situada en lo alto del rafe, delante del tubérculo cuadrigémimo anterior y encima de la comisura interhabenular; y la *hipófisis* ó *cuerpo pituitario*, órgano ovoideo y voluminoso en el hombre, y emplazado en la silla turca del esfenoideas, relativamente pequeño en los carnívoros y en los roedores, en los cuales desciende hacia atrás, situándose entre el cabo posterior del *tuber cinereum* y la protuberancia anular. Las nociones anatómicas acerca de estos dos órganos son todavía incompletas, así como obscuro y enigmático el papel funcional que desempeñan.

Glándula pineal. — Este cuerpo glandular afecta figura conoidea de base inferior, y está envuelto y como sostenido verticalmente por un repliegue de la *pia-mater*. Libre en toda su extensión, se adhiere por su base al centro de la comisura interhabenular. En los pequeños mamíferos (rata, conejo, etc.), la glándula pineal ocupa un buen espacio en la hendidura inter-emisférica, entre los lóbulos occipitales del cerebro; pero en el hombre, donde en proporción alcanza volumen menor, no rebasa superiormente el plano del cuerpo caloso.

Parénquima. — La fina estructura de la glándula pineal, es insuficientemente conocida, á pesar de los muchos trabajos que en estos últimos años se han efectuado. Posee una cubierta fibro-vascular íntimamente ligada á la *pia*, de la cual parten tabiques conectivos que, según demostró Henle, segmentan la glándula en compartimentos más ó menos redondeados y de capacidad desigual. Los corpúsculos que llenan estos divertículos son poliédricos, pálidos y con todo el aspecto de los elementos glandulares.

Algunos autores, por ejemplo, Henle (1) y Hagemann (2), han señalado también la existencia de elementos bipolares ó multipolares anastomosados entre sí, y continuados al parecer con tubos nerviosos medu-

(1) *Henle*: Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig, 1879, pág. 323.

(2) *Hagemann*: *Arch. f. Anat.*, 1872, pág. 429.

lados. Estos corpúsculos enigmáticos, yacentes entre los acinis, han sido impregnados por nosotros en el *conariun* del conejo.

Según mostramos en la fig. 641, *c*, poseen un cuerpo pequeño, esférico ó algo esquinado, y dos á cuatro prolongaciones de longitud variable, ora indivisas, ora bifurcadas, las cuales se terminan, por lo común, mediante un grumo ó masa protoplásmica redondeada. Todas estas expansiones son cortas, semejando algo á las protoplásmicas de las células nerviosas. Cilindro-ejes no hemos podido hallar. Ignoramos cuál sea la naturaleza de estas células que acaso sean homólogas de los corpúsculos nerviosos intersticiales de las glándulas.

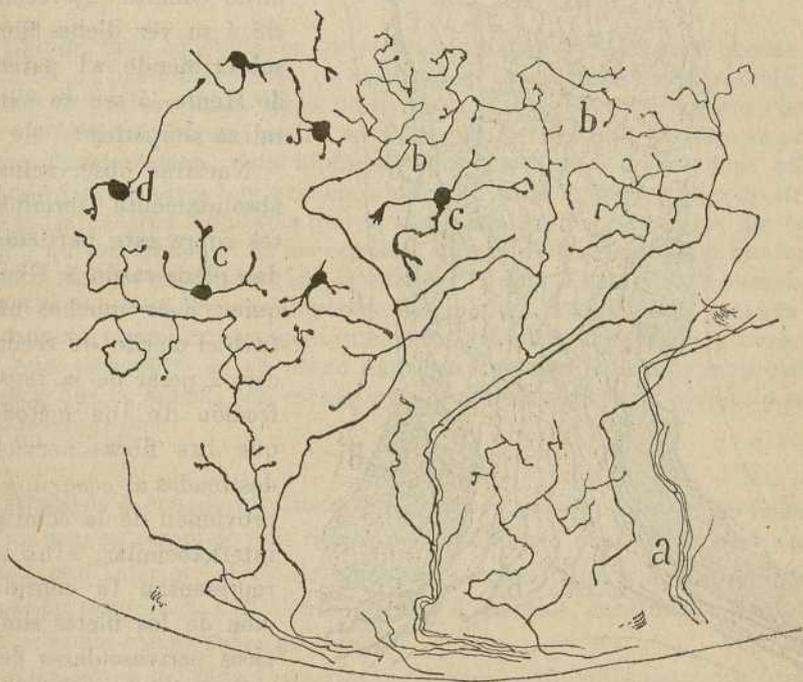


Fig. 641. — Corte transversal de la glándula pineal del conejo de ocho días. — *a*, haces de fibras nerviosas simpáticas; *b*, arborizaciones terminales de éstas; *c*, células estrelladas especiales.

Según Bizzozero (1), en los ancianos los tabiques fibrosos alojarían elementos pigmentarios gruesos, rellenos de granulaciones amarillentas. El parénquima de la epífis humana contiene además ciertas concreciones calcáreas finas, parecidas á arenillas (*acervulus cerebri*). En fin, Dimitrova (2) menciona recientemente la existencia de células neuróglícas, jamás aparecida en nuestros preparados.

(1) Bizzozero : *Medicinische Centralblatt.*, 1871, n.º 46.

(2) Dimitrova : *Recherches sur la structure de la glande pineale chez quelques mammifères*, *Nevraze*, vol. 3, 1901.

Terminaciones nerviosas en la epífisis. — La presencia de fibras nerviosas en la glándula pineal ha sido afirmada por diversos autores, pero acerca de su origen, cuantía y modo de terminar, varían los pareceres. Así, Kölliker, que fué quien primero (1850) habló de dichas fibras, las reputa escasísimas y provenientes, en parte (gato y conejo), de la comisura interhabenular. En cambio, Hagemann (1) sostuvo la gran abundancia del plexo nervioso, cayendo con Kölliker en el error de suponerlo nacido de la comisura. Más tarde Cionini (2) reconoció á su vez dichas fibras subscribiendo al parecer de Henle, ó sea su naturaleza simpática

Nuestras observaciones absolutamente terminantes sobre este particular, dan plena razón á Henle, quien hace muchos años tuvo el mérito de reconocer, á pesar de la imperfección de los métodos, que las fibras nerviosas destinadas al *conarium* no provienen de la comisura interhabenular, sino que representan la continuación de los filetes simpáticos perivasculares de la tela coroidea. Sólo en una cosa erró Henle, en suponer exíguo un plexo nervioso, quizá el más rico y potente de todo el sistema glandular.

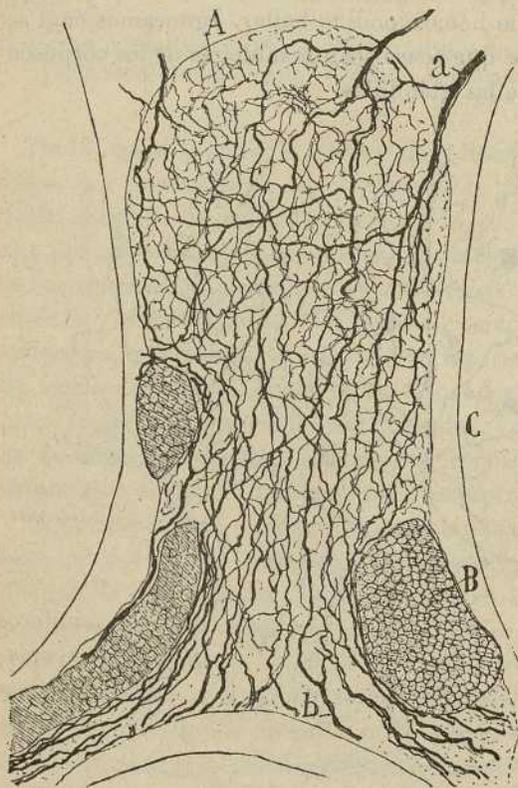


Fig. 642. — Corte frontal del conarium del ratón. (Método de Golgi). — A, plexo intersticial; a, fibras simpáticas que llegan por lo alto; b, fibras arribadas con las arterias inferiores; B, corte de un vaso venoso; C, corteza cerebral interhemisférica.

Según demostramos nosotros (3), hace tiempo y aparece en la figura 642, A, dichas fibras nerviosas son sumamente robustas, numerosísimas y provienen de los vasos de la tela coroidea, representando por tan

(1) Hagemann: Ueber den Bau des Conariums. *Arch. f. Anat. u. Physiol*, 1872.

(2) Cionini: Sulla struttura della ghiandola pineale. *Riv. speriment.*, vol. 12.

(3) S. R. Cajal: Apuntes para el estudio del bulbo, etc. *An. de la Soc. españ. de Histor. nat.*, febrero 1895.

to, expansiones del ganglio cervical superior del gran simpático: Entran en el ganglio por todo su contorno, y especialmente por la base, é invaden el parénquima, ramificándose prolijamente; las ramas gruesas corren flexuosas y de preferencia en sentido axial, y, finalmente, las últimas ramillas engendran, en torno de los pequeños conglomerados de células glandulares, un plexo tupidísimo y delicado que recuerda por completo el del páncreas y glándulas salivales. También recientemente Dimitrova (1) ha comprobado la presencia de estos plexos nerviosos desprendidos de los vasos. En la fig. 641, *b*, presentamos detalles de las arborizaciones terminadas del *conarium* del conejo.

Opinión muy conocida, es que la glándula pineal de los vertebrados inferiores y, particularmente, de los reptiles, representa, según parecía resultar de las investigaciones de Graaf y B. Spencer, un órgano visual (*el ojo parietal*) impar, que en las aves y mamíferos habría caído en atrofia y degeneración. Esta hipótesis, muy en boga hace algunos años, tiende á desecharse hoy gracias á los estudios de Beraneck (2) y de otros. Es para nosotros indudable que el *conarium* de los mamíferos no tiene nada de común con el de los reptiles; carece de todo parecido anatómico con un ojo, no recibe fibra alguna ni del nervio óptico ni del cerebro, y lejos de ser un órgano flogénico destinado á desaparecer, alcanza en el hombre mayor importancia que en los pequeños mamíferos y aves. El pujante desarrollo de su plexo nervioso simpático, nos dice muy claramente que la epífisis representa pura y simplemente una *glándula vascular sanguínea*.

Hipófisis ó cuerpo pituitario.— El *cuerpo pituitario* de los mamíferos es un órgano complejo que consta principalmente de dos lóbulos acoplados: uno inferior, el *lóbulo glandular*, constituido por una glándula vascular sanguínea; y el *lóbulo nervioso* ó superior, continuado mediante un pedículo con el *tuber cinereum*.

Estructura del lóbulo superior ó nervioso.— En su espesor, los preparados de Nissl ó de la hematoxilina, revelan una infinidad de corpúsculos esferoidales ó poliédricos, de talla pequeña y de protoplasma escaso y pálido. Entre ellos yace una materia granulosa plexiforme poco cuantiosa.

Coloreados por el cromato argéntico (rata y ratón), afectan talla exígua, figura esfenooidal, y exhiben tres ó más expansiones finas y cortas terminadas por cabos verrugosos y como desgarrados. Axon no parece existir (fig. 643). Ignoramos si tales elementos forman enteramente el parénquima del lóbulo nervioso ó si yacen sólo en ciertos parajes.

Células nerviosas más ó menos semejantes á las precedentes, citan

(1) *Loc. cit.*

(2) *Beraneck: Anat. Anzeiger*, 1892 y 1893.

también Berkley (1), Retzius (2) y Caselli (3). Sin embargo, es difícil decir si los corpúsculos dibujados por Berkley y por Retzius corresponden enteramente á los reproducidos en la fig. 643, ó si representan más bien, como opina Retzius, alguna especie de corpúsculos neuroglícos. Añadamos aún la existencia positiva de fibras y de células legítimas de neuroglia, patentes, sobre todo, en la hipófisis del hombre y mamíferos grandes (Retzius y Berkley), así como la ramificación entre los ci-

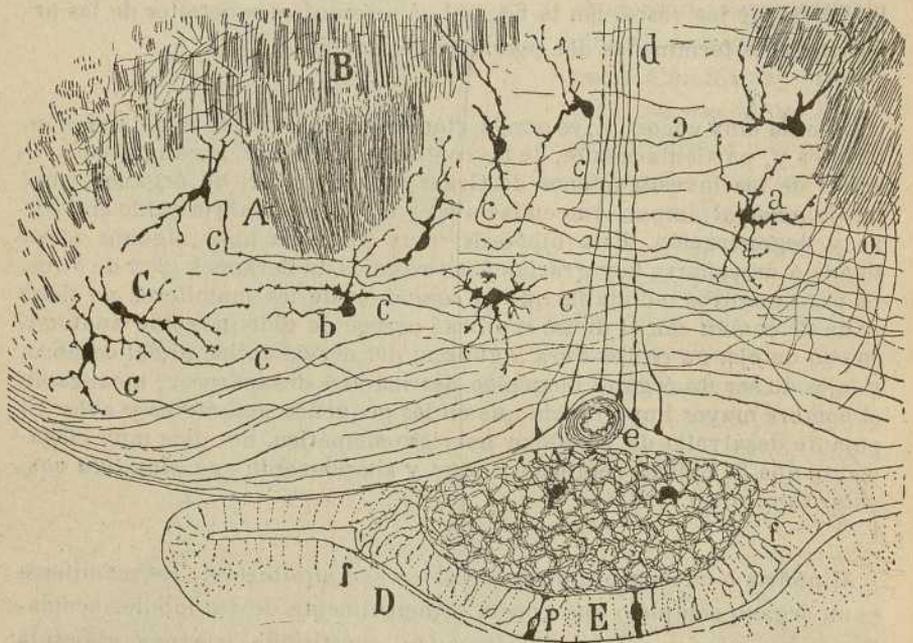


Fig. 643. — Corte frontal de la protuberancia y cuerpo pituitario del ratón de dos días. Debajo de la protuberancia se ve el lóbulo nervioso de la hipófisis con un plexo nervioso tupidísimo. — E, pared antero-inferior del lóbulo epitelial de la hipófisis; D, pared glandular; f, fibras nerviosas intra-epiteliales; P, células epiteliales.

tados corpúsculos pseudo-nerviosos, de prolongaciones de células del epéndimo, ya indicadas hace tiempo por Lothringer (4), y bien reproducidas por el neurólogo de Stokolmo.

Terminaciones nerviosas en el lóbulo nervioso. — Mencionadas por

- (1) Berkley : *Brain*, 1894.
- (2) Retzius : *Die Neuroglia des Gehirns beim Menschen und bei Säugethieren III. — Die Neuroglia der Neuro-Hypophyse der Säugethiere. Biol. Untersuchungen. N. F. Bd. VI*, 1894.
- (3) A. Caselli : *Studi anatomici e sperimentali sulla fisio-patologia della Glandula pituitaria*, 1900.
- (4) Lothringer : *Untersuchungen an der Hypophyse einiger Säugethiere und des Menschen. Arch. f. mikros. Anat. Bd. 28*, 1886.

W. Krause (1), que las supuso continuadas con el pedículo ó infundíbulo, fueron negadas después por Schwalbe, Henle y otros, que se pronunciaron contra la naturaleza nerviosa del lóbulo superior. El mismo Kölliker, que ha podido trabajar con métodos más demostrativos, las rechaza, afirmando que las fibras que marchan paralelamente por el infundíbulo hasta el cuerpo pituitario, son probablemente filamentos de neuroglia. Nuestras investigaciones de 1894 (2) son respecto de este particular absolutamente decisivas. No sólo existe en el lóbulo superior un plexo nervioso, sino que es éste uno de los más ricos, delicados y densos que pueden verse en la substancia gris. Conforme se advierte en las figuras 643 y 644, A, tomadas del ratón de pocos días, dichas fibras nerviosas son finas, varicosas, se ramifican prolijamente y engendran entre las células del órgano nidos nerviosos sumamente finos. Llena este plexo toda la hipófisis, dejando solamente ciertos claros ó huecos habitados por las células.

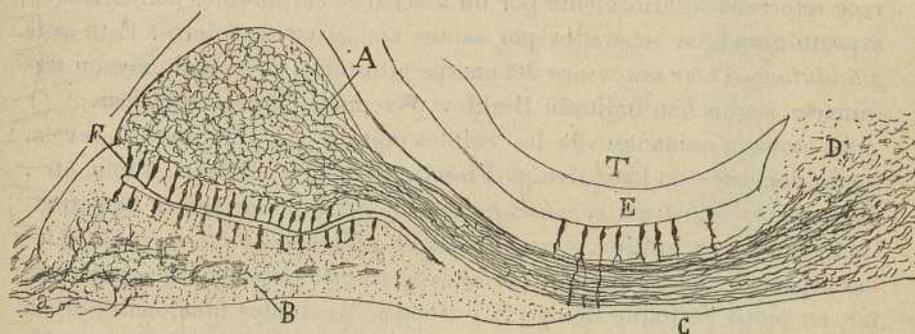


Fig. 644. — Corte sagital del cuerpo pituitario del ratón de pocos días. — A, lóbulo nervioso; B, lóbulo glandular; F, epitelio intermediario; C, infundíbulo; E, cavidad ventricular.

El examen de las secciones longitudinales de la hipófisis permite apreciar que tales fibras terminales son mera ramificación de un manojito de cilindros-ejes que acompañan al pedículo ó infundíbulo, y los cuales, dispersándose en abanico al arribar á una masa gris residente detrás del kiasma óptico, toman origen en numerosas células nerviosas. Muchas fibras se ramifican ya en el espesor del pedículo y acaban cerca de su superficie, mediante cabos varicosos. Del plexo terminal situado en el espesor de la hipófisis, hemos visto salir finas hebras que, introduciéndose en la pared epitelial superior del lóbulo glandular, acaban, mediante ra-

(1) W. Krause : Microscopische Anatomie, p. 437.

(2) S. Ramón y Cajal : Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del cerebro. III. *Hipófisis*. 1 de agosto de 1894. *Anal. de la Socied. esp. de Historia natural*, 2.ª serie. Tomo III.

mitos terminales libres y varicosos, entre corpúsculos epiteliales, no lejos de la superficie cavitaria ó glandular de éstos (fig. 643, f). Estas fibras intra-epiteliales han sido recientemente confirmadas por Gemelli (1) en el caballo y el gato.

La precedente disposición de las fibras nerviosas, junto con el hecho de residir en dicho epitelio, según hemos hecho notar Retzius y nosotros, numerosas células bipolares de tipo especial, parecen indicar que se trata aquí de algún órgano sensorial de funciones todavía enigmáticas.

Lóbulo glandular. — Es mucho más grande que el nervioso, al cual rodea por abajo y lateralmente. En los cortes frontales adviértese que posee una porción adelgazada central y dos lóbulos laterales que rebasan con mucho los límites del foco compañero. Una cavidad transversal separa dicho lóbulo en dos partes muy desiguales; la superior reducida á un revestimiento epitelial de células prismáticas y fusiformes (fig. 644, F), que tapiza moldeándose la cara superficial del lóbulo nervioso, y la inferior, que además de poseer una prolongación del epitelio precedente aparece reforzada inferiormente por un macizo de corpúsculos poliédricos de aspecto glandular separados por septos conectivo-vasculares. Esta es la *glándula vascular sanguínea* del cuerpo pituitario, en la cual parecen terminarse, según han indicado Berkley y Gemelli, fibras simpáticas.

El examen cuidadoso de las células epitélicas ó glandulares, revela, según demostraron hace tiempo Fleisch, Lötringer, Pisenti, Viola, etc., dos especies celulares: *corpúsculos cromatófilos*, que atraen la hematoxilina y colores de anilina, y *corpúsculos de protoplasma incolorable*. Ambas especies, que se enlazan por suaves transiciones, podrían representar, en sentir de Saint Remy (2) y Benda (3), estados funcionales de un mismo tipo celular. Gemelli distingue todavía entre las células cromófilas tres variedades: acidófilas, basiófilas y mixtas ó de transición.

Las relaciones de causa á efecto halladas por Marie y Marinesco entre las alteraciones de la glándula pituitaria y la acromegalia, parecen indicar que este órgano obra de un modo especial sobre la nutrición. Según Casselli, que ha consagrado á la fisiología de este órgano un voluminoso trabajo, su papel funcional, le aproximaría al cuerpo tiroides. Cuando se extirpa, produce aceleración del pulso, lentitud respiratoria, depresión de los movimientos, caquexia progresiva y muerte.

(1) *Gemelli*: Nuove Ricerche sull Anatomia e sull embriologia dell Ipofisis. *Boll. della Società medico-chirurgica de Pavia*, 1903.

(2) *Saint Remy*: Contribution à l'histologie de la hypophyse. *Compt. rend. de la Société de Biol.* 1892.

(3) *Benda*: Beitrage der normalen Bau und pathol. histol. der Hypophisis, *Berl. Klin. Wochenschr.* 1900.

COMISURAS TALÁMICAS

Descritas en capítulos anteriores las comisuras talámicas superiores (*comisura blanda*, *comisura interhabenular*), sólo resta tratar de la *comisura posterior* y de las *hipotalámicas*, llamadas de Meynert y de Forel.

Comisura posterior. — Cuando se examina una sección sagital media del tálamo y cerebro medio coloreada por el método de Weigert (figura 635, S), surge detrás del ventrículo medio, delante del tubérculo cua-

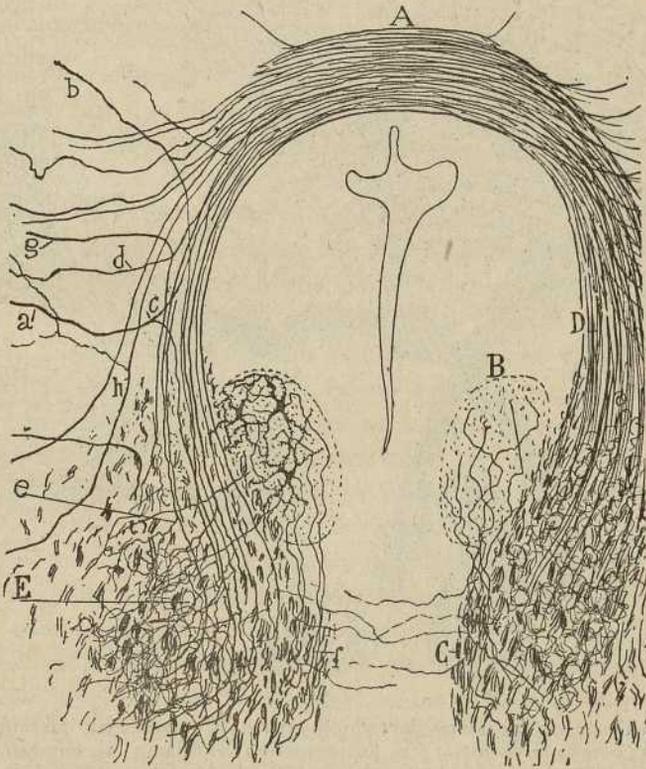


Fig. 645. — Corte frontal de la comisura posterior del gato de ocho días. — A, comisura posterior; B, foco de Darkschewich; C, resto del fascículo longitudinal posterior; E, foco intersticial; a, b, c, fibras que ingresan en la comisura; e, colaterales de éstas para el foco intersticial.

drigémino frontal y como continuando el sistema de fibras de la comisura interhabenular, un importante sistema de robustos conductores horizontales, que se prolongan hacia atrás y abajo tras algunas interrupciones con la capa de las fibras transversales del cerebro medio. En los cortes horizontales obsérvase que la comisura posterior describe un asa de

convexidad anterior, y que sus dos prolongaciones laterales costean la substancia gris central del mesocéfalo, marchan hacia los lados y hacia atrás, sumergiéndose en el espesor del *notes* y región de la calota.

Pero la marcha y dirección de la comisura, sólo pueden estudiarse bien en los cortes frontales coloreados, ya por la hematoxilina de Weigert, ya por el cromato argéntico. En estos cortes (fig. 645, A), presén-

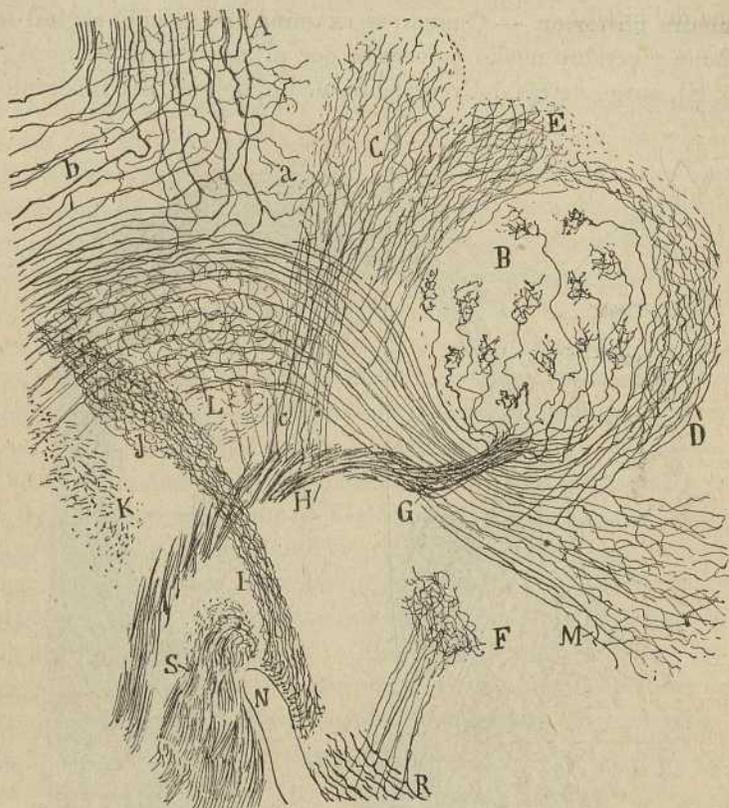


Fig. 646.—Corte sagital lateral del tálamo y parte del mesencéfalo del ratón de ocho días.—A, comisura posterior; B, foco sensitivo del tálamo; C, foco talámico posterior; D y E, núcleos accesorios del foco sensitivo; F, núcleo especial subtalámico; G, lemnisco interno; H, porción de éste de donde brotan colaterales; I, *tractus peduncularis transversus*; J, foco de terminación de éste; L, núcleo rojo; S, vía piramidal; a, colaterales y ramas ascendentes de la comisura posterior.

tase este sistema como una cinta arqueada transversal que cruza el rafe por encima de la substancia gris del acueducto, y la cual, descendiendo por los lados de ésta, se divide en dos clases de conductores: *comisurales aferentes* que abordan el plano de tubos descendentes y horizontales de dicha formación; y *comisurales eferentes ó descendentes*, que constituyen el contingente principal. Este grupo costea lateralmente la substancia

gris central, pasa por fuera del *foco de Darkschewisch* y en una región próxima y exterior al cabo superior del *fascículo longitudinal posterior*, se dobla para hacerse sagital ó fronto-caudal y marchar á través de la calota hacia la protuberancia y bulbo. El paraje de la calota ocupado por esta porción descendente de la comisura, no corresponde á un punto, sino á una área bastante extensa por diseminación de los conductores; área emplazada superiormente en el gato, conejo y ratón, por fuera y encima del citado *cordón longitudinal posterior*, y correspondiente á nuestro *núcleo intersticial* (véase más atrás el fascículo longitudinal posterior).

Detalles del origen y terminación de los tubos de la comisura posterior. — En los cortes frontales del cerebro medio del ratón, gato y conejo, se percibe con claridad que la comisura posterior consta de axones nacidos en la corteza gris del tubérculo cuadrigémino anterior del opuesto lado. Los que vienen de las regiones internas y superiores de éste, marchan á la comisura casi horizontalmente (fig. 646, *b*); en tanto que los nacidos en planos más externos corren primero hacia adentro y después hacia arriba para ganar la línea media (*a, d*).

En el punto en que estos axones abordan el macizo de fibras comisurales, ó algo antes, es frecuente ver que se bifurcan, suministrando una *rama ascendente* destinada á la comisura (fibra cruzada), y otra *rama descendente* que va á la mencionada región de la calota y foco accesorio de la comisura posterior (fibra homolateral ó directa) (*c, b*). Abundan, sin embargo, también los conductores no bifurcados, es decir, simplemente continuados con una fibra contralateral (*d*). No es raro ver que durante su curso descendente, tanto las fibras cruzadas como las directas, emiten alguna colateral ramificada en los focos grises del *nates* (*h*).

La presencia de las citadas bifurcaciones iniciales ó precomisurales, nos enseña que la porción descendente ó calotal de la comisura posterior encierra, además de tubos cruzados ú originados en el *nates* opuesto (aunque en mucho menor número), fibras directas ú homolaterales.

¿Cómo se comportan las fibras descendentes al llegar al foco intersticial? Los cortes sagitales del encéfalo del ratón ó conejo, que pasan algo por fuera del fascículo longitudinal posterior, revelan un detalle interesante (fig. 644, *a*). En el momento en que la fibra se hace de vertical sagital, emite muy á menudo una rama fina, generalmente ascendente, á veces transversal ú oblicua. El tallo mismo suele emitir algunas colaterales finas y flexuosas (fig. 646, *A*), antes de cambiar de dirección y exhibir la dicotomía. Añadamos aún, que durante su marcha sagital, á través del *foco intersticial*, la rama principal ó descendente ó el tallo mismo (cuando no hay bifurcación) suministran gran número de colaterales, las cuales, dividiéndose y subdividiéndose en el citado foco (*b*), engendran nidos nerviosos para sus voluminosos elementos. Estas cola-

terales se observan también conforme aparece en la fig. 645, e, en el foco intersticial del gato, donde forman plexos sumamente complicados.

En el ratón se ve que el foco intersticial rebasa frontalmente el límite anterior de la comisura, lo que explica la existencia de ramas ó colaterales de curso ascendente (fig. 646).

Después de lo expuesto, dedúcese con gran verosimilitud esta consecuencia: la *comisura posterior representa una vía optico-refleja, destinada á llevar el impulso visual á los focos motores oculares*. Persuaden de este dictamen los siguientes hechos: residencia de las células de origen de la comisura en zonas del *nates* donde se reparten arborizaciones de fibras ópticas, y conexión de las fibras comisurales con las células del foco intersticial, cuyos axones robustos se incorporan, según expusimos en otro capítulo, al cordón longitudinal posterior, y se relacionan mediante colaterales con los focos optico-motores. La vía optico-motriz constaría, pues, de las siguientes neuronas: 1.º, fibra óptica ó neurona retiniana, ramificada en el tubérculo cuadrigémino anterior; 2.º, neurona mesocefálica formadora de la comisura posterior; 3.º, neuronas del foco calotal intersticial, con sus colaterales para los núcleos motores; y 4.º, neurona motriz de los núcleos del motor ocular común, patético y motor ocular externo.

Entre los dos fascículos longitudinales posteriores y constituyendo un asa de concavidad superior, aparece en los cortes frontales que contienen la comisura posterior, un haz comisural poco importante ya señalado por Schnopthagen, Honegger, Kölliker, Déjerine y otros. En los cortes frontales (método de Golgi) de la región de la calota del gato, parece como que sus fibras provengan del foco de Darkschewitsch y se incorporen al fascículo longitudinal del lado opuesto. Mas este punto reclama todavía nuevas investigaciones.

Comisura de Forel. — Esta comisura, correspondiente á la *decussatio hypothalamica posterior* de Kölliker, está situada encima del cuerpo mamilar, como tendida entre los dos cordones de la vía aferente de este cuerpo, con el cual no mantiene, sin embargo, ninguna relación. Una vez cruzadas bajo ángulos muy agudos, sus fibras se diseminan por el plano inferior de la calota, y se pierden en las inmediaciones del cuerpo de Luys y foco infrasensitivo ó de la *zona incerta*. Ignoramos el origen y terminación de estos conductores, que para Déjerine constituirían una comisura tendida entre los dos cuerpos de Luys, así como entre éstos y el núcleo rojo y campo de Forel del opuesto.

Detrás y debajo de la comisura de Forel aparece en los cortes frontales el cruce de las columnas del fornix, que ya dejamos descrito.

Comisura de Meynert. — Así se califica un sistema de fibras transversales, residentes debajo del suelo del ventrículo medio, encima y, sobre todo, detrás del kiasma óptico. Los cortes sagitales presentan, en el co-

nejo y cavia, tales conductores como tubos gruesos, esparcidos en un área extensa, y dirigidos, después de cruzar el rafe, hacia el espesor del pedúnculo, entre cuyos haces parecen perderse, como ya hizo notar Gudden.

Las conexiones de un tal sistema comisural son problemáticas. Gudden hace salir dichas fibras del kiasma mismo, para marchar hacia el pedúnculo. Según Darkschewitsch y Pribytkon, constituirían un sistema de relación entre el cuerpo de Luys, el núcleo lenticular y lemnisco interno. Déjerine niega que exista continuidad entre dicha comisura y el lemnisco, pero acepta una procedencia lenticular. En su sentir, la *comisura de Meynert* representaría una comisura establecida entre ambos focos lenticulares del cuerpo estriado.

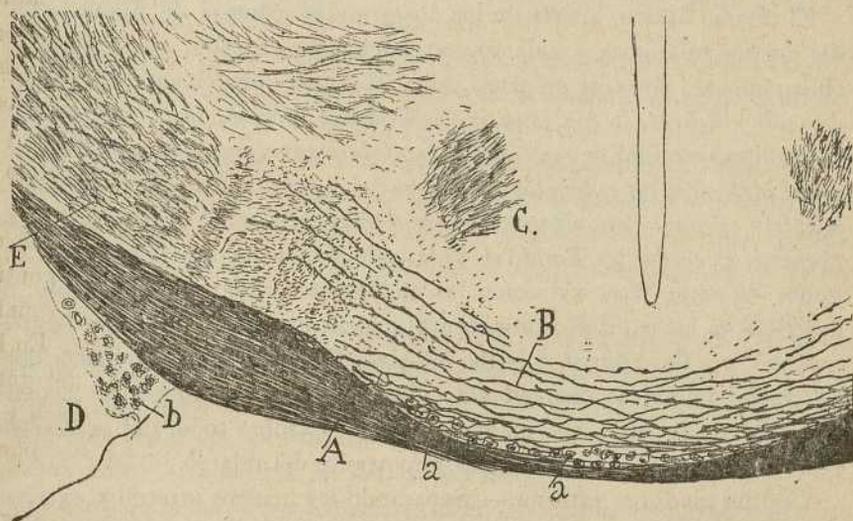


Fig. 647.—Corte frontal de la región del kiasma óptico en el *cavia cobaya*. (Método de Weigert-Pal). — A, cinta óptica; B, comisura de Meynert; D, región de la amígdala; E, porción interna del pedúnculo cerebral; C, columnas del fornix; a, foco perikiasmático.

Las observaciones que nosotros hemos hecho en cortes frontales seriados del entrecerebro del cavia y conejo (método de Weigert) no autorizan semejantes dictámenes; las fibras de Meynert, notables por su espesor, muy superior por cierto al de los tubos nacidos en el núcleo lenticular, no pasan jamás de la región externa del pedúnculo cerebral, entre cuyos haces parecen tornarse descendentes (fig. 647, B).

En cuanto al origen de las fibras comisurales, lo tienen probablemente en las voluminosas células del *foco tangencial ó post-kiasmático* (figura 647, a), desde el cual, haciéndose progresivamente profundas, ganan el rafe, que atraviesan formando aspa con las contralaterales. Cuando se

persiguen semejantes tubos en los cortes frontales (método de Weigert) se los ve situarse, en su origen, inmediatamente por encima y detrás de la comisura de Gudden, pareciendo desprenderse del kiasma, según presumió este sabio; mas si el examen se efectúa con fuertes aumentos, se cae en la cuenta de que dicha procedencia es mera apariencia y que las gruesas fibras comisurales de Meynert (más robustas que las de las comisuras de Gudden) cesan constantemente entre los voluminosos elementos del *foco tangencial*, algunos de los cuales habitan entre los mismos paquetes kiasmáticos.

CORRIENTES NERVIOSAS EXÓGENAS DEL ENTRECEREBRO

El tálamo óptico, aparte de los dos grandes sistemas de fibras radiadas cortico-talámicas y talamo-corticales, está cruzado, ya sagital, ya oblicuamente, por *vías exógenas*, entre las cuales mencionaremos: el *pedúnculo cerebral*, la *vía sensitiva ó lemnisco interno*, la *vía trigeminal*, la porción terminal del *pedúnculo cerebeloso superior*, el *cordón longitudinal posterior*, las *columnas anteriores del fornix*, la *vía olfativa frontal*, la *estria córnea ó vía olfativa de proyección esfenooidal*, la *thænia ó stria thalami*, el *cordón de Forel*, el *pedúnculo del cuerpo mamilar*, etc. Algunas de estas vías, así como las endógenas principales, han sido ya descritas en los capítulos precedentes; otras lo serán cuando nos ocupemos del asta de Ammon y bulbo olfativo. Réstanos solamente hacer breve reseña de ciertas vías todavía enigmáticas en cuanto á su procedencia, tales como las *estrias interna y externa* y, sobre todo, del *pedúnculo cerebral*, sistema exógeno el más importante del tálamo.

Lámina medular interna. — Separando los núcleos interno y externo del tálamo humano, se halla una lámina de substancia blanca (*lámina interna*), que se dirige oblicuamente hacia abajo y afuera, bifurcándose hacia arriba para engendrar otra lámina subordinada, llamada *lámina superior*. Contiene fibras sagitales y oblicuas de arriba á abajo y de delante á atrás, difíciles de seguir en el hombre y grandes mamíferos, pero no tanto en el conejo y ratón, en los cuales se logra sorprender su ingreso en los haces superiores de la cápsula interna. Al nivel de la comisura blanda despréndense de este sistema, según afirma Déjerine, fibras horizontales. Sin negar que semejante corriente contenga fibras cortico-talámicas, nos ha parecido, y así lo hicimos constar en nuestro primer trabajo sobre el tálamo, que la mayoría de sus fibras pertenecen á la categoría de las talamo-corticales. Sus células de origen residen quizá en los focos internos, y acaso también en los del rafe.

Lámina medular externa. — Emplazada en el hombre entre el foco externo y el rayado superior, aparece en el conejo y ratón muy poco

desarrollada y confundida con las fibras talamo-corticales más externas del núcleo sensitivo. Ignoramos la procedencia de tales conductores.

PEDÚNCULO CEREBRAL.—Representa un vasto sistema de tubos sagitales, de sección semilunar, emplazado superficialmente en el plano inferior del cerebro medio y entrecerebro, bajo los cuales forma un relieve blanco que cesa frontalmente por inmersión bajo el lóbulo cerebral esfenoide. Sepáranse ambos pedúnculos posteriormente por el espacio perforado y el foco interpeduncular, y más adelante por el cuerpo mamilar y *tuber cinereum*. Por arriba, se adhieren á la cara inferior del tálamo, en el cual ocupan, conforme avanzan hacia adelante, un plano más externo y superior, hasta que, convertidos en cápsula interna, penetran en el cuerpo estriado. Por abajo y fuera, están abrazados por la cinta óptica, que cruza casi normalmente las fibras pedunculares.

Examinado el pedúnculo en los cortes frontales seriados del ratón ó conejo (fig. 573), adviértese que su riqueza fibrilar aumenta de atrás á adelante, modificándose al par la disposición de sus manojos.

Al nivel del cuerpo mamilar, preséntase el pedúnculo verticalmente abultado y como deshilachado por los conglomerados celulares de la substancia negra. A su lado interno acóplase el pedúnculo mamilar, y superiormente confronta con un plano gris continuado hacia adelante con la *zona incerta*.

Los cortes algo más anteriores (fig. 610) que interesan el cuerpo de Luys, exhiben dicha vía más densa y delgada de arriba á abajo y con una sección semilunar de concavidad superior. Dispónense sus haces en series verticales paralelas, en cada una de las cuales la dirección de las fibras forma ángulo obtuso con las de las vecinas (fig. 612, B). A este nivel, formado ya el cuerpo geniculado externo é iniciado el núcleo sensitivo, agréganse al pedúnculo nuevas fibras llegadas de estos focos, constituyéndose un plano superior de manojos que rellena progresivamente la *zona incerta* y se extiende por dentro hasta el haz de Vicq d'Azyr.

Los cortes que pasan por el *tuber cinereum* presentan el plano superior de fibras talámicas notablemente acrecido, así como las adosadas á los bordes interno y externo del pié peduncular. A esta altura, el pedúnculo consta: 1.º, del sistema *motor ó región central* (fig. 607, I) del pié peduncular, continuado caudalmente con la vía piramidal; 2.º, del *cordón triangular ó externo*, formado principalmente con fibras llegadas del cuerpo geniculado externo (ratón, conejo) (fig. 607, H); 3.º, el *área blanca interna*, sistema muy robusto, generado por los manojos cortico-talámicos y talamo-corticales, relacionados con el núcleo interno, triangular y los del rafe, así como por las vías de proyección olfativa, las del tabique transparente y las nacidas al nivel del *tuber cinereum* (fig. 607, J); y 4.º, el *piso superior*, donde se disponen en series irregularmente horizontales

numerosos cordones conexiónados principalmente con el foco sensitivo, los semilunares, rayados, núcleo de la *zona incerta*, etc. (fig. 607, M, Z).

En fin, cuando las secciones interesan el foco dorsal, todo este vasto sistema de conductores se disloca hacia afuera y arriba (fig. 594, M), gana el cuerpo estriado y forma la cápsula interna, á la cual se agregan todavía nuevas corrientes: las partidas y terminadas en los núcleos dorsales, angular, rayado dorsal y ventral; el de la cápsula interna, así como la tenia semicircular ó vía de proyección de la corteza olfativa esfenoidea, y en fin, un grueso cordón sagital, arribado del cuerpo geniculado externo (figura 607, F).

Colaterales pedunculares.—Durante todo su trayecto talámico, emiten las fibras pedunculares colaterales y aun terminales, destinadas ya á focos intersticiales, es decir, situados entre los haces, ya, y muy principalmente, á los grandes núcleos suprapedunculares que dejamos estudiados. Estos núcleos, punto preferente de arborización de dichas colaterales son de delante á atrás; el *núcleo de la cápsula interna*, el *foco del cordón y campo de Forel* (y quizá también por intermedio de éste el *núcleo rojo*), el *cuerpo de Luys*, la *substantia nigra* y los *núcleos protuberanciales*. De presumir es, aunque este punto no aparezca suficientemente esclarecido, que las citadas colaterales tengan su origen en la porción motriz del pedúnculo cerebral.

Significación funcional de los sistemas de fibras del pedúnculo.— Empresa tan difícil como interesante sería precisar los sistemas funcionales, de cuya agregación se forma la gran formación peduncular, y señalar el origen y terminación de sus conductores. En este punto estamos casi reducidos á las enseñanzas de la clínica humana, dado que en los pequeños mamíferos (exceptuados la vía motriz y algunos sistemas pedunculares, cuyo origen talámico puede fácilmente sorprenderse), no se han realizado suficientes experimentos anatómo-patológicos.

La índole de nuestro libro no nos consiente hacer aquí la historia de la cuestión, ni citar las opiniones más autorizadas sobre la composición fisiológica del pedúnculo. Limitarémonos tan sólo á referir las conclusiones de los trabajos de Déjerine, autor que ha consagrado gran atención al argumento.

Divide este autor las radiaciones que bajan de la corteza y alcanzan el cerebro medio, en dos grandes formaciones:

1.^a *Vía peduncular.*— Comprende todas las fibras de proyección del segmento posterior de la cápsula interna, que no se detienen ni en el tálamo, ni en la región subtalámica, así como las fibras del segmento sub-lenticular de la cápsula interna constitutivas del cordón de Türck. Estas fibras, que podrían llamarse fibras pedunculares largas, suministran conductores al *locus niger*, al cerebro posterior, protuberancia y médula espinal.

2.^a *Radiaciones talámicas.*— Están formadas por el conjunto de los conductores cortico-talámicos y talamo-corticales, vías que reúnen los

focos talámicos á todas las regiones de la corteza cerebral. Un poco arbitrariamente se han dividido estas radiaciones en: a) fibras cortico-talámicas anteriores ó frontales; b) fibras cortico-talámicas medias ó parieto-fronto-rolándicas; c) fibras cortico-talámicas inferiores ú occipito-temporales.

3.^a *Radiaciones del cuerpo geniculado externo y tubérculo cuadrigémino anterior.*

4.^a *Radiaciones del cuerpo geniculado externo y tubérculo cuadrigémino posterior.*

5.^a *Radiaciones del núcleo rojo.*

La *vía peduncular* ó *vía larga* proviene, según Déjerine, del segmento central de los hemisferios, quedando excluidos de ella los sectores anteriores y posterior de éstos, es decir, los tres cuartos anteriores del lóbulo frontal y el lóbulo occipital con el pliegue curvo. Esta importante corriente pasa por la rodilla, segmento posterior y sublenticular de la cápsula interna, se entrecruza aquí con las radiaciones cortico-talámicas, geniculadas, etc., y gana el pedúnculo cerebral.

Este puede dividirse en cinco partes iguales: a) el *quinto interno*, llamado también *fascículo interno del pié peduncular*, recibe las fibras del opérculo rolándico y de la parte adyacente del opérculo frontal, es decir, de la zona motriz facio-faringo-laríngea. En su mayoría agótanse inferiormente en el núcleo rojo; otras llegan hasta la protuberancia, cruzando el rafe, y sólo unas pocas alcanzan las pirámides bulbares. Por lo demás, este fascículo ha sido reconocido por diversos autores, que le han dado nombres variados (*asa del núcleo lenticular* de Meynert, *fascículo cortico-protuberancial* ó *fronto-protuberancial* de Flechsig, *fascículo psíquico* ó *intelectual* de Brissaud, etc.). La circunstancia de comprender entre sus fibras las destinadas á focos de los nervios craneales, que tanta participación toman en los movimientos de la expresión del rostro y lenguaje articulado, explica la gran importancia concedida á dicho cordón y las designaciones de *fascículo psíquico*, *del lenguaje*, etc., con que se le ha bautizado.

El nombre de *geniculado* con que se le conoce también, se debe al hecho de continuarse con el *haz geniculado* ó porción angular de la cápsula interna.

b) *La porción media ó fascículo medio* del pié peduncular, que forma las tres quintas partes centrales de éste, nace de los cinco sextos superiores de las circunvoluciones rolándicas, de los piés de inserción de las circunvoluciones frontales y parietales primera y segunda, y del lóbulo paracentral; pasa después por el segmento posterior de la cápsula interna, y se continúa inferiormente con la vía piramidal directa y cruzada de la médula espinal, no sin haber suministrado á su paso por el cerebro medio conductores destinados al *locus niger* y á los focos de la protuberancia y al núcleo de origen del facial. Todas estas fibras marchan entremezcladas en el pié peduncular, de suerte que no existe un fascículo facial ó protuberancial distinto de los otros, sino un *complexus* de fibras destinado á repartirse en focos diferentes.

c) *La porción externa del pié peduncular* ó *cordón de Türck*, constituye el quinto externo de esta vía y nace del lóbulo temporal, y particularmente de la corteza de la segunda y tercera circunvoluciones temporales; pasa primero por el segmento sublenticular de la cápsula interna

y luego por el segmento posterior de ésta, y se termina casi enteramente en los núcleos pónticos (porción postero superior).

Según Flechsig, que demostró primeramente la no intervención de este fascículo en la vía piramidal, contendría además de fibras temporales, conductores nacidos en el lóbulo occipital.

SÍNTESIS ANATOMO-FISIOLÓGICA DEL TÁLAMO ÓPTICO.—Prescindiendo de los sistemas de paso, y de los focos de textura y conexiones

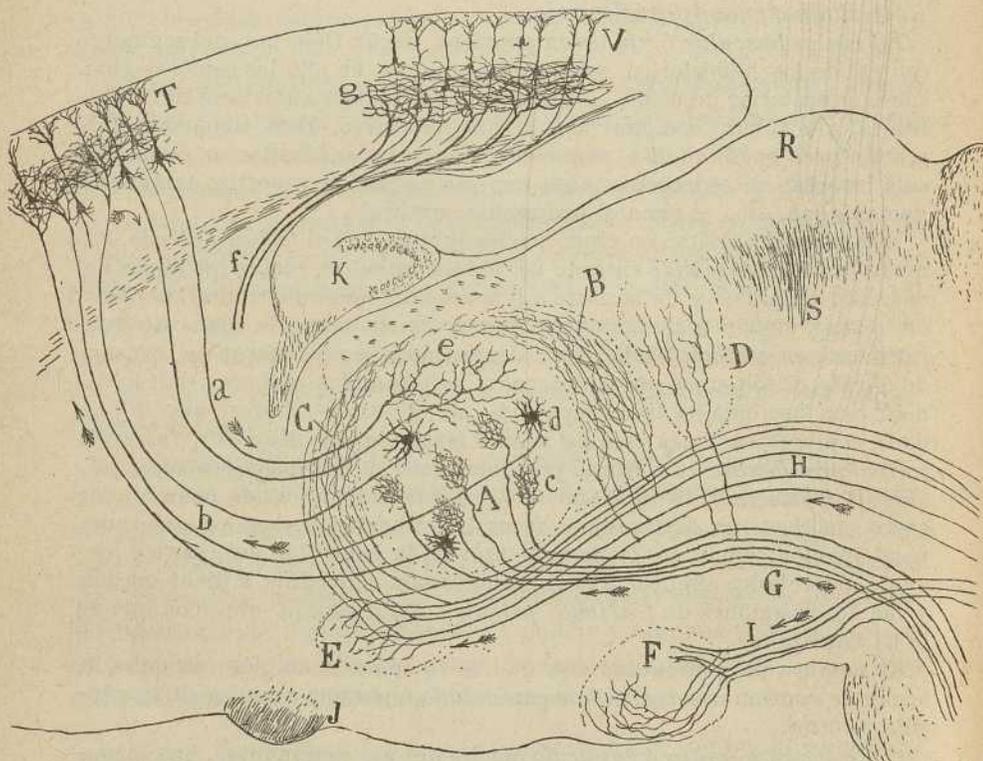


Fig. 648. — Figura esquemática de las vías sensitivas (lemnisco y vía trigeminal) destinada á mostrar los componentes típicos de los centros talámicos superiores. — A, foco sensitivo principal del tálamo; B y C, núcleos sensitivos accesorios ó trigeminales; D, foco talámico posterior; E, núcleo mamilar externo; G, lemnisco externo ó cinta de Reil; H, vías centrales del quinto par y de otros territorios; I, pedúnculo del cuerpo mamilar; J, quiasma óptico; K, asta de Ammon; T, corteza cerebral motriz; V, corteza cerebral visual; a, fibras sensitivas cerebrales ó cortico-talámicas; b, vía sensitiva superior ó talamo cortical; c, vía óptica superior ó talamo-cortical; E, núcleo de la zona incerta.

desconocidas, y ateniéndonos no más á los núcleos talámicos de organización mejor estudiada, podemos considerar el entrecerebro como un segmento encefálico resultante de la juxtaposición de dos clases de centros de significación fisiológica diferente.

1.º La *región talámica superior*, ó tálamo propiamente dicho, contie-

ne las estaciones sensoriales intermediarias (visuales, sensitivas, acústicas, etc.), en las que se terminan completamente, por medio de arborizaciones libres, ciertas neuronas centrípetas de segundo orden, y principian las de tercer orden ó tálamo-corticales.

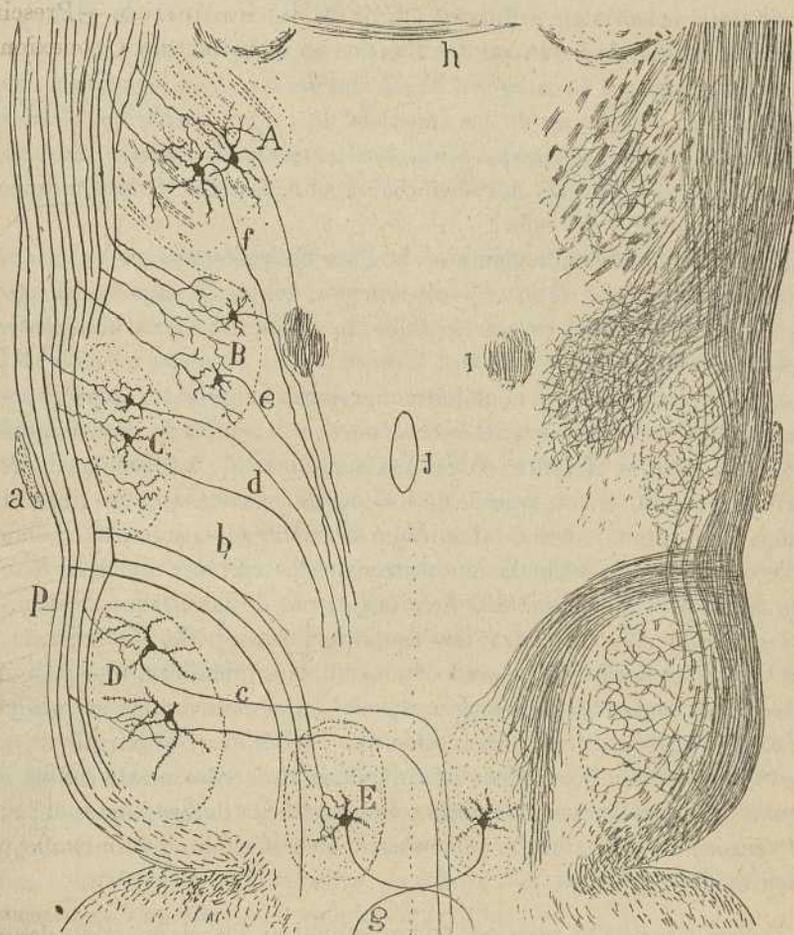


Fig. 649. — Esquema del conjunto de los focos infratálámicos motores. Corte horizontal del tálamo del ratón.—A, foco rayado ; B, núcleo de la cápsula interna ; C, foco de Luys ; D, *substantia nigra* ; E, núcleo rojo ; J, pedúnculo cerebral ; a, cinta óptica ; b, cordón de Forel ; c, vía centrifuga de la *substantia nigra* ; d, vía centrifuga del ganglio de Luys ; e y f, vías centrifugas respectivamente de los focos rayado ó de la cápsula interna ; g, fascículo de Monakow ; h, comisura anterior.

2.º La *región inferior* ó *subtalámica* contiene las estaciones motrices ó centrifugas, en las que se arborizan ciertas fibras procedentes de la corteza cerebral, las cuales entran en relación con células nerviosas, cuyo axon centrífugo se termina, según toda probabilidad, en los focos motores.

Dichas regiones no albergan solamente focos de la misma categoría; porque en el plano talámico superior se encuentra un núcleo probablemente centrífugo, el *ganglio de la habénula*, y en el plano subtalámico yace el *cuero mamilar*, foco de naturaleza centrípeta ligado íntimamente con el centro dorsal, y comparable, según dijimos más atrás, con los núcleos sensoriales primarios (focos de los cordones de Goll y de Burdach, retina, foco ventral del acústico en el bulbo, etc.).

3.º Pertenecen á la categoría de *núcleos sensoriales* ó estaciones intermediarias en el camino de los impulsos de origen periférico, el *cuero geniculado interno*, el *cuero geniculado externo*, el *sensitivo*, el *foco de la zona incerta*, el *dorsal*, los *semilunares*, el *triangular* y verosímilmente los conglomerados del rafe.

Figuran muy probablemente en la clase de las *estaciones motrices intermedias*: el *núcleo de la cápsula interna*, los *focos rayados*, el *núcleo del campo de Forel*, el *cuero de Luys*, la *substantia nigra*, el *núcleo rojo* y el *tuber cinereum*.

4.º Cada foco sensorial talámico comprende los siguientes factores constitutivos: 1.º, fibras aferentes ó sensoriales; 2.º, células de axon largo formadas de una vía eferente central ó talamo-cortical; 3.º, células de axon corto arborizado en el espesor de los plexos formados por las fibras aferentes; 4.º, fibras cortico-talámicas ó centrífugas, cuyas arborizaciones parecen llevar á la articulación neuronal sensorial una corriente de origen cerebral, indispensable al funcionamiento de los citados centros.

La terminación de cada fibra centrípeta y centrífuga ó cerebral, se efectúa en un territorio separado de los núcleos talámicos, de suerte que existe una verdadera proyección espacial en el centro talámico, proyección que corresponde al área sensorial periférica. Por virtud de este modo de conexión por grupos isodinámicos, el cerebro puede influir mediante las fibras cortico-talámicas sobre territorios determinados del campo sensorial, acaso inhibiendo, acaso intensificando determinadas corrientes (1).

(1) Para más detalles sobre este punto, consúltese: Plan de estructura del talamo óptico. Conferencia dada en la Facultad de Medicina de Madrid el día 28 de abril de 1903. *Revista de Medicina y Cirugía prácticas*. Mayo 1903.

CAPITULO XXXVI

CUERPO ESTRIADO

Núcleo caudal y núcleo lenticular. — Haces corticales de paso, células de axon largo, células de axon corto, colaterales motrices y fibras aferentes.

El *cuero estriado*, llamado así por el aspecto rayado de blanco que le dan los numerosos fascículos nerviosos que lo cruzan, es un ganglio voluminosísimo situado en el espesor de los hemisferios cerebrales, por fuera del tálamo y en torno de la cápsula interna. Consta de dos grandes masas ó focos: el *núcleo caudal*, de aspecto piriforme, más grueso por delante que por detrás, y situado inmediatamente por fuera del tálamo óptico y por encima y dentro de la cápsula interna; y el *núcleo lenticular*, emplazado por fuera y debajo de esta vía, en el seno del lóbulo esfenoidal. A la manera del tubérculo cuadrigémimo anterior ó lóbulo óptico, el cuerpo estriado es un centro nervioso decadente, cuyas actividades, primitivamente muy complejas y elevadas, fueron sucesivamente restringiéndose hasta parar en puras coordinaciones de movimientos reflejos. Todavía hoy aparece en los peces como la única representación de la vesícula cerebral anterior. Durante el desarrollo filogénico, el cuerpo estriado ó ganglio cerebral se desdobló; de su seno emigraron, para constituir esfera aparte, los corpúsculos piramidales de la corteza cerebral (rudimentaria en los batracios, reptiles y aves), es decir, los encargados de las funciones psíquicas más nobles; y en su territorio permanecen, constituyendo propiamente el *cuero estriado* de los mamíferos, las células consagradas á los reflejos superiores.

ESTRUCTURA GENERAL DEL CUERPO ESTRIADO

Cuando se examina cualquiera de los dos focos citados, es decir, el *caudal* ó el *lenticular* del hombre, por el método de Nissl, adviértense cuatro factores generales de construcción: 1.º, *haces nerviosos de paso*, formadores de las vías que enlazan el cerebro anterior con los focos del cerebro intermediario, medio y demás centros inferiores; 2.º, *células pequeñas* (de 8 á 14 μ), esferoidales ó poligonales, de protoplasma escaso, pálido y casi exento de cromatina protoplásmica; 3.º, *células más voluminosas*, con escasos granos cromáticos en su interior; 4.º, en fin, *células*

las gigantes, estrelladas, provistas de numeroso núcleo y de cuerpo celular rico en grumos cromáticos. Los dos primeros tipos celulares son numerosísimos, constituyendo una masa continua que rellena todos los intervalos yacentes entre los haces de paso; la célula gigante es, por lo contrario, escasa, mostrándose en el hombre esparcida acá y allá y separada á menudo por grandes distancias. En los animales (conejo, gato, etcétera), hállanse igualmente estas tres categorías neuronales, pero la especie gigantesca discrepa menos en tamaño de las otras y no afecta tampoco la riqueza cromática del hombre y mamíferos de gran talla (30 á 40 μ).

Si en vez del método de Nissl echamos mano de los que colorean el armazón fibrilar, por ejemplo, de nuestro método de nitrato de plata é hidroquinona (1), podrá fácilmente repararse que los tipos medianos y pequeños (células de axon corto) carecen de neurofibrillas, presentándose el protoplasma completamente incoloro, mientras que los corpúsculos grandes, correspondientes, según veremos luego, á las células de axon largo, alojan en el soma un retículo fibrilar laxo y delgado, modelado en haces al nivel de las dendritas.

Pero el estudio del cuerpo estriado debe completarse con las revelaciones del cromato de plata, las cuales añaden á los susodichos factores constructivos cuatro más: los *elementos nerviosos enanos*, las *colaterales de las fibras de paso*, las *arborizaciones de fibras ascendentes* y los *elementos neuróglícos*.

Células medianas y pequeñas de axon corto. — Estos elementos ya vistos por Marchi (2) y confirmados por nosotros (3), Kölliker (4), Cl. Sala (5), Déjerine (6) y La Villa (7), son extraordinariamente abundantes, sobre todo, en el núcleo caudal, donde forman extensas aglomeraciones. Según aparece en la fig. 650, A, tomada del hombre, afectan una forma esférica ó poligonal, emanando del soma una infinidad de expansiones divergentes, espinosas, sobriamente ramificadas y terminadas á no larga distancia.

El axon bastante fino, procede ya del cuerpo, ya del arranque de una

(1) *S. R. Cajal*: Sobre un sencillo método de colorear las fibrillas interiores del protoplasma nervioso. — *Archivos latinos de Biología y Medicina*, núm. 1.º, Octubre de 1903.

(2) *Marchi*: *Riv. sperimentale de Freniatria*, vol 12, 1887 (Sulla fina struttura dei corpi striati e dei talami ottici).

(3) *S. R. Cajal*: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encefalo. V. Cuerpo estriado. *Anal. de la Socied. españ. de Historia natural*, 2 de agosto de 1894.

(4) *Kölliker*: *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. 2. Bd., 1896, pág. 615.

(5) *Cl. Sala*: *La corteza cerebral de las aves*, 1893.

(6) *Déjerine*: *Anatomie des centres nerveux*, vol. II, pág. 306.

(7) *J. La Villa*: Algunos detalles sobre la estructura del cuerpo estriado. Tesis del Doctorado. *Revista Ibero-americana de Ciencias médicas*, junio 1903.

dendrita, traza, á menudo, alguna revuelta inicial, y se descompone en seguida en una rica, complicada y varicosa arborización libre que, en ciertos corpúsculos, apenas sobrepasa el perímetro de la arborización protoplásmica. En el hombre, así como en el perro, gato y conejo, con-

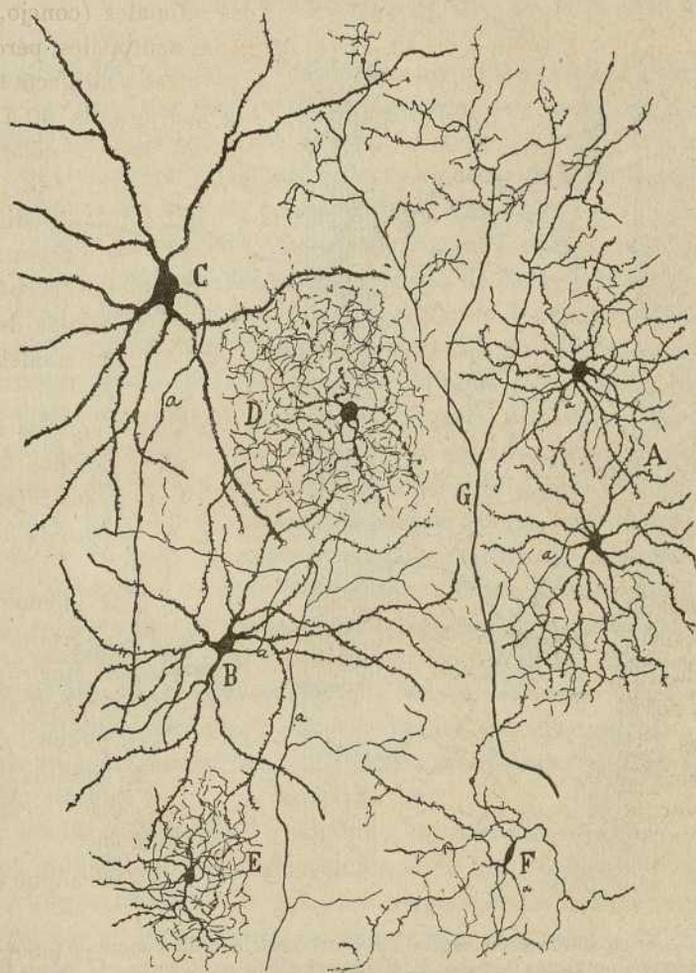


Fig. 650. — Algunos tipos celulares del núcleo caudal estriado del niño tomados de la región vecina al *claustrum*. — A, células de axon corto y de talla pequeña; B, célula de axon largo descendente; C, célula gigante de axon largo; D, E, corpúsculos enanos de axon corto; G, fibra ascendente arborizada.

forme hemos mostrado nosotros, Déjerine y La Villa, se observan dos variedades de esta categoría :

- a) *Células voluminosas de axon corto*, cuya expansión funcional cubre de ramas un gran espacio del núcleo lenticular ó caudal (fig. 651, B) ; y
- b) *células medianas ó pequeñas*, guarnecidas de numerosas y delgadas den-

dritas divergentes, y cuyo axon es finísimo, arborizándose á corta distancia. Entre ambos tipos véanse también transiciones (fig. 651, C).

Células nerviosas, enanas ó neurogliformes (fig. 650, D).—Mencionadas por mi hermano (1) y Cl. Sala (2), en el ganglio basal de los ver-

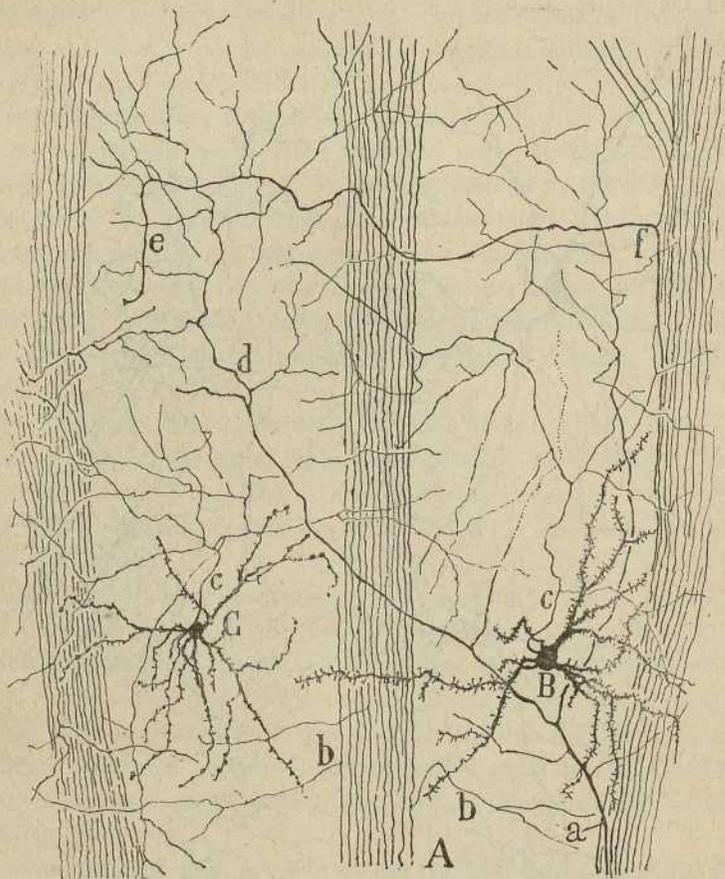


Fig. 651.—Trozo de un corte sagital del cuerpo estriado del conejo de pocos días.—A, fascículos nerviosos de paso; B, célula grande de axon corto; G, célula mediana de axon corto; a, fibra ascendente ramificada; e, axon largo de una célula cuyo soma no está impregnado; b, colaterales de fibras de paso.

tebrados inferiores, observadas por nosotros en el hombre (3), estas células afectan talla diminuta (de 6 á 10 μ), forma esférica y un aspecto que

(1) *P. Ramón Cajal*: Trabajos de la sección de técnica anatómica de la Facultad de Medicina de Zaragoza, 1889.

(2) *Cl. Sala Pons*: La corteza cerebral de las aves, Madrid, 1893.

(3) *S. R. Cajal*: Estructura de la corteza acústica. *Rev. trim. microgr.*, tomo V, 1900.

á primera vista recuerda el de un elemento neuróglíco de cortas radiaciones. Mas el examen con un poderoso objetivo apocromático, nos permite discernir, en seguida, algunas cortas y muy varicosas dendritas (fig. 650, D), y sobre todo, un axon delicadísimo, el cual, apenas nacido, se descompone en una arborización densa, tupidísima, y sin par delgada, en las mallas de la cual parecen alojarse los elementos de axon corto del tipo común.

Células del axon largo.—Indicadas, aunque sin pruebas suficientes, por Marchi, han sido plenamente demostradas por nosotros, Kölliker, Déjerine y La Villa en los mamíferos, así como por Edinger y mi hermano, van Gehuchten y Claudio Sala en los vertebrados inferiores.

Su existencia era muy de presumir desde que Edinger (1) nos reveló que del ganglio primordial (*Stammganglion*) de los peces, reptiles y batracios, centro homólogo del cuerpo estriado de los mamíferos, procede un importante cordón, el *fascículo basal del cerebro anterior*, el cual desciende para terminarse en centros inferiores del eje cerebro-raquidiano.

Para cerciorarse bien de la existencia de estos corpúsculos, nada mejor que recurrir al ratón recién nacido ó de pocos días, donde los elementos del cuerpo estriado son extremadamente sencillos y resulta, por ende, empresa fácil la persecución de la expansión funcional (2). Según se aprecia en la fig. 652, A, en tan tempranas edades, semejantes células afectan figura en huso con expansiones polares gruesas y sobriamente ramificadas; del soma ó de una dendrita nace un axon robusto, que después de trazar alguna revuelta inicial, se torna descendente, incorporándose á los haces medulados de paso y penetrando, en definitiva, en el pedúnculo cerebral. Mas las citadas células son todavía muy embrionarias, y no revelan colaterales nerviosas; sólo en algunos casos hemos visto nacer del punto de inflexión del axon una fibrilla ascendente, quizá dirigida á la corteza cerebral.

En el adulto (conejo, gato y hombre), las referidas neuronas de axon largo son muy voluminosas, adoptan forma en huso, poligonal ó estrelladas y están guarnecidas de largas y robustas dendritas, menos numerosas en general que en los elementos de axon corto, y cubiertas de infinitos apéndices espinosos. Por su talla, cabe diferenciarlas en un corpúsculo gigante de 40 á 50 μ . y de larguísimas expansiones sobriamente ramificadas (fig. 650, C); y en otro, menos voluminoso, frecuentemente triangular ó fusiforme, bien estudiado por Kölliker y La Villa (fig. 650, B).

El axon espeso, desprovisto de colaterales en ciertas células, cúbrese

(1) Edinger : *Deutsche med. Wochenschrift*, núm. 26, 1887.

— *Verhandl. der anat. Gesellschaft in Strassburg*, 1894 y su obra en conjunto : *Vorlesungen über den Bau der Nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere*, &, 5 Aufl. Leipzig, 1896.

(2) S. R. Cajal : *Corps strié. Bibliographie anatomique*, n° 2, 1895.

de una vaina medular y se incorpora seguidamente á los haces de paso; pero es mucho más frecuente observar, según hicimos notar hace tiempo, que antes de su ingreso en los haces, describe una gran revuelta, durante la cual emite varias colaterales largas y prolijamente ramificadas (figura 651, e). Frecuentemente, este trayecto inicial del axon resulta en el ratón y conejo casi transversal á la dirección de los fascículos de paso, pudiendo así recorrer dicha fibra gran extensión del núcleo caudal y lenticular. Tampoco es raro observar en el punto de su incorporación á los

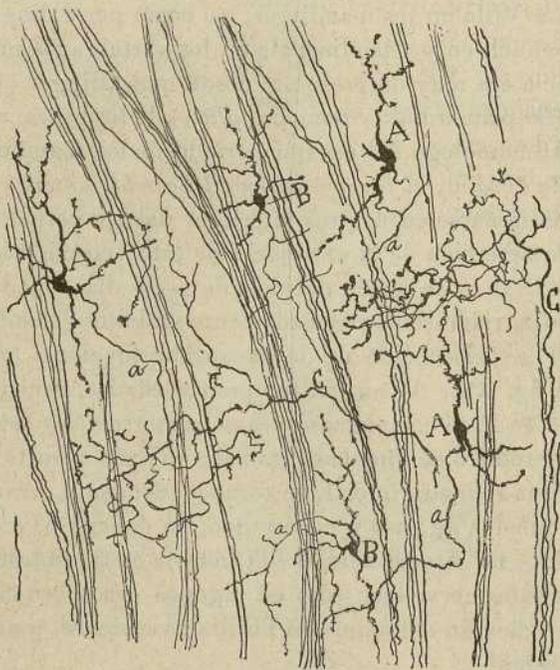


Fig. 652.— Corte sagital de un trozo de núcleo caudal del ratón recién nacido.— A, células de axon largo; B, elementos de axon corto; G, fibras nerviosas ascendentes.

haces, la larga rama ascendente antes citada, quizá terminada en lo alto del cuerpo estriado ó en plena corteza cerebral (fig. 651, f).

Fibras nerviosas del cuerpo estriado.— Cuando se examina un corte sagital lateral del cerebro de un roedor (ratón, cavia, conejo), apréciase con la mayor evidencia un hecho señalado por todos los anatómicos, esto es, que el cuerpo estriado está cruzado por numerosas vías ó cordones blancos sagitales que, partiendo de la corteza cerebral, asaltan el tálamo y pedúnculo cerebral. Lo que en el hombre se llama *cápsula interna*, no es sino una condensación central de muchos de estos cordones blancos, que en los pequeños mamíferos se hallan muy diseminados.

Un examen cuidadoso de tales cordones de paso en los preparados de Golgi de los roedores de pocos días prueba, concordantemente con las enseñanzas de la anatomía patológica humana y de la neurología comparada, que los citados haces constan de las siguientes categorías de conductores: 1.º, fibras descendentes ó de la vía piramidal, que bajan hasta la médula; 2.º, fibras descendentes probablemente moto-reflejas, nacidas en las células de axon largo del centro que nos ocupa; 3.º, fibras ascendentes probablemente sensitivas, arborizadas en el cuerpo estriado; 4.º, en fin, numerosos conductores de paso pertenecientes á la categoría de los cortico-talámicos y talamo-corticales, sin contar todavía las vías de unión ascendentes y descendentes que enlazan el cerebro con los ganglios del meso-céfalo y cerebro posterior.

Kölliker añade aún la existencia de una quinta clase de conductores, ó sean, fibras descendentes, que originadas en la corteza cerebral, se arborizarían entre las células del cuerpo estriado. Semejante vía cortico-estriada, parece implicada por las experiencias de Monakow, Bianchi y d'Abundo, Marinesco (1), etc., autores que observaron atrofas y degeneraciones del cuerpo estriado, consecutivas á la extirpación en los animales de diversas regiones de la corteza cerebral. Pero tales fibras no han aparecido hasta hoy en nuestros preparados, á pesar de la insistencia con que las hemos buscado en el gato y conejo. Expongamos ahora detalles de algunos de los citados conductores.

Fibras ascendentes arborizadas. — Vagamente indicadas por Marchi, que no logró determinar su naturaleza y procedencia, estas fibras fueron primeramente demostradas por nosotros en el conejo, donde según se aprecia en la fig. 651, *a*, muéstranse bajo la forma de axones gruesos ascendentes, que, á distintas alturas de los haces de paso, se desprenden de ellos, y bifurcándose y dividiéndose repetidamente, engendran una vasta arborización en relaciones de contacto con una cantidad enorme de corpúsculos nerviosos de axon largo y corto. Las últimas ramillas son varicosas, flexuosas y están erizadas de ramúsculos colaterales breves, particularidad que se advierte muy bien en el cuerpo estriado humano (fig. 650, *G*).

Tamañas arborizaciones han sido comprobadas por Kölliker en el núcleo lenticular, y por La Villa en todo el cuerpo estriado. En algún caso hemos notado que una rama alta de la citada arborización gana la corteza cerebral, donde ignoramos cómo termina (ratón).

Colaterales de las fibras motrices de paso. — Estudiando hace tiempo en el ratón y rata la marcha de los axones de las pirámides cerebrales (2),

(1) *Marinesco*: Ueber die Funktionen der Corpora striata. *Sitzungsber. des Intern. med. Kongrés.* in Kopenhagen, 1866.—Véase también *Compt. rend. de la Société de biologie.* Febr. 1895.

(2) *S. Ramón y Cajal*: Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule.* Vol. XIII, 1891.

reconocimos que, durante su paso á través del cuerpo estriado, emiten de tarde en tarde algunas colaterales arborizadas entre las células de este centro (fig. 651, *b*), al cual deben transmitir alguna excitación motriz voluntaria. En el conejo, gato y hombre pueden encontrarse igualmente tales ramillas, aun cuando sea casi imposible determinar la especie de fibras de paso de que provienen. Las arborizaciones en que semejantes colaterales se resuelven son bastante complicadas y parecen contraer especiales relaciones con las células de axon largo.

¿Representan estas fibras cortico-estriadas indirectas la única vía por la cual obra el cerebro sobre el cuerpo estriado?

Por lo que hace á los roedores, nos atreveríamos á contestar afirmativamente, por haber sido explorada, con mucha atención, la disposición de los haces de paso y colorearse éstos con gran perfección; pero naturalmente subsiste la posibilidad de que en el hombre y mamíferos girencefalos, donde el análisis es más difícil, exista, además del sistema colateral precitado, una vía especial de fibras córtico-estriadas directas, conforme supusieron Meynert y modernamente Marinesco, Kölliker, etc. Déjerine, que ha estudiado cuidadosamente este punto en el cerebro humano, se pronuncia resueltamente en contra de la realidad de esta vía, afirmando que las atrofas consecutivas á ablaciones corticales, observadas por Monakow, Bianchi y d'Abundo y Marinesco, etc., son de poca importancia y pueden explicarse por la desaparición de las colaterales, la reabsorción de los haces de paso y la forzosa inacción del órgano, no siendo tales lesiones comparables en ningún caso con las considerables atrofas que sufre el tálamo en las mismas condiciones experimentales.

De los demás sistemas de paso nada podemos decir, ignorando si, contra toda verosimilitud, mantienen alguna conexión con el cuerpo estriado. Sólo las fibras del lemnisco interno nos ha parecido que daban alguna rama para este ganglio; pero el hecho, por demás difícil de precisar, á causa de la dificultad de sorprender á un tiempo el trayecto intraestriado y arborización cortical de tales conductores, exige confirmación.

Fibras estrió-talámicas ó de proyección del cuerpo estriado.—Dejamos dicho más atrás que fibras nacidas de las células de axon largo del cuerpo estriado descienden hacia la cápsula interna confundidas con los manojos de paso. En los pequeños mamíferos, los métodos anatómicos no permiten seguir el trayecto ulterior de tales conductores. Pero las investigaciones de Edinger en el perro descerebrado de Goltz, y las de Déjerine recaídas en varios casos de lesiones cerebrales, en los cuales la desaparición de una gran parte de las vías de proyección corticales hacía relativamente fácil la persecución de las originadas en el cuerpo estriado, han permitido esclarecer un tanto este punto, enseñándonos que la mayoría de las radiaciones centrífugas estriadas se terminan en el cerebro intermediario. Según Déjerine, el principal contingente acabaría en la

región subtalámica y preferentemente en el *cuero de Luys*, *asa lenticular* y *fascículo de Forel*. (Este último ya hemos mostrado que procede en realidad de la cápsula interna).

Disposición de los factores anatómicos supradichos en los focos del cuerpo estriado. — La descripción precedente se refiere, sobre todo, al *núcleo caudal*, que es el principal conglomerado gris del cuerpo estriado de los pequeños mamíferos. Por lo demás, la disposición estructural aludida no se reduce sólo al área de este foco, sino que rebasa por atrás y abajo el territorio de la cápsula interna, llegando en el conejo y gato hasta cerca del comienzo del lóbulo esfenoidal. En realidad, las designacio-

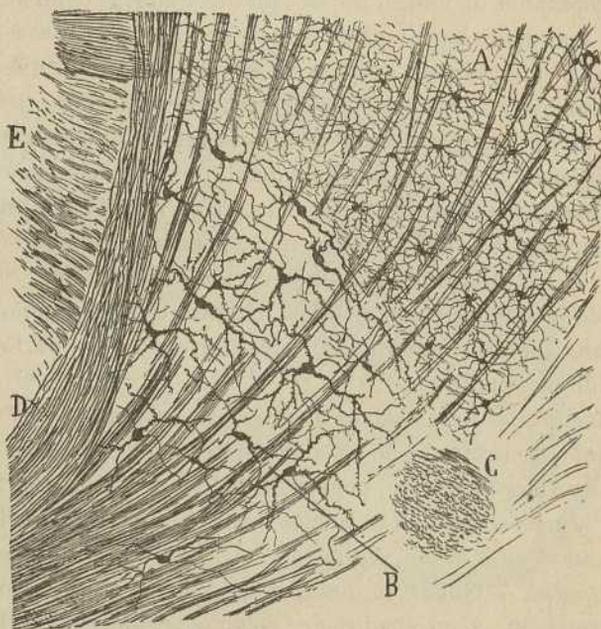


Fig. 653. — Trozo de un corte sagital del cerebro del ratón de veinte días.— A, núcleo caudal; B, foco de células gigantes; D, cápsula interna; C, comisura anterior; E, *thalamia semicircularis*.

nes de *núcleo lenticular* y caudal tienen un sentido meramente topográfico, correspondiendo á las porciones del cuerpo estriado, situadas, respectivamente, en el hombre y mamíferos girencéfalos por encima y debajo de la cápsula interna. Más propio sería dividir dicho ganglio en tres grandes compartimentos, á saber: *foco antero-superior*, relacionado con la corteza fronto-parietal (*núcleo caudal*); *foco inferior ó esfenoidal* (correspondiente á los territorios inferiores del *núcleo lenticular*), y *núcleo central ó de células gigantes*, yacente cerca de la cápsula interna en continuación del núcleo lenticular, y en un paraje en donde convergen,

apretándose, todas las radiaciones derivadas del cerebro fronto-parietal.

Expongamos algunos detalles de estos focos :

Foco interno ó de células gigantes (fig. 653, B).— Cuando se da un corte sagital algo lateral de los hemisferios (ratón, conejo), adviértese que al nivel de la comisura anterior, entre ésta y la *thænia semicircularis*, la trama del núcleo caudal cambia bruscamente de aspecto : al plexo nervioso tupidísimo sucede una materia intersticial, pálida y pobre en fibrillas terminales, y las innumerables neuronas pequeñas y medianas de axon corto son reemplazadas por unos elementos gigantes de figura estrellada ó en huso y provistos de un protoplasma rico en husos cromáticos (gato, conejo).

En los preparados de Golgi, nótase que las robustas dendritas de tales corpúsculos marchan en gran parte perpendiculares á los haces de la cápsula interna, y que el axon, después de seguir parecida dirección ó correr oblicuamente con relación á los haces, parece tornarse descendente. En el gato, donde los referidos elementos se impregnan muy bien, exhiben talla gigante, y la expansión funcional, de curso asimismo transversal, emite constantemente una ó dos colaterales ramificadas en el espesor del foco. Semejantes robustos elementos, pueden prolongarse por entre los haces de la cápsula interna hasta la región hipotalámica.

Además de las mencionadas células, hállanse también, aunque en poco número, otras menos voluminosas, cuyas propiedades morfológicas no hemos podido puntualizar.

En conclusión : el *foco central ó de células gigantes*, casi exclusivamente formado de neuronas de axon corto descendente, posee verosímelmente un alto valor filogénico, por ser de todas las masas grises del cuerpo estriado la más semejante al núcleo basal de los vertebrados inferiores, núcleo en el cual faltan, según veremos, los elementos de axon corto.

Núcleo caudal.— Queda ya descrito al exponer la estructura general del cuerpo estriado. Aquí añadiremos solamente que sus células parecen constituir una formación continua, dominando entre ellas los elementos medianos y grandes de axon corto. Según La Villa, en el gato y perro, las neuronas gigantes de axon largo se concentran especialmente en la porción infero-externa del núcleo y proximidad de la cápsula interna. En la región vecina al ventrículo, aparece una taja plexiforme muy tupida, constituida de varias hileras de elementos gruesos y medianos de axon libre. corto, cuyas dendritas marchan en gran parte paralelas á la superficie

En fin, citemos los factores neuróglícos, que consisten : 1.º, en células epitélicas del ventrículo, cuyas expansiones radiales penetran ramificándose en el espesor del foco caudal ; 2.º, numerosos corpúsculos neuróglícos de cortas y esponjosas radiaciones, semejantes en un todo al tipo de la substancia gris, referido en la *Parte general* de este libro.

Núcleo lenticular.— Como es sabido, este foco presenta en el hombre

una sección frontal triangular, dividida en tres áreas concéntricas: una oscura, periférica ó externa, llamada *putamen*, y dos internas de color gris pálido, designadas *globus pallidus*. Entre el *putamen* y el segmento exterior del *globus pallidus* destaca una lámina blanca arqueada (*lámina medular externa*); una formación semejante, aunque menos extensa, yace entre los dos segmentos del *globus* (*lámina medular interna*).

En los pequeños mamíferos (gato, conejo y ratón) el núcleo lenticular se muestra relativamente más grande que en el hombre, rellenando todo el lóbulo esfenoidal y relacionándose íntimamente, mediante nu-

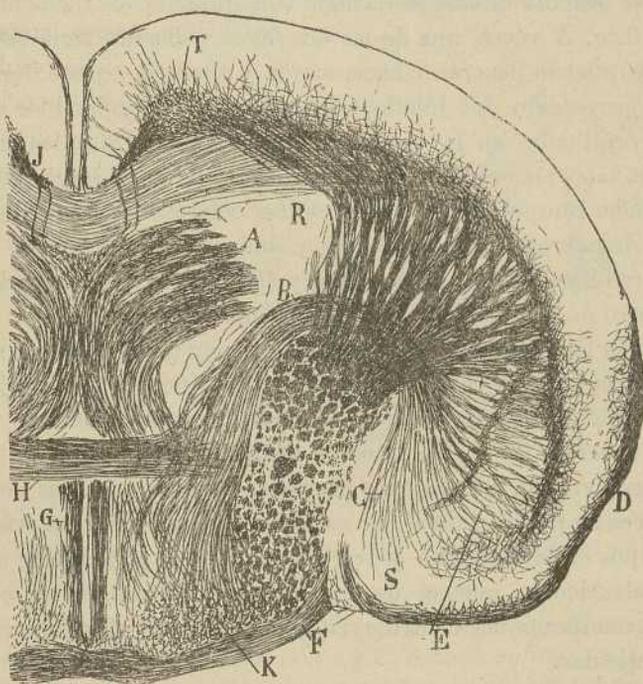


Fig. 654. — Corte frontal del cerebro del ratón de pocos días. — A, columnas anteriores del fornix; B, estria córnea; D, corteza esfenoidal olfativa; E, porción externa del foco lenticular; R, foco caudal cruzado por la cápsula interna.

merosos haces radiados, con la corteza olfativa, de la cual parece una dependencia. A semejanza del hombre, presenta este foco también segmentos grises separados por tabiques de substancia blanca; pero éstos núcleos secundarios, de forma y posición algo variables en cada animal, no son fácilmente comparables con los humanos. Entre estos territorios, destacan sobre todo: uno *externo*, muy extenso (fig. 654, E), en forma de coma, íntimamente ligado á la corteza esfenoidal superior, foco que La Villa identifica con el *antemuro*, aunque quizás represente el *putamen*; otro *interno superior*, vecino de la cápsula interna, de figura redondeada

y compuesto de diminutos elementos; y en fin, *dos ó tres pléyades pequeñas* colocadas hacia adentro y abajo, no lejos de la amígdala, las cuales, con el territorio precedente, representen acaso el *globus pallidus* del hombre.

De todos estos focos, el externo contiene los corpúsculos más voluminosos, reconocibles ya en los preparados de Nissl, por la forma poligonal ó triangular del soma y la riqueza en granos cromáticos. El cromato de plata presenta tales elementos, según ha mostrado La Villa, de figura en huso, triangular ó estrellada con larguísimas y poco ramificadas dendritas polares. El axon, muy robusto, traza grandes revueltas, suministra larguísimas colaterales ramificadas y tiene la particularidad de dicotomizarse después de largos recorridos, cubriendo sus ramas una gran parte del foco. A veces, una de las dos ramas robustas, terminales, tras largo y complicado itinerario hacia arriba y adentro, parece ingresar en la vía de proyección del lóbulo esfenoidal, entremezclándose á las radiaciones originadas en la vecina corteza olfativa. De todos modos, es dudoso que tales elementos correspondan á los de axon largo, porque en los preparados en que las células no se han coloreado y sí las fibras nerviosas, se descubren á menudo largos cilindros-ejes parecidos á los precedentes, ramificados en ángulo recto y agotados á fuerza de emitir ramillas dentro de los confines del ganglio lenticular.

Los demás focos (medio é internos) contienen corpúsculos estrellados, en su mayoría de axon corto. Sin embargo, la dificultad de seguir la expansión nerviosa y la rareza de las buenas impregnaciones, no nos han permitido hacer de estos elementos un análisis satisfactorio.

El núcleo externo, así como los internos, hállanse cruzados por infinidad de haces de paso, nacidos los más en la región olfativa esfenoidal, y los internos en la amígdala y territorios limítrofes. Durante este trayecto intralenticular, muchas de estas fibras nerviosas emiten colaterales, cuyas ramificaciones contribuyen á complicar el plexo nervioso del núcleo lenticular.

Cuerpo estriado en los vertebrados inferiores. — Está representado por el *ganglio basal*, espesamiento notable de la porción inferior de la vesícula cerebral anterior, del cual procede una vía robusta descendente, el *fascículo basal*.

Células del ganglio basal. — Muy numerosas en las aves, reptiles y peces, relativamente escasas en los batracios, han sido estudiadas, mediante el método de Golgi, por Van Gehuchten (1) en los teleósteos y urodelos; por Edinger (2) en los peces, aves y reptiles; por mi hermano en

(1) *Van Gehuchten*: Le ganglion basal et la commissure habenulaire. Bruxelles, 1897. Véase también:

— Contribution à l'étude du système nerveux des Téléostéens. *La Cellule*, 1893.

(2) *Edinger*: Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien, &, 1896, y todas sus monografías clásicas sobre el encéfalo de los peces, batracios y aves.

estas tres clases de vertebrados (1), y por Cl. Sala en las aves. Según mostramos en la fig. 665, A, tomada de un trabajo de mi hermano, afectan tales corpúsculos en los batracios y peces forma ovoidea, presentando un tallo radial protoplásmico más ó menos ascendente y resuelto en penacho dendrítico, y una expansión funcional descendente incorporada al fascículo basal (2).

En los reptiles, P. Ramón ha encontrado, además de este elemento de axon largo (que se presenta estrellado y muy voluminoso), una neurona asteriforme, de cilindro-eje corto, y un corpúsculo diminuto de expansiones radiadas y de significación indeterminada (fig. 656, P).

En fin, en las aves, conforme han reconocido dicho autor y Cl. Sala (3), la cantidad de los corpúsculos de axon corto aumenta notablemente, presentándose ya los dos tipos morfológicos propios del cerebro de los mamíferos (célula gigante y mediana).

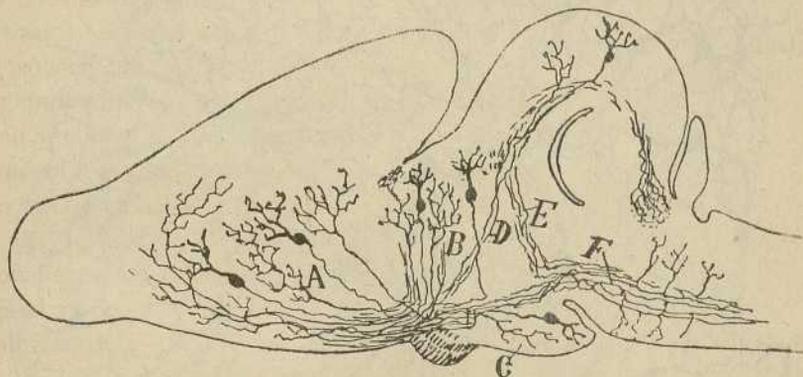


Fig. 655. — Corte sagital semi-esquemático del encéfalo de la rana.—A, ganglio basal con sus células nerviosas y fibras sensitivas ó aferentes inferiores; B, conexiones del fascículo basal con el entencerebro; D, fibras llegadas del cerebro medio (tomado de un trabajo de P. Ramón).

Entre las células, existe un plexo nervioso muy rico, continuado según reconocieron Gehuchten en los peces y P. Ramón en batracios y reptiles, con fibras sensitivas ó centripetas ascendentes. El origen de tales conductores ascendentes, hay que buscarlo señaladamente, como observa mi hermano, en el núcleo anterior talámico (verosimilmente homólogo del foco sensitivo talámico de los mamíferos), y en los focos visuales del entencerebro y cerebro medio (*cuerpo geniculado talámico* y *techo óptico*). Estas fibras forman la porción ascendente del fascículo basal.

Fascículo basal.—Homólogo de la vía piramidal humana en los peces, y de las dos vías reunidas, piramidal y centrifuga del cuerpo estriado en los batracios, reptiles y aves, este importante sistema ocupa primeramente la porción basilar ó infero-interna del cerebro, y atravesando sa-

(1) P. Ramón: Estructura del encéfalo del camaleón. *Rev. trim. microgr.*, 1896.
— L'encephale des amphibiens. *Bibliogr. anat.*, nº 6, 1896.

(2) P. Ramón: Ganglio basal de los batracios y fascículo basal. *Rev. trim. microgr.*
Tomo V, 1900.

(3) Cl. Sala: La corteza cerebral de las aves. Madrid, 1893.

gitalmente después los cerebros intermediario y medio, parece agotarse en la médula espinal.

Consta, según resulta de las investigaciones de Osborn (1), Edinger, Van Gehuchten y P. Ramón, de dos clases de conductores: *ascendentes ó sensitivos* ya mentados, y *descendentes ó motores*, nacidos en el ganglio basal. El paradero de estas fibras motrices es todavía incierto por la casi imposibilidad de seguirlas convenientemente en los cortes sagitales. En sentir de Van Gehuchten, terminaríanse, parte en el *infundibulum* (pe-

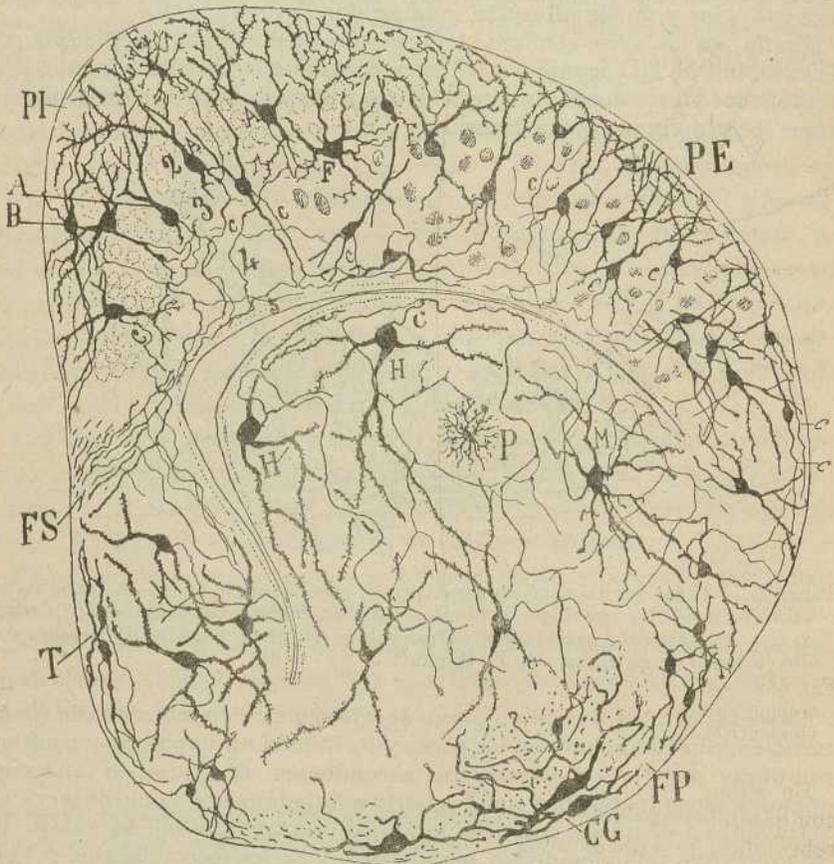


Fig. 656. — Corte frontal del cerebro anterior del camaleón. — A, B, región cortical del asta de Ammón; H, P, M, elementos del ganglio basal ó cuerpo estriado primordial; C, región del fascículo basal, cuyas fibras aparecen cortadas de través.

ces), parte en los focos inferiores y médula espinal (salamandra). Para Edinger, su estación final hallaríase en el entrecerebro, principalmente en el *núcleo redondo* del tálamo, del cual recibiría también el fascículo basal algunos tubos ascendentes.

P. Ramón (2), que ha estudiado atentamente este punto en los batra-

(1) *Osborn*: A contribution to the internal structure of the amphibian. *Brain*, 1888.

(2) *P. Ramón*: *Rev. trim. microgr.* Tomo V, 1900.

cios, distingue dichas fibras descendentes en *cortas* y *largas*; las *cortas* rematan, mediante arborizaciones libres, en los focos anterior y redondo del tálamo y acaso también en los ganglios ópticos (cuerpo geniculado talámico y techo óptico); las *largas* llegan hasta la médula, emitiendo en su camino colaterales para los focos de origen de los nervios oculares. A estas fibras descendentes mezclaríanse también, en corto número en los batracios, más cuantiosamente en reptiles y aves, fibras motrices de origen cerebral: las del *fascículo septo-mesocefálico*, haz que representa la vía piramidal de los mamíferos.

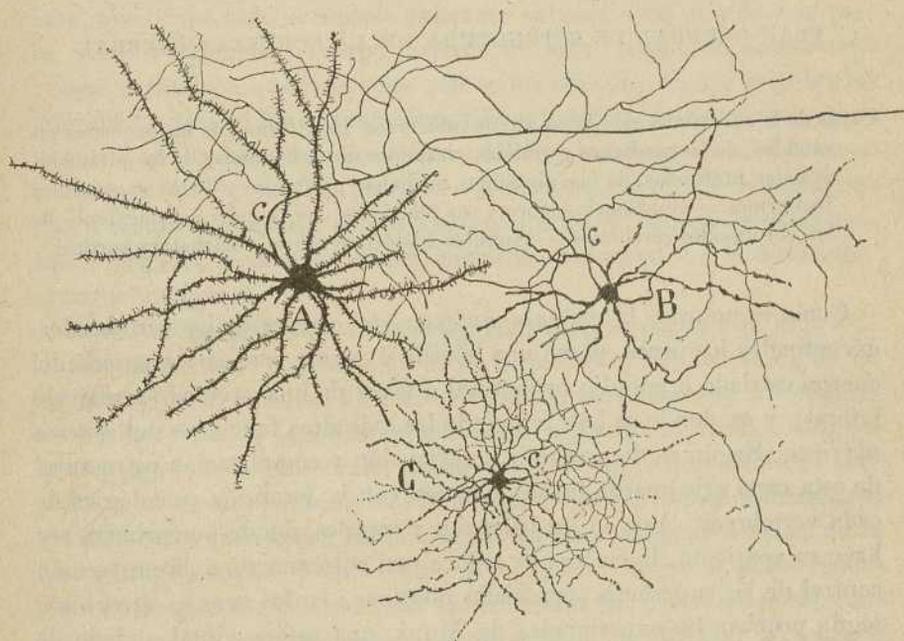


Fig. 657. — Células del ganglio basal ó cuerpo estriado de las aves (tomado de un trabajo de Cl. Sala). — A, célula de axon largo; B, elemento de axon corto; C, elemento nervioso enano.

En suma, según era de preveer, las vías motrices se complican al compás del desarrollo encefálico. En los peces, en que no hay corteza cerebral motriz, hallamos una sola categoría de tubos motores, los destinados á enlazar el ganglio basal con los núcleos centrifugos inferiores; mas en cuanto la corteza cerebral se diferencia, creándose dos focos motores superiores (el cortical y el estriado), y las vías descendentes se duplican, repartiéndose en cada una la complicada función del antiguo sistema cerebral[centrifugo. A este fin se diferencian: el haz basal estriado centrifugo, y el cordón septo-mesocefálico, rudimento de la vía piramidal y del conjunto de las radiaciones de proyección de la corteza cerebral de los mamíferos.

CAPÍTULO XXXVII

PLAN GENERAL DE ESTRUCTURA DE LA CORTEZA CEREBRAL

Capas de la substancia gris de las circunvoluciones. Plexiforme, de las pequeñas pirámides, de las medianas y grandes pirámides, de los granos, de las pirámides grandes profundas, de las pirámides medianas profundas y de los corpúsculos fusiformes. — Substancia blanca y sus relaciones con la gris. — Conexiones de los corpúsculos cerebrales. — Apuntes históricos sobre la estructura cortical.

Como es notorio, la *vesícula anterior del cerebro* de los vertebrados, exceptuados los peces, posee una bóveda ó región cortical, separada del cuerpo estriado ó ganglio primordial á favor de una cavidad (ventrículo lateral), y en donde se han refugiado las más altas funciones del sistema nervioso. Según es de presumir, la extensión y complicación estructural de esta capa gris guarda íntima relación con la jerarquía psicológica de cada vertebrado. Así, en los batracios y reptiles, donde por primera vez hace su aparición, la corteza se reduce casi enteramente á la proyección central de las superficies sensoriales olfativas; en las aves se agrega ya, según prueban las experiencias de Munk, una esfera visual al lado de la olfativa, y finalmente, en los mamíferos la corteza representa un conjunto de centros, cada uno de ellos enlazado con un sentido periférico. Hay, pues, territorios cerebrales visuales, acústicos, sensitivos, gustativos y olfativos, encargados respectivamente de recoger y transformar en sensación los impulsos aportados por las vías centrípetas nacidas en los sentidos correspondientes. Además de estas regiones sensoriales, existirían todavía, según Flechsig, en el hombre y mamíferos girencéfalos territorios corticales intercalares (centros de asociación), sin relación directa con los focos motores inferiores ni con los aparatos sensoriales, y cuyo oficio sería asociar y combinar de mil modos los resíduos sensoriales aportados de las esferas de sensación, elaborando procesos psíquicos complejísimos. Por donde se ve que, si la teoría de Flechsig es exacta, la corteza cerebral viene á ser una doble proyección de los sentidos; *directa* ó *de primer orden*, realizada por las citadas esferas centrales de sensación; *indirecta* ó *de segundo orden*, formada por los centros cerebrales á donde arriban las vías centrípetas originadas en las preceden-

tes. En otros términos : el cerebro sensorial representa en síntesis toda la superficie sensible del organismo ; el cerebro de asociación representa solamente al cerebro-sensorial. Este resulta ser, por tanto, síntesis de una síntesis y proyección de proyección.

Según es bien sabido, la corteza cerebral se compone de dos formaciones superpuestas : la *substancia gris*, capa blanda de color gris rosáceo, notablemente vascular, residente en la periferia inmediatamente por debajo de la *pia* ; y la *substancia blanca*, formación mucho más espesa, que ocupa todo el espacio existente entre la capa gris de una parte, y los ventrículos y cuerpo estriado de otra. Hecho de observación vulgar es también que la corteza gris se muestra lisa en los vertebrados inferiores y aun en los pequeños mamíferos (ratón, cavia, conejo, etc.), mientras que en los mamíferos de gran talla, y señaladamente en el mono y hombre, hállase plegada (*animales girencéfalos*), ofreciendo eminencias ó circunvoluciones y surcos ó anfractuosidades. Luego veremos que, lisa ó plegada, la corteza cerebral obedece en lo esencial á la misma fórmula de estructura.

Nuestro estudio de la corteza comprenderá cinco partes : en la primera trataremos de la construcción de la corteza cerebral humana y de los animales girencéfalos, en abstracto, es decir, sin referencia á territorio determinado ; en la segunda expondremos la corteza regional, ó sean las diversas provincias cerebrales poseedoras de rasgos estructurales propios ; en la tercera analizaremos dicho centro en los pequeños mamíferos y vertebrados inferiores ; en la cuarta daremos algunas noticias de la histogénesis cortical, y en la última tendrán su lugar aquellas inducciones fisio-psicológicas que más naturalmente se desprendan del conjunto de los datos estructurales dinámicos, anatomo-patológicos, ontogénicos y filogénicos, relativas al cerebro. Este último capítulo formará, en cuanto la escasez de los datos objetivos lo consienta, un ensayo de teoría del cerebro.

PLAN ESTRUCTURAL DE LA CORTEZA CEREBRAL

CAPAS DE LA CORTEZA. — La substancia gris de las circunvoluciones no es homogénea. Aun á la simple vista muestra indicios de estratificación, sobre todo en las regiones occipitales donde resalta una raya blanca intermediaria (*raya de Gennary ó de Vieq d'Azyl*) ; mas el número y composición de tales estratos sólo pueden determinarse con el microscopio y sobre preparaciones coloreadas en carmín, hematoxilina y anilinas básicas.

Prescindiendo de diferencias regionales que más adelante se expondrán, pueden diferenciarse en el cerebro humano y en los animales gi-

rencéfalos (mono, perro, gato, etc.), siete capas concéntricas, á saber:

1.^a *Capa plexiforme* (zona pobre en células de Meynert, molecular de muchos autores, etc.).

2.^a *Capa de las pequeñas pirámides.*

3.^a *Capa de las medianas y grandes pirámides externas.*

4.^a *Capa de las pirámides enanas y corpúsculos estrellados* (granos de los autores).

5.^a *Capa de las pirámides grandes profundas.*

6.^a *Capa de las pirámides medianas profundas.*

7.^a *Capa de las células triangulares y fusiformes.*

1.^o *Capa plexiforme.*—De apariencia finamente granulosa en los preparados al carmín y netamente plexiforme en los cortes de Ehrlich ó de Golgi, esta zona, no muy rica en neuronas autóctonas, representa principalmente el territorio de conexión y contacto de dos órdenes de factores exógenos: los penachos dendríticos terminales de las células piramidales, y las arborizaciones ascendentes de numerosos elementos de axon corto yacentes en diversos pisos corticales. Como paraje de articulación interneuronal recuerda por completo los estratos plexiformes de la retina y el molecular del cerebelo (fig. 658, 1).

En la fig. 659, A, mostramos el aspecto de esta capa, así como de la siguiente en un preparado de Nissl. Adviértese su pobreza en células nerviosas, hace tiempo notada por Meynert y la relativa abundancia de núcleos de neuroglia. Este predominio de la trama de sostén condujo á Golgi á suponer erróneamente que en la zona primera habitan exclusivamente elementos radiados



Fig. 658. — Corte de la circunvolución parietal ascendente del hombre. Método de Nissl. — 1, zona plexiforme; 2, zona de las pequeñas pirámides; 3 y 4, zona de las medianas y grandes pirámides externas; 5, zona de las pirámides enanas ó granos; 6, capa de las pirámides grandes profundas; 7, capa de las pirámides medianas profundas; 8, capa de las células fusiformes.

de neuroglia, íntimamente enlazados con los vasos. Pero como demos-

tramos nosotros hace tiempo (1), las neuronas son absolutamente constantes, perteneciendo á varios tipos del género de axon corto.

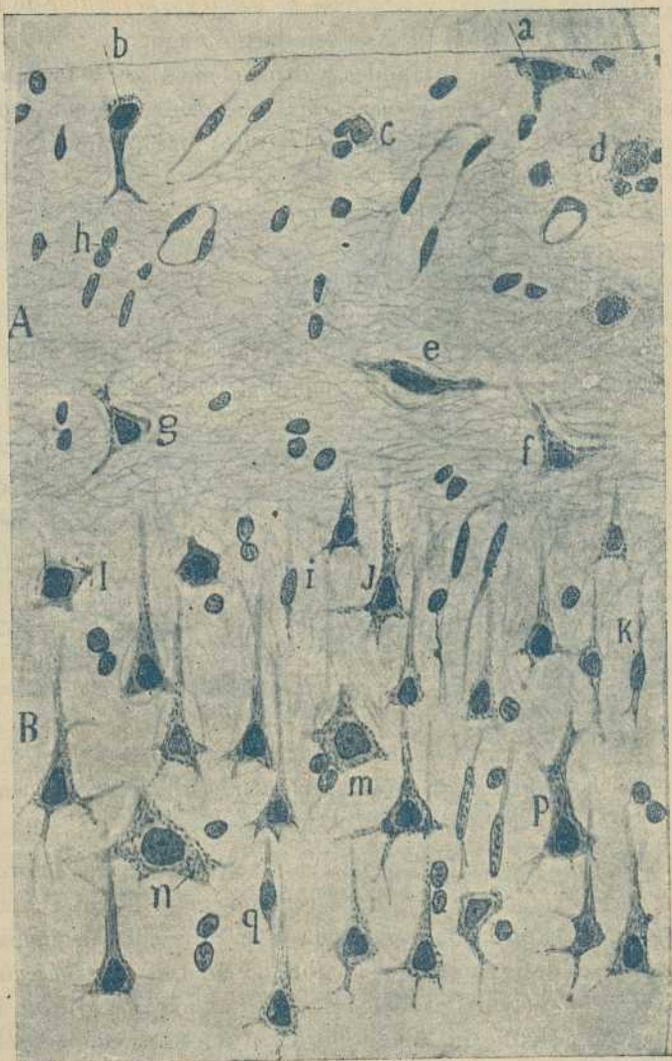


Fig. 659 — Células de las zonas primera y segunda de la circunvolución central anterior. Método de Nissl. Objetivo 1'30 Zeiss. — A, zona plexiforme; B, zona de las pequeñas pirámides; a, b, células piriformes ó triangulares marginales; c, d, pequeños elementos de axon corto; e, f, g, células horizontales; h, corpúsculos neuróglícos; i, g, k, células fusiformes ó bipenachadas; m, n, l, células gruesas de axon corto; p, pirámides genuinas. (En la capa molecular se han reunido las células nerviosas visibles en un área tres veces mayor).

(1) S. R. Cajal: Sobre la existencia de células nerviosas especiales en la primera capa de las circunvoluciones cerebrales. *Gaz. méd. catalana*, 15 Diciembre de 1890.

— Textura de las circunvoluciones cerebrales de los mamíferos inferiores. Nota preventiva. 30 Nov., 1890, Barcelona.

El análisis de esta zona cerebral por los métodos de Ehrlich, Golgi y Weigert, permite distinguir en ella los siguientes factores de construcción: 1.º, *células pequeñas y medianas de axon corto*; 2.º, *células horizontales grandes*, provistas de axon semilargo tangencial; 3.º, *penachos dendríticos terminales* de pirámides y otros elementos de las zonas subyacentes; 4.º, *arborizaciones nerviosas ascendentes* de corpúsculos de axon semilargo, residentes también en estratos más profundos; 5.º, *células de Deiters ó de neuroglia*.

Células de axon corto de la capa plexiforme. — Descritas primeramente por nosotros en la corteza del conejo y rata (1), confirmadas después con ayuda del azul de metileno en la del gato adulto, no han sido objeto estas células de comprobación especial en los últimos años. Así Retzius no las figura en sus trabajos clásicos relativos á las células especiales de la zona plexiforme del hombre, Kölliker no parece haber-

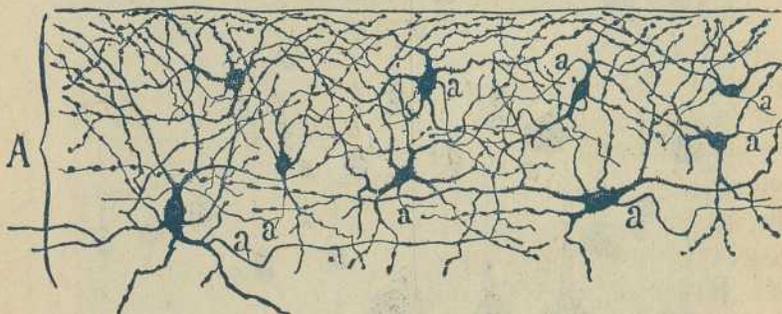


Fig. 660. — Células de axon corto de la zona plexiforme del cerebro del gato adulto. Método de Ehrlich-Bethe. — a, axones.

las visto tampoco, y Schaffer (2) y Bevan Lewis, que creen haberlas impregnado por el método de Golgi, las refieren, no á la capa molecular, sino á la porción externa de la segunda ó de pirámides pequeñas, zona que estos autores designan con el nombre de *capa de los corpúsculos polimorfos superficiales* (Schaffer) ó de las *células poligonales* (Bevan Lewis). En realidad, ni Schaffer ni Bevan han visto nuestras células poligonales de la zona plexiforme, y nos ratificamos tanto más en este juicio, cuanto que al hablar dichos sabios de la arborización del axon corto de tales elementos, suponen que la mayor parte de las ramas de la misma no se extiende por la zona primera, como nosotros afirmábamos, sino por la capa segunda ó de las pequeñas pirámides.

Como puede verse en la figura 660, que tomamos de uno de los trabajos

(1) S. R. Cajal: Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. microgr.*, tomo II, 1897.

(2) K. Schaffer: Zur feineren Structur des Hirnrinde über die funktionelle Bedeutung der Nervenzellenfortsätze. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. 48, 1897.

aludidos, el azul de metileno revela en la zona plexiforme del gato una cantidad considerable de células de axon corto. Estas células, tanto más gruesas cuanto más profundas, habitan en todo el espesor de dicha capa, afectan figura poligonal, triangular ú ovoidea, y están provistas de numerosas dendritas radiadas, en su mayoría ascendentes. Como ocurre en todas las preparaciones de Ehrlich, las ramificaciones últimas de tales expansiones aparecen fuertemente varicosas, concentrándose especialmente en la mitad superficial del estrato.

El estudio del axon debe hacerse en los preparados de Golgi. Según mostramos en la fig. 661 tomada del gato de pocos días, esta expansión, cuya dirección es varia, aunque domina la tangencial, después de un curso variable y de trazar alguna revuelta, se resuelve en una arborización libre que no traspasa los confines del estrato primero. Bajo el aspecto de la longitud del axon y robustez de la célula, cabe distinguir en el gato, perro y conejo dos variedades celulares: elementos pequeños, globulares y estrellados de axon corto, prontamente ramificados (fig. 661, A, B); elementos más grandes, fusiformes ó triangulares, de ordinario yacentes en el tercio inferior del estrato, y cuyo axon robusto y horizontal engendra una extensa arborización.

En el hombre, no sólo existen las células referidas, sino que presentan, según era de presumir, gran variedad de tipos morfológicos. Atendiendo al volumen del soma y extensión de la arborización nerviosa terminal, diferéncianse las categorías siguientes:

a) **Tipo mediano ó de grosor regular** (fig. 663, A, B). — Es éste, sin disputa uno de los corpúsculos más abundantes de la zona primera, en la que prefiere el centro y piso profundo. Sus dendritas son en gran parte ascendentes y el axon, casi siempre horizontal, se distribuye á no mucha distancia del yacimiento del soma.

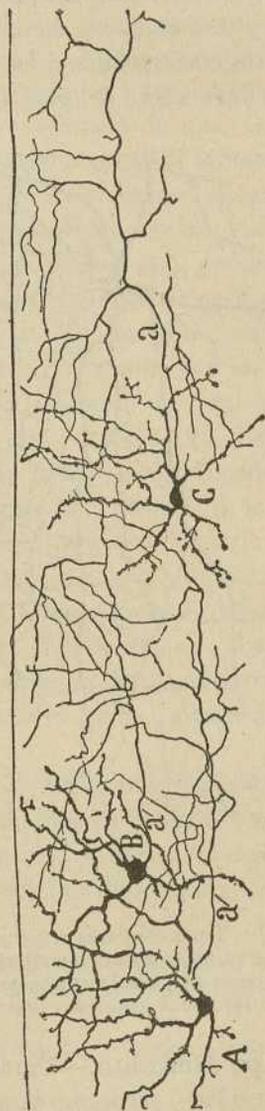


Fig. 661. — Células de axon corto de la corteza cerebral del gato de pocos días. — A, B, tipos de talla mediana; C, elementos pequeños.

b) **Tipo grueso.**—Además de su excepcional tamaño, caracterizanse estos corpúsculos por la robustez y longitud de sus dendritas, algunas de las cuales son descendentes y bajan á través de la zona de pequeñas pirámides, terminándose en ella ó en los límites de la tercera (fig. 662, B). El axon es robusto, corre resueltamente horizontal, emitiendo algunas colaterales y terminándose de un modo desconocido. Es probable que estos elementos correspondan á los gruesos elementos de axon horizontal antes citados del cerebro del gato y perro.

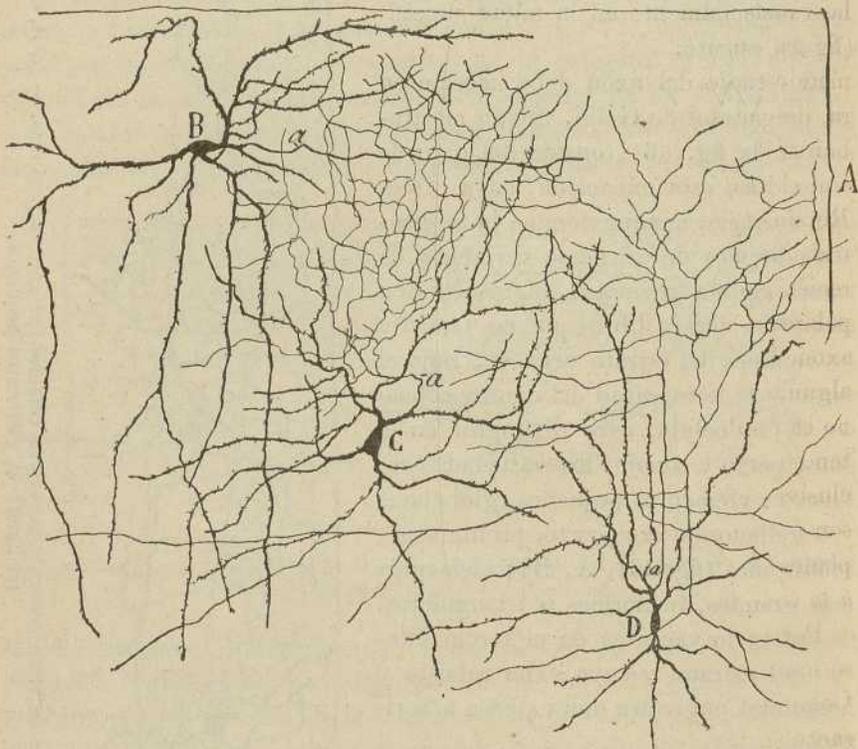


Fig. 662. — Tipos celulares voluminosos de axon corto de la circunvolucion central anterior (niño de veinticinco días). — A, zona plexiforme; B, corpúsculo gigante de esta zona; C, célula gruesa de axon ascendente; D, célula cuyo axon se distribua en las zonas primera y segunda.

c) **Tipo diminuto.**—Caracterízase, además de su pequeñez, por su figura ovoidea ó piriforme y por exhibir un axon finísimo, arborizado en las inmediaciones de la célula (fig. 663, C). Alguno de estos elementos afectan en el niño de quince á veinte días disposición muy embrionaria, yaciendo cerca de la pía y presentando un tallo dividido en ramillas cortas, entre las cuales no es posible distinguir claramente un axon (fig. 633, D, E).

d) **Tipo neurogliforme.**—Semejante á los corpúsculos enanos ya-

centes en zonas más profundas, y de quienes más adelante nos ocuparemos, este elemento habita de preferencia en la mitad inferior de la zona primera, y se distingue bien de los otros en lo apretado y complicadísimo de la delicada arborización terminal.

Células horizontales. — Nuestros estudios ya antiguos sobre la corteza cerebral de los pequeños mamíferos (1), nos permitieron observar una especie singular de célula nerviosa voluminosa, de figura en huso ó triangular, y caracterizada por la lisura, horizontalidad y longitud enorme de las expansiones polares, así como por la circunstancia de que, varias de las ramas finas brotadas de los tallos, muestran aspecto de cilindros-ejes (figura 665). En el conejo especialmente, hay elementos á quienes, teniendo exclusivamente en cuenta el criterio morfológico (longitud, lisura, delgadez del axon, ramificación en ángulo recto, etc.), podrían atribuirse dos ó tres prolongaciones funcionales. Pero los estudios efectuados con el azul de metileno en el cerebro del gato (2), las observaciones de Retzius (3) en el feto humano y de Veratti (4) en el conejo, y los nuevos trabajos emprendidos por nosotros sobre la anatomía cerebral del niño recién nacido (5), nos han persuadido de que entre las prolongaciones polares ó colaterales de los tallos sólo una merece ser estimada como axon. Es ésta una fibra relativamente espesa, bastante más robusta que algunas ramas dendríticas, de curso horizontal prolongadísimo (tanto que no es posible ver su fin en un corte por extenso que sea), y de la cual parten en ángulo recto ú obtuso colaterales en gran parte ascendentes y exclusivamente terminadas en la zona primera. Las células que nos ocupan son poco numerosas en los mamíferos (conejo, gato), y ocupan diversos planos de la capa plexiforme, de preferencia el limbo inferior próximo á la zona de las pequeñas pirámides.

Por lo demás, el carácter dendrítico de las expansiones polares largas se hace patente, mediante el método de Ehrlich, en el cerebro del gato. Como se ve en la fig. 664, A, tales prolongaciones, lisas y sin espinas durante su trayecto inicial y antes de las principales dicotomías, se tornan

(1) *S. R. Cajal*: Sobre la existencia de células nerviosas especiales en la primera capa de las circunvoluciones cerebrales. *Gaceta Médica Catalana*, 15 de diciembre de 1890.

— Véase también: *Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule*, vol. VII, 1891.

(2) *S. R. Cajal*: Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. microgr.* Tomo II, 1897.

(3) *Retzius*: Die Cajal'sche Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Saugethieren. *Biol. Unter. N. F. Bd. V*, 1893.

— Véase también: *Biol. Unter. N. F. Bd. VI*, 1894.

(4) *Veratti*: Ueber einige Structureigenthumlichkeiten der Hirnrinde bei den Saugethieren. *Anat. Anzeiger*, n° 14, abril 1897.

(5) Véanse los tomos IV, V y VI de la *Revista trimestral*, años 1899, 1900, 1901.

fuertemente varicosas en sus últimas ramificaciones, varicosidades que no se presentan nunca en el axon. Añadamos aún, que los preparados de Weigert-Pal revelan en la capa primera la existencia de gruesos tubos nerviosos tangenciales no continuados con fibras de Martinotti, y los cuales corresponden verosímilmente, conforme hicimos ver en nuestro primer trabajo sobre la corteza, al espeso cilindro-eje de los elementos horizontales (1).

Las células horizontales del hombre son mucho más abundantes y robustas que en los animales, mereciendo una descripción particular. En ellas debemos distinguir dos estados : la forma fetal y la adulta ó definitiva.

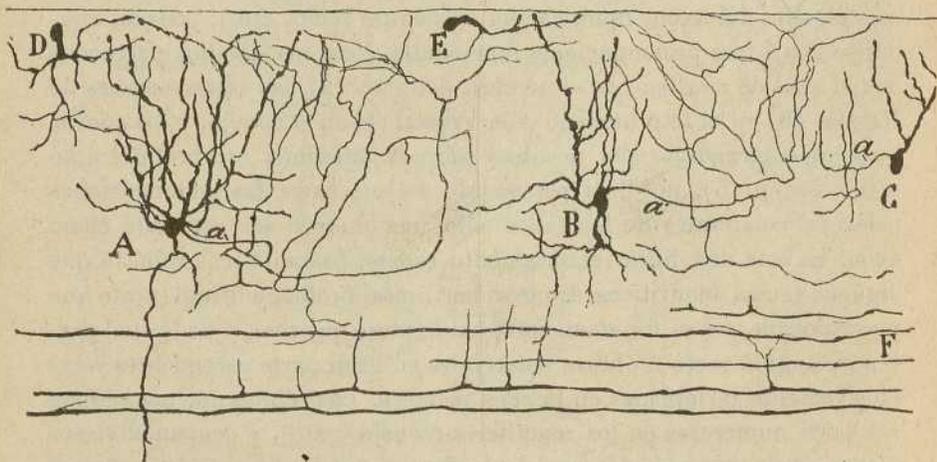


Fig. 663.—Varias especies de corpúsculos de axon corto de la zona plexiforme. Circunvolución frontal ascendente del niño de un mes.—A, B, tipos de mediana talla; C, tipo diminuto; D, E, corpúsculos de axon corto rudimentarios; F, fibras tangenciales ó axones de corpúsculos horizontales.

Forma fetal.—La extraña morfología de estas células en el feto humano, primeramente observada por Retzius (2), muéstrase en la fig. 665, A, B, C. Nótese que existen diversos tipos morfológicos (fusiforme, triangular, estrellado y piriforme), en todos los cuales se reconoce una ó varias gruesas dendritas radiales, terminadas bajo la pía, dos ó más robustas y larguísimas ramas polares que marchan horizontalmente trazando breves arquiteos correspondientes á los intervalos de ramificación, y una infinidad de colaterales ascendentes nacidas en ángulo recto al nivel de una varicosidad de las expansiones precedentes, y acabadas constantemente bajo la pía á favor de una esfera terminal.

(1) S. R. Cajal: *La Cellule*, vol. VII, 1891.

(2) G. Retzius: *Die Cajal'sche Zellen des Grosshirnrinde beim Menschen*, & *Biol. Unter.* Bd. V, 1863.

Como cada célula suministra de ordinario un gran número de ramas horizontales (*fibras tangenciales de Retzius*), la abundancia de éstas en las buenas impregnaciones es considerable, engendrando en los varios

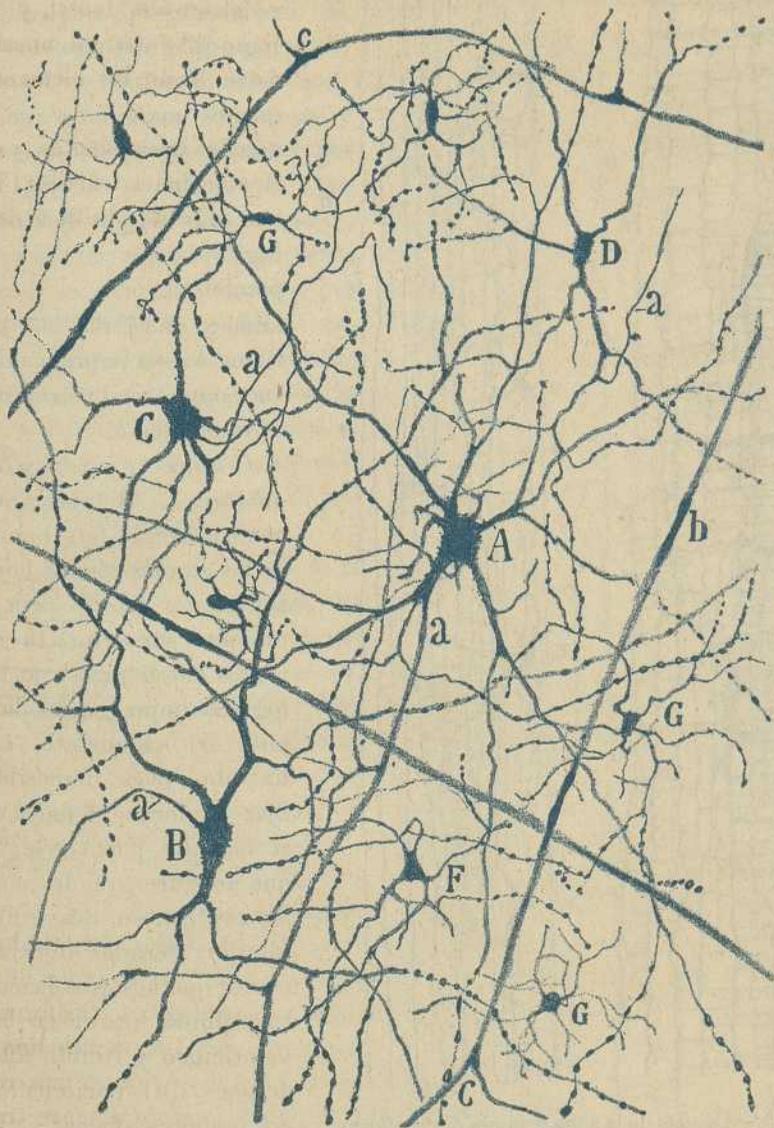


Fig. 664. — Corte horizontal de la capa plexiforme del gato adulto. Método de Ehrlich. — A, célula horizontal ó especial de la corteza; B, C, D, elementos voluminosos de axon corto; G, F, células de axon corto ramificado á corta distancia; a, axon de un corpúsculo horizontal; b, otros axones probablemente de igual naturaleza; c, bifurcación de estas fibras.

pisos de la capa plexiforme un sistema importante de conductores paralelos tan sumamente largos que, por lo común, no cabe sorprender su

término (fig. 665). Entre ellos marchan confundidos los axones de las células horizontales cuyo pa-

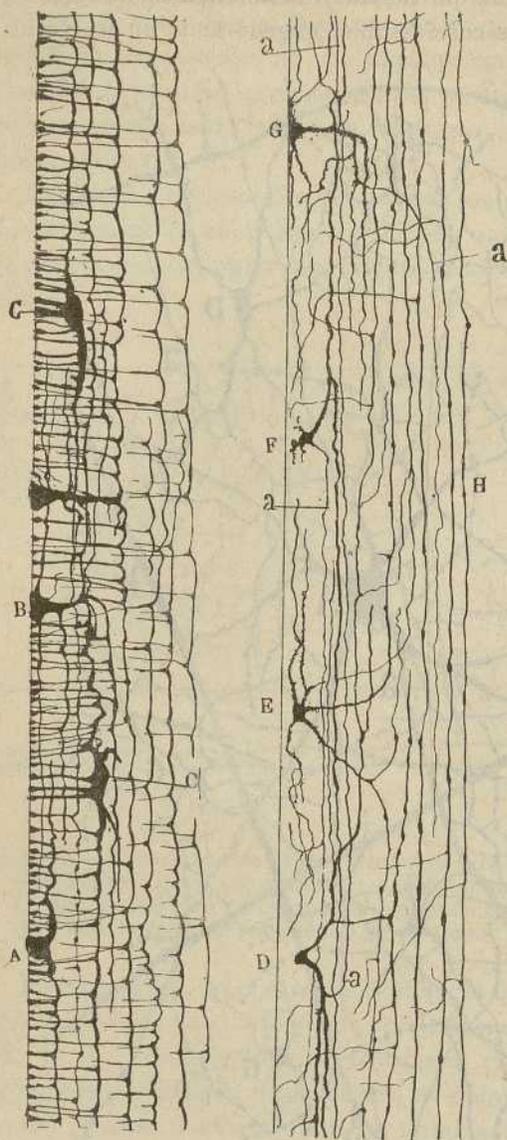


Fig. 665.—Células de la zona primera ó plexiforme. — A, B, C, corpúsculos horizontales de la corteza visual del niño recién nacido ó de feto próximo al nacimiento; D, E, F, G, células de la corteza visual del niño de veinte días; H, fibras horizontales ó tangenciales de células horizontales yacentes á gran distancia dentro de la misma zona primera; a, expansiones finas con apariencia morfológica de axones.

recido con las dendritas polares es tal, que resulta imposible distinguirlos de éstas. También en los pequeños mamíferos recién nacidos aparecen estas particularidades, singularmente las largas dendritas horizontales varicosas y paralelas; pero el escaso número de células susceptibles de ser impregnadas, hace muy difícil y eventual su observación.

Células horizontales adultas. — Retzius, que confirmó en el feto humano las citadas células horizontales y detalló primeramente sus singulares rasgos ontogénicos, no ha logrado impregnarlas después del nacimiento. Le ha sido, pues, imposible fijar su forma definitiva, si bien da por verosímil que no sufre grandes mudanzas en su desarrollo ulterior. Pero las observaciones que nosotros hemos conseguido hacer en los veinticinco y treinta días después del nacimiento, nos permiten afirmar: 1.º, que la mayoría de las colaterales ascendentes de las ramas tangenciales descritas por Retzius, son disposiciones embrionarias destinadas á atrofiarse en

los días siguientes al nacimiento, desapareciendo al mes ó dos meses,

menos tal cual ramilla que ulteriormente cambiará de dirección arborizándose en la capa primera; 2.º, que las larguísimas expansiones polares horizontales se conservan indefinidamente, constituyendo en todo el espesor de la capa plexiforme un sistema de fibras horizontales provistas de escasas y finas ramillas diseminadas por los pisos de la misma; 3.º, que una de estas ramas horizontales, de ordinario gruesa, representa el axon, caracterizándose por adquirir cubierta medular, caminar horizontalmente durante enormes trayectos y suministrar de trecho en trecho colaterales arborizadas en torno de los corpúsculos de axon corto de la primera capa cerebral.

Los detalles relativos á la morfología de estas células, tal como se presentan en el niño de mes ó mes y medio (en el adulto no hemos podido teñirlas hasta hoy), aparecen reproducidos en las figs. 665 y 666, donde se reconocen varios tipos morfológicos ya mencionados por Retzius.

El tipo *monopolar* ó limitante, se observa ya en los preparados de Nissl del cerebro adulto (fig. 659, *a, b*). En los de Golgi exhibe: un soma triangular ó piriforme, del que arrancan algunas dendritas cortas, las más altas de las cuales se dilatan horizontalmente en el límite externo de la zona plexiforme; un tallo descendente espeso, cubierto de algunas dendritas breves, de no pocas espinas, y del cual

brotan algunas prolongaciones largas arciformes (dendritas largas ó fibras tangenciales de Retzius) ú horizontales terminadas libremente en distin-

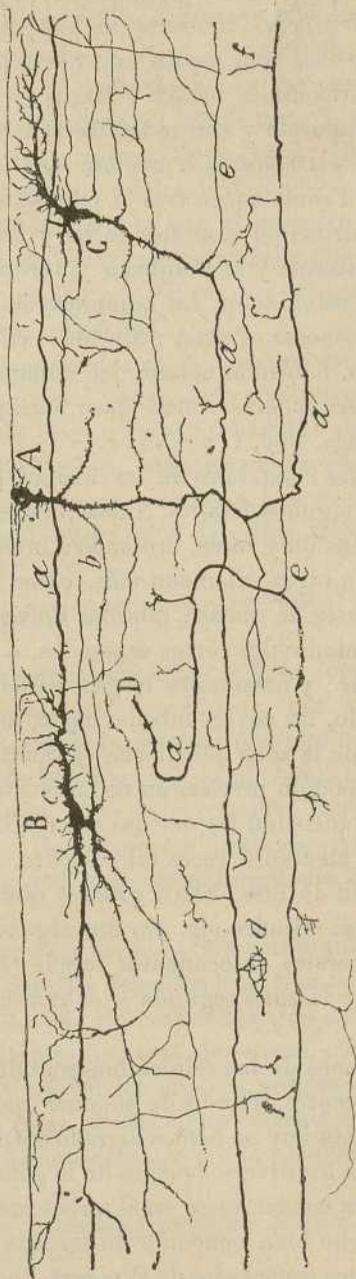


Fig. 666.—Algunas células horizontales de la capa primera del cerebro motor (circunvolución central anterior) del niño de más de un mes.—A, célula marginal ó piriforme; B, célula bipolar; C, célula triangular; D, axon de una célula no impregnada; *a*, colaterales iniciales gruesas; *b*, ramas terminales en ramificaciones cortas y varicosas; *c*, dendritas tangenciales ó largas; *c*, dendritas cortas.

tos planos de la zona primera ; y un axon muy robusto, prolongación del tallo vertical, y casi siempre instalado en el tercio inferior de la zona plexiforme (figs. 665, B, G y 666, A).

El *tipo bipolar*, muestra también un soma á menudo cubierto de cortas dendritas, una espesa expansión polar de que emanan muchas dendritas horizontales breves y largas, y una larguísima expansión nacida del polo opuesto y con todos los atributos del axon (fig. 666, B).

El *tipo estrellado y triangular* es el que afecta más variantes morfológicas. Del soma nacen tres ó más tallos, bien pronto resueltos en muchas dendritas horizontales cortas y largas, algunas de las cuales poseen curso arciforme y se ramifican y terminan en la frontera externa de la zona que estudiamos. La complicación de sus fibras horizontales hace difícil reconocer el axon ; con todo, en algunos casos hemos podido sorprenderlo, habiendo notado que dimana de alguna de las gruesas expansiones descendentes, tornándose horizontal y recorriendo enormes distancias (figs. 666, C y 665, E).

Sobre las colaterales de los axones presentamos también en la figura 666, *d, e*, algunos detalles. Nótase, desde luego, que en algunos axones son estas ramas muy raras, brotando á intervalos de una décima de milímetro ó más. En otros, abundan más, como se ve en la fig. 666, *d*, ofreciendo dos clases de ramas : ramillas breves, acabadas mediante una bifurcación en ramúsculos cortos espesados, ó por una pequeña cesta al parecer pericelular ; y colaterales largas, nacidas ya en ángulo recto, ya en ángulo agudo, las cuales suben ó bajan, marchando horizontales por planos distintos de la zona plexiforme y ramificándose repetidas veces, sin que hayamos podido precisar su terminación. Entre las colaterales, son muy dignas de mención las nacidas del recodo inicial del axon (fig. 666, *e*), las cuales afectan á veces tal robustez, que parecen representar ramas de bifurcación de éste. Estos gruesos ramos siguen casi siempre dirección contraria al cilindro-eje. En fin, algunos axones gruesos, muestran también colaterales descendentes largas (fig. 674, G), que penetran en la frontera de la zona segunda y se ramifican entre las pirámides más -superficiales.

Los axones de las células horizontales no descienden nunca á las capas subyacentes, siendo de suponer que terminen en la zona primera, aunque hasta hoy no hemos logrado sorprender esta terminación. Ocupan estas fibras los diversos planos de la zona plexiforme ; pero las más robustas parecen concentrarse en el tercio medio, particularidad que conviene con el hecho bien conocido de ser esta parte de la zona primera la que exhibe en los preparados de Weigert-Pal los tubos medulados más espesos.

Penachos terminales de las pirámides.—Ya Golgi y Martinotti vieron llegar á la zona plexiforme del cerebro los tallos de algunas pirámides, y aun reprodujeron en las láminas adjuntas á sus trabajos alguna

ramificación de los mismos ; pero sólo nosotros (1) en los mamíferos, y Retzius (2) en el hombre, demostramos la verdadera disposición de la porción terminal del tallo. Este tallo no acaba por ramas verticales puntiagudas, enlazadas con vasos ó con neuroglia, según pensaba Golgi, sino que, al asaltar la zona plexiforme y á veces antes, se descompone en un penacho de dendritas que, separándose desde luego en ángulos agudos, no tardan en hacerse más ó menos horizontales, caminando á veces durante largos trayectos por los diversos planos de la zona referida. El contorno de estas ramas, así como el tallo de donde brotan, está erizado, según demostramos nosotros primeramente con el cromato de plata y después con el azul de metileno, de apéndices colaterales simples ó bifurcados. Más adelante, al tratar de las pirámides, nos ocuparemos de las variantes de disposición de estos penachos.

Fibras nerviosas ascendentes ramificadas en la zona primera. — En todas las capas subyacentes á la primera, yacen neuronas cuyo axon en vez de dirigirse hacia la substancia blanca marchan hacia la zona plexiforme, en donde bifurcándose ó doblándose, constituyen largas y ramificadas fibras horizontales. De estos conductores que hemos designado fibras de Martinotti, trataremos más adelante al describir sus células de origen.

Células de neuroglia.—De ellas nos ocuparemos al terminar el estudio de la corteza.

2.º *Capa segunda ó de las pequeñas pirámides.*—Esta zona llamada también *capa de las células polimorfas superficiales* por Schaffer y Schlap, es una de las mejor limitadas de la corteza, distinguiéndose por la pequeñez y apretamiento de los elementos que la pueblan. Cuatro categorías de elementos se encierran en ella: las pirámides pequeñas, los corpúsculos grandes de axon corto, los elementos diminutos de esta misma especie y las células de Martinotti ó de axon terminado en la zona plexiforme.

Pequeñas pirámides ó células de axon largo.—Son corpúsculos de sección longitudinal triangular, ya vistos y descritos hace tiempo por Meynert, que les dió el nombre que llevan. En realidad, según acreditan los preparados de Golgi, no son pirámides sino más bien conos, con una base inferior en donde parte el axon y un vértice superior prolongado en larga expansión radial. Estudiadas estas células en los cortes del método de Nissl (fig. 659, p), revelan un soma oscurecido por la presencia de finos

(1) *S. R. Cajal*: Textura de las circunvoluciones cerebrales de los mamíferos inferiores. Nota preventiva, 30 noviembre 1890.

— Véase también: *Gaceta Médica Catalana*, 15 diciembre 1890.

(2) *G. Retzius*: Ueber den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und beim den Säugethieren. *Biologiska Föreningens Forhandlingar*. Bd. III. Jan. Mars., 1891.

grupos cromáticos, y un núcleo ovoideo ó triangular provisto de uno ó de varios nucleolos. Entre los grupos protoplásmicos se diseña apenas el armazón filamentososo (método del nitrato de plata) algo más apreciable en el origen de la expansión radial (hombre, gato y perro).

En las figs. 667 y 668, que reproducen pirámides del cerebro humano, puede estudiarse la morfología y conexiones de estos elementos, en los cuales aparecen tres órdenes de expansiones: las dendríticas basilares, el tallo radial, las colaterales de éste y el cilindro-eje.

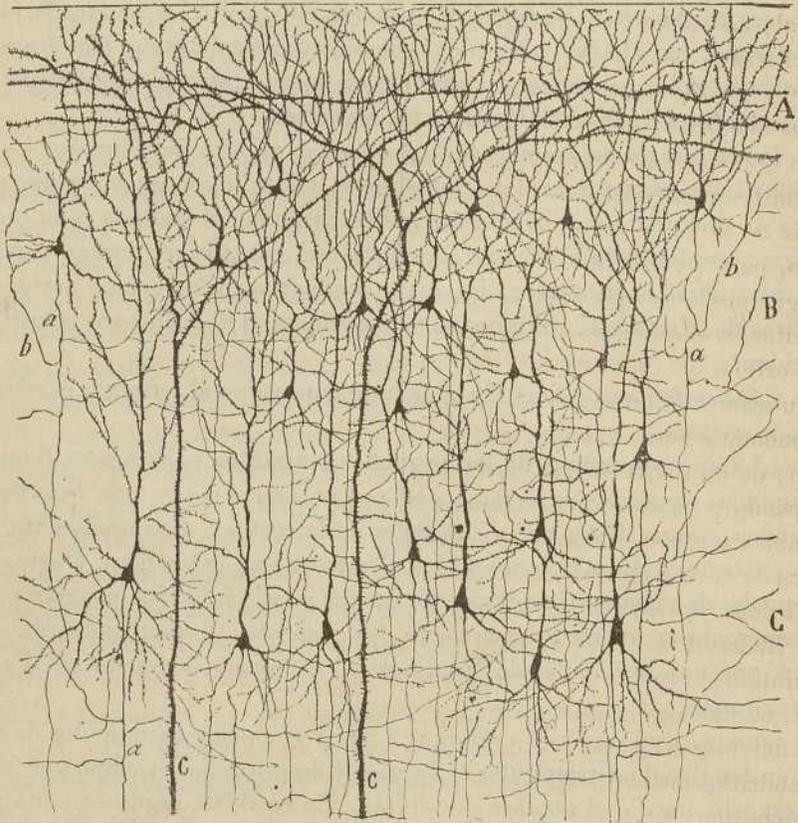


Fig. 667. — Capa plexiforme y de las pequeñas y medianas pirámides de la corteza visual del niño de pocos días. — A, zona plexiforme; B, zona de las pequeñas pirámides; C, comienzo de la capa tercera.

Las *expansiones basilares*, en número de tres ó más, son robustas, descienden oblicuamente dicotomizándose repetidas veces, y se terminan por cabos delgados dentro del estrato que nos ocupa. El *tallo radial*, largo y robusto, nace del vértice del soma, y después de cruzar toda la capa segunda, aborda la plexiforme, en cuyo espesor genera un penacho de tres, cuatro ó más ramas horizontales repetidamente divididas. No es raro verlo dicotomizado prematuramente, es decir, cerca de su arranque.

Naturalmente, los elementos fronterizos de la capa plexiforme poseen un tallo cortísimo ó carecen de él, brotando el penacho de dendritas del ángulo superior del soma, disposición que aparece más frecuentemente en los animales (gato, conejo, ratón) que en el hombre. Del curso del tallo radial, así como del contorno del soma, brotan por lo común en ángulo agudo algunas dendritas que, ascendiendo oblicuamente, se pierden ramificándose en distintos pisos de la zona segunda. En fin, para ser completos, consignemos que todas las dendritas (á excepción del soma y origen del tallo radial) se muestran cubiertas, según reconocimos nosotros hace tiempo, de infinidad de delicados apéndices espinosos, comprobables tanto en los preparados de Golgi como en los de Ehrlich (fig. 668).

El axon de las pequeñas pirámides, ya visto por Golgi, es fino, procede del soma ó del origen de una gruesa dendrita, mediante un cono inicial muy prolongado, desciende después á través de las zonas inmediatas é ingresa en los haces radiados, en los cuales la enorme distancia del recorrido impide en el hombre sorprender su arribo á la substancia blanca; en cambio, en aquellos animales, como el ratón y rata, en que la corteza gris alcanza poco espesor, no es empresa difícil sorprender la

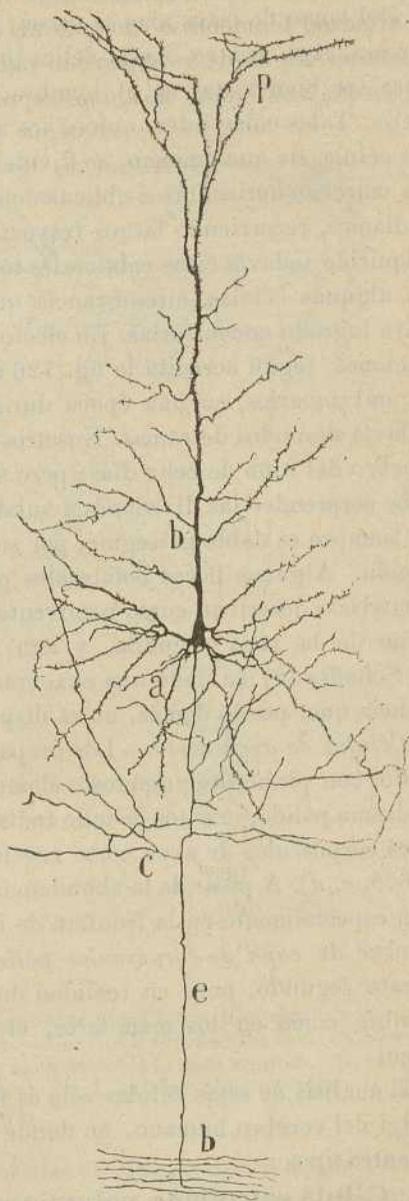


Fig. 668. — Conjunto de las arborizaciones de una célula piramidal del cerebro del ratón.— *a*, expansiones basilares; *b*, tallo radial; *p*, penacho terminal; *c*, colaterales del axon; *e*, porción inferior de éste exento de colaterales; *b*, substancia blanca.

continuación de dichos axones con tubos medulados de la referida substancia (fig. 668, *b*).

Del curso de estos axones nacen, al nivel de la zona segunda y aun tercera, tres, cuatro ó más delicadísimas colaterales, las cuales exigen, para ser bien vistas en el hombre, el empleo del apocromático 1'30 Zeiss. Tales colaterales, que en los animales son más robustas, así como las células de que emanan, se dividen varias veces, y las ramas resultantes marchan horizontal ú oblicuamente por el espesor de la zona que estudiamos, recorriendo largos trayectos. En el niño recién nacido no han adquirido todavía estas colaterales todo su desarrollo, y aún parece faltar en algunas células, circunstancia que explica bien el que Kölliker no haya logrado encontrarlas. En efecto, este sabio ha efectuado sus observaciones, según acredita la fig. 726 de su libro (1), en cerebros demasiado embrionarios, en una época durante la cual los axones se muestran todavía desnudos de ramas. Nosotros hemos hallado ya colaterales en el cerebro del niño de ocho días; pero sólo en el de un mes ó mes y medio cabe sorprender las divisiones y subdivisiones de las mismas, las cuales no siempre es dable perseguir, por su extrema longitud, hasta su terminación. Algunas pocas colaterales partidas del axon de las pirámides fronterizas describen curso recurrente, y envían sus ramillas al límite externo de la zona segunda, y aun al espesor mismo de la primera. C. Schaffer (2) ha dado una exagerada importancia teórica á esta recurrencia que, por lo demás, no es disposición constante.

Células de axon corto.—Los preparados de Nissl muestran entremezclados con pirámides numerosos elementos poligonales ú ovoideos, de protoplasma pálido, exentos de tallo radial, que corresponden evidentemente á los corpúsculos de axon corto revelados por el cromato de plata (figura 659, *c, d*). A pesar de la abundancia de estos elementos, que se concentran especialmente en la frontera de la zona plexiforme, no se justifica el nombre de *capa de corpúsculos polimorfos* con que Schaffer designa el estrato segundo, pues en realidad domina constantemente, tanto en el hombre como en los mamíferos, el tipo piramidal ó celular de axon largo.

El análisis de estas células sólo es factible en los buenos preparados de Golgi del cerebro humano, en donde hemos logrado diferenciar los siguientes tipos:

a) Célula estrellada voluminosa.—Correspondiente al corpúsculo de axon corto señalado en la corteza cerebral por Golgi (3), Mond-

(1) A. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre, &c., 6 Anfl. Bd. II, pág. 644 y siguientes.

(2) C. Schaffer: *Loc. cit.*

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

no (1) y Martinotti (2), este tipo exhibe un contorno poligonal y dendritas divergentes varicosas y varias veces dicotomizadas. El axon, que traza á menudo un arco por encima ó debajo de la célula, se resuelve en una arborización terminal laxa, de largas ramillas en gran parte verticales y horizontales. Por la extensión y dirección de la ramificación termi-

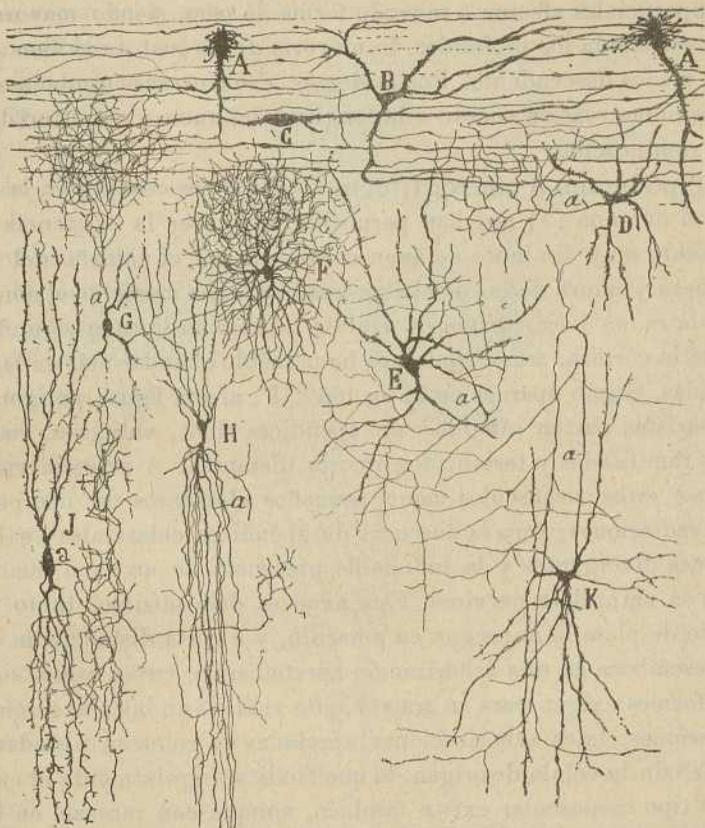


Fig. 669. — Capa plexiforme y de las pequeñas y medianas pirámides de la corteza motriz del cerebro del niño de un mes. — A, B, C, corpúsculos horizontales de la zona plexiforme; D, E, F, células de axon corto de la capa segunda; G, célula de axon ascendente para la capa primera; H, I, células bipenachadas; K, célula gruesa de axon corto de la zona tercera.

nal cabria distinguir algunas variedades en esta categoría celular, que reproducimos en las figs. 669 y 662, D: a) elemento de axon relativamente largo, ascendente, descendente ú horizontal generador de un plexo terminal alejado de la célula; b) elemento de axon prontamente resuelto en la

(1) *Mondino*: Ricerche macro microscopiche sul centri nervosi. Torino, 1887. Milano, 1886.

(2) *Martinotti*: Su alcuni migloramenti della tecnica della reazione al nitrato de argento, &. *Annali di Freniatria e Scienze affini*. Vol. I, 1889.

ramificación terminal (fig. 669, E); *c*) elemento cuyo axon descendente da origen á una vasta arborización dilatada por el plano inferior de la segunda, tercera y á veces cuarta zona, etc. (fig. 669, K).

Aunque con menos riqueza en variedades morfológicas, también la corteza de los mamíferos (perro, gato, conejo) exhibe esta categoría celular, según puede verse en la fig. 671, *a*. En el conejo, los elementos más superficiales afectan á menudo forma de pera, siendo mayores y de figura estrellada los profundos, la mayoría de los cuales exhiben un axon más ó menos descendente. Por lo demás, encuéntrase también aquí variantes numerosas en cuanto á la longitud del axon y amplitud del campo de ramificación.

b) Tipo enano ó neurogliforme.—Nuestros estudios en la corteza cerebral humana (1) nos han permitido reconocer la existencia de un corpúsculo muy diminuto de axon corto, que por el tamaño del soma y la riqueza y finura de las dendritas irradiadas, ha merecido el nombre de *elemento enano ó neurogliforme*. Habita no sólo en la capa segunda, sino en toda la corteza, aun cuando nos ha parecido abundar más en las zonas profundas. Según aparece en la fig. 669, F, afecta figura poligonal, de cuyas aristas parten infinidad de apéndices finos, varicosos, radiados, apenas ramificados y terminados á corta distancia. A primera vista, tomaríanse estos corpúsculos como pequeños elementos de neuroglia de cortas radiaciones; pero la ausencia de apéndices colaterales en las expansiones divergentes y la indudable presencia de un axon, denuncian pronto su naturaleza nerviosa. Este axon es delicadísimo, tanto que el cromato de plata lo impregna en amarillo, y á corta distancia de su origen, desemboca en una arborización apretadísima, cuyos ramos sutiles y moniliformes exigen para su conveniente análisis un buen apocromático. En ocasiones, tales arborizaciones apretadas se colorean aisladamente, es decir, sin la célula de origen, lo que facilita singularmente el examen.

Este tipo corpuscular existe también, aunque con rarezas, en la corteza cerebral del perro y gato (fig. 671, *b*), donde alcanza una talla algo mayor, y ostenta una arborización nerviosa mucho más aparente.

c) Células pequeñas de axon ascendente resuelto en arborizaciones densísimas. — En diversas regiones de la corteza cerebral humana, hemos hallado (2) dentro de la zona segunda y señaladamente en su mitad inferior, unos elementos pequeños, ovoideos ó estrellados, provistos de dendritas finas no muy largas y á menudo ascendentes ó descendentes (fig. 669, G). Mas lo que presta á estas neuronas una fisonomía original es el comportamiento del axon, el cual es fino y ascendente, y una vez llegado al tercio externo del estrato segundo, se resuelve en una rica y densa arborización terminal preferentemente concentrada en

(1) S. Ramón Cajal: Corteza visual. *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, 1899.

(2) S. R. Cajal: La corteza motriz. *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, cuad. IV, 1899.

la frontera separatoria de las zonas primera y segunda. Es común hallar esta elegante arborización aisladamente impregnada; pero de vez en cuando se colorea también simultáneamente con la célula de origen. La reunión de las citadas ramificaciones nerviosas engendra entre las dos zonas primeras un plexo nervioso, denso y continuo, en el seno del cual se divisan numerosos nidos para somas de pirámides (fig. 670, A, B, C).

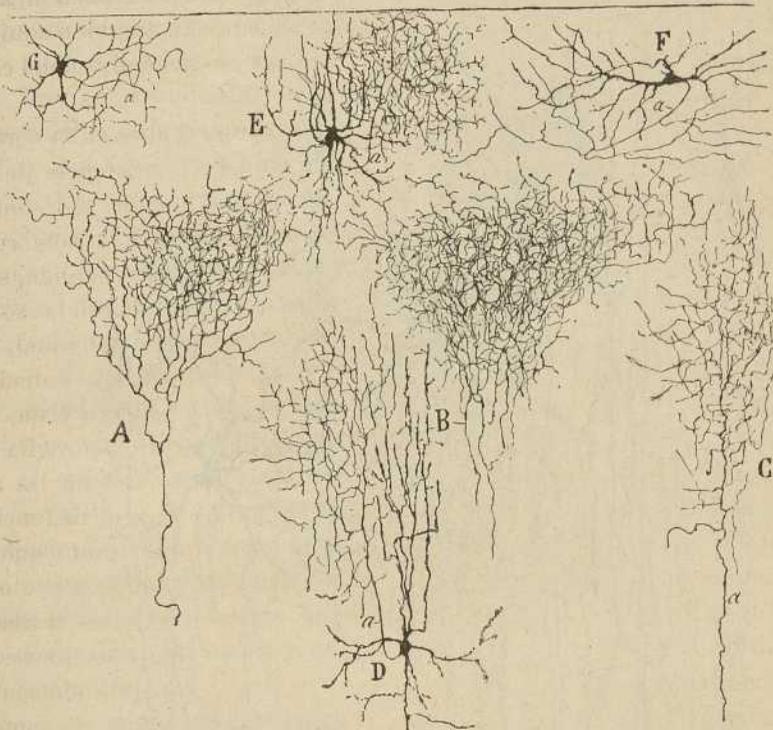


Fig. 670.—Finas arborizaciones nerviosas de las zonas primera y segunda de la corteza visual del niño de quince días. — A y B, plexos nerviosos tupidísimos de la zona de las pequeñas pirámides; C, una arborización menos densa; D, célula pequeña cuyo axon ascendente se resolvía en una arborización análoga; E, corpúsculo estrellado aracniforme, cuyo axon engendraba en la zona primera un plexo tupidísimo; F, G, células pequeñas de axon corto pobremente arborizado.

d) Células fusiformes bipenachadas. — Entre los elementos descubiertos por nosotros en la corteza cerebral humana (1), merecen mencionarse unas células fusiformes pequeñas, orientadas en sentido radial y de cuyos polos externo é interno parte un haz ó pincel de dendritas va-

(1) S. Ramón Cajal: Estructura de la corteza visual. Nota preventiva. *Revista Ibero-Americana de Ciencias médicas*, marzo, 1899.

— Véanse también todos los ulteriores estudios sobre la corteza cerebral, publicados en la *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, V y VI.

ricosas delgadas, casi paralelas y extendidas, sobre todo las descendentes durante larguísimos trayectos. Vistas por primera vez en la corteza acústica, fueron después confirmadas en todas las provincias encefálicas y en la pluralidad de las capas corticales, exceptuada la primera. No faltan jamás en la zona cerebral segunda, aunque nos han parecido algo más abundantes en la tercera y cuarta (capa de las medianas y grandes pirámides y zona de los granos).

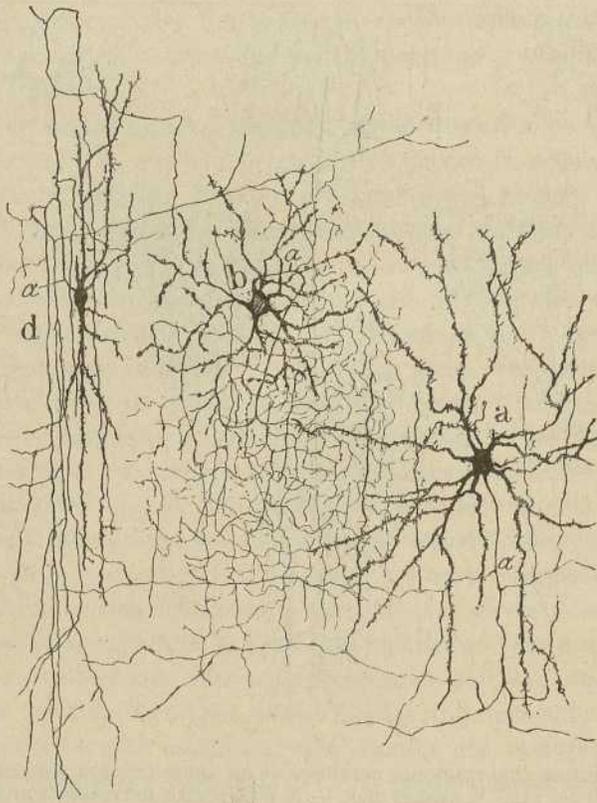


Fig. 671.—Células de axon corto de la corteza visual del gato de veintiocho días.—*a*, célula de axon corto tipo común; *b*, corpúsculo enano; *d*, elemento bipenachado.

La singularidad más interesante de esta especie celular es la forma de la arborización del axon. Como se ve en la fig. 672, *a*, esta expansión es muy delicada, dimanando del soma ó de una dendrita, sigue su curso radial ascendente ó descendente, y se resuelve generalmente á gran distancia de la célula de origen, en un pincel de finísimos hilos longitudinales. Durante su largo itinerario, emite en ángulo recto numerosas colaterales, bien pronto descompuestas también en haces paralelos y flexuosos de hebras amarillentas, varicosas, ascendentes y descendentes, tan largas

que pueden extenderse á casi todo el espesor de la corteza, y tan finas que para su cabal análisis es de toda necesidad el objetivo 1.30 de Zeiss. En el cerebro del niño recién nacido ó de pocos días, estas arborizaciones son todavía algo gruesas y no muy extensas; para sorprenderlas en todo su desarrollo y cerciorarse de la extremada delicadeza de sus hebras, hay que estudiarlas en la corteza del niño de veinte á treinta días. Las figs. 672 y 669, H, no da cabal idea de esta delicadeza, pues el proceder fotozincográfico ha engruesado notablemente las líneas del dibujo.

Examinando atentamente cada uno de los referidos hacecillos, se advierte en su espesor un hueco vertical que, juzgando por el tamaño, parece corresponder al tallo de gruesa ó de mediana pirámide. Y como cada célula engendra ó puede generar varios haces, dicho se está que con ella podrían relacionarse varias pirámides.

Los mencionados elementos son extraordinariamente abundantes en el cerebro humano, tanto que no vacilamos en considerarlos como una de sus más importantes características. En las buenas impregnaciones de la corteza motriz acústica y visual, hállanse tan próximos, que las arborizaciones ó pinceles nerviosos de una célula tocan casi á los formados por las vecinas, produciéndose de esta suerte una serie de franjas verticales larguísimas, comprensivas de una, dos ó tres zonas, y cuyas hebras ostentan tono amarillento á causa de su delgadez

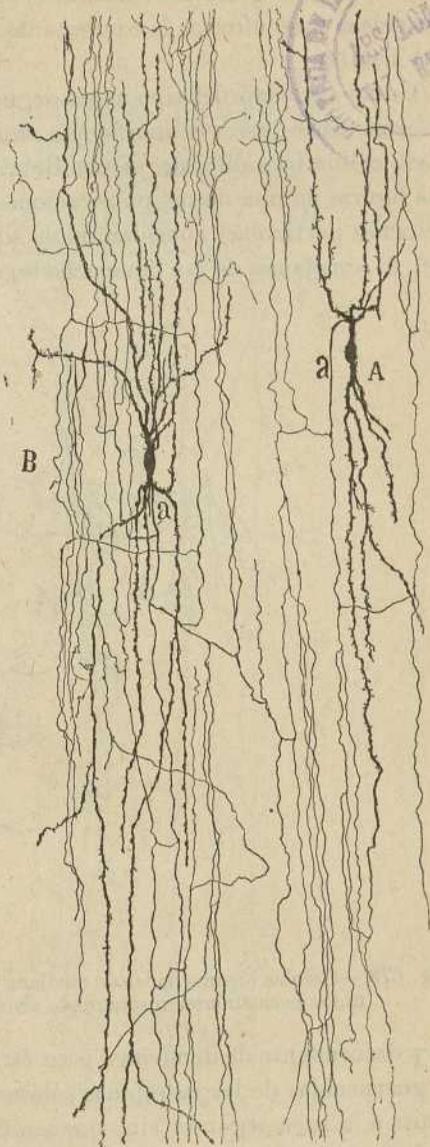


Fig. 672.—Células bipenachadas habitantes en diversos estratos. Corteza acústica del niño de veintisiete días. — A, célula con axon descendente sobriamente ramificado; B, célula con axon descompuesto en muchos hacecillos ascendentes y descendentes larguísimos; a, axon.

sin ejemplo. Aunque con rareza, hemos comprobado también dichos elementos en el perro y gato (fig. 671, *d*), pero aquí son pobres en ramillas nerviosas y no ofrecen la extrema delicadeza y longitud de las similares del hombre.

Como variedad del tipo anterior, puede considerarse un corpúsculo fusiforme más espeso y de morfología menos específica (figs. 669, *J* y 673, *B*). Esta célula ha sido vista ya por Retzius (1), según resulta del examen de las figuras de una de sus publicaciones; pero este sabio no da de ella descripción particular, considerándola sin duda como una pequeña pirámide. A semejanza de las bipenachadas enanas, exhibe dos haces ascenden-

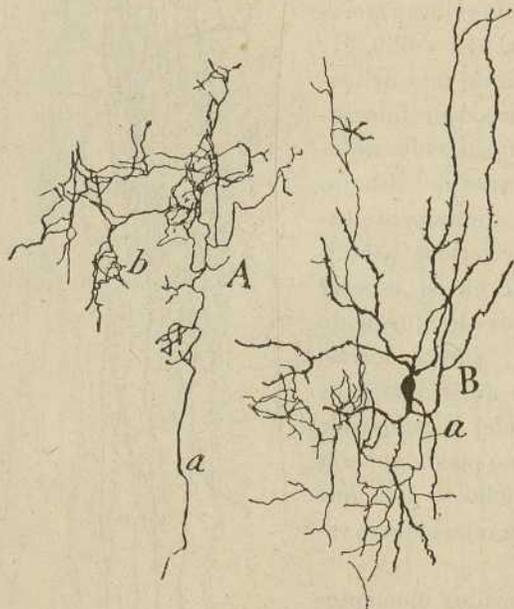


Fig. 673.—Células bipenachadas de mediana talla de la zona segunda.—A, axon con nidos pericelulares impregnado aisladamente; B, célula completa.

te y descendente de dendritas, pero éstas ofrecen mayor espesor y hállanse guarnecidas de largas espinas colaterales. El penacho ascendente no se limita á la zona segunda, sino que asalta la primera, prolongándose á menudo hasta lo alto de la plexiforme. El axon es de mediano calibre; brota ya de lo alto, ya de lo bajo del soma, y á poco trecho se bifurca, y sus divisiones y subdivisiones engendran á corta distancia de la célula una arborización tupida y varicosa, descompuesta en nidos ó plexos nerviosos que rodean el cuerpo de las pequeñas pirámides (fig. 673, *A*).

(1) *Retzius*: Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. *Biol. Unter. N. F.* Bd. V., 1893. Véase en la tabla 4.^a, fig. 6, las células marcadas k p.

e) Células de axon ascendente para la capa primera ó de Martinotti.—Este autor fué el primero que mencionó la existencia, en

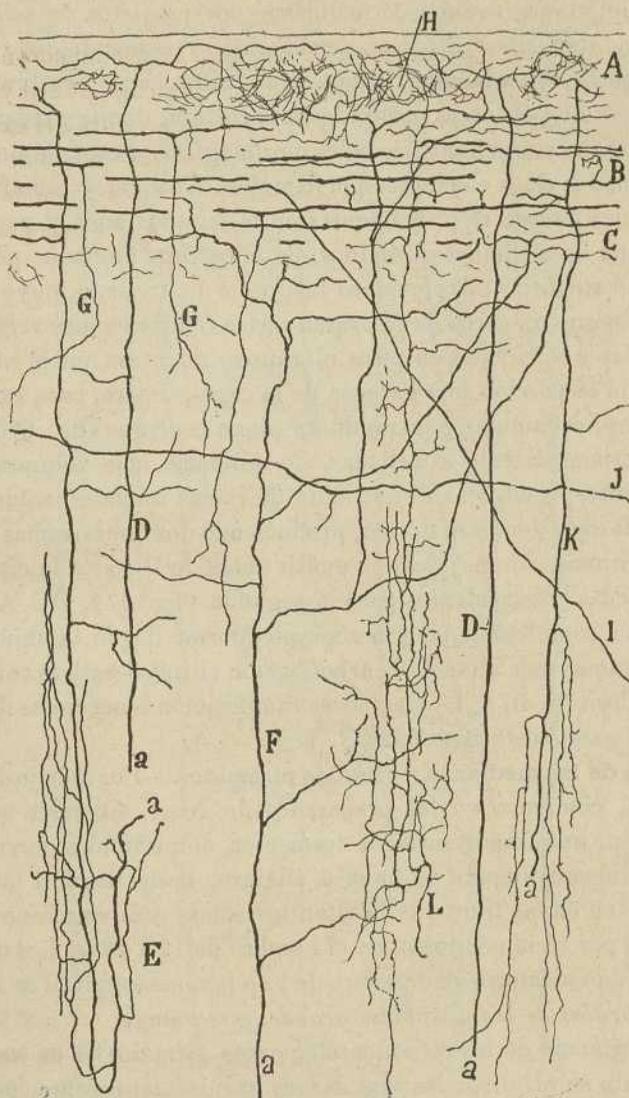


Fig. 674.—Capa plexiforme y fibras de Martinotti de la corteza del niño de un mes. — A, plano externo de la zona primera; B, plano medio; C, plano interno; D, fibras de Martinotti gruesas y poco ramificadas; E, fibras que en su arranque formaban haces de colaterales verticales; F, fibra de amplia arborización; G, colaterales de fibras tangenciales; L, ramas altas del axon de un corpúsculo bipenachado; a, origen del axon. (Para mayor claridad sólo se han dibujado los axones).

la segunda zona, de algunas pirámides cuyo axon, al revés del de las pirámides comunes, se remonta á la zona plexiforme, donde acaba median-

te ramas horizontales de varia longitud. Nuestras observaciones, recaídas tanto en los animales (1) como en el hombre (2), pusieron de manifiesto dos hechos: 1.º, que las citadas células no son pirámides, sino corpúsculos globulosos, ovoideos ó fusiformes, desprovistos de tallo radial, aunque sí de dendritas varicosas ascendentes y descendentes; 2.º, que tales elementos son abundantísimos en todas las capas cerebrales, pero señaladamente en el tercio profundo de la corteza, donde pueden presentar gran tamaño y muchas variedades morfológicas. Posteriormente, fueron confirmados estos elementos por Retzius, Kölliker y Schaffer.

Las células de este tipo, residentes en la segunda zona y parte de la tercera (zona de medianas pirámides) de la corteza humana, pertenecen á estas dos categorías: *a*) elemento fusiforme ó estrellado, cuyo axon ascendente suministra cerca de su origen varias ramificaciones verticalmente orientadas y repartidas en pisos inferiores, mientras que el tallo principal aborda la porción más externa de la capa primera, para ramificarse en ella complicadamente generando un plexo continuo (fig. 674, E, K); *b*) células triangulares ó estrelladas, de ordinario más voluminosas que las precedentes, y cuyo axon está falto de ramas iniciales, subiendo á la zona plexiforme, donde se divide, produciendo dos ó más ramas horizontales larguísimas, sin perjuicio de emitir antes de llegar á la citada zona ramas oblicuas y ascendentes para la segunda (fig. 674, D). Añadamos aún para ser completos, que á la zona plexiforme llegan también en ocasiones las ramas más altas de la arborización cilindro-axil de corpúsculos bipenachados (fig. 674, L) y no pocas ramificaciones nerviosas de células grandes de axon corto (fig. 662, C, D).

3.º **Capa de las medianas y grandes pirámides.**—Por debajo de la zona precedente, comienza en los preparados de Nissl, sin línea precisa de demarcación, una importantísima formación de pirámides, cuyo tamaño aumenta progresivamente de fuera á adentro, hasta llegar á la zona de los granos, en cuyas fronteras habitan los somas más voluminosos. Este tamaño es, por término medio, en el hombre de 12 á 16 μ . Los corpúsculos más gruesos alcanzan un diámetro de 22 μ por una longitud de 26 ó 28 μ .

Neurofibrillas de las pirámides grandes y medianas.

La importancia de los referidos elementos piramidales de los que verosímilmente se originan las vías largas nacidas del cerebro, nos obliga á un análisis estructural y morfológico algo minucioso de los mismos.

Ya en los preparados de Nissl, se reconocen fácilmente por poseer un núcleo grueso ovoideo ó de sección triangular, en cuyo interior surge un voluminoso nucleolo; así como un protoplasma abundante sembrado

(1) *S. Ramón Cajal*: Sur la Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, vol. VII, 1 fasc., 1891.

(2) Estudios sobre la corteza cerebral humana. Véase preferentemente: *Corteza acústica*, vol. V de la *Rev. trim. micr.*, 1900.

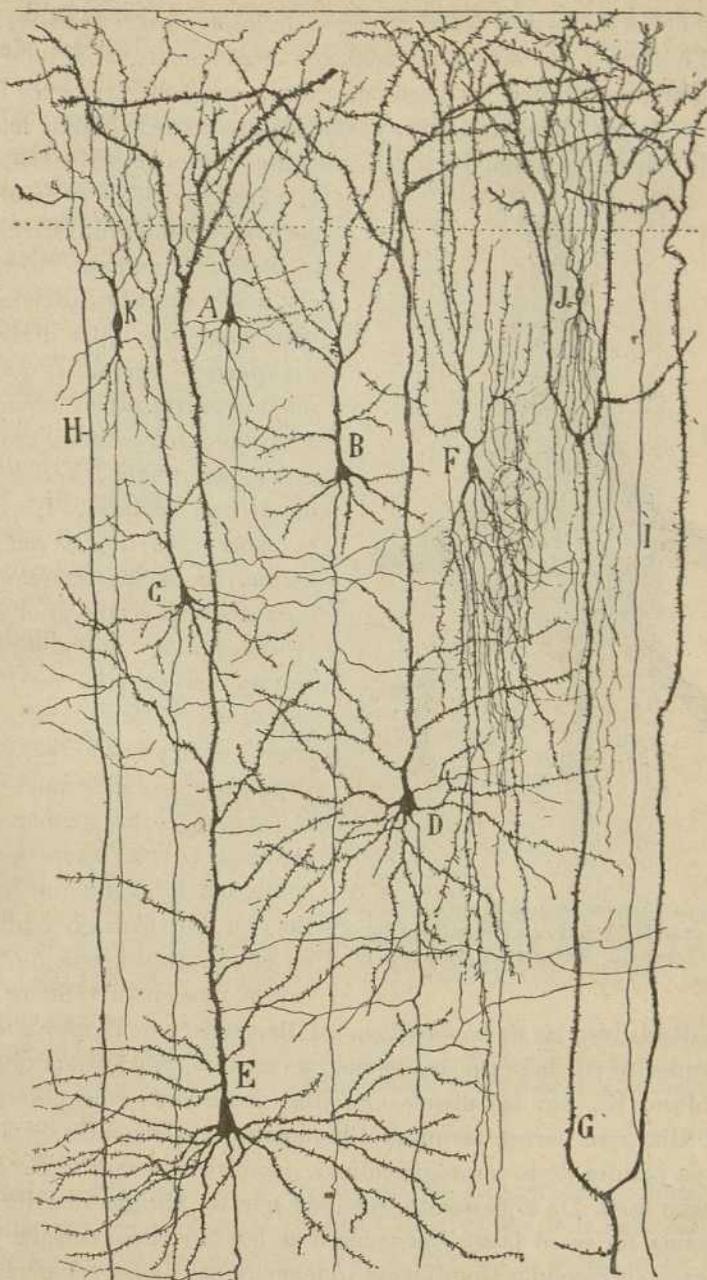


Fig. 675. — Zonas primera, segunda y tercera de la circunvolución frontal ascendente del cerebro del niño de un mes. — A, B, C, pequeñas pirámides; D, E, pirámides medianas; F, célula bipinachada cuyo axon formaba nidos terminales; G, tallos protoplásmicos emanados de una pirámide gruesa de la zona cuarta; H, I, tallos finos dendríticos de corpúsculos de las zonas quinta y sexta; J, pequeños elementos bipinachados; K, célula fusiforme de axon largo.

de husos cromáticos bastante espesos, que se prolonga un tanto por el arranque de la expansión radial y origen de las dendritas basilares. Encima del núcleo, y mirando á la expansión citada, suele haber un grueso grumo triangular. Entre los husos de Nissl, repáranse trayectos claros que corren de una dendrita á otra, y señaladamente desde el tallo hacia la región de origen del axon. Cuando semejantes trayectos se colorean por

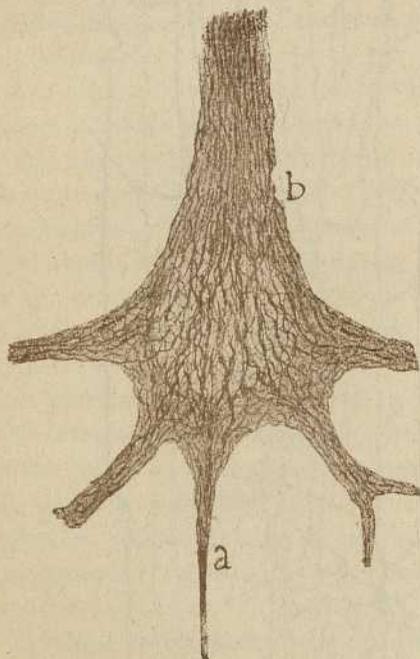


Fig. 676. — Cuerpo de una pirámide de tamaño grande. Corteza cerebral del gato adulto (método del nitrato de plata reducido).

el método de Bethe, y aun mejor por el nuestro del nitrato de plata, muestran con entera evidencia, según descubrió dicho autor, unos haces de hilos finísimos, plexiformes, varicosos, que desde la dendrita radial descienden separando los grumos cromáticos y penetrando en el axon y dendritas basilares. Imposible es saber (tan tenues son tales hebras) si se anastomosan ó no durante su trayecto por el soma; lo que sí parece probable, según resulta del examen de buenas preparaciones del cerebro humano, del gato y perro, es que mantienen su independencia en el espesor de las dendritas, en cuyas dicotomías se separan como los hilos de un hacecillo (1). Un examen minucioso en el obj. 1'30 apocr. de Zeiss, revela que en el tallo radial y

gruesas dendritas, las *neurofibrillas*, así llamadas por Bethe, marchan exclusivamente por la periferia, dejando un espacio central lleno de plasma incoloro. En fin, las últimas raicillas dendríticas sólo poseen una neurofibrilla, que parece terminar libremente en plena substancia gris, aunque la palidez de la impregnación no permite sino rara vez sorprender el cabo final. De lo expuesto, se sigue que las fibrillas interiores del protoplasma no salen jamás del soma ó de las dendritas, constituyendo un armazón intracelular, totalmente independiente de las arborizaciones nerviosas pericelulares, no obstante el dictamen de Bethe y Meyer, que han defendido, sin apoyarse en ninguna observación precisa, una conti-

(1) Recientes observaciones con nuestro método de coloración argéntica nos han persuadido que en los mamíferos recién nacidos las neurofibrillas forman red hasta en las dendritas, red que se mantiene con algunas variaciones en la época adulta.

nidad substancial entre ambas formaciones (1). Es digna de notarse la falta de dichas fibras en las espinas de las expansiones dendríticas,

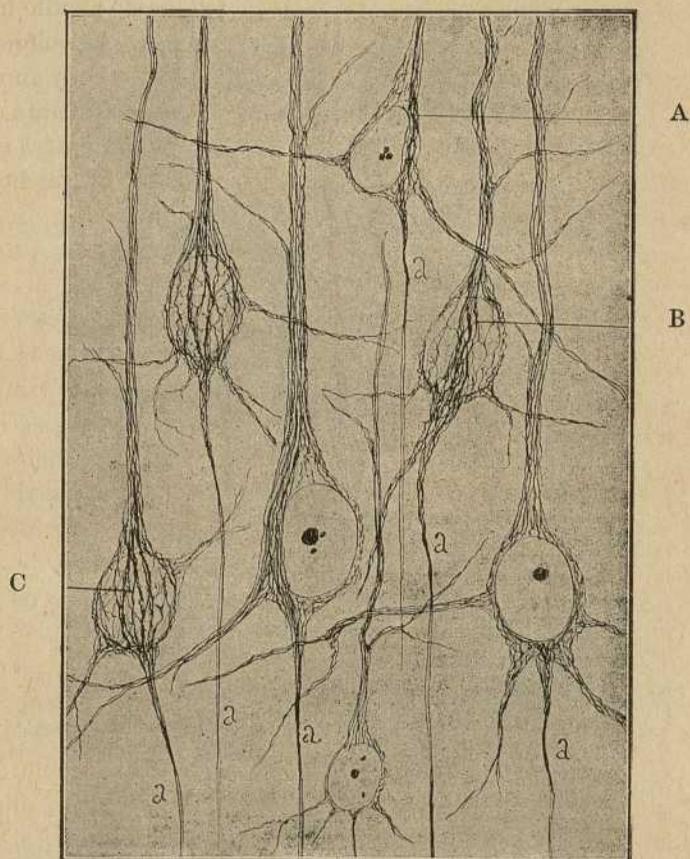


Fig. 677. — Pirámides celulares medianas del cerebro del conejo adulto (método de nitrato de plata reducido). — A y B, cordón de filamentos principales que corre del tallo radial al axon ; C, filamentos primarios vistos en el enfoque superficial ; a, cilindro-eje.

así como la existencia, en las prolongaciones protoplásmicas finas, de una masa plasmática relativamente espesa, en el fondo de la cual hállase una neurofibrilla axial delicadísima. Por lo demás, la ausencia de relación

(1) Véase nuestro artículo de *Trab. del Lab. de Investig. biol.* titulado : Consideraciones críticas sobre la teoría de A. Bethe acerca de la estructura y conexiones de las células nerviosas, tomo II, 1903. Y el más reciente : Un sencillo método de coloración del retículo protoplásmico y sus efectos en diversos órganos nerviosos. *Trab. del Lab., etc.*, cuaderno 4.º, 1903.

entre las neurofibrillas y los plexos nerviosos pericelulares, es un hecho reconocido por Held (1) y Donaggio (2).

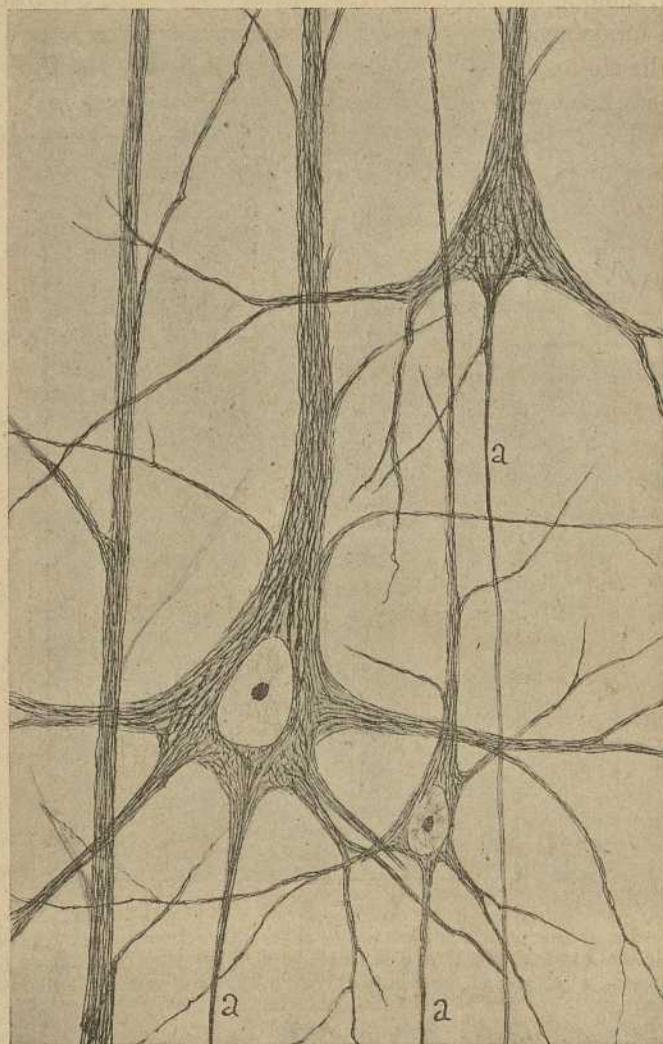


Fig. 678. — Células piramidales medianas y grandes de la corteza visual humana (método del nitrato de plata reducido). — a, axon.

En cuanto al axon, fórmase por la reunión de un grupo de neurofibrillas llegadas de todas las regiones de la célula, y preferentemente de la dendrita radial. En el conejo (fig. 677), donde el protoplasma perinuclear

(1) Held: *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1902.

(2) Donaggio: Comunicación al Congreso Médico Internacional de Madrid de abril de 1903. Actas, tomo I.

es más delgado que en el hombre, es donde mejor se sorprende el paso al axon de las fibrillas del tallo periférico, fibrillas que corren de fuera á adentro dispuestas en haces flexuosos y varicosos, dentro de las cuales se indican, aunque sin discernirse claramente, finos hilos ó trabéculas oblicuas de unión (nuestros *filamentos secundarios*). En el paraje en que el cono cilindro-axil se adelgaza, el haz fibrilar se condensa en un cilindro de aspecto homogéneo, que descende cierto trecho hasta el paraje en que se inicia la mielina. En este punto la angostura llega al *máximo*, y la impregnación cesa ó palidece para reaparecer más adelante, es decir, pasado el primer anillo de cemento (fig. 678, *a*). A menudo, según se advierte en la célula grande de la fig. 678, percíbese en el cono de ori-

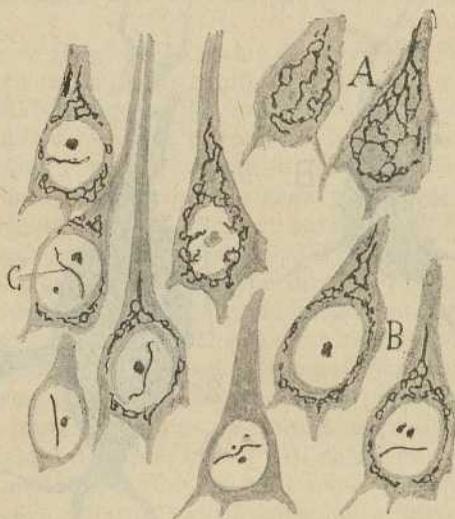


Fig. 679. — Células piramidales profundas del cerebro del conejo.—*a*, conductos intraprotoplásmicos de Golgi y Holmgren vistos de plano; *b*, los mismos en enfoque ecuatorial; *c*, células provistas de bastón intranuclear.

gen del axon dos capas : central, notablemente densa, formada por filamentos que parecen venir de un plexo complicado perinuclear, continuado con el tallo ; y cortical, más laxa, donde se reunen las neurofibrillas llegadas de las dendritas. De todos modos, en el hombre el número de neurofibrillas del armazón protoplásmico es tan grande y tan intrincada su disposición, que resulta imposible determinar sus conexiones recíprocas, debiendo estimarse la descripción y figura dadas por Bethe y copiadas por diversos autores, como fuertemente esquemática y en gran parte conjetural.

Vacuolas intraprotoplásmicas de Golgi y Holmgren.—Según expusimos en otro lugar (1), las investigaciones de Golgi, Veratti, Retzius,

(1) Véase en el capítulo del cerebelo la textura de las células de Purkinje.

Holmgren y otros, han demostrado dentro del protoplasma de las neuronas ganglionares, así como en algunos pocos focos bulbares, un sistema de tubos ó de vacuolas constitutivas de una red generalmente limitada á las inmediaciones del núcleo. Tales conductitos aparecen también en las pirámides cerebrales, según ha mostrado Soukhanoff (1).

Aplicando nosotros al cerebro del conejo nuestro método especial del nitrato de plata reducido (2), las hemos impregnado también, según mostramos en la fig. 679, A, B. Dichos tubitos son tanto más espesos y abundantes, cuanto más voluminosa es la pirámide, concentrándose par-

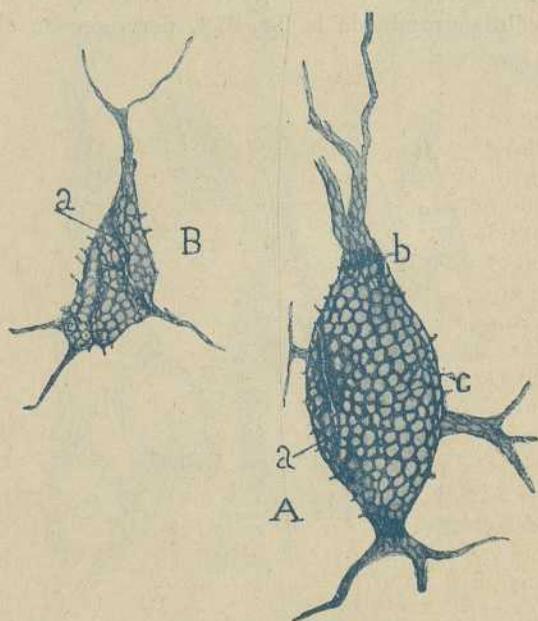


Fig. 680.—Células de axon corto de la corteza cerebral del gato (método de Ehrlich algo modificado). — A, célula grande; B, célula pequeña; a, repliegues de la red pericelular que pueden pasar erróneamente por fibras nerviosas; b, anillos polares fuertemente teñidos; c, espinas nacidas en ángulo recto.

ticularmente por encima del núcleo, donde parecen converger en un tallo central situado en el eje de la expansión radial. Hacia la región basilar, las mallas son más angostas, pero sin que surjan prolongaciones para las dendritas inferiores. En ningún caso se comprueba la comunicación de

(1) *Soukhanoff*: Sur le réseau endocelular de Golgi dans les éléments nerveux de l'écorce cérébrale. *Le Névaxe*, vol. IV, 1903.

(2) *S. Ramón Cajal*: Sobre la estructura del protoplasma nervioso. *Revista escolar de medicina y Cirugía*, núm. 3, 1.º de noviembre de 1903.

— Véase también: *Trabajos del Lab. de Investigac. biológicas*, 4.º fascículo, diciembre de 1903.

este sistema lacunario con el exterior, según dicen haber observado en corpúsculos gangliónicos Retzius (1) y Holmgren (2).

Bastoncillos intranucleares.—Diversos autores han señalado, como hecho esporádico y de significación incierta, un fino bastoncito intranuclear, especialmente coloreable por la hematoxilina de Heindenhain (Mann, Lenhossék, Prenant, Holmgren, etc.). Nuestro ya citado método del nitrato de plata los colorea de negro intenso, apareciendo constantemente solitarios, rectilíneos ó ligeramente incurvados y completamente independientes del nucleolo. Este filamento singular, cuya significación se ignora, reside exclusivamente en los corpúsculos medianos y pequeños de las capas profundas (*capa de los corpúsculos polimorfos del conejo*), y por excepción, en tal cual pirámide pequeña. Hasta ahora no lo hemos podido impregnar en el cerebro del hombre y animales girencéfalos.

Red pericelular de Golgi.—Al tratar del cerebelo, hemos hablado ya de la existencia, en torno de las células de Purkinje y otros elementos, de una masa granulosa que, según han demostrado Golgi y Bethe, presenta muy á menudo disposición reticulada. Nosotros hemos aplicado con éxito á la coloración de esta red pericelular el método de Ehrlich modificado (3), habiéndola impregnado con gran intensidad en las células de axon corto del cerebro del gato. Como se aprecia en la fig. 680, A, B, este retículo es aplanado, yace inmediatamente por fuera de la membrana y exhibe mallas angostas y redondeadas de gran regularidad. Hacia las expansiones gruesas polares cesa á menudo, presentando un espesamiento ó reborde intensamente teñido; pero otras veces se prolonga á lo largo de las dendritas, palideciendo progresivamente y alargando sus mallas.

Esta red, confirmada también en el cerebro por S. Meyer (método de Ehrlich), que la reputa erróneamente continuada con tubos nerviosos, y por Donaggio, Held y Simarro, que la han coloreado mediante métodos especiales en la médula y bulbo, es totalmente extraña á las arborizaciones nerviosas pericelulares. Las observaciones que recientemente hemos efectuado con el método de Bethe (4), prueban, además, que semejante retículo representa un producto artificial, probablemente un coágulo proteico, producido en el plasma de los espacios pericelulares.

Si después de echar una ojeada por la textura de las grandes y medianas pirámides, queremos pasar al estudio detallado de su morfología y de la marcha y terminación de las expansiones, nos será preciso recurrir al método de Golgi ó al de Ehrlich.

A semejanza de las pirámides pequeñas, las gigantes y medianas poseen un cuerpo cónico del cual derivan también, hacia afuera, el tallo ra-

(1) G. Retzius: *Biologischen Untersuchungen*. N. F. Bd. IX, 1900.

(2) E. Holmgren: *Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Aus Bonnet-Merkels anatomischen Heften*. Bd. XV, 1900.

(3) S. R. Cajal: La red superficial de las células nerviosas centrales *Rev. trim. microgr.* Tomo III, 1898.

(4) S. R. Cajal: *Trabajos del Lab. de investig. biol.* Tomo II, 1903.

dial, hacia adentro las dendritas basilares ó descendentes, por los lados las expansiones oblicuas y horizontales; en fin, de la cara inferior del soma brota el axon robusto y descendente. Todas estas prolongaciones reproducen la disposición ya descrita de las pequeñas pirámides, salvo que son más espesas y vellosas, recorren más largos trayectos y se ramifican mucho más complicadamente que en estos últimos elementos. El tallo, sobre todo, es recio y larguísimo, y desemboca en la capa plexiforme, donde, según se aprecia en la fig. 675, E, engendra una arborización de ramas horizontales más espesas y largas que las procedentes de las pirámides pequeñas. A menudo hemos notado que esta arborización dendrítica se dilata por plano más inferior de la citada zona que los penachos de las pirámides pequeñas y medianas superiores. En cuanto al axon, desciende verticalmente, y después de ingresar en los haces nerviosos radiados, aborda la substancia blanca, en la cual, según descubrimos nosotros (1), puede dividirse en dos ramas de curso contrapuesto. Conforme observó Golgi y confirmamos Martinotti, nosotros, Retzius y Kölliker, del trayecto inicial del cilindro-eje parten cuatro, cinco ó más ramas colaterales, que marchan más ó menos horizontalmente, cubriendo con sus ramillas secundarias una gran área de la substancia gris. En el gato y conejo las colaterales son menos numerosas, largas y ramificadas que en el hombre, pudiéndose sorprender fácilmente su terminación que se efectúa mediante una varicosidad libre. Frecuente es ver que las primeras colaterales marchan oblicuamente hacia arriba, entrando en conexión con los somas y tallos de los elementos más externos, mientras que las colaterales inferiores toman dirección más ó menos horizontal, relacionándose con las pirámides grandes más profundas. El principal punto de emergencia de las citadas ramas es el tercio superior del axon, es decir, el trozo de itinerario que corresponde al cruce de la zona que estudiamos; durante su paso por las capas subyacentes, las colaterales son raras ó faltan por completo, y cuando existen suelen describir trayecto recurrente. En todo caso (y esta es ley de que no se exime ninguna neurona de axon largo) faltan colaterales en la porción inicial del axon, porción que, aunque variable en longitud según el volumen de la neurona, puede calcularse en las medianas y gruesas pirámides en 40 ó 50 centésimas de milímetro.

Resulta muy instructivo contrastar los preparados de Golgi con los resultados de la impregnación vital del azul de metileno ó método de Ehrlich. Nosotros hemos usado con provecho este proceder en el gato y

(1) *S. R. Cajal*: Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos craneales y substancia blanca del cerebro. *Gazeta sanitaria de Barcelona*, 10 Abril 1891.

— Véase también: Textura de las circunvoluciones cerebrales en los mamíferos inferiores. 10 Dic. 1890.

conejo (1), teniendo la suerte de confirmar plenamente los hallazgos del cromato de plata en lo referente á la morfología de las pirámides y á la

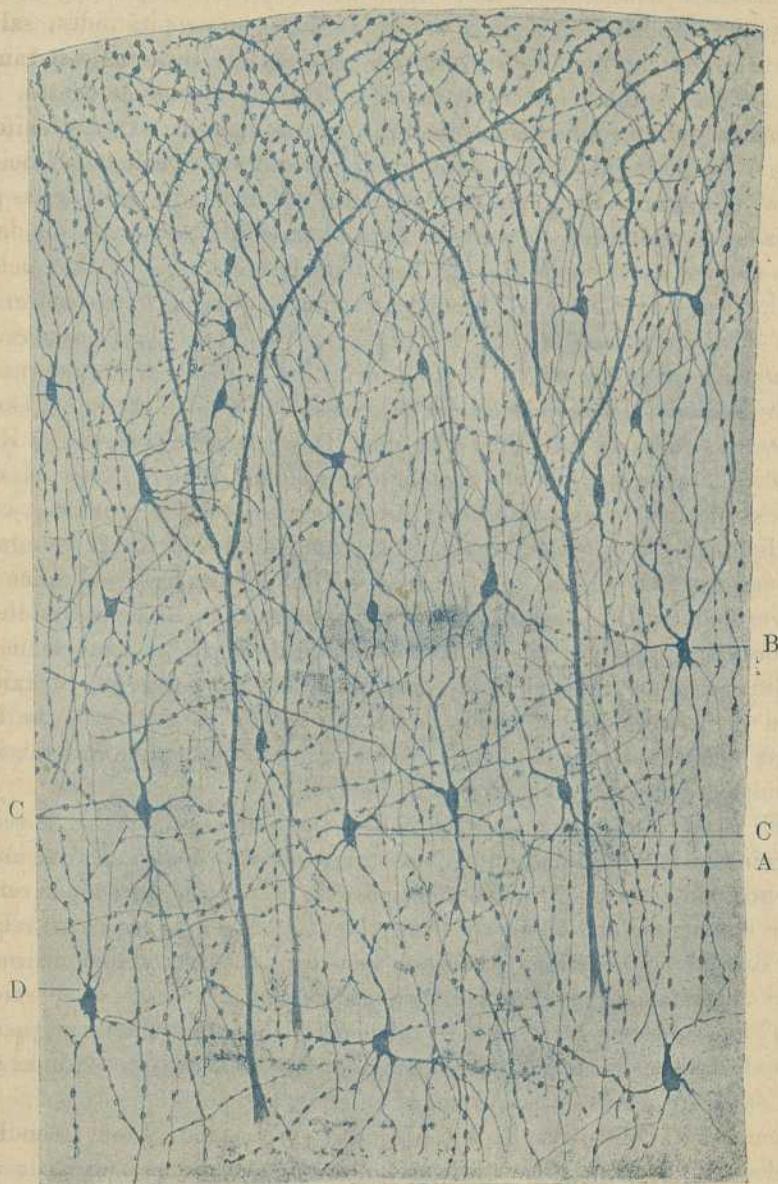


Fig. 681.—Corte de una circunvolución cerebral del gato adulto (método de Ehrlich). Todas las células que aparecen son de axon corto. — A, tallo de pirámide grande ; B, elemento bipenachado grueso ; C, células grandes de axon corto arqueado y resuelto en largas ramas ; D, células de axon ascendente.

(1) *S. R. Cajal*: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. micrográfica*. Vol. I. 1896.

disposición de las dendritas. Como mostramos en la fig. 681 A, coloréanse muy bien en azul más ó menos intenso el tallo y penacho terminal, partes cuyo aspecto varía algo según el tiempo de acción del aire; así, cuando las piezas son fijadas media hora después de la imbibición de azul, el penacho final conservará casi enteramente su regularidad, mostrando las espinas colaterales bajo la forma de apéndices pálidos, terminados por una esfera azul oscura; mas si aquellas han permanecido una ó dos horas al aire, la impregnación resulta más completa, pero en cambio, todas las finas dendritas aparecen notablemente varicosas y despojadas de apéndices colaterales. Esta alteración *post mortem* que algunos autores, tales como Renaut han tomado como una disposición normal, pueden explicarse por la concentración en gotas de la materia cianófila del jugo protoplásmico. En ocasiones, las gotas ó varicosidades se rompen (*cianofloragia*) y la substancia, ávida del azul, impregna las inmediaciones de la dendrita. Toda gruesa varicosidad ofrece un centro claro, rodeado de un limbo cianófilo. Los referidos fenómenos, sobre probar la existencia de una membrana peridendrítica (1), nos enseñan la extraordinaria vulnerabilidad de las expansiones neuronales, y nos obligan á ser muy cautos en la interpretación fisiológica de las alteraciones ofrecidas por las células nerviosas del cerebro enfermo (anemias, envenenamientos, locuras, etc.). En cuanto al soma de las pirámides, se colorea muy rara vez por el método común de Ehrlich, apareciendo de ordinario sumamente pálido y casi invisible. Sin embargo, utilizando otra manera de impregnación (nuestra reacción *anaérea* (2), tanto el soma como las dendritas basales se impregnan, mostrando exactamente la misma morfología que el método de Golgi.

El axon tíñese mejor por el azul de metileno, mas no se le puede seguir con la comodidad que en los preparados de Golgi, porque la impregnación cesa de ordinario algo más allá del vértice del cono nervioso. Por compensación, obsérvanse muy bien el origen de las colaterales y los sitios de bifurcación, gracias al tono azul intenso adquirido por las fibras nerviosas al nivel de las estrangulaciones.

Células de axon corto. — Las zonas de medianas y grandes pirámides son algo menos ricas que la capa segunda en elementos de axon corto; sin embargo, éstos no faltan jamás en ellas, reconociéndose los tipos siguientes: *a*) célula estrellada ó fusiforme, provista de axon ascendente prolongado hasta la capa plexiforme, después de haber emitido ramas para la zona tercera y segunda; *b*) célula estrellada, voluminosa, de axon corto, ascendente, horizontal ó descendente, á menudo arciforme en su

(1) *S. R. Cojal*: Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. microgr.* Tomo II, 1897.

(2) *S. R. Cajal*: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. microgr.* Tomo I, 1896.

trayecto inicial, el cual engendra una arborización difusa de largos filamentos más ó menos horizontales, repartidos en el espesor de la zona tercera ; *c*) el tipo bipenachado, muy abundante al nivel de las pirámides medianas, con sus dos variedades fina y de volumen medio y sus arborizaciones nerviosas características ; *d*) en fin, unos robustos corpúsculos, cuyas ramas nerviosas se resuelven en nidos pericelulares. Pero de estas últimas células, comparables por más de un concepto con los elementos de cesta del cerebelo, debemos consignar algunos detalles.

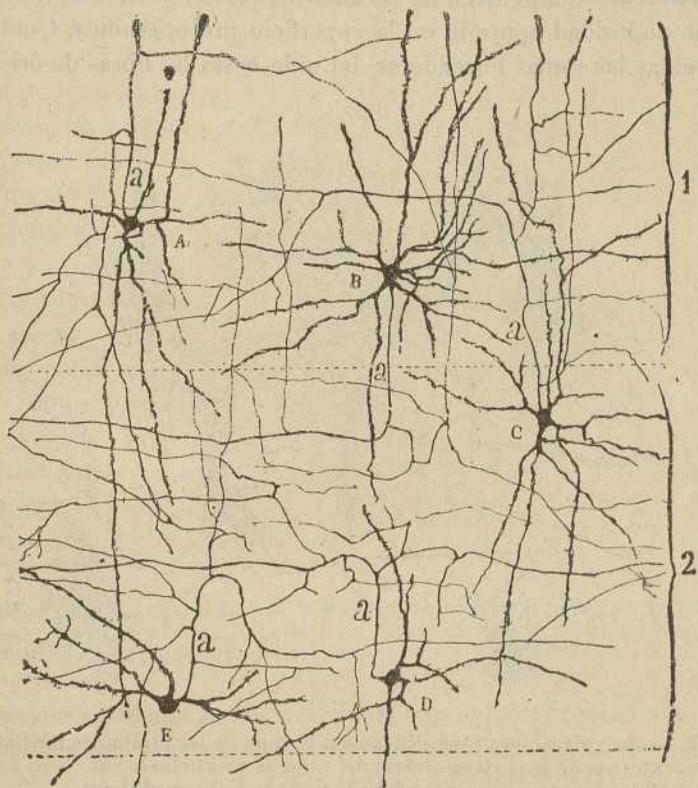


Fig. 682.—Células estrelladas de axon dividido en larguísimas ramas horizontales, probablemente generadoras de nidos terminales. — A, B, células de la formación de pirámides medianas ; C, D, E, células de la zona de pirámides gruesas externas ; *a*, axon (circunvolución frontal ascendente).

Descubiertos por nosotros primeramente en la corteza visual y después en la motriz, tales elementos residen verosímilmente en la mayoría de las provincias cerebrales del hombre, tanto en el seno de la zona tercera donde nos parecen abundar especialmente, como en la subyacente formación de los granos ó capa cuarta. Caracterízase por su forma estrellada, la delgadez y enorme longitud de sus dendritas divergentes, y sobre todo por el comportamiento del axon (figs. 682, *a* y 683, *a*). Esta ex-

pansión sigue variedad de direcciones, aunque por lo común, es ascendente ó descendente, y á no mucha distancia, á veces cerca mismo del arranque (fig. 682, E), se bifurca, resolviéndose en una porción de ramas horizontales y oblicuas de gran longitud.

Tales ramas, después de un trayecto larguísimo é intrincado, se las ve resolverse en arborizaciones pericelulares que envuelven y ciñen estrechamente el contorno del soma y origen de las gruesas dendritas. El nido propiamente dicho consta de muchas ramas que se entrecruzan complicadamente, descomponiéndose en ramitos cortos, varicosos, terminados por una nudosidad apoyada en la superficie protoplásmica. Cuando son perseguidas las ramas formadoras del nido hasta las fibras de origen, ad-

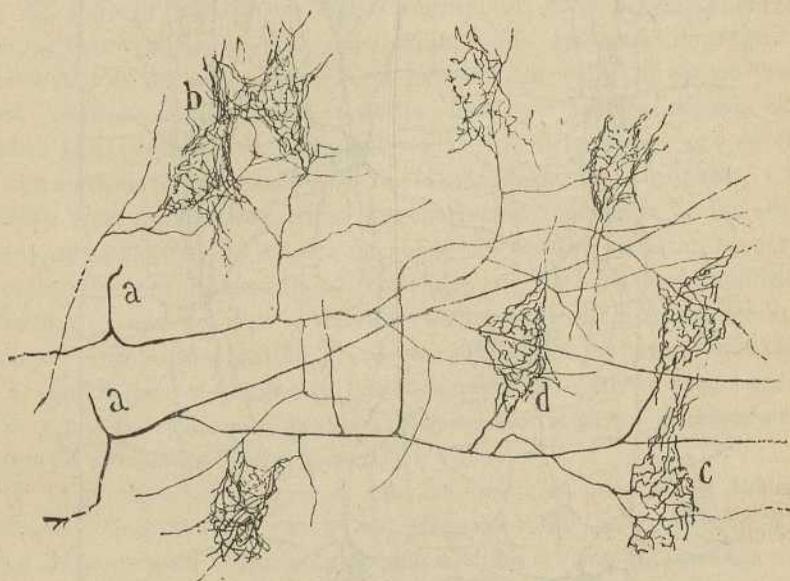


Fig. 683. — Arborizaciones pericelulares de la zona de las pirámides medianas y gigantes externas de la corteza motriz del niño de veinticinco días. — *a*, axones divididos en largas ramas horizontales; *b*, *c*, *d*, cestas pericelulares.

viértese que no provienen de una sola fibra aferente, sino de varias, cada una de las cuales provee de filamentos á varias cestas terminales. No es raro notar que una fibra abandone algunos ramúsculos á un nido y hasta que constituya la parte principal de él, para salir después y agotarse en otros plexos pericelulares (fig. 683, *c*, *b*).

No siempre es cómodo determinar los orígenes de las fibras constitutivas de un nido. En ocasiones, la impregnación de éstos se obtiene aisladamente, como aparece en la fig. 684, *c*, *b*, donde las fibras aferentes son notablemente espesas y los nidos densos y prolongados á lo largo del tallo y dendritas basilares. Surge aquí la duda de si todos los plexos peri-

celulares que el cromato de plata revela en el cerebro humano, son de la misma especie.

Es indubitable que los plexos perineuronales finos que reproducimos en la fig. 683, *a*, emanan de células de axon corto; pero bien podría suceder que los nidos robustos reconocieran otro origen, procediendo, por ejemplo, de fibras exógenas ramificadas en la corteza. Necesarias son, sobre este punto, nuevas investigaciones.

Recientemente hemos aplicado en el hombre adulto el método del nitrato de plata reducido (1), el cual tiñe en el cerebelo y médula las ces-

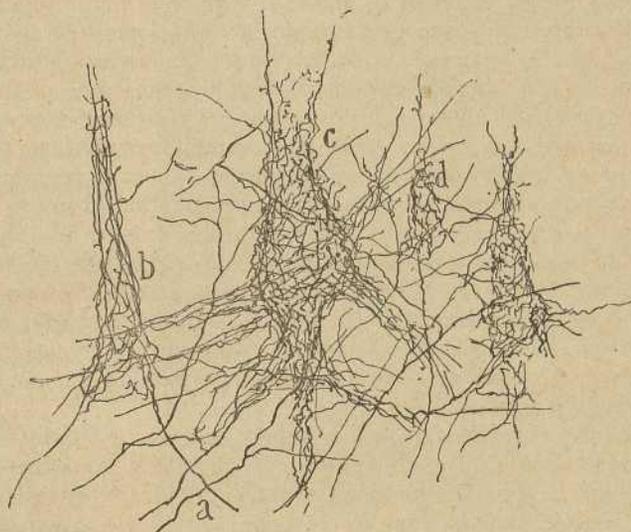


Fig. 684. — Nidos pericelulares de la zona de las células gigantes superficiales de la circunvolución frontal ascendente. — *a*, fibras aferentes; *b*, nido externo de una célula delgada; *c*, nido grande.

tas nerviosas y hemos conseguido en la región motriz preparados en donde las pirámides grandes se presentan rodeadas de ramificaciones nerviosas de color pardo obscuro. Estos ramos nerviosos pericelulares son relativamente espesos, poseen de trecho en trecho recias varicosidades y se terminan sobre el protoplasma somático y dendrítico por cabos notablemente engruesados (nuestras mazas *terminales*).

Por lo demás, los referidos nidos no se parecen nada á los que Semi Meyer (2) ha creído observar con ayuda del azul de metileno en las cé-

(1) S. R. Cajal: Un sencillo método para teñir las fibrillas interiores del protoplasma nervioso. *Archivos latinos de Biología y Medicina*, núm. 1, octubre de 1903.
— Sobre la estructura del protoplasma nervioso. *Rev. escolar de Medicina y Cirugía*, 1.º noviembre de 1903, núm. 3.

(2) Semi Meyer: Ueber die Function der protoplasm. Fortsätze de Nervenzellen. *Abhandl. d. Sachs. ges. d. Wiss.*, 1898.

— Centrale Neuritenendigungen. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd, 54, 1899.

lulas del conejo de Indias, ni á las redes superficiales descritas en las pirámides cerebrales del gato por Bethe (1) y Nissl (2). En efecto, las disposiciones dibujadas por Meyer y Bethe, así como por Turner y Hunter (3), no tienen que ver nada con las fibras nerviosas, puesto que corresponden á la red homogénea pericelular de Golgi antes descrita, desprovista, según Donaggio (4), Held (5) y Simarro (6), de naturaleza nerviosa.

Células de axon corto en los mamíferos. — La zona de las pequeñas, medianas y grandes pirámides ofrece también en el gato y perro un número considerable de elementos de axon corto, entre los que se descubren los mismos tipos, aunque algo más gruesos y morfológicamente más simplificados que en la corteza humana. Hagamos notar que el método de Ehrlich es precioso para determinar la abundancia relativa de tales elementos, pues de ordinario (método común) impregna simultánea y exclusivamente todas las células de axon corto yacentes en el paraje coloreado. Compruébase en tales preparados que las susodichas células son casi tan numerosas como las pirámides, estando repartidas con cierta regularidad en las diversas zonas cerebrales, salvo la segunda, en que suelen abundar algo más. Entre los elementos particularmente abundantes, se cuentan : los estrellados voluminosos, provistos de axon arciforme, dividido en larguísimas ramas horizontales (fig. 681, C) ; los fusiformes medianos, de axon fino ascendente ó descendente, descompuesto en arborizaciones menos extensas (fig. 681, D) ; el bipenachado, cuyo axon no se colorea suficientemente para ser estudiado (B) ; y los globulosos, ovoideos ó triangulares de axon ascendente, repartido en la zona plexiforme segunda y tercera.

Los preparados de Ehrlich nos revelan, además, dos detalles que faltan en los de Golgi. Consiste el uno en la completa presentación de las dendritas, que el azul de metileno permite seguir durante larguísimos trayectos, enseñándonos que las ascendentes llegan muy á menudo, acaso siempre, hasta la zona primera, donde complican el plexo dendrítico de ésta, concentrándose cerca de la *pia* (fig. 681, B). El segundo refiérese á la revelación del forro medular del axon, jamás demostrado hasta hoy en los corpúsculos de axon corto. Conforme mostramos en la figura 685, *a*, esta expansión, cuyo trayecto inicial apenas atrae el azul, ofrece al nivel de sus dicotomías una impregnación intensa (por excepción, palidez extrema), denunciadora de la presencia de estrangulaciones, y por tanto, de la ausencia en ellas de vaina medular. Nacidas las principales ramas, éstas palidecen sucesivamente, desapareciendo á corta distancia los trozos hipereromáticos, desaparición indicadora de que las últimas ramificaciones de la arborización nerviosa carecen de mielina.

(1) *Bethe*: Ueber die Primitivfibrillen in der Ganglienzellen von Menschen und anderen Wirbelthieren. *Morphol. Arbeit. v. Schwalbe*, Bd. 8, Heft. I, 1898.

(2) *F. Nissl*: Nervenzellen und graue Substanz. *Münchener medicinischen Wochenschrift.*, n° 31, 32 u 33, 1898.

(3) *W. Aldrew Turner and W. Hunter*: On a Form of Nerve Termination in the central Nervous System. & *Brain*, 1899.

(4) *Donaggio*: *Riv. sperimentale di Freniatria*, vol. 24, 1898-1899.

(5) *Held*: Ueber den Bau der grauen und weissen Substanz. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1902.

(6) *Simarro*: Nuevo método histológico de impregnación por las sales fotográficas de plata. *Rev. trim. microg.*, tomo V, 1900.

Capa de las células pequeñas estrelladas y piramidales. — Diferenciada por Meynert y denominada comúnmente *zona de los granos*, muéstrase este estrato en la mayor parte de la corteza humana, donde adquiere enorme desarrollo por comparación con la correspondiente de los animales girenocéfalos.

Para orientarse tocante á la cuantía, número y forma de los corpúsculos de la misma, conviene empezar por el estudio de los preparados de Nissl, en los cuales distínguense ya tres clases de células: piramidales voluminosas y medianas, escasas en número y completamente iguales á las yacentes en las zonas limítrofes (figura 686); células también bastante raras, de figura triangular, estrelladas, ovoideas ó semilunares, de grueso tamaño y provistas de protoplasma abundante y pobre en granos cromáticos (fig. 686, *c, d*); y, finalmente, multitud de corpúsculos menudos, apretados, dispuestos frecuentemente en series verticales

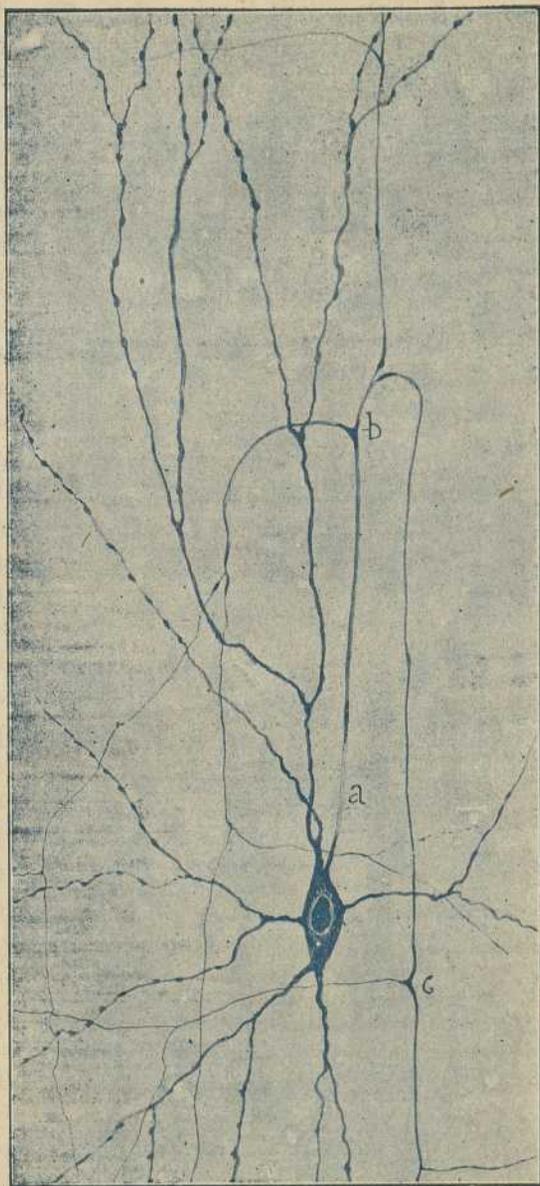


Fig. 685. — Célula grande de axon corto de la capa de pirámides medianas del gato adulto (método de Ehrlich). — *a*, axon pálido; *b*, porción coloreada en azul intenso, correspondiente á una estrangulación medular; *c*, otra estrangulación.

(*granos de los autores*), de los cuales unos afectan figura piramidal (figura 686, *b*), en tanto que otros exhiben contorno poligonal y gran palidez protoplásmica (figura 686 *a*).

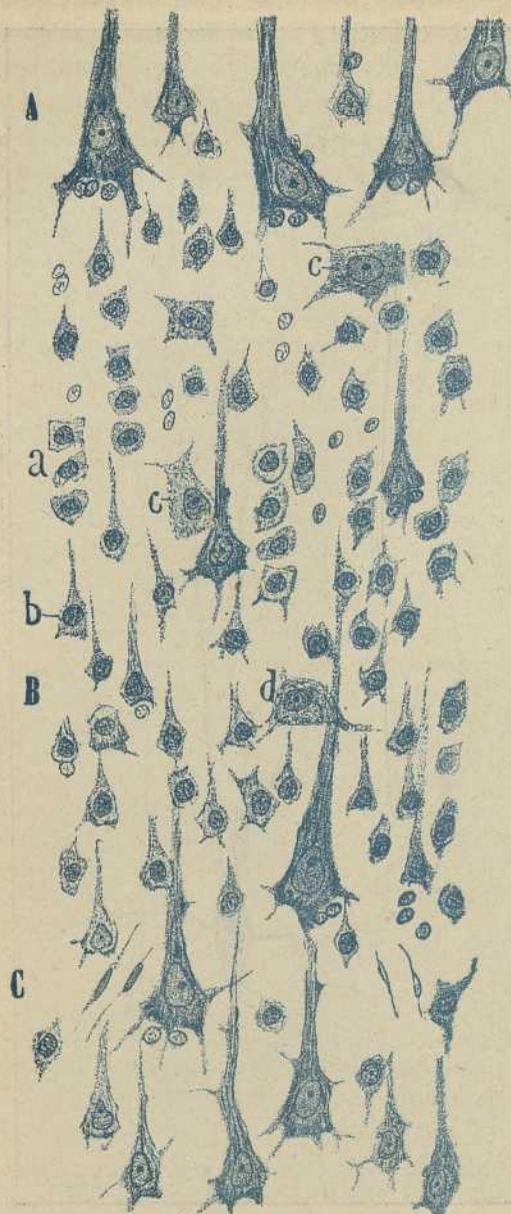


Fig. 686.—Zona de los granos de la porción media de la circunvolución parietal ascendente del hombre adulto. (Método de Nissl). Obj. 1,30, Zeiss. — A, hilera inferior de las gruesas pirámides superficiales; B, zona de los granos; C, zona quinta ó de las pirámides gruesas profundas; *a*, granos pequeños poligonales; *b*, pirámide diminuta; *c*, *d*, células estrelladas gruesas.

otros exhiben contorno poligonal y gran palidez protoplásmica (figura 686 *a*).

Sobre la disposición de las expansiones de todos estos tipos celulares, el método de Nissl nada nos enseña; para completar nuestro conocimiento de los mismos, hay que recurrir al método de Golgi, aplicado en el cerebro del niño de quince á treinta días. En las preparaciones bien impregnadas se confirma que la zona quinta alberga, en efecto, varias especies celulares, que podemos agrupar en dos categorías generales: 1.^a, células de cilindro-eje largo; 2.^a, células de cilindro-eje corto.

Células de cilindro-eje largo. — *a*) Pirámides pequeñas. — Tales elementos, que fueron ya mencionados por diversos autores, especialmente por Kölliker, poseen un soma diminuto que emite tres, cuatro ó más dendritas basales finas, ramificadas á no mucha distancia dentro de los límites de la zona quin-

ta ; de lo alto procede un tallo delgado, el cual, después de suministrar para esta zona alguna rama colateral, sube casi recto á la zona plexiforme, donde se divide en un corto número de finas dendritas, apenas espinosas. En cuanto al axon, que Kölliker no parece haber visto, emerge de la base del soma, desciende verticalmente cruzando las capas sexta y séptima, y llega muy verosímilmente hasta la substancia blanca, continuándose con un tubo medular fino. Nosotros no lo hemos podido seguir nunca, á causa de su longitud y delicadeza, más que hasta por debajo de la zona de las células gigantes profundas.

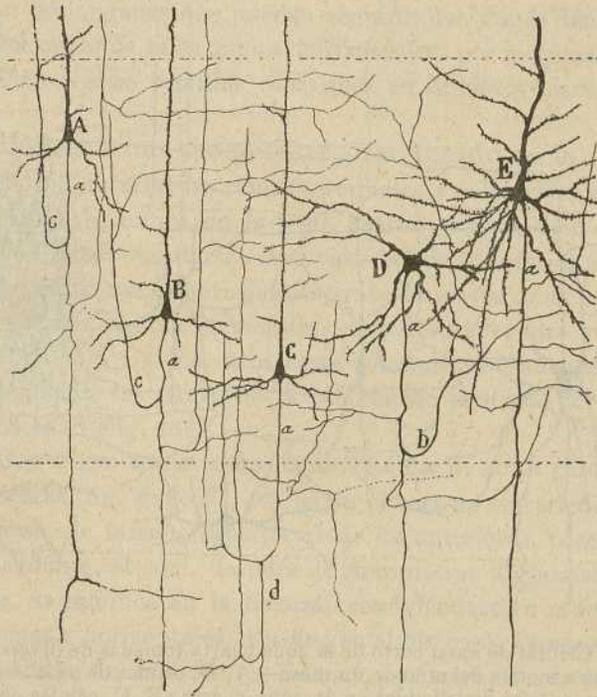


Fig. 687.—Células de axon largo de la zona cuarta tomadas de diversos parajes de la esfera motriz humana. — A, B, C, pirámides pequeñas; D, célula estrellada de axon largo; E, pirámide gruesa ordinaria; a, axon; b, c, colaterales gruesas recurrentes.

Lo más interesante de estas células es la disposición de sus colaterales nerviosas. En número de dos, tres ó cuatro, proceden tales ramas del trayecto superior del axon, y algunas de ellas, después de describir un arco de concavidad superior, se remontan á lo alto de la zona quinta y pasan quizá más allá; acaso alcancen á la capa primera; de todos modos, la delicadeza de su espesor y la gran complicación de los plexos nerviosos superpuestos, nos ha vedado perseguirlas completamente. En algunas células, como se veía en A, B, fig. 687, la primera colateral es tan ro-

busta que pudiera estimarse como la verdadera continuación del axon, resultando ser la fibra vertical descendente destinada á la substancia blanca una verdadera colateral. En fin, no faltan células que engendran varios arcos nerviosos, de los cuales parten tres ó más colaterales recurrentes. En tales corpúsculos, la fibra destinada á la substancia blanca, semeja á veces una colateral fina brotada de la convexidad de un arco (figura 687, C). Todas las referidas colaterales, salvo las ramas ascen-

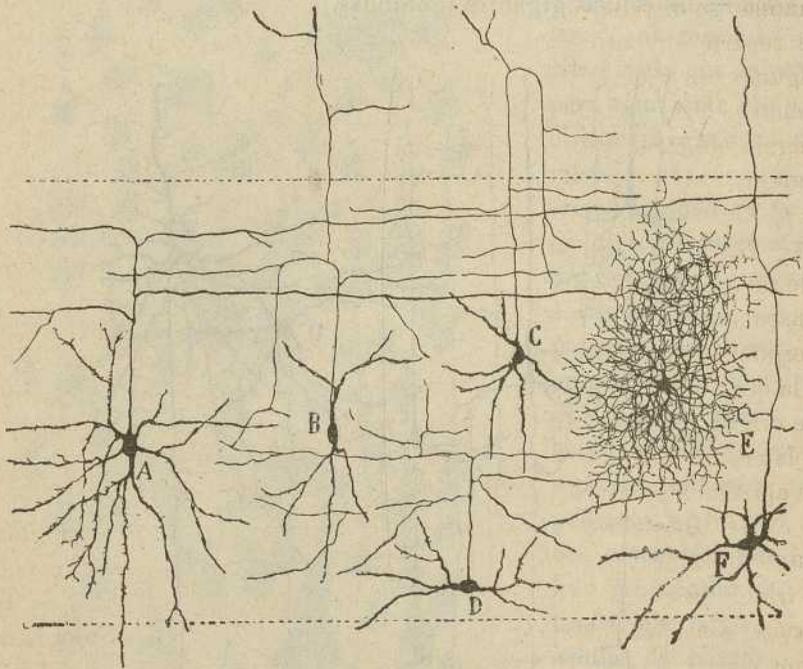


Fig. 688. — Células de axon corto de la zona cuarta tomadas de diversas localidades de la corteza motriz del niño de un mes. — A, D, células de axon ascendente, con ramas horizontales distribuidas en la zona cuarta; B, C, células cuyo axon arco-forme daba ramas para la capa tercera; E, células cuyo axon subía hasta la zona plexiforme.

dentes, se distribuyen en el espesor de esta zona, así como en el piso superior de la inmediata, complicando el plexo nervioso que rodea las grandes pirámides profundas.

b) *Gruesas y medianas pirámides de tipo común.*—Semejantes elementos, cuyo número varía mucho según los territorios cerebrales explorados, no faltan nunca en la zona cuarta, coincidiendo completamente en propiedades morfológicas con las pirámides grandes de la capa precedente. Una pirámide de esta especie reproducimos en la fig. 687, E.

Células de axon corto. — Son mucho más numerosas que las de axon largo, constituyendo en muchas provincias corticales una formación tan

espesa é importante, que no sería impropio designar con su nombre al estrato cerebral en que residen. Corresponden á varios tipos, algunos de los cuales han sido ya descritos en la zona segunda.

He aquí los más comunes :

a) Células estrelladas ó fusiformes de axon ascendente dividido en largas ramas horizontales. — Como se ve en la figura 688, A, D, estas neuronas habitan en planos diversos de la zona cuarta afectando diferentes tamaños. Sus dendritas, divergentes y poco espinosas, se distribuyen en el espesor mismo de la citada zona, y el axon se reparte en larguísimas ramas horizontales, colaterales y terminales, algunas tan prolongadas que pueden seguirse dos y más décimas de milímetro. Del curso de tales ramas horizontales, por lo común brotan en ángulo oblicuo varias ramillas repartidas en distintos pisos de la capa quinta.

b) Células de axon ascendente distribuído en la zona cuarta. — En el tipo anterior las ramas terminales y colaterales del cilindro-eje no parecen salir nunca de la zona cuarta, pero en esta especie corpuscular, que puede reputarse como variedad de la anterior, el axon, sin perjuicio de emitir ramas horizontales, sube al través de la capa tercera, á la que abandona algunas colaterales, para descender otra vez á la zona de origen (fig. 688, C). En otros casos el ramito ascendente resulta ser colateral de una de las ramas de la bifurcación terminal del axon como se apreciaba en B (fig. 688).

c) Células cuyo axon remóntase hasta la zona plexiforme y capa segunda (fig. 688, F). — Ciertos elementos estrellados, ovoideos ó triangulares, de tamaño superior al de los anteriores, poseen un axon grueso ascendente, el cual, después de suministrar alguna rama para la zona cuarta, se ramifica en la tercera, resolviéndose en multitud de ramillas oblicuas y horizontales. En fin, en algún caso, hemos sorprendido también el arribo del cilindro-eje á la zona primera, donde se comportaba como los axones de Martinotti. Células semejantes existen asimismo en las capas segunda y tercera ; pero no siempre cabe sorprender, á causa del larguísimo trayecto, la llegada de la expansión funcional á la zona primera.

En suma ; aunque nuestras investigaciones no son sobre este punto suficientes, nos inclinamos á admitir en la zona cuarta diversas especies de corpúsculos de axon ascendente distribuído en diferentes alturas, los cuales podrían tomar el nombre de la zona en que preferentemente se arboriza la expansión nerviosa. Habría, pues, corpúsculos de axon ascendente destinado á la zona primera, otros con esta expansión repartida en la segunda, otros en la tercera, etc. Apresurémonos, empero, á consignar, que en casi todos estos elementos la ramificación nerviosa comprende varios estratos.

d) Células diminutas ó aracniformes.—Se las halla en todos los planos de la zona cuarta, no faltando tampoco en las limítrofes. En la figura 688, E, reproducimos una de ellas, en donde el axon se resolvía en un finísimo plexo nervioso ascendente.

e) Células bipenachadas de axon resuelto en manojitos ó hebras verticales —Son en un todo semejantes á las homónimas de las capas superiores, por lo que no haremos de ellas descripción particular.

De todo lo expuesto, resulta que la zona cuarta ó de los granos, es un lugar intermedio de la corteza donde se concentran las células de axon corto ó de asociación intracortical. Aun las pequeñas pirámides de esta capa ostentan, por la cantidad y robustez de las colaterales nerviosas recurrentes, un sello muy significativo de células de asociación á cortas y regulares distancias.

Capa quinta ó de las pirámides grandes profundas. — En diversas provincias cerebrales, particularmente en las circunvoluciones llamadas de asociación, en las visuales, acústicas y motoras (circunvolución parietal ascendente), se observan una ó varias hileras discontinuas de robustas pirámides que parecen haberse dislocado de la zona tercera, emigrando á través de los granos hasta las fronteras de la capa de pirámides medianas profundas. En el paraje en que se reúnen, de muy desigual amplitud en una misma circunvolución, habitan tres categorías neuronales: pirámides colosales ó células de Betz, pirámides de talla mediana y numerosos corpúsculos de axon corto.

a) Pirámides grandes.—Recónocense fácilmente en los preparados de Nissl, por su riqueza en husos cromáticos, forma alargada verticalmente del soma (al revés de las pirámides de la zona tercera que son anchas) y robustez de las dendritas basilares.

Aun más que por la talla, caracterízanse en los preparados de Golgi dichas células por la abundancia y longitud enorme de las dendritas basilares, que cubren ramificándose una gran área de la zona quinta y subyacente. El tallo, á menudo bifurcado no lejos de su origen, esparce por la zona plexiforme un amplio y laxo penacho, el más extenso de todas las pirámides.

La dimensión del soma, así como la longitud de las dendritas basilares, varían con la edad, según puede verse comparando las figuras que reproducen respectivamente las células de Betz del cerebro del niño (fig. 689) y del hombre. En este último algunas de tales dendritas recorren un espacio de más de un milímetro (fig. 690).

En cuanto al axon, es robusto y emite varias colaterales (de 4 á 8 ó más), unas nacidas y ramificadas en la zona quinta, entre las pirámides congéneres, otras emanadas y distribuidas en la zona sexta, donde residen las pirámides de mediano volumen. El paradero final de la expansión

nerviosa es la substancia blanca, á donde la hemos visto llegar tanto en los cerebros de fetos del séptimo al noveno mes, como en el niño recién nacido.

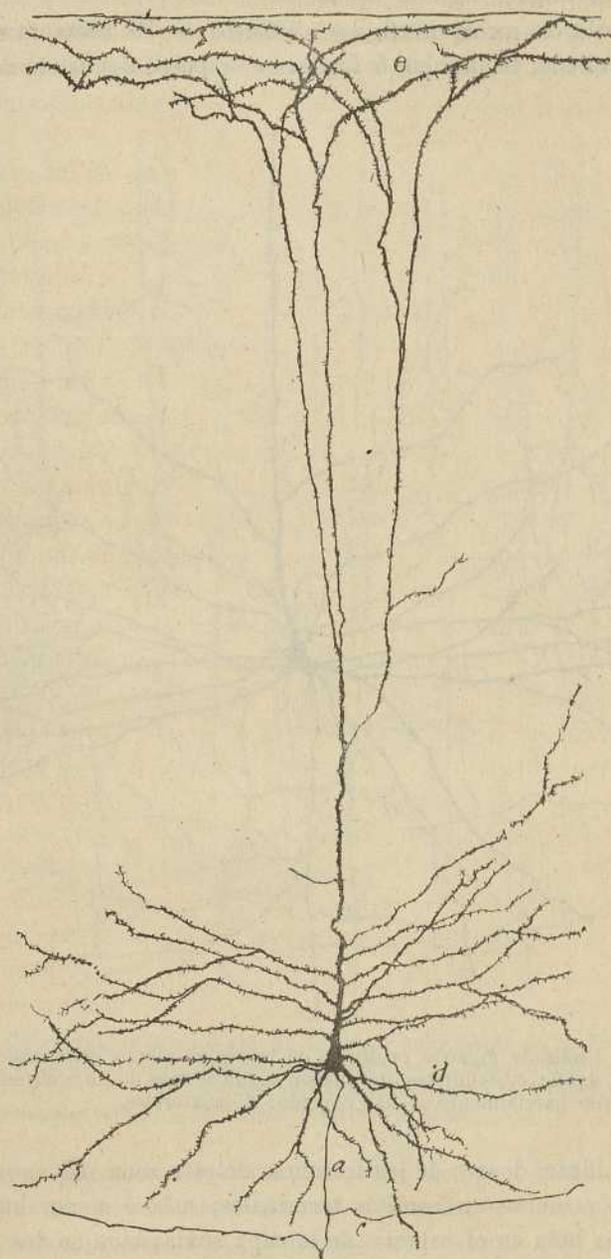


Fig. 689.—Pirámide gigante profunda de la circunvolución parietal ascendente del niño de treinta días.—*a*, axon ; *c*, colaterales ; *d*, dendritas basilares largas ; *e*, penacho terminal.

b) Pirámides medianas. — Salvo el tamaño, poseen las mismas propiedades que las anteriores.

Células de axon corto. — Afectan talla y figura variables, por lo cual es preciso distinguir algunos tipos:

a) *Célula de axon corto ascendente.* — Es bastante común, de figura estrellada, triangular ó fusiforme, y posee dendritas divergentes

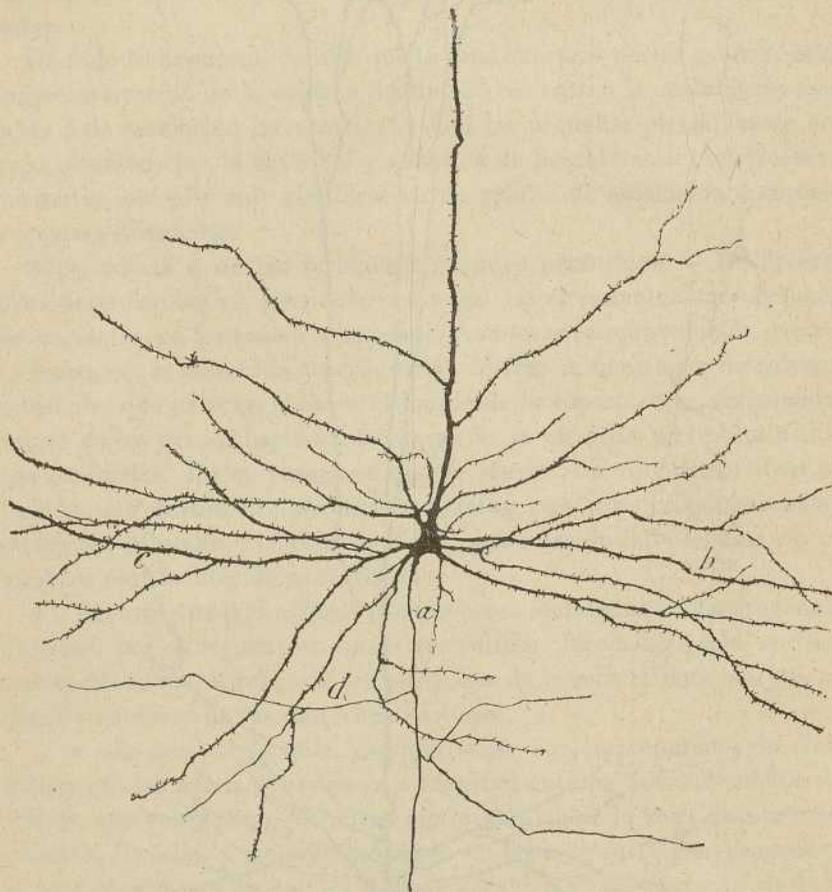


Fig. 690. — Pirámide gigante profunda de la región motriz del hombre de treinta años. — *a*, axon; *c*, dendritas que fueron seguidas más de un milímetro, y que en la figura sólo parcialmente se han copiado; *d*, colaterales.

que se ramifican dentro de las fronteras de esta zona. El axon es ascendente y se resuelve en ramitas terminales, más ó menos horizontales, distribuídas bien en el espesor de la capa sexta, bien en los planos inferiores de la quinta.

b) *Células fusiformes ó estrelladas de axon ascendente larguísimo, extendido acaso en la zona primera.*

c) Células aracniformes y bipenachadas, ya descritas en la zona segunda.

Zona sexta ó de las pirámides medianas y corpúsculos triangulares. — Esta zona, que corresponde á la cuarta ó de las células polimorfas de los mamíferos y á la de células fusiformes de Meynert en la corteza humana, se presenta más ó menos extensa, según las circunvoluciones es-

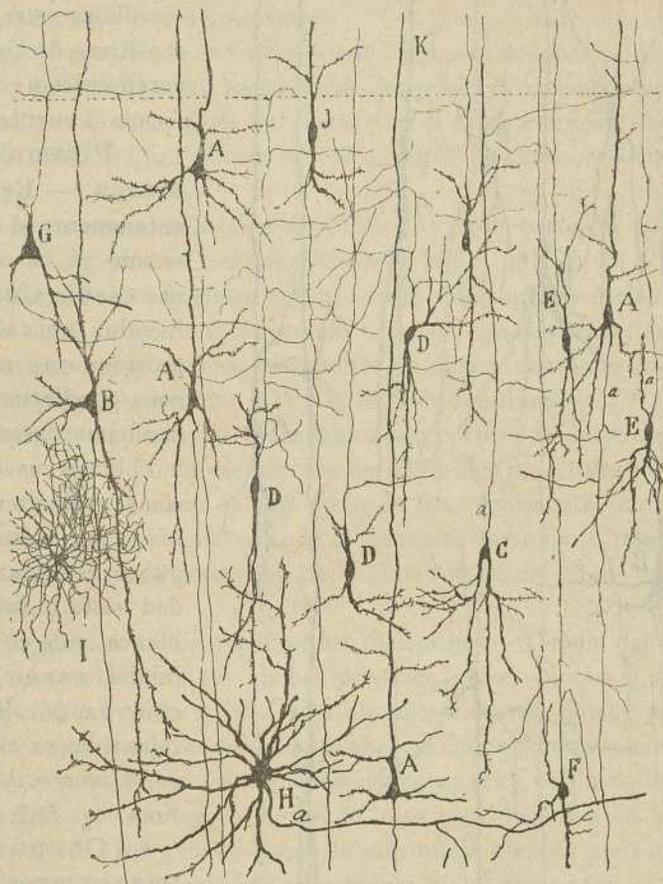


Fig. 691. — Células de la zona sexta de la parte culminante de la circunvolución parietal ascendente. Niño de un mes.—A, pirámide de tamaño mediano; B, células triangulares; C, D, F, G, células de axon ascendente; H, gruesa célula estrellada de axon transversal; I, célula aracniforme; a, axon.

tudiadas. En algunas de ellas se muestra casi siempre, sobre todo al nivel de las partes convexas, dividida en dos substratos reconocibles por la diversa extensión de los plexos nerviosos intercalares. En cambio, en otras circunvoluciones se presenta como una construcción casi homogénea, autorizándonos para considerarla como una unidad de estratificación.

Los más comunes elementos de estas zonas aparecen en las figs. 691 y 692, y son, entre los elementos de axon largo: a) pirámides medianas; b) células triangulares y piramidales invertidas; c) células fusiformes.

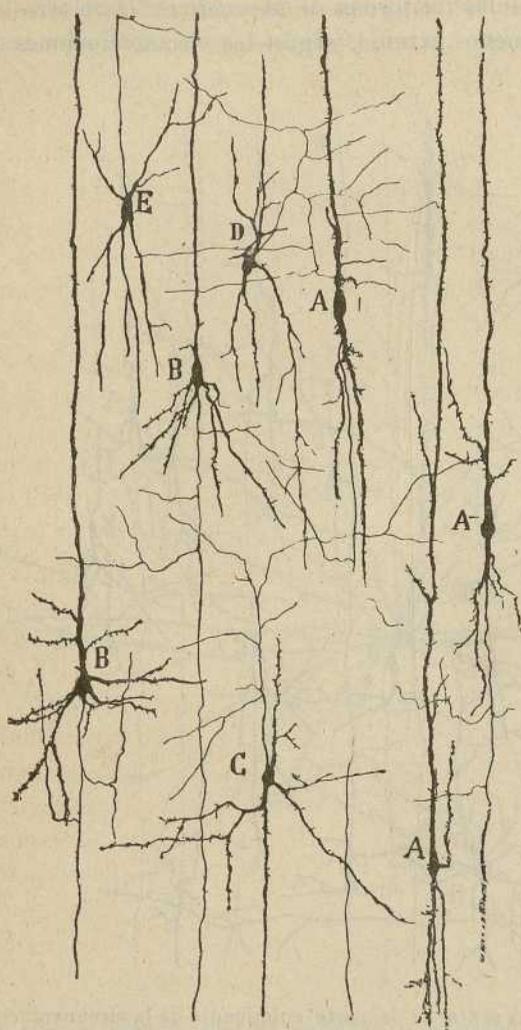


Fig. 692 — Célula de la porción media de la séptima capa. — A, células fusiformes; B, pirámides propiamente dichas; C, D, células de axon corto; E, célula de axon ascendente para las zonas altas de la corteza.

Entre las de axon corto figuran: d) elementos fusiformes y triangulares de axon ascendente; e) células estrelladas ó sensitivas de Golgi; f) corpúsculos neurogliiformes ó enanos, etc.

a) Pirámides medianas. — Recuerdan enteramente el tipo reseñado ya en otras capas cerebrales, exhibiendo: un tallo larguísimo que asalta la zona plexiforme, varias dendritas descendentes y oblicuas nacidas del soma, y, finalmente, un axon que puede perseguirse con gran facilidad hasta la substancia blanca, y de cuyo curso inicial nacen cuatro, cinco ó más colaterales, repartidas en el espesor de la zona sexta y séptima (fig. 691, A).

b) Corpúsculos triangulares. — Como los precedentes, poseen un tallo radial prolongado hasta la zona primera, pero se separan de las pirámides genuínas en dos rasgos importantes:

en poseer, en vez de penacho inferior de dendritas, un largo tallo descendente, que se ramifica muy abajo, en el espesor de la zona séptima, y en exhibir un brazo grueso, corto, lateral, rápidamente descompuesto en un grupo de expansiones protoplásmicas (fig. 691, B).

El axon es descendente, y, como el de las pirámides, ingresa en la substancia blanca.

c) Células fusiformes (fig. 691, J).— En vez de los tipos piramidal y triangular, la célula de axon largo adopta alguna vez la figura en huso, con dos largas dendritas radiales: ascendente, destinada á la zona primera, y descendente, no muy larga, y generadora de un penacho de dendritas. También el axon se incorpora á la substancia blanca, después de suministrar dos ó tres colaterales.

Células de axon corto.—Corresponden á tres variedades principales, á saber: *a*) células de axon ascendente, destinado á las zonas superpuestas; *b*) células de axon corto arborizado en el espesor mismo de la zona sexta (fig. 691, D); *c*) células aracniformes ó de axon cortísimo (figura 691, I).

Entre todas estas variedades de células de axon corto, la que parece dominar es la primera. Como se aprecia en la fig. 691, E, C, F, G, yacen estas neuronas en distintos planos de esta zona, aunque suelen preferir lo alto de ella; su forma es á menudo en huso, con dos tallos, ascendente y descendente, prontamente resueltos en ramas terminales; no es rara tampoco la forma triangular (G) y la esférica semilunar (C, F). En algunos casos las expansiones ascendentes son cortas y la dendrita inferior larguísima, lo que les da ese aspecto de pirámides invertidas ya reconocido por Golgi. El axon es fino, procede frecuentemente, en armonía con la ley de ahorro de materia, de la dendrita ascendente, emite algunas colaterales para la zona séptima, y, finalmente, se pierde en las superpuestas.

Zona séptima ó de los corpúsculos fusiformes.—Debajo del acúmulo celular representado por los elementos precedentes, comienza una zona muy larga en la región axial de las circunvoluciones, mucho más corta en las porciones laterales de éstas, y abreviadísima, ó enteramente confundida con la sexta, en las porciones cóncavas. Los corpúsculos de este estrato afectan en su mayoría figura de huso y se disponen en series radiales, apartadas por gruesos haces de substancia blanca; pero obsérvanse también tal cual corpúsculo triangular, y aun piramidal, provisto de larguísimas dendritas polares. En los preparados de Nissl no es raro sorprender en torno del soma de estos elementos dos ó más núcleos neuróglícos.

En la fig. 692 hemos reproducido las células más abundantes de la zona séptima de la circunvolución parietal ascendente del niño de un mes. Obsérvanse: *a*) células fusiformes provistas: de una larga expansión radial, prolongada verosímilmente hasta la zona primera, de un tallo descendente á veces muy largo y dividido en ángulos agudos, y, en fin, de un axon descendente, del cual brotan algunas colaterales iniciales, á menudo recurrentes (fig. 692, A); *b*) células piramidales genuínas entera-

mente iguales á las de la zona precedente (fig. 692, B); *c*) células estrelladas, fusiformes ó triangulares, de axon corto ascendente, el cual se ramifica unas veces en la inmediación del corpúsculo de origen (figura 692, D), otras en plano más superior (C), otras, en fin, en zonas muy altas, que no hemos podido determinar (E).

Es verosímil que algunos de estos largos axones ascendentes correspondan á fibras de Martinotti, pues en el conejo y ratón, donde es más fácil perseguir el curso de las fibras nerviosas, la zona más profunda ó de las células polimorfos encierra constantemente corpúsculos fusiformes ó estrellados, cuyo cilindro eje se remonta hasta la zona primera.

Las pirámides de las capas profundas (fusiformes, triangulares, etcétera), ¿envían á la primera ó plexiforme un penacho terminal? Golgi creyó notar que el tallo de las pirámides del tercio profundo de la corteza no alcanzaba jamás la capa primera, muriendo en regiones relativamente inferiores de aquélla, y á semejante dictámen nos habíamos inclinado nosotros, Retzius y Kölliker. Y con todo eso, el estudio atento de excelentes preparaciones del cerebro del gato de quince días y de la corteza visual del niño, correspondiente á partes delgadas ó cóncavas de las circunvoluciones (1), nos ha persuadido de que toda pirámide ó corpúsculo de axon largo (fusiformes, triangulares, pirámides pequeñas profundas, etc.), está representado en la zona primera por una ó varias dendritas ramificadas. La sola diferencia entre los elementos piramidales de la zona segunda, tercera, cuarta y quinta y los de la sexta y séptima, estriba en la extensión del penacho periférico, es decir, que mientras aquéllos engendran un surtidor de dendritas robustas y espinosas, éstos se concretan á unas pocas ramas delgadas y varicosas, y aun á un sólo apéndice fino que cruza más ó menos oblicuamente la zona plexiforme.

Sin temor de equivocarnos, podemos, pues, formular estas dos reglas, comprobadas tanto en el hombre como en los animales: 1.^a Toda pirámide ó célula de axon largo provista de tallo radial, habite donde quiera, envía á la zona primera un penacho de dendritas ó una ramificación protoplásmica. 2.^a En su inmensa mayoría, las células de axon corto, aunque estén provistas de prolongación protoplásmica radial, no tienen representación dendrítica en la capa plexiforme.

FIBRAS Y PLEXOS NERVIOSOS DE LA CORTEZA CEREBRAL.— Cuando se examina un corte de una circunvolución humana, coloreado por el método de Weigert-Pal, la substancia gris aparece cruzada por infinidad de fibras meduladas, dispuestas unas en haces verticales, ordenadas las más en plexos horizontales. Tanto los haces radiados, como los plexos paralelos, han sido perfectamente vistos y descritos por muchos autores, singularmente por Kaes, Vulpius, Edinger, Obersteiner, Botazzi, Kölliker, etc.

Para proceder con orden en la exposición de las fibras nerviosas de la substancia gris, conviene dividir las, desde luego, en dos categorías:

(1) *S. Ramón Cajal*: Estructura de la corteza visual. *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, 1899.

fibras *endógenas*, es decir, nacidas en células autóctonas del paraje cortical examinado; y fibras *exógenas*, ó sea las emanadas de otros focos nerviosos y terminadas libremente en la substancia gris de la corteza motriz.

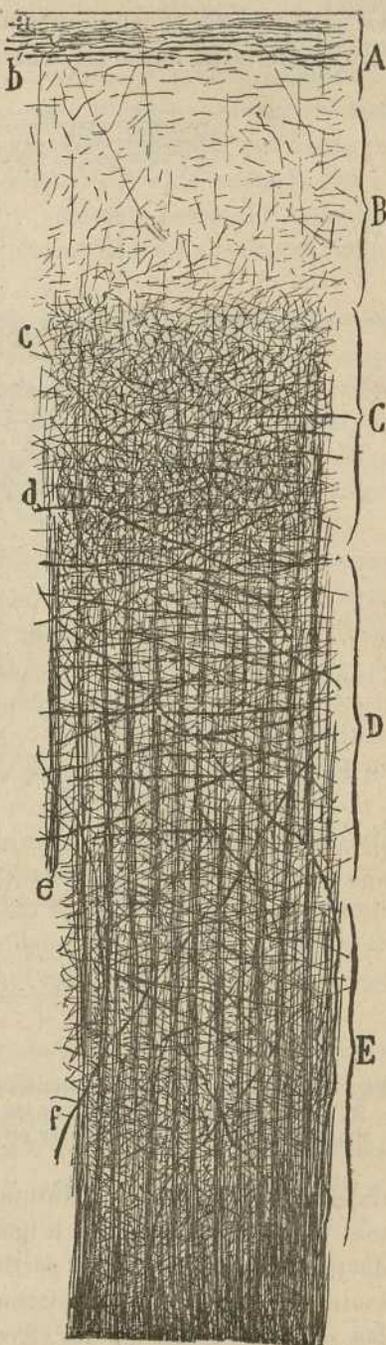
Fibras exógenas.—*a) Sensitivas y sensoriales.*—En nuestro trabajo sobre la corteza cerebral de los pequeños mamíferos (1), señalamos la existencia de unos tubos robustos llegados de la substancia blanca, los cuales, penetrando según direcciones variadas en la gris, y trazando en su camino ascendente grandes revueltas, se terminan á favor de una arborización libre de enorme extensión, emplazada de preferencia en la mitad superficial de la corteza.

Tocante al origen de tan singulares fibras, no nos pronunciamos por entonces resueltamente; pero Kölliker (2), que confirmó la existencia de las mismas en la rata, conejo, gato y perro (*fibras de S. Ramón* de este autor), y que las vió descender hasta el cuerpo estriado, las supone de naturaleza

(1) *S. Ramón Cajal*: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, Junio, 1891.

(2) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre des Menschen. 6 Aufl., Bd. II, 1896, pág. 666.

Fig. 693.—Corte de una circunvolución motriz del hombre adulto (método de Weigert-Pal).—A, zona plexiforme ó de las fibras tangenciales; B, capa de pequeñas pirámides; C, porción externa del plexo sensitivo ó estria de Gennari; D, plexo medio; E, plexo profundo; *a*, limbo submeningeo exento de tubos medulados; *b*, fibras tangenciales; *c*, plexo fino para las pirámides medianas; *d*, fibras horizontales; *e*, haces radiados; *f*, fibras sensitivas oblicuas.



sensitiva. Habiendo vuelto á examinar las preparaciones que nos sirvieron para nuestros primeros trabajos sobre la corteza del ratón, rata y conejo, nos hemos cerciorado de qué en efecto, conforme afirma Kölliker, las fibras centrípetas citadas provienen de la corona radiante, y, por consiguiente, es muy probable que representen conductores sensitivos ó sensoriales, cuyos elementos de origen residen en los focos senso-

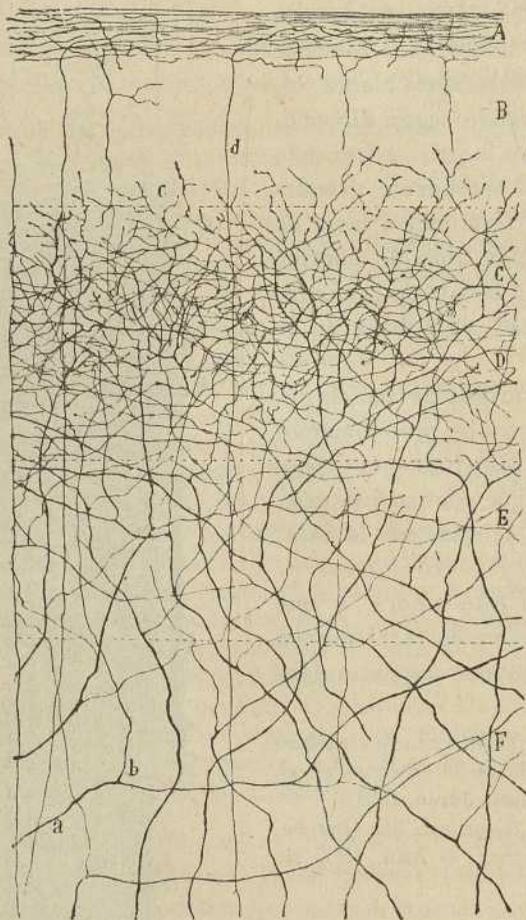


Fig. 694.—Fibras nerviosas aferentes ó centrípetas de la corteza cerebral del gato.— A, capa plexiforme ; B, zona de las pequeñas pirámides ; C y D, zona de las medianas pirámides ; E, zona de las pirámides grandes ; a, tallo de una fibra aferente.

riales del tálamo óptico. Naturalmente, cada esfera sensorial de la corteza presenta, respecto del origen y modo de terminación de dichos conductores talamo-corticales, particularidades específicas de que más adelante trataremos. Aquí limitaremos á consignar: que los referidos tubos son más espesos que los eferentes de la substancia gris ; que suelen

bifurcarse en las zonas corticales inferiores, y que las ramas resultantes, cuyo curso es más ó menos oblicuo hacia la superficie, engendran, á favor de sucesivas ramificaciones, un plexo terminal tupidísimo extendido horizontalmente por el nivel de los estratos corticales centrales, y de modo preferente por la llamada *zona de los granos ó de las pequeñas pirámides profundas* (fig. 694, C, D).

b) *Fibras de asociación homolateral*.—Puesto que existen asociaciones dinámicas entre las diversas esferas corticales, debemos suponer que cada circunvolución recibe conductores nacidos en pirámides residentes en provincias apartadas del mismo hemisferio. Pero este supuesto que representa un postulado de la fisiología y anatomía patológica humanas, no ha recibido en el hombre confirmación mediante los métodos anatómicos directos (método de Golgi, etc.).

En cambio, en el conejo y sobre todo en el ratón, hemos observado muchas veces que de los fascículos de asociación intercortical, por ejemplo, del *haz arqueado y cíngulo* (vías antero posteriores de la corteza próxima á la cisura interhemisférica), proceden con frecuencia ramas terminales, las cuales ascienden á la sustancia gris y se terminan, mediante arborizaciones libres, en toda la corteza y de preferencia en la zona plexiforme).

c) *Colaterales de la sustancia blanca*.—Por analogía con lo que ocurre en la sustancia blanca de la médula, bulbo y protuberancia, parece verosímil que la del cerebro presente también ramas colaterales, cuya distribución tendría lugar en la sustancia gris superpuesta. Tal ocurre, positivamente, en el cerebro de los pequeños mamíferos, donde todos los haces de asociación exhiben, aunque en corto número, fibrillas colaterales. Estas son señaladamente visibles en la sustancia blanca del *fascículo arqueado, cíngulo, nervios de Lancisio, corteza blanca del asta de Ammon y arranque del fornix, vías de proyección de la corteza olfativa frontal y esfenoidal*, etc. Todas estas ramas suben á través de la sustancia gris, ramificándose en su camino, y abordan la zona plexiforme donde engendran, como las fibras terminales de asociación, extensos plexos nerviosos tangenciales en contacto con los penachos de las pirámides (fig. 695, a, c, d).

En el cerebro humano y particularmente en la sustancia blanca de las circunvoluciones, las colaterales son poco numerosas, y de las que existen es imposible decidir si pertenecen á fibras de asociación, á fibras exógenas, á fibras sensitivas terminales ó á los axones de las pirámides yacentes en la corteza superpuesta. Sin embargo, nuestra impresión personal, sugerida sobre todo por el estudio de la corteza de los roedores, es que la mayoría de las colaterales brotadas de la sustancia blanca, proceden de fibras de asociación.

d) *Fibras callosas*.—El cerebro del hombre y de los mamíferos posee

un caudaloso sistema de fibras comisurales que puede compararse con el sistema de igual nombre de la médula espinal. Tres tramos comprende esta importante formación: el *cuerpo calloso* propiamente dicho, que enlaza transversalmente la corteza de la región superior de ambos hemisferios (lóbulo frontal, parietal y occipital); la *comisura anterior*, que junta la corteza cerebral olfativa sensorial (corteza de sensación); y el *psalterio* ó *comisura interamónica*, que reúne las esferas olfativas de asociación (asta de Ammon y territorios subordinados).

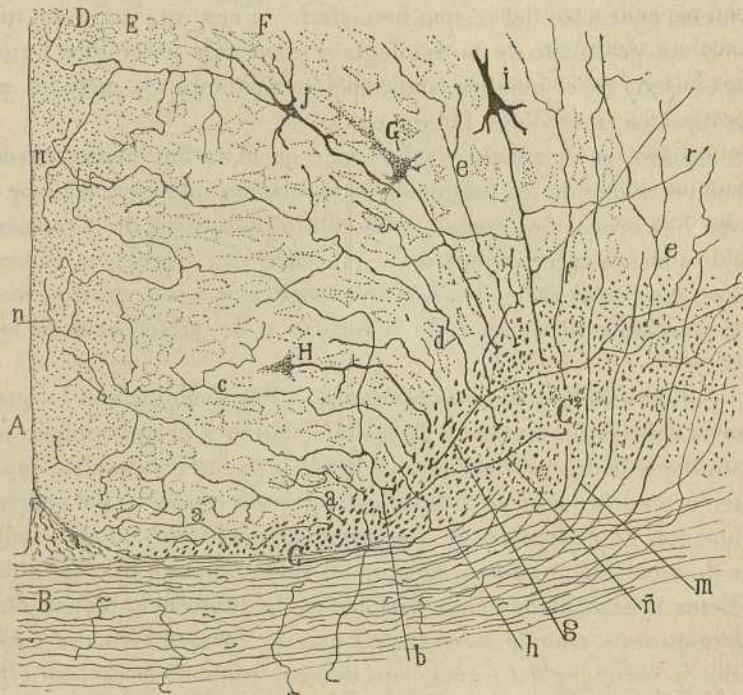


Fig. 695. — Corte transversal de la corteza interhemisférica ó fisural del ratón. — A, superficie cerebral; B, cuerpo calloso; C, capa plexiforme; E, capa de las pequeñas pirámides; F, capa de las medianas pirámides; G, pirámides gigantes; a, c, d, e, colaterales nacidas de la substancia blanca; m, fibra callosa eferente; h, bifurcación de una fibra callosa aferente.

Nuestros estudios ya antiguos sobre el cuerpo calloso de los pequeños mamíferos, así como los efectuados en estos últimos años en las comisuras de la corteza olfativa de sensación y asociación, nos han conducido á admitir dos órdenes de conductores comisurales: *axones directos*, provenientes, por lo común, de pirámides medianas y pequeñas del opuesto lado; y *fibras colaterales* nacidas del curso de axones de asociación ó de proyección, continuados á su vez con pirámides voluminosas contralaterales. Todas estas fibras, caracterizadas por su gran delgadez, descienden

primeramente á la substancia blanca, entrecruzándose con tubos de diversa significación, aproxímanse luego á la cavidad ventricular, é ingresan en el cuerpo caloso, dentro del cual circulan hasta cruzar la línea media y perderse en la substancia gris del hemisferio contralateral.

Problema difícil es determinar el cómo y en dónde se arborizan las fibras calosas. En el hombre y mamíferos girencéfalos, la empresa es imposible por la enorme longitud de los trayectos. En el ratón y conejo de pocos días, es dable, empero, observar, que las fibras calosas penetrantes en la substancia gris de la esfera motriz, afectan gran delgadez, poseen aspecto varicoso, y después de alguna dicotomía en ángulo agudo, acaban mediante hebras finas ascendentes que se prolongan por lo menos hasta la zona de las medianas y pequeñas pirámides. Probable parece que en el adulto esta arborización, tan sobria en animales jóvenes, se complique mucho más.

Aunque con rareza, las fibras calosas emiten durante su itinerario, alguna colateral transversal, particularidad observada por nosotros en la porción del cuerpo caloso emplazada en el ratón y conejo por debajo del *fascículo arqueado*. Tal disposición hace presumir que las fibras calosas no representan meras comisuras destinadas á enlazar territorios homotípicos y homodinámicos de ambos hemisferios, sino que constituyen conductores de asociación combinada, merced á los cuales, una excitación nacida en una esfera sensorial, de un lado es susceptible de actuar sobre varios centros del opuesto (fig. 695, h).

¿Cuáles son en el hombre las arborizaciones calosas? Lo ignoramos. En ciertos preparados de la corteza motriz del niño de quince días á un mes, aparece al nivel de la zona de las pequeñas y medianas pirámides, un plexo fibrilar de una riqueza extraordinaria, cuyos rasgos más interesantes son: la orientación vertical dominante de sus fibras, la pobreza de ramificaciones de éstas y la delicadeza extrema de su calibre, que no pasa en general de 0'2 de μ . Tan extremada delgadez obliga á emplear para apreciarlas convenientemente el objetivo 1'30 de Zeiss. Algunas hebras forman hacecillos verticales; otras marchan diseminadas y no faltan algunas que cruzan oblicuamente y en variedad de inclinaciones los tallos de las pirámides. Las fibrillas más altas llegan á la zona plexiforme, donde no rara vez se bifurcan; pero estas son escasas; la inmensa mayoría de ellas acaba en distintos planos de la zona segunda ó de las pequeñas pirámides. Cuando se persigue hacia lo profundo las referidas fibras, se las ve sumergirse en la proximidad de la capa de las células gigantes, donde pierden su curso vertical, adquiriendo trayecto flexuoso y subtrayéndose á la observación. Imposible nos ha sido seguir las hasta la substancia blanca, ni tampoco sorprender su unión con los innumerables axones cortos, distribuidos por las capas segunda, tercera y cuarta. Las fibras que más se les parecen son las constitutivas de los hacecillos verticales de la arborización de los elementos bipenachados; pero la ausencia ó la extrema pobreza de sus ramificaciones, los distinguen al primer golpe de vista de estas últimas.

En suma, dichas hebras, cuyo origen nos parece muy enigmático, ¿no podrían representar la terminación de las fibras callosas? Cuestión es ésta cuya solución debe reservarse al porvenir.

Fibras endógenas.—Los conductores largos nacidos en las circunvoluciones, son : 1.º, *fibras de proyección ó descendentes*; 2.º, *fibras de asociación homolateral*; 3.º, *fibras callosas ó de asociación contralateral*. Los conductores cortos ó intragris pueden distinguirse en tres categorías : 1.ª, *axones radiales semilargos*, que juntan las capas profundas con las superficiales (fibras de Martinotti, y otros tipos cuya arborización final no llega á la zona primera); 2.ª, *axones semilargos que conexionan áreas distantes de la zona plexiforme*; 3.ª, *axones cortos* destinados á relacionar, á cortas distancias y en diversos sentidos, elementos yacentes en una ó dos zonas inmediatas. De todas estas fibras hemos hablado ya al tratar de las zonas corticales ó al referir la terminación de los conductores exógenos. Aquí nos contraeremos á describir las fibras de proyección.

a) *Fibras de proyección.*—Así se califican los axones largos que, procediendo de las pirámides de la corteza cerebral (grandes y medianas sobre todo), bajan á la substancia blanca, cruzan los sistemas callosos y de asociación y penetran en el cuerpo estriado, para terminar en los focos grises inferiores. Flechsig había pensado que tales conductores descendentes dimanaban exclusivamente de las esferas de sensación (focos corticales acústico, olfativo, visual, motriz, etc.); pero los trabajos anatomopatológicos de Déjerine, Monakow, Siemerling, en el hombre y las observaciones histológicas efectuadas por nosotros en los pequeños mamíferos, prueban, sin ningún género de duda, que las referidas fibras provienen de todas las esferas corticales, cualquiera que sea su topografía y significación funcional. Así, en los roedores, donde hemos efectuado un análisis detenido de las citadas fibras en la pluralidad de las áreas corticales, hemos hallado conductores de proyección, dirigidos hacia el cuerpo estriado, hasta en aquellos focos que, cual la *corteza interhemisférica* y *asta de Ammon*, no reciben fibra sensorial directa (véase más adelante la corteza olfativa), y procede estimar como centros de asociación ó de ideación olfativa. El llamado *fornix longus* de Forel y la *columna anterior del fornix*, representan respectivamente las vías de proyección de dichos órganos grises.

El curso intra-gris de los axones de las pirámides, ha sido ya descrito. Añadiremos no más que, según aparece claramente en los preparados de Ehrlich y de Weigert, tales fibras marchan casi rectilíneamente hacia la substancia blanca asociadas en hacecillos (fig. 693, e), y una vez llegadas á ésta, se pierden entre las fibras callosas y de asociación. A veces, en cuanto abordan la substancia blanca ó algo más allá, dichos axones se bifurcan, engendrando una gruesa rama con carácter de terminal, que se sumerge en el cuerpo estriado, y otra frecuentemente más fina, que se

pierde en el plano de las callosas. Un caso más común todavía, sobre el cual hemos de insistir más adelante, se presenta en los axones de proyección del ratón y conejo. En el momento en que tales fibras se acercan y aun abordan el cuerpo estriado, divídense en dos ramas: la *principal* ó descendente, que sigue su curso primitivo ganando los focos inferiores, y la *accesoria* ó asociativa, la cual marcha paralela á la substancia blanca, y después de un curso variable asciende á la corteza gris superpuesta, donde termina mediante arborizaciones libres.

En la substancia blanca del hombre hemos visto también bifurcaciones, pero con mucha más rareza que en los pequeños mamíferos. Esta escasez de divisiones acaso sea aparente y motivada por dificultades puramente técnicas, por ejemplo, por la imposibilidad de explorar todo el larguísimo itinerario de los axones á través de la substancia blanca. Por consecuencia de la delgadez de ésta en el ratón y conejo, las bifurcaciones y colaterales de asociación hállanse concentradas en un paraje angosto, asequible á la exploración; mas en el hombre, pudieran dichas divisiones ocupar toda el área del centro oval, efectuándose, en armonía con las leyes de ahorro, en puntos favorables y distintos para cada fibra de un mismo foco. Sería, pues, muy de desear una exploración completa, desde este punto de vista, de la substancia blanca del cerebro humano con los métodos de Golgi y Ehrlich.

En el gato, en que hemos aplicado el procedimiento de Ehrlich (1) las divisiones y colaterales residen solamente cerca de la substancia gris, faltando en el eje de las circunvoluciones y á distancia de ésta. No olvidemos, empero, una causa de error, que no siempre hemos logrado descartar: la posibilidad de tomar una dicotomía de fibra sensitiva aferente por la división de una fibra endógena ó de proyección.

Plexos medulados de la substancia gris.—Las nociones anteriores se refieren principalmente á preparados del método de Golgi, donde se presentan por igual coloreadas las fibras meduladas y las ameduladas. Para completar este estudio, conviene ahora determinar cuáles son los tubos nerviosos cubiertos en el adulto con una vaina de mielina, y cómo se disponen éstos en las diversas capas de la substancia gris.

El examen de cortes teñidos por el procedimiento de Weigert-Pal, será, desde este punto de vista, muy instructivo (fig. 696). Adviértese desde luego la existencia en todas las capas corticales de tres clases de fibras mielínicas: *verticales* ó *radiadas*, *horizontales* y *oblicuas*. Pero el cuánto de estas tres categorías de conductores varía en cada zona.

Zona primera.—Presenta preferentemente fibras horizontales ó tangenciales de dos especies: *conductores finos*, algo flexuosos, especialmente localizados en la mitad profunda de la zona primera y continua.

(1) S. Ramón Cajal. El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. micróg.*, tomo I, 1896.

dos evidentemente con los axones ascendentes de Martinotti ; y *tubos gruesos tangenciales* ya vistos hace tiempo por Kölliker (1), Exner (2), y bien descritos por Martinotti (3), Botazzi, Kaes, etc., y pertenecientes en nuestro sentir, á los robustos axones de las células horizontales ó especiales de la zona primera.

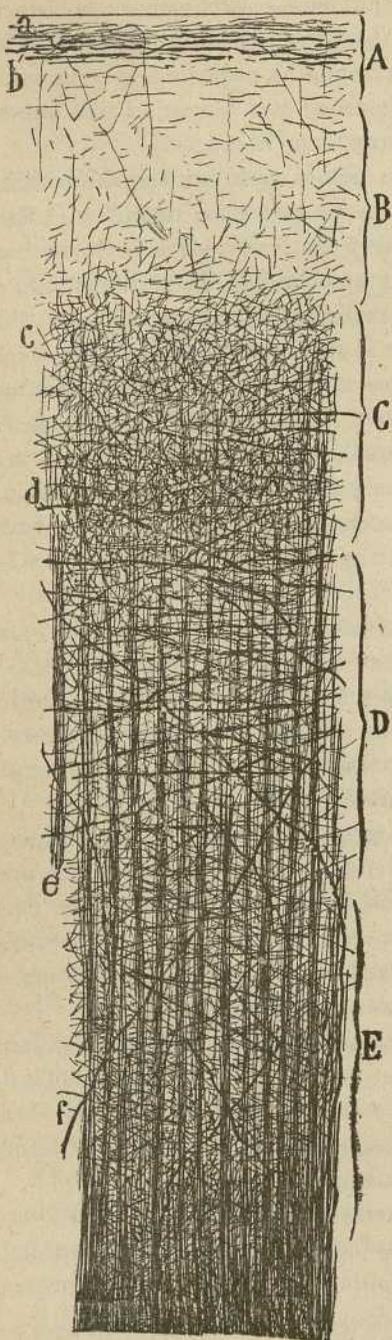
Tales tubos gruesos que habitan de preferencia en el tercio medio de la zona primera, pueden repararse también en los preparados de Ehrlich (cortes tangenciales) del cerebro del gato y perro adultos (fig. 664, *b*), mostrándose larguísimo, provistos de estrangulaciones y bifurcaciones y sin tendencia ninguna á descender, circunstancia esta última que, junto con su excepcional espesor, los distingue perfectamente de las ramas horizontales de los axones de Martinotti. Naturalmente, las arborizaciones terminales de ambos órdenes de conductores tangenciales no aparecen en los preparados de Ehrlich y de Weigert, por carecer de vaina medular.

(1) Kölliker : Handbuch der Gewebelehre, 1 Auf. 1852.

(2) Exner : Zur Kenntniss vom feineren Bau des Grosshirnrinde. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wissensch. in Wien*, 1881.

(3) Martinotti : Beitrag zum Studium der Hirnrinde, etc. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. VIII, 1890.

Fig. 696. — Corte de una circunvolución motriz del hombre (Proceder de Weigert-Pal). — A, capa plexiforme ; B, de pequeñas pirámides ; C, de las medianas ; D, de las grandes ; E, de las medianas profundas ; *a*, fibras tangenciales ; *c*, plexo fino de la zona de pequeñas pirámides ; *d*, plexo profundo de tubos más gruesos ; *e*, haces radiados de las capas profundas ; *f*, fibras oblicuas ó centripetas.



Inmediatamente por debajo de la *pía*, hay un delgado limbo desprovisto por completo, según ha notado Martinotti, de tubos medulares; mas en este paraje no faltan arborizaciones nerviosas finales, así como penachos protoplásmicos de pirámides, conforme se advierte en los buenos cortes de Golgi de la corteza humana. Tales plexos finos submeníngeos (véase la fig. 696) pertenecen á fibras ascendentes de Martinotti.

Finalmente, cerca de la capa segunda, los preparados de Weigert-Pal muestran á veces una condensación horizontal de fibras finas que Kaes designa *estría de Bechterew*. Esta raya falta en los animales y no es tampoco constante en el hombre.

Zona de las pequeñas pirámides.—Se hace notar por la pobreza de sus tubos medulados, que cabe distinguir en tres especies: 1.^a, verticales ú oblicuos largos, que suben hasta la zona plexiforme y representan fibras de Martinotti (fig. 696, *b*); 2.^a, verticales más finos, que descienden hasta la substancia blanca, incorporándose en las zonas profundas á los haces medulares radiados, y no son otra cosa que axones de las pequeñas pirámides, cuyo trayecto inicial carece de forro mielínico; 3.^a, fibras oblicuas finas, poco abundantes, correspondientes quizá á colaterales nerviosas recurrentes de pirámides profundas ó acaso de ramas terminales de tubos exógenos.

Zona de las medianas y grandes pirámides.—Desde el comienzo de las medianas pirámides, el plexo medular, laxo y pobre en la zona precedente, se enriquece, haciéndose de cada vez más tupido, y exhibiendo tres clases de fibras: manojos radiales, tubos horizontales y oblicuos muy espesos y un plexo medulado intersticial delicadísimo.

a) Los manojos radiales, pobres en tubos en el plano superficial de la zona de las medianas pirámides, se presentan ya bien modelados en el piso inferior de esta zona, ganando notablemente en espesor durante su tránsito por las siguientes, hasta que se pierden y disgregan en la substancia blanca (fig. 696, *e*). Constan de axones de pirámides pequeñas y medianas, á las que se añaden inferiormente robustos cilindro-ejes de las pirámides gigantes y otros menos espesos de corpúsculos fusiformes y triangulares de las zonas sexta y séptima. Los preparados de Ehrlich (gato y perro) revelan en estos tubos numerosas estrangulaciones de las que emana alguna colateral.

b) Los gruesos tubos horizontales y oblicuos son escasos, y después de un curso variable se tornan descendentes, continuándose con recios conductores llegados de la substancia blanca. Semejantes fibras, que se distinguen bien gracias á su diámetro inusitado y á su curso oblicuo de los axones de las pirámides, representan los tallos y ramas principales de conductores exógenos verosímilmente procedentes de los focos sensoriales talámicos. Sus principales ramas y dicotomías coloréanse muy bien en los preparados de Ehrlich (fig. 696, *f*).

c) En cuanto al delicado plexo intersticial, en el cual destacan por claro los somas de las pirámides (fig. 696, c), nuestros estudios prueban que no es otra cosa que el conjunto de las ramas preterminales finas de las citadas fibras sensoriales. La comparación de dicho plexo medulado con el ofrecido en igual paraje con los preparados de Golgi del niño de pocos meses (esfera motriz y visual), es bajo este respecto muy demostrativo.

Zonas profundas.— Desde la capa de las células piramidales grandes externas hasta la substancia blanca, la urdimbre de las fibras meduladas ofrece casi igual aspecto. Toda esta ancha faja gris se compone: de un plexo intersticial tupido formado por tubos medulados, horizontales y oblicuos, en donde destacan, de trecho en trecho, tal cual fibra voluminosa sensorial exógena; y de los ya descritos haces radiados ó manojos de axones piramidales. La inmensa mayoría de aquellas fibras horizontales ú oblicuas corresponden verosímilmente á las colaterales de los axones piramidales.

Para terminar con el estudio de los plexos de la substancia gris, hagamos notar que los preparados de Weigert-Pal no dibujan sino una parte insignificante de las ramificaciones nerviosas. Cotejando dichos cortes con las impregnaciones completas del cromato de plata, se deduce fácilmente que carecen de mielina muchos axones cortos (células enanas, bipenachadas, corpúsculos de Golgi pequeños), así como las últimas ramillas de las arborizaciones de los largos. En cambio, los cilindros-ejes endógenos semilargos (células de Martinotti, horizontales grandes de la capa primera, células, elementos de axon ascendente ramificado en las capas segunda y tercera, etc.), poseen, por lo menos al nivel del tallo y ramas iniciales, un forro medular.

NEUROGLIA DE LA CORTEZA CEREBRAL.— En la substancia gris de las circunvoluciones encuéntrase los dos tipos de neuroglia ya descritos en la parte general de este libro; el de cortas y penniformes radiaciones ó células de la substancia gris, y el de larguísimas y lisas radiaciones ó células de la substancia blanca.

Células de largas radiaciones.— Hállanse esparcidas por la substancia blanca, respondiendo por completo al tipo descrito en la parte general de este libro. No obstante, algunas de estas células se corren algo por la substancia gris, invadiendo la zona tercera.

En la capa primera, hállase también una variedad de estos corpúsculos señalada por Martinotti y bien estudiada por Retzius y Andriezen. Como se ve en la fig. 697, A, trátase de un corpúsculo espeso residente debajo ó á corta distancia de la *pia*, y del cual brotan ramas cortas ascendentes ú oblicuas, terminadas en la superficie cerebral, y un penacho de ramas descendentes, ásperas y vellosas en su trayecto inicial, pero finas y rectilíneas después, las cuales bajan indivisas á través de la zona

primera, terminándose al parecer en distintos niveles del espesor de la segunda.

Células de cortas radiaciones. — Son numerosísimas, residiendo en toda la substancia gris, incluso la capa primera, donde abundan notablemente, según han probado Retzius, Andriezen y Cajal.

En la fig. 697, B, D, que reproduce la neuroglia de un niño de dos meses, las células residentes en la capa primera, exhiben todavía una orien-

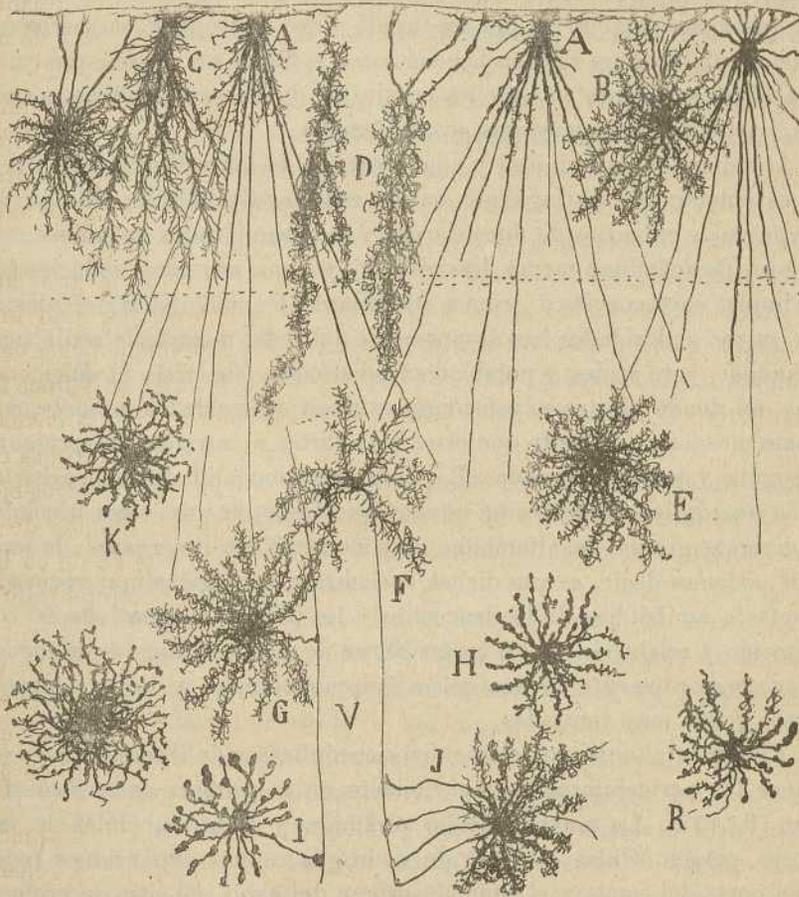


Fig. 697.—Neuroglia de las capas superficiales del cerebro del niño de dos meses.— A, B, D, células neuróglicas de las capas plexiformes; E, F, R, etc., células neuróglicas de las capas segunda y tercera; V, vaso sanguíneo; J, I, neuroglia con pseudopodos vasculares.

tación radial, y ramas periféricas terminadas bajo la *pía*, rasgos embriónicos destinados á desaparecer ulteriormente. Entre los residentes en la capa plexiforme, son muy interesantes, los corpúsculos en cometa y los fusiformes vellosos, comparables al *boa* de las señoras y de quienes ha dado Retzius excelentes dibujos (fig. 697, D).

Los residentes en capas más profundas pueden ser independientes; pero en su mayor parte envían, según demostraron Golgi, Cajal, Andriezen, Retzius, Kölliker, etc., piés de inserción, á los capilares y pequeños vasos arteriales y venosos. (Véase el primer tomo de este libro).

Lo característico de la especie de cortas radiaciones es, sobre todo, la infinidad de apéndices ramificados, como esponjosos, comparables á la borra de algodón, de que está cubierta en toda su extensión cada prolongación radiada. Merced á tales expansiones, gran parte de la sustancia gris aparece recorrida por un tupido plexo neuróglico, en cuyos resquicios tubuliformes residen las dendritas y fibras nerviosas, que caminan libres solamente en aquellos parajes en donde se establecen contactos ó articulaciones nerviosas protoplásmicas.

Atendiendo á la longitud y complicación de las vellosidades ó apéndices colaterales, distingüense varias especies de células neuróglicas: corpúsculos cubiertos de finos, largos y muy ramificados apéndices: elementos de apéndices menos desarrollados y como retraídos, reduciéndose á simples excrescencias ó grumos irregulares (fig. 697, K, R); células, en fin, cuyas vellosidades han desaparecido del todo, mostrando radiaciones desnudas, pero recias y notablemente varicosas (fig. 697, I). Elementos hay en donde ciertas expansiones exhiben vellosidades arborescentes como musgosos, en tanto que otras más cortas y retraídas se presentan desnudas y como arrosariadas (R). Todas estas modalidades de la arborización neuróglica, ¿representan estados fisiológicos de unas mismas células, ó diversos grados de alteración post-mortem? Lo ignoramos: lo único que podemos decir, es que dichas variantes morfológicas, que recuerdan las fases amibóideas de los leucocitos y los estados alternativos de contracción y relajación de los cromatóforos de muchos animales, se encuentran constantemente en una misma circunvolución, y hasta dentro de áreas grises muy limitadas.

Finalmente, entre los elementos neuróglicos más interesantes, cuéntanse los pericelulares ya mencionados en la primera parte de este libro (fig. 53). La mayoría de las pirámides y no pocas células de axon corto, poseen células satélites de neuroglia, cuyas expansiones rodean una parte del soma, y el cono de origen del axon. El sitio de preferencia es la base del cuerpo celular, en el golfo resultante entre el cilindro-eje y las dendritas basilares. Mas no faltan tampoco en los lados del tallo radial.

Tan curiosa disposición, sobre la cual hemos llamado la atención en otro trabajo (1), ¿no tendría por objeto, supuesta la misión aisladora de

(1) *S. R. Cajal*: Sobre las relaciones de las células nerviosas con las neuróglicas. *Rev. trim. microgr.*, tomo I, 1896.

— Véase también: Algo sobre la significación de la neuroglia. *Rev. trim. micr.*, tomo II, 1897.

la neuroglia, impedir los contactos eventuales del soma y origen del axon con dendritas y ramificaciones nerviosas inmediatas, con las cuales no deben contraer conexiones?

CONEXIONES DE LOS ELEMENTOS DE LA CORTEZA GRIS. — Hé aquí un tema difícil de que sólo cabe hacer actualmente un estudio muy somero y fragmentario, á causa de la extraordinaria complejidad de los plexos de las capas corticales y de la multiplicidad de conexiones contraídas por cada pirámide con sus compañeras de región y con sus homónimas de otras esferas cerebrales. Añadamos, además, que en el cerebro no existen, como en el cerebelo, segmentos neuronales dispuestos en zonas ó fajas en contacto con un orden determinado de tubos nerviosos, sino que las fibras aferentes y endógenas terminales se entremezclan y parecen tocar indiferentemente todas las partes de las pirámides; y que á pesar de los análisis porfiados de estos últimos años se ignora todavía la extensión y conexión precisa en el adulto de muchos conductores endógenos, tales como las colaterales de los axones de las pirámides, las arborizaciones de muchas células de axon corto, etc., y se tendrá una idea aproximada de cuán árduo y prematuro es todavía nuestro empeño en averiguar la marcha posible de las corrientes á través del inestricable dedalo de neuronas de axon largo y corto constitutivas de las circunvoluciones cerebrales.

Téngase, pues, lo que vamos á exponer como una conjetura racional fundada sobre el precario estado actual de nuestros conocimientos tocante á la textura cortical, de ninguna manera como una fórmula arquitectónica y dinámica definitiva.

Tres segmentos comprende el arco sensorio-motor de la corteza: la fibra sensorial ó aferente, venida del tálamo y representante de la puerta de entrada de las corrientes; la fibra motriz ó axon de las pirámides, constitutiva de la vía de salida de los impulsos cerebrales, y el arco nervioso intercalar de la substancia gris, formado por una cadena complicadísima de neuronas intermediarias. De estas tres partes, las dos primeras, es decir, las vías de recepción y emisión son bastante bien conocidas; no así el arco neuronal que enlaza los extremos de ambas vías, y que probablemente encierra infinidad de caminos de muy diferente longitud y recorrido, y actualmente indeterminables.

Cuando se examina un preparado bien teñido de la corteza sensorial humana (método de Golgi), adviértese que las fibras aferentes ó sensoriales forman extensos plexos, dentro de los cuales se comprenden tanto pirámides como una infinidad de neuronas de axon corto y de axon semilargo. El cauce único representado por la fibra aferente se descompone, pues, en una infinidad de cauces secundarios, que recorren, según radios variables, casi toda la substancia gris de los hemisferios. Estos cauces, que pueden considerarse esquemáticamente como arcos de variable ex-

tensión tendidos entre los conductores de entrada y de salida, son verosímilmente los siguientes:

Arco breve ó principal.—Está representado por dos neuronas: la sensorial talámica, cuyas son las arborizaciones nerviosas intracerebrales, y las pirámides gigantes y medianas, generadoras de la vía piramidal ó de los movimientos voluntarios. La conexión se establece entre las citadas arborizaciones sensoriales y el soma y tallo principal de las neuronas piramidales. A favor de este breve camino, el impulso sensorial se transformaría rápidamente en movimiento reflejo.

Esta comunicación de corriente no es individual, sino colectiva; es decir, que se efectúa entre un grupo de fibras aferentes y una pléyade mucho más numerosa de neuronas de proyección. La avalancha de conducción crece todavía al descender la corriente por los axones piramidales, toda vez que una parte del impulso derivará por las colaterales nerviosas, las cuales interesarán en la conducción á otras neuronas homólogas del mismo estrato. Probablemente, esta conexión colateral tiene lugar por contacto inicial entre la arborización final de las colaterales y las dendritas accesorias del soma y tallo de los elementos inmediatos.

Arco intragrís con intercalación de células de axon ascendente.—Una buena parte de las arborizaciones sensoriales entra también en contacto con esas células llamadas granos (pirámides pequeñas de la zona cuarta, corpúsculos estrellados), la mayoría de las cuales está provista de axon ascendente, conexionado con los penachos piramidales en la zona plexiforme, ó al menos de importantes colaterales recurrentes que contraen análogas relaciones. El impulso transmitido á los referidos elementos abordará en definitiva grupos de pirámides situados dentro de la misma circunvolución, pero á gran distancia del territorio de arborización de los conductores sensoriales.

Arco intragrís con intercalación de las células especiales ú horizontales de la capa primera.—El arco anterior, que comprende, por lo menos, tres neuronas (sensorial talámica, célula de axon semilargo ascendente y pirámide alejada), puede ampliarse más por la intervención de otras células intercalares: las grandes horizontales de la zona primera, las cuales recibirían la excitación de las arborizaciones terminales de las fibras de Martinotti mediante el soma y larguísimas dendritas, y la conducirían á penachos de pirámides residentes á gran distancia dentro de la circunvolución, ó acaso fuera de los límites de ésta.

Arco intragrís interfocal.—Entre las neuronas piramidales en contacto con las susodichas arborizaciones centrípetas ó sensoriales figuran muchas pirámides medianas y pequeñas, cuyo axon no ingresa en la vía piramidal, sino que, después de recorrer la substancia blanca, se termina en los focos de asociación del mismo hemisferio. Aquí el arco se amplía notablemente, y el residuo sensorial, posiblemente de naturaleza conme-

morativa, podrá conservarse en estado latente en el nuevo centro, para descargar ulteriormente por las neuronas ideomotrices de éste.

Arco interhemisférico. — Lo que dejamos dicho de las células de asociación debe atribuirse también á las callosas. El impulso recolectado por pirámides, cuyo axon, ya directa, ya indirectamente (mediante colateral) constituye el cuerpo calloso, será propagado á los territorios de asociación del hemisferio contralateral, donde podrá igualmente permanecer en estado latente ó descargar en seguida por las correspondientes neuronas ideomotrices.

Papel desempeñado por las células de axon corto. — Diversos autores, entre ellos Monakow, han defendido la opinión de que las células de axon corto representan vías cortas de asociación ó propagación dentro de la substancia gris. Según Monakow, este oficio sería indispensable para el funcionamiento de la substancia gris, dado que jamás las arborizaciones sensoriales ó aferentes tocarían á los corpúsculos de axon largo, sino que se terminan exclusivamente sobre el soma y dendritas de las células de Golgi, á cuyo axon ramificado incumbiría la obligación de transmitir el impulso á las neuronas del tipo motor. Parecido dictamen, aunque sin el exclusivismo de Monakow, habíamos emitido hace tiempo nosotros, considerando que, si dichas células de Golgi no son el paraje único de terminación de las fibras centrípetas, representan al menos una de las conexiones de éstas, subsistiendo, por tanto, la posibilidad de que las corrientes recolectadas por el soma y dendritas de tales elementos, se transmitan á neuronas de axon largo yacentes á no mucha distancia.

Pero sin rechazar actualmente este parecer, nuevas observaciones efectuadas en la corteza gris del hombre y de los mamíferos, así como en la corteza cerebelosa, cuerpo estriado y tálamo óptico, nos han persuadido de que el principal oficio desempeñado por las células de axon corto, no es meramente distributor, sino otro actualmente indeterminable. Que el cometido de dispersar corrientes y enlazar los cabos del arco sensitivo-motor no es el esencial, lo persuaden los siguientes hechos :

1.º En los vertebrados inferiores el empalme entre la neurona motriz y sensitiva, se hace directamente sin corpúsculos intercalares de axon corto. Aun en los mamíferos faltan ó son escasísimas tales células en la médula y bulbo, lo que indica que su concurso no es necesario para el cierre del arco sensitivo-motor y la transmisión de las corrientes por la substancia gris.

2.º Las citadas células se encuentran aun en órganos donde la difusión de la excitación, lejos de ser conveniente, parece altamente perjudicial. Por ejemplo : en la retina, según expusimos ya al tratar de esta membrana, existen corpúsculos de este género (células horizontales pequeñas y grandes), situados al nivel de la zona plexiforme externa, precisamente en el paraje en el cual entran en contacto los conos y baston-

citos con los corpúsculos bipolares. Si estos corpúsculos de axon corto estuvieran constantemente intercalados entre los dos factores de la articulación nerviosa, el efecto fisiológico sería perturbar ó impedir la función especial de cada punto retiniano.

3.º Se conocen, según resulta de nuestras recientes investigaciones sobre la corteza cerebral, corpúsculos de axon corto tan pequeños y provistos de una arborización nerviosa tan exígua y próxima á la célula de origen, que no es posible otorgarles ninguna eficacia como agentes de difusión de las corrientes. Y aunque dichos elementos yacen en el cere-

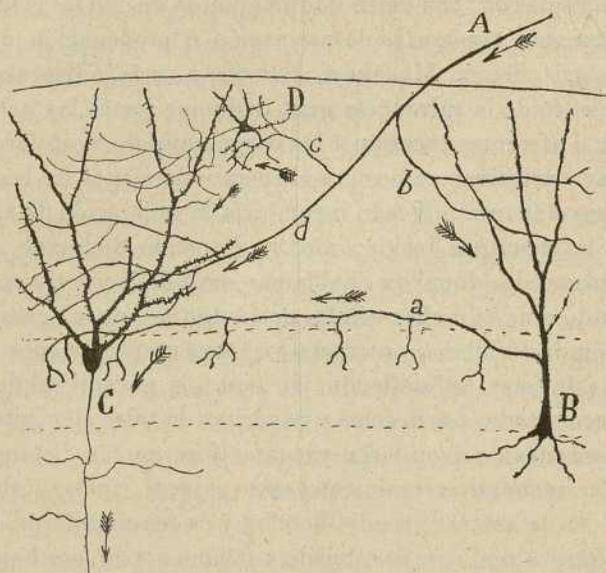


Fig. 698.—Esquema de las conexiones de las células de la fascia dentada.—A, fibra nerviosa aferente; B, corpúsculo de axon corto terminado en torno de los granos; C, grano; D, pequeño elemento de axon corto; *b, c, d*, ramas de la fibra aferente.

bro y cuerpo estriado en parajes donde se ramifican fibras aferentes ó sensitivas, las arborizaciones de éstas son inconmensurablemente más extensas que las dendritas de tales corpúsculos.

4.º No se conoce ningún ejemplo de células de axon corto que reciban fibras nerviosas especiales ni que se conexionen exclusivamente con una categoría particular de elementos de axon largo; siendo de notar que las terminaciones nerviosas de que toman corrientes son siempre comunes á las células de axon largo. Además, los corpúsculos con quienes establecen contacto por sus arborizaciones nerviosas, poseen constantemente enlaces más importantes y directos con tubos nerviosos aferentes. Por donde se ve que el circuito recorrido por el impulso nervioso en los elementos de axon corto, constituye una revuelta inútil, toda vez que la misma

comoción nerviosa dispone, para llegar á su destino, de otra ruta de igual sentido, pero mucho más breve y natural.

En la fig. 698, A, c, b, mostramos un ejemplo de la revuelta, al parecer inútil, descrita por las corrientes aferentes al recorrer las células de axon corto. Innumerables casos de este género nos presenta el cerebro. Todo lo cual sugiere la conjetura de que las células de axon corto, sin perjuicio de ejercitar otras actividades, son *condensadores ó acumuladores de energía nerviosa*. No conociéndose bien la naturaleza del movimiento nervioso, resulta difícil comprender cómo tales elementos aumentan la energía de las descargas. Con la mira, no de explicar, sino de imaginar el mecanismo de su acción, podrían compararse dichas células á condensadores eléctricos, ó á baterías de pilas dispuestas en tensión y unidas por sus polos extremos á conductores (aferente y eferente) de gran longitud. La llegada de la corriente por una fibra centripeta provocaría la descarga de las células de axon corto, la cual contribuiría á aumentar la tensión de los impulsos que corren por la cadena de los corpúsculos de axon largo. La cantidad de energía latente transformada así en fuerza viva, dependería de la intensidad de la comoción recibida. En todas las acciones nerviosas que se realizan mucho tiempo después de las excitaciones de origen exterior (memoria, ideación, juicio, etc.), las referidas células irían cediendo sus reservas dinámicas, hasta que, agotadas, sobrevendría la fatiga (1).

Apuntes históricos sobre la estructura de la corteza.—La primera descripción algo precisa de la corteza cerebral del hombre, la debemos á Meynert (2), quien atribuyó á casi todas las circunvoluciones, exceptuando la ínsula, la punta del lóbulo occipital y el asta de Ammon, un tipo estructural de cinco capas, á saber: 1.^a capa, ó de las escasas y pequeñas células; 2.^a capa, ó de las pirámides pequeñas apretadas; 3.^a capa, ó de las grandes pirámides (formación de Ammon); 4.^a capa, ó de los pequeños y apretados elementos (formación granular), y 5.^a, la capa de las células fusiformes. El dibujo que, en apoyo de esta división, presenta Meynert es muy expresivo, correspondiendo á la tercera circunvolución frontal; en él faltan, sin embargo, los corpúsculos gigantes profundos; acaso escaparon á la sagacidad de este sabio.

Con leves variantes, las ideas de Meynert sobre la estratificación de la región motriz y zonas de asociación (entonces no distinguidas), han sido acogidas y confirmadas por Schwalbe, Krause, Henle, Obersteiner, etc.

En realidad, nuestro conocimiento de la estructura cortical no avanzó algo hasta la aparición del trabajo de Betz (3), quien señaló, como ca-

(1) Esta opinión ha sido expuesta detalladamente en nuestro trabajo titulado: Significación funcional de las células nerviosas de axon corto. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, vol. I, 1902.

(2) T. Meynert: Manual de Stricker.—Vom Gehirne der Säugethiere, p. 704.

(3) Betz: Ueber die feinere Struktur der menschlichen Gehirnrinde, *Centralblatt f. die med. Wissensch.*, n. 11, 12, u. 13, 1881.

racterística de la región motriz, la existencia, al nivel de la capa 4.^a de Meynert, de unas pirámides gigantes, ausentes en el resto de la corteza. Dichas células, cuyo asiento preferente es el área extendida por delante de la cisura de Rolando, poseerían función motriz, en tanto que las habitantes en la porción posterior de los hemisferios la tendrían sensitiva ó sensorial. De esta suerte quedaba reducido el cerebro á dos polos, motor y sensitivo, al modo de la substancia gris de la médula, donde también, según creía Betz, el asta anterior es motriz y la posterior sensitiva.

Las citadas células voluminosas fueron confirmadas por Bevan Lewis (1), para quien estos elementos reemplazan en la corteza motriz la formación granular de Meynert. En las demás regiones del cerebro no faltan en absoluto las células de Betz, pero son mucho más reducidas (*ganglionic cells* de Lewis), morando al nivel de la zona cuarta ó por debajo de ella.

La aparición en la arena de la investigación, de un método nuevo y de un observador tan perspicaz como Golgi, impulsó notablemente el conocimiento de la textura de la substancia gris. Como es bien sabido, Golgi hizo en su obra fundamental (2) un estudio importante sobre la estructura cortical. En esta descripción, después de señalar la existencia de tres tipos de células nerviosas esparcidas por la substancia gris (células piramidales, fusiformes y globulosas), divide la corteza en tres zonas ó tercios, *superficial, medio y profundo*. Los dos primeros, hállanse compuestos de células piramidales y, el último, de células globulosas, poligonales é irregulares, dispuestas en varias direcciones. Las células de los tercios medio y externo envían á la superficie un tallo protoplásmico; mientras que las del tercio profundo poseerían expansiones generalmente no radiadas y nunca prolongadas hasta el estrato submeníngeo. Del paradero de los axones, da Golgi pocos informes; á parte el descubrimiento fundamental de las colaterales nerviosas, el sabio de Pavía, nos dice solamente que el axon de muchas pirámides se dirige, ya hacia la substancia blanca ya hacia la periferia; pero ni en el texto ni en las láminas anexas, se demuestra la continuidad de dichos axones con tubos de dicha substancia.

Entre la corteza motriz y la occipital (circunvolución occipital superior que corresponde probablemente al cerebro de asociación), no halla Golgi más diferencia que la presencia, en el estrato profundo (tercio inferior) de esta última región, de mayor cantidad de células pequeñas globulosas.

Del examen de las figuras que ilustran el trabajo de Golgi, resulta que han escapado á la atención de este autor, acaso por defecto de impregnación, los estratos más profundos de la substancia gris, singularmente la zona de las células piramidales gigantes profundas, capa de los granos, y la de los corpúsculos fusiformes (capa quinta de Meynert).

(1) *Bevan Lewis*: Researches on the comparative structure of the Cortex cerebri. *Phyl. Trans.*, 1880.

— *Bevan Lewis y Clarke*: The cortical lamination of the motor area of the brain. *Proceedings of the Royal Society.*, vol. 28.

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

A Martinotti (1), un discípulo de Golgi, debemos algunos detalles interesantes de la neuroglia de la capa primera, y sobre todo la demostración de que algunas células de la substancia gris poseen un axon ascendente, el cual se ramifica en la zona plexiforme.

El atractivo é interés excepcionales con que brinda el estudio de la corteza cerebral, y los resultados regularmente satisfactorios que nosotros habíamos conseguido en el análisis histológico de la médula cerebral y cerebelo (2), nos llevaron en 1890 á investigar la corteza motriz de los pequeños mamíferos (ratón, conejo de Indias y conejo común). Fué entonces nuestro propósito llenar en lo posible las lagunas que Golgi había dejado en sus fecundas exploraciones, particularmente las relativas á la marcha y modo de terminación de los cilindros-ejes. Para mejor dominar las grandes dificultades inherentes á tales observaciones, escogimos fetos de pequeños mamíferos ó animales recién nacidos. Fruto de nuestra labor fué por entonces la demostración : 1.º, de las células nerviosas de la capa molecular ó plexiforme, en sus diversos tipos ; 2.º, de la continuación con fibras de la substancia blanca de muchos axones de pirámides pequeñas, medianas y grandes ; 3.º, de la terminación libre de las colaterales en la substancia gris ; 4.º, de la bifurcación de muchos axones al llegar á la substancia blanca ; 5.º, del origen de muchas fibras callosas ; 6.º, de la penetración en el cuerpo estriado de los axones de las pirámides ; 7.º, de la existencia de gruesas fibras centripetas ó ascendentes ramificadas en la substancia gris ; 8.º, de la disposición en penacho que el tallo de las pirámides ofrece al llegar á la capa molecular ; 9.º, de la existencia de células de axon ascendente, semejantes á las llamadas de Martinotti, pero cuya arborización terminal no llega á la capa molecular ; 10, en fin, de la morfología y evolución de varios tipos de células nerviosas y neuróglías, etc.

En cuanto al número de capas, le fijamos en cuatro, á saber : 1.º, capa molecular ; 2.º, capa de las pequeñas pirámides ; 3.º, capa de las grandes pirámides ; 4.º, capa de las células polimorfos. No hay que olvidar que en los referidos estudios, aludíamos entonces á la corteza de los mamíferos de cerebro liso ; en los girencéfalos y particularmente en el hombre, el número de capas es mayor.

Por su parte, Retzius (3) tuvo el mérito de comprobar y ampliar muchos de los citados hallazgos en la corteza humana, añadiendo, sobre todo en lo concerniente á las singulares células de la capa primera y á la disposición y evolución de la neuroglia, hechos de mucho interés.

Hammarberg (4), sabio malogrado que hizo un excelente estudio com-

(1) *Martinotti* : Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem centralen Ursprung der Nerven. *Int. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. VII, 1890.

(2) *S. Ramón Cajal* : Textura de las circunvoluciones cerebrales en los mamíferos inferiores. Diciembre 1890. Barcelona.

— Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca del cerebro. Diciembre 1890.

— Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, t. VII, 1891.

(3) *Retzius* : *Biol. Unters. N. F.*, Bd. V, 1893, v. Bd. VI, 1894.

(4) *Hammarberg* : Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, &. Publicado por el Dr. S. E. Henschen, Upsala. 1895.

parativo de la textura de las circunvoluciones cerebrales humanas con ayuda del método de Nissl, distingue dos tipos de estructura cortical: el *motriz* y el *sensitivo*.

En el motriz que puede estimarse como la corteza típica, recóncense casi las mismas capas que Meynert, distinguiendo las zonas: 1.º, molecular; 2.º, de las pequeñas pirámides; 3.º, de las grandes y medianas pirámides; 4.º, de los granos; 5.º, de las células de Betz y pirámides medianas; 6.º, de las células fusiformes. Por lo demás, Hammarberg pareció desconocer las investigaciones anteriores, efectuadas con el método de Golgi, por este autor, Martinotti, nosotros y Retzius, puesto que ni alude á ellas ni trata de conciliar las revelaciones de dicho método con las del azul de metileno de Nissl, el único procedimiento usado por el malogrado histólogo sueco.

Muy digno de estima es el estudio que, en su obra de histología, consagra Kölliker (1) á la textura de la corteza cerebral en el hombre y mamíferos. Este sabio ha aplicado predilectamente los métodos de Golgi y Weigert, confirmando no pocos hechos descubiertos por Golgi, Martinotti, nosotros y Retzius, y exponiendo algunos detalles nuevos que serán oportunamente mencionados.

Adopta Kölliker, para la corteza en general, una división en cuatro capas, á saber: 1.ª, capa blanca pobre en células; 2.ª, capa de las pequeñas pirámides; 3.ª, capa de las grandes y medianas pirámides; 4.ª, capa de las células polimorfas. Empero reconoce también, á ejemplo de Hammarberg, la existencia, en algunas regiones del cerebro, de otras dos capas, intercaladas entre la de las células piramidales gigantes y la de corpúsculos polimorfos; estas son: la cuarta zona ó segunda de las pequeñas pirámides, y quinta capa ó de las pirámides gruesas y medianas profundas.

A semejanza de Kölliker, Edinger (2) hace de la región motriz del cerebro humano una división en cuatro capas: 1.ª, fibras tangenciales; 2.ª, capa de las pirámides pequeñas; 3.ª, capa de las pirámides grandes; 4.ª, capa de las células pequeñas (correspondiente á la de los corpúsculos polimorfos de otros autores). En esta última zona engloba Edinger la capa de los granos y las de las pirámides profundas y fusiformes de Hammarberg. De todos modos, aunque no la describe, reproduce Edinger la zona cuarta ó de los granos, en la copia de un corte de circunvolución coloreada por el método de Nissl.

Schlapp (3), que se ha ocupado, mediante el método de Nissl, del estudio comparativo de la corteza cerebral del mono, reconoce en la región motriz de este animal las siguientes zonas: 1.ª, de las fibras tangenciales; 2.ª, de las células polimorfas externas; 3.ª, de las pirámides parapignomorfas (medianas pirámides); 4.ª, de las pirámides gigantes pignomorfas (gruesas pirámides); de las células polimorfas profundas. Falta, por tanto, en la descripción de este sabio, la zona de los granos y la de las células gigantes profundas.

Sobre la organización de estratos especiales del cerebro, señaladamen-

(1) A. Kölliker: Handbunch der Gewelbelehere. 6 Auf. Bd. II, 1896.

(2) Edinger: Vorlesungen ueber den Bau der nervösen Centralorgane, &, 6 Auf. Leipzig, 1899.

(3) Schlapp: Der Zellenbau der Grosshirnrinde des Affen, &. Arch. f. Psychiatrie. Bd. 30, 1897.

te las zonas plexiforme y segunda, ha publicado un buen trabajo C. Schaffer (1), confirmando nuestro estudio sobre las células de axon corto de la corteza, y añadiendo interesantes detalles. También Bevan Lewis (2) y Veratti (3) han usado con fortuna el método de Golgi y confirmado y ampliado no pocos descubrimientos del sabio de Pavía, nuestros y de Retzius.

En fin, para ser completos, debemos citar también á Tuczek (4), Zacher (5), Bechterew (6), Vulpus (7), Kaes (8), que han examinado la distribución y desarrollo de las fibras de mielina de la corteza cerebral humana; á Botazzi (9), que ha efectuado este examen en diversas especies de vertebrados; á Nissl (10), que ha investigado con su método la textura de las diversas especies de células corticales; á Azoulay (11), que ha dibujado muy bien las células piramidales del hombre adulto; á Van Gehuchten (12), que ha confirmado en los mamíferos muchas de las recientes adquisiciones; á Flechsig (13), Sax, Righetti, Déjerine y Siemerling (14), que se han ocupado, apoyados en el método de las degeneraciones, ó en el de Flechsig de la medulación sucesiva de los tubos nerviosos, en determinar el origen y marcha de las fibras de proyección y asociación de los diversos territorios corticales; á Ballet y Faure (15),

(1) *Karl Schaffer*: Zur feineren Struktur der Hirnrinde und über die funktionelle Bedeutung der Nervenzellenfortsätze, *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 48, t. IV, 1897.

(2) *Bevan Lewis*: The structure of the first or outermost Layer of the cerebral Cortex. *Edinburg. Medical Journ.* June, 1897.

(3) *E. Veratti*: Ueber einige Structureigenthümlichkeiten der Hirnrinde bei den Säugethieren. *Anat. Anzeiger*, n.º 14, 1897.

(4) *Tuczek*: Ueber die Anordnung der markhaltigen Nervenfasern in des Grosshirnrinde. *Neurol. Centralbl.*, 1882.

(5) *Zacher*: Ueber das Verhalten des markhaltigen Nervenfasern in der Hirnrinde bei der Progressiven Paralyse &. *Arch. f. Psych. u. Nervenkunden*, 1887.

(6) *Bechterew*: Zur Frage über die äusseren Associationfasern der Hirnrinde. *Neurol. Centralbl.*, 1891.

(7) *Vulpus*: Ueber die Entwicklung und Ausbreitung des Tangentialfasern in der menschlichen Grosshirnrinde während verschiedener Altersperioden. *Arch. f. Psych. u. Nerven.*, 1892.

(8) *Kaes*: Beiträge zur Kenntniss der Reichforms der Grosshirnrinde des Menschen zur markhaltigen Nervenfasern. *Arch. f. Psychiatr. u. Nerven.* H. 3, 1893.

(9) *Botazzi*: Intorno alla corteccia cerebrale, specialmente intorno alle fibre nervose intracorticali dei vertebrati, 1893.

(10) *Nissl*: *Allgem. Zeitschr. f. Psych.* Bl. 50.

— *Neurol. Centralbl.*, n.º 2, u. 3, 1895.

(11) *Azoulay*: Véase Déjerine: Anatomie des centres nerveux, tomo I, 1895. (Figura 338, dibujada por el Dr. Azoulay).

(12) *Van Gehuchten*: Anatomie du système nerveux de l'homme, &. 3 edition. 1 vol., 1899.

(13) *Flechsig*: Gehirn und Seele. 1896. Leipzig. — Die Localisation des geistigen Vorgänge insbesondere der Sinnesempfindungen des Menschen. Leipzig, 1895.

(14) *Siemerling*: Ueber Markscheidenentwicklung des Gehirns und ihre Bedeutung für die Localisation. (Versammlung d. Vereins d. deutsch. Irrenärzte zu Bonn., 17 Sep. 1898.

(15) *Ballet y Faure*: Atrophie des grandes cellules pyramidales dans la zone motrice de l'écorce cérébrale. *Société med. des hôpitaux*, 30 Mars 1899.

Dotto y Pusatteri (1) y Marinesco (2), que han procurado determinar el origen de la vía piramidal en la corteza, sirviéndose del método de las atrofas de Gudden, ó del de Nissl, fundado en la cromatolisis celular secundaria á la sección de los cilindros ejes, á von Monakow (3), Probs (4), Lenhossék y otros que, valiéndose del método de Gudden ó del de Marchi, han fijado anatómicamente las conexiones existentes entre determinadas áreas corticales y los centros talámicos y focos sensoriales inferiores, etc.

En fin, comiéndose en estos últimos años á estudiar detenidamente la corteza cerebral regional, examen que iniciaron Meynert y Hammarberg, pero que ha sido un poco olvidado, quizá á causa del prejuicio de que todo el cerebro obedece al mismo plan de estructura. Entre los que han recogido recientemente hechos nuevos en este difícil dominio, cuéntanse Henschen (corteza visual humana), y Schlap (corteza regional del mono estudiada por el método de Nissl y Calleja (corteza olfativa) (5).

Nuestras investigaciones de los cuatro últimos años, han granjeado también numerosos detalles de organización de las esferas motriz, visual, acústica y olfativa del cerebro humano. Fruto de esta labor, sistemáticamente emprendida, y que dista mucho de tocar á su término, han sido: el encuentro, en la corteza humana de tipos celulares nuevos (las células bipenachadas, las enanas, etc.), la demostración de la morfología de los llamados *granos* y de las innumerables células de axon corto de la capa cuarta, la disposición terminal de las fibras sensoriales ó aferentes, las formas especiales que las pirámides ofrecen en cada esfera sensorial y otros detalles que expondremos sumariamente al tratar de la corteza regional.

(1) *Dotto y Pusatteri*: Rivista di patol. nervosa e mentale. N.º 1, 1897.

(2) *Marinesco*: Sur les alterations des grandes cellules pyramidales consecutives aux lésions de la capsule interne. *Revue neurologique*, 1899.

(3) *Monakow*: *Arch. f. Psychatrie*, 1882.

(4) *Probst*: *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat.*, 6, Heft., 1901.

(5) *Calleja*: La región olfativa del cerebro. Madrid, 1893.

CAPITULO XXXVIII

CORTEZA REGIONAL

Estación central de la sensación visual, según los fisiólogos. — Estructura de la corteza visual en el hombre y mamíferos. — Apuntes históricos sobre la organización de esta región cerebral.

La creencia de que la corteza cerebral exhibe, por acomodación á sus específicas funciones, regiones de estructura algo diferente, ha sido consecuencia de la doctrina de las localizaciones fisiológicas cerebrales creada por Fritsch, Hirtzig y Ferrier, y notablemente ampliada y perfeccionada por las investigaciones de Munk, Monakow y Flechsig. A decir verdad, ya bastante antes que se descubriesen los lugares corticales específicos de la sensibilidad táctil, visual y acústica, habíanse notado diferencias macro-microscópicas en algunas circunvoluciones; mas corría por entonces entre los neurólogos una hipótesis que estorbaba se diese la debida importancia á tamañas desviaciones de estructura. Esta hipótesis, sugerida por Meynert y defendida modernamente con alguna restricción por Golgi y Kölliker, puede enunciarse así: La actividad específica de cada esfera cortical no depende de la particular estructura que posea, sino de la naturaleza de los estímulos que le llegan del aparato sensorial periférico. Así, por ejemplo: la sensación visual surge en la fisura calcarina y no en otro lugar cerebral, por ser ella exclusivamente el paraje de terminación de las radiaciones ópticas. Contra lo que esta doctrina tiene de exagerada, hablan todos los trabajos emprendidos en los últimos años sobre la corteza regional, los cuales enseñan que las diferencias de textura de las esferas sensoriales son mucho más grandes de lo que se presumía. Nuestras investigaciones, sobre todo, hacen muy verosímil la siguiente proposición destinada á corregir la fórmula de Meynert. «Las actividades específicas desarrolladas en cada lugar cortical dependen tanto de la cualidad de las excitaciones sensoriales recibidas, como de la peculiar estructura de la substancia gris». Semejantes particularidades de textura representan verosímilmente un fenómeno secundario, una adaptación á la función, adaptación que condujo progresivamente al perfeccionamiento de la función misma.

CORTEZA VISUAL

Localización funcional. — Sobre el área del cerebro humano donde la visión mental (percepción viva) se efectúa y la vía óptica central ó radiación de Gratiolet se termina, se ha discutido mucho, tanto por los clínicos como por los fisiólogos. Así, Henschen (1) que ha consagrado una atención particular á este importante tema y que ha estudiado y discutido todos los casos publicados de lesión cortical asociados á la hemianopsia más ó menos completa, fija resueltamente la esfera visual en la fisura calcarina. En cambio, otros patólogos, como Starr, Wilbrand, Nothnagel, Vialet, Mauthner, Seguin, Hun, Déjerine, no precisan tanto ni concretan la citada esfera á un área tan angosta, sino que la dilatan por todo el lóbulo occipital, ó por lo menos por la cara interna y punta (Wilbrand, Déjerine). Autores hay, como Ferrier, que, contra todas las presunciones, la fijan en el pliegue curvo ó *gyrus angularis* de la región parietal. En fin, no han faltado patólogos que, armonizando opiniones inconciliables, admitan una doble localización, llevándola á la vez al lóbulo occipital y al *gyrus angularis* (Seppilli, Gowers, etc.). A pesar de estos desacuerdos, es preciso confesar que la mayoría de los casos conocidos hasta hoy de hemianopsia por lesión cerebral, han revelado una alteración anatómica, bien de la fisura calcarina, bien de sus inmediaciones, ora en fin, de las radiaciones ópticas subyacentes á la corteza occipital interna. Por otra parte, si en algunos casos hubo hemianopsia con lesión del lóbulo parietal, es porque la desorganización cerebral penetraba profundamente, interesando las radiaciones ópticas que corren subyacentes y á no gran distancia de la superficie: á lo que conviene añadir que existen ejemplos de lesiones importantes del lóbulo parietal, sin perturbación de la visión. Henschen ha reunido nueve ejemplos de este género sumamente expresivos. En fin, otro grupo de casos recogidos y discutidos sagazmente por este sabio, prueban también que la corteza occipital externa no es lugar de terminación de las radiaciones ópticas, contra la aserción de Monakow (2), que da como región visual, no sólo la fisura calcarina y la cuña, sino la cara externa del lóbulo occipital.

Las conclusiones de las experiencias fisiológicas coinciden en sus líneas generales con las de los clínicos, descontando, naturalmente, las desviaciones correspondientes á los animales en que han recaído las observaciones (perro, mono); porque no cabe pensar que los focos visuales

(1) Henschen: Sur les centres optiques cerebraux. *Rev. gener. d'Ophthalmologie*, 1894. Véase también: *Revue critique de la Doctrine sur le centre cortical de la vision* Paris, 1900.

(2) Monakow: Exper. u. pathol. anat. Untersuchungen über die opt. Centren u. Bahnen, & *Archiv. f. Psychiatr.* Bd. 20 25.

del hombre y de los animales tengan absolutamente la misma extensión y localización. Las experiencias fisiológicas de Munk, Steiner y otros, recaídas en el perro, gato y conejo, etc., han permitido localizar la esfera visual de estos animales en la cara externa ó superior del lóbulo occipital (en el perro cerca del cabo posterior de la circunvolución occipital ó antero posterior segunda y territorio limítrofe de la primera y tercera.

La perturbación funcional causada por la ablación mono-lateral de este territorio cortical (Munk, Goltz, Luciani y otros) es la hemianopsia, es decir, la ceguera de las mitades izquierdas ó derechas de ambas retinas, sea cual sea el lado de la lesión.

Antecedentes históricos sobre la estructura de la corteza visual.—Que la corteza occipital se hace notar por rasgos especiales, es observación hace tiempo hecha por Gennari, Vicq d'Azyr y Baillarger, quienes sorprendieron en casi toda la substancia gris de la referida corteza la existencia de una raya blanca paralela, visible á la simple vista. Mas fuerza es confesar que Meynert (1) fué el primero que efectuó un análisis histológico minucioso de la corteza occipital, análisis que, no obstante fundarse en el empleo de métodos imperfectos, es hasta hoy el mejor que se conoce. Según este sabio, la corteza visual humana consta de las siguientes capas:

1.^a *Zona molecular.* 2.^a *Zona de las pirámides pequeñas.* 3.^a *Zona de los núcleos ó de los granos correspondiente á la capa cuarta de la corteza típica, llamada también de los granos.* 4.^a *Capa de las pirámides gruesas ó de las células solitarias.* 5.^a *Capa de los granos medios.* 6.^a *Capa semejante á la cuarta, es decir, compuesta de núcleos neuróglícos y grandes células nerviosas diseminadas.* 7.^a *Capa de los núcleos ó granos profundos.* 8.^a *Zona de las células fusiformes (homóloga de la quinta de la corteza típica).*

Los trabajos ulteriores de W. Krause (2), Schwalbe (3), Betz (4), Golgi (5), etc., no añaden casi nada á la descripción de Meynert, y aunque dicho sabio italiano aplicó al tema un método mucho más valioso, la ignorancia en que entonces se estaba de la verdadera localización del centro visual, le hizo tomar por corteza visiva una región que corresponde sin duda al cerebro de asociación; así es que los resultados logrados no pudieron servir para dar impulso á la cuestión.

Los estudios más modernos de Schlapp (6), Hammarberg (7) y Kölliker (8), basados en las revelaciones del método de Nissl ó del de Weigert,

(1) *Meynert*: Von Gehirne der Säugethiere. *Stricker's. Handbuch de Gewebelehre.* Bd. II, 1872.

(2) *Krause*: Allgemeine und microscopische Anatomie. Hannover, 1876.

(3) *Schwalbe*: Lehrbuch der Neurologie. Erlangen, 1881.

(4) *Betz*: *Centralbl. f. d. mediz. Wissenschaft.*, 1881, n.º 11-13.

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

(6) *Schlapp*: Des Zellenbau des Grosshirnrinde des Affen *Macacus*, &. *Arch. f. Psychat.*, Bd., 30. H. II.

(7) *Hammarberg*: Studien ueber Klinik und Pathol. der Idiotie, &. Upsala, 1895.

(8) *Kölliker*: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 2 Bd. Leipzig, 1896.

no representan tampoco un adelanto fundamental. Hammarberg se limita á considerar la substancia gris visual como una variante de lo que él llama la *corteza sensitiva*, en la cual descubre como rasgo peculiar la carencia en la capa cuarta de células piramidales que se hallan reemplazadas por una ancha faja de granos subdividida en tres sub-estratos, á favor de dos estrias de aspecto molecular y pobres en corpúsculos nerviosos. Debajo de esta triple zona de granos y entre ella y la de los elementos fusiformes de Meynert, señala la existencia de una hilera de pirámides solitarias, ya descubiertas por Meynert.

Por su parte, Schlapp, que ha estudiado en el mono y con el método de Nissl, las diversas provincias cerebrales, apenas hace otra cosa que cambiar los nombres de las capas de Meynert sustituyéndolos por otros no mucho más felices. En la corteza visual cuenta este autor de fuera á adentro : 1.^a *Capa de las fibras tangenciales* (capa molecular de Meynert); 2.^a, *capa de las células polimorfas externas* (pequeñas pirámides de Meynert); 3.^a, *capa de las pirámides parapignomorfas*; 4.^a, *capa de los granos*; 5.^a, *capa de las pequeñas células solitarias* (pirámides solitarias de Meynert); 6.^a, *capa de granos profundos*; 7.^a, *capa pobre en células*; 8.^a, *capa de las células polimorfas internas* (fusiformes de Meynert).

Añadamos aún que Henschen (1) en diferentes ocasiones ha estudiado la corteza de la fisura calcarina, hallando en este lugar cortical una estructura específica, cuya expresión anatómica es la existencia de un plexo nervioso intermedio (la estria de Gennari) y la presencia de gruesos corpúsculos estrellados.

Como se ve por el breve resumen histórico precedente, casi todo cuanto sabemos de la corteza visual, concierne al aspecto exterior y número de las capas, á la forma, groseramente apreciada, de algunas neuronas; pero los puntos principales á que toda indagación anatómica debe atender, ó sea al conocimiento del modo de terminación de las fibras ópticas, así como á las relaciones establecidas entre éstas y las células, la morfología y demás propiedades anatómicas de las neuronas visuales, no han sido resueltos todavía por nadie, justificándose, por tanto, sobradamente, la revisión de lo actuado hasta hoy, y la ejecución de un estudio más atento y penetrante del tema.

Un examen de pura orientación de un corte de la fisura calcarina adulta, coloreada por el método de Nissl, da las siguientes capas :

1.^a *Capa plexiforme ó de las células horizontales* (molecular de los autores).

2.^a *Capa de las pequeñas pirámides.*

3.^a *Capa de las medianas pirámides.*

4.^a *Capa de las grandes células estrelladas* (parte de la zona de granos de Meynert).

5.^a *Capa de las células estrelladas pequeñas* (granos propiamente dichos).

6.^a *Capa de los elementos piramidales de axon arqueado.*

(1) Henschen : Pathologie des Gehirns, vol. III, 1894.

7.^a *Capa de las pirámides gigantes* (células solitarias de Meyneri).

8.^a *Capa de los corpúsculos piramidales grandes de axon arqueado.*

9.^a *Capa de las células triangulares y fusiformes.*

Es evidente que este número de estratos podría abreviarse ó ampliarse, toda vez que hay capas no bien limitadas, y existen otras desprovistas de homogeneidad estructural; pero el número citado se presta mejor que otro alguno á la descripción de las células (fig. 699).

Zona plexiforme. — Por carecer aquí de rasgos peculiares y coincidir en un todo, bajo el aspecto de su composición, con la zona de igual nombre de otras regiones corticales, no la analizaremos detalladamente. Limitarémos, pues, á hacer constar su delgadez relativa por comparación con la de otras regiones corticales, y su riqueza en corpúsculos pequeños de axon corto. Las células horizontales nos han parecido menos numerosas que en la corteza motriz.

Zona de las pequeñas pirámides. — Consta de elementos análogos á los descritos en la corteza típica, es decir, de células piramidales legítimas y de una infinidad de elementos de axon corto, entre los cuales dominan los dos tipos bipenachado y de axon ascendente resuelto en ramillas más ó menos horizontales.

Zona de las medianas y grandes pirámides. — La única novedad que nos presentan es la relativa angostura de la capa, y por lo tanto, la pobreza en pirámides grandes externas, cuya talla no llega nunca á la de los elementos de la región motriz. La verdadera característica de la corteza visual está en las siguientes zonas:

Zona de las células estrelladas grandes. — Es esta una de las capas más ca-



Fig. 699. — Corte de la corteza cerebral visual (bordes de la fisura calcarina) de un hombre de treinta años. Método de Nissl. — 1, zona plexiforme; 2, zona de las pequeñas pirámides; 3, zona de las medianas pirámides; 4, zona de las células estrelladas grandes; 5, zona de las células estrelladas pequeñas; 6, zona plexiforme ó de las pirámides pequeñas de axon ascendente; 7, zona de pirámides gigantes; 8, zona de las pirámides de axon arqueado ascendente; 9, células fusiformes.

racterísticas de la corteza visual, en la cual se la reconoce (método de Nissl) por estos dos rasgos : 1.º, existencia en ella de células estrelladas gigantes, no radiadas, es decir, desprovistas de esta orientación hacia la superficie que es propia de las pirámides ; 2.º, presencia entre las células de un plexo intersticial muy rico, de modo que en comparación de las otras, dicha zona aparece relativamente pobre en neuronas. Pero la

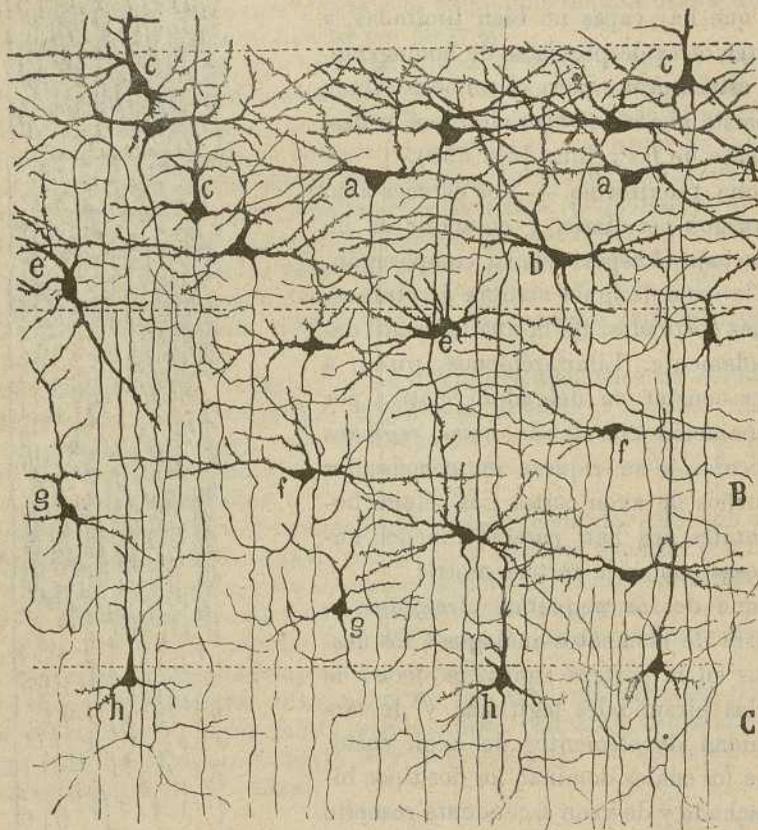


Fig. 700. — Zonas de células estrelladas de la corteza visual del niño de veinte días (fisura calcarina). — A, capa de las células estrelladas grandes; *a*, células semilunares; *c*, células con una expansión radial delgada; *b*, elemento fusiforme horizontal; *e*, elemento de axon arqueado; B, capa de las células estrelladas pequeñas; *f*, elementos fusiformes horizontales; *g*, células triangulares con robustas colaterales arqueadas; *h*, pirámides de axon arqueado fronterizas de la zona quinta; C, zona de las pequeñas pirámides de axon arqueado.

morfología detallada de estas células, que fué descubierta por nosotros en la corteza humana y en la de los mamíferos, sólo puede patentizarse con el cromato de plata (1). Los elementos coloreables por este reactivo son :

(1) *S. Ramón Cajal* : La corteza visual. *Rev. trin. micr.* Tomo IV, 1899.

a) El *corpúsculo estrellado gigante*, es decir, el factor típico y el más abundante de esta zona. Estrellado, ovoideo ó triangular, de su contorno brotan recias dendritas ascendentes, descendentes y horizontales, las

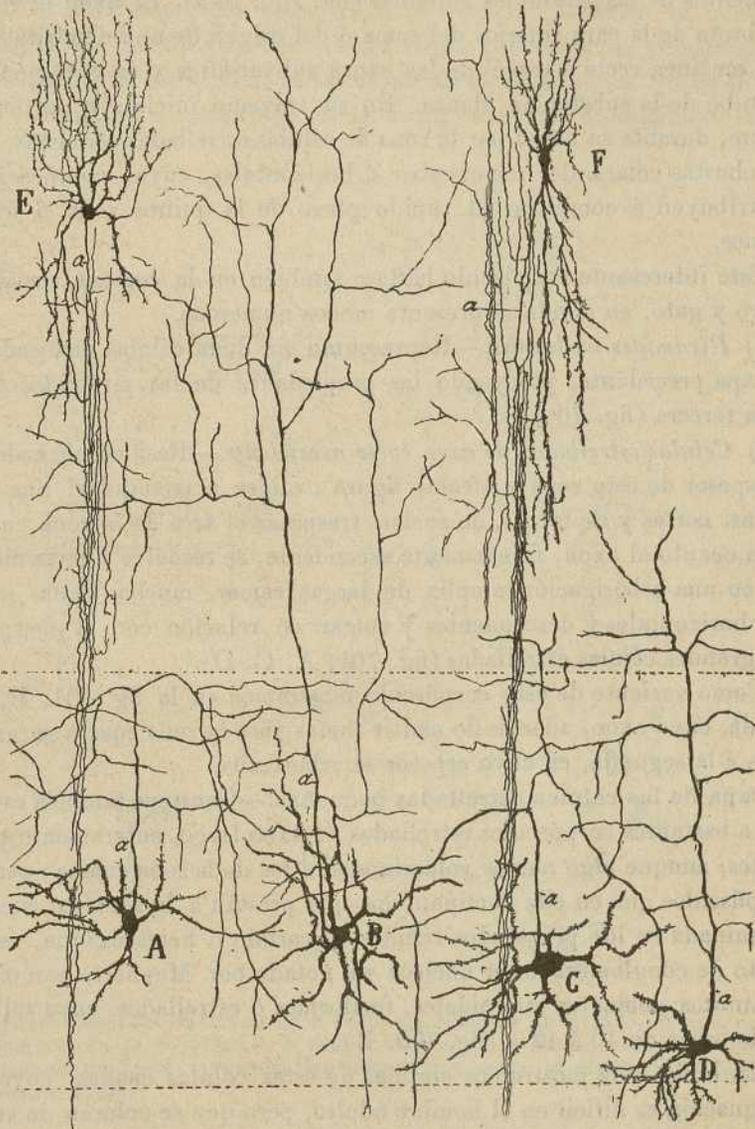


Fig. 701. — Células de la corteza visual del niño de quince días (capa cuarta).— A, célula cuyo axon se distribuía en lo alto de la zona cuarta; B, célula cuyo axon se esparcía por los estratos cuarto y tercero; C, célula que suministraba ramas nerviosas para el tercero, cuarto y quinto; D, célula cuyo axon ascendente se arborizaba en la zona cuarta y frontera de la tercera; E, F, corpúsculos bipenachados diminutos de la capa de medianas pirámides; a, axon.

cuales se dividen varias veces en el espesor de la capa que estudiamos, recorriendo largás distancias. Aunque orientadas en todos sentidos, las

dendritas dominantes y también las más prolongadas, son las horizontales ó paralelas á la corteza. Ninguna expansión sube á la zona plexiforme, atributo negativo que permite distinguir, al primer golpe de vista, tales elementos de las pirámides genuínas (fig. 700, *a*, *b*). El axon es robusto, brota de la cara inferior del soma ó del origen de una dendrita, baja casi en línea recta á través de las capas subyacentes y se continúa con un tubo de la substancia blanca. En su trayecto inicial, y particularmente, durante su curso por la zona de células estrelladas pequeñas, emite robustas colaterales recurrentes ú horizontales, cuyas ramificaciones contribuyen á complicar el tupido plexo de la quinta zona ó de los granos.

Este interesante corpúsculo hállase también en la corteza visual del perro y gato, en donde se presenta menos numeroso.

b) Pirámides medianas.—Representan sin duda células dislocadas de la capa precedente, poseyendo las propiedades de las pirámides de la zona tercera (fig. 700, *c*).

c) Células estrelladas de axon corto ascendente.—Residen sin orden en el espesor de esta zona y afectan figura ovoidea ó triangular. Sus dendritas, cortas y espinosas, no suelen traspasar el área de la zona cuarta, y en cuanto al axon, francamente ascendente, se resuelve á corta distancia en una arborización amplia de largas ramas, muchas de las cuales son horizontales y descendentes y entran en relación con el cuerpo de las grandes células estrelladas (fig. 701, A, C, D).

Como variante de este corpúsculo mostramos en la fig. 701, B, una célula, cuyo axon, además de emitir ramas para la zona cuarta se remontaba á la segunda, en cuyo espesor se arborizaba.

Capa de las células estrelladas pequeñas.—Contiene también este estrato bastantes corpúsculos estrellados de axon largo, enteramente semejantes, aunque algo menos voluminosos, á los de la zona cuarta; pero los corpúsculos que en ella dominan, los que prestan á la zona en cuestión examinada en los preparados teñidos en carmín ó hematoxilina, ese aspecto de conglomerado de núcleos ya notado por Meynert, son ciertos diminutos elementos esferoidales, fusiformes ó estrellados, cuya talla no suele pasar de 10 á 12 μ (fig. 700, B).

En la fig. 702 mostramos algunas de estas células enanas, cuya impregnación es difícil en el hombre adulto, pero que se coloran de vez en cuando en el niño de pocos días. Del soma generalmente ovoideo parten cuatro, cinco ó más finas dendritas divergentes, varias veces divididas, que no salen jamás del espesor de la capa quinta; y en cuanto al axon, que es finísimo y muy vario en dirección, aunque nos ha parecido seguir de preferencia la ascendente, corre cierta distancia más ó menos flexuosamente, y acaba mediante una arborización laxa, la cual, reunida con otras semejantes, engendra plexos tupidos situados alrededor de las célu-

las estrelladas, grandes ó medianas, de axon largo residentes en esta misma zona. Algunos granos altos mandan su arborización nerviosa terminal á las células estrelladas grandes de la capa cuarta (fig. 702, *d*).

¿Qué papel desempeñan estas singulares células pequeñas de la capa de los granos? Según veremos más adelante, precisamente en esta zona y en derredor de los granos, se terminan las arborizaciones libres de las fibras centrípetas ó sensoriales de la fisura calcarina. Combinando este

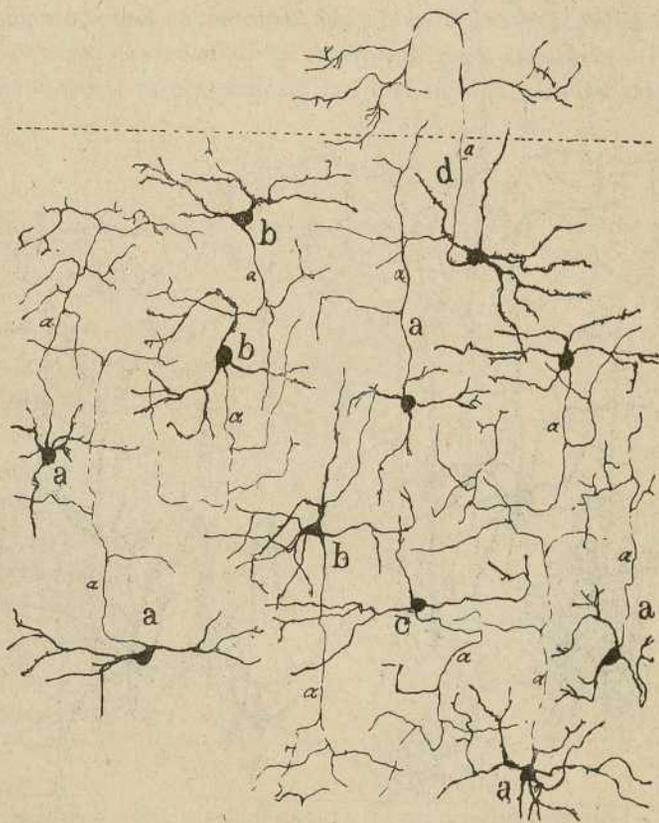


Fig. 702. — Pequeñas células de axon corto sobriamente arborizado en la zona de células estrelladas pequeñas. — *a*, células de axon fino ascendente; *b*, *c*, células de axon descendente; *d*, célula algo mayor, cuyo axon se distribuía en la zona cuarta; *a*, axon.

hecho con el antes mencionado, á saber : que el axon de los granos entra en relación con el cuerpo de las células estrelladas de cilindro-eje largo, cabe ahora conjeturar que estos pequeños elementos, comprendidos con los grandes en el seno de la arborización óptica, intensifican la corriente derivada por las células estrelladas.

Además de las células estrelladas de axon largo y de los granos propiamente dichos, figuran en esta zona varias células de axon corto, á saber:

a) tipo grueso estrellado, provisto de dendritas dentelladas y de un axon ascendente arborizado en el espesor de la zona cuarta, en torno de las células estrelladas grandes que la pueblan (fig. 703, A, B, D); *b*) células neurogliformes menudísimas armadas de una infinidad de dendritas finas, varicosas, acabadas á corta distancia y provistas de un axon de extraordinaria delicadeza, el cual ofrece la singularidad de arborizarse á

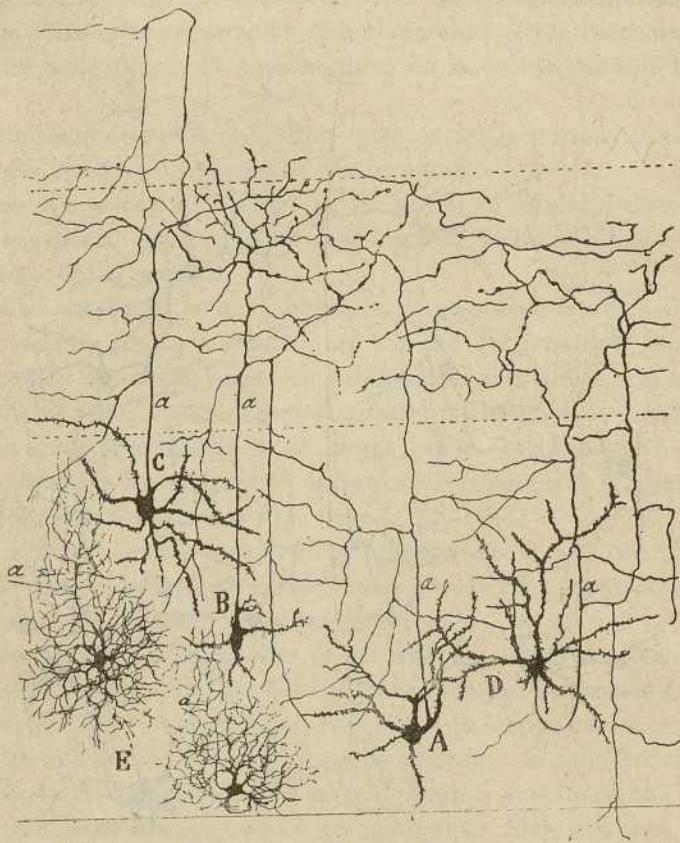


Fig. 703. — Células de axon ascendente de la zona quinta de la corteza visual. Niño de quince días. — A, B, células cuyo axon se distribuye en la zona de las grandes células estrelladas; C, células cuyo axon suministraba además ramas para la zona de pirámides medianas; D, célula cuyo axon arciforme en su porción inicial, suministra ramas para la zona cuarta, la quinta y aun la sexta; E, células pequeñas de axon corto ascendente; *a* quiere decir axon

corta distancia de la célula, engendrando un plexo extremadamente tupido, en cuyo seno se destacan por claro los somas de varios granos. La delicadeza del axon de estas células es tal, que no puede observarse bien y distinguirse de las dendritas sino recurriendo al objetivo apocromático 1'30 de Zeiss (fig. 703, E).

También en el gato y perro presenta la zona de las células estrelladas numerosos corpúsculos de axon corto, que en parte corresponden á las descritas en las zonas cuarta y quinta del hombre. Repárense elementos fusiformes de axon corto ascendente (fig. 704, D), pirámides de axon arciforme (A) y elementos neurogliformes (fig. 704, E).

Capa de las pequeñas pirámides de axon ascendente arqueado. — Entre la zona precedente y la de las pirámides gigantes existe una faja plexiforme de aspecto finamente granuloso en los preparados de Nissl y relativamente sobria en neuronas. En ella habitan tres especies celulares:

a) *Corpúsculos piramidales ú ovoideos de axon arqueado.* — Por ser los más abundantes y característicos, nos han servido para dar nombre á la

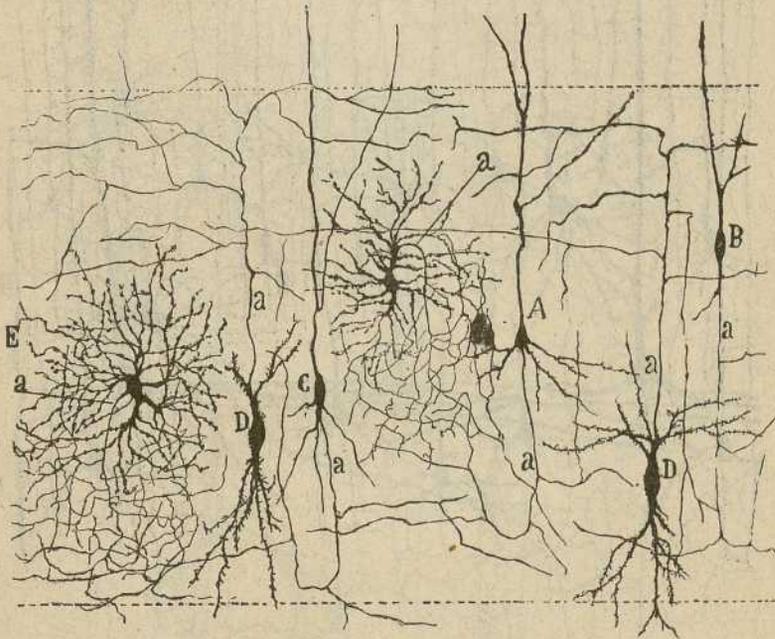


Fig. 704. — Diversos elementos tomados de la capa de células estrelladas de la corteza visual del gato de veintiocho días. — A, B, C, pirámides pequeñas y corpúsculos fusiformes de axon arciforme ascendente; D, gruesas células fusiformes de axon ascendente; E, elementos aracniformes de axon corto; a, axon.

zona sexta. Como se aprecia en la fig. 705, e, c, estas células responden en general, por su morfología, á la de una pirámide pequeña, pero discrepan de ella en un rasgo esencial: el axon, que es muy fino, baja primero cierto trecho, traza después un arco de concavidad superior, remóntase á través de las capas corticales quinta y cuarta y termina quizás en las zonas de pirámides medianas y pequeñas. Algunos axones se bifurcan ó trifurcan en su camino descendente y generan dos ó más arcos á su vez, prolongados con otras tantas hebras nerviosas ascendentes. De la

convexidad de los arcos brotan á menudo colaterales ramificadas por el espesor de la zona sexta y sobre todo la séptima (fig. 700, *h*).

b) Células estrelladas de axon ascendente (fig. 705, *f*).—Corpúsculos gruesos, ricos en dendritas, divergentes, cuyo axon se remonta á las zonas cuarta y quinta donde se ramifica.

c) Pirámides legítimas de mediana ó gran talla, es decir, dotadas de tallo radial destinado á la capa primera, y de axon prolongado hasta la substancia blanca. Estos elementos son poco abundantes (fig. 705, *b*).

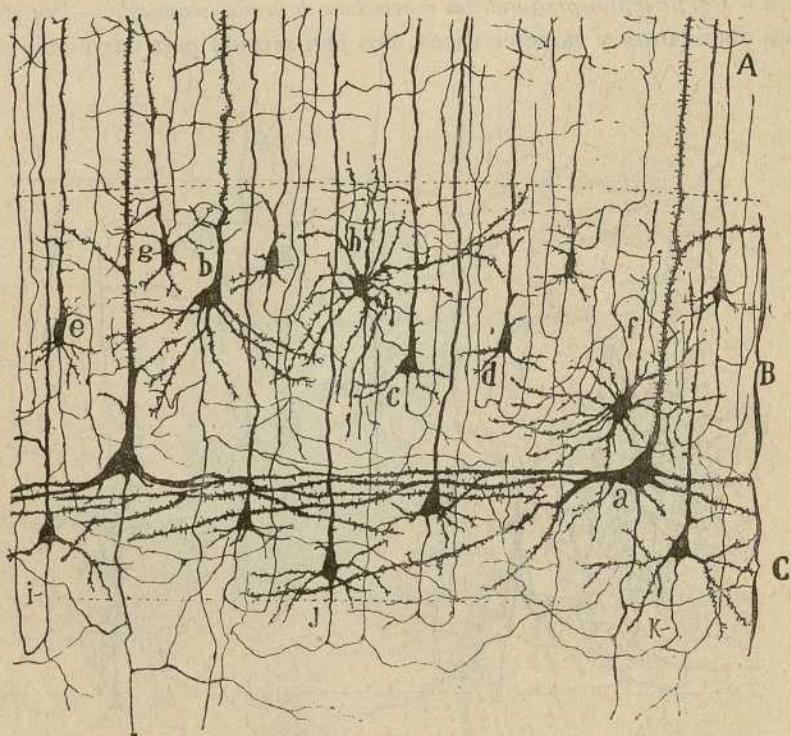


Fig. 705. — Elementos de las capas sexta y séptima de la corteza visual humana (niño de quince días).—A. capa quinta; B, zona sexta; C, zona séptima; *a*, pirámide gigante; *b*, pirámide mediana de axon largo descendente; *c*, pirámide pequeña de axon arqueado ascendente; *d*, pirámide cuyo axon engendra dos arcos; *e*, pirámide cuyo axon forma varias fibras ascendentes arqueadas; *h*, *f*, *g*, células estrelladas de axon ascendente ramificadas en las zonas quinta y sexta; *i*, *j*, *k*, células piramidales de axon arqueado ascendente ramificado en las zonas séptima y octava.

Capa de las células piramidales gigantes (células solitarias de Meynert) (fig. 705, C).—Esta zona, ya vista por Meynert, consta de una sola hilera de pirámides situadas á distancia unas de otras y en el espesor de una faja ó plexo pobre en células y estriado en sentido horizontal. No es posible precisar la morfología de estos corpúsculos en las preparaciones de

Nissl ; mas en las de Golgi presentanse de gran relieve, apreciándose algunos rasgos interesantes (fig. 705, *a*).

Uno de ellos es la forma del soma : éste es piramidal, pero de base su-

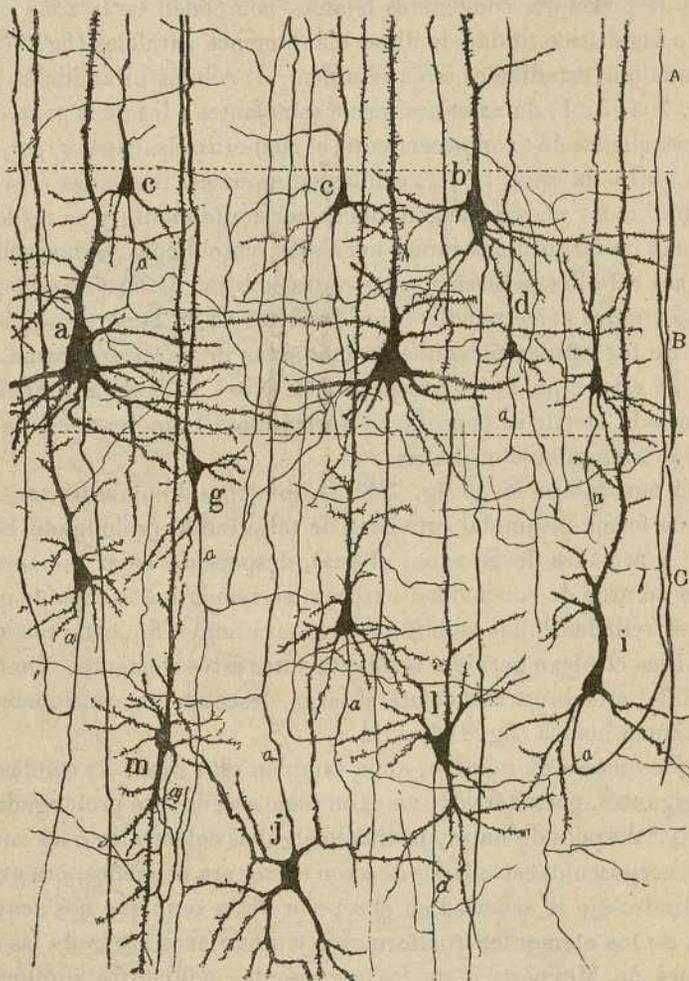


Fig. 706. — Capas profundas de la corteza visual del gato de veinte días. — A, porción inferior de la zona de células estrelladas; B, zona de pirámides gigantes; C, zona de pirámides medianas de axon arqueado; *a*, pirámides gigantes; *b*, pirámide mediana de axon descendente; *c*, *d*, pirámides de axon descendente bifurcado y ramificado en la zona de las células gigantes; *g*, célula triangular de axon arqueado y colateral descendente; *i*, pirámide de axon arqueado ascendente; *l*, célula triangular de axon descendente; *m*, fusiforme de axon descendente; *l*, *j*, células de la zona de los elementos fusiformes, estrellada y de axon ascendente la una, triangular y de axon descendente la otra; *a*, axon.

mamente ancha con relación á la altura ; pero la particularidad más expresiva consiste en que del contorno de la base misma, brotan dos, tres ó

más robustos brazos dendríticos rigurosamente paralelos á la corteza, y tan largos que superan á menudo en longitud al mismo tallo radial. En su camino, estos larguísimos brazos horizontales se ramifican, formando haces de dendritas, las cuales, saliendo al encuentro á otros fascículos partidos de pirámides congéneres lejanas, componen en la zona séptima un plexo dendrítico tupido de fibras más ó menos paralelas (fig. 706, B).

La zona que estudiamos aloja también : *a*) células piramidales pequeñas (fig. 705, J, I) de axon arciforme semejantes á las de la zona 6.^a ; *b*) células estrelladas de axon ascendente, el cual cruza las capas superpuestas y asalta quizás la zona 1.^a ; *c*) células poligonales, medianas ó grandes, cuyo axon recio marcha más ó menos horizontalmente y se resuelve en un sistema de larguísimas ramas nerviosas, ya oblicuas ya horizontales : las últimas ramillas parecen formar nidos en torno de las pirámides grandes. Estos nidos corresponden á los descritos ya en la corteza típica.

Capa de las células piramidales medianas de axon arciforme. — El aspecto de esta capa en los preparados de Nissl, es el de una ancha faja bien limitada, donde se concentran apretándose numerosas células piramidales ó triangulares medianas.

Según mostramos en la fig. 706, C, los tipos dominantes son ciertas células de forma piramidal provistas de tallo radial prolongado hasta la zona 1.^a y armadas de un axon, el cual, después de bajar cierto trecho, describe un arco de concavidad externa, se remonta á la capa de grandes células estrelladas donde se bifurca, y se termina en fin, complicando con sus ramillas el plexo nervioso residente entre estos elementos. De la convexidad del arco brota una colateral larga, descendente, continuada hasta la substancia blanca (fig. 706, *g*, I).

Aunque escasos en número, aloja también esta zona : *a*) células estrelladas gigantes, portadoras de un axon recio ascendente prolongado hasta la capa 1.^a después de haber destinado algunas colaterales ó las zonas 7.^a y 8.^a ; *b*) corpúsculos estrellados de axon corto, ora pequeños, ora grandes, cuyo cilindro-eje se arboriza en el espesor de la zona que nos ocupa.

Capa de los elementos fusiformes y triangulares (zona de las células fusiformes de Meynert, ó de los corpúsculos polimorfos profundos de Schlapp). Es ésta una formación que no ofrece en la corteza visual ningún atributo particular, toda vez que encierra los mismos elementos que las capas de igual nombre de otras regiones corticales. Figuran en ella : *a*) un corpúsculo fusiforme provisto de dendrita radial, expansión descendente protoplásmica, y axon prolongado hasta la substancia blanca ; *b*) otro corpúsculo piramidal de talla mediana, semejante al de la capa 3.^a y 7.^a, provisto de axon largo continuado con un tubo de substancia blanca ; *c*) un elemento triangular armado: de tallo externo radial remontado hasta la zona primera, de tallo descendente descompuesto en un penacho de dendritas, y de un apéndice y brazo lateral que se resuelve en

otro penacho protoplásmico ; el axon se incorpora también á la substancia blanca ; *d*) en fin, células fusiformes de axon largo ascendente, semejantes á las llamadas de Martinotti, etc.

Substancia blanca y fibras centrípetas de la corteza visual.—Analizada atentamente la substancia blanca de la corteza visual del niño recién

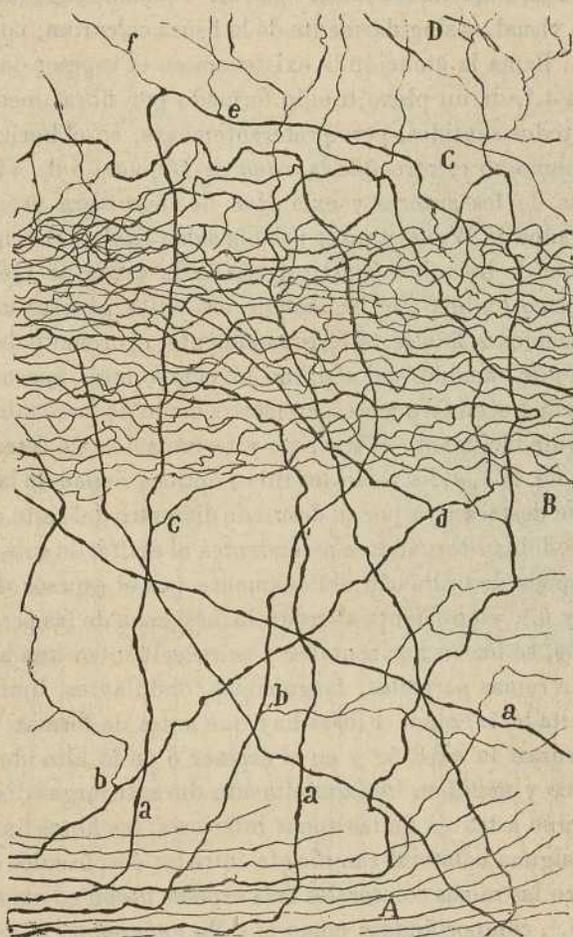


Fig. 707. — Fibras gruesas llegadas de la substancia blanca y ramificadas en la estria de Gennari. Cerebro de niño de tres días. — A, substancia blanca ; B, capa de las células estrelladas pequeñas ; C, fibras arciformes y capa cuarta ; D, frontera de la capa de las pirámides medianas ; *a*, tallo de la fibra ; *b*, colateral para las capas profundas ; *c*, colateral ascendente para las zonas superiores.

nacido ó de pocos días, permite reconocer fácilmente dos clases de fibras : 1.^a, tubos centrífugos nacidos en las células de la citada corteza, y singularmente en las neuronas estrelladas grandes y pirámides ; 2.^a, tubos centrípetos bien reconocibles por su notable espesor, por su curso frecuentemente oblicuo, y aun escalonado, y sobre todo, porque no proceden

de ninguna célula cortical, antes bien, se terminan entre las mismas por extensas arborizaciones libres. La importancia excepcional de estas últimas fibras, primeramente reconocidas por nosotros en la corteza visual del niño, y que desde ahora designaremos *fibras visuales*, justifican que les consagremos aquí algunos párrafos.

Disposición terminal de las fibras ópticas.—Cuando se colorea un corte de la corteza visual, y singularmente de la fisura calcarina, por el método Weigert-Pal, llama la atención la existencia en el espesor de la zona 5.^a y parte de la 4.^a, de un plexo tupido formado por fibras meduladas que marchan en todos sentidos, pero preferentemente, en el horizontal. Este importante plexo no es otro que la *raya de Gennari* ó de Vicq d'Azyr, bien conocida de los autores y exclusiva de la corteza occipital. Pero en los preparados de Weigert no es posible saber cuál es el origen y modo de terminación de los tubos constitutivos de la estría de Gennari, toda vez que la hematoxilina tiñe solamente los tallos gruesos medulados y no las arborizaciones finales. Afortunadamente, el cromato de plata aplicado en los fetos humanos del séptimo al octavo mes, época en que las fibras ópticas aparecen formadas, pero carecen aún de forro mielínico, consiente perseguir fácilmente el trayecto y terminación de éstas. Según se aprecia en la fig. 707, *a*, los referidos tubos ópticos vienen de la substancia blanca, donde destacan ya por su desusado diámetro del resto de las fibras nerviosas; se doblan tornándose ascendentes al asaltar la substancia gris; marchan después de ordinario oblicuamente por el espesor de las zonas 9.^a, 8.^a, 7.^a y 6.^a, y en cuanto abordan la 5.^a ó zona de las pequeñas células estrelladas, se hacen horizontales y se resuelven en una arborización compuesta de ramas paralelas, larguísimas, ondulantes, limitadas al espesor de la citada 5.^a zona. Fibras hay que antes de formar la ramificación final, cruzan la capa 5.^a y en el espesor ó en lo alto de la 4.^a describen un arco y marchan horizontalmente durante largas distancias. En su largo camino á través de las zonas inferiores, las fibras ópticas suelen suministrar alguna colateral ramificada entre los corpúsculos de las capas 7.^a y 8.^a, pero las ramas colaterales más espesas nacen en cuanto aquéllas abordan la 5.^a, comportándose como el tallo generador, es decir, ramificándose entre los corpúsculos de esta zona. En fin, no es raro ver que el tubo óptico se bifurca en plena capa 5.^a engendrando dos arborizaciones terminales situadas en planos distintos de la raya de Gennari. Más allá de la capa 4.^a no suele remontarse ninguna fibra, así que nos inclinamos á pensar que las zonas de pequeñas y medianas pirámides carecen de relación directa con arborizaciones ópticas. Sin embargo, algunas veces hemos reparado que de las ramas horizontales más altas circulantes por la capa 4.^a, brotan algunas finas colaterales ascendentes que invaden el comienzo del estrato tercero y que acaso entran en contacto con alguna pirámide (fig. 707, *D*).

El conjunto de todas las arborizaciones ópticas forma en los fetos humanos un plexo tupido situado en la capa quinta y un plexo más laxo y pobre en ramas secundarias concentrado en la capa 4.^a. La riqueza del plexo de la capa 5.^a es ya notable en los fetos de término; pero, en realidad, éstos no revelan aún, por lo temprano é imperfecto del desarrollo, todo lo que serán con el tiempo. Para sorprenderlos en toda su

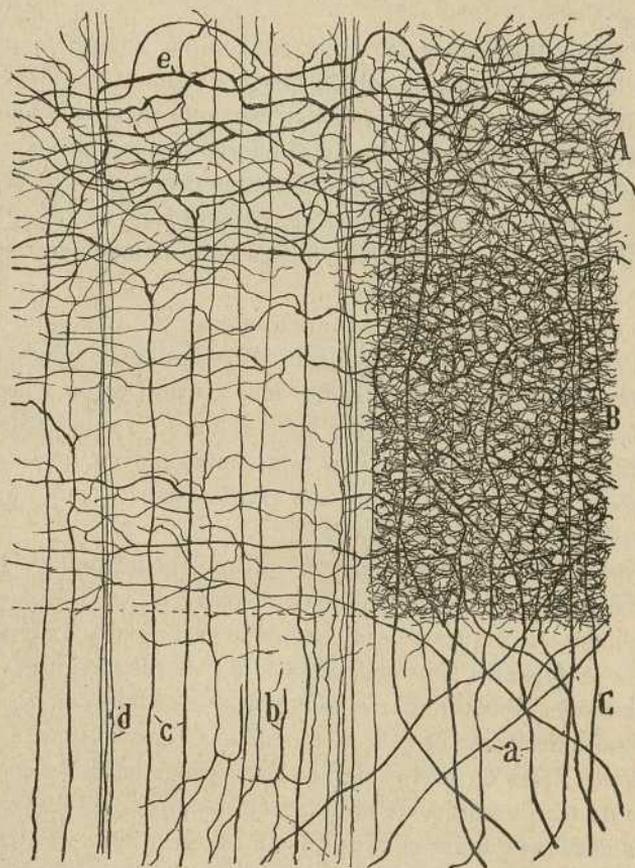


Fig. 708. — Plexos nerviosos de las zonas cuarta y quinta de la corteza visual del niño de veinte días. — A, zona cuarta; B, zona quinta; C, zona sexta; *a*, fibras ópticas; *b*, axones de células de la capa sexta; *c*, axones ascendentes de corpúsculos piramidales de la capa octava; *d*, haces de axones de pirámides medianas y pequeñas; *e*, arcos de fibras ópticas con colaterales ascendentes.

complicación é intrincamiento, es preciso acudir al niño de un mes ó más, época en la cual las arborizaciones secundarias y terciarias han acabado su evolución. En la figura 708, B, mostramos el plexo óptico en todo su desarrollo. Repárese que entre las células de la capa 5.^a existe un fieltro fibrilar apretadísimo, que se condensa especialmente, formando ni-

dos complejísimos, en torno de los granos y de las células estrelladas de axón ascendente. Al nivel de la zona 4.^a el plexo subsiste aún, pero sus mallas son más amplias, resaltando en ellas los gruesos corpúsculos estrellados (fig. 708, A).

Hemos afirmado anteriormente que los tubos arborizados en la raya de Gennari eran de naturaleza óptica y ahora debemos justificar esta aserción exponiendo las razones en que se funda.

Son éstas :

1.^a Las fibras llegadas á la estría de Gennari desde la substancia blanca son más gruesas por lo común que los conductores de asociación y que las fibras callosas, y corresponden bastante bien en diámetro á los robustos tubos medulados nacidos en el cuerpo geniculado externo.

2.^a La presencia de espesos tubos aferentes parece ser un rasgo característico de la corteza sensorial, pues ocurre lo mismo en la región sensitivo-motriz y olfativa ; en cambio, faltan en la llamada corteza de asociación.

3.^a Las observaciones clínicas y anatómicas nos dicen que en la corteza visual acaba el caudaloso sistema de fibras ópticas, llamado *radiación de Gratiolet* ; en consecuencia, resulta muy natural estimar las referidas fibras de la estría de Gennari como las porciones terminales de los conductores de la citada radiación, con tanto más motivo, cuanto que los susodichos conductores centrípetos son extraordinariamente numerosos y se comportan todos del mismo modo.

4.^a Diversos observadores y nosotros mismos hemos notado que en los ciegos ó tuertos (por lesión periférica), el plexo de la estría de Gennari disminuye mucho en riqueza, desapareciendo casi todas sus fibras gruesas.

La estría de Gennari contiene, además de las fibras ópticas, numerosas arborizaciones libres de fibras endógenas, las cuales, en obsequio á la brevedad, no describiremos por la menuda. Citaremos entre ellas: 1.^o, arborizaciones libres de axones de neuronas yacentes en zonas inferiores, sobre todo de las pirámides de cilindro-eje arqueado y recurrente; 2.^o, colaterales nerviosas de las células estrelladas grandes y medianas de las zonas 4.^a y 5.^a; 3.^o, arborizaciones terminales del axón de los granos y demás elementos de cilindro-eje corto (fig. 708).

Además de las fibras centrípetas de origen óptico, es posible que existan también otros conductores llegados de la substancia blanca y de asociación. Pero hasta hoy no nos ha sido posible ponerlos en evidencia.

Fibras eferentes ó vía óptica motriz ó descendente. — Desde el cerebro baja hasta los focos motores una vía óptica especial. Según Flechsig, esta vía descendente se pondría en comunicación con los núcleos de origen de los nervios de los globos oculares. Dos clases de argumentos obligan á admitir la existencia de estos conductores centrífugos.

1.^o Las experiencias de Munk, Schaffer, Danillo, etc., que produje-

ron movimientos conjugados de los globos oculares excitando la esfera visual. 2.º Las observaciones anatomo-patológicas de von Monakow, Zacher, Bechterew y otros, autores que han probado que, cuando se extirpa la corteza visual, se desarrolla una degeneración descendente en un fascículo nervioso que ocupa en el pedúnculo el plano más externo de éste, probablemente el quinto lateral, paraje donde se instalan también las fibras descendentes de la esfera auditiva.

Hasta hoy no ha sido posible demostrar anatómicamente la presencia de esta vía importante exigida por la teoría. No obstante, en el ratón de pocos días, nosotros hemos logrado ver que ciertas pirámides residentes en la estría de Gennari, remiten el axon descendente á la misma radiación de Gratiolet, bajando con ella hasta el tálamo; mas dada la enorme longitud del trayecto, se comprenderá que no hemos logrado perseguir estas fibras hasta su paradero. De todos modos, de nuestras observaciones resulta que la radiación óptica contiene dos clases de fibras: las ascendentes y descendentes, con lo que las presunciones de Flechsig reciben plena confirmación.

Examen de otras circunvoluciones visuales.—Hasta aquí hemos hablado exclusivamente de la textura de la cisura calcarina, punto en que la organización de la corteza visual es más complicada y específica; pero nuestro examen ha recaído también en el territorio de la cuña y lóbulo lingual, regiones en que aparecen rasgos de estructura análogos á los descritos. Hay, sin embargo, algunas diferencias esenciales entre estas regiones y la fisura calcarina, las cuales atañen á las capas de células estrelladas y al plexo de Gennari. He aquí estos contrastes de estructura reducidos á breves aspiraciones:

1.º El número de las células estrelladas pequeñas y grandes de las capas 4.^a y 5.^a disminuye mucho conforme nos alejamos de la fisura calcarina, entremezclándose ya con estos elementos multitud de pirámides cuya presencia tiende á borrar las diferencias existentes entre la corteza visual específica y la corteza de asociación.

2.º Las fibras ópticas formadoras del plexo de Gennari (capas 4.^a y 5.^a) son mucho menos abundantes en la cuña y lóbulo lingual que en la cisura calcarina. Por lo cual las arborizaciones nerviosas terminales son más laxas y menos riguroso el contraste del plexo con las zonas limítrofes.

3.º Otro rasgo diferencial consiste en la disminución de las células pequeñas y medianas de axon arqueado ascendente de las zonas 6.^a y 8.^a y del incremento progresivo de las pirámides medianas conforme nos alejamos de la fisura calcarina.

De todo lo cual, si no es posible sacar una conclusión fisiológica segura, se deduce al menos una conjetura muy verosímil, á saber: que el lugar cortical de la foseta central de la retina es la fisura calcarina, mien-

tras que la cuña, lóbulo lingual, precuña, etc., representan quizás la proyección de las regiones periféricas de dicha membrana.

Sin embargo, las investigaciones modernas de Henschen (1), basadas sobre la observación de varios casos muy expresivos de lesión de las vías visuales, tienden á probar, que las paredes y fondo de la fisura calcarina representan por entero los cuatro cuadrantes retinianos. El labio superior de dicha fisura corresponde á los cuadrantes dorsales, el inferior á los ventrales y el fondo al meridiano horizontal.

En resumen, la corteza visual se reconoce fácilmente en el hombre y animales girencéfalos por estos cuatro rasgos esenciales:

1.º Presencia de un plexo nervioso apretado intermediario formado por las arborizaciones finales de las fibras ópticas.

2.º Existencia en el espesor de este plexo de un tipo especial de células de axon largo, el corpúsculo estrellado. En los animales este elemento es escaso y forma una sola capa; pero en el hombre aparece muy abundante y constituye dos robustos estratos superpuestos.

3.º La existencia de zonas especiales donde viven elementos piramidales de axon arqueado y ascendente ramificado en la capa de las células estrelladas.

4.º En fin, la escasez de pirámides gigantes, las cuales se limitan á formar una hilera discontinua situada por debajo, á cierta distancia de la zona de las referidas células estrelladas.

(1) *Henschen*: Klinische und anatomische Beiträge zur Pathol. des Gehirns, 4^o theil. Upsala, 1903.

CAPITULO XXXIX

CORTEZA ACÚSTICA HUMANA

Corteza de la insula de Reil. — Corteza acústica en los mamíferos girencéfalos.

Lugar cortical de la audición.— El examen histológico de la corteza topográfica implica, si ha de ser fructífero, el previo conocimiento de la actividad específica de la región examinada. Conviene, pues, antes de emprender el análisis estructural, interrogar á los fisiólogos y patólogos acerca de cuál sea el lugar cerebral de la audición. La fisiología representada por Munk, Luciani, Ferrier y Seppillini, nos dicen que en los mamíferos (mono, perro, etc.), el foco acústico reside en un área bien circunscrita del lóbulo esfenoidal. Según Munk, localízase en el perro hacia el centro de las dos circunvoluciones posteriores descendentes de dicho lóbulo. Por lo que toca al hombre, la clínica enseña que la esfera acústica corresponde á los dos tercios anteriores de la primera circunvolución esfenoidal. En sentir de Déjerine, la región del lenguaje, que comprende una gran parte de la corteza de sensación y no poca de la que, en consonancia con las ideas de Flechsig, cabría llamar *corteza de asociación*, se extiende á todo el contorno de la cisura silviana, primera circunvolución esfenoidal, circunvoluciones de la ínsula, y se prolonga aun hacia atrás hasta la base del lóbulo occipital, del cual abarca un buen trozo. Parecidas localizaciones dan Monakow y otros neuro-patólogos.

Resulta, pues, que si se explora en el hombre la primera circunvolución esfenoidal, particularmente en sus dos tercios anteriores, se puede estar seguro de estudiar una legítima región acústica. Por este motivo hemos preferido esta región, á la que principalmente concierne cuanto en las páginas siguientes pensamos exponer. Y puesto que algunos patólogos incluyen la ínsula entre las circunvoluciones acústicas, hemos consagrado también alguna atención á esta provincia cerebral, aunque no tanto como á la citada circunvolución esfenoidal (1).

Apuntes históricos. — Nuestras investigaciones bibliográficas sobre la textura de la corteza esfenoidal del hombre, apenas han permitido reunir algunos datos históricos. En realidad, la citada circunvolución esfenoidal ha sido considerada, bajo el aspecto estructural, como idéntica en

(1) Véase *Cajal*: Corteza acústica. *Rev. trim. micr.*, Tomo V, 1900.

el fondo á la corteza típica y no ha llamado, por tanto, la atención de los histólogos. Sólo Betz (1) y Schlapp (2) se han ocupado algo, aunque de pasada, en el tema. También Hammarberg (3) consagra algunos párrafos y una figura á la primera circunvolución temporal humana. Este último sabio, el único que ha emprendido un análisis histológico sistemático, fundado en el método de Nissl, de toda la corteza, reconoce en dicha circunvolución las zonas siguientes :

1.^a *Capa molecular*, compuesta de escasas células aisladas. 2.^a *Capa de las pirámides pequeñas*; posee elementos piramidales, cuyo diámetro oscila entre 9 y 15 μ . 3.^a *Capa de las pirámides gruesas*. Comprende las medianas y grandes de la corteza motriz. Los corpúsculos más voluminosos tienen 20 por 30 μ . 4.^a *Capa de los granos*. Habitan pequeñas pirámides y células irregulares. 5.^a *Capa de las células gangliónicas*. Representa la zona de las pirámides grandes profundas de otras regiones corticales; posee células piramidales de 20 por 30 μ y otras pirámides medianas y pequeñas. 6.^a *Capa de las células fusiformes*. Corresponde á la quinta de Meynert de la corteza típica; es sumamente espesa, llegando á 1'20 milímetros; encierra células fusiformes de 9 por 30 μ .

Según Schlapp, en el mono, la corteza esfenoidal es idéntica á la que él llama *tipo cortical segundo*, es decir, una especie en la cual las capas de *células piramidales grandes pignomorfas* se presentan cortadas por la interposición de una capa de granos, en dos substratos externo é interno. En junto, dicha corteza constaría de siete zonas, que corresponden bastante bien á las de Hammarberg, salvo el aumento de una capa, la tercera ó de pirámides medianas, que el sabio sueco incluía en la de pirámides grandes.

En cuanto á Betz, limitase á afirmar que la corteza de las tres circunvoluciones esfenoidales tiene su característica en la presencia de una gruesa capa 5.^a ó de las células fusiformes, y en la existencia, en el punto correspondiente á la tercera zona ó de pirámides grandes, de un estrato de granos ó de pequeños elementos.

Nuestras observaciones sobre el número de capas, coinciden con las de Betz y Hammarberg; pero lo vicioso de la nomenclatura de estos autores, que tiende á perpetuar errores de concepto sobre la composición de los estratos, nos obliga á cambiar los nombres de algunos de ellos. He aquí, pues, las zonas que se nos han presentado en los buenos preparados de Nissl, de la corteza adulta :

1.^a, *capa plexiforme*; 2.^a, *capa de las pequeñas pirámides*; 3.^a, *capa de las medianas pirámides*; 4.^a, *capa de las pirámides gigantes*; 5.^a, *capa de los pequeños corpúsculos estrellados* (granos); 6.^a, *capa de las pirámides medianas y grandes profundas*; 7.^a, *capa de los elementos fusiformes y triangulares*. Las zonas hondas, es decir, la quinta, sexta y séptima, poseen un notable espesor, hasta el punto de que, reunidas, suman un grueso superior á las otras zonas externas. En la fig. 709, mostramos los citados estratos, numerados de fuera á adentro.

(1) Betz : *Centralblatt. f. die mediz. Wissenschaft*, 1881, n° 11-13.

(2) Schlapp : *Die Zellenbau der Groshirnrinde des Affen*, & *Arch. f. Psychatrie*. Bd. 30, H. 2.

(3) Hammarberg : *Studien uber Klinik und Pathologie der Idiotie*, & *Upsala*, 1895.

1.^a **Capa plexiforme.**—Estudiada en los preparados de Nissl y Golgi, presenta la misma composición que la capa homónima de la corteza típica; es decir, que encierra algunas pocas células especiales ú horizontales separadas por un plexo intersticial abundante, salpicado de núcleos neuróglícos y de pequeños y medianos elementos de axon corto.

En la fig. 709, I, pueden verse algunos elementos tomados de la corteza acústica humana.

2.^a **Capa de las pequeñas pirámides.**—Consta de los factores ya descritos en otras provincias corticales, á saber: pirámides ó células de axon largo y numerosas células de axon corto y semilargo. Abundan notablemente las células bipenachadas entre las cuales se ven tipos finísimos (fig. 710, *a*).

3.^a **Capa de las pirámides medianas.**—Consta igualmente de pirámides, cuya talla aumenta de fuera á adentro, pero cuyos atributos morfológicos coinciden completamente (salvo el mayor volumen del soma y superior longitud del tallo) con los corpúsculos homólogos de la capa 2.^a (fig. 710, *f*). Las células de axon corto son aquí menos numerosas é imitan los mismos tipos que en la capa precedente, dominando los elementos de axon corto ascendente, descompuesto en largas ramas horizontales. Entre las bipenachadas, que son relativamente abundantes, llama sobre todo la atención una variedad, cuyas dendritas aparecen rizadas y sumamente enredadas, y el axon se resuelve en cestas pericelulares (figura 710, *d*). Por lo demás, la producción de cestas nerviosas encuéntrase también en otras bipenachadas, de forma común, pero de talla bastante grande y dendritas sumamente largas.



Fig. 709.—Corte transversal de la circunvolución temporal primera del hombre adulto. Método de Nissl.—1, plexiforme; 2, pequeñas pirámides; 3, medianas pirámides; 4, grandes pirámides superficiales; 5, granos ó pequeñas células estrelladas; 6, pirámides medianas profundas; 7, elementos fusiformes.

4.^a Capa de las pirámides grandes.—Consta de pocas hileras de pirámides robustas, pero no tan voluminosas como las de la zona motriz, dado que no pasan de 20 por 28 μ . Según aparece en la fig. 711, A, poseen

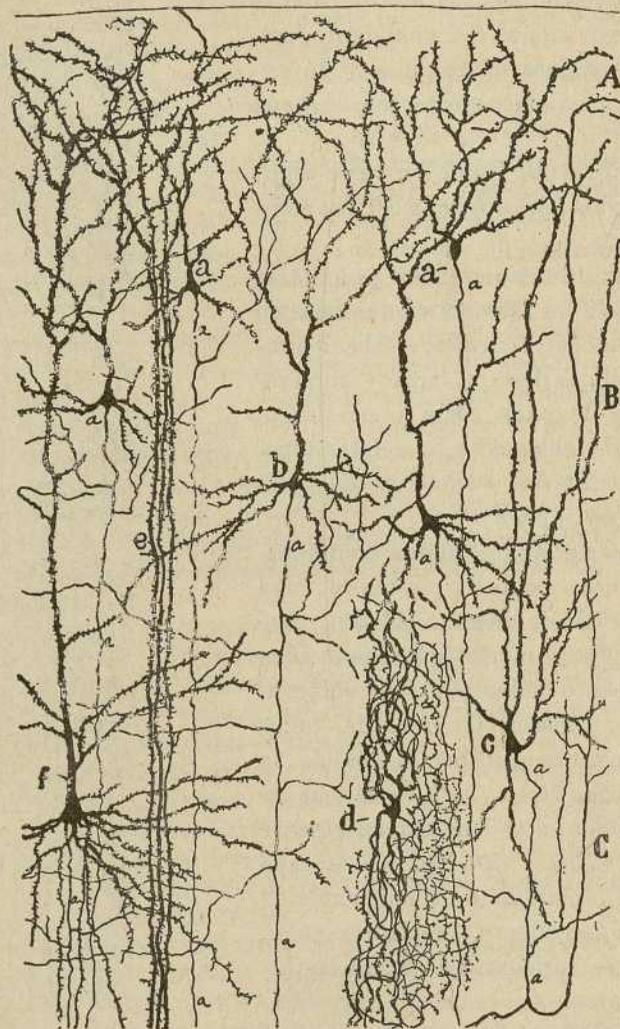


Fig. 710.—Células piramidales de las zonas segunda y tercera.—A, capa plexiforme; B, pequeñas pirámides; C, medianas pirámides; a, b, pequeñas pirámides; f, mediana pirámide; d, bipenachada de dendritas flexuosas; c, célula de axon arqueado y ascendente; e, paquete de tallos piramidales.

un soma triangular provisto de largas dendritas descendentes y oblicuas, y un tallo espeso prolongado hasta la capa primera. Entremezclados á estos elementos yacen bastantes corpúsculos de axon corto, pertenecien-

tes en su mayoría á los tipos bipenachados y á los de axon ascendente de Martinotti (granos).

5.^a Zona de las pequeñas células estrelladas (*granos*).—Examinando esta capa en los preparados de Nissl, se presenta formada por series verticales, apretadas, de pequeños elementos poliédricos ó fusiformes, en-

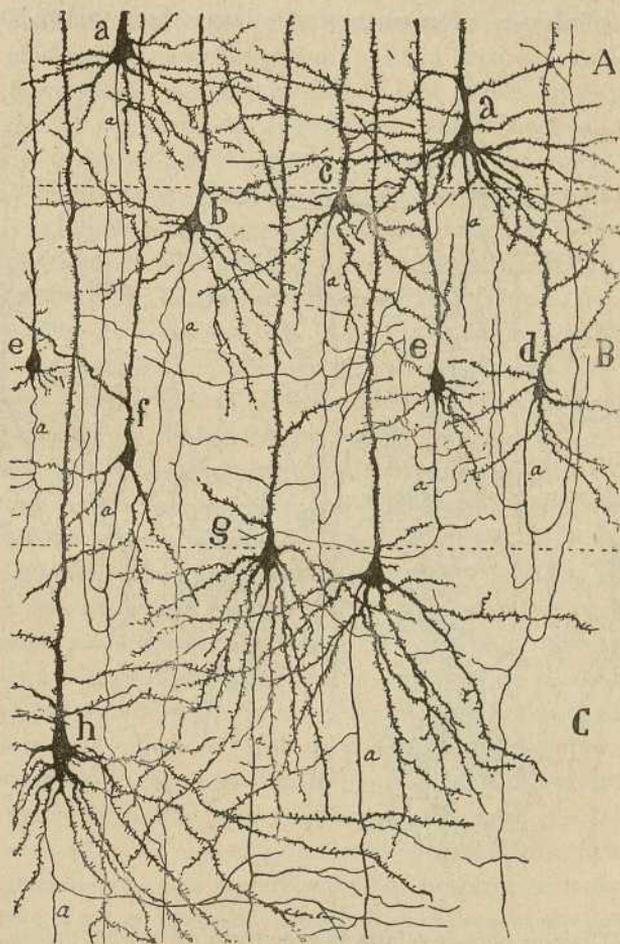


Fig. 711. — Células de las zonas cuarta (A), quinta (B) y sexta (C) de la primera circunvolución esfenoidal del niño de veinticinco días.— *a*, pirámides grandes superficiales; *b*, *c*, pirámides pequeñas de la capa quinta; *e*, *d*, *f*, pirámides de axon resuelto en parte en colaterales arciformes; *g*, *h*, pirámides grandes de la zona sexta.

tremezclados de algunas pirámides pequeñas. En el plano más superficial halláanse algunos elementos estrellados grandes, de protoplasma pálido estirado en dendritas divergentes (fig. 709, 5).

El cromato de plata revela en esta capa dos categorías principales de

células : pirámides pequeñas y corpúsculos estrellados ó fusiformes de axon corto (fig. 712, A). La semejanza que existe entre todos estos elementos y los ya descritos en la capa de los granos de la corteza típica, hace inútil toda enumeración detallada. Las figs. 711, B y 712, dan además suficiente idea de los tipos celulares principales.

Haremos notar solamente que la zona 5.^a está casi enteramente formada por células de axon corto y semilargo, pues hasta las pequeñas

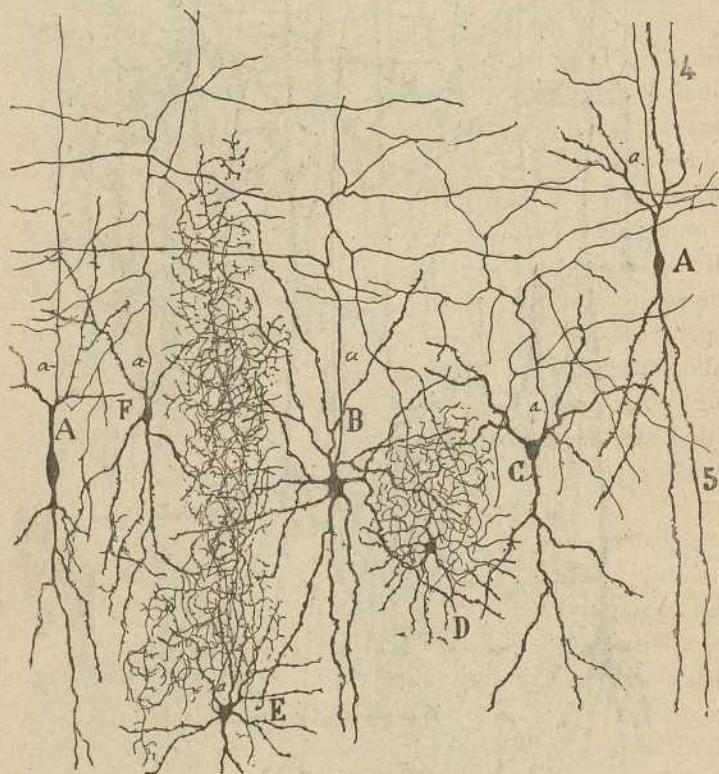


Fig. 712.—Diversos tipos de células de axon corto de la zona quinta. Niño de un mes. — A, células fusiformes de axon ascendente; B, célula de axon resuelto en larguísimas ramas horizontales; C, F, células de arborización nerviosa menos extensa; E, célula neurogliforme de axon resuelto en un plexo complicadísimo salpicado de nidos; D, célula neurogliforme de arborización nerviosa apretada; 4, capa de las pirámides grandes superficiales; 5, granos.

pirámides, cuyas principales ramas son recurrentes, envían el grueso de su ramificación nerviosa á las capas superpuestas. Y como este estrato puede considerarse como central ó intermedio, resulta que tales elementos escogen como residencia aquel punto estratégico desde el cual, con mayor economía de trayecto, pueden establecer un gran número de re-

laciones con células de axon largo y preferentemente con las pirámides de las capas 4.^a y 3.^a.

6.^a *Capa sexta* ó de las células piramidales grandes y medianas profundas.—Examinada en los preparados de Nissl, se presenta formada esta zona por una gran cantidad de pirámides alargadas de 20 á 30 μ , entre las cuales mora bastante cantidad de substancia plexiforme. El método de Golgi denuncia legítimas pirámides de talla considerable, pero de soma algo más angosto que las pirámides de la capa cuarta. En la figura 711, *h, g*, revelamos algunas células de este género que, por repetir la morfología tan conocida, no describimos detalladamente. Además de las gruesas y medianas pirámides que representan, sin duda, el elemento principal de esta capa, viven también en ella los siguientes tipos de neuronas: *a*) Células triangulares de axon descendente. Son en realidad pirámides provistas de tallo radial y de axon largo, pero cuyo soma aparece irregularizado por la presencia de una excrecencia lateral, de donde brota un penacho de dendritas (fig. 716, A, J). *b*) Células fusiformes de cilindro-eje ascendente. Son también muy abundantes en la zona sexta, y aunque adoptan varias formas, afectan sobre todo la fusiforme con dendrita polar ascendente, ambas descompuestas en penachos. El axon nace del tallo superior, atraviesa los granos, á los que suministra ramas y se prolonga acaso hasta la zona primera (fig. 715, G). *c*) Gruesos corpúsculos de axon ascendente dotado de largo tallo radial y soma piramidal ú ovoideo, guarnecido de dendritas descendentes (fig. 715, D). El axon desciende á menudo cierto trecho, traza después un arco y se remonta hacia las capas superficiales. Del arco nace una rama descendente que acaso llegue á la substancia blanca. Como se ve, este corpúsculo copia, pero en mayor tamaño y con menos lujo de colaterales, á la pirámide pequeña de la capa quinta. *d*) Células de Golgi grandes y aun colosales, de soma estrellado y axon descendente, horizontal ó ascendente, resuelto á corta distancia en una extensa ramificación nerviosa (fig. 715, F).

Células específicas de la corteza acústica.— Así llamamos ciertos elementos fusiformes gigantes descubiertos por nosotros en la corteza acústica humana (1) y que hasta hoy no se nos han presentado jamás en ningún otro lugar cortical. La constancia con que en todos nuestros preparados de la primera circunvolución esfenoideal humana, así como en los de la ínsula de Reil se presentan tales corpúsculos, nos inclinan á considerarlos como un factor importante de la función auditiva, aunque en el estado actual de la ciencia sea imposible imaginar cuál sea el oficio que desempeñan en la audición mental. Residen las células aludidas en todas las zonas de la corteza acústica, menos en la primera, pero son poco numerosas en la segunda, más frecuentes en la tercera, cuarta y quinta, y

(1) S. Cajal: *Revista Ibero-americana de Ciencias Médicas*, Marzo, 1889. Véase también *Rev. trim.*, tomo V, 1900.

más todavía en las sexta y séptima. Afectan forma fusiforme ó triangular, dirigiéndose más ó menos horizontalmente sus robustas expansiones polares (fig. 713. El diámetro del soma supera al de las mayores pirámides de la corteza acústica, toda vez que oscila entre 40 y 60 μ . Sin embar-

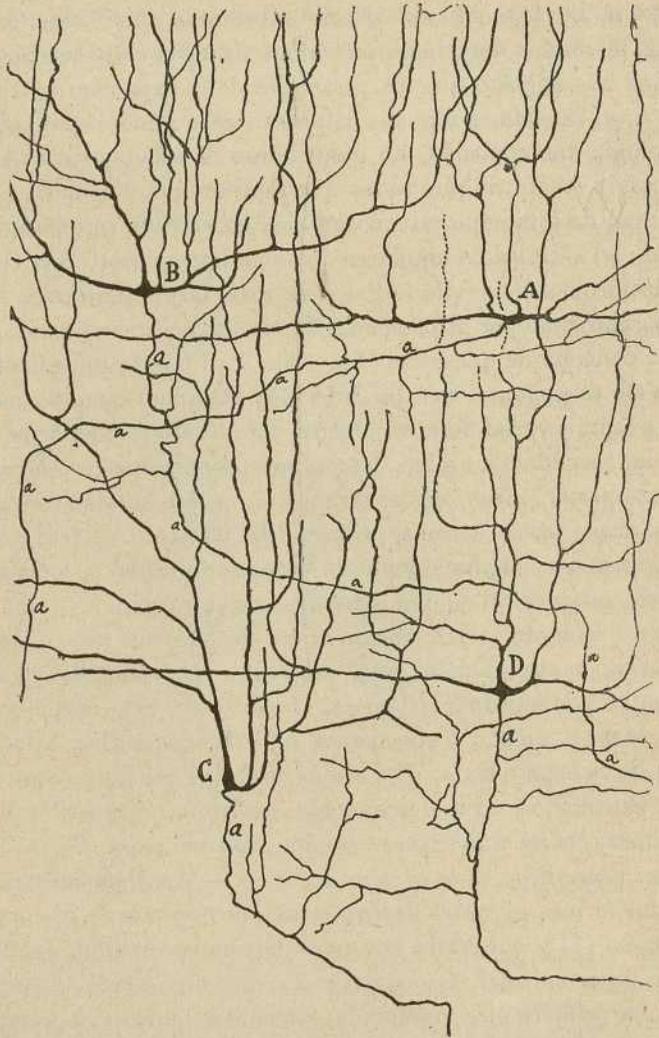


Fig. 713.—Cuatro elementos específicos gigantes de la primera circunvolución esfenoidal del niño de un mes.—A y B, células halladas en la zona cuarta; C, D, células encontradas en la sexta; a, axon. En esta figura no aparece sino una parte de la arborización dendrítica. Obj. A. Zeiss.

go, esta talla ha sido tomada en las preparaciones del niño de un mes, coloreadas por el cromato de plata; en el adulto son algo menos voluminosas, á causa sin duda de haberse gastado una parte del protoplasma en

modelar definitivamente las dendritas. Los tallos protoplásmicos polares son en número de dos, tres ó más y marchan de ordinario en sentido paralelo á la corteza y recorriendo un itinerario larguísimo, tanto que en ciertos casos pasa de una décima de milímetro. Estos brazos se dicotomizan varias veces, arqueándose á menudo y tornándose ascendentes á una distancia variable con la profundidad de la célula; en las capas externas este arqueamiento empieza á gran distancia, pero en las células habitantes en la zona sexta y séptima, no es raro ver que dichos tallos marchan desde luego hacia afuera con más ó menos oblicuidad (fig. 713, C). Pero las ramas principales y más numerosas de los tallos son las ascendentes, las cuales nacen á menudo en ángulo recto, se dividen repetidamente y cubren de ramillas un perímetro considerable de la substancia gris. En ningún caso estas ramas ascendentes llegan hasta la capa plexiforme; siempre terminan en el espesor mismo de la substancia gris. Por lo demás, el aspecto de todas estas ramas es tan característico, tanto por su dirección como por su modo de ramificación, que aun cuando se las halle aisladas en los cortes, nunca se las confunde con los tallos ó dendritas de las demás células corticales, de las que discrepan además por la ausencia de espinas colaterales.

El cilindro-eje es muy espeso, más que el de las pirámides gigantes; nace á menudo de un lado de la célula, marcha ya horizontal, ya oblicuamente en su trayecto inicial, y después de trazar grandes revueltas que hacen difícil su persecución, se incorpora á la substancia blanca, en donde se continúa con un tubo nervioso robusto. En las células más inferiores, el axon puede descender desde el principio; pero en las emplazadas en planos más externos el trayecto resulta á menudo escaleriforme y accidentado por grandes recodos y revueltas, circunstancia que permite distinguir, al primer golpe de vista, estos cilindros-ejes de las pirámides gruesas de las capas cuarta y sexta. Durante su curso, suministran infinidad de colaterales, en gran parte horizontales y repetidamente divididas, que se terminan á no muy grandes distancias; algunas, particularmente las pertenecientes á los corpúsculos específicos más inferiores, adoptan trayecto recurrente. En la fig. 714, *a*, mostramos una célula especial acústica, cuyo axon suministraba lo menos 14 ó 15 colaterales, de las que sólo aparecen seis en la copia, por no haber sido posible representar todo el curso de la expansión funcional. Esta interesante célula, que presentamos bajo un aumento de 20 á 30 veces solamente, residía en la zona de las pirámides medianas, paraje donde no son bastante raras.

Lástima grande que no hayamos podido completar la historia de estos singulares corpúsculos gigantes con alguna observación relativa á sus conexiones, sobre todo las que debe entablar con la vía acústica terminal. Si tal observación se efectuara algún día, podían asimilarse quizá tales corpúsculos á los estrellados grandes residentes en la zona cuarta de

la corteza visual, á los cuales se parecen por carecer de tallo radial y por su gran estatura.

7.^a Capa séptima ó de las células fusiformes y triangulares.—Consta de los mismos elementos que la corteza típica y visual; así, que no nos

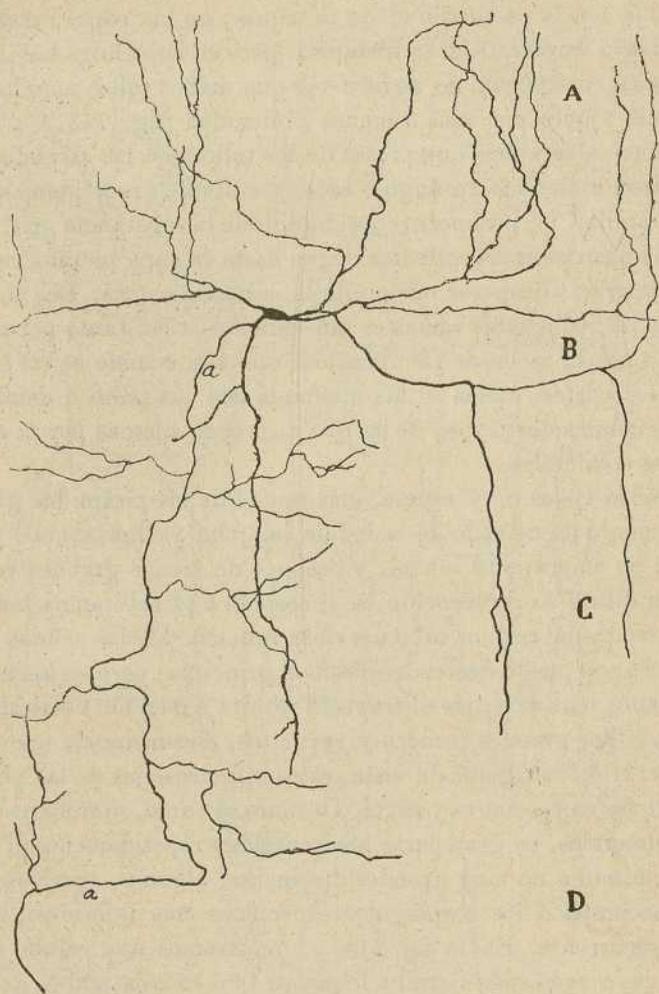


Fig. 714.—Célula específica gigante de la corteza esfenoidal del niño de un mes. El axon no se ha dibujado, por economía de lugar, sino en una parte de su trayecto. — A, zona de las pequeñas pirámides; B, medianas pirámides; C, grandes pirámides superficiales; D, granos; a, axon. Examen con débil aumento.

detendremos en puntualizarlos menudamente. En la figura 715 reproducimos algunos de ellos, entre los cuales sorprenderemos pirámides medianas (F), células triangulares de axon largo descendente (A), células piramidales de robustas colaterales arciformes y recurrentes (B) y, en

fin, corpúsculos estrellados grandes de axon ascendente largo (D) y corto ó descompuesto dentro mismo de este territorio, en larguísimas ramas horizontales (E).

20 Plexos nerviosos de la corteza acústica y fibras centripetas de la misma. — Cuando se examina un corte de la circunvolución primera es-

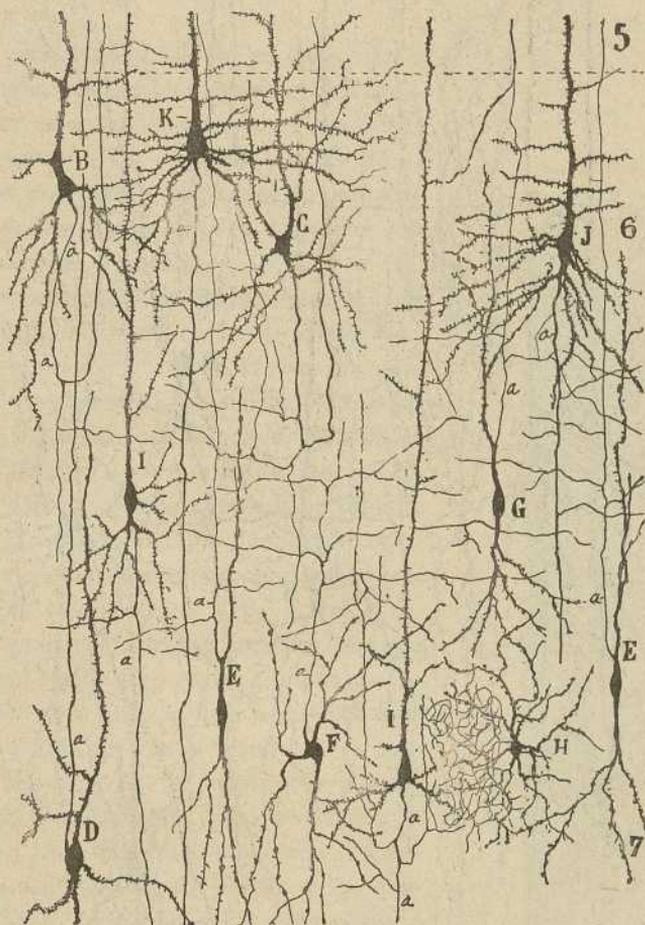


Fig. 715.— Diversos tipos celulares de la zona sexta y principio de la séptima. Niño de un mes.—5, zona de los granos; 6, zona de las medianas pirámides profundas; D, B, gruesas células de axon ascendente largo; J, K, gruesas pirámides de axon largo; C, célula gruesa poligonal de axon largo, cuyo cilindro eje daba tres robustas colaterales ascendentes; E, G, menudas células de axon descendente largo; F, célula de axon corto resuelto en ramas horizontales; H, tipo neurogliforme; I, células fusiformes ó piramidales pequeñas.

fenoidal del hombre adulto, previa coloración con el método de Weigert, aparecen en la corteza numerosos y apretados plexos de tubos medulados. Prescindiendo de las fibras paralelas gruesas ó tangenciales de la zona

primera y del plexo fino y laxo de las zonas segunda y tercera, plexos que nada tienen aquí de original, toda vez que reproducen completamente la disposición bien conocida de la corteza motriz y visual, llama

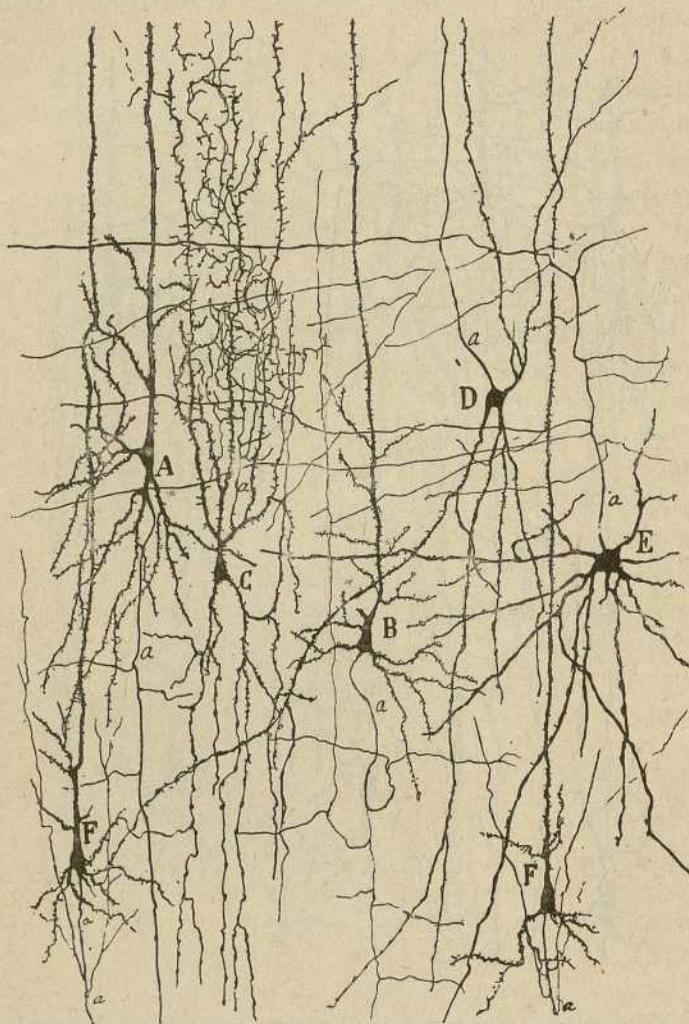


Fig. 716.—Diversos tipos celulares de la capa séptima. Niño de un mes.—A, célula triangular de axón largo; F, pirámides algo ovoideas con dendritas basales cortas y colaterales nerviosas recurrentes; B, pirámide provista de colaterales más robustas que la porción descendente del axón; C, célula bipenachada grande; E, célula gigante de axón corto descompuesto en largas colaterales horizontales.

la atención un plexo intrincado y muy tupido, que se extiende desde la sustancia blanca hasta el espesor de la zona cuarta. El punto donde las mallas del plexo son más finas y apretadas, es decir, donde la riqueza de

fibras es mayor, coincide con la capa quinta ó de los granos, en la cual destacan, además, robustos tubos medulados de curso horizontal y de gran longitud. Estos tubos gruesos mielínicos sorprenden también, aunque menos en número, en la zona cuarta y hasta en la tercera (figura 717, 3 y 4).

Este primer resultado es ya interesante, pues prueba que también en la corteza acústica es la capa de los granos el punto de concurrencia de la mayoría de las fibras nerviosas y el paraje en donde las conexiones entre fibras aferentes y neuronas son más numerosas é íntimas.

Bajo este aspecto, los preparados de Golgi completan las revelaciones de los de Weigert. En el plexo de fibras nerviosas que aparece en la corteza acústica del niño de treinta días la confusión es aún grande á causa de lo complicado de la urdimbre; empero no es empresa inabordable la persecución total de algunas fibras generadoras de los plexos y, singularmente, del más complejo y rico, yacente en la zona quinta.

Estas preparaciones del cromato de plata revelan un hecho importante: que la mayoría de los tubos horizontales ramificados en la zona quinta representan conductores centrípetos llegados de la substancia blanca. Trátase de fibras gruesas que atraviesan, ya radial, ya oblicuamente, las zonas inferiores, generalmente sin dividirse, y las cuales, una vez arribadas á la zona sexta ó quinta, tórnanse horizontales, marchando durante largas distancias por la zona de los granos, á la cual abandonan numerosas colaterales arborizadas en torno de los elementos en ella residentes. Las arborizaciones finales no son, sin embargo, tan ricas y tupidas como las que hemos hallado en la estría de Gennari de la corteza visual (figura 717, 5). Es muy posible que existan otras fibras centrípetas, acaso lo sean ciertos conductores largos que se remontan á veces hasta la zona

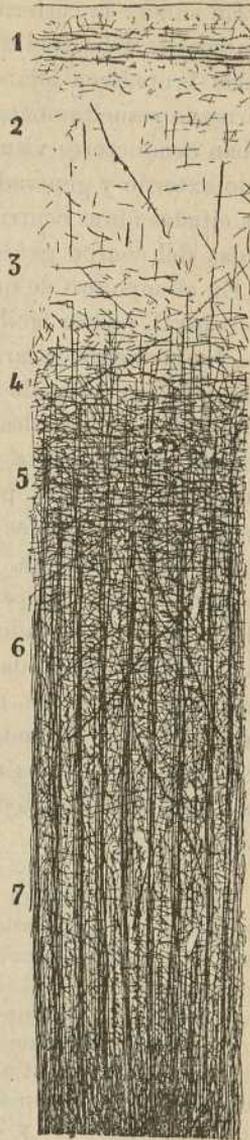


Fig. 717. — Corte de la primera circunvolución esfenoidal del hombre. Método de Weigert-Pal. Los números corresponden á los de las zonas.

plexiforme ó primera, pero las dificultades con que hemos tropezado para perseguirlas, nos han impedido fijar su origen y terminación.

En suma : la corteza acústica exhibe, como la visual y la motriz, fibras centrípetas arborizadas entre las células, á las que conducen algún impulso brotado en lejanos centros. Al tratar de la corteza visual hemos afirmado resueltamente que las mencionadas fibras centrípetas representaban conductores visuales de tercer orden, nacidas en el cuerpo geniculado externo y generadoras de la radiación de Gratiolet. ¿Serán también las citadas fibras centrípetas conductores acústicos de tercer orden dimanadas del cuerpo geniculado interno? Probable, más no seguro parece.

En el supuesto de que las referidas fibras representaran la vía acústica central, podría fácilmente comprenderse la marcha del impulso sonoro. La corriente pasaría desde el citado plexo de la capa quinta á las innumerables células de axon corto y semilargo en ella residentes, así como á las células especiales y corpúsculos piramidales de las capas segunda, tercera, cuarta, sexta y séptima. Llevando más adelante nuestras suposiciones arriesgadas, podríamos también imaginar que la corriente absorbida por las células acústicas ó especiales, es la encargada de suscitar la sensación auditiva, después de lo cual, fluyendo por los axones de estos elementos, se propagaría hasta alguna región cortical donde fueran registrados y conservados los recuerdos de ruidos y sonidos ; mientras que la corriente absorbida por las pirámides, aprovecharíase para producir movimientos reflejos, dado que el axon de tales corpúsculos se incorpora á la corona radiante y acaba verosímelmente en aquellos focos motores cuyo concurso es necesario para el mejor aprovechamiento del aparato auditivo. Mas todo esto no pasa de la categoría de meras posibilidades.

Corteza acústica en otros mamíferos.—El lugar en donde según Munk reside la esfera acústica en el perro y gato, ha sido por nuestra parte objeto de algunas observaciones efectuadas, tanto con el método de Golgi como con el de Nissl. Los datos recogidos coinciden en parte con los que acabamos de exponer en la corteza humana ; mas no permiten perfeccionar más nuestro conocimiento de la estructura de la esfera auditiva. No haremos aquí un estudio circunstanciado de esta región en los mamíferos. Nos concretaremos á señalar algunos datos gráficamente presentados en las figs. 718 y 719.

El número de capas es menor en los animales que en el hombre. Así, en el gato falta una zona bien diferenciada de grandes pirámides superficiales ; en cambio, la capa de grandes pirámides profundas alcanza gran espesor y contiene corpúsculos de gran tamaño. Existe también la zona de los granos, pero no aparece bien limitada por afuera, estando sembrada de pirámides medianas que establecen una transición con la capa de las pirámides gigantes. Entre los granos (capa cuarta en el gato y perro) descúbrese también las pequeñas pirámides de axon arciforme, las células bipenachadas, aunque rudimentarias, y los corpúsculos neuro-

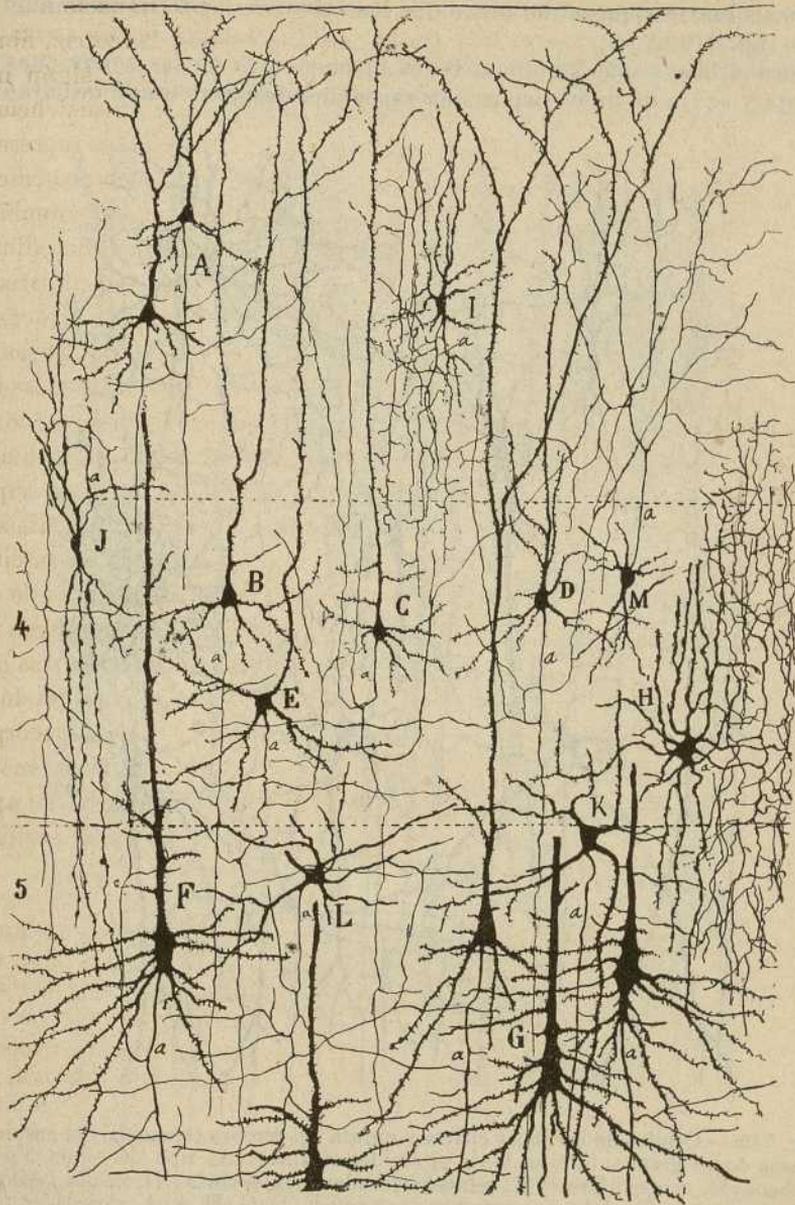


Fig. 718.—Diversos tipos celulares de la corteza esfenoidal del gato de veinticuatro días.—4, capa de los granos; 5, capa de las pirámides gigantes; A, pirámides pequeñas y medianas; B, pirámide mediana común de la zona cuarta; C, D, granos con colaterales nerviosas ascendentes terminadas en las zonas segunda y tercera; E, célula estrellada con tallo radial; F, G, pirámides gigantes; H, tipo gigante bipenachado con tupida arborización nerviosa; J, I, bipenachada de mediana talla y axon poco arborizado; K, célula de axon largo descendente; L, célula estrellada grande de axon corto dividido en ramas largas horizontales; M, célula de axon ascendente ramificado en las zonas segunda y tercera.

gliiformes, más grandes aquí que en el hombre y caracterizados por la extraordinaria riqueza del plexo que las arborizaciones del axon engendran (fig. 719, A, C).

Pero el hecho más significativo es el encuentro en las zonas cuarta, quinta y sexta de unos corpúsculos especiales desprovistos de tallo radial

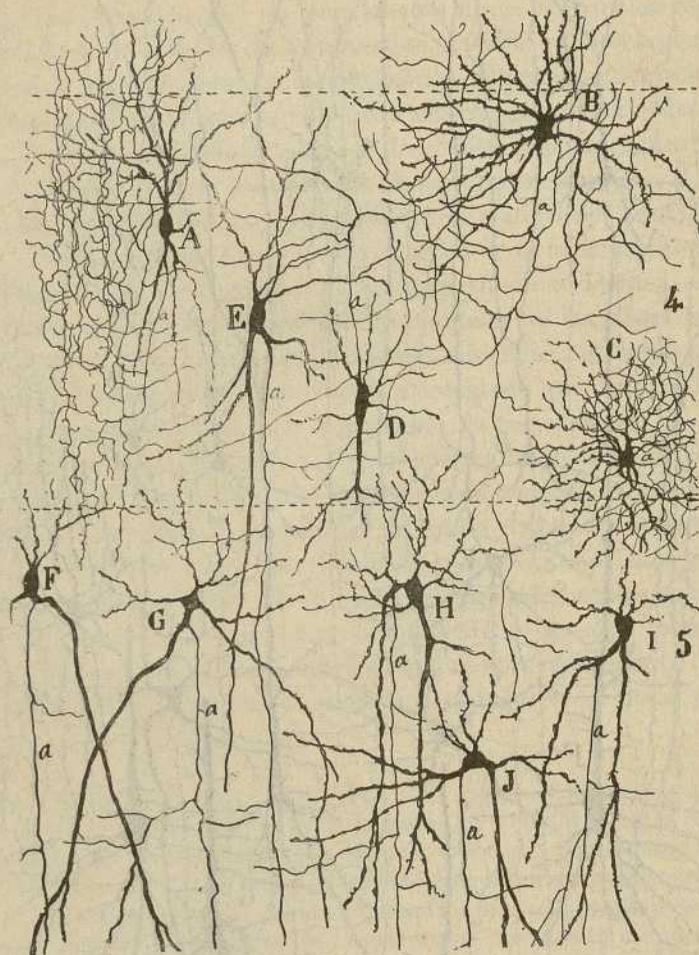


Fig. 719.—Células de las capas cuarta y quinta del cerebro esfenoidal del gato.—4, capa de los granos; 5, capa de las pirámides gigantes; A, tipo de célula bipenachada; C, neurogliiforme; B, célula estrellada de axon corto; D, célula fusiforme de axon corto dividido en ramas horizontales; F, E, G, H, I, J, variedades morfológicas de un tipo celular desprovisto de tallo radial y con axon largo descendente.

externo y dotado de un axon largo descendente, incorporado á la substancia blanca. Estos corpúsculos, entre los cuales se encuentran tipos medianos y tipos gigantes (fig. 719, F, E, D, H), tienen algún parecido con las células acústicas especiales. De ellas discrepan, sin embargo, por carecer de las dendritas horizontales, larguísimas, y por presentar casi

todas un robusto tallo descendente. Fibras centripetas no hemos podido hallar en dichos animales. Pero es preciso confesar que nuestros estudios han sido harto someros, y que un análisis más porfiado y penetrante hubiera seguramente allegado datos más importantes.

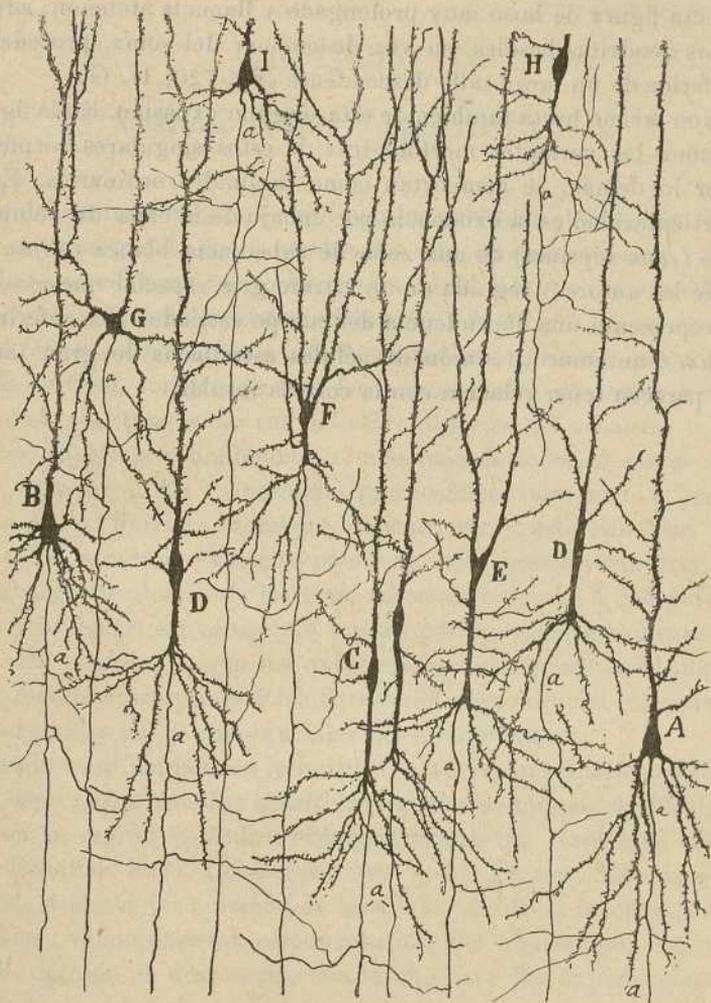


Fig. 720.— Corte vertical de la corteza de la ínsula del niño de un mes. Zona quinta ó de las pirámides y fusiformes grandes. — A, B, pirámides grandes ordinarias; D, C, células fusiformes de penacho descendente; E, F, células provistas de dos ó más tallos ascendentes prolongados hasta la capa primera; G, célula estrellada con dos tallos radiales; H, I, células pequeñas de axon largo de la zona cuarta; a, axon.

CORTEZA DE LA ÍNSULA

Coincide estructuralmente la corteza insular con la primera esfenoidal, con la que, además de otros rasgos comunes, se identifica por uno

importante: la presencia de las células especiales acústicas, las cuales adoptan la misma posición y forma que dejamos consignada. Otro rasgo, pero éste es privativo de la corteza insular, consiste en la especial morfología de las células piramidales gigantes externas. La mayoría de ellas afecta figura de huso muy prolongado y llama la atención, además, el que las dendritas basales, en vez de emanar del soma, proceden del cabo inferior de un largo tallo descendente (fig. 720, D, G).

El axon mismo brota también de esta singular expansión. En la fig. 720, presentamos las variantes morfológicas de estos singulares corpúsculos que, por lo demás, se comportan como pirámides ordinarias. En fin, otra particularidad es la existencia por debajo de la capa de células fusiformes (zona séptima) de una zona de substancia blanca (*cápsula extrema* de los autores) seguida de un estrato gris especial que probablemente representa una dependencia del cuerpo estriado. Nos referimos al *claustrum* ó antemuro, reunión de células estrelladas de gran tamaño, que no parecen tener relación con la corteza insular.

CAPÍTULO XL

CORTEZA MOTRIZ Ó SENSITIVO-MOTRIZ

Localización fisiológica.—Estiman los anatomo-patólogos y fisiólogos como corteza motriz en el hombre las dos *circunvoluciones rolándicas* (*frontal ascendente y parietal ascendente*), el *lóbulo paracentral*, el *cabo posterior de las circunvoluciones frontales* 1.^a, 2.^a y 3.^a, y un trozo vecino del *lóbulo parietal*. Toda esta vasta región, situada en el centro de la bóveda cortical, comprende tres focos escalonados de arriba á abajo, á saber: el *sensitivo motor del miembro inferior*, el *sensitivo motor del miembro superior*, y finalmente, el más bajo de todos, ó sea el *sensitivo motor de la cara*. En los animales girencéfalos, tales como el macaco y el orangután (Ferrier, Horsley y Beevor, etc.), esta situación relativa de la esfera sensitivo-motriz se mantiene, con ligeras variantes. Nótase, sin embargo, tendencia de las áreas motrices parciales á dislocarse hacia arriba y adelante, no rebasando apenas posteriormente la cisura de Rolando. En el perro, según las experiencias fisiológicas de Munk (1), la esfera motriz corresponde á los bordes del surco crucial (circunvoluciones marginales pre y post-cruciales del lóbulo frontal).

Cuando tales parajes son lesionados sobrevienen, no sólo parálisis motrices, sino perturbaciones sensitivas, señaladamente si las ablaciones recaen en la región rolándica (Luciani, Flechsig, Henschen, Déjerine, Mott, Schaffer, etc.). Los autores que, como Ferrier, Monakow y Nothnagel, sitúan la terminación de las fibras sensitivas en otras provincias corticales (lóbulo parietal, circunvolución del hipocampo, etc.), profesan una opinión en desacuerdo con la clínica y las experiencias fisiológicas.

Estructura comparada de las circunvoluciones principales motrices.—La circunvolución central ascendente, el cabo posterior de la primera y segunda frontal, el contorno ó borde superior de los hemisferios (cabo alto de la frontal ascendente), y en parte, el lóbulo paracentral poseen estratificación bastante diferente de la que existe en la circunvolución parietal ascendente. Esto explica las grandes diferencias que en lo tocante á número y extensión de las capas notamos en las descripciones

(1) H. Munk: Ueber die Fühlsphaeren der Grosshirnrinde. Sitz. ber. der Kön. Preussisch. Akad. de Wiss. zu Berlin. Sitzung, 14 julio 1892.

de los autores. En efecto, al describir la corteza motriz en conjunto, unos han tomado como base de sus estudios la circunvolución central

posterior, y otros la anterior, creyendo, sin duda, que el plan estructural no sufría variantes de consideración en el resto de la esfera sensitivo-motriz. Por ejemplo, es probable que Meynert, cuando distingue en la corteza motriz una legítima zona de los granos, aluda á la circunvolución parietal ascendente; mientras que Golgi, Edinger, Kölliker y otros autores que no mencionan dicha zona, han debido escoger, como objeto de sus análisis, la circunvolución central anterior. Pero habiendo nosotros efectuado un estudio sistemático, por el método de Nissl, de todos los lugares sensitivo-motores de la corteza, hémonos convencido de que la cisura de Rolando separa en realidad dos áreas motrices de diversa estructura, bien que esta diversidad no llega hasta implicar un plan anatómico especial á cada circunvolución central.

Como puede apreciarse en la figura 721, donde reproducimos un corte transversal de las

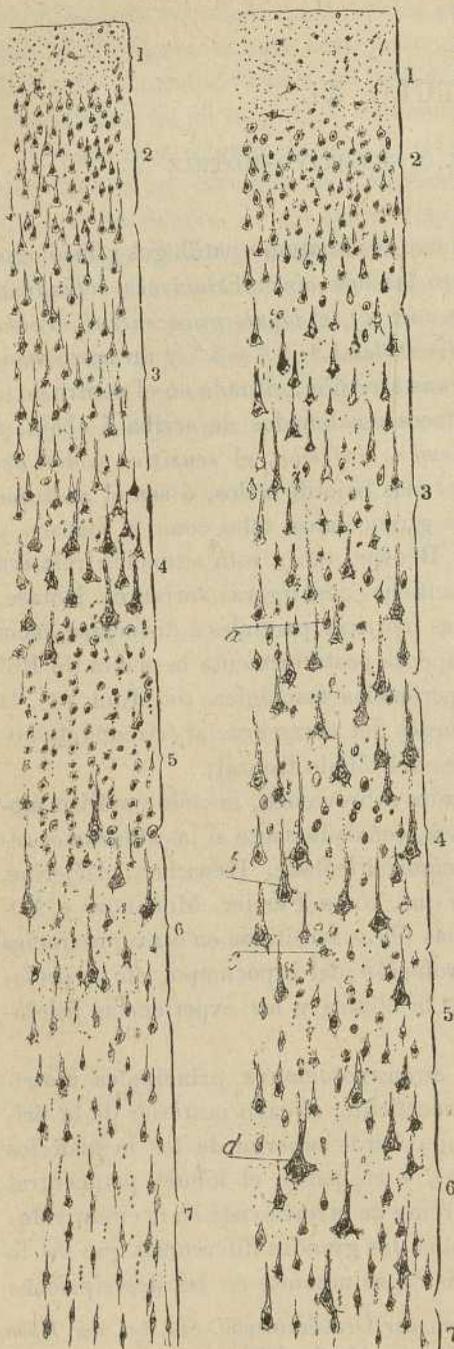


Fig. 721.—Textura de las circunvoluciones limitantes de la substancia de Rolando. (Método de Nissl). La figura de la derecha corresponde á la circunvolución central anterior y la de la izquierda á la central posterior.—1, zona plexiforme; 2, pequeñas pirámides; 3, medianas pirámides; 4, pirámides gruesas superficiales; 5, células estrelladas pequeñas; 6, pirámides gruesas profundas; 7, zona de los corpúsculos fusiformes y triangulares.

circunvoluciones centrales de una mujer de veinticinco años, el contraste estructural afecta sobre todo al espesor y grado de desarrollo de algunas zonas y al número proporcional de las células. En efecto, mientras la frontal ascendente carece de una capa de granos bien individualizada, exhibe continuas las dos zonas de pirámides grandes externas y profundas, encierra numerosísimos corpúsculos piramidales gigantes ó de Betz y ofrece una espesa zona plexiforme (fig. 721, corte de la derecha), la corteza parietal ascendente muestra una capa de granos perfectamente caracterizada, encierra dos formaciones separadas de pirámides grandes (externas é internas), en general de talla menor y menos numerosas que las de la circunvolución anterior, y en fin, exhibe una capa plexiforme bastante más delgada (fig. 721, corte de la izquierda) (1).

En vista de este contraste estructural y teniendo en cuenta que la circunvolución parietal ascendente coincide en número de capas con la corteza típica (probablemente *corteza de asociación* en el sentido de la doctrina de Flechsig), y carece del plexo de fibras aferentes gruesas llegadas de la substancia blanca, plexo peculiar de la esfera

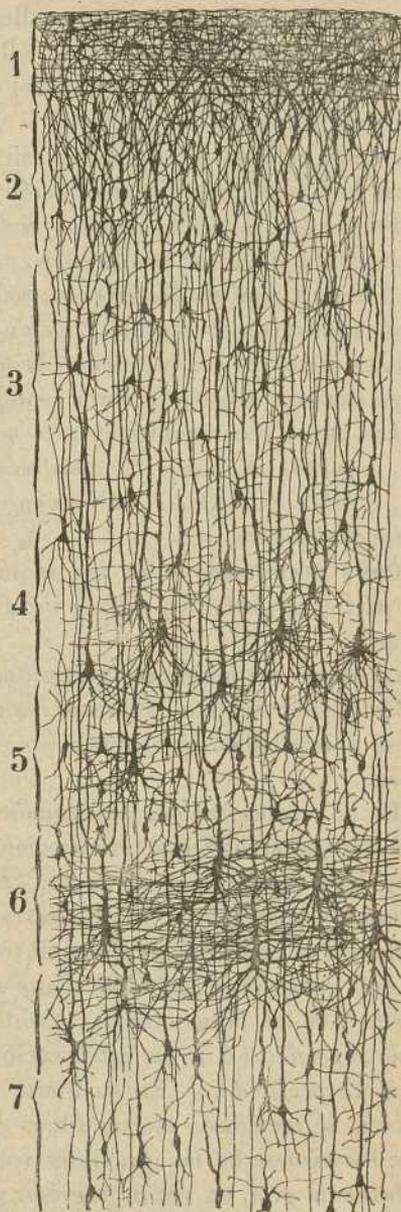


Fig. 722.—Corte de la circunvolución parietal ascendente.—1, capa plexiforme; 2, de las pequeñas pirámides; 3 y 4, de las medianas y grandes; 5, de los granos; 6, de las pirámides grandes profundas; 7, de las medianas pirámides profundas.

(1) Recientemente Brodmann ha confirmado estas diferencias señaladas por nosotros entre las dos circunvoluciones rolándicas. Véase: Die Regio Rolándica, & *Journ. f. Psychologie med Neurologie*. Bd. II. H. 2, 3, 4, 1903.

genuinamente motriz de los animales, estimamos probable que en el hombre, como en los primates, el centro sensitivo-motor se halla por delante de la cisura de Rolando. Y aunque es cierto que los fisiólogos y patólogos lo prolongan hacia atrás, invadiendo una parte de la mencionada circunvolución parietal ascendente, ello podría depender de errores técnicos, por ejemplo, de la difusión del estímulo (experiencias de excitación eléctrica), hasta el fondo fisural ó de la destrucción consecutiva de radiaciones nacidas en la genuína esfera motriz (lesiones anatómo-patológicas humanas de la circunvolución parietal).

Puesto que la *circunvolución parietal ascendente* carece de rasgos propios, confundiéndose con la *corteza típica ó de asociación* del hombre, no haremos aquí su descripción, toda vez que le es aplicable cuanto hemos expuesto en el capítulo 37. Vamos exclusivamente á exponer los principales atributos característicos de la circunvolución frontal ascendente, cuyo carácter sensitivo motor es indubitable.

Las capas reconocibles en esta circunvolución, son : 1.^a, *plexiforme*; 2.^a, *pequeñas pirámides*; 3.^a, *medianas pirámides*; 4.^a, *grandes pirámides*; 5.^a, *células piramidales y triangulares medianas profundas*; 6.^a, *corpúsculos fusiformes*.

Capa plexiforme y de las pequeñas pirámides. — No ofrecen nada de particular, salvo su espesor inusitado y su riqueza en células horizontales.

Capas de las medianas pirámides. — Esta zona, muy espesa y rica en pirámides de mediano volumen, se caracteriza por exhibir un plexo nervioso apretadísimo, probablemente continuado con fibras exógenas sensitivas.

En el hombre, hemos impregnado este plexo tupido en la circunvolución frontal ascendente (niño recién nacido y feto de siete á nueve meses). Representámoslo en la fig. 723, B, donde se ven á la derecha algunas fibras sueltas, á fin de mostrar los detalles de su curso y ramificación, y á la izquierda el plexo en toda su integridad y riqueza.

Tres zonas principales consiente separar el plexo sensitivo : *zona profunda* ó de las fibras oblicuas; *zona media* ó de las fibras horizontales; *zona superficial* ó de las arborizaciones terminales.

Zona profunda. — En su límite inferior y aun en plena substancia blanca, se reconocen ciertas fibras gruesas, más gruesas por lo común que los axones de las pirámides voluminosas, las cuales, al llegar á la substancia gris, en vez de ingresar en los haces radiales y seguir un curso vertical, marchan en diversidad de direcciones. La mayoría de ellas sube á las zonas superpuestas en sentido oblicuo, y trazan ángulos y reueltas, á veces de enorme extensión; algunas, empero, pueden remontarse casi verticalmente y aun adosarse á los haces radiados, que abandonan luego para seguir otros caminos.

Durante este trayecto inicial, la mayoría de las fibras conservan su individualidad; pero un cierto número de ellas se bifurcan en ángulo agu-

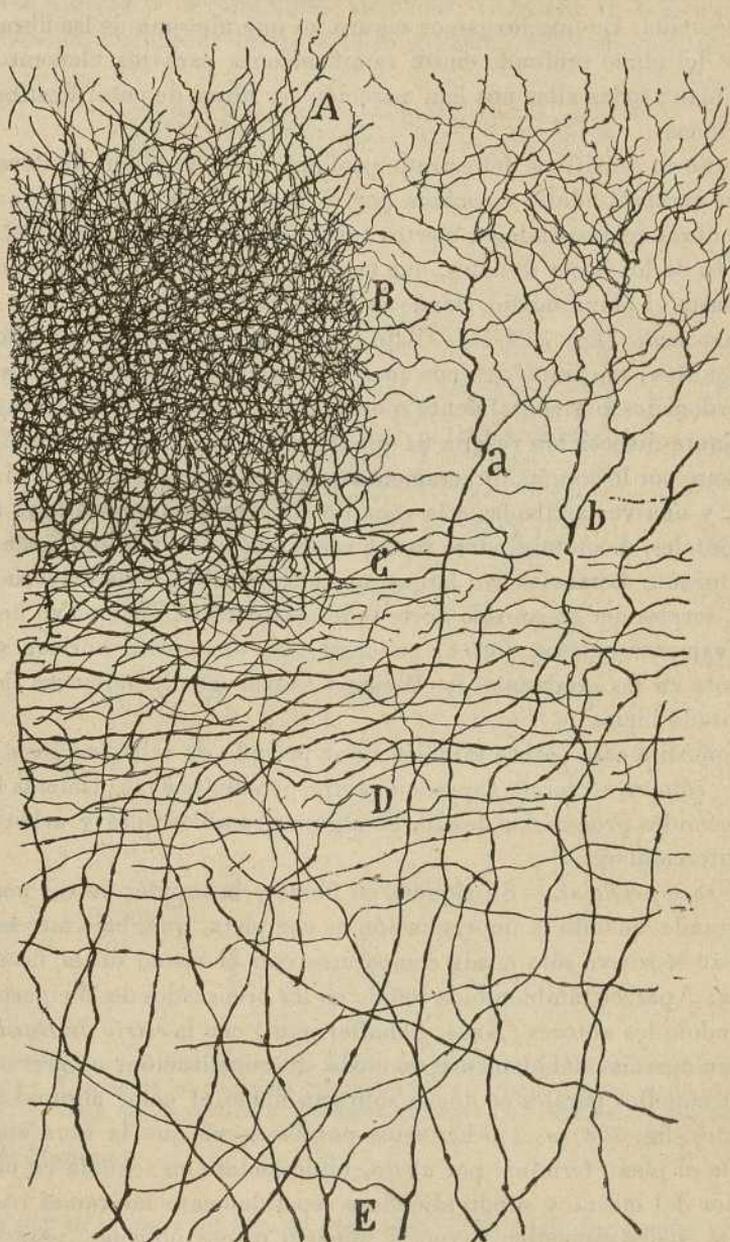


Fig. 723. — Plexo sensitivo de la corteza de la circunvolución frontal ascendente. — Feto humano de siete á ocho meses. — A, ramas terminales para el limite superior de la zona tercera; B, plexo tupidísimo terminal de la zona de medianas pirámides; C, plexo medio de fibras horizontales; D, plexo profundo de tubos gruesos oblicuos; E, plexo profundo de tubos gruesos oblicuos; a, b, arborizaciones terminales.

do ó emiten colaterales gruesas, que apartándose del tallo, se remontan á las zonas medias de la corteza (fig. 723, E). Ciertas colaterales siguen trayectos horizontales, perdiéndose de vista á causa de la enorme longitud recorrida. Lo que juzgamos seguro, es que ninguna de las fibras sensitivas del plano profundo emite ramificaciones para los elementos que lo pueblan; todas ellas nos han parecido ser fibras de paso, destinadas á otras zonas.

Las fibras sensitivas del estrato profundo, son también visibles en la corteza cerebral adulta coloreada por el procedimiento de Weigert-Pal. Estas fibras corresponden á ciertos tubos gruesos, generalmente oblicuos respecto de los haces radiales, que cruzan, y que se prolongan en ocasiones, hasta el plexo medio, donde se hacen horizontales.

Plexo medio (fig. 723, D).—Este plexo corresponde á la zona de células gigantes; se caracteriza por encerrar un gran número de tubos gruesos, ordenados horizontalmente ó entrecruzados según ángulos agudos. Semejante disposición resulta de que las ramas de las fibras sensitivas no marchan, por lo común, directamente á su punto de arborización, sino que antes, y una vez arribadas á la zona de las grandes pirámides, se tornan horizontales, dicotomizándose varias veces y conservando su misma dirección durante distancias tan largas, que es imposible, en la mayoría de los casos, sorprender en un sólo corte todo el itinerario. Este plexo de tubos relativamente espesos, forma, en ocasiones, una estría horizontal bien aparente en los preparados de Weigert, estría que Schaffer ha descrito y figurado bien (1).

El plexo medio parece también estar privado de arborizaciones terminales: sólo en su tercio superficial correspondiente á las primeras hileras de pirámides gruesas, se descubren algunas ramillas finas y arborizaciones intercelulares.

Plexo superficial.—Su riqueza en fibras y la tupidez de sus mallas es tan grande, cuando la impregnación es completa, que, bajo este aspecto, el plexo sensitivo sólo puede compararse con el visual de la fisura calcarina. Aparece también bien teñido en los preparados de Weigert, identificándolo los autores (Kaes, Schaffer, etc.) con la *estria de Baillarger*.

Para apreciar debidamente su modo de constitución, es preciso examinar aquellos parajes en donde sólo han fijado el color algunas arborizaciones (fig. 723, a, b). En estos puntos se ve que la fibra sensitiva aborda el plexo terminal por abajo, bifurcándose en seguida en el plano inferior del mismo y subdividiéndose repetidamente las ramas resultantes, las cuales ascienden flexuosas y más ó menos oblicuas, para engendrar una arborización extensa y sumamente complicada, en la cual destacan por claro los cuerpos de las pirámides medianas y corpúsculos de

(1) K. Schaffer: Ueber Markfasergehalt eines normalen und eines paralytischen Gehirns. *Neurol. Centralbl.*, nº 17.

axon corto. Las ramillas más altas de este tupido plexo son varicosas, y se extienden hasta la mitad inferior de la zona de las pequeñas pirámides; sin embargo, la inmensa mayoría de estas ramificaciones se limita á la capa tercera ó de pirámides medianas, teniendo su máximum de concentración encima de las pirámides gigantes externas, en un lugar

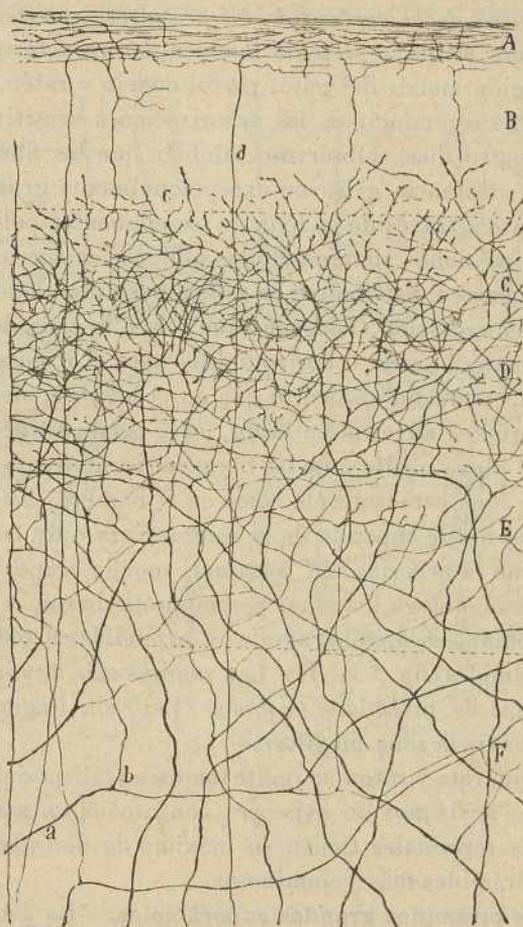


Fig. 724.—Plexo sensitivo del cerebro motor del gato de pocos días. - A, zona plexiforme; B, zona de las pequeñas pirámides; C y D, zonas de las medianas pirámides; E, zona de las células piramidales gigantes; F, capa de los corpúsculos polimorfos; *a*, tallo de fibra sensitiva; *b*, bifurcación; *c*, ramitos terminales; *d*, fibra de Martinotti.

notable por su riqueza en células pequeñas estrelladas (formación granular superficial). A la zona plexiforme no hemos visto llegar ninguna fibra sensitiva.

¿Con qué células se relacionan las arborizaciones sensitiva? Los preparados en que estas ramificaciones se presentan bien coloreadas revelan so-

lamente los huecos ocupados por los elementos de la zona tercera, pero no las células mismas; atendiendo, empero, al considerable número de estos espacios y á la tupidez del plexo intercalar sensitivo, es lícito pensar que la relación de contacto se establece con todos los corpúsculos situados en la zona de las medianas pirámides, es decir, tanto con éstas como con los elementos bastante numerosos de axon corto yacentes entre ellas.

Plexo sensitivo de la corteza de los pequeños mamíferos.—El plexo sensitivo que nos ocupa se presenta también con caracteres bastante análogos en la región motriz del gato, perro, conejo y ratón.

En la fig. 724 reproducimos las arborizaciones sensitivas del cerebro del gato de cuatro días. Obsérvase también que las fibras generadoras arribadas á la substancia gris, son excepcionalmente gruesas (F). En su curso ascendente á través de la zona de los elementos polimorfos, siguen variedad de direcciones, dominando las oblicuas, y suministran tal cual colateral, que parece distribuirse en radios bastante alejados de la (figura 724, b) circunvolución. Llegadas que son á la zona de pirámides gigantes, se tornan oblicuas ú horizontales; pero el itinerario seguido en esta dirección, es mucho más corto que en el hombre, siendo fácil en un sólo corte, según se advertía en la fig. 724, perseguir el curso entero de cada fibra. El plexo medio ó de las fibras horizontales no está, por tanto, en el gato tan bien caracterizado como en el hombre. En fin, al abordar dichas fibras el límite superior de la zona tercera ó de las pirámides gigantes, generan la arborización terminal, mucho menos tupida y complicada que la homóloga humana, y compuesta de ramas varicosas nacidas, por lo común, en ángulos agudos y extendidas á toda la zona de las medianas pirámides (fig. 724, D). Las ramitas más altas asaltan los pisos bajos de la capa de pirámides pequeñas, pero sin llegar á lo alto de la misma, ni invadir la zona plexiforme (c).

En el conejo, rata y ratón se repite también la disposición de las fibras sensitivas que acabamos de exponer, confirmándose asimismo que las arborizaciones terminales tienen su máximo de densidad encima de la capa de las pirámides más voluminosas.

Zona de las pirámides grandes superficiales.—La zona de las medianas pirámides se confunde insensiblemente con otra capa mucho más espesa de pirámides grandes progresivamente más voluminosas, la cual desciende en la corteza motriz mucho más profundamente que en las demás regiones corticales. Este es precisamente uno de los rasgos salientes de la circunvolución frontal acendente.

En la fig. 725 reproducimos las formas más comunes de estas células en el niño de un mes. Llama la atención desde luego el excesivo desarrollo de las dendritas somáticas, que pueden distinguirse en basilares y laterales del soma. Las basilares descienden más ó menos oblicuamente, y cubren con sus ramificaciones larguísimas una gran parte de las zonas

cuarta y quinta, y aun pueden penetrar en la sexta; mientras que las nacidas de los lados del soma y arranque del tallo marchan por lo común transversalmente, recorriendo grandes trayectos horizontales y formando, al entrecruzarse en ángulos muy agudos con las emanadas de corpúsculos próximos, haces protoplásmicos complicados. A la amplitud de tales haces y á la longitud desmesurada de las dendritas, se debe muy principalmente el aspecto plexiforme y la relativa pobreza celular de la capa

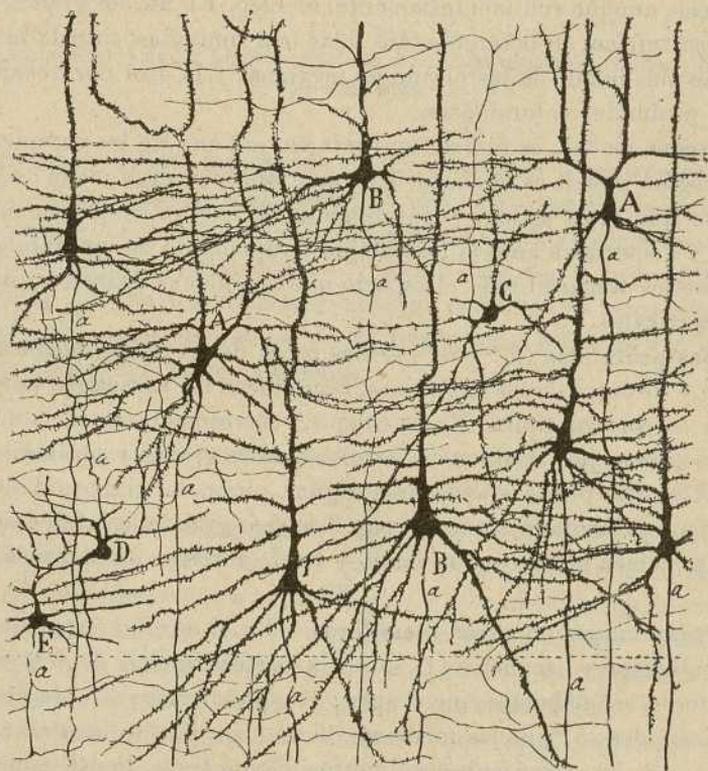


Fig. 725.—Zona de las gruesas pirámides externas de la circunvolución frontal ascendente.—A, pirámides de tallo bifurcado; B, pirámides de tallo indiviso; D, células de axon corto destinado á esta misma zona; C, célula de axon corto distribuido en la capa superpuesta (formación granular superficial); a, axon.

cuarta. En cuanto al tallo, es robusto, y sube á menudo indiviso hasta la zona plexiforme, donde se descompone en el ramillete terminal bien conocido. Bajo el aspecto de su ramificación, puede dividirse el tallo en dos segmentos: parte gruesa ó inicial, situada en la zona cuarta, de la que emanan numerosas dendritas horizontales; parte delgada ó superior, desprovista de ramas ó pobrísima en ellas, correspondiente á las capas superiores.

Células de axon corto y pirámides pequeñas.—Las dos zonas de medianas y de grandes pirámides contienen muchísimos elementos de axon corto pertenecientes á los tipos ya descritos en la corteza típica.

En algunos parajes de la circunvolución frontal ascendente, estas células, junto con alguna pirámide pequeña de ramas nerviosas arciformes y recurrentes, se acumulan en tal cantidad debajo de la zona cuarta ó de pirámides grandes, que engendran ya una rudimentaria capa de los granos. A veces la formación granular, borrada por completo en un paraje, reaparece, aunque rudimentariamente, en otro. En fin, los granos dispersos constituirían, en ocasiones, dos fajas mal limitadas, situada la una en el plano más hondo de las pirámides medianas y la otra por debajo ó entre las pirámides voluminosas.

De todos modos, es fuerza convenir en que una de las características de la región motriz es la ausencia de una faja bien deslindada de granos. Diríase que estos se han visto obligados á romper su formación habitual y á dispersarse ante la formidable irrupción de las grandes pirámides, que les tomaron todo el espacio que aquéllos ocupaban en otras esferas corticales.

Capas profundas (5.^a y 6.^a).—Las zonas de pirámides medianas profundas y de corpúsculos fusiformes, reproducen los caracteres ya expuestos en la corteza típica. En la capa 5.^a correspondiente á la 6.^a de la corteza típica, por la ausencia de zona de los granos y pirámides grandes profundas, puede encontrarse alguna pirámide gigante ó de Betz, como ha representado Hammarberg. Las más grandes células de este género las hemos hallado en el fondo y borde anterior de la cisura de Rolando.

Corteza motriz en otros mamíferos.—En el estudio circunstanciado, que publicamos hace años (1) sobre la corteza motriz de los pequeños mamíferos, señalábamos cinco capas: 1.^a, plexiforme; 2.^a, de las pequeñas pirámides; 3.^a, de las medianas pirámides; 4.^a, de las grandes ó gigantes y de los corpúsculos polimorfos. Como se ve, la esfera motriz de los mamíferos coincide casi completamente con la humana, toda vez que, como en ésta, falta en aquella una faja bien individualizada de granos y se observa un desarrollo considerable de las zonas de medianas y de grandes pirámides, lugares predilectos de la arborización terminal de las fibras nerviosas sensitivas.

No detallamos aquí la corteza de los roedores, porque pensamos decir algo de ella al tratar más adelante de la estructura cerebral en los vertebrados inferiores.

(1) *S. Ramón y Cajal*: Structure de l'écorce cérébrale des quelques mammifères. *La Cellule*.

CAPÍTULO XLI

CORTEZA OLFATIVA

Origen periférico de los nervios olfativos. — Mucosa olfativa. — Bulbo olfativo con sus capas.

El sistema olfativo comprende cuatro estaciones ó centros escalonados : 1.º, *órgano colector ó estación periférica* (mucosa olfativa); 2.º, *estación primaria ó de recepción* (bulbo olfativo); 3.º, *estación secundaria ó centro cerebral de percepción*; 4.º, *asta de Ammon* y áreas grises subordinadas que podrían estimarse como un conjunto de focos superiores destinados á la conmemoración de las impresiones olfativas y á la coordinación ideomotriz correspondiente.

I. — SUPERFICIE COLECTORA Ó MUCOSA OLFATIVA

Según es notorio, la impresión ó recepción de los olores se efectúa en la porción superior de la mucosa olfativa, cuyo epidermis se espesa y ofrece un tono ligeramente amarillento. A este nivel, también el epitelio de células alargadas se modifica, perdiendo sus pestañas y un nuevo corpúsculo aparece : la *célula bipolar ú olfativa*, que representa el verdadero órgano de recepción del impulso ó estímulo oloroso.

Como toda mucosa, consta la olfativa de dos capas : una superficial ó epidérmica, otra profunda ó conectivo-glandular.

Epidermis ó epitelio.— Cuando para analizar esta zona se apela á la disociación mecánica, previa acción del alcohol al tercio, aislanse dos especies de células : las *epiteliales ó de sostén*; las *bipolares ó nerviosas*.

Epiteliales.— Afectan forma prismática irregular, se extienden á todo el espesor del epidermis y ofrecen dos extremos ó cabos, superior é inferior, y un cuerpo ó parte media. El extremo periférico, más espeso que el central, se termina en la superficie libre á favor de una chapa delgadísima desprovista de pestañas; el inferior ó profundo, algo adelgazado con relación al soma, se presenta á menudo bifurcado ó engrosado en base de cono y confina con el dermis; en fin, el cuerpo posee un núcleo ovoideo y deja ver en su contorno una porción de fosetas ó mortajas, donde se alojan los cuerpos de las células bipolares. En la fig. 726, A, re-

producimos las formas más comunes de los elementos epitelícos en los preparados del cromato de plata procedentes de la mucosa del ratón de pocos días.

Bipolares.— Como su nombre anuncia, trátase de corpúsculos nerviosos provistos de dos expansiones: recia la *periférica* que se termina en la superficie libre por un cabo del cual parte un penacho de finísimas

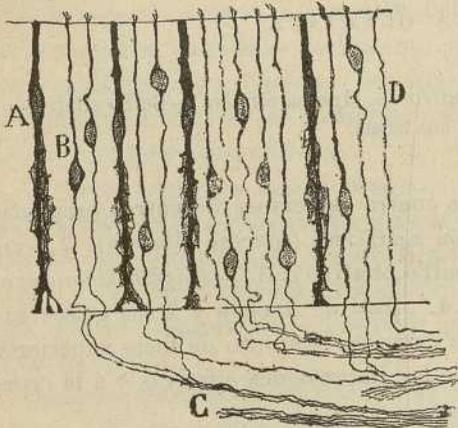


Fig. 726. — Células de la mucosa olfatoria del ratón de ocho días. — A, célula epitelial ó de sostenimiento; B, células bipolares; C, haces nerviosos olfatorios; D, terminación libre de una fibra quizá de naturaleza sensitiva (fibra de Brunn).

pestañas no movibles; fina la *central* y de aspecto varicoso, como ya reconoció Schültze, la cual descende, trazando algunas ondulaciones hasta el dermis, donde se pierde. Según aparece en la fig. 8, C, las pestañas son en número de 5, 6 ó más, afectan extrema longitud y delgadez y están, según demostramos nosotros, echadas sobre la superficie libre en esa capa de mucosidad que lubrica el epitelio. Las sustancias odoríferas deben, pues, para llegar á aquéllas, abordar primeramente este barniz mucoso (fig. 8).

La expansión descendente representa positivamente al cilindro-eje ó axon, lo que da carácter de neurona al corpúsculo bipolar. Creencia general era esta desde las sabias investigaciones de Máximo Schültze; pero sólo hace pocos años logramos nosotros (1), empleando el método de Golgi en los pequeños mamíferos recién nacidos, dar la demostración completa de la suposición, por entonces aventurada, del histólogo alemán. Nuestras investigaciones pusieron fuera de duda que la citada fibrilla descendente recorre indivisa y sin anastomosarse con sus compañeras, una parte del dermis, reúnese con otras en apretados hacecillos, sube luego, conservando siempre su individualidad, á través de la lámina cribosa del etmoides y asalta, en fin, el bulbo olfatorio, para terminar arborizándose en el espesor de un glomérulo de este órgano nervioso central.

Independientemente de nosotros, también Arstein (2) probó la realidad de esta disposición, aunque no con la claridad y perentoriedad ne-

(1) S. Ramón y Cajal: Nuevas aplicaciones del método de coloración de Golgi. *Gac. méd. catalana*. 1889.

(2) Arstein: Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. *Anat Anzeiger*. 1887.

cesarias, apoyándose en las revelaciones del método de Ehrlich. Nuestro trabajo, pronto confirmado por Van Gehuchten (1), Lenhossék (2), Bum y otros, motivó el que fueran definitivamente abandonadas todas las hipótesis gratuitas entonces reinantes sobre el origen de las fibras olfativas, entre otras las pretendidas ramificaciones y plexos descritos por Ranvier, así como las anastomosis y bifurcaciones señaladas erróneamente por Grassi y Castronuovo (3). La fig. 726, tomada del ratón de pocos días, dice más explícitamente el origen, trayecto, asociación en haces y modo de terminación de las referidas expansiones que la mejor descripción.

En esta misma figura aparecen también unas fibras termidadas en la superficie libre (D) y de origen desconocido (Brunn).

Examinados los manojos olfativos que corren por el dermis en preparaciones coloreadas por la hematoxilina, adviértese que sus fibras carecen de mielina. A lo largo de los mismos se apoyan núcleos ovoides rodeados de escasa cantidad de protoplasma, y una finísima cubierta hialina similar á la membrana de Schwann, rodea las fibras y los núcleos. Entre ellas habitan, ordenadas en serie, células neuróglícas.

Dermis.—Consta de una trama conectiva laxa, llena de oquedades correspondientes á los capilares linfáticos, sanguíneos y glándulas. Estas últimas, llamadas *glándulas de Bowmann*, adquieren la impregnación cromo-argéntica con gran facilidad y se presentan, no como tubos sencillos, según se había creído, sino como fondos de saco, de cuyas paredes nacen tubitos colaterales finos terminados entre los corpúsculos epitelícos. Semejante particularidad, anunciada por nosotros, ha sido confirmada por numerosos autores.

CENTRO OLFATIVO PRIMARIO Ó BULBO OLFATIVO

Acabamos de ver que las células bipolares representadas por su apéndice central, constituyen los nerviecitos olfativos, los cuales perforan, por diversos agujeros, en número considerable, la base del cráneo y asaltan el bulbo olfativo donde se terminan.

Representa el *bulbo olfativo* el vértice anterior de un importante lóbulo cerebral: el *lóbulo olfativo*, tan bien estudiado por Broca y sus discípulos, en la serie de los vertebrados. No es, pues, un nervio, sino el foco cerebral primario donde los verdaderos nervios olfativos se terminan; foco homólogo, anatómica y fisiológicamente, á la retina y á los centros bulbares, donde tienen su remate los nervios auditivos y sensitivos. Como luego veremos, en este centro del lóbulo olfativo se halla el em-

(1) *Van Gehuchten*: Contribution à l'étude de la muqueuse olfative chez les mammifères. *La cellule*. Tomo VI. 1890.

(2) *Von Lenhossék*: *Anat. Anzeiger*, n° 19 y 20. 1892.

(3) *Grassi y Castronuovo*: Beitrage zur Kenntniss der Geruchsorgans des Hundes. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 34. 1889.

palme ó articulación entre la neurona periférica ó primera y la intermedia ó segunda. En efecto, en medio de la complejidad de organización del bulbo olfativo, hay en él un hecho anatómico fundamental, una disposición filogénica vieja (toda vez que la encontramos ya, casi con los mismos caracteres hasta en los peces más inferiores), á saber : la articulación, al nivel de unos territorios especiales llamados *glomérulos*, de dos series de ramificaciones : *las nerviosas* ó terminales, continuadas con la primera neurona olfativa, y *las protoplásmicas* continuadas con las células mitrales y empenachadas. En torno de esta disposición fundamental gira el resto de la estructura bulbar, cuya complicación en los vertebrados superiores no representa otra cosa que perfeccionamientos para exaltar la sensibilidad ó capacidad colectora olfativa, ó disposiciones accesorias destinadas á asegurar la solidaridad funcional de ambos bulbos y la creación de robustas vías centrales.

No expondremos aquí con todos sus detalles la estructura del bulbo olfativo que ha sido objeto por parte de Golgi (1), de nosotros (2) (3), de Van Gehuchten (4), de Kölliker (5), de C. Calleja (6) y de Blanes (7), de minuciosas investigaciones, basadas en gran parte, en las revelaciones del cromato argéntico. Limitarémonos solamente á exponer los datos esenciales de esta estructura, según resulta de recientes exploraciones nuestras.

El bulbo olfatorio es un órgano oblongo, en cuyo centro yace un ventrículo más o menos obstruido por la fusión del epitelio endodermal. Su corteza, de aspecto grisáceo, consta de capas concéntricas, que son, contando de fuera adentro : 1.^a, *capa nerviosa superficial* ; 2.^a, *zona de los glomérulos olfativos* ; 3.^a, *zona plexiforme periférica* ; 4.^a, *zona de las células mitrales* ; 5.^a, *zona plexiforme interna ó central* ; 6.^a, *zona de los granos y haces de substancia blanca*, y 7.^a, *zona epitelial ó endodermal*.

Zona fibrilar periférica ó nerviosa. — De aspecto plexiforme en los preparados al carmin, muéstrase formada en los cortes coloreados por el azul de metileno ó cromato de plata, por hacecillos nerviosos de hebras varicosas, paralelas, no meduladas, que se entrecruzan complicadamente

(1) *Golgi* : Sulla fina struttura dei Bulbi olfaktorii. Reggio-Emilia, 1875.

(2) *S. R. Cajal* : Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias. *Gaceta sanitaria de Barcelona*. Julio 1890.

(3) *P. Ramón* : Estructura de los bulbos olfatorios de las aves. *Gaceta sanitaria de Barcelona*. Diciembre 1890.

(4) *Van Gehuchten et Martin* : Le bulbe olfactif de quelques mammifères. *La Cellule*. Tomo VII, 1891. Véase también : Le bulbe olfactif de l'homme.

(5) *Kölliker* : Ueber den feineren Bau der Bulbus olfactorius. *Wüzzb. Phys. med. Gesellschaft*, 19 diciembre 1891.

(6) *Calleja* : La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

(7) *Blanes Viale* : Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio. *Rev. trim. microgr.* Tomo III, 1897.

engendrando á modo de un casquete de fieltro extendido por casi todo el bulbo, singularmente por el vértice y caras laterales é inferior de éste. Entre los haces viven numerosas y robustas células neuróglícas, cuyas largas expansiones invaden, según ha mostrado Blanes, las zonas subyacentes (fig. 742, A, B).

Zona de los glomérulos. — Por debajo de la precedente capa fibrilar, yace una faja irregular constituída por dos ó más hileras desordenadas de unas masas granulosas ovoidales ó piriformes, llamadas *glomérulos olfativos*. Estas masas (fig. 727, 2) representan islotes ó territorios bien limitados de substancia gris, donde se terminan las fibrillas olfativas de la zona precedente. En la composición de cada glomérulo entran los siguientes factores: la arborización terminal de las fibras olfativas; un penacho tupido de dendritas llegado de zonas profundas; ciertos corpúsculos nerviosos diminutos, y por último, algunos elementos neuróglícos.

a) *Arborización nerviosa terminal.* — Fué Golgi (1) quien demostró primeramente las ramificaciones intraglomerulares de las fibrillas olfativas; pero imbuído todavía en el prejuicio de las redes nerviosas de Gerlach, creyó que algunas de estas ramificaciones salían del glomérulo y se anastomosaban con colaterales nerviosas nacidas de axones de neuronas situadas en zonas más profundas. Las aten-

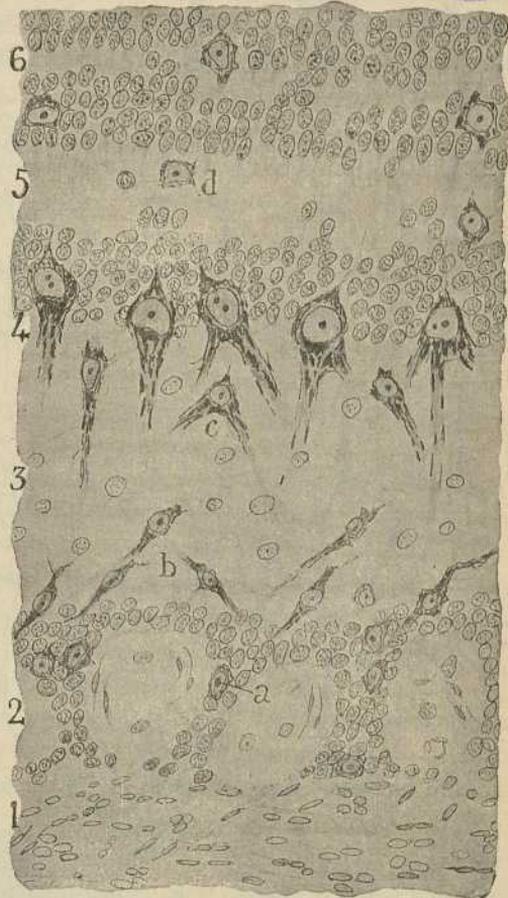


Fig. 727.—Corte frontal de la corteza del bulbo olfatorio del conejo. — 1, capa nerviosa; 2, de los glomérulos; 3, plexiforme periférica; 4, células mitrales; 5, plexiforme interna; 6, zona de los granos y substancia blanca; a, células empenachadas periféricas; b, medias; c, internas; d, célula de axon corto.

(1) *Loc. citat.*

tas investigaciones efectuadas por nosotros en el bulbo de diversos mamíferos, probaron indeclinablemente un hecho importante, á saber : que las ramificaciones de las fibras olfativas se terminan libremente dentro del

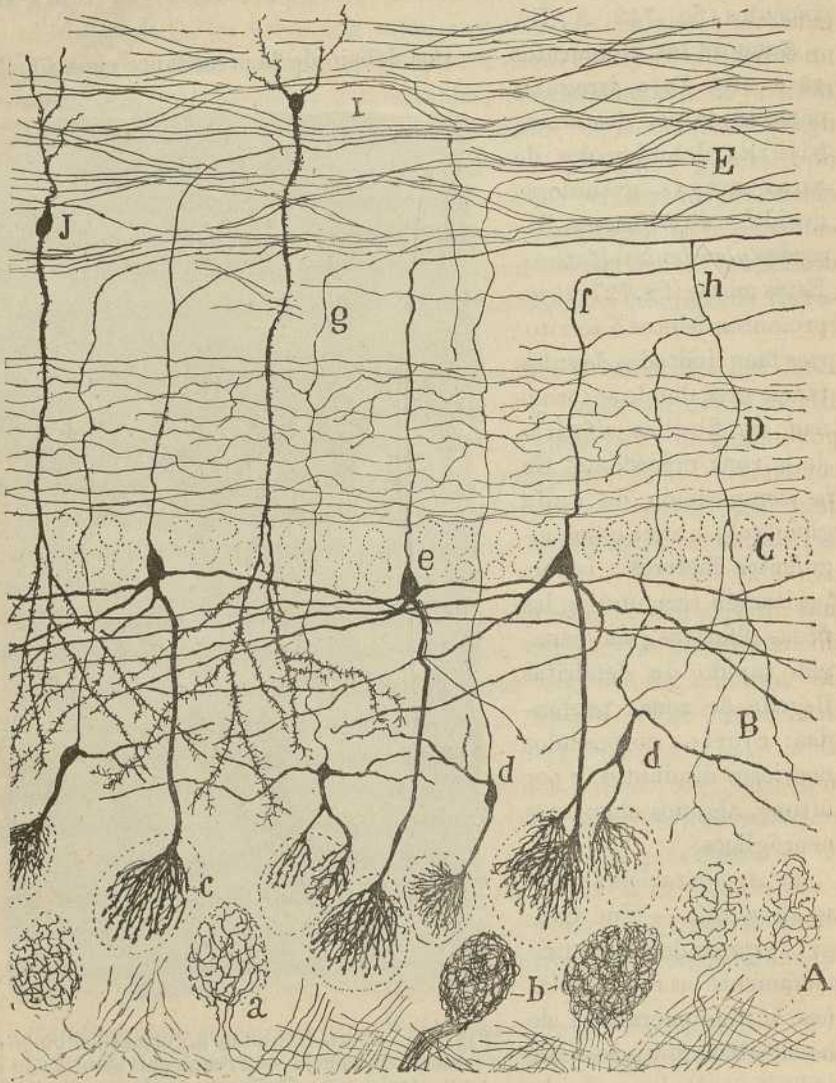


Fig. 728.—Corte del bulbo olfativo del gato de pocos días.—A, capa de los glomérulos ; B, capa plexiforme externa ; C, capa de las células mitrales ; D, capa plexiforme interna ; E, capa de los granos y substancia blanca ; a, arborización terminal de una fibra olfativa ; b, glomérulos con varias terminaciones ; c, penacho de una mitral ; d, células empenachadas.

territorio glomerular, sin anastomosarse entre sí ni continuarse jamás con hebras nerviosas llegadas de regiones profundas. Y como de los glomérulos

los no sale fibra olfativa alguna ni en él se terminan más elementos que los penachos protoplásmicos de células mitrales y empenachadas emplazadas más concéntricamente, dedujimos de nuestra observación anatómica estas dos conclusiones fisiológicas, á que hemos aludido ya en la Parte general de esta obra: 1.^a, que las corrientes nerviosas se transmiten de unas neuronas á otras por contacto ó contigüidad; 2.^a, que las expansiones protoplásmicas que Golgi estimó como meros apéndices nutritivos de las neuronas, son también capaces de transmitir corrientes, recibiendo los impulsos acarreados por las arborizaciones nerviosas. Tan claros, elocuentes y terminantes son los hechos en que apoyábamos tales inducciones, que convencieron rápidamente á todos los sabios que, sin prejuicios de escuela estudiaron el asunto, por ejemplo, Van Gehuchten, Kölliker, His, Retzius, von Lenhossék, P. Ramón, C. Calleja, Lugaro, Blanes, Catois y otros. En la figura 728 reproducimos esta interesante disposición, que constituye el hecho básico de la estructura del bulbo olfativo.

La arborización terminal de la fibra olfativa dentro del glomérulo es fina, varicosa, muy complicada y enmarañada: es posible, sin embargo, observar que sus últimas ramitas, después de trazar flexuosidades laberínticas, terminan á favor de una varicosidad libre (fig. 729, *b*). Cuando el glomérulo se impregna bien y completamente, obsérvase un plexo tupidísimo de hebras nerviosas, en el cual resaltan huecos ó claros correspondientes á diminutas neuronas y á células neuróglícas. A este plexo intraglomerular concurren, no una, sino un grupo ó haz de fibrillas olfativas (fig. 728, *b*).

b) Penachos dendríticos.— Las células mitrales y otros elementos menos profundos, designados por nosotros *células empenachadas*, envían al glomérulo un grueso tallo protoplásmico, el cual se termina dentro de las fronteras de este territorio, mediante un elegante pincel ó plumero de ramas numerosas, divergentes y varicosas. Estas ramas, que acaban libremente, se insinúan por entre los espacios que deja la arborización nerviosa antes descrita y establecen con ésta un íntimo y múltiple contacto (fig. 728, *c* y 733).

Tan interesante disposición, que se presenta igualmente en los vertebrados inferiores, según resulta de las investigaciones de P. Ramón (1),

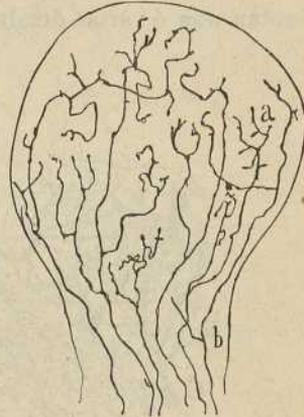


Fig. 729.—Glomérulo del bulbo olfativo del ratón de pocos días. Arborizaciones nerviosas de las fibras olfativas.

(1) P. Ramón: El encéfalo de los reptiles, 1891.

Calleja, Catois y otros, nos revela que la naturaleza, cuando quiere asegurar la relación dinámica entre dos neuronas, multiplica extraordinariamente los contactos, yuxtaponiendo extensas y complejas ramificaciones nerviosas y protoplásmicas.

Dentro de los glomérulos, así como en sus contornos, residen también unos pequeñísimos elementos estrellados que Golgi estimó de naturaleza neurógica, pero cuya significación nerviosa, ya señalada hace tiempo por nosotros, ha sido recientemente demostrada por Blanes Viale, que ha hecho de tales corpúsculos un excelente y minucioso análisis (1). Estos elementos, que Kölliker (2) llamó *granos externos* ó superficiales, son diminutos, esferoidales ó poligonales, á veces piriformes: del soma brotan una ó varias dendritas finas prolijamente ramificadas en la super-

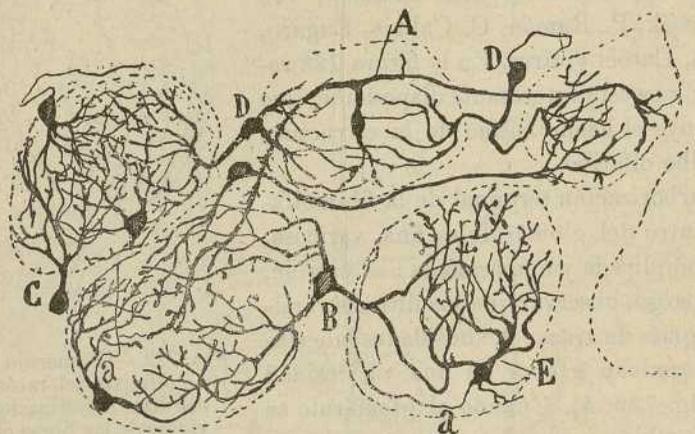


Fig. 730.—Granos periféricos.—A, B, D, células biglomerulares; C, monoglomerulares (gato). (Según Blanes).

ficie y corteza de los glomérulos, y un axon delicadísimo, el cual, marchando más ó menos horizontalmente por los intersticios de los glomérulos, acaba, en definitiva, ramificándose en el espesor de éstos. Según que las dendritas asalten uno ó dos glomérulos, distingüense las referidas células en *monoglomerulares* y *biglomerulares*, designaciones debidas á Blanes (figs. 730, 731 y 732).

En vista de lo expuesto, las pequeñas células intra y peri-glomerulares ó granos superficiales de Kölliker, parecen representar corpúsculos de asociación intraglomerular, por cuya virtud la excitación recogida por las dendritas de estos elementos en un glomérulo, es transmitida á los

(1) Blanes: Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio: 1898. *Rev. trim. microgr.* Tomo III.

(2) Kölliker: *Lehrbuch der Gewebelehre*, 6 Auf. 1895.

penachos terminales dendríticos residentes en glomérulos más ó menos distantes.

Pero ya hemos consignado en otro capítulo que las células de axon corto, cuyo poder difusivo parece poco necesario en éste y otros órganos sensoriales, pudiera desempeñar otros oficios.

e) *Células de neuroglia*.—Las hay de dos especies: endógenas, es decir, intraglomerulares, representadas por corpúsculos estrellados de ra-

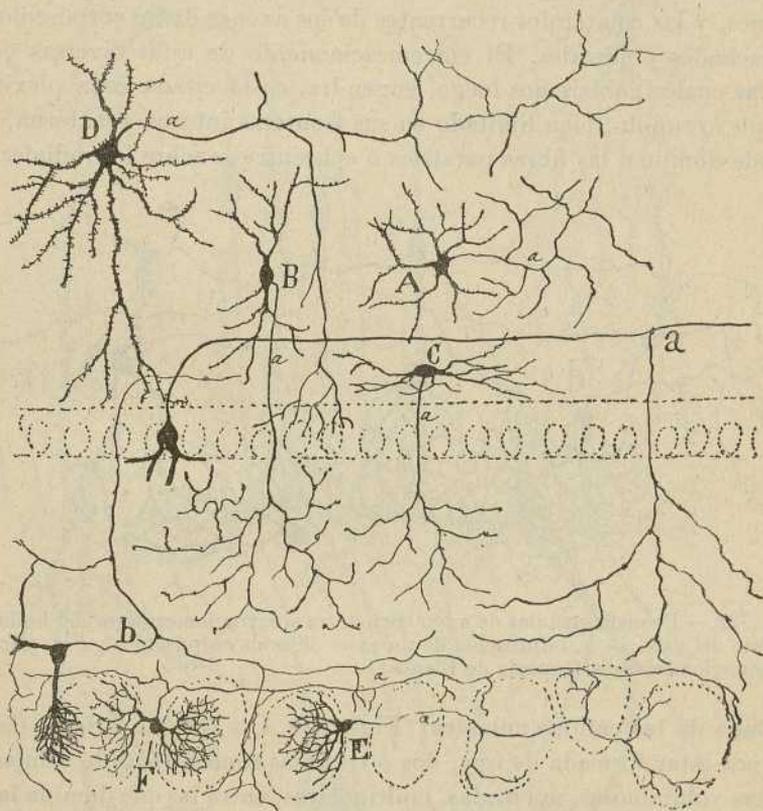


Fig. 731.—Células de axon corto del bulbo olfativo. Esquema arreglado de nuestras figuras y de las de Blanes.—A, célula de Golgi; B, célula de axon periférico; D, célula de axon horizontal; C, célula fusiforme horizontal de la capa plexiforme interna; E y F, corpúsculos nerviosos periglomerulares; a, colateral periférica del axon de una mitral; b, colateral del axon de una empenachada.

mas penniformes y rizadas; y *exógenas*, representadas por penachos terminales de células neuróglicas residentes en las zonas limítrofes. La figura 742, B, C, tomada del trabajo de Blanes, revela bien estas dos especies neuróglicas.

Zona molecular ó plexiforme externa.—Todas las capas situadas por dentro de la zona de los glomérulos, son disposiciones de perfecciona-

miento y complicación propios de los mamíferos y aves, que faltan en los peces y batracios, ó se las halla notablemente simplificadas. No así los glomérulos, que mantienen su disposición fundamental en todos los vertebrados.

Una de estas organizaciones de perfeccionamiento es la creación de una zona plexiforme concéntrica á la capa glomerular, y en la cual figuran los siguientes elementos: dendritas accesorias de las células mitrales; células empenachadas medias y periféricas; el penacho terminal de los granos, y las colaterales recurrentes de los axones de los corpúsculos empenachados y mitrales. El entremezclamiento de estas diversas partes, de las cuales hablaremos luego, engendra, en la citada zona plexiforme un plexo tupido, bien limitado en sus fronteras interna y externa, y en donde dominan las fibras paralelas ó concéntricas sobre los radiales.

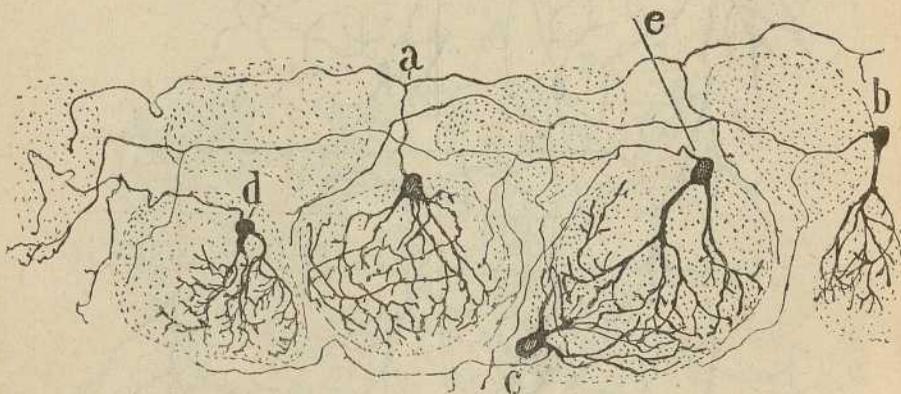


Fig. 732. — Pequeñas células de axon corto intra y extraglomerulares del bulbo olfatorio del gato. — *a*, bifurcación de un axon de estos corpúsculos; *e*, *d*, elementos monoglomerulares (tomada de Blanes).

Capa de las células mitrales. (Figs. 728, C y 733, *e*).—Se ha llamado así por estar formada de una, dos ó tres filas concéntricas de células nerviosas voluminosas, apretadas, multipolares, entre las que domina la figura mitral, aunque abunda también la ovoidea y la triangular. Entre las expansiones se cuentan: 1.º, un *cilindro-eje* robusto, nacido del lado profundo del soma y continuado con una fibra nerviosa de la zona subyacente, y dos especies de dendritas que distinguiremos en *primordiales* y *secundarias*. La *dendrita primordial*, así designada porque no falta jamás, aun en los vertebrados más inferiores y puede considerarse, por ende, como la expansión primeramente aparecida, es recia, lisa de contorno, de dirección radial ó periférica y casi siempre única (hombre y mamíferos girencéfalos). En las aves, reptiles y peces, como mi hermano demostró (1), es á menudo múltiple, contándose á veces cuatro, seis y más.

(1) P. Ramón: *Loc. cit.*

En su trayecto hacia la periferia dicho tronco dendrítico sigue frecuentemente una dirección oblicua, conserva su diámetro originario, sin emitir, sino rara vez, colaterales y terminase en el interior de un glomérulo

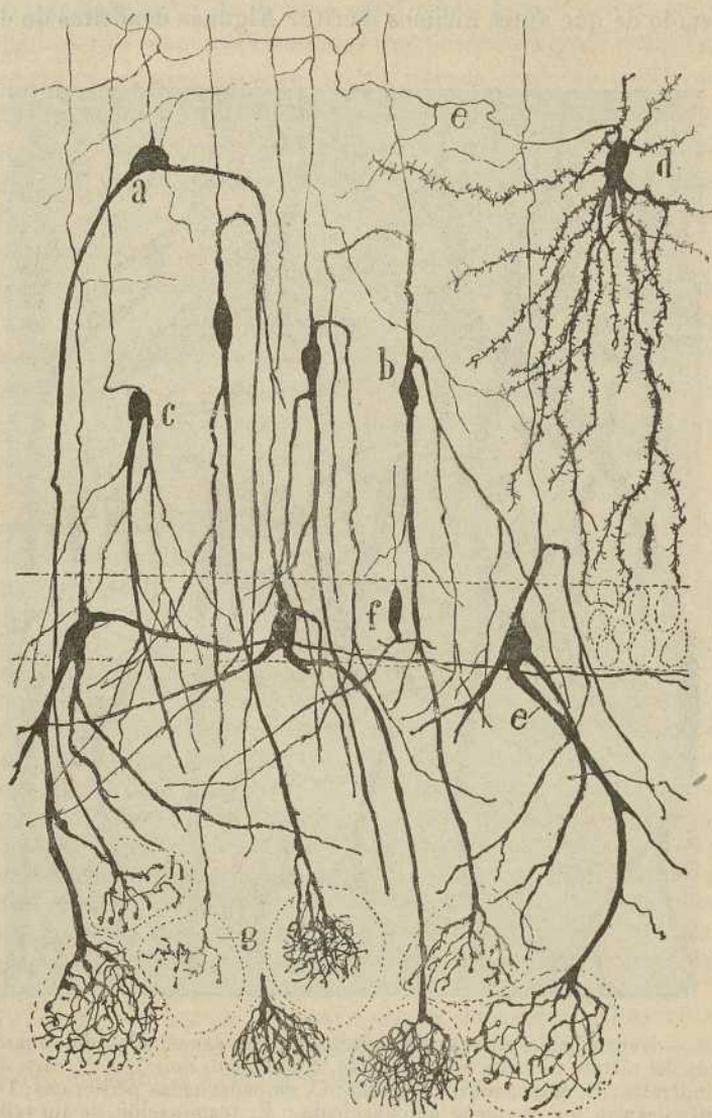


Fig. 733.—Algunas células del bulbo olfativo del gato.—*e*, células mitrales; *h*, *g*, glomérulos olfativos; *d*, célula de axon corto; *b*, células motrices dislocadas (según Blanes).

á favor de una brocha ó penacho de ramificaciones libres, en contacto íntimo, según dejamos consignado más atrás, con las arborizaciones nerviosas de las fibras olfativas.

Las *dendritas accesorias* suman dos, tres ó más, brotan de los lados del soma á veces del arranque de la dendrita primordial, marchan dicotomizándose repetidas veces por el espesor de la zona plexiforme externa y generan en ella, en unión con expansiones de otras procedencias, ese plexo apretado de que antes hicimos mérito. Algunas dendritas de este gé-

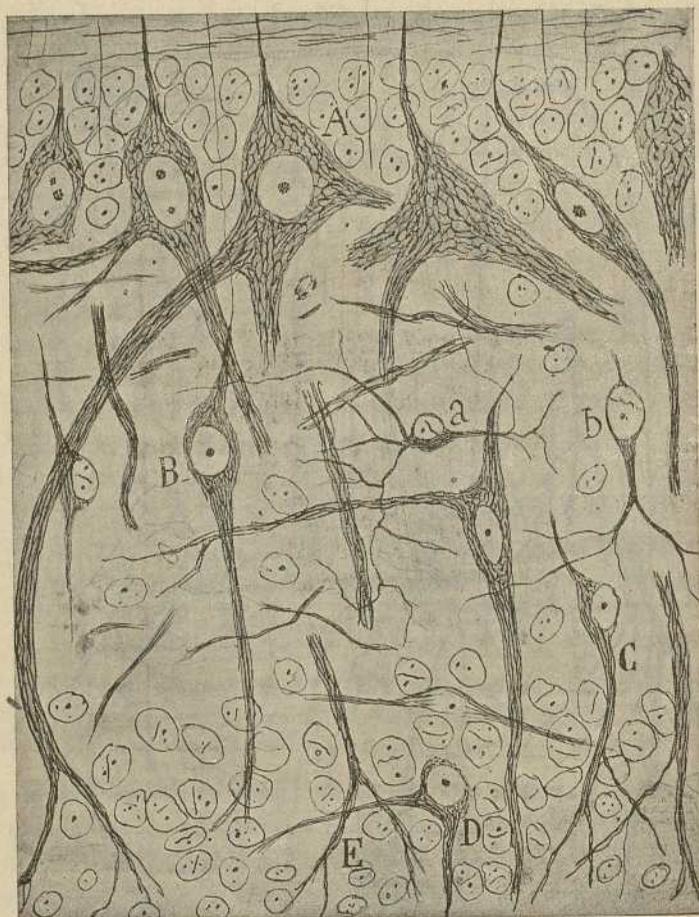


Fig. 734. — Neurofibrillas de las células mitrales y empenachadas del conejo adulto. Método del nitrato de plata reducido (obj. 1'30 apoch. Zeiss).— A, capa de las células mitrales; B, empenachadas medias; C, empenachadas periféricas; D, granos superficiales con una pequeña empenachada; E, terminación de un tallo proto-plásmico en un glomérulo (que en la figura no aparece bien); *a*, *b*, pequeñas células nerviosas de morfología no bien estudiada.

nero son tan largas, que pueden correr horizontalmente más de una décima de milímetro. Las últimas ramas acaban libremente dentro del territorio de la capa plexiforme, sin asaltar jamás la periferia de los glomérulos (fig. 728).

En ciertos casos, como Van Gehuchten ha demostrado, las células mitrales pueden dislocarse emigrando un tanto por el espesor de la capa subyacente, con lo que se alargan el soma y el tallo radial, del cual proceden, por lo común, las dendritas horizontales (fig. 733, *a, b, c*).

Al tratar hace poco de la *zona plexiforme*, hemos dicho que en ella habitaban ciertos menudos elementos que nosotros hemos designado para caracterizarlos, *células empenachadas*, porque ostentan como rasgo común, la existencia de una robusta dendrita periférica terminada en penacho, penetrante también á la manera del tallo de las células mitrales, en el espesor de los glomérulos olfativos. En la fig. 728, *d*, reproducimos algunos de tales elementos, los cuales por su posición cabe diferenciar en *internos* que moran en la zona plexiforme, y *externos* que residen en la frontera periférica de ésta y hasta en la vecindad de los glomérulos. Todas estas células, cuya figura es ovoidea, fusiforme ó triangular, poseen, además del mencionado tallo glomerular, una, dos ó más dendritas, ramificadas en la capa plexiforme, y un axon central fino que gana las regiones profundas del bulbo, para recodar y continuarse con un tubo nervioso de la capa de los granos.

Estructura de las células mitrales y empenachadas. — Estudiadas en los preparados de Nissl, revelan estas células, tanto en el soma como en una buena parte del tallo principal, numerosos husos cromáticos que presentamos en la fig. 727. Nuestro método del nitrato de plata reducido impregna muy bien el armazón interior de neurofibrillas, que se muestra reticulado (fig. 734, *A*) y dividido en dos plexos, perinuclear y cortical. De trecho en trecho, muestran los filamentos primarios ciertos espesamientos fusiformes, intensamente coloreables. Tales espesamientos se observan, sobre todo, en las neurofibrillas apiñadas del cono de origen del axon (fig. 734, *A*). Al nivel de los glomérulos, el haz de neurofibrillas del tallo principal se dispersa, conteniendo las últimas ramillas un solo filamento muy tenue y pálido (*E*). La diferencia de espesor de este penacho intraglomerular en los preparados de Golgi y del nitrato de plata reducido, prueba que en torno de las neurofibrillas terminales existe una corteza espesa de neuroplasma (y acaso también de espongioplasma), á expensas de cuya substancia engéndranse las gruesas varicosidades coloreables por el cromato argéntico.

Los granos externos de Kölliker carecen de neurofibrillas visibles, así como los granos internos. En cambio, dentro del núcleo revelan el fino bastoncito de Mann y Lenhossék (fig. 734, *D*).

Capa plexiforme interna ó de las colaterales nerviosas. — Por dentro de la hilera de las células mitrales, obsérvase una faja estrecha de aspecto plexiforme, pobre en células, y en la cual se concentran la mayoría de las colaterales del axon de los corpúsculos empenachados y ciertas ramificaciones nerviosas centrífugas. De su composición hablaremos más adelante.

Capa de los granos y de los haces de sustancia blanca.—Por dentro de la precedente, comienza un ancho territorio extendido hasta la vecindad del epéndimo, y en el cual distínguense, al primer golpe de

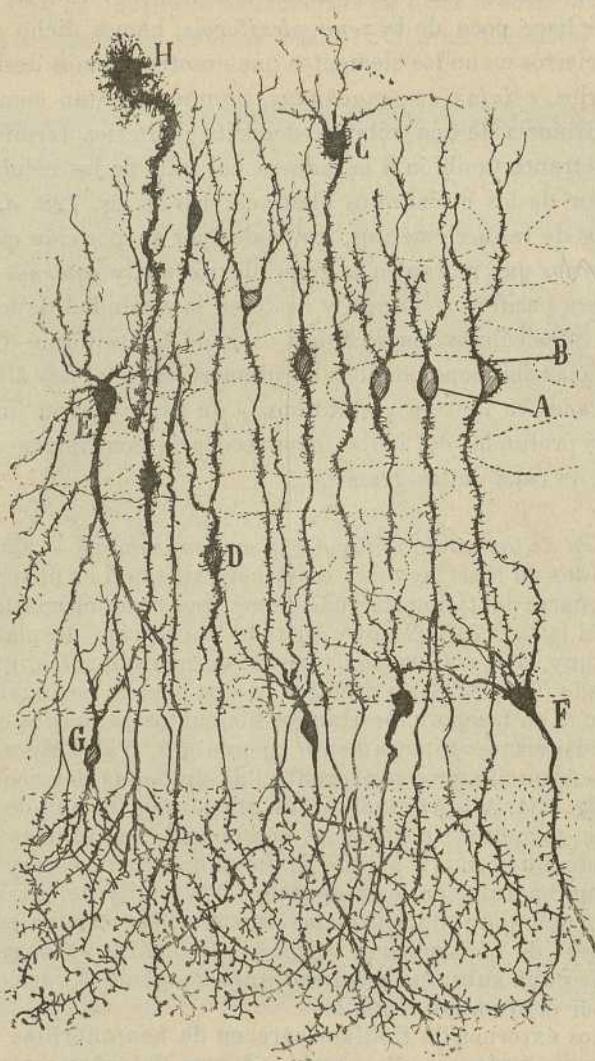


Fig. 735. — Granos del bulbo olfatorio del gato de veinte días. Método de Golgi. — A, cuerpo liso de grano yacente en el centro de un acúmulo celular; B, grano periférico provisto de espinas; D, C, granos espinosos; E, grano voluminoso; G, grano diminuto situado en la capa de células mitrales; F, grano periférico de esta misma zona; H, célula epitelial dislocada.

vista, dos partes: los *granos ó pequeñas células fusiformes* y *globulosas del bulbo*, y *haces concéntricos de sustancia blanca*.

a) *Granos*.—Golgi llamó primeramente la atención de los neurólo-

gos sobre la existencia en el bulbo olfatorio de unas células pequeñas, de cuerpo ovoideo, fusiforme ó triangular, radialmente dirigido y provisto de varias expansiones dendríticas periféricas y de una central, ninguna de las cuales presenta atributos de axon ó de cilindro del eje. Nosotros, después de confirmar la ausencia del axon, ausencia en cuya virtud tales elementos resultan comparables á los espongioblastos ó células amacriñas de la retina, probamos que la expansión periférica de los granos posee una orientación y conexión invariables, toda vez que se dirige constantemente á la zona plexiforme, donde se termina á favor de un penacho de ramas fuertemente espinosas, en contacto con las dendritas secundarias nacidas en las células mitrales (fig. 735). Recientemente Blanes, además de confirmar este dictamen, refuta victoriosamente la opinión de Kölliker, quien, fiando harto del parecido que en sus fases más embrionarias tienen dichos granos con las células epitéllicas ó ependimales, había estimado los susodichos corpúsculos como una variedad de células de neuroglia.

Es, en efecto, imposible, según afirma Blanes, confundir los granos con células de neuroglia por las siguientes razones: 1.^a, el método de Ehrlich, que jamás colorea la neuroglia, impregna perfectamente los granos del bulbo olfativo; 2.^a, el cuerpo del grano es liso, pequeñísimo, y sus expansiones larguísimas aparecen cubiertas de finas y cortas espinas; mientras que el cuerpo de la célula neuróglia ó del corpúsculo epitelial dislocado es grueso, rico en protoplasma y aparece erizado de largas, innumerables y rizadas expansiones; 3.^a, el grano se manifiesta con iguales ó muy parecidos caracteres en todos los vertebrados, aun en aquellos donde no existen verdaderas células de neuroglia y todo el armazón intercelular consiste en corpúsculos epitelícos (peces, batracios y reptiles, etc.).

La abundancia de estos elementos en todos los vertebrados y su constante articulación, á favor del penacho periférico con las dendritas de las células mitrales, nos da á entender que el grano, cuyo cuerpo y ramas internas se relacionan con fibras centrífugas, lleva alguna acción particular á los citados elementos. El apéndice periférico representaría, si no morfológica, dinámicamente, una expansión funcional, puesto que la corriente nerviosa circula en él en sentido celulífero, como en los axones legítimos.

Células nerviosas de axon corto. — Acá y allá, esparcidas con rareza, descúbrense en la zona que estudiamos unos elementos nerviosos estrellados ó fusiformes, más voluminosos que los granos, los cuales, por el comportamiento del axon pueden dividirse en tres categorías: 1.^a, *células de Golgi*, es decir, corpúsculos estrellados gruesos, descritos primeramente por este autor, provistos de dendritas divergentes repartidas en el territorio granular, y de un axon rápidamente arborizado y ter-

minado en los plexos nerviosos intergranulares (fig. 737, A, B); 2.^a, *células de Cajal*, así llamadas por van Gehuchten y Blanes, residentes en el tercio periférico de la formación granular, y caracterizadas por presentar un axon dirigido constantemente hacia la periferia, que se descompone debajo de las células mitrales en una arborización tupida que rodea íntimamente las dendritas de estos corpúsculos (fig. 736). Blanes, que ha coloreado también estas dos especies de corpúsculos, señala todavía la existencia de una variedad caracterizada por su notable espesor, el gran número de dendritas espinosas y sobre todo por la longitud del

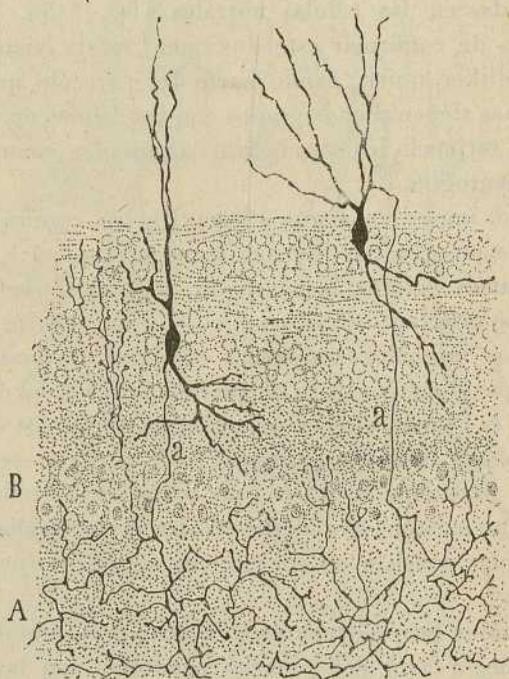


Fig. 736. — Dos grandes células estrelladas del bulbo olfatorio del perro recién nacido. — A, capa plexiforme externa; B, capa de las células mitrales; a, cilindro-eje periférico.

axon, el cual, marchando más ó menos horizontal, se ramifica en un área muy extensa de la zona de los granos. Por lo demás, estos corpúsculos, han sido también vistos por van Gehuchten.

c) *Plexos nerviosos*.—Entre las pléyades de granos, obsérvanse haccillos de tubos medulados y amedulados, los cuales engendran un plexo ó estroma complicado, en donde dominan las fibras de dirección antero-posterior. El análisis de estos plexos es muy difícil, sobre todo en los preparados de Weigert-Pal, en donde sólo aparecen teñidas las fibras meduladas y no es posible observar ramificaciones. Afortunadamente, en

los preparados de Ehrlich, y mejor aún en los del cromato de plata, cabe reconocer el trayecto y ramificaciones de los tubos nerviosos de los mencionados haces, tubos entre los cuales se distinguen dos categorías principales: los *eferentes* y los *aferentes*.

Fibras eferentes.—Son sin disputa las más numerosas y provienen de las células mitrales y corpúsculos empenachados. Los originados en las primeras son espesos y se siguen bien en los preparados de Ehrlich y Golgi; no así los segundos, que afectan gran finura y poseen un trayecto más complicado (fig. 728).

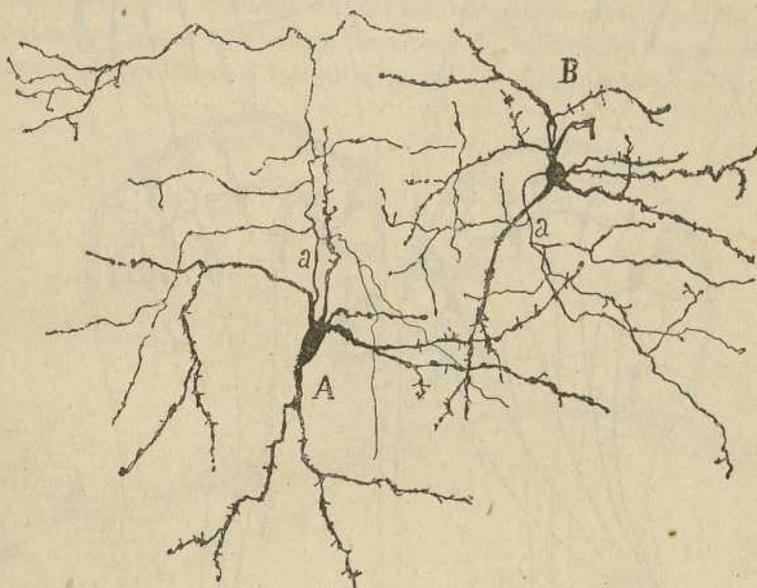


Fig. 737. — Células nerviosas pequeñas situadas en la capa de los granos y no lejos del epitelio. — A, célula cuyo axon se distribuía por dentro, entre los granos más profundos; B, célula cuyo axon se dirigía hacia adentro, aunque se ramificaba en igual zona; a, axon.

a) *Fibras gruesas.*—Después de su origen en la célula mitral, cruzan sin emitir colaterales, la zona plexiforme interna ó profunda, y llegadas á los paquetes de substancia blanca, se acoplan para hacerse antero-posteriores. En este camino horizontal emiten, como descubrió P. Ramón (1), y confirmaron Cajal, van Gehuchten, Kölliker, etc., algunas colaterales destinadas á arborizarse en la zona plexiforme, es decir, en el plexo situado por fuera de las células mitrales. Puesto que en este plexo el factor protoplásmico principal se halla representado por las dendritas accesorias de las células mitrales, de presumir es que las susodichas colaterales recurrentes lleven una parte de la corriente traída de los glomérulos.

(1) P. Ramón: Estructura de los bulbos olfatorios de las aves. *Gaceta sanitaria de Barcelona*, 1890.

los, á corpúsculos mitrales situados á más ó menos distancia, con lo cual la conducción se hará cada vez más difusa, es decir, se propagará, conforme avance hacia lo profundo, á un número creciente de conductores (*avalancha de conducción*).

b) *Tubos medulados finos*.—Representan la continuación del axon de los corpúsculos empenachados medios y periféricos. Estos axones cruzan

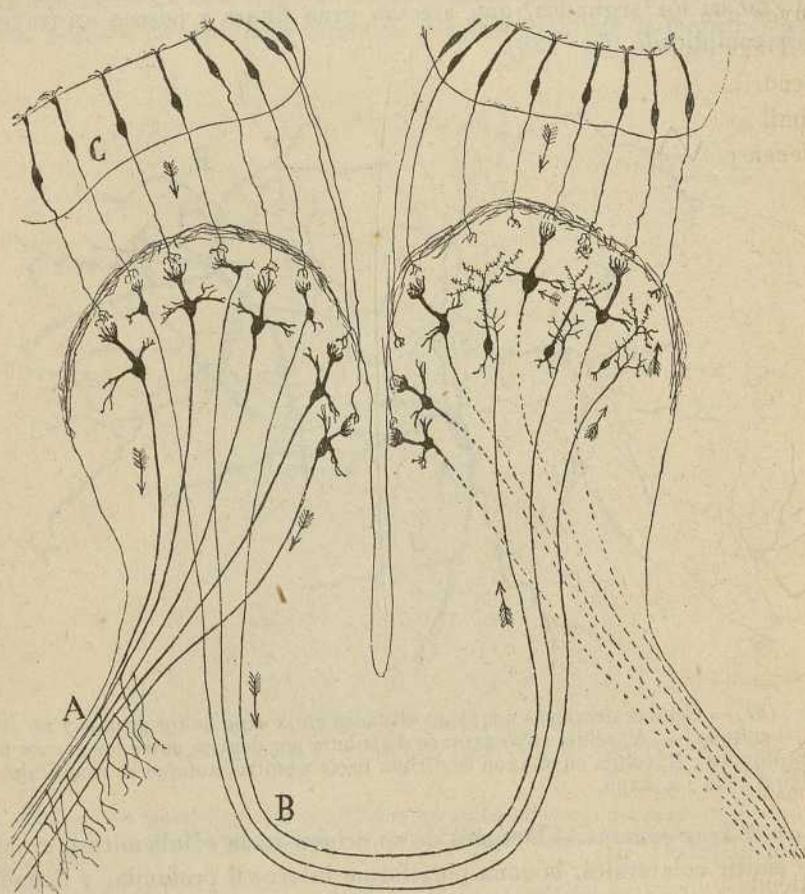


Fig. 738.—Esquema destinado á demostrar la marcha de las corrientes á lo largo del bulbo. — A, raíz externa del nervio olfatorio; B, porción bulbar de la comisura anterior; C, bipolares olfativas.

la zona de las células mitrales, emiten al pasar por la capa plexiforme interna dos ó tres finas colaterales dirigidas de un modo paralelo, y en cuanto abordan los haces de substancia blanca, se tornan también antero-posteriores, continuándose con los tubos medulados más delgados de estos fascículos. A menudo, en el punto de inflexión de los axones brota una colateral, que marcha en dirección opuesta (fig. 728, d).

Mediante la reunión de las colaterales de los axones de las células empenachadas, prodúcese en la zona plexiforme interna un plexo sumamente complejo y apretado, más rico en fibras nerviosas meduladas que ninguna otra región del bulbo olfatorio. Intervienen en él, además de las citadas colaterales, las arborizaciones nerviosas periféricas de los corpúsculos de axon corto, numerosas fibras eferentes finas, y todos los tallos fuertemente espinosos de la expansión radial de los granos, que constituyen aquí algo como una tupida empalizada (véase fig. 728, B).

Dada esta composición y no existiendo en la capa plexiforme interna dendritas profundas emanadas de las células mitrales, resulta muy verosímil que las citadas colaterales nerviosas de las células empenachadas tienen por objeto llevar á las mitrales y á las empenachadas situadas á

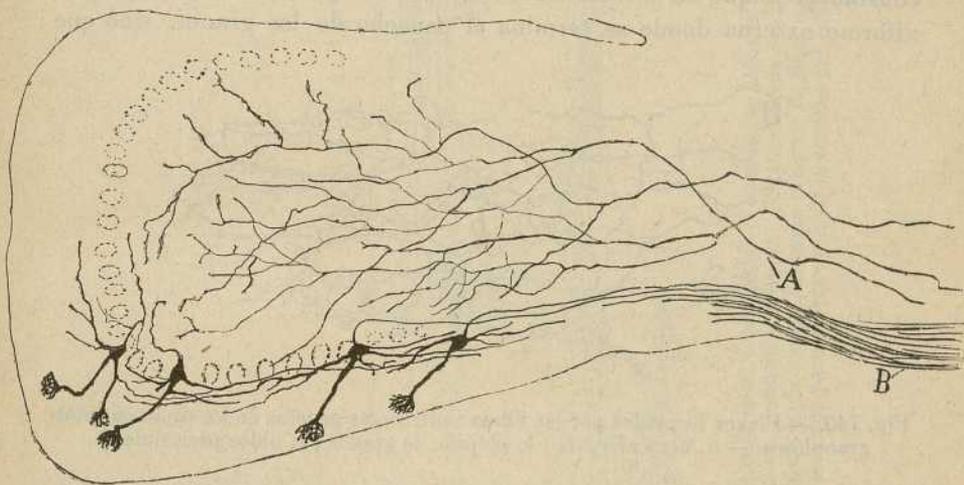


Fig. 739.— Bulbo olfatorio del ratón de pocos días. Corte sagital. — A, fibras gruesas que provenían de la parte inferior del cerebro (corteza del tractus quizá). Cada una de ellas daba infinidad de ramas para la zona de los granos.

mayor distancia, una parte del impulso recibido en los glomérulos; pero entiéndase bien, esta comunicación no es directa, sino indirecta: se efectúa por intermedio de los tallos radiales de los granos, los cuales se ponen en contacto, por un lado, con las citadas colaterales, y por otro, es decir, por el penacho terminal, con las dendritas de las mitrales y células empenachadas. En el esquema reproducido en la fig. 738, muéstranse la marcha probable de las corrientes en el sistema principal de las células mitrales y empenachadas, así como en las vías principales centrípetas y centrífugas.

Fibras aferentes.—Las hay de dos clases: robustas y delgadas. a) Las centrífugas gruesas, señaladas hace tiempo por nosotros en el bulbo del gato y conejo, han sido objeto por nuestra parte de nuevas investigacio-

nes recaídas en el ratón de ocho á quince días (1). Semejantes fibras son muy espesas en su origen y penetran constantemente en el bulbo olfativo por su plano inferior como si viniesen de la corteza esfenoideal ó de la del tractus olfativo. En cuanto llegan á la zona de los granos, bifúrcanse repetidamente y engendran de este modo una arborización tan extensa que abarca una gran parte del bulbo.

En la fig. 739, A, reproducimos algunas fibras de este género, tal y como se presentan en el ratón de pocos días. Obsérvese que las ramificaciones secundarias quedan confinadas en la zona de los granos, sin que ninguna de ellas traspase la línea de las células mitrales. Las últimas ramillas parecen engendrar plexos en los tabiques de substancia blanca, por donde se extienden las expansiones internas de los granos. La circunstancia de que las mencionadas fibras no van jamás hasta la capa ple-xiforme externa donde se termina el penacho de los granos, sino que

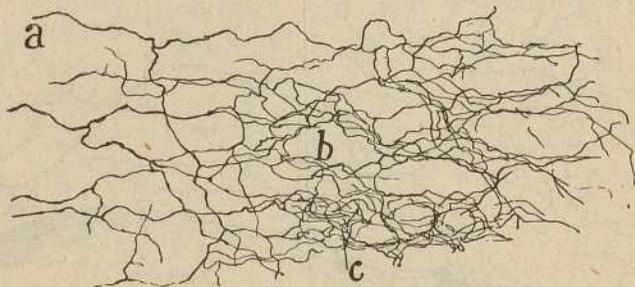


Fig. 740. — Plexos formados por las fibras centrifugas gruesas en los espacios intergranulosos. — *a*, fibra aferente; *b*, pléyade de granos; *c*, nidos pericelulares.

permanecen en los tabiques de substancia blanca, y el hecho de preferir sus arborizaciones la zona ó fajas centrales donde se ramifican casi exclusivamente las expansiones internas de dichos corpúsculos, nos llevan á admitir, aunque hipotéticamente, que la relación principal si no exclusiva entre fibras centrifugas y granos se establece al nivel de las dendritas internas ó centrales de éstos. De esta manera, los granos poseerían dos aparatos principales de recepción: *las dendritas internas y soma* en conexión con las centrifugas y gruesos; y el *tallo radial* en relación con las colaterales de las células empenachadas y acaso también con las centrifugas finas ó fibras comisurales de que luego hablaremos. El *penacho periférico* vendría á ser el órgano de emisión y entraría en contacto con las dendritas de mitrales y empenachadas.

El origen de las fibras centrifugas gruesas, así como su mecanismo de acción, son desconocidos. Cabe solamente, en el estado actual de la cien-

(1) S. Ramón Cajal: La corteza olfativa del cerebro. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tomo I, 1901.

cia, conjeturar que, mediante ellas, la región esfenoidal del cerebro ú otro territorio cortical indeterminado, envía corrientes nerviosas al bulbo, corrientes que fluyen primeramente por los granos y desaguan en definitiva en las células empenachadas. Estos impulsos centrífugos de que

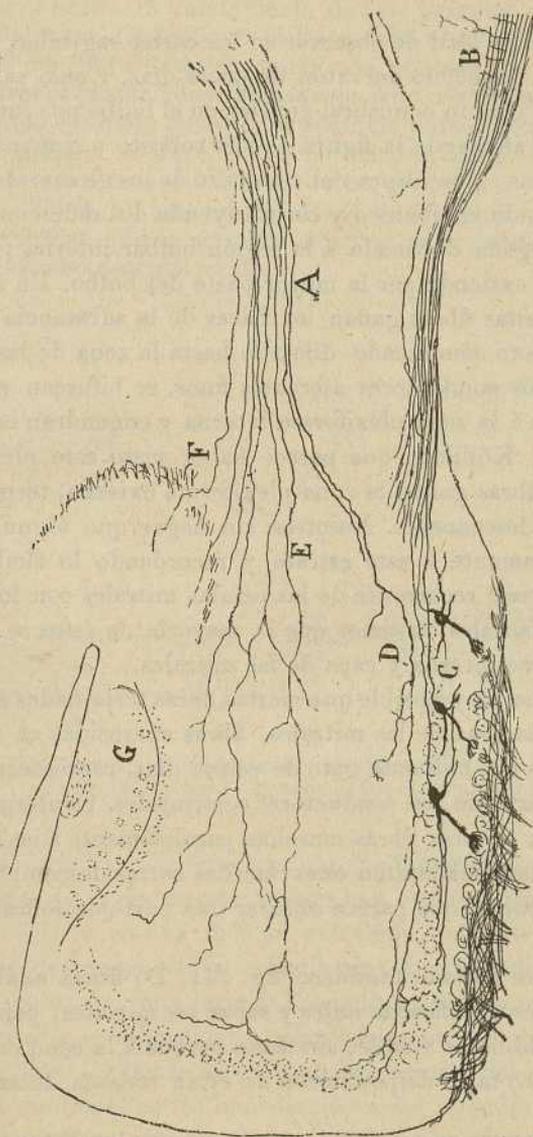


Fig. 741. — Bulbo olfativo del ratón de ocho días. Corte axial. Vense llegar algunas fibras de la comisura anterior y ramificarse entre los granos. — A, comisura anterior; B, raíz externa del bulbo olfatorio; C, capa de las células mitrales; D, fibra arborizada en la zona plexiforme interna; E, fibra comisural arborizada; G, lóbulo olfativo accesorio; F, comisurales que parecen provenir de la corteza del pedículo bulbar.

tan ingeniosamente se ha servido Duval para su hipótesis de los *nervi nervorum*, podrían producir en los glomérulos alguna acción indispensable para el juego regular del mecanismo transmisor.

b) *Fibras aferentes, finas ó comisurales.* — Además de las ramificacio-

nes de los tubos centrífugos gruesos, los tabiques fibrilares de la capa de los granos alojan un gran número de hebras finas ya indivisas, ya sóbriamente ramificadas. Las indivisas son centrípetas y se continúan con los axones de las células empenachadas medias y periféricas: las ramificadas son centrífugas y se prolongan verosímilmente con tubos llegados de la comisura anterior.

Esta continuación es fácil de observar en los cortes sagitales, verticales y horizontales del encéfalo del ratón de pocos días. Como se aprecia en la fig. 741, A, el cordón comisural penetra en el bulbo por fuera y debajo del ventrículo, afectando la figura de haz robusto y compacto compuesto de finas hebras: á la altura del comienzo de los glomérulos el haz aparece ya divergiendo en abanico y constituyendo dos radiaciones principales: interna delgada destinada á la región bulbar interna; y externa ó gruesa, que se extiende por la mayor parte del bulbo. En su camino hacia adelante, estas fibras ganan los haces de la substancia blanca, y engendran un plexo complicado, dilatado hasta la zona de las células mitrales. Todos estos conductores aferentes finos, se bifurcan repetidamente, aproxímanse á la zona plexiforme interna y engendran en ella un plexo apretadísimo. Kölliker, que parece haber visto este plexo en el gato, dice que sus fibras ganan la zona plexiforme externa, terminándose en ella de modo desconocido. Nosotros, sin negar que algunas ramitas lleguen positivamente á este estrato y recordando lo fácil que es equivocarse una colateral recurrente de las células mitrales con los referidos filamentos comisurales, creemos que la mayoría de éstos se ramifica en la zona plexiforme interna y capa de las mitrales.

Juzgamos también muy posible que ciertas fibras terminadas mediante nidos nerviosos en la zona de las mitrales, fibras aparecidas en recientes preparados nuestros del bulbo de gato de veinte días, representan la terminación de una parte de los conductores comisurales. Conforme puede verse en la fig. 742, b, estas fibras marchan paralelamente á las mitrales, y de distancia en distancia emiten unas ramillas cortas descompuestas en un nido ó plexo terminal que parece abrazar una parte de soma de aquellas células.

En el ratón hemos hallado también (fig. 741, D) fibras análogas resueltas en colaterales ramificadas entre y sobre las mitrales; pero aquí la arborización en nido no es visible, sin duda porque á la edad del animal (ratón recién nacido) tales disposiciones no están todavía desarrolladas.

Si esta opinión nuestra se confirma, resultaría que las fibras comisurales nacidas del axon de las células empenachadas pequeñas del lado opuesto, llevarían su acción al tallo de los granos y quizás al soma mismo de las mitrales. Pero como el tallo de los granos propaga en definitiva el impulso recolectado á las dendritas de las mitrales y empenachadas, dicha relación indirecta entablada por intermedio de los granos, equivale

á una conexión directa establecida entre arborizaciones nerviosas comisurales y células de penacho, ya mitrales, ya pequeñas (fig. 738).

Por lo expuesto puede verse que, para nosotros, la comisura anterior en su porción anterior procede positivamente de las células de un bulbo y se termina entre las del opuesto. No podemos, por tanto, compartir la opinión de Löwenthal (1), para quien la citada vía nace en el lóbulo olfatorio, mas no en el bulbo. El fundamento de este parecer, esto es, que cuando en las ablaciones del bulbo no es interesado el lóbulo, falta la degeneración en la comisura anterior, tenemoslo también por erróneo, toda vez que nosotros, cuantas veces hemos separado porciones anteriores del bulbo de conejo evitando lesionar el pedículo bulbar, hemos sorprendido, á favor del método de Marchi, degeneraciones, tanto en el tramo anterior de la comisura, como en la zona de los granos del bulbo contralateral. También Probst (2), que ha trabajado recientemente con el método de Marchi, sostiene que la porción olfativa de la comisura brota directamente del bulbo contralateral.

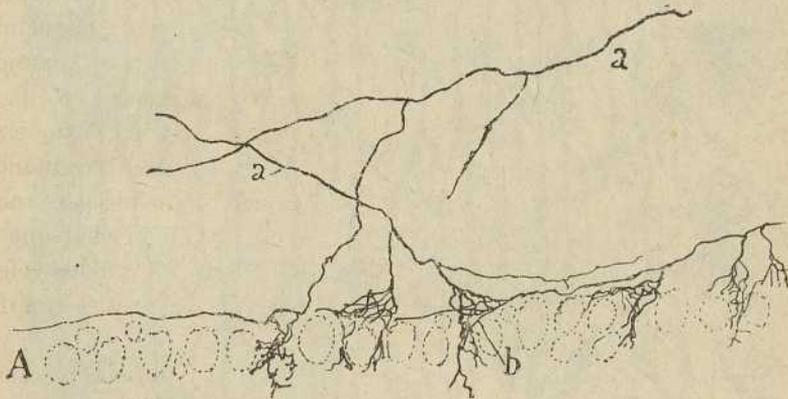


Fig. 742.—Arborizaciones nerviosas intercelulares de la zona de las células mitrales. Bulbo del gato de veinte días.—A, capa de los elementos mitrales; a, fibra aferente; b, nidos.

CAPA EPITELIAL.—Para terminar con la estructura del bulbo, fáltanos exponer que en el eje de este órgano hay una cavidad ventricular cuyas paredes, soldadas en casi toda su extensión, hállanse formadas por varias hileras de largas células ependimales. Los apéndices radiales de estos corpúsculos son muy largos, y, según ha demostrado Blanes, acaban por penachos y ramificaciones complicadas en los plexos de la zona de los granos. Pero, además de estas prolongaciones del epitelio, la capa de los granos contiene, en las inmediaciones del epéndimo, un gran número de elementos ependimales dislocados, cuyo cuerpo se ha retraído hacia la periferia, pero conservándose todavía la prolongación radial y sus pe-

(1) Löwenthal: Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig, 1897.

(2) Probst: Zur Kenntniss des Faserverlaufes des Temporallappens des Bulbus olfactorius, etc. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 6 Heft. 1901.

nachos terminales. La fig. 742, J, tomada del trabajo de Blanes, trabajo dirigido por nosotros, revela bien esta disposición interesante.

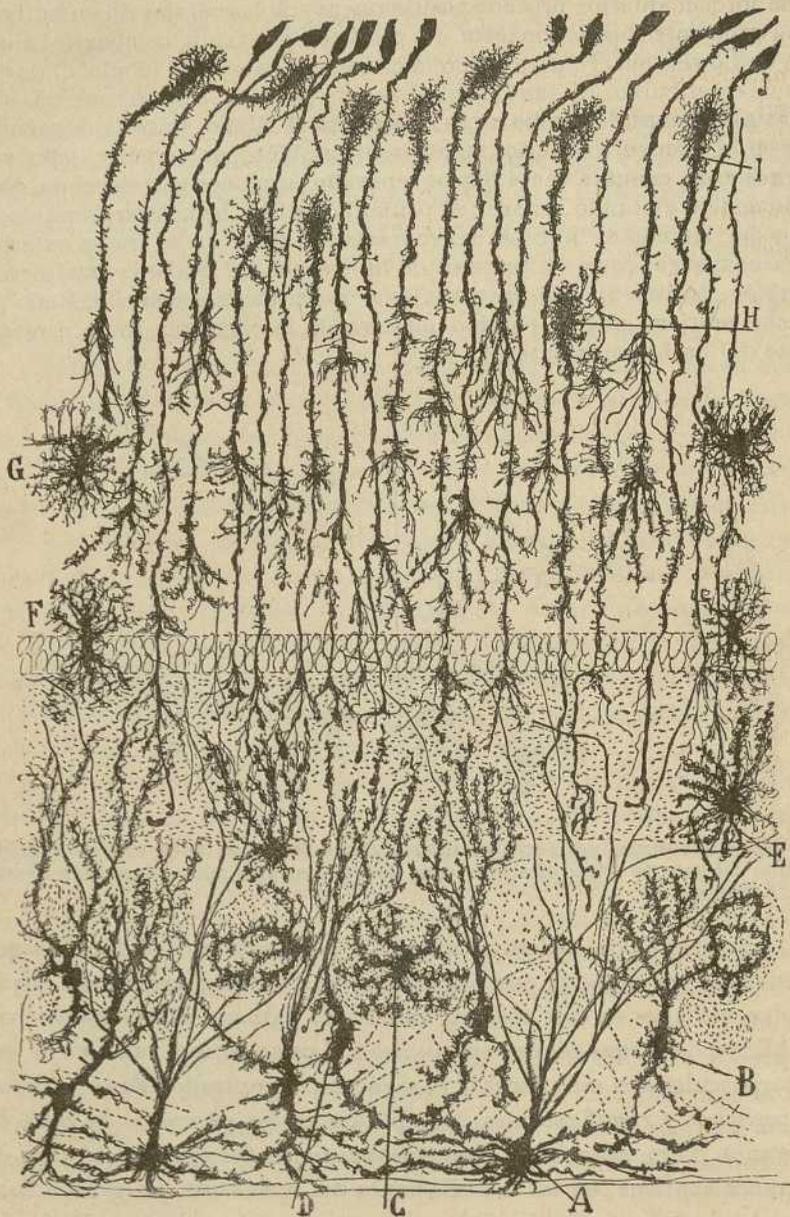


Fig. 743.—Células de neuroglia del bulbo olfatorio del gato de dos meses. — A, células neuróglicas de la capa de las fibras nerviosas; D, neuroglia interglomerular; B, C, células neuróglicas cuyas expansiones se arborizan dentro de los glómerulos; E, células neuróglicas de la capa molecular; F, neuroglia de la capa de células mitrales; G, neuroglia de la capa molecular profunda; H, I, células epiteliales dislocadas; J, epitelio propiamente dicho. (Según Blanes).

Lóbulo olfativo accesorio. — Cuando se estudian cortes sagitales del bulbo de ratón, conejo y cavia, se observa en la cara superior de este órgano un foco de sección semilunar, ya mentado por Ganser y Kölliker. Este foco, que hemos estudiado recientemente en su textura (1), recibe un manojo especial de fibras olfativas (fig. 744, D), cuyo curso es transversal, y las cuales acaban por arborizaciones cortas, espesas y poco extensas. Debajo de los glomérulos no habitan células mitrales, sino elementos triangulares ó estrellados de mediana ó pequeña talla, que á la manera de los corpúsculos mitrales de las aves, emiten varias dendritas periféricas delgadas, terminadas en otros tantos penachos flojos y poco

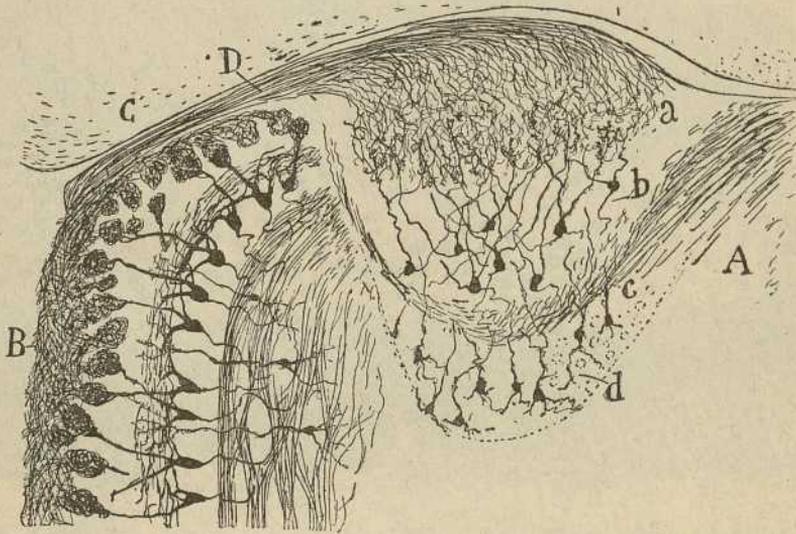


Fig. 744. — Corte horizontal del bulbo olfativo del ratón de veinte días.—A, lóbulo olfativo accesorio; B, corteza olfativa común (lado interno del bulbo), C, punta cerebral; D, nerviecito que se termina en el lóbulo accesorio; a, capa de los glomérulos; b, células relacionadas con las fibras olfativas; c, plano de fibras nerviosas; d, granos para dicho centro.

ricos en fibras. El axon de tales elementos tiene su paradero en una zona subyacente de substancia blanca, la cual, según se aprecia en los cortes horizontales del bulbo, envía de preferencia sus contingentes á la raíz olfativa externa (fig. 744, A). Adscritos al foco que estudiamos, existe por debajo de esta zona delgada de substancia blanca, una pléyade especial de granos muy finos y de penacho periférico más delicado que el de los comunes (*d*). Todavía muestran en territorio más profundo los preparados de Nissl un grupo de neuronas voluminosas, cuyas propiedades no hemos conseguido determinar (fig. 745, G).

(1) Cajal: Textura del lóbulo olfativo accesorio. *Revista trimestral micrográfica*, volumen VI, 1902.

No es posible precisar actualmente la significación de este ganglio olfativo, cuya textura, más fina y delicada que el resto del bulbo, recuerda la de la foseta central de la retina. La circunstancia de hallarse completamente separado, sin transiciones, de la corteza bulbar, el hecho de recibir un manojito nervioso olfativo especial llegado de la línea media, y ofrecer una estructura algo especial, dan verosimilitud á la opinión de que dicho foco está encargado de recolectar alguna categoría especial de impresiones olfativas. Morfológicamente, quizá represente el foco olfativo externo y posterior de los batracios y reptiles.

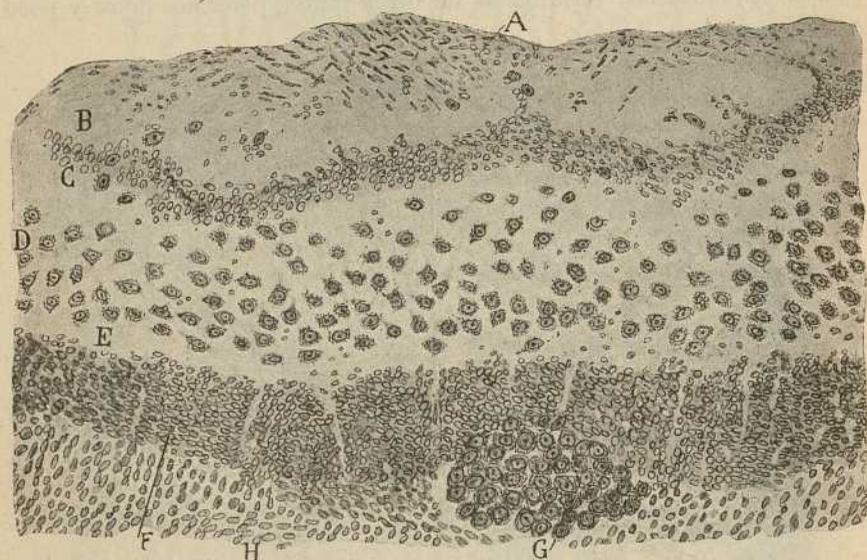


Fig. 745.—Trozo del robusto lóbulo accesorio del conejo de Indias. (Método de Nissl). A, zona fibrilar; B, capa glomerular; C, zona de los granos superficiales; D, capa de las células empenachadas; E, substancia blanca; F, granos; H, células epilepticas; G, foco de neuronas gruesas.

Bulbo olfatorio en los vertebrados inferiores.—Las investigaciones de mi hermano (1), recaídas en las aves, reptiles, batracios y peces, las nuestras referentes á los peces (2), las de Retzius (3), Catois (4), Jagodowski (5), efectuadas en éstos y otros vertebrados, y las de Calleja (6) en

(1) *P. Ramón*: Estructura del bulbo olfatorio de las aves. *Gaz. san. de Barcelona*, julio 1890.

— El encéfalo de los reptiles, Septiembre 1891. Barcelona.

(2) *S. R. Cajal*: *Anat. de la Socied. españ. de Histor. nat.* Tomo XXIII, 1894.

(3) *Retzius*: Die Riechzellen der Ophidier in des Riechschleimhaut, & *Biol. Unters.* Bd. VI, 1894.

(4) *Catois*: Note sur l'Histogénese du bulbe olfactif chez les Seláciens, & *Bull. de la Soc. Linneenne de Normandie*. 5.^a serie, un vol., 1 fas., 1897.

(5) *Jadowski*: Zur Frage nach des Endigung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. *Anat. Anzeiger*, n° 11. Bd. 19, 1901.

(6) *Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

los urodelos, han probado que tanto la mucosa olfatoria como el lóbulo están contruídos bajo el mismo plan en todos los vertebrados.

No entraremos aquí en detalles que podrán verse en las monografías de los citados sabios. Como demostración de dicha conformidad estruc-

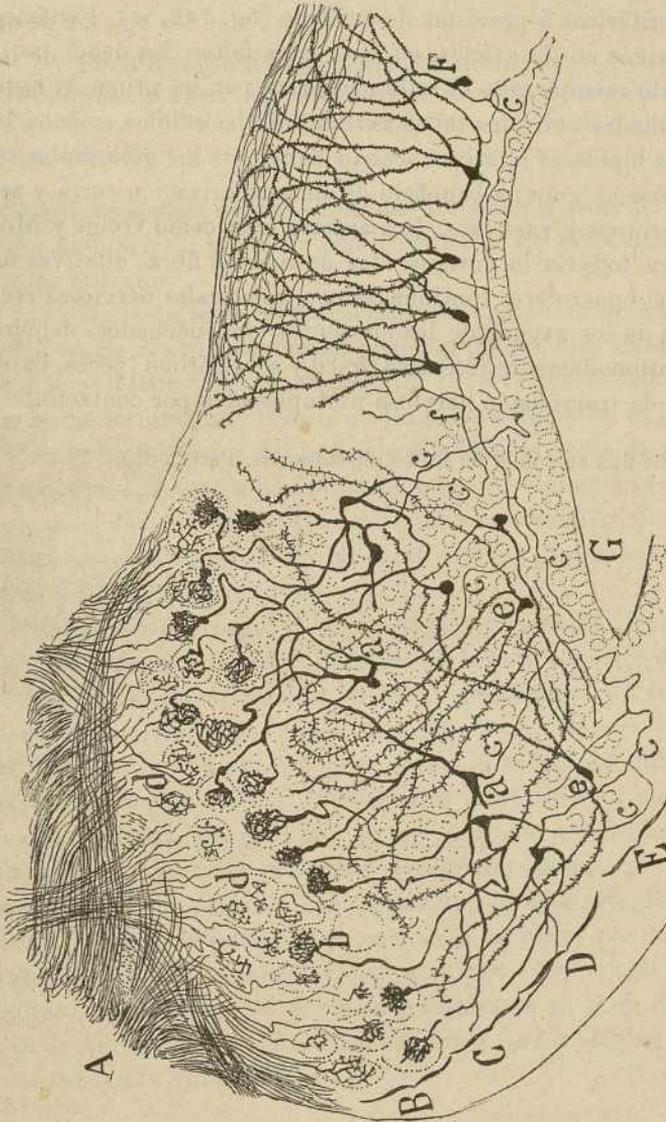


Fig. 746. — Corte horizontal y antero-posterior de la vesícula cerebral del gallipato. — Método de Golgi. — Doble impregnación. — A, fascículos de fibras olfatorias; B, capa de los glomérulos; C, capa molecular; D, capa de las células empenachadas; E, capa de los granos; G, cavidad ventricular; F, pirámides del cerebro; a, células empenachadas; b, penacho protoplásmico de éstas; c, cilindros-ejes; e, granos; d, arborizaciones terminales de fibras olfatorias; f, cilindros-ejes de células empenachadas.

tural, nos limitaremos á reproducir aquí una figura de Calleja que representa el bulbo olfativo de un urodelo (*Pleurodeles Waltii*). Nótese que, según descubrió P. Ramón, las capas se simplifican, desapareciendo la plexiforme interna y la de células mitrales, que aparece reemplazada por

elementos empenachados dispersos, y obsérvese, además, la falta de los granos periféricos ó corpúsculos de asociación.

La morfología celular ha sufrido asimismo grandes reducciones. Las dendritas secundarias ú horizontales de las células empenachadas han desaparecido, por compensación de lo cual se ha acrecentado el número de dendritas periféricas ó provistas de penacho (fig. 746, *a*). Fenómeno parecido sobreviene en los granos, en los cuales faltan las dendritas internas, quedando reemplazado el tallo periférico por un grupo de ramas espinosas terminadas entre los tallos externos de las células empenachadas. En fin, las bipolares olfativas acaban dentro de los glomérulos (territorios aquí más exíguos) á beneficio de una arborización corta y sencilla de hilos gruesos y varicosos. Los autores que, como Golgi y Monti (1), defienden todavía la antigua idea de que las fibras olfativas forman redes intraglomerulares continuadas con colaterales nerviosas recurrentes nacidas de los axones de los elementos empenachados, debieran estudiar desapasionadamente este caso típico y sencillísimo (peces, batracios y reptiles) de transmisión nervioso-protoplásmica por contacto.

(1) *Monti*: Sulla fina anatomia del Bulbo olfattorio, &. Paris, 1895.

CAPÍTULO XLII

ESTACIONES OLFATIVAS SECUNDARIAS

Corriente olfativa principal ó raíz externa del bulbo olfatorio. —Estructura de la corteza subyacente á esta raíz. — Textura de la circunvolución del hipocampo.— Región externa ú olfativa de esta circunvolución. — Subículo y presubículo. — Corteza esfenoidal superior ó caudal.

Según acabamos de ver, el primer empalme ó estación olfativa reside en los glomérulos, punto de comienzo de la vía representada por los elementos mitrales.

Los axones de estas neuronas centrales marchan hacia atrás, formando varias corrientes que asaltan el pedículo del bulbo olfativo, en cuya zona superficial ó molecular se concentran. La principal de estas corrientes, la que reúne la inmensa mayoría de los axones mitrales, es la situada en el lado externo é inferior del pedículo olfativo, es decir, la *raíz externa* de los autores. Los cortes horizontales muestran claramente que de todas las regiones bulbares llegan tubos mitrales á esta raíz, los de la cara externa bulbar directamente, los de las caras superior, inferior é interna, según líneas oblicuas ó transversales.

Existen, sin embargo, otras corrientes accesorias. Una de ellas, que designaremos *raíz superior*, fórmase en la cara superior del pedículo del lóbulo olfativo, terminándose en las inmediaciones de la punta frontal del cerebro. Otra menos aparente se observa en la cara inferior interna del pedículo, acabando, al parecer, en el tubérculo olfativo; tal es la *raíz media* de los autores. Todas estas corrientes no aparecen siempre bien deslindadas. En realidad, no son otra cosa que segmentos de la cápsula fibrilar superficial que rodea el pedículo bulbar, y la cual tiene un paraje de gran densidad y concentración: la *raíz externa*.

Pero además de estas vías superficiales formadas por la reunión de los axones de las células mitrales, hay otra corriente central á que ya hemos aludido. Este sistema de fibras finas residentes en el eje del bulbo, resulta de la agrupación de los delicados axones de las células empenachadas, y constituye la vía comisural.

RAÍZ OLFATIVA EXTERNA

La *raíz olfativa externa* es un cordón blanco, robusto, de sección triangular, que costea primeramente el lado externo é inferior del pedículo del bulbo olfativo, cruza después en dirección anteroposterior y algo oblí-

cuamente hacia afuera la cara inferior del lóbulo frontal, y se sumerge, por último, en la zona plexiforme ó superficial del lóbulo piriforme de los animales ó circunvolución del hipocampo del hombre, la cual recorre de delante á atrás. En tan largo trayecto, las fibras de dicha raíz, gruesas en su origen, se adelgazan sucesivamente y se colocan, al nivel de la corteza esfenoidal, en la mitad externa del lóbulo piriforme, y especialmente cerca del surco externo ó frontera separatoria de este lóbulo con el resto de la corteza cerebral (*fisura límbica ó rinal* de los autores).

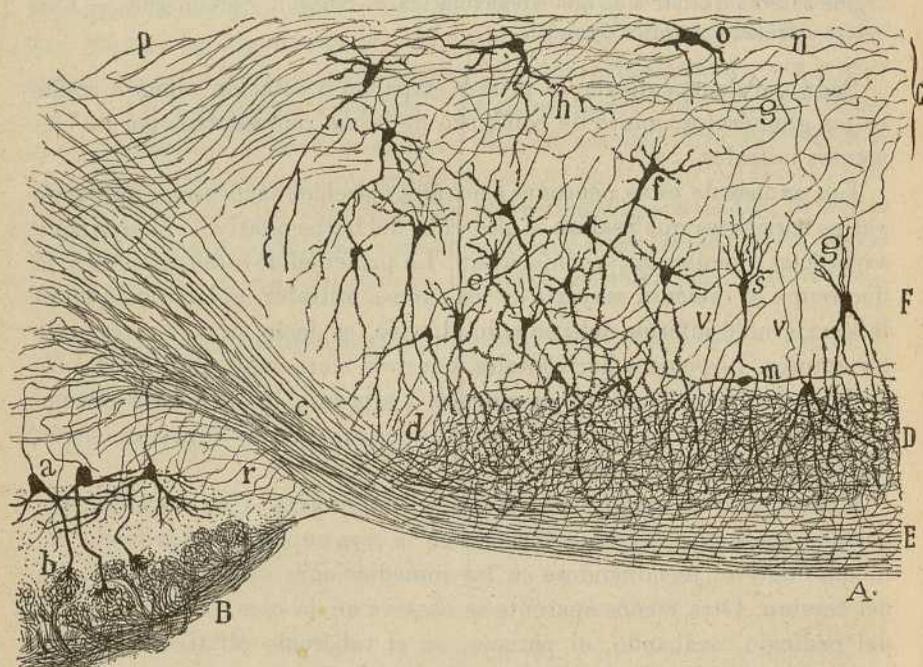


Fig. 747.— Corte antero-posterior del tractus y bulbo olfatorio del cerebro del ratón de quince días. Método de Golgi.—A, raíz externa del nervio olfatorio; B, bulbo olfatorio; D, capa molecular de la substancia gris subyacente á la raíz; F, capa de las pirámides; C, capa de las células polimorfas; a, células mitrales del bulbo; b, glomérulo olfativo; c, cilindros-ejes de células empenachadas constituyentes de la raíz externa; d, colaterales de la raíz distribuidas por la capa molecular; e, f, pirámides; g, gruesa célula estrellada; h, cilindro-eje de una célula triangular; o, célula polimorfa; n, fibras nerviosas de la capa de las células polimorfas; v, cilindros-ejes ascendentes; m, una célula fusiforme horizontal; v, colaterales de la raíz externa para el bulbo. (Tomado de C. Calleja).

La continuación de las fibras de la raíz externa con las células nerviosas del bulbo, sospechada hace tiempo por Gudden, Ganser, Golgi y otros autores, fué plenamente demostrada por nosotros (1) en el bulbo de los pequeños mamíferos, así como por van Gehuchten, Retzius, Calleja y

(1) S. Ramón Cajal: *Gac. San. de Barcelona*, 1891.

Kölliker. En la figura 741, B, tomada del ratón recién nacido, muéstrase esta continuación de un modo evidente. También Löwenthal, mediante el método de Marchi (1), ha comprobado este hecho, hoy al abrigo de toda controversia.

En su larguísimo itinerario antero-posterior, la raíz externa olfatoria emite un número prodigioso de colaterales nacidas en ángulo recto ó agudo, y arborizadas en la capa plexiforme de la corteza bulbar ó cerebral subyacente (fig. 747, v). Las últimas ramas ó fibras terminales, no-

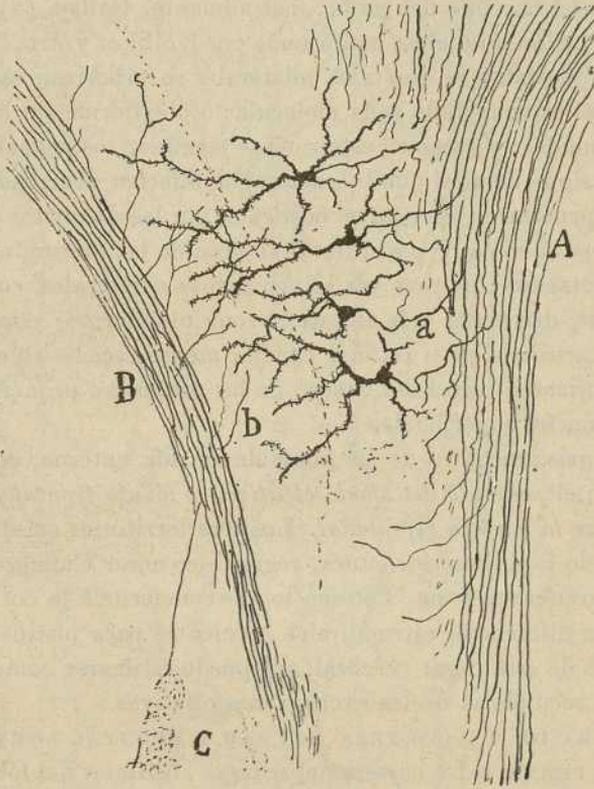


Fig. 748. — Corte horizontal del cerebro del ratón de diez días. — A, plano de las fibras de la comisura anterior; B, raíz externa; C, remate del bulbo olfatorio; a, axones bifurcados; b, capa plexiforme.

tablemente adelgazadas, se agotan en la corteza esfenoidal, suministran igualmente colaterales y se terminan lo mismo que éstas, es decir, á favor de ramas varicosas y extensas, extendidas por el espesor de la zona plexiforme. En ciertos casos, hemos visto algunas fibras radiculares dislocadas, es decir, desprendidas del yacimiento superficial, las cuales mar-

(1) Löwenthal: Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig, 1897.

chan por la zona segunda de la corteza esfenoidal, trazando grandes reueltas y flexuosidades. En su camino suministran colaterales para las zonas profundas. La existencia de estas radicales dislocadas, relativamente fáciles de impregnar en el gato, explica el hecho consignado por Löwenthal, de presentarse á menudo, cuando se extirpa un lóbulo olfatorio, degeneraciones secundarias en la zona segunda ó más abajo, de la corteza recubierta por la raíz externa.

Las colaterales de la raíz externa, que constituyen un plexo de los más intrincados que los centros nerviosos nos ofrecen, fueron descubiertas por nosotros (1) en el encéfalo del ratón; más adelante, Calleja (2) hizo de ellas una descripción minuciosa confirmada por Kölliker y otros (fig. 747).

Un hecho interesante es que tales colaterales se arborizan casi exclusivamente en el espesor de la zona molecular ó plexiforme de la corteza frontal y esfenoidal; y como en esta zona se terminan los penachos de las pirámides, se sigue de aquí que la excitación olfativa acarreada por la raíz externa, penetra en las células corticales por las dendritas del tallo, para propagarse al soma, y por último, al axon de las pirámides.

Hagamos notar que, no rara vez se ven dichas colaterales, como reconoció Kölliker, descender más allá de la zona plexiforme; estas colaterales largas, rarísimas en el ratón y conejo, menos escasas en el gato y perro, se arborizan al nivel del cuerpo de las pirámides pequeñas ó corpúsculos polimorfos superficiales.

La corteza gris receptora de las fibras de la raíz externa, comprende tres regiones: el *pedículo del lóbulo olfativo*, el *lóbulo frontal* y el *territorio externo de la corteza esfenoidal*. Los tres territorios cerebrales poseen en el fondo la misma estructura, según hizo notar Calleja en su excelente trabajo sobre el tema. Pero en lo que concierne á la corteza esfenoidal, existen diferencias estructurales suficientes para justificar un estudio separado de este lugar cerebral, que puede estimarse como la principal estación secundaria de las excitaciones olfativas.

ESTRUCTURA DE LA CORTEZA BULBAR Y FRONTAL SUBYACENTE Á LA RAÍZ EXTERNA.—La corteza del *tractus olfativo* y del lóbulo frontal cubierto por la raíz externa, ha sido bien estudiada por Calleja, que distingue las siguientes capas: 1.^a, *fibrilar ó de la raíz externa*; 2.^a, *molecular ó plexiforme*; 3.^a, *de las pirámides pequeñas y grandes*; 4.^a, *de los corpúsculos polimorfos*, y 5.^a, *de la substancia blanca*.

1.^a *La capa fibrilar* no es otra que el macizo de tubos anteroposteriores de la raíz externa. En esta zona hay que considerar las innumerables colaterales descendentes de las fibras olfativas ya mencionadas, y algunos tubos terminales que, según reconoció Golgi y comprobó Calleja,

(1) *Cajal*: Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos y substancia blanca del cerebro. *Gaceta sanitaria de Barcelona*. Abril, 1891.

(2) *Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

descienden oblicuamente á través de la capa molecular ó plexiforme para ramificarse, y formar, no una red, según pensaba el histólogo italiano,

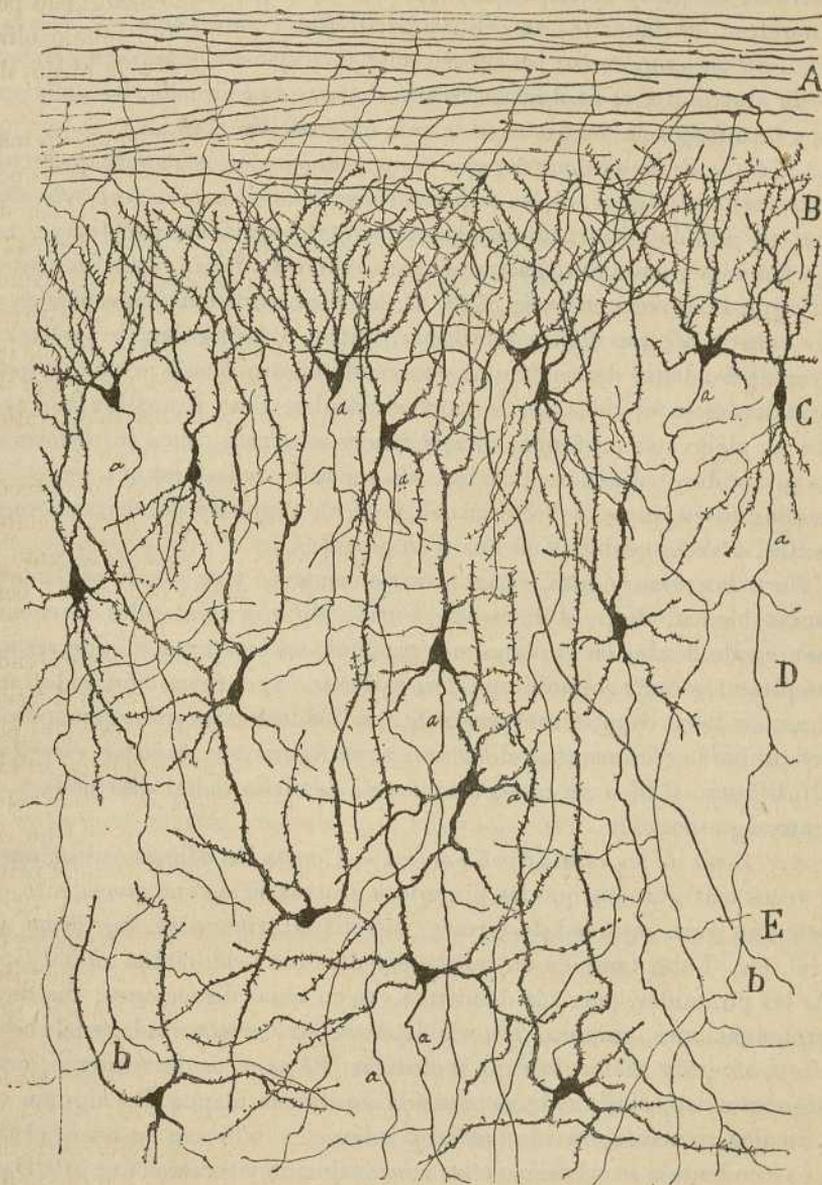


Fig. 749. — Corteza de la región frontal cubierta por la raíz externa. — A, capa de las fibras olfativas; B, capa plexiforme; C, capa de las células polimorfas superficiales; D, capa de las pirámides; E, células polimorfas profundas; *b*, bifurcación de axones.

sino una ramificación varicosa y perfectamente libre limitada á la zona segunda, conforme este último autor observó.

2.^a *Zona molecular.*—Afecta desusado espesor y revela la misma estructura que en las demás regiones corticales, es decir, que está compuesta de un plexo apretado, en el cual intervienen: los penachos de las pirámides; las dendritas de células horizontales autóctonas, ya de axon largo, ya de axon corto; las arborizaciones nerviosas de tubos ascendentes de Martinotti y, finalmente, según dejamos consignado, las colaterales y terminales de las fibras de la raíz externa (fig. 749, A).

3.^a *Capa de las pirámides pequeñas y medianas.*—Esta zona, que acaso sería mejor designar *capa de los corpúsculos polimorfos superficiales*, pues en realidad contiene formas sumamente variadas, constituye una faja flexuosa y ondulante bastante bien deslindada de las zonas limítrofes.

Según se aprecia en la fig. 749, C, los elementos más superficiales de que consta, afectan figura semilunar, mitral ó triangular, y suelen carecer de dendritas descendentes, poseyendo cuatro ó más prolongaciones ascendentes extendidas por la capa molecular. Pero á medida que ocupan un plano más profundo, dichas células se acercan más en su forma á las pirámides, hallándose provistas de un tallo radial prontamente descompuesto en un penacho terminal, y de un grupo de dendritas descendentes, á veces reunidas en haz ó en pincel (C).

En todas estas células, el axon es descendente y se pierde en la substancia blanca, después de haber emitido algunas colaterales frecuentemente ramificadas en el plano más profundo de esta zona, donde residen las pirámides más voluminosas. Por lo demás, la configuración de las neuronas de dicha capa es muy variable, pudiéndose sorprender, aun en planos profundos, numerosos elementos cuya figura es triangular, estrellada ó fusiforme, si bien no carecen nunca de dendrita radial destinada al estrato segundo.

4.^a *Zona de las células polimorfos.*—Consta de células voluminosas, á veces más grandes que las pirámides gruesas de la zona precedente, que ostentan gran variedad de formas: estrellada, triangular, fusiforme, mitral, etc. Falta también en tales elementos esa orientación radial típica de las pirámides, pues sus dendritas van en todas direcciones; una de sus prolongaciones, empero, después de describir curso variado, suele correr hacia afuera y asaltar la capa molecular. El axon es descendente, emite algunas colaterales y se incorpora á la substancia blanca. En algunos corpúsculos, generalmente de mediano volumen y de forma en huso, el axon es ascendente y se arboriza en las zonas segunda y tercera (fig. 749, D, E).

5.^a *Zona de substancia blanca.*—De aspecto plexiforme, y no exenta de tal cual corpúsculo polimorfo, este estrato constituye el punto de concurrencia de los cilindros ejes de las células residentes en las capas superpuestas. Tales tubos no se disponen, como en la corteza típica, en hacillos radiales, sino que engendran un plexo irregular y laberíntico. Mas á pesar de la confusión y complicación de los itinerarios, es dable

apreciar que la mayoría de estos axones, tras un curso flexuoso á través de la zona que estudiamos, gana la porción basal del cuerpo estriado y se continúa con una fibra de proyección. Considerando que casi todos estos tubos suministran una, dos y aun más colaterales largas al nivel de la porción profunda de su trayecto, no parece temerario conjeturar que, de ambas ramas, la más fina está consignada á la comisura anterior. En la figura 748, *a*, mostramos también células de la capa de los corpúsculos polimorfos, cuyos axones se bifurcan, y una de sus ramas, á veces la más gruesa y posterior, se pierde entre las fibras de la comisura ó al menos en el plano fibrilar de que ésta proviene, mientras que la otra dirigiéndose hacia adelante quizá á arborizarse en la corteza del pedículo bulbar.

En resumen, las fibras de segundo orden nacidas en la corteza bulbar y frontal subyacente á la raíz externa, siguen dos caminos: unas, las más, dirígense hacia atrás profundamente, para ganar la cabeza del cuerpo estriado é incorporarse á la corona radiante; otras marchan hacia adentro y atrás é ingresan en la comisura anterior.

De estos dos órdenes de fibras, las primeras ó de proyección engendran una robusta vía sagital (vía olfativa frontal) que cruza la región hipotalámica y asalta la protuberancia y bulbo. Esta importante vía, á la que hemos aludido ya en otro capítulo, suministra ramas colaterales y terminales para la *stria thalami*, y emite además, en su curso ulterior, nuevas ramillas repartidas en el hipotálamo y singularmente en un foco poco estudiado todavía, emplazado detrás y debajo del núcleo talámico semilunar posterior, entre éste y el cuerpo pituitario. Una parte de la vía olfativa frontal de proyección aparece dibujada en la fig. 600, *h*, donde se advierte el modo de origen de la estría talámica. En la fig. 627, *D*, se ve su continuación posterior con las colaterales destinadas al foco inominado susodicho (*c*).

ESTRUCTURA DE LA CIRCUNVOLUCIÓN DEL HIPOCAMPO Y LÓBULO PIRIFORME

La organización de esta región cerebral nos interesa de un modo particular, por ser el punto principal de terminación de la raíz externa, y por exhibir una estructura altamente característica. En la corteza bulbar y frontal subyacentes á dicha raíz, acaban de preferencia colaterales olfativas, mientras que en la esfenoidal tiene su definitivo paradero el conjunto de los tallos progenitores.

Estas ramas terminales no forman en el hombre un manajo aparente á la simple vista, lo que depende de que, en cuanto abordan la circunvolución del hipocampo, se dispersan por una área considerable de la zona plexiforme, sin constituir hacillos apretados. En cambio, en los animales (conejo, ratón, cavia, etc.), se sorprende la entrada de las fibras, que

destacan por su color blanco sobre el fondo gris del lóbulo piriforme, en el cual divergen en abanico para disiparse en seguida.

La estructura de la circunvolución del hipocampo del hombre y lóbulo piriforme de los animales, ha sido poco estudiada. En general, los autores han distinguido en dicha circunvolución dos regiones ó segmentos: el *subículo* ó porción vecina al asta de Ammon, reconocible por exhibir una zona plexiforme surcada por gruesos haces de substancia blanca; y la porción principal ó lejana del asta donde se ha supuesto una organización casi idéntica á la de las demás circunvoluciones.

Sin embargo, algunos autores entre los cuales debemos citar á Betz, Obersteiner, Dejerine, Hammarberg y sobre todo á Calleja y Kölliker, han dado á conocer algunas particularidades estructurales privativas del lóbulo piriforme y circunvolución del hipocampo.

Uno de los rasgos más típicos de la corteza del subículo, esto es, la presencia, al nivel de la zona de pequeñas pirámides, de pléyades celulares separadas por haces ascendentes de substancia blanca, fué ya reconocido por Betz (1), que designó estos acúmulos, *glomérulos corticales*.

Por su parte Obersteiner (2), que estudió también la estructura del *subículo*, halló en éste una zona molecular muy espesa formada por la reunión de muchos fascículos nerviosos (*substantia reticularis*). Al nivel de la zona segunda, notó también los acúmulos celulares de Betz, así como los cordones blancos que los separan; y, en fin, en la zona tercera creyó ver solamente grandes pirámides. Del resto de la circunvolución hipocámpica no dió detalles.

En un trabajo sobre el asta de Ammon y fascia dentata (3), nosotros expusimos algunos datos sobre la estructura del subículo y zona de transición entre éste y el asta. En el subículo, reconocimos las cuatro capas clásicas de la corteza de los pequeños mamíferos: la molecular, de las pirámides pequeñas, de las pirámides grandes y de los corpúsculos polimorfos. Hicimos notar que los haces superficiales de la zona molecular continuados con la *lámina medullaris circunvoluta* y con el *stratum lacunosum* del asta de Ammon, constan de dos clases de fibras: unas nacidas probablemente en este foco y terminadas en el subículo; y otras nacidas en el subículo y regiones fronterizas de la corteza esfenoideal (lóbulo piriforme), las cuales, concentrándose primeramente en la substancia blanca subventricular, ascenderían dispuestas en haces á través de la corteza subicular y se terminarían en el asta de Ammon. Participarían también en la formación de estas corrientes ascendentes axones de Martinotti, emanados de corpúsculos profundos del subículo. Pero nuestros estudios de entonces no nos permitieron reconocer que el contingente de fibras exógenas de la referida vía ascendente, supera notablemente al de las endógenas y de procedencia amónica, hasta el punto de que se le puede considerar, según veremos más adelante, como un sistema aferente cuyas células de origen residen en circunvoluciones inmediatas.

(1) Betz: *Centralblatt. f. d. medicin. Wissench.* núms. 11 y 13, 1881.

(2) H. Obersteiner: *Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane.* Leipzig, 1892.

(3) S. Ramón Cajal: Estructura del asta de Ammon, *Anales de la Socied. españ. de Historia natural*, tomo XXII, 1893.

Dejerine (1), valiéndose del método de Weigert, ha examinado la estructura del subículo, en donde halla una zona molecular rica en fibras tangenciales, las cuales forman un plexo festoneado en su límite profundo, y cuyos dientes penetran entre las pequeñas pirámides. Del vértice de los festones parten haces radiados que se incorporan á la substancia blanca de la circunvolución. La substancia blanca exhibe dos planos de fibras nerviosas: las finas ó profundas representan colaterales de los axones del subículo y forman parte del *psalterium* ó comisura interamónica; las externas más espesas representan los axones de las pirámides del subículo y asta de Ammon, y establecen verosíblemente relaciones con el fascículo posterior del *cíngulo*, cuyos conductores asocian el asta de Ammon y con el *gyrus hippocampi* y circunvoluciones lejanas de la corteza cerebral.

Uno de los neurólogos que ha consagrado más atención al tema que nos ocupa, explorando por igual y mediante el método de Nissl todas las regiones de la circunvolución hipocámpica, fué Hammarberg (2). Según este sabio, el *gyrus hippocampi* muestra en su mitad externa ó más alejada del asta de Ammon una textura semejante á la de las circunvoluciones temporales, salvo que la zona primera es notablemente espesa, acrecentándose todavía este espesor conforme nos acercamos al asta de Ammon. De acuerdo con Betz y Obersteiner, observó los islotes de la zona segunda y los cordones blancos ascendentes. En su sentir, las capas reconocibles son: 1.^a, molecular; 2.^a, zona de pirámides pequeñas y grandes (2 y 3 capa de otras regiones cerebrales); 3.^a, zona pobre en células con algunas pirámides pequeñas y tal cual elemento irregular; 4.^a, zona de las células gangliónicas, y 6.^a, zona de los corpúsculos fusiformes. Estas dos últimas hállanse muy reducidas de espesor.

Pero los trabajos de Hammarberg nos enseñan poco sobre la morfología de las células y las conexiones de las mismas. Este vacío ha comenzado á llenarse con las investigaciones efectuadas, con ayuda del método de Golgi, por Calleja (3) y Kölliker (4). De ellas hablaremos en el curso de este trabajo. También nosotros hicimos algunas indicaciones, aunque incompletas, sobre la textura del subículo de los pequeños mamíferos (5). Recientemente y después de aparecido nuestro extenso trabajo sobre la corteza olfativa del hombre y de los mamíferos, se ha publicado una monografía de Schlapp (6) en la cual se confirman por el método de Nissl, algunas disposiciones de las neuronas esfenoideas descritas por nosotros.

Nuestras observaciones han recaído sobre el hipocampo del hombre, que hemos estudiado por los métodos de Nissl, Golgi y Weigert. El método de Golgi, sobre todo, utilizado en el niño de quince días á dos me-

(1) *Dejerine*: Anatomie des centres nerveux. París, 1895, tomo I.

(2) *Hammarberg*: Studien über Klinik und Pathol. der Idiotie, etc. Upsala, 1895.

(3) *Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

(4) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pág. 723.

(5) *S. R. y Cajal*: Estructura del asta de Ammon y fascia dentata, etc. *Anal. de la Socied. españ. de Historia natural*, tomo XXII, 1893.

(6) *Schlapp*: The microscopic structure of cortical areas in man and some Mammals. *The Amer. Jour. of Anat.*, 1903.

ses, nos ha permitido recoger muchos detalles de estructura. Para completar nuestros informes, hemos recurrido también al lóbulo piriforme del gato, perro, conejo y ratón, en los cuales, cuando la edad oscila entre ocho días y un mes, lógranse con el cromato de plata muy expresivas preparaciones.

El estudio sistemático de la circunvolución del hipocampo del hombre y mamíferos, enseña que esta esfera cortical es un órgano múltiple, pues-

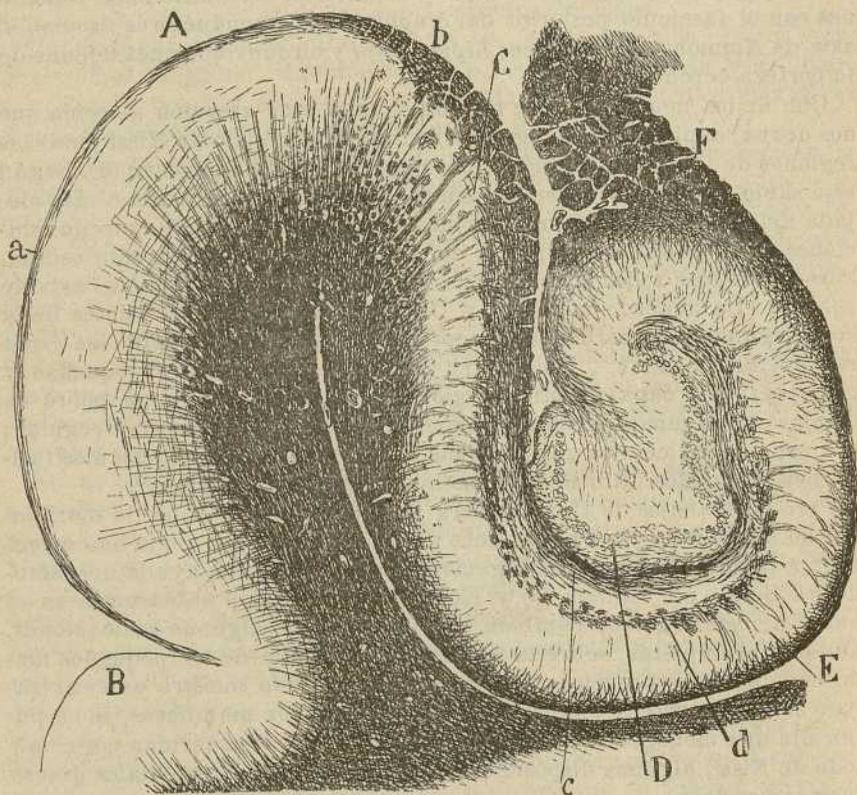


Fig. 750. — Corte del asta de Ammon y circunvolución del hipocampo del hombre adulto. Método de Weigert. Carmin.—A, circunvolución del hipocampo; B, esfenoide inferior; C, subículo; D, granos de la fascia dentata; E, corteza del asta de Ammon; F, fimbria; a, capa plexiforme; b, plexo de fibras superficiales del subículo; c, corriente del asta de Ammon continuada con éstas; d, corriente profunda continuada con las colaterales de las pirámides gigantes.

to que su estructura varía mucho en las diversas áreas del lóbulo piriforme. Nuestros análisis cuidadosos nos han permitido diferenciar cinco regiones: la corteza central ó más saliente del *gyrus hippocampi*, que llamaremos *región olfativa principal*; el *subículo* ó porción amónica, que es el área vecina al asta de Ammon; el *presubículo*, región emplazada entre la central ú olfativa principal y el subículo; la *región externa* ó

fisural, correspondiente al tercio externo del lóbulo piriforme é inmediaciones de la fisura visual; y la *región olfativa superior ó caudal*, situada en el remate postero-superior del lóbulo piriforme, y por tanto, en la vecindad del lóbulo occipital.

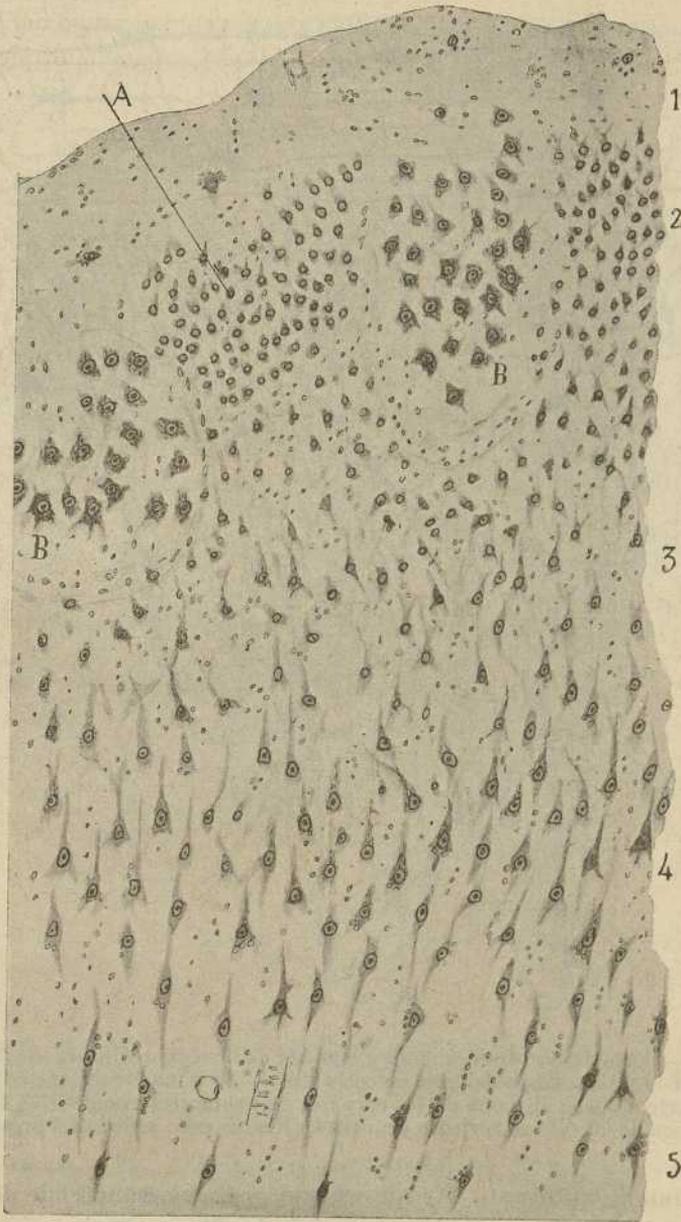


Fig. 751.—Corte de la región olfativa del hipocampo humano. Método de Nissl. Los números de orden marcan las capas. — A, islote de pequeñas pirámides; B, islote de poliformas gigantes.

a) REGIÓN OLFATIVA Ó CENTRAL DEL HIPOCAMPO.—Examinada en los preparados de Nissl, exhibe las capas siguientes: 1.^a, *plexiforme*; 2.^a, *de las células polimorfas gigantes*; 3.^a, *de las células borladas*; 4.^a, *de los corpúsculos piriformes y triangulares* (fig. 751).

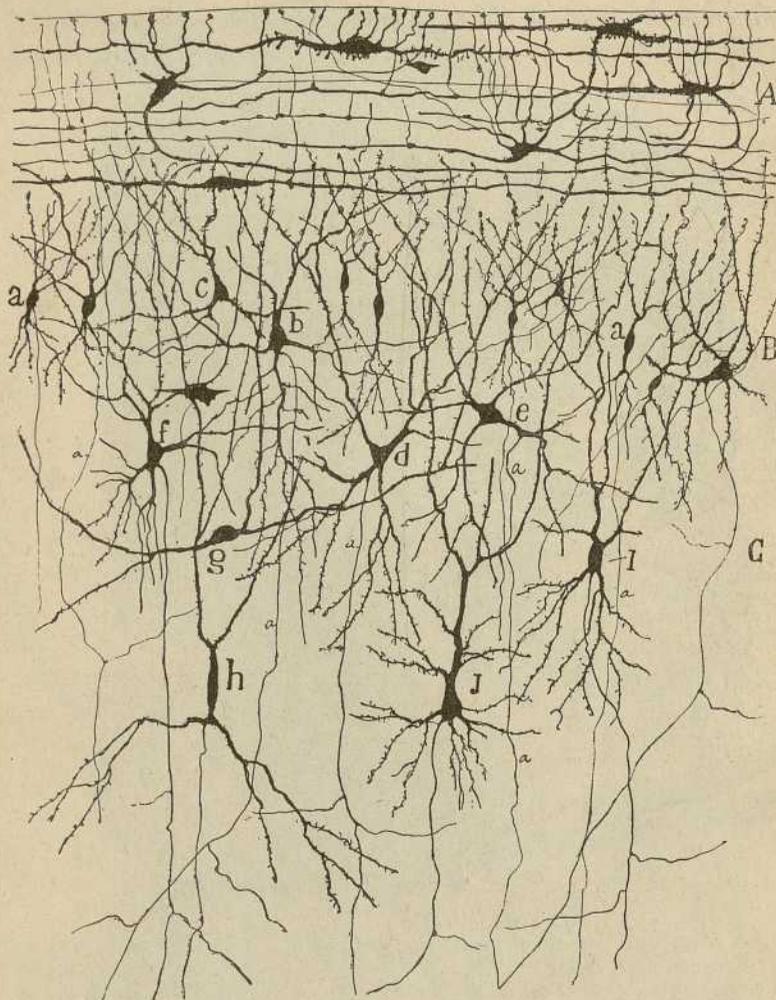


Fig. 752.—Corte de las capas primera y segunda de la región olfativa de la circunvolución del hipocampo del niño de ocho días. — A, zona plexiforme con sus células horizontales; B, zona de los corpúsculos polimorfos grandes; C, comienzo de la zona de las células borladas pequeñas. (Región poco alejada del presubiculo).

1.^o Zona plexiforme.—Es sumamente gruesa y comprende dos pisos de composición diferente: el externo ó de las fibras olfativas y el interno ó zona plexiforme propiamente dicha.

El *piso externo* es muy rico en células neuróglícas de largas radiaciones

entre las cuales se ven paquetes de fibras meduladas continuadas con la raíz externa del bulbo olfativo. De vez en cuando, reconocemos aquí también, como en la corteza frontal, colaterales oblicuas ó descendentes esparcidas y ramificadas por la capa plexiforme y zona de los corpúsculos polimorfos gigantes.

El *piso interno* exhibe la composición clásica de la capa molecular cerebral. En ella destacan : 1.º, elementos horizontales, de los cuales re-

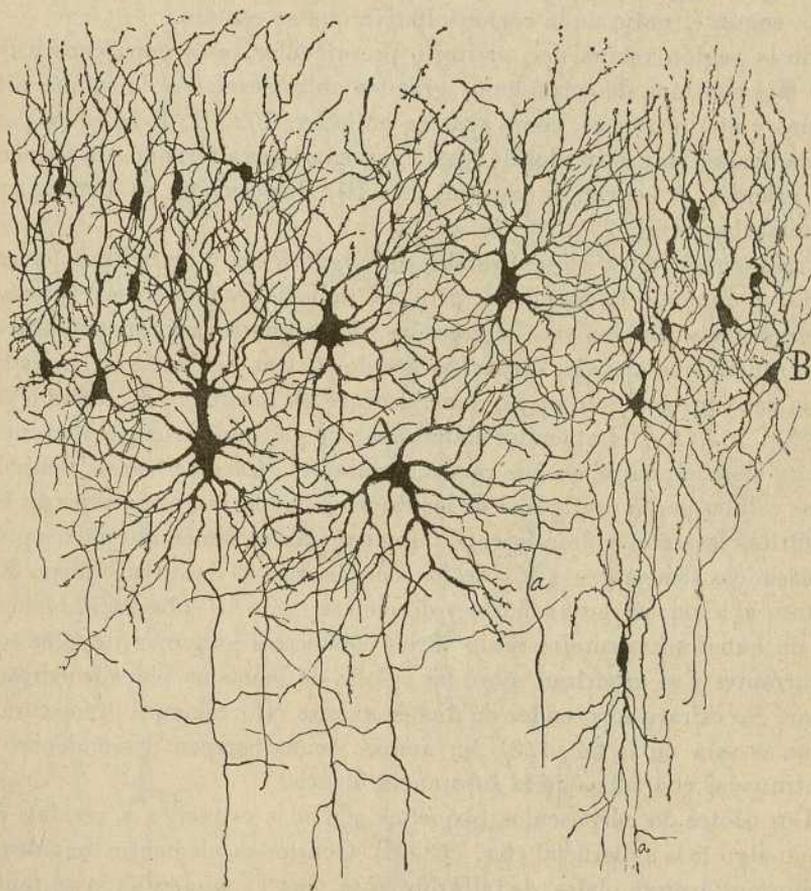


Fig. 753.—Células de la capa de corpúsculos polimorfos gigantes de la región olfativa del hipocampo del niño de un mes.—A, islotes de células gigantes ; B, islotes de pirámides pequeñas.

producimos en la fig. 752, A, algunos ejemplares tomados del niño de ocho días ; 2.º, los penachos protoplásmicos de las innumerables pirámides pequeñas, medianas y grandes situadas en capas subyacentes ; 3.º, corpúsculos pequeños de axon corto ramificados en el espesor de esta subzona ; y 4.º, ramificaciones nerviosas terminales emanadas ya de axones

ascendentes de Martinotti, ya de colaterales recurrentes de pirámides, bien, en fin, de elementos de axon corto emplazados en la capa segunda.

En la fig. 756, B, C, reproducimos algunos de los corpúsculos de axon corto de esta capa y de la subyacente tomados del cerebro del gato.

2.^a Zona ó de las células polimorfas gigantes.—Designada por Calleja, que ha explorado atentamente esta zona en el conejo y el ratón, *capa de las células semilunares y triangulares horizontales*, consta de varias hileras de corpúsculos apretados, cuya morfología y disposición varían algo, según el radio de la región olfativa que se estudie.

En la región vecina del territorio presubicular, esta capa constituye una faja continua de corpúsculos grandes entremezclados de células medianas y aun pequeñas, como aparece en la fig. 752, B. Pero en las partes centrales, los preparados de Nissl exhiben islotes alternados de elementos grandes y pequeños (fig. 751, A, B), disposición, ya notada por Hammarberg (fig. 753, A, B).

Las células de los islotes grandes son gigantescas y de figura muy variada, dominando la estrellada, pero con radiaciones numerosas, espesas, divergentes y rápidamente ramificadas. En algunos corpúsculos falta el tallo radial, que aparece sustituido por dos ó tres dendritas arborizadas en la capa primera; en otros, generalmente los más bajos de cada pléyade (fig. 753, A), el apéndice radial aparece ya, aunque corto y prontamente descompuesto en sus ramas terminales. Caracterízanse también estas células por la proligidad de las ramas secundarias y terciarias de las dendritas laterales y descendentes, que engendran á menudo plexos protoplásmicos semejantes á los de los corpúsculos de la oliva bulbar. En cuanto al axon, es muy robusto y descende hasta la substancia blanca, no sin haber antes suministrado varias colaterales; algunas de ellas son recurrentes y se arborizan sobre las células de la misma pléyade corpuscular. No es raro sorprender en dichos axones bifurcaciones prematuras, como se veía en la fig. 753, A; ambas ramas parecen descendentes y continuadas con tubos de la substancia blanca.

Los islotes de corpúsculos pequeños son más estrechos y residen en plano algo más superficial (fig. 753, B). Contienen elementos ovoideos, fusiformes ó piramidales, de talla diminuta, que va aumentando un tanto hacia lo profundo. La mayoría de estos corpúsculos hállase provista: de tallo radial prontamente bifurcado y descompuesto en ramas varicosas ascendentes; de dendritas finas y granulosas descendentes, limitadas de ordinario en su distribución al interior del foco; y de un axon sutilísimo que, después de un curso inicial variable y á menudo oblicuo, baja á través de las zonas subyacentes, no sin haber antes emitido delicadas colaterales recurrentes distribuídas en la pléyade celular. En los elementos más profundos, las colaterales pueden establecer también conexiones con los corpúsculos subyacentes.

En los parajes donde la zona de los corpúsculos polimorfos gigantes no se halla repartida en islotes, constituyen estas células varias hileras irregulares, en las que aparecen diseminados algunos elementos piramidales medianos y pequeños (fig. 752, B). Carecen los elementos de las

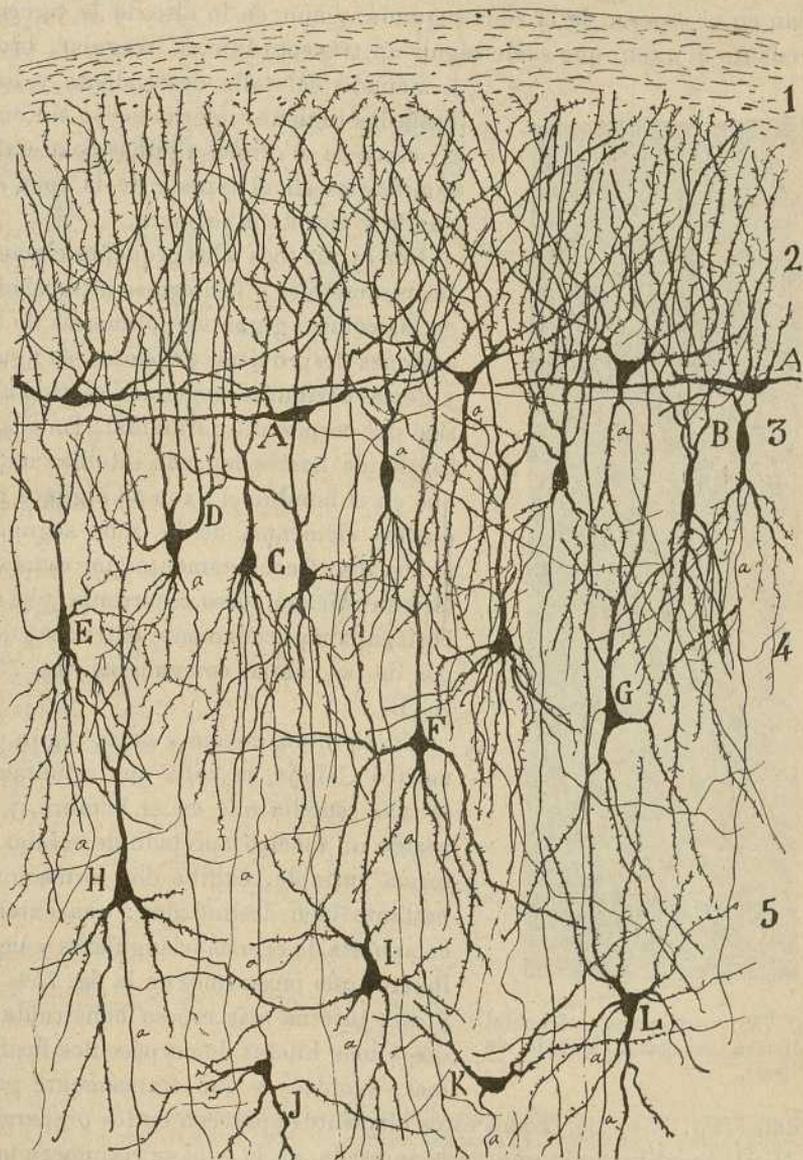


Fig. 754. — Corte transversal del lóbulo esfenoidal del gato. — 1, fibras olfativas; 2, zona plexiforme propiamente dicha; 3, capa de los elementos polimorfos grandes; 4, capa de las pirámides medianas y pequeñas; 5, capa de las células triangulares y fusiformes; A, células triangulares y semilunares de la capa segunda; B, células fusiformes de la misma; C, D, E, diferentes tipos de células borladas.

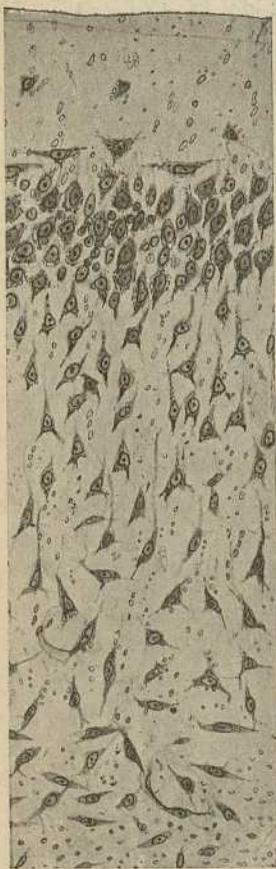
hileras externas de tallo radial, en lugar del cual exhiben dendritas ascendentes; pero á medida que las células ocupan un plano más hondo, diferénciase un tronco robusto, del cual ofrecen las prolongaciones destinadas á la capa primera. Del cabo inferior del soma, nacen una, dos ó más dendritas descendentes, que se dicotomizan repetidamente y se terminan en el espesor de la zona segunda, y aun en lo alto de la tercera. En cuanto al axon, que suele seguir un trayecto inicial irregular, brota

á menudo del tallo descendente y baja hasta las regiones inferiores, no sin emitir cerca de su origen algunas colaterales ramificadas en el espesor de la zona segunda y aun de la primera.

Por lo que toca á los pequeños elementos piramidales ó fusiformes intercalados en las células gigantes polimorfas de las regiones desprovistas de islotes, su figura y demás atributos responden al tipo clásico del corpúsculo piramidal. En el gato, donde hemos logrado estudiar mejor que en el hombre el axon de algunos pequeños elementos de la zona segunda, obsérvanse frecuentemente que estas colaterales tienen curso recurrente, y se arborizan complicadamente entre los cuerpos de las células compañeras (fig. 754, A, B).

En el ratón, conejo y gato, según demostró Calleja, la zona que estudiamos es más sencilla que en el hombre, y en vez de un macizo apretado de células de forma variable, exhibe dos formaciones bastante bien deslindadas: una externa compuesta de células triangulares y semilunares que mostramos en la fig. 754, A; y otra interna más espesa construída de dos ó más hileras de corpúsculos fusiformes, ovoideos y aun francamente piramidales (fig. 754, B). Todos estos elementos aparecen en los preparados de Nissl, constituyendo una masa apretada, en la cual se reconocen también, aunque no con la claridad del subículo, pléyades celulares grandes entremezcladas de algunos elementos menudos (fig. 755).

Fig. 755. — Corteza esfenoidal olfativa del gato. (Método de Nissl).



Plexos nerviosos y células de axon corto de la zona segunda.—Representa la zona que estudiamos el punto de concurrencia y arborización

fual de infinidad de fibras endógenas, las cuales engendran un plexo tupidísimo no bien limitado hacia la superficie.

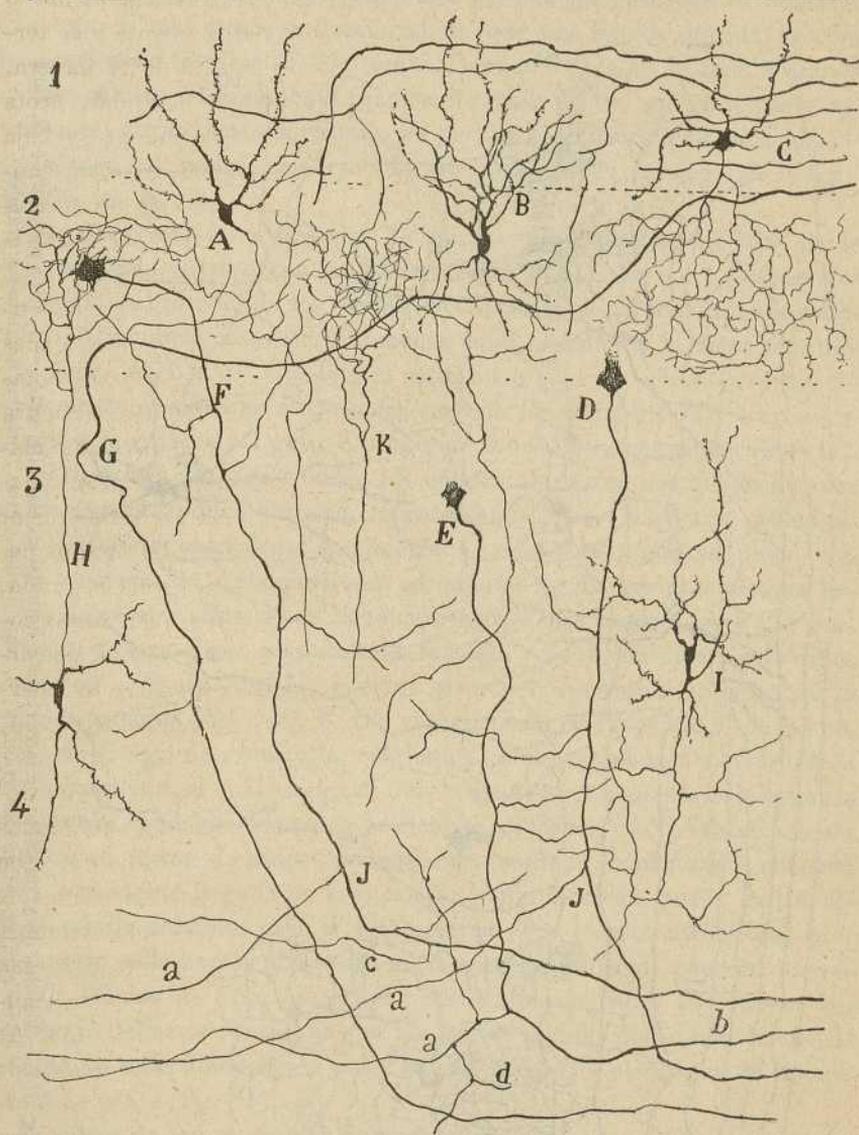


Fig. 756.—Corte transversal de la región esfenoidal olfativa del gato de veinte días. —A, B, células de axon largo de la capa segunda; C, célula cuyo axon se arborizaba en la zona segunda; D, E, F, G, axones de células gruesas residentes en las zonas segunda y tercera; H, K, fibras ascendentes terminadas por nidos nerviosos en la segunda zona; H, célula de axon ascendente.

Entre las células autóctonas de axon corto, cuya arborización terminal se extiende por la zona que estudiamos, cuéntanse: 1.º Un corpús-

culo ovoideo ó triangular de talla mediana, cuyo axon descendente se descompone en una arborización laxa, rica en ramas secundarias y terciarias y exclusivamente desparramada por la zona segunda (fig. 757, C).

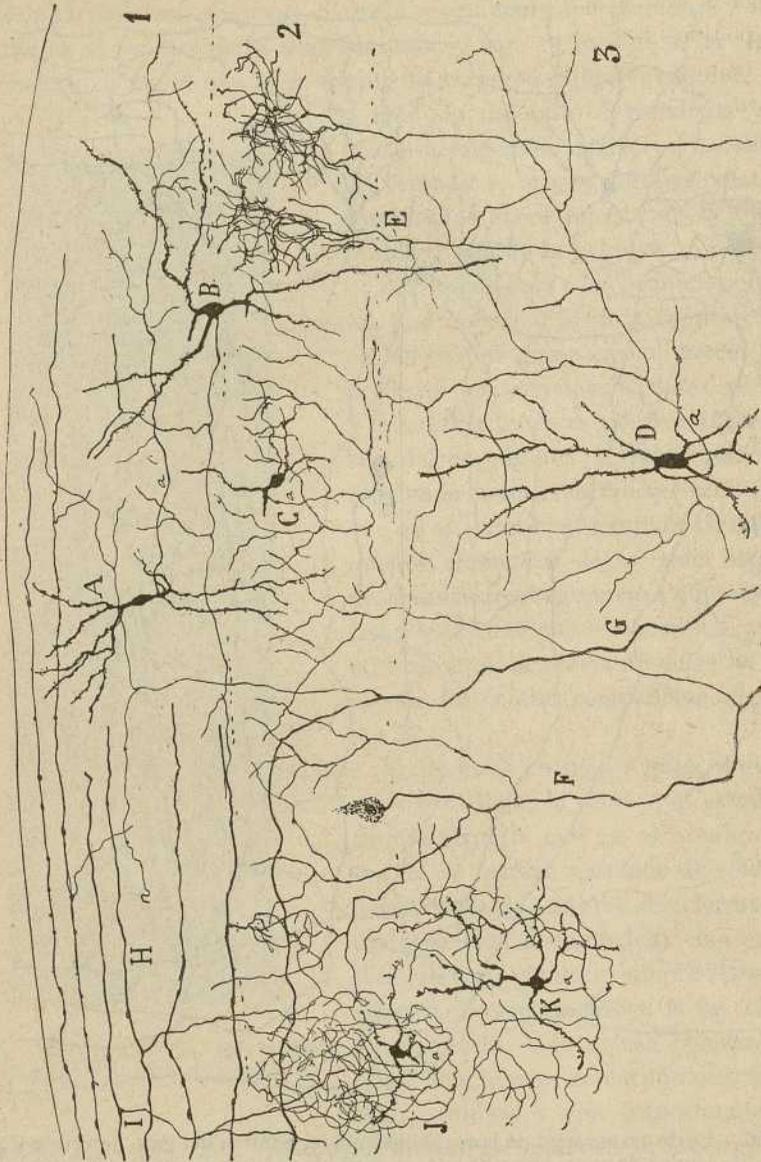


Fig. 757. — Células de axon corto de la corteza esfenoidal olfativa del gato. — 1, capa plexiforme; 2, capa de las células borladas medianas y grandes; 3, capa de las células polimorfas grandes.

Algunos elementos de esta clase viven en la frontera superior de la segunda zona y aun en plena capa plexiforme (fig. 756, C). 2.º Células diminutas esferoidales, provistas de dendritas finas y varicosas y de un axon descompuesto en una delicada y tupida ramificación terminal, que

rodea los somas de los corpúsculos polimorfos y constituye en algunos puntos verdaderos nidos. Algunas de tales células residen por debajo ó en la frontera inferior de la capa segunda (fig. 757, J).

Tales tipos celulares pertenecen á la corteza del gato. En el hombre, acaso por el mal estado del material de que nos hemos servido, no los hemos podido impregnar. En cambio, hemos teñido en la zona segunda ciertas células relativamente grandes de axon corto, en gran parte ascendente, cuyas ramas nerviosas, sin perjuicio de abordar la capa primera, tienen su punto principal de distribución en la segunda (figura 760, A, B, C).

Las fibras nerviosas llegadas de células más ó menos alejadas de la zona segunda, pertenecen á las variedades siguientes: 1.^a Colaterales recurrentes, brotadas de los axones de corpúsculos polimorfos superficiales y distribuídas casi exclusivamente en el espesor de la zona segunda (fig. 756, A, B). 2.^a Colaterales altas emanadas de células gruesas de axon corto, residentes en la zona tercera. En la figura 757, correspondiente á la corteza del gato, reproducimos uno de estos corpúsculos (D), y en la figura 760, que copia las células de axon corto encontradas en la corteza límbica humana, representamos otro (E), cuya prolongación funcional ascendente suministraba ramas á las zonas segunda, tercera y cuarta. 3.^a Arborizaciones terminales de axones ascendentes nacidos de células situadas en la zona tercera ó más abajo acaso. Un corpúsculo de esta clase, pero de talla menuda y de forma piramidal, dibujamos en la figura 756, H. Ciertos gruesos corpúsculos hallados en la corteza humana (fig. 760, F, G), cuyo aspecto corresponde al de las células de Golgi, de gran talla, colaboran igualmente en la construcción de dicho plexo, al cual enviaban una larga fibra ascendente sobriamente ramificada entre los elementos polimorfos gigantes. 4.^a Arborizaciones tupidas en forma de nidos pericelulares complejos, continuados con una fibra ascendente llegada de muy abajo, y que también puede emitir alguna ramita colateral para la zona tercera. Tan interesantes fibras que, hasta hoy, sólo hemos observado en la corteza del gato, parecen provenir de células de axon ascendente residentes en capas profundas; sin embargo, debemos consignar que no hemos podido demostrar la continuidad de estas fibras con el axon ascendente de los elementos de la capa quinta y sexta (fig. 757, E).

3.^a **Capa de las pirámides borladas.** — Kölliker y Calleja, independientemente uno de otro, descubrieron que las pirámides medianas y grandes de la corteza esfenoidal, así como las de la región subradicular del lóbulo frontal, presentan sus dendritas basales reunidas en un pincel descendente, disposición que les presta una fisonomía original; pero no marcaron bien el lugar de la corteza donde esta particularidad se observa, ni la comprobaron en el hombre, toda vez que Calleja la sorprendió

solamente en el ratón y Kölliker en el gato joven. Nosotros hemos logrado impregnar las células aludidas tanto en el ratón, gato y perro,

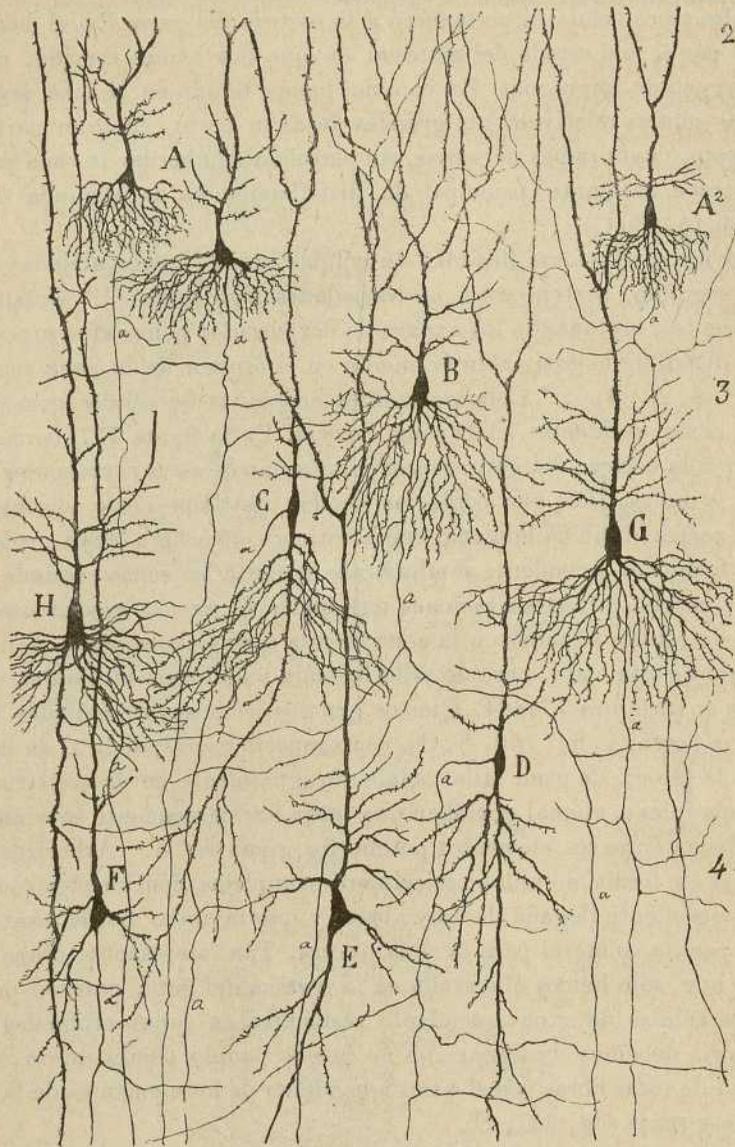


Fig. 758.—Corte de la corteza esfenoidal olfativa del niño de un mes. En esta figura aparecen las capas de las medianas y grandes pirámides borladas y el principio de la capa cuarta ó de corpúsculos polimorfos.—A, pequeñas células borladas; B, G, H, células borladas grandes; D, célula fusiforme de axon lateral; E, célula triangular de axon arciforme; F, pirámide común.

como en el niño de uno á dos meses, habiendo reparado que no se extienden á todo el lóbulo piriforme, sino solamente á la región olfativa,

es decir, á la central y externa de éste. Esta interesante particularidad morfológica falta, como luego veremos, tanto en el subículo como en la región presubicular, iniciándose en el lado amónico del territorio que estudiamos, y acentuándose á medida que nos aproximamos á la fisura límbica. Cerca de ésta, los penachos descendentes son menos densos, desapareciendo enteramente en el fondo del surco.

En el hombre, la disposición es mucho más acentuada y elegante que en los mamíferos, como mostramos en la fig. 758, A, B. Más que pinceles, las dendritas basales de las medianas y grandes pirámides, parecen formar borlas algodonosas, compuestas de una infinidad de hilos rizados varicosos, espinosos y sumamente intrincados. En las pequeñas y medianas pirámides, el copo fibrilar es de una singular delicadeza y complicación; mientras que en las pirámides grandes, situadas en plano más profundo, los hilos, que son más espesos, déjanse perseguir cómodamente. Estas borlas se muestran tan típicas, que por ellas es dable reconocer al primer golpe de vista la corteza olfativa esfenoïdal. A menudo, el tallo, á cierta distancia del soma, exhibe varias dendritas finas horizontales, y no es raro ver, cuándo el cuerpo, en lugar de ser piramidal, afecta figura en huso (fig. 758, C), que el penacho descendente arranca de la prolongación protoplásmica inferior.

El axon emana de la porción basilar del soma, menos en las células fusiformes en que también puede brotar de un lado; desciende más ó menos radialmente suministrando algunas colaterales, y bien al nivel de las células poliformas inferiores, bien más allá, suele bifurcarse en rama gruesa, dirigida hacia adentro y rama fina orientada hacia afuera. A veces, como se veía en B, fig. 758, dicha expansión se inclina resueltamente hacia adentro, emitiendo en el punto de la inflexión dos ó más ramillas. En los casos de bifurcación, cada rama resultante puede emitir á su vez colaterales.

En la corteza del gato y perro, las células en pincel ó en *doble pirámide*, como dice Kölliker, exhiben un axon del mismo modo dispuesto, esto es, que cambia á menudo su ruta descendente, trazando revueltas y acabando, ya lejos, ya cerca de la substancia blanca, por una división en rama interna gruesa, y rama fina externa frecuentemente seccionada de través. La primera fibra nos ha parecido marchar hacia adelante por el plano subventricular de substancia blanca, para ingresar finalmente en el núcleo lenticular del cuerpo estriado; representa, por tanto, un conductor de proyección. La otra rama pudiera constituir un conductor de asociación intracortical ó acaso también una fibra de la comisura anterior.

4.^a Capa de las células polimorfos profundas ó de los corpúsculos fusiformes y triangulares. — Como se advierte en la fig. 759, A, B, C, donde copiamos las células más comunes de esta zona en el hombre, la morfología varía en extremo. Reconócense corpúsculos francamente fusi-

formes, provistos de dos robustos tallos ascendente y descendente (figura 759, A, C, H), éste prolongado á menudo hasta la substancia blanca, y aquél hasta la capa plexiforme; otros afectan figura más ó menos piramidal (E, B); en fin, los hay triangulares con un tallo corto lateral des-

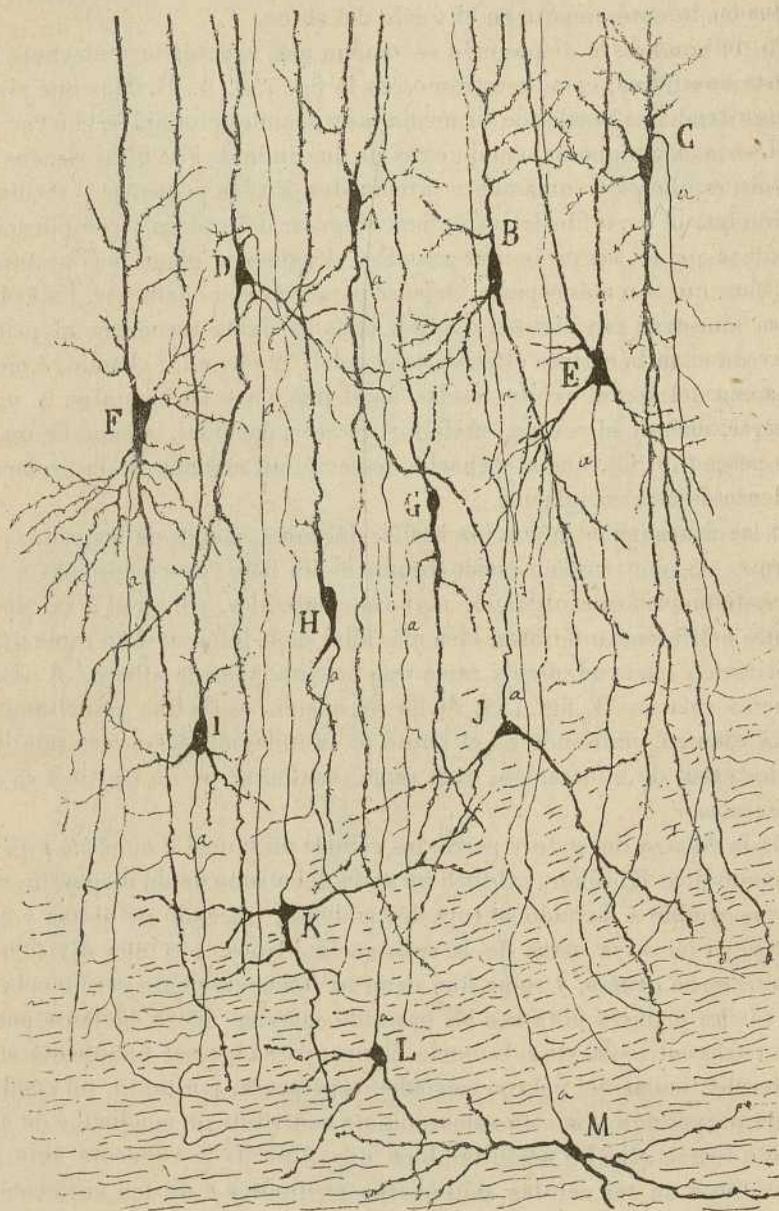


Fig. 759.—Corte de las zonas profundas de la corteza esfenoidal olfativa del niño de un mes.—A, B, C, D, E, F, G, H, diversos tipos de elementos fusiformes y triangulares; K, L, M, células de la substancia blanca provistas de axon ascendente.

compuesto rápidamente en dendritas, además de los largos apéndices ascendente y descendente.

En la mayoría de estas células y aun en las francamente piramidales, no suele faltar una robusta y prolongada dendrita descendente (B, A, D), dendrita que se presenta asimismo con frecuencia en los corpúsculos situados en las zonas superpuestas (fig. 758, H y D). También en el cerebro del gato puede apreciarse, según mostramos en la fig. 754, H, I, L, esta anarquía de formas, hallándose irregularmente mezcladas células triangulares, piramidales, fusiformes y hasta semilunares.

El axon brota generalmente de la porción basilar del soma, menos en los corpúsculos triangulares y fusiformes, en que nace á menudo del lado de éste y aun de la dendrita radial ascendente (fig. 758, E, D y figura 759, C, D). Cuando semejante disposición se acentúa, dicha expansión nerviosa traza un arco de concavidad inferior que recuerda la figura de las células en cayado descubiertas por nosotros en el lóbulo óptico de las aves y confirmadas por van Gehuchten, Kölliker, P. Ramón y Riss.

La capa de las células polimorfas del subículo del ratón, conejo y gato, es particularmente rica en elementos de axon ascendente. Casi todas ellas poseen forma de huso ú ovoidea, con dendritas ascendentes y descendentes; su axon, que afecta un curso complicado y flexuoso, se reparte en las zonas superpuestas, pudiéndose seguir á veces hasta la capa pleixiforme.

Substancia blanca.—Es el punto general de concurrencia de todos los axones largos de las células fusiformes, de las borladas y polimorfas superficiales. Esta zona, sumamente espesa en el hombre, constituye en los pequeños mamíferos una delgada capa subventricular, en la cual nótese que la dirección dominante de las fibras es hacia afuera y adelante como en busca del núcleo lenticular del cuerpo estriado. Un examen cuidadoso de los haces de la substancia blanca revela que existen dos categorías de tubos: finos, acaso continuados con colaterales ó axones de pirámides medianas y pequeñas; y espesos, continuados con pirámides borladas grandes y con elementos fusiformes y polimorfos voluminosos. Fibras centrífugas, llegadas de la substancia blanca, no hemos podido hallar, salvo en el subículo y región presubicular, en donde, según trataremos más adelante, penetran dos grandes sistemas de fibras exógenas.

La substancia blanca de la corteza esfenoidal humana (región central y externa), contiene un gran número de células nerviosas diseminadas. En la figura 759, K, L, M, reproducimos algunas de ellas, casi todas provistas de axon ascendente.

Células de axon corto y plexos nerviosos de las zonas inferiores.—En páginas anteriores hemos mencionado las células de axon corto residentes en la zona segunda y el plexo de fibras endógenas y exógenas envolvente de los cuerpos de las células polimorfas externas. Plexos seme-

jantes, aunque mucho menos apretados y complicados, preséntanse también en las demás zonas de la corteza esfenoidal, singularmente en la zona de las pirámides borladas grandes y porción superior de las células de la capa quinta.

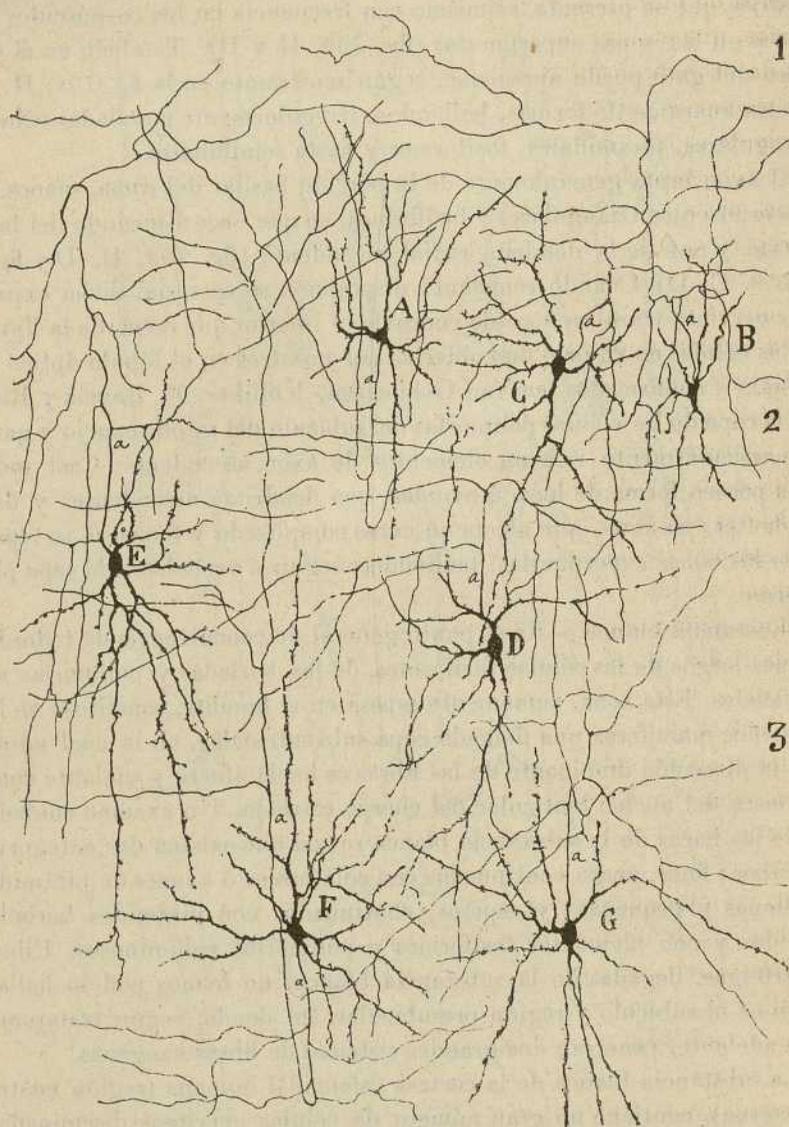


Fig. 760.—Células de axon corto halladas en la corteza de la circunvolución del hipocampo del niño de un mes.—1, capa plexiforme; 2, capa de las células polimorfas externas; 3, capa de las pirámides borladas.

Los elementos de axon corto observados en la corteza humana pertenecen al tipo grande ó mediano de forma estrellada y axon resuelto en arborización difusa (fig. 760).

En suma, y para terminar, diremos que la porción central ú olfativa de la circunvolución del hipocampo posee una estructura altamente característica, que se distingue fácilmente de la de otras esferas corticales por los siguientes rasgos positivos ó negativos: 1.º Por presentar en vez de capa de pirámides pequeñas, una zona de corpúsculos gigantes polimorfos, que en algunos parajes se disponen en islotes alternados con grupos de pequeñas células. 2.º Por la presencia, en la base de las pirámides medianas y grandes, de una borla de dendritas finas. 3.º Por la ausencia de capa de granos, así como de pirámides gigantes. 4.º Por la distribución superficial, es decir, en plena capa plexiforme de las ramificaciones nerviosas sensoriales ó exógenas, las cuales, según es bien sabido, se reparten en las zonas profundas en la esfera visual y motriz. 5.º Por la relativa pobreza en corpúsculos de axon corto. 6.º Por la ausencia de las innumerables células bipenachadas y neurogliformes, tan características de la corteza humana.

REGIÓN DEL SUBÍCULO.—En los preparados de Nissl caracterízase el subículo por estos tres rasgos: 1.º, la excesiva robustez de la zona primera que aparece invadida por numerosos cordones nerviosos ascendentes llegados de la substancia blanca; 2.º, la presencia en dicha zona primera de islotes erráticos de pequeñas y medianas pirámides, y 3.º, la simplicidad estructural de las zonas subyacentes que se reducen, en junto, á una formación continua de pirámides de mediana y regular dimensión.

Zona primera ó plexiforme.—Examinada en el hombre con el método de Golgi, presenta esta capa una infinidad de haces nerviosos robustos paralelamente dirigidos, los cuales pasan sucesivamente desde el subículo á la capa molecular del asta de Ammon y fascia dentata. En los cortes transversales del *gyrus hippocampi*, la mayoría de estas fibras aparecen cortadas de través ú oblicuamente. Perseguidas individualmente, durante largos trayectos, se advierte que emiten muchas colaterales, distribuídas en el *stratum lacunosum* y *stratum radiatum* del asta de Ammon, y algunas pocas consagradas al subículo, y cuyo modo de terminar no hemos logrado precisar.

Islotes celulares.—Bien aparentes en los preparados de Nissl; se coloran también en los de Golgi, según aparece en la figura 761, A, F, que reproduce los islotes de la zona primera subicular del niño de quince días.

Obsérvese que las células de estas pléyades son más bien ovoideas que piramidales, y afectan menos talla en los planos superficiales que en los profundos. El tallo radial remata por varias dendritas diseminadas por la substancia blanca superficial. En cuanto al axon, que es fino y flexuoso, dirígese hacia adentro, y generalmente, antes de llegar á las zonas más profundas de la corteza, se bifurca en rama interna y externa (fig. 761, b). En su trayecto inicial emite varias colaterales, por lo común recurrentes, distribuídas entre los corpúsculos de la misma pléyade celular (fig. 761, A).

mente entre dichos territorios, esto es, en el espesor de los tabiques de substancia blanca que los separan; de este modo, se engendran gruesos manojos de dendritas interpiramidales, cuyos penachos se extienden á veces hasta lo más superficial de la corteza.

Zona de las pirámides medianas y grandes. — Por debajo de la zona plexiforme comienza, según una frontera irregular como dentada, una formación espesa de pirámides bastante voluminosas, que se extiende

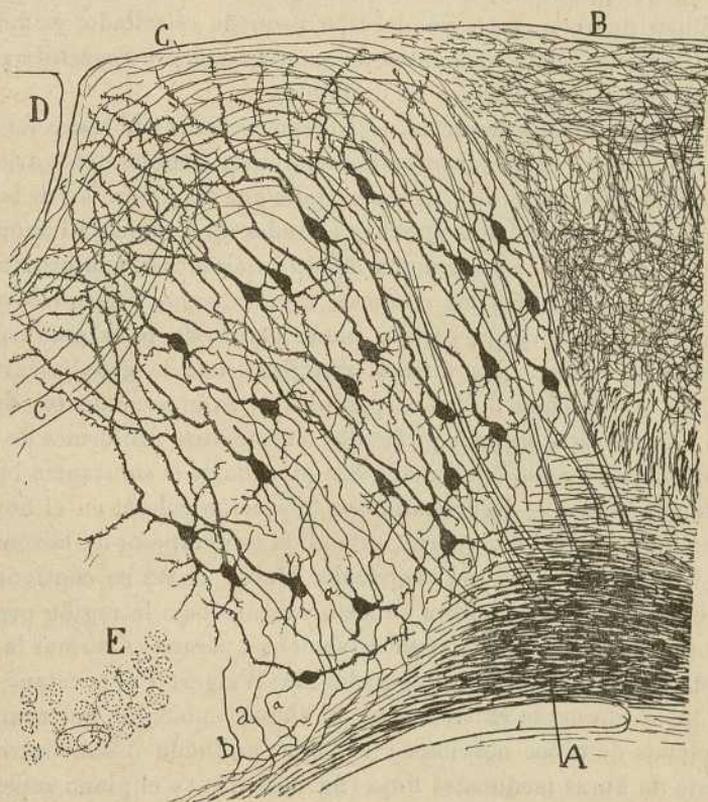


Fig. 762.—Corte sagital del subículo del ratón de quince días.—A, cordón comisural; B, presubiculo con sus plexos terminales; C, subículo; D, fascia dentata; E, comienzo de las pirámides del asta de Ammon; a, b, axones subiculares penetrantes en el asta.

hasta cerca de la substancia blanca. Los elementos más superficiales afectan á veces figura ovoidea y fusiforme, pero su talla desmerece poco de la de las pirámides profundas (fig. 761, G, H). Cada pirámide posee: un tallo radial, á menudo desorientado y dislocado por la presencia de haces nerviosos ascendentes, y por la necesidad ya dicha de respetar los islotes de la zona primera, en la cual se arboriza; dendritas laterales bastante largas y ramificadas; dendritas basilares más largas aún, pero nun-

ca dispuestas en borla ó pincel y, finalmente, un axon que desciende hasta la substancia blanca, donde parece dirigirse hacia adentro, como en dirección del asta de Ammon. Esta penetración en el asta se observa, sobre todo, en el subículo de los pequeños mamíferos, en los cuales se comprueba también, según se manifiesta en la fig. 763, *d, e*, que dicha fibra se bifurca en rama interna gruesa destinada al asta y rama fina, que se pierde en la substancia blanca subicular.

Entre dichas pirámides, la corteza humana exhibe constantemente algunas células de axon corto, ya del tipo pequeño estrellado, ya del tipo grande. Tampoco faltan elementos de axon ascendente repartido por la zona molecular y pisos vecinos de pirámides.

Zona de las células polimorfos. — Entremezcladas con haces de substancia blanca horizontal, yacen varias neuronas, generalmente triangulares, estrelladas ó fusiformes, de menor talla que las pirámides de la capa precedente y cuyas dendritas marchan en todas direcciones. El axon parte de lo alto del soma, y se remonta dando ramitas hasta la proximidad de la zona molecular. En los roedores, donde hemos perseguido mejor estos axones, se observa que emiten ramas para toda la extensa capa de las pirámides, llegando las últimas ramillas hasta la zona plexiforme (figura 763, *g*). Además de los corpúsculos de axon ascendente, figuran también en esta capa algunas pirámides ó elementos fusiformes de larga expansión radial y axon continuado con un tubo de la substancia blanca.

Substancia blanca. — Representa una formación colosal en el hombre, menos voluminosa en los roedores, extendida en el espesor de la zona precedente hasta la vecindad del ventrículo. Hacia afuera se continúa este macizo fibrilar con el no menos robusto yacente bajo la región presubicular, y por dentro se adelgaza sucesivamente, pasando á formar la substancia blanca del álveo. Los preparados de Weigert-Pal revelan, sobre todo en los roedores, la existencia en el ángulo subicular del ventrículo de dos planos de tubos nerviosos: el plano profundo ó subventricular, compuesto de fibras meduladas finas (fig. 787, *H*), y el plano superficial formado de tubos espesos (*G*).

Las fibras finas ó profundas representan, según veremos más adelante, la vía comisural (*psalterium dorsale*) de la *región olfativa caudal* ó superior. Las fibras gruesas constituyen la vía *esfeno-amónica*, de que más adelante hablaremos. Por ahora, importa saber que esta vía, fragmentándose en hacecillos, atraviesa de abajo á arriba la corteza del subículo, gana la zona plexiforme de éste y marcha en definitiva al asta de Ammon y fascia dentada.

El subículo recibe también fibras nerviosas arborizadas. Como aparece en las figs. 763, *a*, 765, *h*, de la substancia blanca mediante entre la gran vía exógena y las primeras pirámides del asta de Ammon, brotan numerosas colaterales nacidas en ángulo recto ú obtuso, las cuales se arborizan

entre las células subiculares, generando un plexo complicado que no parece extenderse hasta la zona plexiforme. Además, sorpréndese también la llegada y ramificación de tubos terminales descompuestos en laxa y rica arborización. Tales fibras provienen evidentemente del asta de Ammon, toda vez que se las ve prolongarse durante largo trayecto por el territorio del álveo. En su porción preterminal compórtanse de dos maneras: unas, que son las menos, se doblan simplemente para ingresar y ramificarse en el subículo (fig. 763, *b*); otras, más numerosas, se dividen en rama gruesa

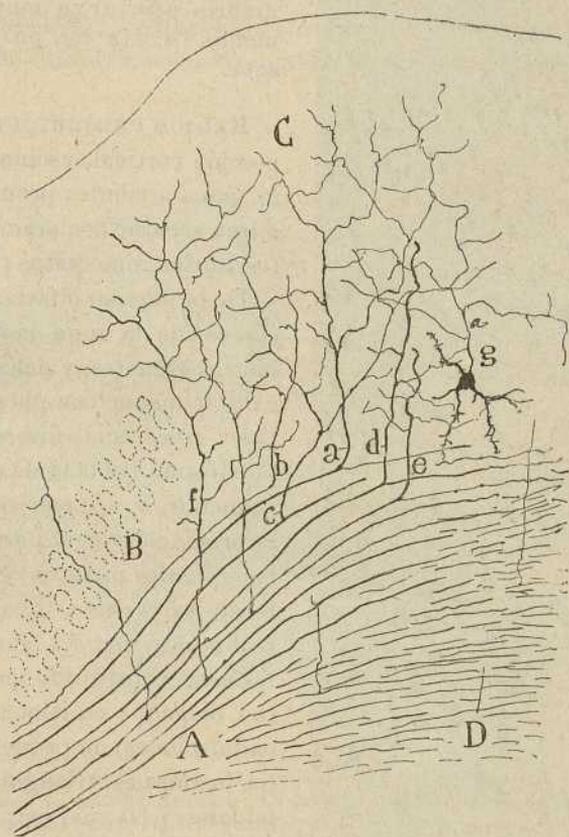


Fig. 763.—Trozo de la región subicular del ratón inmediato al asta. — A, haz penetrante en el álveo; D, vía óptica comisural; C, arborizaciones nerviosas terminadas en el subículo; *a*, *b*, fibras terminales; *d*, *e*, axones centrífugos bifurcados en la substancia blanca.

terminal de distribución subicular y rama fina que continúa el curso primitivo del axon y que acaso se termine en regiones subiculares apartadas (*a*). En fin, recordemos que del subículo proceden axones á menudo bifurcados en rama penetrante en el asta de Ammon y rama generalmente más fina incorporada al macizo de tubos de la vía exógena citada ó á la substancia blanca limitrofe (fig. 763, *e*, *d*).

El doble hecho de existir en el subículo fibras destinadas al asta de Ammon y fibras llegadas de ésta, parece dar á entender una de dos co-

sas : ó que entre ambos centros, subículo y asta, se establece una relación recíproca, cosa que creemos poco verosímil, ó que entre los dos subículos existe, al igual de lo que ocurre en el asta de Ammon, una vía

comisural. Podría igualmente brotar del subículo una vía de proyección incorporada á la fimbria, en cuyo supuesto la analogía entre dichos dos centros sería todavía mayor, pues según es bien sabido, la fimbria encierra muy principalmente la vía de proyección del asta.

REGIÓN PRESUBICULAR.—Esta porción cortical, vecina del subículo, posee atributos propios que permiten separarla claramente de los territorios inmediatos (fig. 764).

De la porción olfativa difiere por carecer de la zona de células polimorfos gigantes, y del subículo por exhibir mayor complicación de capas y en especial una zona tercera plexiforme poblada de corpúsculos pequeños. Sus zonas son : 1.^a *Plexiforme*, en la cual habitan células horizontales piriformes y corpúsculos de axon corto. 2.^a *Capa de las pequeñas pirámides y células fusiformes*, constituida por una faja (no dispuesta en islotes, pero sí en ondulaciones) de pequeños elementos fusiformes, triangulares y piramidales, y tal cual corpúsculo poligonal algo voluminoso, probablemente de axon corto. 3.^a *Zona plexiforme profunda*. Extensa faja pobre en células, entre las cuales figu-

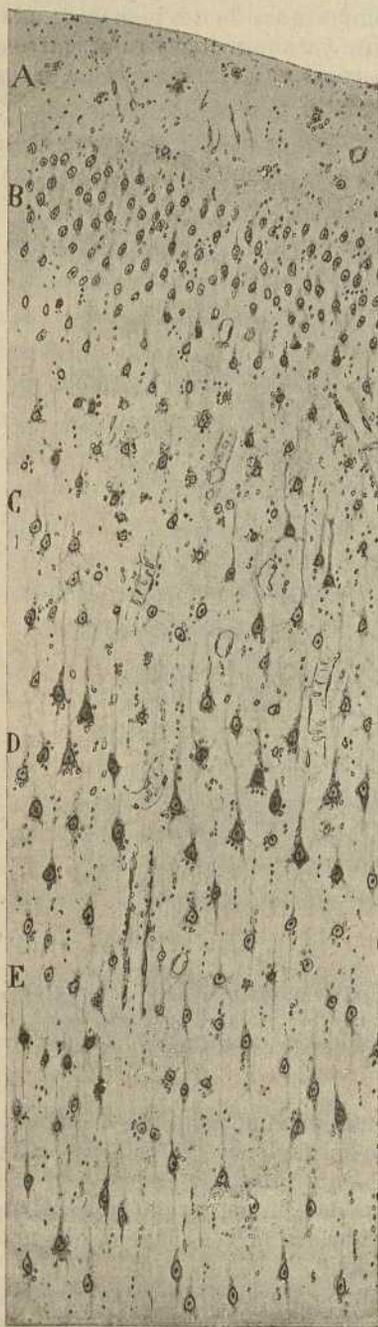


Fig. 764. — Corte de las capas medias y externas de la corteza del presubículo en el hombre. Método de Nissl. — A, capa plexiforme; B, pequeñas pirámides y elementos fusiformes; C, zona plexiforme profunda; D, zona de pirámides medianas y grandes; E, zona de corpúsculos fusiformes y triangulares.

ran pequeñas y medianas pirámides y algunos corpúsculos estrellados y triangulares de variado volumen (fig. 764, C). Esta zona es el punto principal de ramificación de una vía importante venida de la sustancia blanca. 4.^a Zona de pirámides medianas y grandes, entre las cuales destacan algunos corpúsculos fusiformes y triangulares. En ciertos sitios, estas células se presentan seriadas á causa de la presencia de haces nerviosos ascendentes. 5.^a Finalmente, viene la zona de las células fusiformes y triangulares, semejante á la de otras regiones corticales, pero poco diferente de la anterior, á causa de la similitud de los tamaños celulares y la existencia de transiciones entre ambas. Estas dos últimas capas, sobre

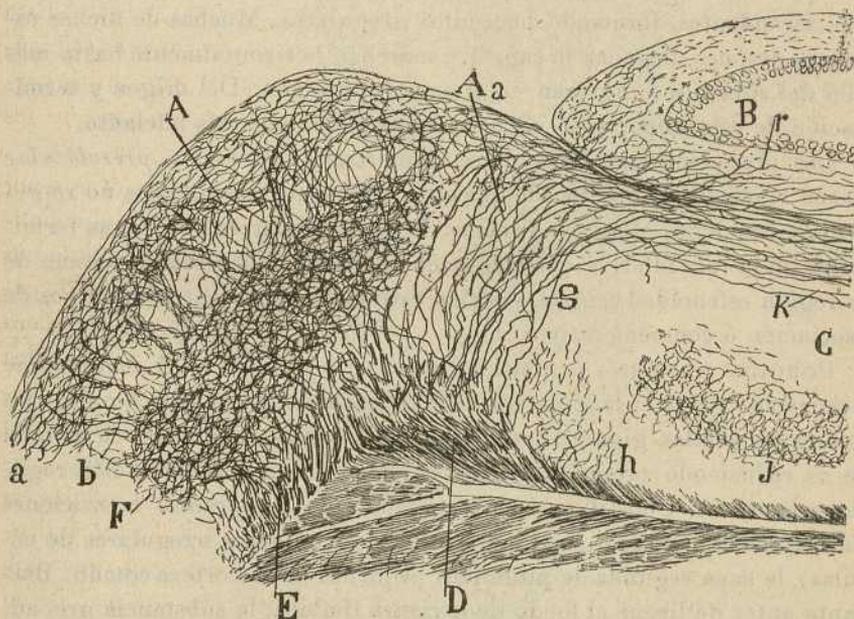


Fig. 765.—Corte sagital del subículo y presubículo del ratón.—A, presubículo; B, fascia dentata; C, asta de Ammon; D, cordón amónico comisural; E, sustancia blanca plexiforme subyacente al presubículo; F, plexo terminal tupido de tubos centripetos exógenos; a, zona plexiforme; b, zona de las células fusiformes; g, haces perforantes; h, colaterales para la corteza subicular.

todo la quinta, aparece en los preparados de Weigert-Pal invadida por numerosos haces nerviosos que los cortes frontales muestran cortados de través. También en las capas tercera y segunda se ven algunos hacecillos aislados continuados con la formación blanca profunda y con los tubos tangenciales de la zona primera.

En los roedores, donde hemos aplicado con éxito el método de Golgi (fig. 765, F), aparece un rasgo altamente característico de este lugar cortical; un plexo nervioso densísimo extendido por el espesor de la capa 3.^a y formado por la ramificación final de innumerables fibras exó-

genas, llegadas de la substancia blanca subyacente al ángulo ventricular. La presencia de este plexo, excepcionalmente rico, distingue, al primer golpe de vista, en los buenos preparados de Golgi, la región pre-subicular, del subículo y de la porción olfativa del lóbulo piriforme. La extensión y riqueza en el hombre de este plexo nervioso, hacen imposible analizarlo con provecho; pero en el ratón y conejo de doce á veinte días se puede estudiar perfectamente (fig. 765, F), advirtiéndose que sus fibras nacen en su mayoría del plano más inmediato de la substancia blanca, se bifurcan repetidas veces al nivel de las zonas quinta y sexta, y se resuelven en ramificaciones libres que cubren todas las capas, exceptuando solamente la segunda, á través de la cual cruzan muchas ramillas ascendentes, formando hacecillos irregulares. Muchas de dichas ramitas, después de ganar la capa 1.^a, marchan horizontalmente hasta más allá del subículo é ingresan en el asta de Ammon. Del origen y terminación de esta importante vía exógena, hablaremos más adelante.

Los precedentes apuntes sobre las cortezas *subicular* y *presubicular* hacen verosímil la opinión de que estos territorios esfenoidales no representan estaciones olfativas directas. Puesto que carecen de fibras terminales de la raíz olfativa externa, y en cambio parecen recibir axones de la región esfenoidal central, podrían estimarse como centros olfativos de asociación ó conmemorativos.

PORCIÓN EXTERNA Ó FISURAL DEL HIPOCAMPO. — A medida que avanzamos hacia el lado externo de la circunvolución hipocámpica, los islotes de células gigantescas desaparecen, y sus elementos, cuya talla se va reduciendo progresivamente, se disponen en una formación regular y continua. Constitúyese de este modo, no sin algunas transiciones de disposición (interrupción del estrato, apiñamientos irregulares de células), la capa segunda de pirámides pequeñas de la corteza común. Bastante antes de llegar al fondo de la cisura límbica, la substancia gris adquiere los rasgos de las circunvoluciones de asociación, destacándose sucesivamente y con entera claridad: las zonas primera ó plexiforme, la segunda de las pequeñas pirámides, la tercera ó de las medianas, la cuarta ó de las grandes y gigantes superficiales, la quinta ó de los granos, la sexta ó de las pirámides grandes y medianas profundas, y la séptima ó de los elementos fusiformes ó triangulares.

CORTEZA ESFENOIDAL CAUDAL Ó SUPERIOR. — Nuestros estudios han probado que la región más alta y posterior del lóbulo piriforme no recibe fibras olfativas directas, debiendo considerarse como un foco olfativo conmemorativo ó de asociación, de estructura y conexiones especialísimas.

La topografía en el conejo y gato puede verse en la figura 769, A. Nótese que en el gato la frontera superior está trazada por una anfractuosidad horizontal. Inferiormente el límite no se aprecia sino en los cortes.

Lo que mejor marca la individualidad de este territorio es el aspecto de sus capas en las preparaciones de Nissl. En el corte longitudinal del lóbulo piriforme representado en la figura 766, B, se reconoce la región cortical que nos ocupa por la súbita aparición de dos zonas profundas : una de granos ó células diminutas, ausente en la región esfenoidal inferior, y otra plexiforme ó molecular, emplazada entre los granos y grandes pirámides. Repárase también que la zona plexiforme superficial se

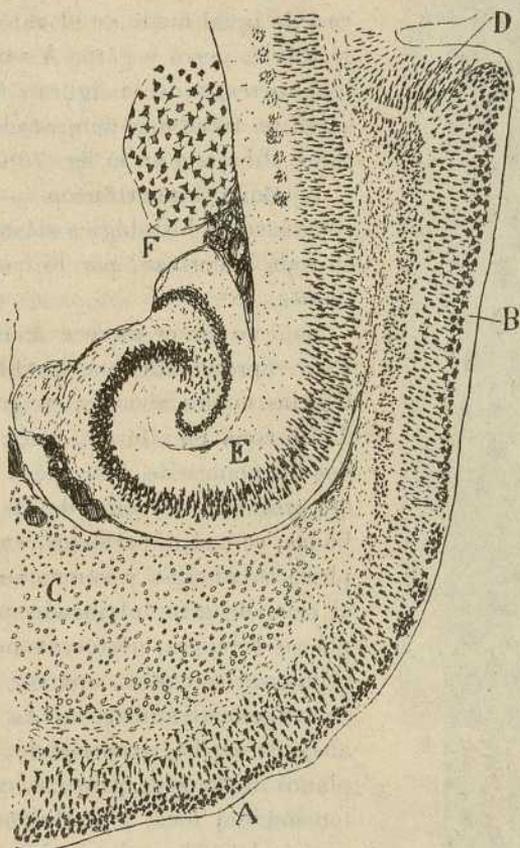


Fig. 766.—Corte sagital central del lóbulo piriforme del gato de mes y medio. Método de Nissl.—A, corteza esfenoidal claramente olfativa; B, foco esfenoidal superior; D, terminación superior de este foco al nivel de la circunvolución transversal; C, foco lenticular; E, asta de Ammon.

espesa y que los elementos polimorfos externos pierden la disposición en islotes y se ordenan en hileras regulares. Los estratos que dichos cortes muestran y que presentamos detallados en la figura 767 y 768, son: 1.^a, capa plexiforme; 2.^a, capa de las células estrelladas grandes; 3.^a, capa de las pirámides medianas y grandes; 4.^a, capa plexiforme profunda; 5.^a, capa de las células horizontales; 6.^a, capa de los granos ó pirámides

pequeñas; 7.^a, capa de los elementos polimorfos; 8.^a, capa de la sustancia blanca. De todos estos estratos, el más espeso es el tercero, que forma sólo más del tercio de toda la corteza, y el más delgado el de las células horizontales que en muchos puntos hállase representado por una ó dos series discontinuas de elementos.

Las referidas estratificaciones preséntanse casi de igual modo en el ratón, rata, conejo, cavia, perro y gato. A este último animal corresponde la figura 768, que representa un trozo más aumentado del corte sagital, dibujado en la fig. 766, B.

1.^a Zona ó plexiforme. — Reproduce la construcción histológica clásica de esta capa en toda la corteza, por lo cual no la detallamos.

Sólo un factor merece mención especial. Está representado por las fibras ascendentes, las cuales abordan en grandísimo caudal la zona plexiforme, y á la altura de todos los planos de ésta, pero especialmente del profundo ó vecino de las células estrelladas, se hacen paralelos, engendrando un plexo tupidísimo y sumamente difuso. En el seno de este intrincado plexo destacan por su robustez ciertos axones ascendentes robustos, los cuales, una vez transformados en tangenciales, marchan de preferencia de abajo á arriba, recorriendo, por distintos planos de la zona primera, casi toda la extensión del foco, y resolviéndose en numerosas colaterales arborizadas, no sólo en dicho estrato, sino también, y muy especialmente, en la capa de corpúsculos estrellados grandes. Ninguna de estas fibras gruesas traspasa hacia arriba la frontera del núcleo angular para invadir la corteza occipital supero-interna. Tampoco inferiormente las hemos visto salir del susodicho ganglio. De ordinario, cuando se las persigue hasta sus orígenes, compruébase que, tras un trayecto ascendente variable, húndense en las

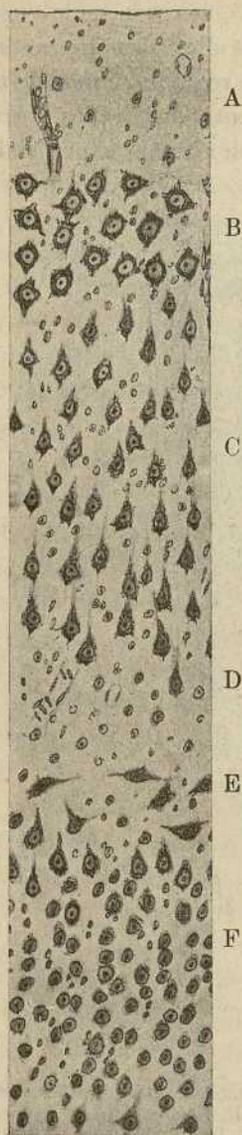


Fig. 767. — Corte transversal de la corteza esfenoidal superior del conejo adulto. — A, plexiforme superficial; B, células estrelladas grandes; C, células piramidales medianas; D, plexiforme profunda; E, células fusiformes horizontales; F, Granos. Método de Nissl.

zonas grises medias ó profundas, cesando en ellas bruscamente la impregnación, como si el cromato argéntico hubiera respetado la célula de origen. Tales descensos del tallo principal sorprendense de preferencia en el cuarto inferior del foco. Además, según veremos más adelante, es muy frecuente ver cilindros-ejes nacidos de células de axon ascendente remontarse á la zona primera y continuarse con fibras tangenciales espesas, medianas ó finas. Todo hace, pues, creer que los mencionados tubos tangenciales gruesos representan el trayecto periférico de conductores endógenos; sin embargo, este punto no lo consideramos suficientemente dilucidado.

2.^a Capa de las células estrelladas grandes. — Los preparados de Nissl nos presentan tales elementos de regular talla (24 á 30 μ), de forma poligonal ó estrellada, con protoplasma abundante relleno de grumos cromáticos y con un núcleo voluminoso. Por lo general, se disponen en dos ó tres hileras irregulares de corpúsculos, algo apartados por un plexo intersticial (fig. 768, B).

En los preparados de Golgi, las dendritas se muestran, según se aprecia en la fig. 770, A, abundantes, flexuosas y espinosas, emergen de todos los lados del soma y marchan en diversos sentidos, dividiéndose sucesivamente. Algunas de ellas, las ascendentes, en número variable, se distribuyen en la zona primera.

El axon es robusto y descendente, nace, ya del soma, ya de una dendrita inferior, atraviesa todas las zonas grises subyacentes y se continúa con un tubo de la substancia blanca. Durante su trayecto inicial, así como durante su paso por la extensa capa tercera, emite cuatro, cinco ó más colaterales, horizontales

unas, oblicuas y recurrentes otras, algunas de las cuales, á la manera de las colaterales iniciales de los corpúsculos estrellados gigantes de la corteza visual humana, son tan robustos ó más que la continuación descen-

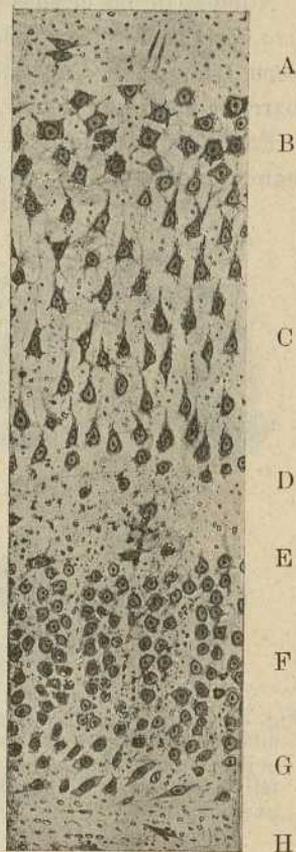


Fig. 768. — Corte longitudinal de la corteza esfenoidal superior del gato de mes y medio. — A, capa plexiforme superficial; B, capa de las células estrelladas grandes; C, capa de las pirámides medianas; D, capa plexiforme profunda; E, células horizontales; F, capa de los granos; G, corpúsculos polimorfos; H, substancia blanca. Método de Nissl. (Menor aumento que en la figura anterior).

dente del tallo. Las colaterales recurrentes se distribuyen, tanto en la zona segunda como en el espesor de la primera, cuyo plexo nervioso complican; las colaterales más inferiores se distribuyen casi exclusivamente en los distintos planos de la capa tercera (fig. 771, B, y 770, A).

Además de las citadas células, contiene la zona segunda alguno que otro corpúsculo piramidal, tal cual elemento de axon corto y ciertas neuronas triangulares de tallo ascendente muy oblicuo, y cuyo axon parece marchar horizontalmente.

Entre los elementos de la zona segunda existe un plexo nervioso sumamente complicado, en cuya formación participan, además de las células autóctonas de axon corto, colaterales y terminales de las fibras tangenciales de la capa primera, y las arborizaciones finales de corpúsculos de axon ascendente, residentes en el estrato tercero (fig. 771, B, *b*).

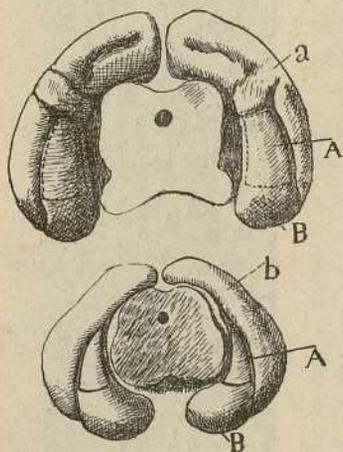


Fig. 769.—Borde posterior de los hemisferios cerebrales del gato y conejo.—A, foco angular; B, foco olfativo esfenoidal; *b*, ganglio de la punta occipital.

hileras más inferiores de pirámides, se concentran en la capa cuarta ó plexiforme, engendrando un fieltro tupidísimo, más allá del cual pocas expansiones pasan.

Habitan, además, en la zona tercera diversos corpúsculos de axon corto y de Martinotti.

La zona tercera, así como la segunda y cuarta, muestran en los preparados de Golgi bien impregnados un plexo nervioso de una extraordinaria riqueza, y que ofrece la particularidad de hallarse bruscamente cortado hacia el tercio de la corteza gris, es decir, en la frontera de la capa quinta. La inusitada y excepcional riqueza de este plexo, uno de los más finos, intrincados y ricos, que pueden verse en los centros nerviosos; su correcta limitación en la capa cuarta, y su brusca cesación en las fronteras superior, inferior, interna y externa del foco que estudiamos, constituyen uno de los rasgos característicos de éste, y un medio infalible de

las autóctonas de axon corto, colaterales y terminales de las fibras tangenciales de la capa primera, y las arborizaciones finales de corpúsculos de axon ascendente, residentes en el estrato tercero (fig. 771, B, *b*).

3.^a Zona ó de las pirámides medianas.— Los cortes teñidos por las anilinas básicas, enseñan que este ancho estrato contiene varios pisos de pirámides de dimensión media, semejantes á la de la corteza cerebral común (figs. 767, C y 768, C). Las células colocadas cerca de la capa segunda suelen ser algo más pequeñas que las residentes en la vecindad de la cuarta; más á menudo, este contraste de tamaño es poco acentuado. Las dendritas descendentes, procedentes de las

no confundirlo con las esferas corticales limítrofes, todas las cuales, ó no revelan plexo ninguno coloreado (según ocurre casi constantemente en el cerebro del ratón de cuatro ó seis días), ó lo poseen mucho menos rico y

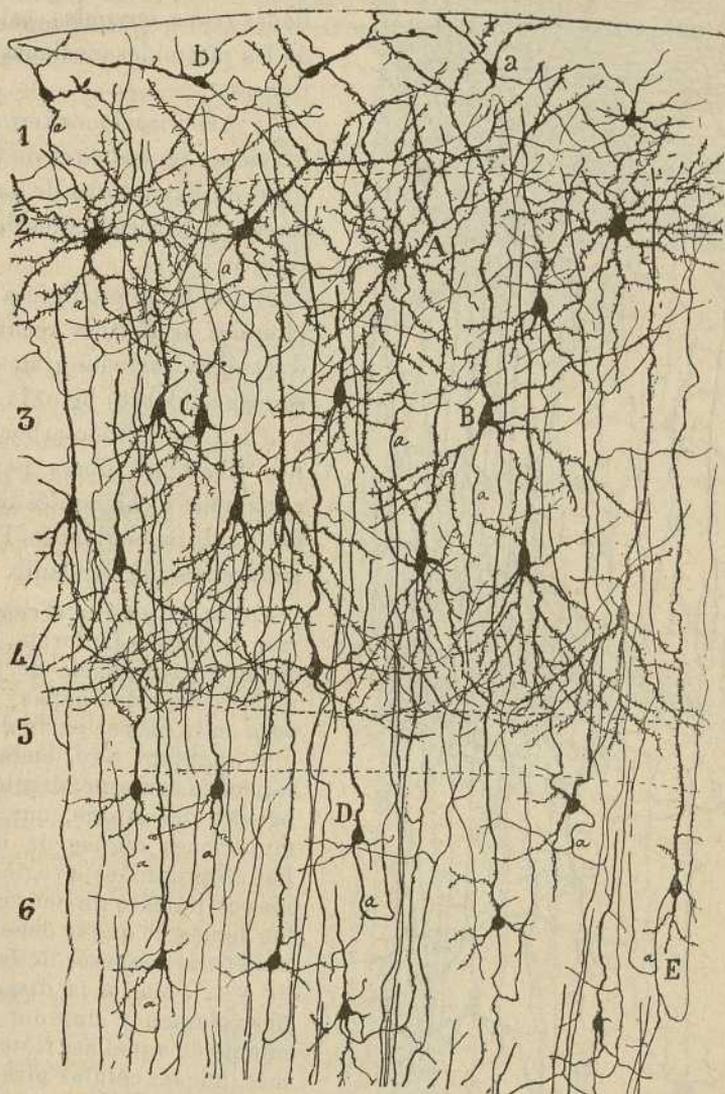


Fig. 770. — Corte horizontal del foco esfenoidal superior del ratón. — 1, capa plexiforme; 2, capa de las células estrelladas grandes; 3, capa de las pirámides medianas; 4, zona plexiforme; 5, capa de las células horizontales; 6, zona de los granos; A, corpúsculo estrellado; B, pirámide; C, célula fusiforme de axon ascendente corto; D, E, granos.

de muy diversas situación y apariencia. Los cortes representados en las figuras 774 y 772, C, dan idea, aunque no cabal, del aspecto, riqueza y situación de este plexo singular.

A componer el citado plexo nervioso, concurren los siguientes factores :

a) Innumerables colaterales nerviosas nacidas de los axones de las ya descritas células estrelladas (capa segunda), así como de las pirámides medianas (capa tercera).

b) Arborizaciones terminales nerviosas procedentes de las células de axon corto de la zona tercera y de corpúsculos de Martinotti.

c) Cantidad prodigiosa de colaterales arciformes recurrentes ó retrógradas de los granos (véase más adelante) fig. 771, e).

d) Y sobre todo arborizaciones libres de fibras nerviosas terminales ó colaterales llegadas de la substancia blanca. De ellas trataremos más adelante.

Zonas 3.^a y 4.^a en el cabo superior del foco.—La forma, dimensiones y abundancia de los elementos de estas capas, varían poco en la mayor parte del ganglio angular; hay, empero, un territorio correspondiente al cabo alto del mismo, que exhibe mutaciones dignas de notarse. Por de pronto, esta región posee mayor número de neuronas que las demás; lo que se debe no sólo al superior espesor de las zonas 3.^a y 4.^a, sino á la disminución del volumen y singular apretamiento de aquéllas. Nótese, además, que las células piramidales afectan aquí frecuentemente figura ovoidea, triangular ó fusiforme; que el tallo radial de las mismas aparece flexuoso y descompuesto en ramas secundarias; que, en el fin, el volumen de los elementos estrellados (ca-

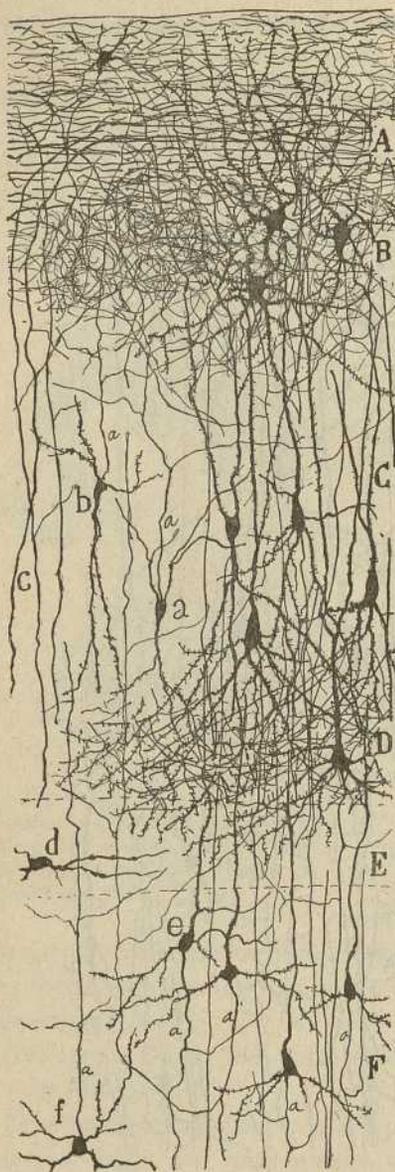


Fig. 771. — Corte transversal del foco esfenoidal superior del conejo de seis días. — A, capa plexiforme; B, capa de células estrelladas; C, pirámides medianas; D, capa plexiforme; E, capa de las células fusiformes horizontales; F, granos.

pa segunda) se muestra disminuído y adelgazado el diámetro de sus dendritas (fig. 772, c, d).

Los corpúsculos yacentes en la frontera misma del citado territorio, son los más reducidos de volumen y más metamorfoseados; su forma resulta casi enteramente estrellada, sin barruntos de tallo radial, y sus dendritas finas, flexuosas y varicosas, y en gran parte dirigidas en sentido vertical, constituyen un plexo tan enmarañado que á duras penas es dable reconocer y perseguir el axon largo descendente (fig. 772, *d*).

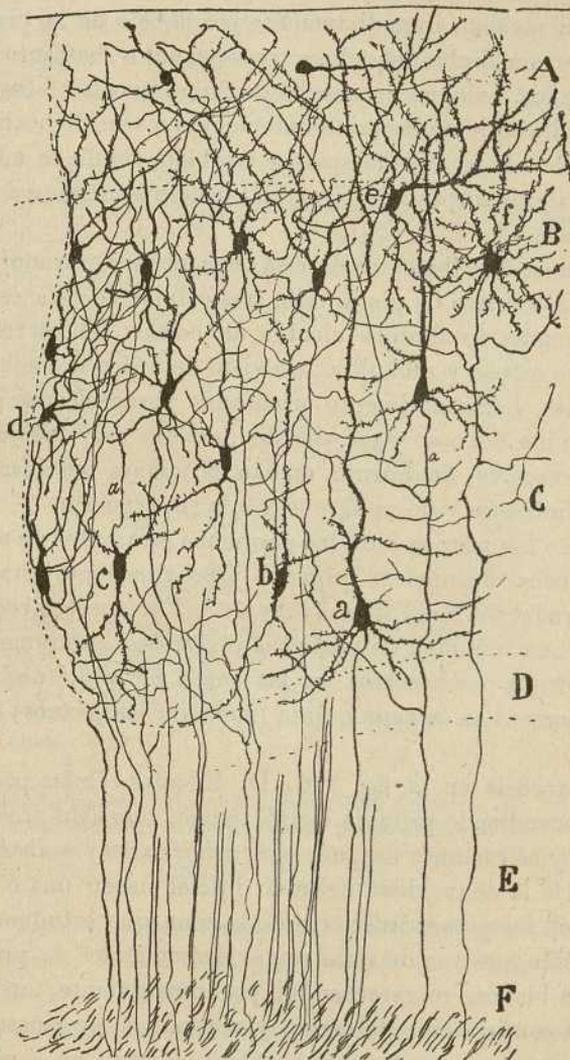


Fig. 772.—Corte sagital lateral del cerebro del ratón de ocho días.— A, capa plexiforme; B, células estrelladas; C, capa de las pirámides; D, capa de los elementos horizontales; E, zona de los granos; *a*, pirámide mediana; *b*, célula de axon ascendente; *c*, *d*, células del límite superior del foco esfenoidal caudal.

4.^a Zona ó plexiforme.— En los preparados de Nissl presentase, por debajo de la zona 3.^a, una faja plexiforme, pálida, casi exenta de células

nerviosas (figs. 771, D y 767, D), que se extiende por toda la corteza del foco angular. Por excepción se sorprende en ella tal cual pirámide dislocada de la zona precedente, y algún elemento nervioso pequeño, ovoideo ó poligonal. En esta zona forman plexo las dendritas descendentes piramidales.

5.^a **Capa ó de los corpúsculos fusiformes horizontales.**—Los preparados de Nissl revelan, inmediatamente por debajo de la capa plexiforme precedente, un limbo delgado, cuyos elementos, bastante gruesos, escasos y apartados, exhiben un cuerpo de figura ovoidea ó fusiforme, provisto de dendritas orientadas preferentemente en sentido horizontal (figura 767, E). De vez en cuando aparece también, según se advierte en la fig. 768, D, algún corpúsculo piramidal grueso semejante á los residentes en la zona 3.^a

Singularízanse los elementos de esta capa por ser extraordinariamente refractarios al cromato de plata. Sólo tres células de esta especie hemos visto impregnadas en algunos cientos de cortes. Todas tres presentaban : un soma espeso y globuloso, provisto de una ó dos robustas expansiones laterales, horizontalmente orientadas y ramificadas ; y un axon recio que camina flexuoso y en sentido paralelo por debajo de la capa cuarta, y se resuelve, finalmente, en ramificaciones nerviosas destinadas á las zonas limítrofes y de preferencia á la superpuesta.

6.^a **Zona de los granos ó de las pequeñas piramides de axon arciforme.**—El macizo de núcleos pequeños y próximos que esta zona revela en los preparados de Nissl (figs. 768 y 767, F), aparece resuelto en los de Golgi en una infinidad de pequeñas pirámides, enteramente semejantes á las descritas por nosotros en las zonas 6.^a y 8.^a de la corteza visual (1) humana ó en la capa quinta (zona de los granos) de la corteza motriz.

Según se aprecia en la fig. 770, D, E, tales células poseen un axon fino que, descendiendo primero cierto trecho, traza un arco de concavidad externa y se remonta después para arborizarse y acabar en las capas superiores. De la convexidad del arco inicial nacen una ó varias ramas ramificadas en los planos inferiores de la zona que estudiamos. A veces nos ha parecido que una de estas ramas descendentes se prolonga hasta la substancia blanca, representando, por consiguiente, atendiendo á su dirección, la continuación del axon, y mirando á su espesor, una larga colateral. Tampoco es raro notar, conforme ocurre en la corteza visual humana, que el axon genera, no sólo un arco, sino dos ó tres por resolución del mismo en otras tantas ramas recurrentes (fig. 770, E).

7.^a **Capa de las células polimorfas y fusiformes.**—Escasas en número y sin constituir estrato continuo bien demarcado, preséntanse por de-

(1) S. R. Cajal : Estructura de la corteza visual humana. *Rev. trim. micrográfica*, tomo IV, 1890.

bajo de los granos, entre los haces radiales de axones y aun en plena substancia blanca, algunas células poligonales, fusiformes ó triangulares gruesas, la mayor parte de las cuales, conforme se advierte en la figura 773, *c, d*, pertenecen á la categoría de las provistas de axon ascendente ramificado en el espesor de las capas precedentes.

Substancia blanca.—*a) Fibras centrífugas.*—Las fibras nacidas de las pirámides, de las células estrelladas grandes y de algunos granos, descienden reunidas en manojitos á través de las zonas inferiores, y, llegados á la substancia blanca, se doblan, para formar las siguientes co-

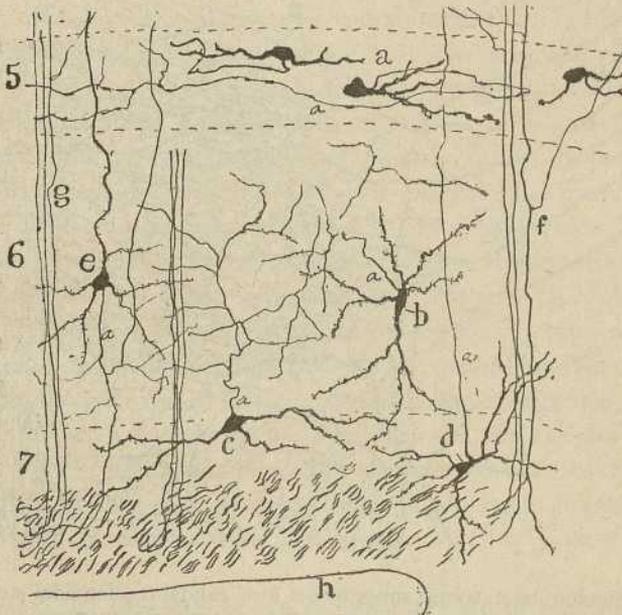


Fig. 773.—Capas inferiores de la corteza esfenoidal del ratón.—5, células horizontales; 6, capa de los granos; 7, capa de células polimorfas; *b*, elementos de axon corto; *c, d*, elementos de axon ascendente; *e*, grano; *f, g*, haces de axones que cruzan la zona de los granos; *h*, ventrículo.

rrientes: 1.^a El *cordón esfeno-amónico cruzado* ó psalterio dorsal; 2.^a, la *vía esfeno-amónica homolateral* ó perforante destinada al asta de Ammon; 3.^a, el *manejo* ó *vía esfeno-alvear*.

b) Fibras centrípetas.—Al tratar del plexo nervioso de las zonas 3.^a y 4.^a, hemos contado, como participantes del mismo, las fibras centrípetas llegadas de la substancia blanca.

En la fig. 774, *a, b*, reproducimos tales tubos tal como se muestran en los cortes sagitales del cerebro del ratón de ocho días. Nótese que son, por lo común, axones espesos, los cuales ganan oblicuamente la zona 4.^a, en la cual, ó antes de abordarla, se bifurcan, y mediante dicotomías sucesivas engendran en todo el espesor de las capas cuarta, tercera y se-

gunda, un plexo de ramos flexuosos y varicosos y de marcha sumamente intrincada y laberíntica. Algunas fibras, antes de asaltar la capa cuarta, caminan horizontalmente cierto trecho emitiendo colaterales ascendentes. Los granos no parecen recibir ninguna ramificación de tales conductores.

Significación del foco esfenoidal superior. — Todos nuestros esfuerzos para probar la llegada (método de Marchi y Weigert) á este foco de fibras continuadas con la raíz externa, han resultado fallidos; no obstan-

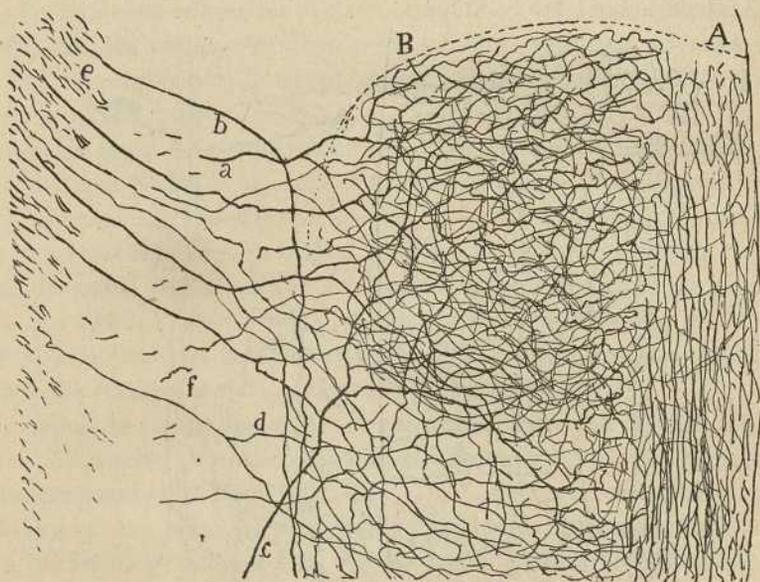


Fig. 774. — Sección del extremo superior del foco caudal ó esfenoidal superior. — A, zona plexiforme; B, plexo de fibras nerviosas centripetas.

te lo cual, hay indicios que permiten considerar la corteza que nos ocupa como una estación olfativa secundaria ó asociativa, es decir, unida, mediante fibras asociativas, con la corteza esfenoidal inferior.

En pro de esta hipótesis hablan: el sentir de los fisiólogos, y singularmente de Munk (1), quien reputa todo el lóbulo piriforme como un centro odorífero; la continuidad inferior del centro que nos ocupa con la región olfativa esfenoidal, y en fin, según veremos más adelante, sus importantes conexiones con el asta de Ammon.

(1) Consultado por nosotros el ilustre profesor Munk acerca de cuál pudiera ser la significación de esta región cortical de textura tan particularísima, ha tenido la atención de contestarnos que, en su sentir, este paraje, así como todo el lóbulo piriforme, representan una esfera olfativa.

CAPÍTULO XLIII

VÍAS NACIDAS DE LA CORTEZA ESFENOIDAL

Comisura anterior. — Vía de proyección de la corteza esfenoidal ó estria córnea. —
Vía asociativa interesfenoidal. Foco olfativo superior.

La corteza esfenoidal inferior posee tres vías centrífugas: 1.^a *Una vía comisural*, mediante la cual entra en comunicación con la corteza homónima del lado opuesto. 2.^a *Una vía de proyección* que, después de cruzar el cuerpo estriado y descender con el sistema piramidal, se termina en los focos motores del bulbo y médula espinal. 3.^a *Una vía autóctona de asociación*, que junta principalmente las porciones anteriores con las posteriores de la corteza esfenoidal. De las vías nacidas en el presubículo, trataremos al hablar de las fibras aferentes del asta de Ammon.

Comisura anterior.—Es creencia general desde los importantes trabajos de Ganser (1) y Gudden confirmados por Edinger, Kölliker, Elliot, Schmith, Lowenthal, Probst y otros, que esta comisura representa un sistema de unión de las partes simétricas de la corteza del Rinencéfalo, es decir, del bulbo olfatorio, del lóbulo piriforme, de la amígdala y la región subradicular de la cara inferior del lóbulo frontal. La antigua opinión de Meynert, que consideraba dicha vía como un sistema mixto de fibras comisurales y de fibras cruzadas, mediante las cuales se juntaría un bulbo olfativo con el contrapuesto hemisferio, está hoy justamente abandonada.

Las pruebas del carácter de vía interolfativa de la comisura anterior son numerosas y harto conocidas para que nosotros necesitemos insistir aquí. Una de ellas es la degeneración simétrica de la citada comisura cuando se extirpan los focos nerviosos de que proviene. Nosotros, á ejemplo de Lowenthal y Probst, hemos seccionado en el conejo y cavia el bulbo olfatorio, y hemos sorprendido constantemente una degeneración de la mitad anterior de la comisura, es decir, de la porción bulbar de la misma, la cual se prolonga por el lado sano hasta la zona de los granos del bulbo olfatorio. Cuando el lóbulo piriforme es el lesionado, la degeneración se limita á la porción posterior ó esfenoidal de la comisura. Pero la prueba decisiva del carácter comisural olfativo de la vía que nos ocupa, nos la da la observación anatómica directa de los cortes verticales y horizontales del cerebro de los pequeños mamíferos, previa coloración por

(1) *Ganser*: Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. 7, 1882. Véase también del mismo autor: Ueber die vordere Hirnkommissur der Säugethiere, *Arch. f. Psych.* Bd. IX.

el procedimiento de Weigert, y aún mejor, como hemos hecho nosotros, por el de Golgi. Estos cortes seriados enseñan, además, sin ningún género de duda, que la comisura anterior, conforme demostró Ganser y han confirmado Edinger, Obersteiner, Kölliker y otros, consta de dos cordones: uno anterior de figura de herradura, cuyos brazos marchan hacia adelan-

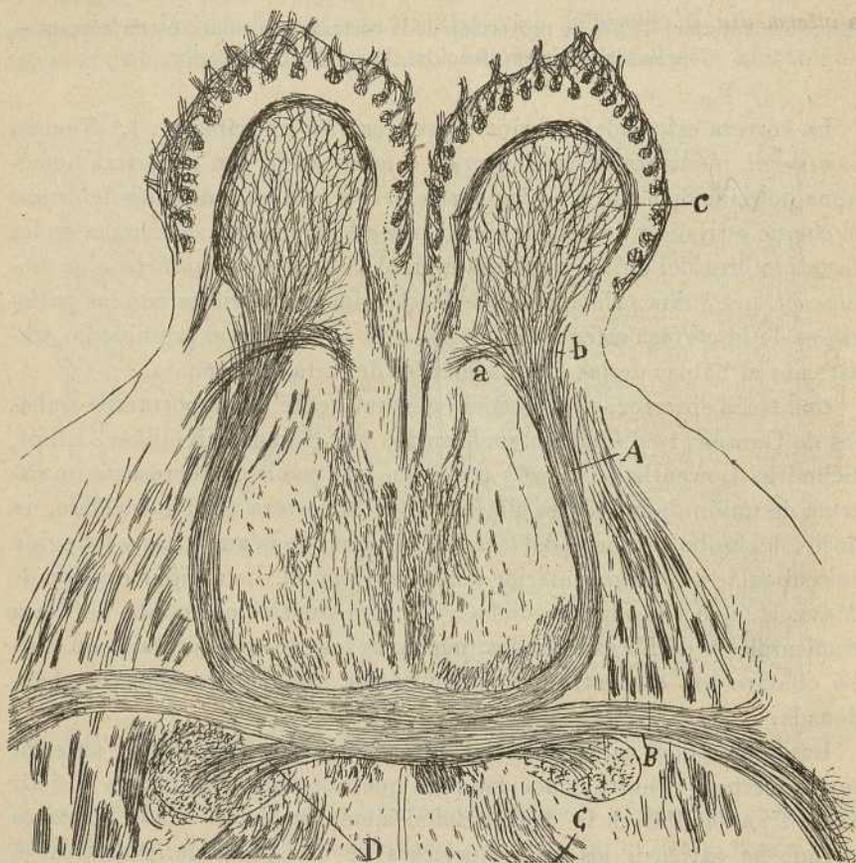


Fig. 775.—Corte horizontal del encéfalo del ratón recién nacido. Comisura anterior y bulbos olfatorios.—A, porción anterior de la comisura; B, porción posterior ó esfenoideal; C, pilares anteriores del trigono; D, haz incorporado á la vía de proyección de la corteza esfenoideal; a, manajo terminal superior de la comisura; b, manajo principal ó externo; c, plexo de fibras comisurales en la zona plexiforme interna.

te, ingresando en los bulbos olfatorios, y otro posterior cuyas astas dirigidas hacia atrás se pierden en el espesor del lóbulo piriforme y corteza esfenoideal vecina.

Porción anterior ó bulbar de la comisura.—Según se aprecia en la figura 775, A, las fibras de la *porción anterior ó interbulbar* son finas, aunque no tanto como las de la posterior, marchan en compacto haz trans-

versal al nivel de la línea media, sin ramificarse ni desviarse, y una vez llegadas á la proximidad del cuerpo estriado, no lejos de la *gran vía olfativa de proyección*, se incurvan para tornarse dorso-ventrales y aboradar el lóbulo frontal. Al nivel de la cabeza del cuerpo estriado, el haz diverge en abanico, condensándose en tres radiaciones principales: la *externa* ó gruesa destinada á la mitad lateral é inferior del bulbo y pedículo de éste; la *intermedia* distribuída por el sector interno bulbar, y la *interna* que

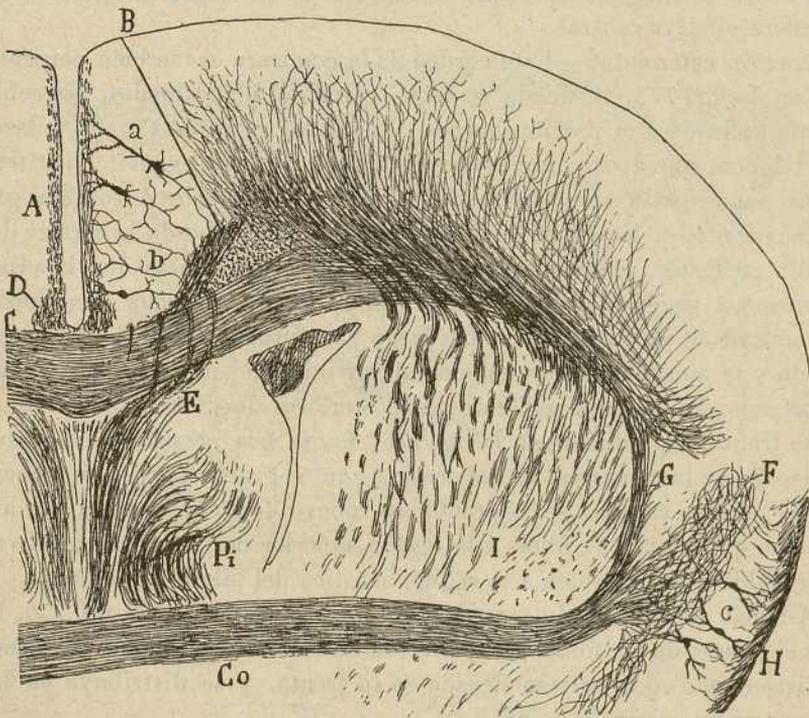


Fig. 776. — Corte frontal del cerebro del ratón de cuatro días.—Corteza interhemisférica; B, cíngulo; C, cuerpo caloso; D, estria interna; E, *fornix longus*; F, plexo de colaterales de la corteza interhemisférica; G, prolongación ascendente de la comisura anterior; H, fibras de la raíz externa olfativa; Co, comisura anterior; Pi, pilar anterior del trígono.

marcha directamente hacia adentro, trazando un arco de concavidad posterior y perdiéndose en la región bulbar superior, así como en la substancia gris cortical del plano superior del pedículo olfatorio.

En suma, pues, según llevamos dicho al tratar del bulbo olfativo; la porción anterior ó bulbar de la comisura consta de neuronas olfativas de segundo orden, es decir, de axones directos nacidos en las células empenachadas de un lado, los cuales se ramifican sobre los granos del opuesto; y como éstos propagan el impulso contralateral recibido de dichas fibras á las células mitrales y empenachadas, resulta, por tanto, que cada

excitación olfativa recogida por el bulbo de un lado, se bifurca en dos corrientes: una *directa* que fluirá por la raíz externa homolateral, desaguardo en la corteza límbica de su lado, y otra *indirecta* que derivando por la comisura anterior y propagándose á las células mitrales y empenachadas contralaterales, se transmitirá á su vez, después de este rodeo, á la corteza esfenoidal opuesta. De este modo, el estímulo monolateral transfórmase en bilateral, y la impresión recolectada en un grupo de células bipolares olfativas provocará la actividad solidaria de casi toda la esfera olfativa central.

Porción esfenoidal.—Este cordón de la comisura es también perceptible en la fig. 775, B, donde se le ve cerca del plano medio, estrechamente aplicado á la porción bulbar, situándose entre ésta y los pilares del triángulo, que aparecen cortados de través. Pero un examen fructífero de tal vía exige la comparación de los cortes transversales ó frontales con los horizontales. En éstos, apréciase que en cuanto aborda la corteza del lóbulo piriforme, se descompone en una infinidad de fibras que irradian en abanico, penetrando en las zonas hondas de la substancia gris, donde engendran un plexo apretado. Un largo haz, situado entre el cuerpo estriado y la substancia gris esfenoidal, dirigido hacia atrás, provee de fibras comisurales á las regiones más posteriores de dicho lóbulo. En el corte frontal reproducido en la fig. 776, G, se nos presenta una nueva radiación de la comisura. No se observa aquí el grueso haz dirigido hacia atrás, pero en cambio, se sorprende un robusto fascículo ascendente arqueado, que provee de fibras á la región superior de la corteza olfativa, y probablemente también á la región acústica del lóbulo esfenoidal.

Además de este cordón ascendente, repárese también en la fig. 776, F, que el grueso de las fibras de la porción esfenoidal de la comisura, penetra irradiando en la corteza situada en su frente, y se distribuye en las zonas tercera, cuarta y quinta.

¿Cómo comienzan y terminan las fibras fronto-esfenoidales de la comisura anterior? He aquí un tema sobre el cual ningún autor ha podido formular una opinión algo precisa. Kölliker confiesa ignorar la especie de relaciones que se establecen entre dichas fibras y las células del lóbulo piriforme, y nosotros, después de porfiados intentos para resolver en los pequeños mamíferos (ratón y rata) este problema, apenas si hemos conseguido avanzar algo más que el histólogo de Würzburgo.

Como se aprecia en la fig. 776, c, las comisurales posteriores son centrípetas y centrífugas, es decir, que las unas comienzan y las otras se terminan en el lóbulo piriforme de cada lado. Las fibras terminales ganan, trazando flexuosidades, la zona de substancia blanca, y llegadas que son al espesor de la de corpúsculos polimorfos y de las células piramidales (tercera capa) que en el ratón recién nacido están mal desarrolladas, se ramifican prolijamente y engendran un plexo terminal tupidísimo. Preci-

samente este plexo, que reproducimos algo simplificado en la fig. 776, F, es el mayor obstáculo para la determinación de los orígenes de los axones, porque casi siempre que éstos aparecen teñidos, se impregna aquél de un modo completo, impidiendo con la abundancia de sus fibras y complicadísimo trayecto de éstas, que sean perseguidos provechosamente los cilindros-ejes nacidos en la región. Sin embargo, en algunos pocos casos hemos creído ver que las fibras comisurales no son otra cosa que colaterales nerviosas largas inferiores nacidas del axon de células del lóbulo

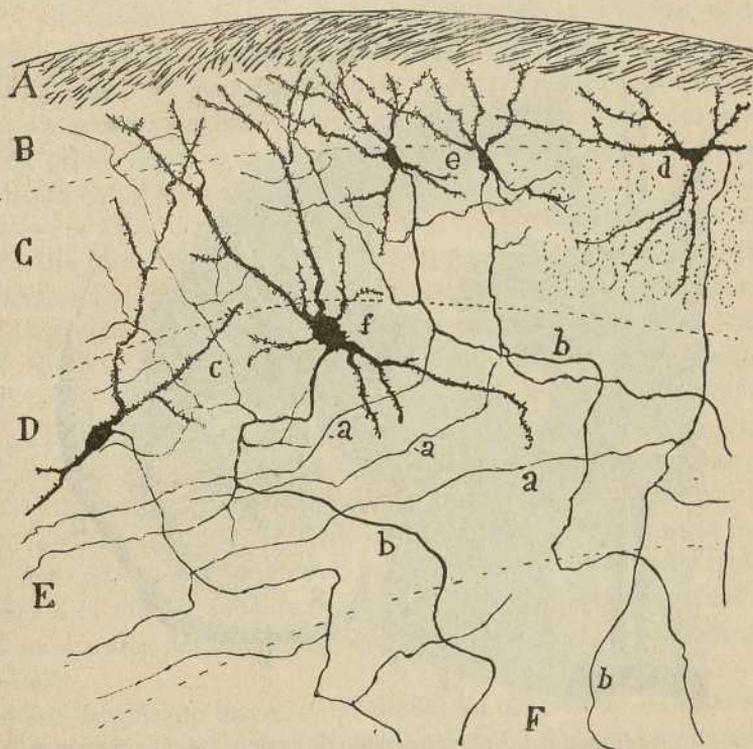


Fig. 777. — Trozo de un corte frontal de la corteza frontal olfativa (ratón de pocos días). — A, fibras olfativas; B, zona plexiforme; C, células polimorfas grandes; D, capa de los corpúsculos piramidales y fusiformes; E, substancia blanca.

piriforme. En la fig. 777, *d*, *e*, *f*, reproducimos varios elementos cuyo axon marchaba hacia atrás, ingresando en la corona radiante, mientras que una colateral se dirigía arriba hacia el plano de entrada de la comisura anterior. Al estudiar la corteza esfenoideal del hombre y del gato, hemos hecho notar también que muchos de los axones nacidos en esta región, emitían al nivel de la substancia blanca una ó dos largas colaterales finas que pudieran muy bien ingresar en la comisura anterior: semejante disposición es asimismo comunísima en el ratón, donde se ob-

serva en casi todas las células, incluso las polimorfas superficiales. Por todo lo cual nos inclinamos á pensar que las fibras comisurales de la porción esfenoidal representan en su mayoría colaterales largas de las células del lóbulo piriforme, y muy especialmente de la región frontal del mismo. No pretendemos excluir con esto la colaboración de axones directos de células de mediano volumen.

Además de las conexiones descritas, el brazo posterior de la comisura recibe, según veremos luego, un importante manajo de la vía de proyección ó centrífuga del lóbulo esfenoidal.

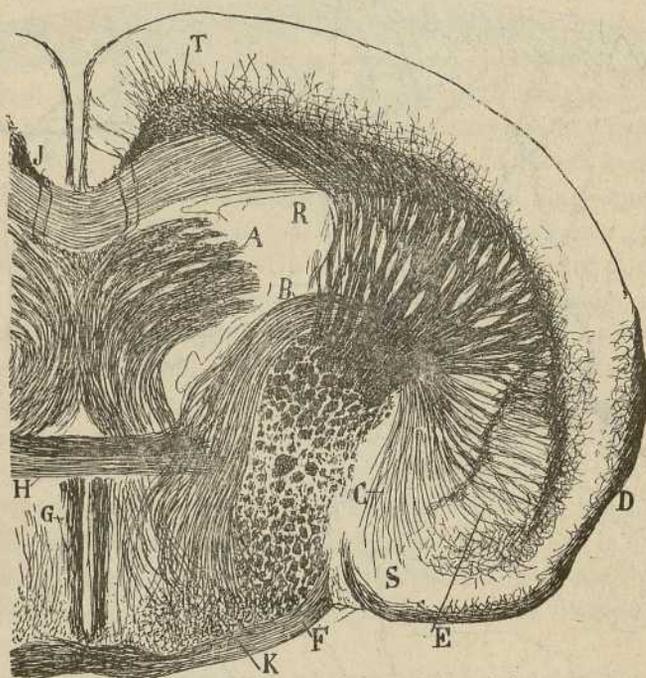


Fig. 778.—Corte frontal del cerebro del ratón de cuatro días. (La sección es tan espesa, que equivale á tres cortes ordinarios). — A, pilares del trigono; B, vía olfativa de proyección; C, origen de esta vía en la corteza esfenoidal; D, corteza olfativa esfenoidal; E, núcleo lenticular del cuerpo estriado; F, cinta óptica; G, radiación media del tabique; H, comisura anterior; J, cíngulo; K, vía olfativa de proyección; R, núcleo caudal del cuerpo estriado; T, haz arqueado ó longitudinal superior del cerebro.

Vía motriz ó de proyección de la corteza esfenoidal. — Según dejamos consignado, de toda la corteza esfenoidal proceden fibras nerviosas destinadas á la corona radiante, las cuales, concentrándose primeramente cerca del ventrículo y marchando hacia adelante, ganan el núcleo lenticular é ingresan en el pedúnculo cerebral. Este sistema no es otra cosa que la *estria córnea* ó *thenia semicircularis* del cerebro humano, cordón de substancia blanca que corre superficialmente entre el tálamo óptico y

cuerpo estriado en el suelo del ventrículo lateral. La persecución total de esta importante vía en los mamíferos girencéfalos, es sumamente difícil por lo largo y curvilíneo de su trayecto; en cambio, en el cavia y, sobre todo, en el ratón, es empresa cómoda el recorrer toda su complicada curva y sorprender su ingreso en el pedúnculo (fig. 779, A).

En la fig. 778, B, reproducimos un corte frontal del cerebro del ratón de pocos días, donde aparece todo el curso de la citada vía. En realidad, es imposible ver en una sola sección fina la totalidad del manojito olfativo de proyección; pero la cosa es factible en un corte frontal muy espeso y transparente, que sea un poco oblicuo de delante á atrás. Nótese que este cordón procede tanto de la corteza esfenoideal externa y media, es decir, de la subyacente á la expansión de la raíz externa olfativa, como de la región interna ó núcleo amigdalino. De todos estos parajes las fibras parten hacia arriba y adelante, cruzando, dispuestas en finos manojos, los núcleos grises del foco lenticular del cuerpo estriado, para converger finalmente en un compacto y robusto cordón, que se coloca por encima de los recios haces de la vía motriz (fig. 778, B). Una vez en este punto, marcha hacia adentro, describiendo un arco de concavidad inferior y colocándose por debajo del epitelio del ventrículo; pasa después por dentro de los haces del pedúnculo cerebral, y por fuera del tabique transparente, ocupado á este nivel por el codo del fornix; cruza á seguida por detrás la porción esfenoideal de la comisura, á la cual envía, según hemos mencionado ya, un manojito de hebras finas, y finalmente, llega, abriendo sus hacillos en abanico, á la substancia blanca, suprakiasmática, para tornarse antero-posterior y sumarse á la gran formación peduncular, dentro de la cual ocupará el área más interna é inferior. Algunos de sus manojos descendentes más internos, se apartan del cordón principal y se mezclan á la vía descendente del tabique, que desemboca precisamente en la misma área del pedúnculo cerebral destinada al cordón olfativo de proyección.

En este larguísimo trayecto, la citada vía olfativa no da colaterales; si las hay, no las posee aún el ratón de ocho días. En cambio, hemos visto dentro del núcleo lenticular fibras bifurcadas llegadas de la porción inferior de esta vía, las cuales daban señales de ramificarse y terminar en la corteza olfativa, y que acaso representen la terminación del manojito comisural de la *thenia*. En su porción terminal ó descendente, es decir, durante su trayecto por la región suprakiasmática, los hacillos de este sistema de proyección hallanse separados por numerosas células nerviosas, fusiformes, triangulares ú ovoideas, provistas de dendritas divergentes, y cuyo axon nos ha parecido descender, incorporándose al pedúnculo y haciéndose antero-posterior. Estas células, que son más numerosas á medida que descienden con la *thenia*, constituyen en realidad en la región hipotalámica más ventral, por debajo y detrás de la comisura anterior,

un foco prolongado que podría llamarse *núcleo intersticial de la vía proyectiva esfenoideal*. En él nos ha parecido que se bifurcan y emiten laterales los tubos de la tenia; pero la rareza de las buenas impregnaciones no nos ha permitido determinar las relaciones precisas entre ésta y dicho foco, el cual bien podría representar un ganglio motor del hipotálamo.

De la estría semicircular brotan dos corrientes de fibras: una transversal muy importante, destinada á la comisura anterior, y bien descrita por Kölliker (fig. 775, D); otra anterior y descendente, que parece agotarse en el tabique transparente. De ella hablaremos más adelante.

Sobre el origen y terminación de la *thenia* se han emitido muchos pareceres.

Kölliker (1), que ha consagrado mucha atención á este punto y ha estudiado dicha vía en preparados de Weigert del conejo, se inclina á admitir que tiene su principal origen en la corteza de la punta del cuerno inferior ventricular, en el foco amigdalino y el lenticular del cuerpo estriado, y su terminación por delante del quiasma óptico, en un foco gris que identifica con el ganglio basal de Ganser.

Parecido dictamen había emitido Honegger (2), que supuso también la existencia de conexiones entre dicha vía y el antemuro, el pilar anterior del trigono y el tálamo óptico. En sentir de Déjerine (3), la *thenia* representa una vía olfativa de tercer orden, en la cual figuran fibras brotadas de la amígdala y terminadas en el área olfativa, y conductores que nacen en el espacio perforado anterior y septo lúcido, y cuyas arborizaciones terminales se hallarian en la amígdala.

En la fig. 779, A, reproducimos nosotros la marcha de las fibras de la mencionada vía en el foco lenticular y núcleo amigdalino del ratón de quince días. Nótese que la inmensa mayoría de las fibras no corre subventricular, como Kölliker figura, sino que pasa á través del núcleo lenticular, para dirigirse hacia afuera y asaltar el plexo profundo complicadísimo de la corteza esfenoideal olfativa, plexo al cual van á parar, trazando muchas flexuosidades, los axones de los elementos de esta región cortical. El núcleo amigdalino recibe positivamente fibras, pero hasta ahora no nos ha sido posible sorprender el paso de ellas hasta los axones de los corpúsculos de este foco (fig. 779, C).

En suma, y sin dar el problema como definitivamente resuelto en todos sus puntos, creemos poder afirmar que la *stria semicircularis* representa una vía mixta comisural y proyectiva de la corteza olfativa esfenoideal. La inmensa mayoría de sus fibras nacería de las células de esta corteza, y una pequeña porción de las mismas se originaría quizás (acaso se termina) en la porción cortical del núcleo amigdalino.

En cuanto á su terminación, el grueso de las fibras ingresaría en el pedúnculo cerebral, sin perjuicio de contraer relaciones con el *núcleo intersticial* antes citado; mientras que algunos contingentes se terminarían, des-

(1) Kölliker : Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, p. 715.

(2) Honegger : Vergleichend-anat-Unters, über den Fornix, etc. Geneve, 1886.

(3) Déjerine : Anat. des centres nerveux, vol. II, 1901.

— Véase también : *Compt. rendus. Societé de Biol.*, 1897.

pués de incorporarse á la comisura anterior, en la corteza esfenoidal olfativa del lado opuesto y en los ganglios del *septum lucidum*.

Por lo demás, el núcleo amigdalino nos parece ser, como Kölliker afirma, un anejo del cuerpo estriado y no un centro olfativo. En él no penetran fibras olfativas directas, puesto que las de la raíz externa se detienen, según se advierte en la fig. 779, *a*, en el pico inferior de la corteza esfenoidal.

Vía asociativa sagital de la corteza esfenoidal. — Cuando se examinan cortes sagitales del lóbulo piriforme del ratón adviértese que, además de las vías ya citadas de sustancia blanca, existen muchas fibras intra-

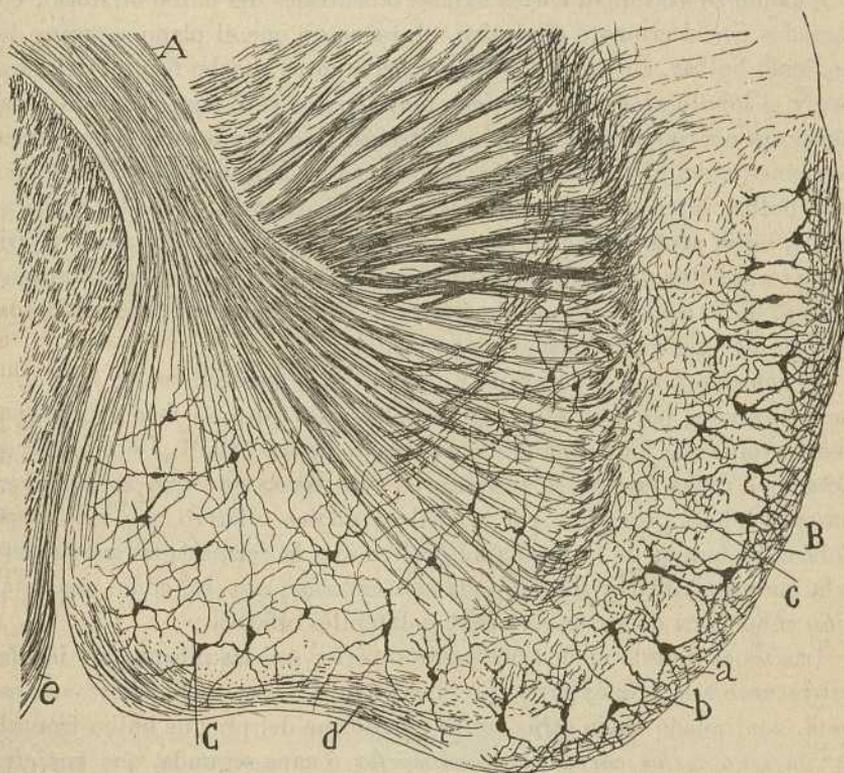


Fig. 779. — Corte frontal de la corteza esfenoidal del ratón de quince días. — A, vía de proyección de la corteza esfenoidal; B, corteza olfativa; C, núcleo amigdalino; *a*, capa de las fibras olfativas; *b*, zona de las células polimorfas grandes; *c*, plexo de las capas profundas; *d*, haz tangencial de la amígdala; *e*, cinta óptica.

grises que marchan sagitalmente uniendo quizás las regiones anteriores con las postero-superiores de este lóbulo. Particularmente abundantes son las destinadas á enlazar el *ganglio esfenoidal superior* ó caudal con la *región olfativa ó inferior* del lóbulo piriforme. Semejante corriente podría ser muy bien el camino de las excitaciones olfativas para dicho gan-

glio superior, foco íntimamente asociado, según veremos más adelante, con el asta de Ammon y fascia dentada (1).

Las fibras de esta vía asociativa sagital nos han parecido representar, en su mayoría, ramas de bifurcación de axones de proyección de células de la zona de los corpúsculos polimorfos superficiales y subyacentes. Algunos semejan, sin embargo, por su notable espesor, axones directos de células autóctonas.

RAÍZ OLFATIVA SUPERIOR Y SU FOCO TERMINAL

Cuando se examinan cortes axiales ó centrales del bulbo olfatorio, coloreados por el cromato argéntico, se reconoce que el plano superior del pedículo bulbar, en aquella región situada entre el cabo frontal del cerebro y el lóbulo accesorio, contiene también una capa superficial de fibras nerviosas continuadas con células mitrales. Algunas de ellas emanan probablemente del lóbulo accesorio, pero la mayoría proviene de toda la corteza bulbar interna y superior, desde donde marchan, reunidas en haces, hacia atrás y afuera, para converger, finalmente, en la raíz olfativa externa. Por virtud de esta dislocación y convergencia hacia atrás y afuera, dicha capa de fibras superiores es tanto más pobre en elementos, cuanto más nos acercamos al plano medio.

El referido plano superior de fibras mitrales puede llamarse *raíz olfatoria superior*, pues de ella parten colaterales para un foco gris subyacente arciforme, que reproducimos en la figura 780, 1. Pero hagamos notar que dicha raíz no se termina en este foco, sino que se prolonga hasta el lóbulo piriforme, por lo cual el núcleo olfativo que nos ocupa debe considerarse de la misma naturaleza que la corteza gris subyacente á la porción bulbar y frontal de la raíz externa; esto es, como una estación subalterna donde se terminan colaterales olfativas.

Las zonas de este núcleo pedicular superior son las mismas que las del subyacente á la raíz externa. En él existen: 1.º Una *zona plexiforme* espesa, continuada hacia atrás con la plexiforme del pliegue bulbo-frontal; 2.º, la *zona de los corpúsculos polimorfos* ó capa segunda, que encierra elementos ovoideos estrellados ó fusiformes, exentos de tallo radial y provistos de dos ó más dendritas ascendentes, ramificadas en la capa plexiforme, de algunas dendritas horizontales y descendentes, y de un axon fino que baja á la substancia blanca, donde acaba por hacerse anteroposterior; 3.º, debajo de esta zona hállase otra de células más voluminosas, de morfología muy variada, que podría llamarse *capa de las células piramidales medianas y grandes*, aunque en realidad la figura piramidal es poco frecuente, abundando más los elementos fusiformes y estrellados;

(1) Véase para más detalles, S. R. Cajal. La corteza olfativa, *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, tomo I, 1902.

4.º, por último, la capa de las *células polimorfas profundas* aloja elementos de varias formas, con robustas dendritas descendentes y tallo ó ramas radiales muy flexuosas. Algunas de estas células yacen en plena substancia blanca, á la cual envían la prolongación funcional.

La substancia blanca del foco pedicular superior es espesa y forma una zona de sección antero-posterior arciforme, que se prolonga, como se nota en la figura 780, D, con la del pliegue frontal de la corteza cerebral. Casi todas estas fibras aparecen cortadas de través en las secciones sagitales (fig. 780, D). En realidad, la mayoría de tales conductores toma al principio una dirección hacia afuera, para oblicuarse después é ingresar

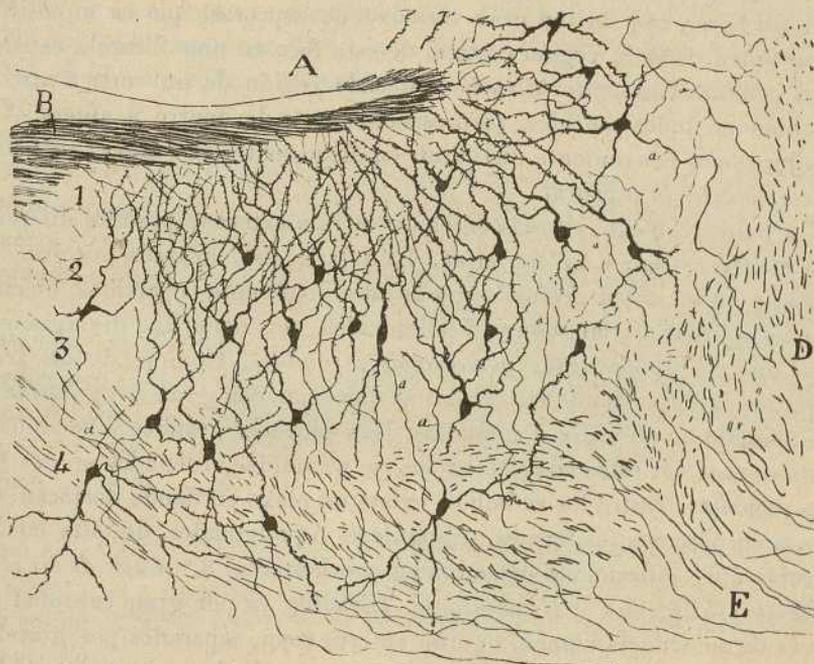


Fig. 780.—Corte sagital del núcleo olfativo superior del lóbulo olfatorio (ratón).— A, punta del lóbulo frontal; B, raíz superior; D, plano de substancia blanca; E, axones de proyección; 1, 2, 3, 4, capas del núcleo olfativo superior.

en la gran vía olfativa de proyección, la cual cruza, ya por debajo, ya por fuera, ya á través de la cabeza del cuerpo estriado (*lóbulo olfativo* de algunos autores) y acaba por juntar sus contingentes á la vía de proyección de la corteza olfativa frontal.

TUBÉRCULO OLFATIVO

Entre los centros que pasan por olfativos, cuéntase una región grisácea del lóbulo frontal, llamada espacio *perforado anterior* en el hombre, *tubérculo olfativo* en los animales. Este territorio, que en los roedores

constituye una eminencia ovoidea bastante saliente, confina hacia atrás con la cinta óptica, hacia adelante con la base del pedículo bulbar, por fuera con la raíz olfativa externa, y por dentro con el nervio óptico.

La estructura del tubérculo olfativo, sumariamente estudiada por Ganser, ha sido notablemente esclarecida por C. Calleja, quien describe tres capas: 1.^a, molecular; 2.^a, de las pequeñas y medianas pirámides; y 3.^a, capa plexiforme ó de los corpúsculos polimorfos.

Nuestras observaciones, en gran parte confirmatorias de las de Calleja, han sido efectuadas en preparados de Nissl y de Golgi, y recaído en el perro, gato, conejo, ratón y también en el hombre.

Una primera exploración del espacio perforado del hombre con el método de Nissl, nos da tan gran variedad de aspectos, que es imposible hacer entrar toda la región cortical de este foco en una fórmula estructural común. Los aspectos varían en cada región de un corte á otro y cambian en todos sentidos, pero especialmente de dentro á afuera. Así que juzgamos conveniente distinguir en dicho centro tres áreas: *externa*, *media*, é *interna* ó *fisural*.

La *región externa*, situada cerca de la raíz externa, permite diferenciar cuatro capas: 1.^a *Plexiforme*. Es espesa, está cruzada por gruesos vasos, y en su mitad profunda moran, desigualmente repartidas, ciertas células gigantes, triangulares ó poligonales, con dendritas divergentes. 2.^a *Capa de las pequeñas y medianas pirámides*. Comprende un área bastante extensa, donde las células se disponen con gran irregularidad, y á menudo en pléyades ó acúmulos. Hay pléyades grandes y pequeñas, y no es raro ver estos conglomerados de pirámides ordenados en dos series paralelas. Entre los acúmulos existe un plexo en donde destacan algunos corpúsculos fusiformes, triangulares ó poligonales, de talla considerable é irregularmente diseminados y orientados. 3.^a *Capa de los corpúsculos fusiformes y triangulares*. Invasada ya por gran cantidad de haces de substancia blanca, figuran en esta zona, separados por grandes intervalos, ciertos islotes de células gigantes estrelladas, triangulares ó fusiformes. Tales elementos se asemejan mucho por su figura y textura á las células motrices, poseyendo, como ellos, un protoplasma abundante y rico en grumos cromáticos y bastante cantidad de pigmento amarillento.

La *región intermedia* posee las mismas capas, pero se distingue perfectamente de la anterior por dos rasgos: 1.^o, porque los acúmulos de pequeñas pirámides hállanse más superficialmente colocados, llegando algunos hasta la *pía mater* y desapareciendo ó adelgazándose mucho por encima de ellos la zona plexiforme; y 2.^o, por la ausencia de acúmulos profundos de células gigantes.

La *región interna* se acerca al ángulo fisural ó de la hendidura interhemisférica de la corteza que estudiamos, y se reconoce fácilmente por carecer de estratificaciones manifiestas. Puédese, empero, distinguir algo

artificialmente, dos zonas : la *plexiforme*, notable por exhibir esparcidas con irregularidad y desorientadas células gigantes de figura ovoidea, poligonal ó triangular; y la de los *corpúsculos irregulares*, de aspecto plexiforme, y sembrada sin orden de elementos de estatura media, de forma variadísima, por lo regular estrellada ó en huso; de cuando en cuando, se sorprende algún islote alargado en sentido paralelo á la superficie y compuesto de elementos de talla mediana ó pequeña.

Disposición parecida, aunque mucho menos complicada, se presenta en los mamíferos. En la figura 781, reproducimos un corte sagital del tubérculo olfativo del gato de dos meses. Repárense de delante á atrás, tres territorios : uno anterior extenso, situado detrás del mango ó pedículo bulbar, y en el cual aparecen tres capas, esto es, la plexiforme, la de pequeñas y medianas pirámides y la de los corpúsculos polimorfos; otro intermedio, de exígua extensión, caracterizado por la presencia de un

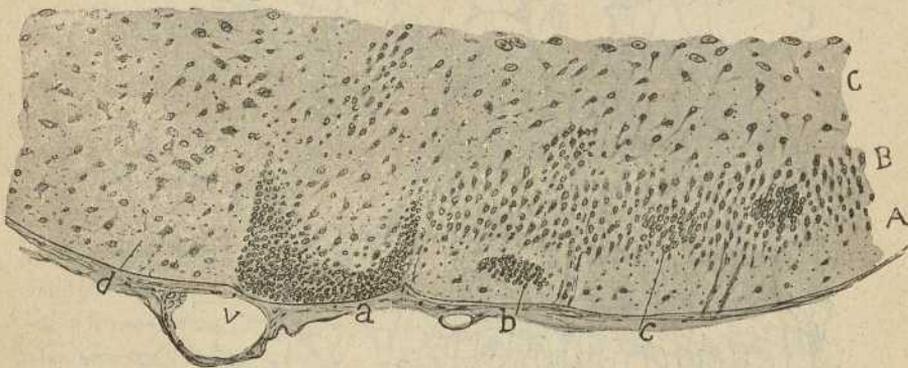


Fig. 781. — Corte antero-posterior del tubérculo olfativo del gato de dos meses.—A, zona plexiforme; B, capa de las medianas pirámides; C, zona de los elementos polimorfos; a, islote colosal de células enanas; b, otro islote pequeño; c, aglomerado de pirámides medianas; d, región prequiasmática del tubérculo olfativo; v, vaso.

casquete periférico de células menudísimas ó granos (fig. 781, a); y, en fin, uno posterior sumamente largo (en la figura aparece sólo una pequeña parte), bien reconocible por la ausencia de estratificación manifiesta (d). En la región anterior, la zona plexiforme suele presentar algún islote aplanado de granos ó células pequeñísimas (b); pero tales acúmulos son más comunes en la capa segunda ó de pirámides medianas, y aun en la tercera, donde para formarlas se congregan también elementos de exígua dimensión (c). La región media ó del casquete celular, es sin disputa el territorio cortical donde más delgada es la capa primera. De hecho desaparece por completo en la parte más culminante del islote (fig. 781, a), debajo del cual se aprecia un núcleo plexiforme sembrado de elementos de talla mediana y, más profundamente aún, algún acú-

mulo irregular de pirámides medianas. Esta gran pléyade submeníngea de granos, hállase en todos los animales que hemos explorado (perro, gato, ratón, conejo, cavia y hombre), y su aspecto varía mucho con la orientación y posición de los cortes y la especie de animal examinado. En el perro, sobre todo, afecta una gran extensión, descendiendo sus bordes hasta las zonas profundas, y emitiendo cordones y fajas ramificados y anastomasados, en cuyo centro destacan á menudo células más voluminosas envueltas en un plexo nervioso protoplásmico muy rico. La comparación de los cortes frontales con los sagitales, prueba que dicho

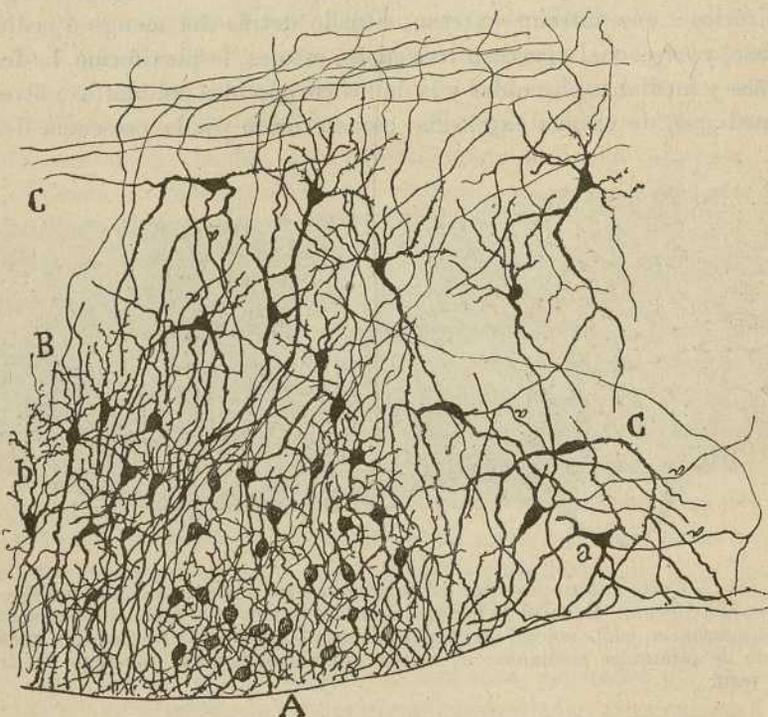


Fig. 782.—Corte sagital de un trozo del tubérculo olfativo del gato de veinte días.— A, borde del gran islote superficial de elementos enanos; B, zona de las pirámides medianas y grandes; C, zona de los corpúsculos polimorfos; C', porción de la región prequiasmática.

islote colosal de granos tiene una figura como de un casquete ó membrana cóncava hacia adentro, plegada y como desgarrada en sus bordes. En los cortes más externos de la región tubercular, este brusco plegamiento transversal que aparece en la figura 781, *a*, falta, presentándose el gran islote como la sección de una extensa concha, cuya parte más culminante se aproxima á la superficie.

En fin, la región posterior ó prequiasmática, caracterízase por carecer de islotes y exhibir esparcidas con irregularidad, células de gran talla (*d*).

Por el predominio y diseminación de los corpúsculos voluminosos, por la desorientación de los mismos y por la ausencia de estratificación bien notoria, esta región prequiasmática se asemeja mucho al territorio fisural inmediato, con el cual se continúa.

En las figuras 782 y 783, presentamos algunos de los resultados obtenidos por el método de Golgi, confirmatorios de las descripciones de Calleja. En la figura 782, A, que reproduce un corte sagital de la región de la gran pléyade de células enanas del gato (el corte pasaba no por el centro sino por el contorno del casquete de granos), pueden verse los granos que Calleja describió muy bien. Son éstas, sin disputa, las célu-

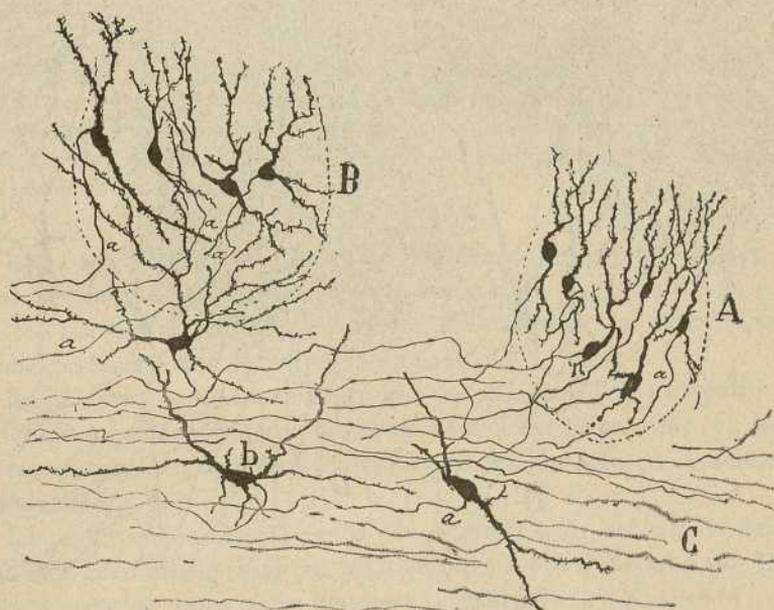


Fig. 783. — Corte sagital del tubérculo olfativo del ratón de ocho días. — A y B, islotes de pirámides; C, substancia blanca con células polimorfas gigantes.

las nerviosas más pequeñas que existen, puesto que su talla, en las más superficiales, no pasa de 5μ . Su protoplasma es tan escaso, que el núcleo se transparenta constantemente y sus finísimas dendritas en número de dos, tres ó más, irradian en todas direcciones, aunque con tendencia á subir hacia la rudimentaria capa plexiforme.

En los corpúsculos más profundamente situados, la dimensión del soma aumenta y la forma piramidal se acentúa. Del axon, que es finísimo y descendente, se comprueba que penetra en la substancia blanca é ingresa en la gran vía olfativa de proyección.

Según Calleja demostró, tales islotes reciben numerosas fibras nerviosas profundas que se terminan en plexo tupidísimo. Estas fibras centrí-

petas que hemos impregnado alguna vez en el gato, conejo y ratón, parecen venir de los haces radiados que cruzan la cabeza del cuerpo estriado, pero no nos ha sido dable fijar el origen. En la fig. 784, D, que reproduce un grabado del trabajo de dicho autor, podrá verse el delicadísimo plexo, en cuyo espesor aparecen pequeños huecos para alojar las diminutas neuronas. Las dimensiones de las células que pueblan los islotes no son iguales. Hay pléyades de corpúsculos piramidales medianos y los hay de elementos pequeños. En la figura 783, A, B, tomada del ratón

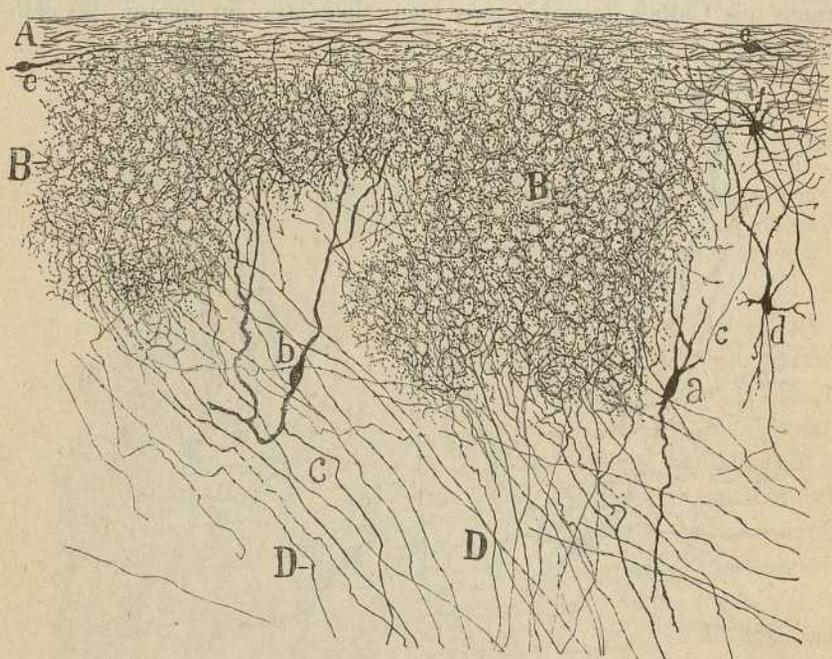


Fig. 784. — Islotes de pirámides del tubérculo olfativo del conejo. Se han teñido á favor del método de Golgi, casi exclusivamente, las arborizaciones nerviosas terminales. — A, capa molecular estrechada; B, islotes de pirámides; D, fibras nerviosas arborizadas en los islotes; a, célula fusiforme con cilindro-eje ascendente; b, célula fusiforme de cilindro-eje descendente; c, pirámide común; d, célula fusiforme de cilindro-eje descendente; e, fusiforme de la capa molecular.

de ocho días, aparecen dos islotes algo diferentes por el volumen de las células, aunque idénticos por el curso de los axones, que pudieron seguirse bien hasta la substancia blanca. Por debajo de ellos, nótase una capa de células polimorfas grandes, cruzadas de haces radiados llegados de la corteza olfativa frontal.

En los territorios desprovistos de islotes, la corteza del tubérculo olfativo reproduce, con algunas variantes, la frontal olfativa. En ella se observa una zona molecular, una capa de pirámides medianas y grandes, y una capa plexiforme sembrada de células gruesas polimorfas (fig. 782, B).

CAPÍTULO XLIV

FOCOS OLFATIVOS CUATERNARIOS Ó ASTA DE AMMON Y FASCIA DENTATA

Estructura de estos centros.—Textura del Asta de Ammon. — Textura de la fascia dentata.— Vías aferentes del asta de Ammon y fascia dentata. — Vías de proyección ó eferentes. — *Septum lucidum*. — Columnas anteriores del fornix y sus colaterales para el septo. — Psalterio ventral. — Ganglios del septo. — Vías aferentes y eferentes del septo lucido.

ASTA DE AMMON. — El asta de Ammon es una circunvolución cerebral adelgazada y simplificada, cuyo borde libre aparece rodeado y guarnecido por un trozo de circunvolución todavía más simplificado, que se llama *fascia dentata* ó cuerpo abollonado.

La palabra *circunvolución* hay que tomarla aquí en un sentido más fisiológico que anatómico, pues como hace notar Giacomini (1), los roedores que carecen de circunvoluciones poseen un asta de Ammon muy desarrollada.

La organización macroscópica y la estratificación del asta de Ammon, han sido bien reconocidas por los anatómicos que trabajaron por los antiguos métodos, tales como Kupffer (2), Meynert (3), Krause (4), Todt y Kahler (5), Obersteiner (6), Duval (7). Pero los datos de la fina estructura, los debemos muy señaladamente á Golgi (8), y después de éste

(1) *Giacomini*: Fascia dentata del grande hippocampo del cerebello umano. *Giornale della R. Acad. de Med. di Torino.*, fasc. 11-12, 1883.

(2) *Kupffer*: De cornu ammonis textura, 1859.

(3) *Meynert*: Handbuch von Stricker, p. 712, 1871.

(4) *Krause*: Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. I, Hannover, 1876, página 444.

(5) *Todt u. Kahler*: Lehrbuch der Gewebelehre, 1888.

(6) *Obersteiner*: Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane, &c., 2 Auflage, 1892.

(7) *Duval*: La corne d'Ammon., *Arch. de Neurologie*, tomos II et III, 1881 y 1882.

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

á Luigi Sala (1) y Schaffer (2). También nosotros (3), en un extenso trabajo sobre el argumento, pudimos recolectar algunos hechos nuevos, los cuales, junto con las importantes observaciones de los citados sabios, vamos á exponer sumariamente. En fin, citemos, además, como contributores á la anatomía del centro que nos ocupa, á Lugaro (4), Kölliker (5), Azoulay (6) y Smith (7).

Para evitar confusiones adoptaremos la nomenclatura clásica de las capas. Y con el fin de que pueda apreciarse mejor la correspondencia existente entre las zonas de la corteza cerebral y las del asta de Ammon y *fascia dentata*, pondremos al lado de la nomenclatura corriente la de las capas análogas de la corteza. Las zonas del asta de Ammon, son, desde la superficie ventricular á las regiones corticales: 1.º, *capa ependimal*; 2.º, *alveus ó substancia blanca*; 3.º, *stratum oriens ó zona plexiforme inferior*; 4.º, *capa de las pirámides amónicas*; 5.º, *stratum radiatum ó zona plexiforme intermedia*; 6.º, *capa de las fibras horizontales (stratum lacunosum)*; 7.º, *capa molecular ó plexiforme superficial*. La figura 786, que corresponde á un corte del asta de Ammon del cavia coloreado por Weigert-Pal, presenta el orden de estos estratos. En la figura 787, mostramos el conjunto de una sección del asta con sus relaciones con el subículo y cuerpo abollonado ó *fascia dentata*.

1.ª CAPA Ó ZONA EPITELIAL. — A partir de la cavidad ventricular, el asta de Ammon presenta una hilera de células epiteliales cortas, prismáticas ó cúbicas, que han sido impregnadas por L. Sala. Del cabo profundo de tales células brota un tallo radial, cuyo comportamiento varía según la época evolutiva.

En el recién nacido (conejo, ratón), la mayor parte de estas células suministran, por su cara profunda, un breve penacho de ramitas horizontales varicosas que terminan por debajo mismo del epéndimo. Pero entre los apéndices de esta ramificación se ve una muy espesa, verdadera prolongación de la célula que, atravesando oblicuamente las zonas

(1) Luigi Sala: Zur Anatomie des grossen Seepferdefusses., *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool.*, L. II. Leipzig, 1891.

(2) K. Schaffer: Beitrag zur Histologie der Ammons Hornformation. *Archiv. f. mikros. Anat.*, Bd. XXXIX, 1. Heft, 1892.

(3) S. Ramón Cajal: Estructura del asta de Ammon. *Anal. de la Socied. españ. de Historia natural*. Tomo XXII, 1893.

— Una traducción alemana de este trabajo fué publicada por el Profesor A. von Kölliker en *Zeitschrift. f. wissenschaftliche Zool.*, Bd. 53, 1893.

(4) Lugaro: Contributo alla fina Anatomia del Grande piede d'Hippocampo. *Archivio per le Scienze mediche*. Vol. XVIII, 3, 1893.

(5) Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre., Bd. II, 6, Aufl., 1896.

(6) Azoulay: Structure de la corne d'Ammon chez l'enfant. *Société de Biol. Séance du 3 mars 1894*.

(7) Elliot Smith: The relation of the Fornix to the Margin of the cerebral Cortex. *Journ. of Anat. and Physiol.* Vol. 32.

subyacentes y trazando un escalón en la de las pirámides, se ramifica ampliamente en el espesor de la zona molecular. A veces, el tallo se bifurca ó ramifica complicadamente al ingresar en la zona de las pirámides, como se veía en la figura 785, *e*).

En el conejo de ocho días, las ramitas periféricas del tallo radial se atrofian, y las que éste suministra se extienden casi exclusivamente en el espesor del *stratum oriens* y *alveus*. En esta fase, sin duda han sido vistas dichas expansiones por L. Sala, pues dice que pueden alcanzar hasta cerca de las grandes pirámides. Finalmente, en el conejo y cone-

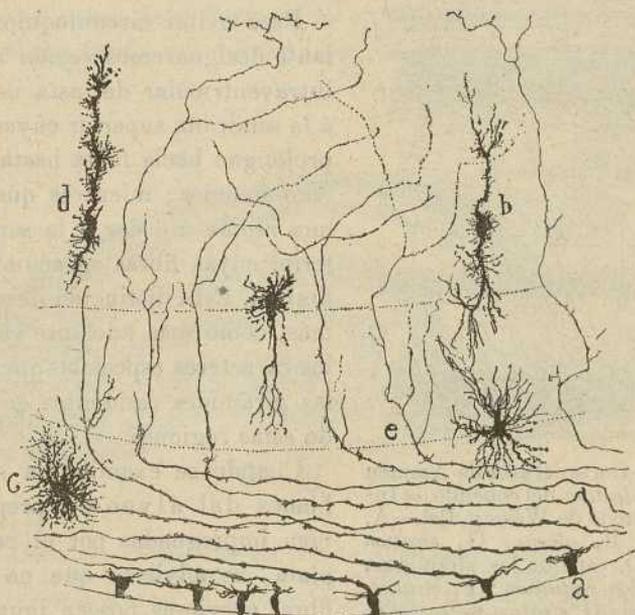


Fig. 785. — Células neuróglificas del asta de Ammon (región superior) del conejo recién nacido.—*a*, cuerpos de las células epiteliales; *b*, *d*, células neuróglificas alargadas; *c*, célula en araña; *e*, tallo ramificado del corpúsculo epitelial.

jillo de Indias adultos, el penacho del tallo radial se acorta y sus ramas fuertemente espinosas y como penniformes, se pierden entre las fibras medulares del *alveus*.

Por lo demás, en el conejo recién nacido existen ya esparcidas por el espesor del asta de Ammon muchas células de neuroglia. Algunas de ellas presentan todavía el alargamiento y dirección radial que denuncian su origen epitelial (fig. 785, *d*).

2.^a CAPA (ALVEUS Ó SUBSTANCIA BLANCA).—Esta zona se compone de los cilindros-ejes de las pirámides, de algunos corpúsculos polimorfos dislocados de la capa inmediata (*stratum oriens*) como han demostrado Golgi, Sala y Schaffer, y de fibras centripetas ó comisurales, lle-

gadas con la fimbria de la comisura interamónica. Como se ve en la figura 787, la capa de substancia blanca forma, por el lado del ventrículo, una extensa superficie convexa rematada en dos grandes espesamientos: uno interno triangular, que es la *fimbria* (fig. 787, F), ó *pilar posterior del trigono cerebral*; y otro externo

emplazado en el ángulo amónico sub-biclar (fig. 787, G), y correspondiente en gran parte á la gran vía *esfeno-amónica*, de que hablaremos más adelante.

Para evitar circunloquios, en adelante designaremos *región superior* ó *intraventricular* del asta de Ammon á la semicaña superior cuyas fibras se prolongan hacia fuera hasta la vía *esfeno-amónica*; mientras que llamaremos *región inferior* á la semicaña inferior cuyas fibras se acumulan en la fimbria. Esta distinción descansa además, como más adelante veremos, en los caracteres especiales que muestran las *pirámides* residentes en cada una de estas regiones.

Cuando se examina la substancia blanca del álveo en preparaciones bien impregnadas por el cromato de plata, se advierte que no todas las fibras nerviosas poseen igual espesor, cabiendo distinguirlas en *gruesas* y *finas*. Las *gruesas* marchan, por lo común, á distancia del epitelio en la vecindad del *stratum oriens* y se continúan con los cilindros-ejes de las *pirámides*. Las *finas* son muy numerosas en la región superior del asta de Ammon y yacen de preferencia junto al epitelio. La capa periférica construída de estas fibrillas se engruesa

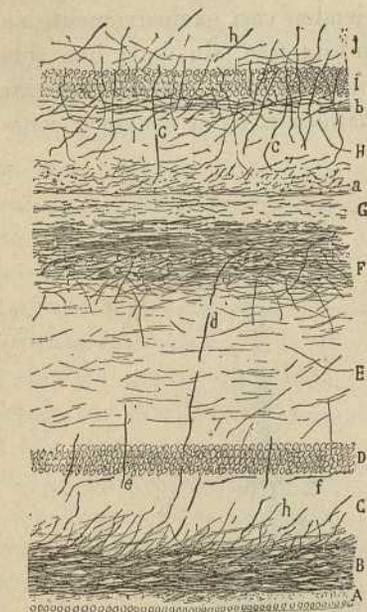


Fig. 786.—Corte del asta de Ammon y *fascia dentata* del conejillo de Indias. Método de Weigert Pal.—A, epitelio; B, *alveus*; C, *stratum oriens*; D, capa de las *pirámides*; E, *stratum radiatum*; F, *stratum lacunosum*; G, *stratum moleculare*; H, zona molecular de la *fascia dentata*; I, capa de los granos; a, fibras meduladas del tercio externo de la zona molecular de la *fascia dentata*; b, plexo horizontal supra-granular; c, cilindros-ejes ascendentes partidos de la capa de células polimorfos de la *fascia dentata*; d, cilindro-eje que desciende al *alveus*; e, cilindros-ejes ascendentes de células yacentes en la capa de las células polimorfos; f, fibras nerviosas de las células del cilindro-eje horizontal.

notablemente al nivel del *subiculum*, donde constituye un manojito espeso bien distinto del formado por la vía *esfeno-amónica*.

Colaterales de la substancia blanca.—Son escasas, notablemente finas y parten en ángulo recto de las fibras gruesas del álveo ó cilindros-ejes de las *pirámides*. La región donde pueden demostrarse mejor dichas co-

laterales, es la del hileo, ó sea la parte del asta de Ammon que se sumerge ó está á punto de hundirse en la concavidad de la *fascia dentata* (fig. 788, C). La mayoría de las colaterales parecen ramificarse y perderse en el *stratum oriens*, pero se ven también otras que remontan la capa de las pirámides para perderse y ramificarse en la zona supra-piramidal.

3.^a CAPA Ó STRATUM ORIENS (Zona de los *Corpúsculos polimorfos* de la corteza típica).—Algunos de los elementos de esta zona han sido descritos por L. Sala; pero las propiedades de los cilindros-ejes que de ellos emanan son conocidas circunstanciadamente gracias á las indagaciones de Schaffer.

El *stratum oriens* debe distinguirse en dos subzonas: *subzona inferior* ó de las células fusiformes é irregulares; *subzona superior* ó plexiforme.

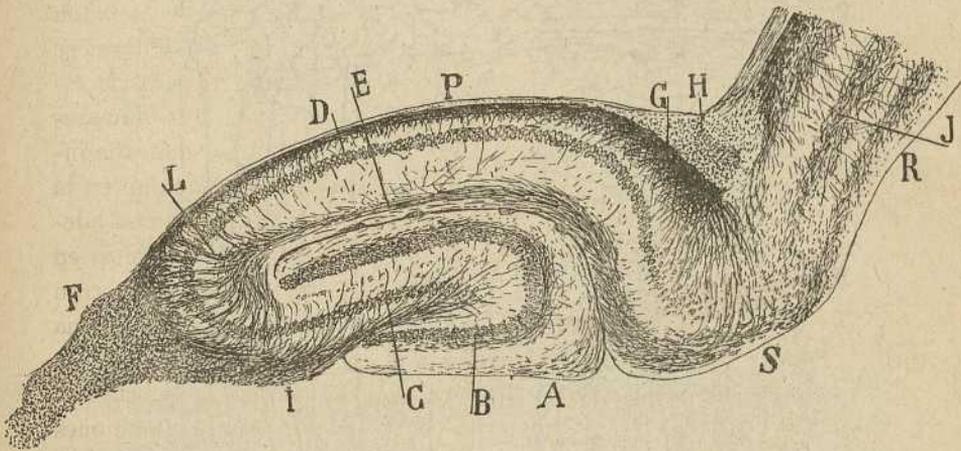


Fig. 787.—Corte antero-posterior del asta de Ammon del conejillo de Indias adulto. Coloración de las fibras de mielina por el método de Weigert-Pal.—A, capa molecular de la *fascia dentata*; B, capa de los granos; C, zona de las gruesas pirámides; D, zona de las pirámides pequeñas ó superiores; F, fimbria; G, vía esfenamónica; H, fibras finas, probablemente continuadas con el cuerpo calloso; I, región inferior del asta de Ammon; P, región superior de la misma; E, fibras medulladas del *stratum lacunosum*; S, subículo; R, región occipital de la corteza.

A) La subzona inferior, rayana de la substancia blanca encierra, por lo común, células fusiformes ó triangulares paralelamente dirigidas á las fibras del *alveus*, y cuyas ramas protoplasmáticas se pierden entre los tubos de mielina. El cilindro-eje de tales elementos nos ha parecido, por lo menos en algunos casos, comportarse como el de las células de Martinotti del cerebro, es decir, que atravesando las capas medias se remonta á la molecular ó plexiforme superficial donde se arboriza y termina (fig. 792, a, b).

B) La subzona superior de la capa de las células polimorfos es mucho más espesa, y por su aspecto y posición merece llamarse *zona plexiforme inferior*. Es el punto de reunión de los penachos inferiores de las pirámides y de las colaterales de los cilindros-ejes de éstas. Contiene tam-

bién, conforme á la descripción de Schaffer, células especiales que cabe distinguir en tres especies : células de axon semilargo ascendente, células de axon largo descendente, células de axon corto horizontal ramificado en torno de las pirámides.

1.º *Las células de axon ascendente* han sido descubiertas por Schaffer. Trátase de células generalmente poco voluminosas, ya fusiformes, ya triangulares, situadas acá y allá, en todo el espesor de la zona que estu-

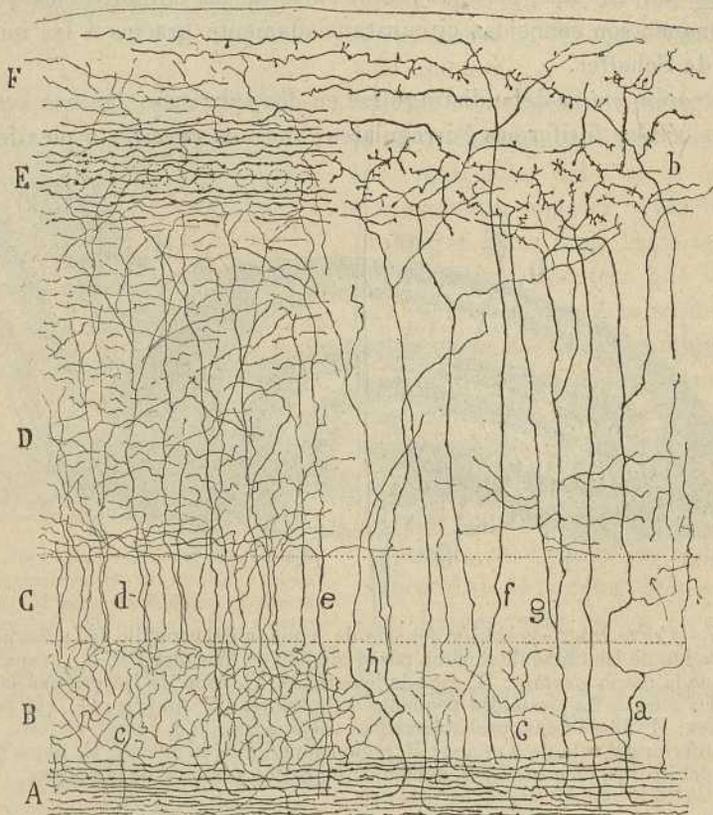


Fig. 788.—Corte del asta de Ammon del conejo de ocho días. Método doble al cromato de plata. La parte izquierda de esta figura muestra las fibras colaterales de la substancia blanca; la derecha contiene las fibras probablemente terminales llegadas del álveo y arborizadas en *b*; A, álveo; B, capa de las células polimorfas; C, capa de las pirámides; D, *stratum radiatum*; E, *lacunosum*; F, *moleculare*; *a*, fibra nerviosa terminal; *c*, colaterales de la substancia blanca.

diamos, aunque prefiriendo las porciones vecinas á la capa de las pirámides. Sus expansiones protoplasmáticas caminan ora horizontales, ora descendentes, dividiéndose y perdiéndose, de preferencia, en la proximidad de la substancia blanca (fig. 789, B, C).

Tocante al axon hay que distinguir dos variedades : 1.ª, células cuyo cilindro-eje ascendente se ramifica y consume en lo alto de la zona mo-

lecular, al nivel sobre todo de las fibras meduladas horizontales (*stratum lacunosum*). Estas células indicadas por Schaffer son, á nuestro juicio, poco abundantes; 2.^a, células cuyo cilindro-eje ascendente se arquea á distintas alturas del espesor de la zona suprapiramidal ó radiada, para

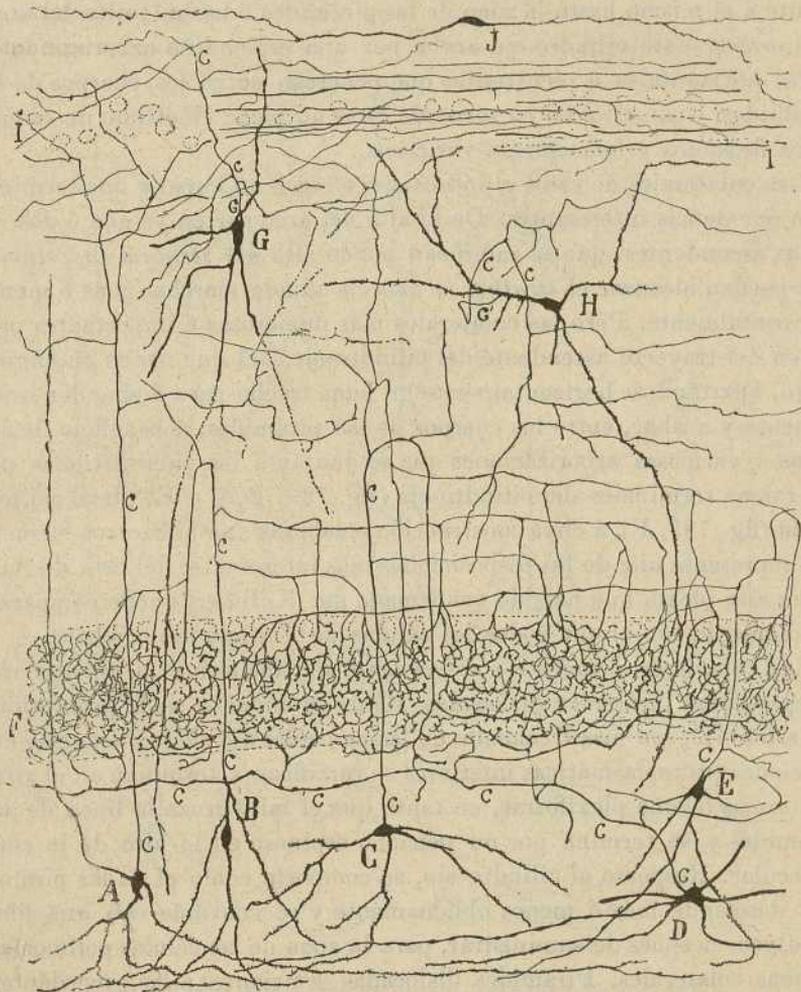


Fig. 789.—Corte del asta de Ammon del conejo de un mes. (Método de Cox).— A, célula cuyo cilindro-eje ascendente se termina en el *stratum lacunosum*; B, C, E, células cuyo axon arciforme se termina en plexos nerviosos interpiramidales; F, capa de las pirámides con el plexo nervioso intercelular; G, H, dos células de axon corto del *stratum radiatum*; I, fibras horizontales del estrato lacunoso; J, célula fusiforme, sin expansiones nerviosas, de la zona molecular. (La letra c, quiere decir cilindro-eje).

acabar ramificándose entre las pirámides subyacentes. Este tipo interesante es más común que el precedente y ha sido impregnado aunque incompletamente por Schaffer, quien no ha logrado ver, á juzgar por sus

dibujos, ni la terminación de la expansión nerviosa, ni la de las numerosas colaterales descendentes. Como puede verse en la figura 789, B, C y E, el axon parte de lo alto de la célula, cruza verticalmente la capa de las pirámides, y, á nivel variable del *stratum radiatum*, traza un arco más ó menos abierto, para descender en línea recta y paralelamente á sí mismo hasta la zona de las pirámides ó hasta lo alto del *stratum oriens*. Este cilindro-eje acaba por una espléndida arborización de fibras horizontales ó recurrentes que penetran entre los cuerpos de las pirámides, y constituyen en torno de éstas un plexo riquísimo de ramúsculos flexuosos y fuertemente varicosos.

Las colaterales de estos cilindros-ejes ofrecen un curso y una terminación por demás interesantes. De lo alto del arco parten ya una ó dos ramitas ascendentes, que se ramifican por lo alto del *stratum radiatum* y que pueden alcanzar el *stratum lacunosum* donde marchan más ó menos horizontalmente. Pero las colaterales más numerosas é importantes proceden del trayecto ascendente del cilindro-eje, del que nacen en ángulo recto, apartándose horizontalmente un buen trecho para descender bruscamente y acabar, entre los cuerpos de las pirámides, á beneficio de tupidas y varicosas arborizaciones que se juntan á las suministradas por las ramas terminales del cilindro-eje (fig. 789, B, C). El plexo así formado (fig. 789, F), á cuya construcción colaboran también otros elementos, representa una de las disposiciones más interesantes del asta de Ammon; este plexo, que ha sido confirmado por Kölliker, puede compararse solamente con el que rodea las células de Pukinje del cerebelo.

Las células de cilindro-eje descendente son fusiformes ó triangulares y representan pirámides dislocadas. Raras en número en la proximidad de la fimbria, son más frecuentes en las cercanías del *subiculum*. Sus expansiones protoplasmáticas inferiores se ramifican y terminan en el *stratum oriens* ó zona plexiforme, en tanto que el tallo cruza la línea de las pirámides y se termina por un penacho espinoso en lo alto de la zona molecular. Respecto al cilindro-eje, se comporta como el de las pirámides, desciende más ó menos oblicuamente y se continúa con una fibra del álveo, después de suministrar, para la zona de las células polimorfas, algunas colaterales. Pirámides dislocadas semejantes á las precedentes, han sido también observadas en el hombre por Azoulay y Kölliker.

Las células de axon corto horizontal, descubiertas por nosotros, yacen en todo el espesor de la zona de las células polimorfas, pudiendo residir algunas hasta en el espesor de la substancia blanca; pero, en general, ocupan la parte media ó superior del *stratum oriens*. Caracterízanse estos corpúsculos por su gran estatura, su forma estrellada y la orientación radiada de sus expansiones protoplasmáticas que alcanzan gran longitud y exhiben un aspecto fuertemente varicoso. Entre estos apéndices se halla siempre uno ó dos ascendentes muy varicosos que, cruzando la zona su-

perpuesta, ganan la capa molecular donde terminan, ora sin ramificarse, ora dividiéndose muy sobriamente en ramos arrosariados. Las expansiones protoplasmáticas descendentes tienden á orientarse paralelamente al

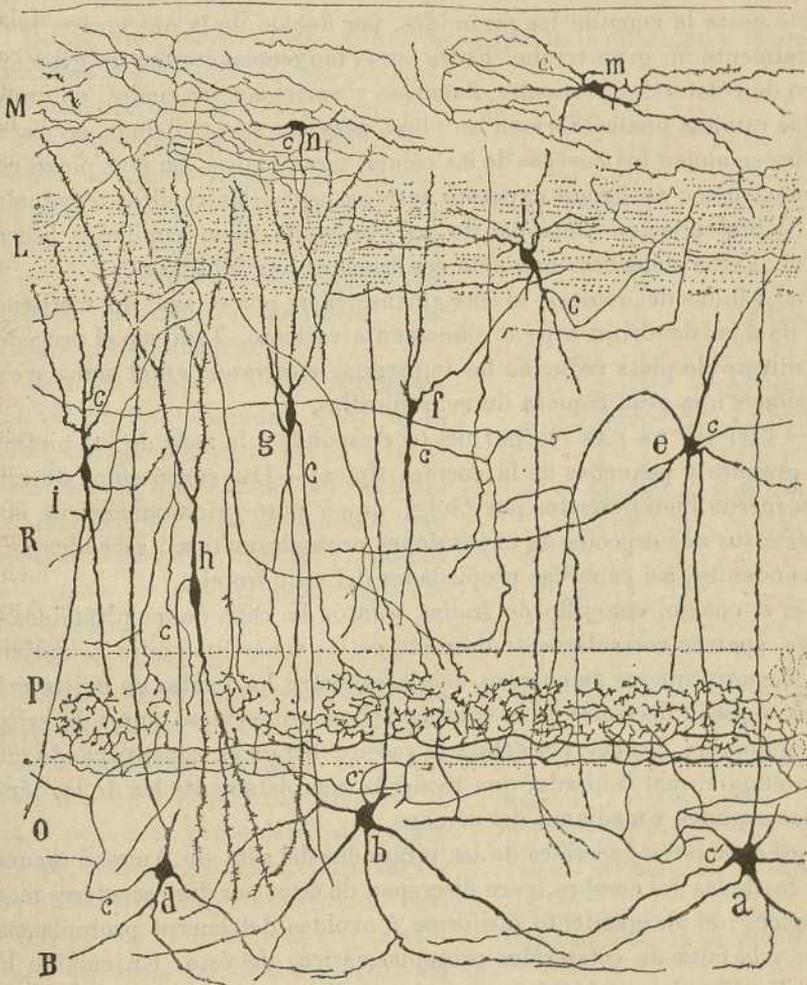


Fig. 790.—Corte del asta de Ammon del conejo de un mes. Método de Cox.—*a, b, d*, células de cilindro-eje horizontal; *e, f*, células de cilindro-eje corto para el *stratum radiatum*; *g, h*, pirámides dislocadas; *i*, célula cuyo cilindro-eje suministra ramas para el plexo interpiramidal; *j*, célula de la capa lacunosa; *m, n*, dos pequeñas células del *stratum moleculare*. (La letra *c*, en ésta como en otras figuras, marca la expansión nerviosa de toda célula). B, substancia blanca; O, *stratum oriens*; P, capa de las pirámides; R, *stratum radiatum*; L, *stratum lacunosum*; M, *stratum moleculare*.

álveo, alcanzando una gran extensión, sin mostrar tan acentuado el aspecto espinoso de las expansiones de las pirámides.

El axon es grueso, y marcha ya horizontal, ya oblicuamente, descom-

poniéndose luego en varias ramas gruesas, que divergen en todos sentidos, aunque propendiendo á ascender hacia la zona de las pirámides.

Semejantes ramas, en vez de disminuir de diámetro á medida de su alejamiento del origen, se espesan y tornan varicosas, subiendo oblicuamente hasta la zona de las pirámides, por debajo de la que corren horizontalmente un gran trecho. En su curso tangencial emiten un gran número de colaterales verticales, flexuosas y varicosas, las cuales, en unión de las ramitas finales, forman un plexo nervioso apretadísimo, en cuyas mallas se alojan los cuerpos de las células piramidales. En este plexo colaboran, como ya hemos expuesto anteriormente, los ramitos terminales de la prolongación funcional de las células de axon semilargo ascendente. Estos elementos han sido confirmados por Kölliker.

Las células del *stratum oriens* tíñense bien por el azul de metileno, que da á las dendritas aspecto sumamente varicoso. También el proceder del nitrato de plata reducido las impregna, mostrando en el soma y expansiones una gran riqueza de neurofibrillas.

4.^a CAPA Ó DE LAS PIRÁMIDES (corresponde á la zona de las pirámides grandes y pequeñas de la corteza típica).—Los corpúsculos de esta zona fueron bien descritos por Golgi, quien puso primeramente de manifiesto sus dos especies de expansiones protoplasmáticas, ascendentes y descendentes, así como las propiedades del cilindro-eje.

En el conejo, conejillo de Indias y ratón la capa de las pirámides es densa, aparece correctamente limitada de las zonas limítrofes y contiene tres ó cuatro hileras de cuerpos celulares, entre los cuales no existe más espacio que el necesario para contener el plexo nervioso antes descrito. En el hombre, los cuerpos celulares yacen á distancia, constituyendo una zona amplia, mal limitada, que recuerda completamente las de las pirámides grandes y medianas del cerebro.

Los caracteres generales de las pirámides del asta de Ammon recuerdan los de las del cerebro, pero discrepan de éstas por dos caracteres morfológicos: el alargamiento fusiforme ú ovoideo del cuerpo protoplasmático, y la falta de colaterales protoplasmáticas de éste. En cambio los apéndices basales adquieren gran desarrollo, constituyendo un penacho descendente que ingresa en el *stratum oriens*, donde se pone en relación con el plexo de fibrillas colaterales de esta zona. El tallo ascendente se conserva indiviso hasta que llega á la *zona radiada*; una vez en ella suministra numerosos apéndices colaterales y, á diversas alturas del asta de Ammon, se descompone en un penacho de fibras divergentes que pueden remontarse hasta el límite superior de la corteza (*stratum moleculare*).

El cilindro-eje brota, ya del cuerpo, ya de una gruesa expansión protoplasmática, desciende más ó menos oblicuamente y se continúa con una fibra nerviosa del álveo, no sin haber suministrado antes, durante su curso por el *stratum oriens*, dos, tres ó más colaterales ramificadas y termina-

das entre las células polimorfas. La reunión de estas colaterales, así como de muchas ramitas emanadas de las células sensitivas de Golgi, da lugar á la formación, en el *stratum oriens*, de un plexo nervioso tupidísimo que se complica todavía por su mezcla con algunas colaterales llegadas de la substancia blanca.

En general, cuando dicho cilindro-eje aborda la substancia blanca, se continúa por un tubo de ésta por simple acodamiento (fig. 791, B); pero á veces se aprecia claramente una bifurcación en ramas desiguales: la más delgada, con aspecto de colateral, dirígese hacia arriba y adentro; la más espesa, continuación del cilindro-eje, camina en dirección contraria, ó al menos bastante distinta.

Esto, en cuanto á los caracteres comunes de las pirámides. Mas, si se examinan atentamente las células de esta especie que habitan en cada semi-cilindro del asta de Ammon (regiones superior é inferior), pronto echaremos de ver algunos rasgos diferenciales.

Las *pirámides de la región inferior*, alcanzan, según demostró Golgi, una estatura mayor, y exhiben, á medida que se aproximan al íleo de la *fascia dentata*, un cuerpo más irregular y unos penachos protoplasmáticos más cortos, recios y groseros. Otro carácter distintivo muy interesante, descubierto por Schaffer y de cuya exactitud podemos certificar, consiste en que, á corta distancia del arranque del cilindro-eje, emite éste una colateral tan espesa que á menudo representa una rama de bifurcación; este robusto ramo, después de suministrar una ó dos ramillas que se arborizan en lo alto del *stratum oriens* (fig. 791, a) asciende por el *stratum radiatum*, gana el *lacunosum* ó de las fibras horizontales y tórñase horizontal continuándose con una de las fibras nerviosas meduladas que constituyen esta zona del asta de Ammon (figs. 791, a y 795, i).

En la región subyacente á la fimbria (fig. 787, L y 798 g), la reunión

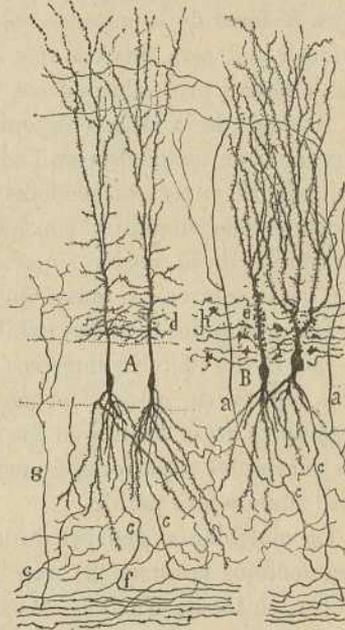


Fig. 791. — Células piramidales del asta de Ammon — A, células pequeñas ó de la región superior; B, células grandes ó de la región inferior del asta de Ammon; a, colaterales gruesas ascendentes; c, cilindros-ejes; e, excrecencias del tallo de las gruesas pirámides; d, ramitas espinosas del tallo de las pequeñas; f, colateral fina para la substancia blanca; g, una colateral emanada de fibras del álveo; h, fibras musgosas en relación con las gruesas pirámides.

de las colaterales ascendentes constituye un conjunto de hacesillos verticales, los cuales disóciándose en cuanto abordan el *stratum radiatum*, continuándose sus fibras, en radios distintos, con los tubos medulados del referido estrato lacunoso. Un examen atento de estas colaterales durante su curso horizontal y superior, permite seguirlas hasta cerca del *subiculum*. En todo este larguísimo trayecto emiten ramillas para la zona radiada y estrato lacunoso, terminándose el tallo en el espesor de los mismos. A favor de las citadas colaterales, una gruesa pirámide de la región inferior del asta de Ammon, puede ponerse en relación con infinidad de penachos protoplasmáticos de las pirámides de la región superior.

Además de la larga colateral recurrente, las gruesas pirámides se diferencian de las medianas ó superiores, por presentar, en el soma y tallo ascendente, unas excrescencias colaterales verrugosas en contacto, según veremos más adelante, con los axones de los granos (fig. 791, e). Las pirámides de la región superior, poseen, en vez de excrescencias, finas dendritas colaterales más ó menos transversales (fig. 791, d).

Las pirámides grandes exhiben un retículo de neurofibrillas ya descrito por Bethe (1). En nuestros preparados del conejo aparecen estas hebras teñidas de rojo, y formando dos haces ascendente y descendente, repartidos en el axon y en los dos penachos de dendritas. El armazón de las pirámides superiores ó medianas, se colorea con dificultad, mostrándose sumamente pálido.

La morfología general de las pirámides se presenta también, según reconocimos nosotros (2), con iguales caracteres que en los preparados de Golgi, en los de Ehrlich. Reconócese con entera evidencia teñidos de azul intenso: ambos penachos radiales, el axon, sus colaterales inferiores y sobre todo, la colateral recurrente, que puede seguirse muy bien hasta el estrato lacunoso. Las estrangulaciones, coloreables en azul intenso, denuncian la presencia de vaina medular en las citadas fibras recurrentes.

5.^a CAPA Ó STRATUM RADIATUM. — Esta zona junto con las subsiguientes, llamadas *stratum lacunosum* y *stratum moleculare* representa la capa superficial ó plexiforme de la corteza típica, y constituye una faja concéntrica limitada por arriba por el *stratum lacunosum* ó sustancia blanca intermedia del asta de Ammon, y hacia abajo por la zona de las pirámides (fig. 786, E). En esta región se alinean paralelamente los tallos periféricos de las pirámides, de cuya reunión así como del entrecruzamiento de sus ramas colaterales espinosas se forma un riquísimo plexo protoplasmático. El penacho terminal se extiende en gran parte por la zona molecular ó plexiforme superficial y estrato lacunoso.

(1) Bethe: Ueber die Neurofibrillen u. der Ganglienzellen von Wirbelthieren und Beziehungen zu Golginetzen. *Arch. f. mikros. Anat.*, & Bd. 55, 1900.

(2) S. Ramón Cajal: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. microgr.*, tomo 1, 1896.

Ni Sala ni Schaffer describen células nerviosas en la zona radiada. No son en verdad muy abundantes, pero existen constantemente, pudiéndose distinguir cuatro especies :

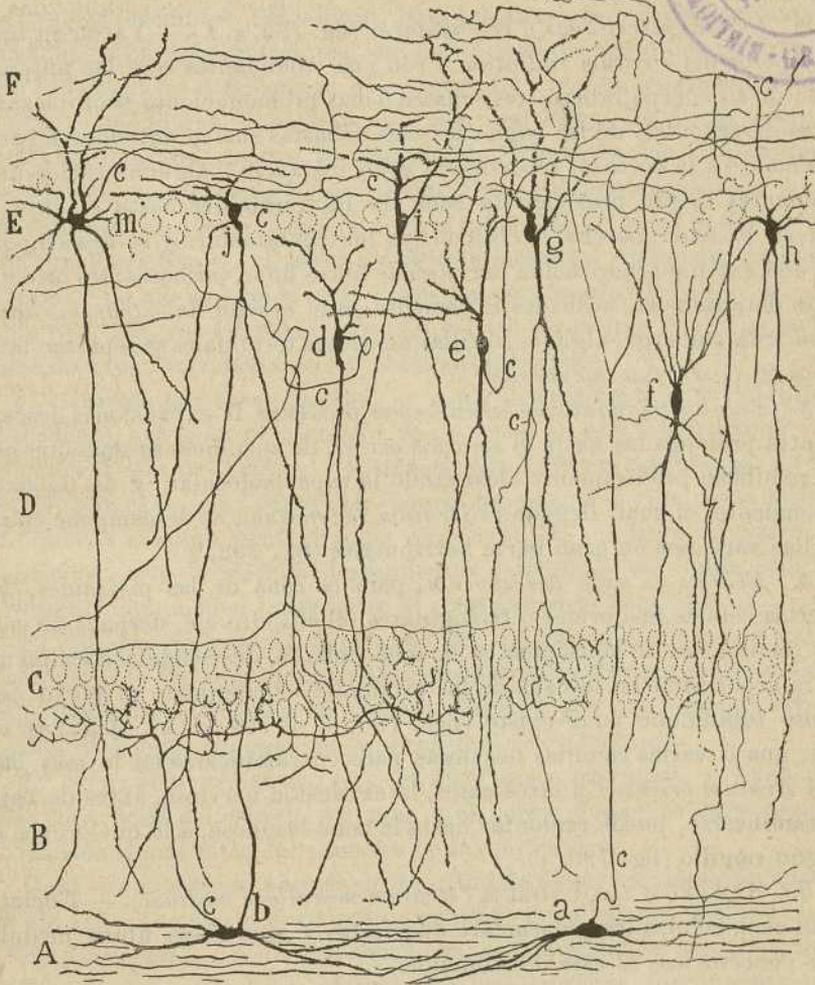


Fig. 792.—Corte del asta de Ammon del conejo de diez días. Método al cromato de plata. Impregnación doble.—A, substancia blanca; B, capa de las células polimorfas; C, capa de las pirámides; D, *stratum radiatum*; E, *stratum lacunosum*; F, *stratum moleculare*, a, célula de cilindro-eje ascendente; b, otra de cilindro eje arborizado entre las pirámides; d, célula cuyo cilindro-eje da ramas al plexo nervioso interpiramidal; e, f, células cuyo cilindro-eje se pierde ramificándose en el *stratum lacunosum*; j, i, h, m, células del *stratum lacunosum*, cuyo cilindro-eje se arboriza en éste y en el *stratum moleculare*; g, célula cuyo axon descendente suministraba ramas para el plexo interpiramidal.

1.^a *Pirámides dislocadas*.— Son células ovoideas ó piramidales de dirección análoga á la de las pirámides subyacentes, con una ó varias ra-

mas descendentes para el *stratum oriens*, un tallo vertical ramificado en lo alto de los estratos lacunoso y molecular, y un cilindro-eje vertical que se pierde en el *alveus*. En la fig. 790, *h, g*, el cilindro-eje procedía de lo alto del cuerpo celular, arqueándose luego para tomar curso descendente.

2.^a *Células estrelladas ó triangulares* (fig. 792, *e, f*).—Yacen en todo el espesor del *stratum radiatum* y son más abundantes que las anteriores; de su cuerpo brotan tres, cuatro ó más prolongaciones protoplasmáticas divergentes, de las cuales las más robustas suelen extenderse paralelamente á la corteza, recorriendo gran distancia; algunas ramas descendentes llegan cruzando la zona de las pirámides hasta el *stratum oriens*. El axon marcha ya oblicuo, ya horizontalmente y se descompone en una extensa arborización nerviosa de fibras finas, varicosas, sin orientación determinada, acabadas libremente en el espesor del *stratum radiatum*. Sin embargo, algunas fibrillas nerviosas terminales se reparten también en el *stratum lacunosum*.

3.^a *Células triangulares ó fusiformes* provistas de expansiones descendentes prolongadas hasta el *stratum oriens*, de apéndices ascendentes que se ramifican profusamente alcanzando la capa molecular, y de un axon ascendente, el cual, llegado al *stratum lacunosum*, se descompone en ramillas varicosas en gran parte horizontales (fig. 792, *f*).

4.^a *Células de axon descendente*, para la zona de las pirámides. En ciertas células fusiformes ó triangulares, el cilindro-eje, después de emitir ramitas que se consumen en la zona radiada, desciende verticalmente para arborizarse en la capa de las pirámides, colaborando al plexo nervioso tupido que aquí existe (figs. 790, *i*, y 792, *d, g*). Algunas veces, una ó varias ramillas nerviosas parecen ramificarse en lo más bajo del *stratum oriens*. En otros casos, la expansión nerviosa, antes de bajar y ramificarse, puede remontar hasta la zona lacunosa, á la que provee de algún ramillo (fig. 790, *i*).

6.^a STRATUM LACUNOSUM (*stratum medullare médium*).—Encierra esta capa células irregularmente dispuestas y numerosas fibras meduladas concéntricas al asta de Ammon.

a) Fibras nerviosas.—Constituyen haces paralelos que, arrancando de la zona inferior del asta de Ammon, se prolongan hasta el *subiculum*. Dichas fibras sólo se disponen en capa independiente en la región superior del asta de Ammon, es decir, por encima de la fimbria; al nivel de ésta y en la región inferior ocupan indistintamente todo el intervalo que separa el estrato de las pirámides de la capa de corpúsculos polimorfos de la *fascia dentata* (fig. 795, *K*).

Las fibras que toman participación en la construcción del estrato lacunoso son numerosas. Pueden contarse desde luego las siguientes especies: 1.^a Hebras colaterales finísimas ascendentes, procedentes de la

substancia blanca del *alveus*. Una parte de ellas se ramifica y pierde en el *stratum oriens*, ó entre los cuerpos de las pirámides, pero otra porción se prolonga más arriba, ingresando en los fascículos de la zona lacunosa. 2.^a Colaterales espesas nacidas exclusivamente en la región inferior del asta de Ammon, del trayecto vertical de los cilindros-ejes de las gruesas pirámides. Tales fibras, bien descritas por Schaffer, y ya mencionadas en párrafos anteriores, son en número de una ó dos por expansión funcional, se ramifican en el espesor del *stratum radiatum* ó más arriba, de modo que, á menudo, una colateral forma dos ó más ramillas de los manojos del *stratum lacunosum*. 3.^a Fibras nerviosas terminales llegadas de la substancia blanca. Estas fibras son también espesas y suelen suministrar colaterales para el *stratum oriens*, y zona radiada. Sus ramificaciones finales, al nivel del estrato lacunoso, suelen ser varicosas y forman un plexo tupido que rodea los corpúsculos yacentes en esta zona (fig. 788, o). 4.^a Añadamos aun las arborizaciones finales de las células de axon ascendente de las zonas subyacentes.

b) Células nerviosas (fig. 792, m, i, h).— Semejantes á las del estrato precedente, son muy numerosas y se disponen en una faja irregular concéntrica al asta de Ammon y entremezclada de fibras meduladas. Su forma es, por lo común, triangular, con la base hacia arriba, pero afectan también, á menudo, configuración estrellada. De sus ángulos parten expansiones protoplasmáticas descendentes y ascendentes. Sobre todo las primeras, que pueden bajar hasta el *stratum oriens* (fig. 792, c).

El cilindro-eje procede, á menudo, de un lado del cuerpo, y extendiéndose más ó menos horizontalmente entre las fibras nerviosas de la capa lacunosa, se termina en el espesor de ésta por una extensa arborización de hebras divergentes, en gran parte horizontales.

7.^a STRATUM MOLECULARE Ó PLEXIFORME EXTERNA.— Es la zona más superficial del asta de Ammon, y el paraje donde se terminan las expansiones más altas del penacho de las pirámides.

Contiene esta capa, además de multitud de fibras nerviosas llegadas de la vía *esfeno-amónica*, dos tipos de células: estrelladas y fusiformes.

a) *Las células estrelladas*, mencionadas por Schaffer, son pequeñas y emiten varias expansiones protoplasmáticas delgadas, fuertemente varicosas, que se extienden en todos sentidos, particularmente en el paralelo á la corteza.

El axon es fino, recorre más ó menos horizontalmente una parte del estrato, y se resuelve en una riquísima arborización terminal de hilos finos, varicosos, preferentemente orientados en el sentido de la capa molecular (fig. 790, n, m).

b) *Las células fusiformes*, delgadas y de tallos polares larguísimos, corresponden verosímilmente á las horizontales de la corteza típica. Estas células son muy raras (fig. 789, J).

La parte más superficial de la capa molecular ha tomado el nombre de *hoja nuclear* ó *lámina medullaris involuta*. Esta porción contiene fibras medulares que, en las preparaciones ejecutadas según el método de Weigert, constituyen una capa de cada vez más espesa, á medida que se aproxima al subículo. En la proximidad de éste, las fibras meduladas de la capa lacunosa y las de la hoja nuclear se juntan, y la corriente espesa que resulta se prolonga con la masa de fibras meduladas de la capa molecular del subículo.

Las fibras de la *hoja nuclear* provienen, según Schaffer, de tres partes: del *subiculum*, de las ramas más altas de los cilindro-ejes ascendentes (células de Martinotti), y de las arborizaciones nerviosas de las células estrelladas de la capa molecular. Los dos orígenes primeros son positivos, según resulta de nuestras observaciones; en cuanto al tercero, lo juzgamos dudoso, pues no es de creer que posean vaina espesa de mielina las últimas ramitas de las delicadas arborizaciones nerviosas de las células mencionadas. La corriente principal dimana positivamente del *subiculum*, es decir, de la *gran vía esfeno-amónica* ú olfativa, de que luego hablaremos.

FASCIA DENTATA

Como ya expusimos más atrás, la fascia dentata debe estimarse como una faja acanalada de corteza cerebral sobreañadida á la zona molecular del asta de Ammon, y de tal modo dispuesta, que abraza por su concavidad el remate ó borde delgado de este último cuerpo (fig. 787, A, B). En los mamíferos inferiores, como ha mostrado E. Smith (1) (ornitorinco, etc.), hay regiones del asta en que el plano de los granos, zona característica de la fascia dentata, parece continuarse con la de pirámides amónicas.

Consta la fascia dentata de tres capas: *la zona plexiforme externa*, *la de los granos* (correspondiente á las pirámides del cerebro) y *la zona de células polimorfos*.

ZONA MOLECULAR (fig. 793, A). — Es la más excéntrica de las que componen la fascia dentata, y, de conformidad con todas las zonas que llevan dicho nombre, se compone de dos especies de fibras íntimamente entremezcladas: expansiones protoplasmáticas espinosas nacidas en células subyacentes y fibrillas nerviosas terminales. Encierra además las siguientes especies de corpúsculos nerviosos:

a) **Células triangulares ó granos dislocados**. — Estos corpúsculos se mejan enteramente á los que forman el *stratum granulosum* subyacente, salvo que son triangulares ó semilunares y habitan en planos diversos de

(1) *Elliot Smith*: The Fascia dentata. *Anat. Anzeiger*, XII Band. n° 4 u. 5, 1896.

la zona molecular (fig. 794, a). De la parte exterior del cuerpo brotan tres ó más apéndices ascendentes, que se pierden en dicha capa, después de mostrar en su contorno fuertes desigualdades y en ciertos puntos verdaderas espinas. El *cilindro-eje* desciende, por lo común, directamente, á veces después de describir un escalón horizontal extenso encima de la capa granulosa, cruza después la zona de los granos y se comporta en definitiva como el axon de ésta.

b) Células de cilindro-eje corto.—Deben distinguirse en superficiales y profundas :

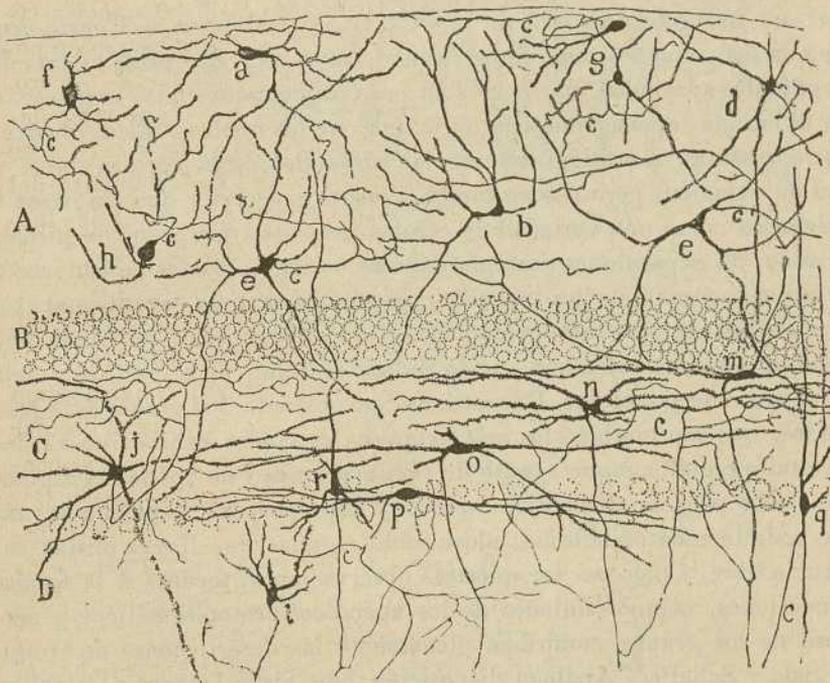


Fig. 793.—Corte de la *fascia dentata* del conejo de un mes.—a, pequeña célula de la capa molecular; f, g, h, e, células nerviosas de cilindro-eje corto; j, célula cuyo cilindro-eje corto se arboriza en la capa de las células polimorfas; m, n, o, r, q, t, células de cilindros-ejes descendentes; p, célula fusiforme horizontal. Método de Cox.

Las *superficiales*, de las que L. Sala da un dibujo bastante exacto, son piriformes, ovoideas ó fusiformes, de talla diminuta, exhibiendo finas expansiones protoplasmáticas, en su mayor parte horizontales y descendentes (fig. 793, f, g, h). La *prolongación nerviosa*, sumamente fina, se termina á poca distancia en la parte externa de la zona molecular, á beneficio de una arborización delicada y de corta extensión.

Las *células profundas* son más voluminosas, afectan una figura triangular ó estrellada y residen en la mitad inferior de la capa molecular

(figura 793, e). Sus ramas protoplasmáticas divergen en todos sentidos, dicotomizándose sucesivamente; entre ellas es frecuente ver una ó dos expansiones descendentes, que, después de cruzar la capa de los granos, se dispersan y acaban en la zona de las células polimorfás. La expansión funcional, más robusta que la de los corpúsculos superiores, afecta una dirección variable, descomponiéndose en numerosas ramas finas y varicosas que se extienden por la zona molecular. La mayor parte de estas ramitas nerviosas marchan paralelamente á la *fascia dentata*, alcanzando notable longitud y contribuyendo á complicar el plexo nervioso que comprende todo el espesor de la zona molecular.

CAPA DE LOS GRANOS Ó DE LAS CÉLULAS OVOIDEAS. — Consta esta zona en los pequeños mamíferos (conejo, rata, etc.) de varias hileras de corpúsculos apretados, tan pobres en protoplasma, que en las preparaciones al carmín, apenas muestran otra cosa que los núcleos. Estos elementos representan morfológicamente las pirámides de la corteza típica y asta de Ammon, pero poseen también rasgos especiales que autorizan á estimarlos como una variedad de células nerviosas. Carecen, en primer término, de expansiones protoplasmáticas basilares, ó si las poseen (como ha indicado recientemente Schaffer), es sólo de manera excepcional (1); no muestran tampoco tallo protoplasmático radiado, por lo que el penacho terminal espinoso sufre una suerte de anticipación de origen, brotando del mismo cuerpo celular. Exceptúanse, no obstante, los granos más profundos, que son también los más exíguos, los cuales exhiben un verdadero tallo radial, aunque exento de ramificaciones y de apéndices espinosos. Dicho penacho dendrítico espinoso y algo varicoso, llena con sus ramas toda la zona plexiforme, alcanzando algunas de ellas la misma superficie libre. Como se ve, nuestras observaciones, tocante á la forma, dimensiones, comportamiento de los apéndices protoplasmáticos y nervioso de los granos, confirman plenamente las descripciones de Golgi, L. Sala y Schaffer. Análoga disposición han visto Lugaro y Azoulay.

El *cilindro-eje* es descendente y fino, atraviesa flexuosamente la zona de las células polimorfás, gana en espesor al llegar á la capa molecular de las gruesas pirámides, y unas veces al nivel de éstas y otras en un plano más superior, se continúa con una fibra musgosa horizontal (figura 794, f).

No es raro ver dicho cilindro-eje dicotomizarse encima de las gruesas pirámides del hileo, marchando cada rama en dirección opuesta; una de ellas (por lo común la más delgada) camina hacia el interior del hileo, perdiéndose entre los cuerpos ó tallos de dichas células, y la otra se extiende hacia afuera, ó sea en la dirección de la región anterior del asta de Ammon (h).

(1) En el hombre, según ha mostrado Azoulay, son algo menos raras que en el perro y conejo.

Durante el paso de este cilindro-eje por la mitad externa de la zona de las células polimorfas (capa plexiforme ó molecular profunda) suministra cuatro, cinco ó más colaterales finas, flexuosas, varicosas, en ocasiones engrosadas por fuertes granos y aun por verdaderas rosáceas. Semejantes

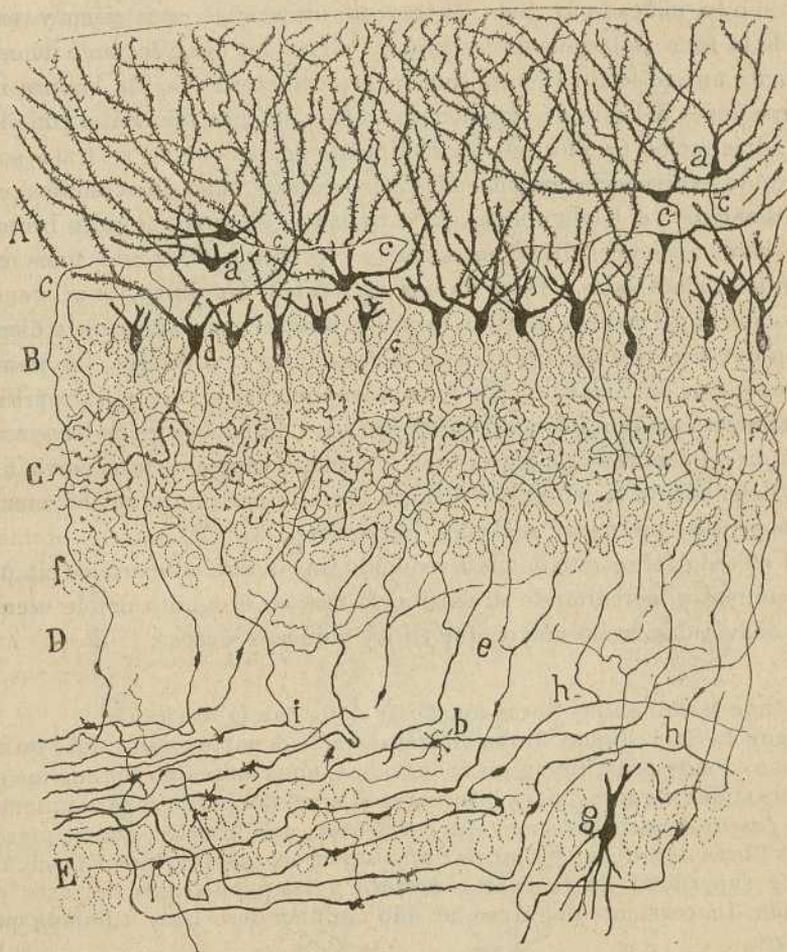


Fig. 794. — Corte de la *fascia dentata* y región del hileo del asta de Ammon. — A, capa molecular; B, capa de los granos; C, zona plexiforme ó parte superior de la de las células polimorfas; D, capa molecular del asta de Ammon; E, capa de las gruesas pirámides de este órgano; a, grano dislocado; b, fibra musgosa; d, grano con expansión protoplasmática descendente; c, cilindros-ejes; e, colaterales ascendentes de los cilindros-ejes de los granos; f, cilindro-eje de un grano dislocado; g, bifurcación del cilindro-eje de los granos; h, fina rama colateral inferior de una de estas expansiones.

colaterales, que han sido bien descritas por Golgi, Sala y Schaffer, constituyen en la porción externa de la capa de los corpúsculos polimorfos, un plexo tupidísimo (fig. 794, C) especialmente acumulado en torno de los

elementos de esta zona. En el trayecto ulterior del cilindro-eje las colaterales son muy raras; con todo, alguna vez se las observa, advirtiéndose que siguen un curso recurrente, acabando por ingresar en la zona de los corpúsculos polimorfos para colaborar en la construcción del mencionado plexo (fig. 794, e).

Como ha indicado L. Sala, el trayecto ulterior de estos cilindros-ejes (desde la zona molecular de las gruesas pirámides del hileo en adelante) presenta un aspecto varicoso, sumamente característico. En buenas impregnaciones del asta de Ammon del conejo de ocho días ó del conejillo de Indias recién nacido, se echa fácilmente de ver que no se trata solamente de excrecencias redondeadas ó irregulares, sino de acúmulos protoplasmáticos ya triangulares, ya estrellados, de cuyos ángulos brotan, unas veces apéndices divergentes cortos y groseros, otras hilos finos bastante largos acabados á favor de una nudosidad. En suma, aquí vemos reproducida de manera perfecta (acaso menos acentuadamente) la disposición que nosotros descubrimos en ciertas fibras ramificadas, las llamadas *musgosas* del cerebelo; por lo cual en adelante y para evitar perifrasis, aplicaremos esta misma designación á los cilindros-ejes de los granos de la *fascia dentata*. En algún caso, de dichos espesamientos parte una fibra descendente terminal que alcanza hasta la parte inferior del cuerpo de las gruesas pirámides acabando libremente.

El método del nitrato de plata reducido tiñe de café oscuro los citados espesamientos, acreditando su existencia real en el adulto donde alcanzan todavía desarrollo mayor que en los animales jóvenes.

¿Dónde terminan las fibras musgosas de la *fascia dentata*?

Según L. Sala, dichas fibras dirígense hacia la parte gruesa del asta de Ammon, donde constituyen un robusto haz, que caminaría por encima de las pirámides gigantes, para bifurcarse al nivel del borde supero-anterior de la *fascia dentata* y formar dos corrientes: una inferior, que se pierde en las fibras del *alveus* y fimbria; otra superior, que origina el fascículo blanco superficial de la *fascia dentata* y *zona nuclearis* del asta de Ammon. La corriente del álveo ha sido también descrita y dibujada por Lugaro.

En opinión de Schaffer, todos los cilindros-ejes de los granos, una vez llegados á las gruesas pirámides del hileo, serpentearían, ya por encima, ya por debajo de éstas para dirigirse hacia, adelante, es decir, hacia la región del asta de Ammon subyacente á la fimbria, donde constituirían, doblándose repentinamente, un manojo longitudinal, colocado por cima de las gruesas pirámides, en una región que podría llamarse *vacuolada* por presentarse sembrada en los cortes teñidos al carmín ó hematoxilina, de numerosos huecos ó vacuolas. Esta región suprapiramidal ha sido ya notada y distinguida por los autores y corresponde á la *capa lucida* de Honeggers.

Los resultados de nuestras observaciones recaídas en varios centenares de cortes perfectamente teñidos, coinciden completamente con la des-

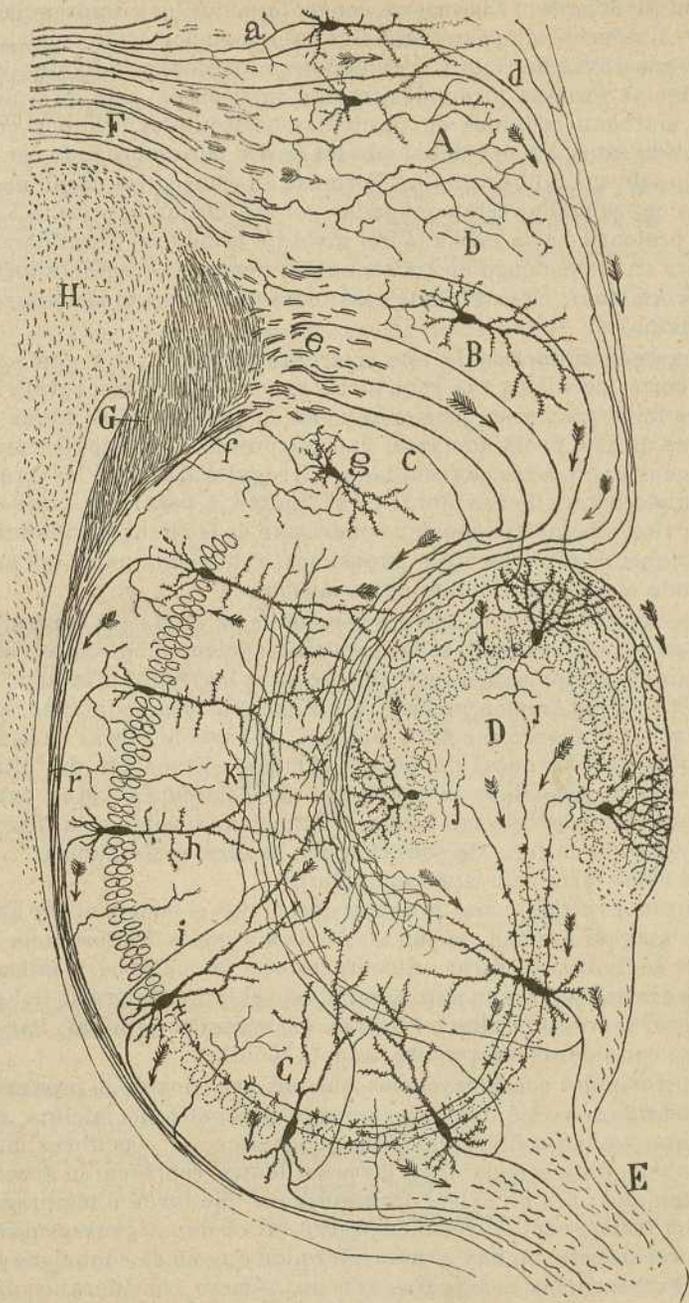


Fig. 795.—Esquema de la estructura y conexiones del asta de Ammon.—A, ganglio de la punta occipital; B, subículo; C, asta de Ammon; D, fascia dentata; E, fimbria; F, cíngulo; G, cordón esfeno-amónico cruzado; H, cuerpo calloso; a, axones penetrantes en el cíngulo; b, fibras cíngulares terminadas en el foco de la punta occipital; c, fibras esfeno-amónicas perforantes; d, fibras cíngulares perforantes; e, plano de las fibras esfeno-amónicas superiores; g, célula del subículo.

cripción de Schaffer. En nuestro concepto, todos los cilindros-ejes de los granos, sin excepción (para Sala algunos se comportarían como los de las células sensitivas de Golgi), descienden sin perder su individualidad á la capa de las gruesas pirámides (región inferior del asta de Ammon) en donde marchan reunidos en fascículos horizontales, ya por entre los cuerpos de éstas, ya por debajo de sus bases, pero sobre todo por entre el arranque de sus tallos radiales. Fórmase en estos sitios un plexo apretadísimo, cuyas mallas están ocupadas por las pirámides ó sus tallos, plexo que se prolonga hasta más allá del nivel de la fimbria, terminando bruscamente en el comienzo de las pirámides pequeñas (región superior del asta de Ammon); en este punto casi todas las fibras musgosas se hacen longitudinales.

Un examen minucioso de este interesante plexo, tal y como aparece en los cortes paralelos á la zona de las gruesas pirámides, revela algunos detalles importantes: en primer término, el camino de las fibras musgosas no es directo hacia adelante, sino que presenta grandes flexuosidades para acomodarse á las convexidades é irregularidades de las pirámides; en segundo lugar, dichas fibras no se limitan á pasar por cima de estos corpúsculos, sino que se encajan ó incrustan en las irregularidades ó escotaduras que, según más atrás expusimos, exhibe una parte del cuerpo y sobre todo el tallo ascendente de los mismos.

Es frecuente ver fibras que descienden hasta el *alveus*, trazando inflexiones en escalera; pero si se las persigue suficientemente se advierte que todas sin excepción suben nuevamente para ingresar en la zona vacuolada del asta de Ammon y constituir el manajo longitudinal de Schaffer. Jamás se logra seguir una fibra musgosa, ni hasta las fibras de la fimbria, ni hasta la zona lacunosa del asta de Ammon. El método del nitrato de plata reducido, que tiene la propiedad de colorear á veces exclusivamente dicho haz, revela también esta situación especial de las fibras musgosas, así como la falta de conexión con la substancia blanca.

¿Pero cómo terminan estos conductores?

Nuestras investigaciones prueban que ni por el centro ni por los extremos del asta de Ammon, ganan las fibras musgosas la substancia blanca, sino que se limitan á entrar en contacto con los cuerpos y tallos de las gruesas pirámides. En nuestro sentir, todo el largo itinerario del axon de los granos, representa una verdadera arborización terminal. Parecer semejante, con ligeras diferencias, adopta Kölliker.

Las principales consideraciones que nos han movido á pronunciarnos en tal sentido son: 1.^a, las fibras musgosas carecen de mielina, circunstancia que ya han señalado L. Sala y Schaffer; 2.^a, las fibras musgosas del cerebelo, muy semejantes á las precedentes, representan arborizaciones terminales; 3.^a, no existe fibra musgosa que tarde ó temprano no se ponga en íntimo contacto con cuerpos ó tallos de las gruesas pirámides, y, recíprocamente, no hay gruesa pirámide que no se conecte al nivel de sus excrescencias verrugosas con un número considerable de fibras musgosas; 4.^a, en todas las alturas del asta de Ammon, la región de las gruesas pirámides tiene enfrente la concavidad de la *fascia dentata*, como si ambas regiones constituyesen un todo anatómico y funcional invariable.

De las anteriores consideraciones se deriva una conclusión importante: que los granos de la *fascia dentata* poseen rasgos específicos que les

separan de las pirámides cerebrales, toda vez que no representa un sistema de neuronas de axon largo, sino una categoría especial de corpúsculo de axon semilargo, destinado á conducir, según veremos más adelante, al cuerpo y tallo de las gruesas pirámides, las excitaciones olfativas aportadas por la vía eseno-amónica.

CAPA DE LAS CÉLULAS POLIMORFAS. — Esta zona, que Schaffer ha comparado acertadamente con la del mismo nombre de la corteza cerebral, límitase hacia la superficie por la hilera más profunda de los granos, y por abajo toca y se adhiere íntimamente á la capa molecular ó plexiforme de la porción terminal adelgazada del asta de Ammon.

La zona de las células polimorfas puede subdivirse en tres estratos secundarios que son, de afuera á adentro: *capa limitante* ó de las células

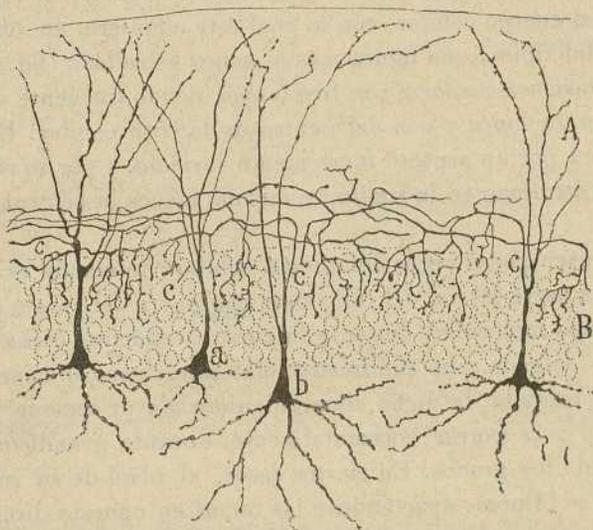


Fig. 796. — Corte de la *fascia dentata* del conejo de un mes. Método de Cox. — *a* y *b*, cuerpos celulares; *c*, cilindros-ejes. A, capa molecular; B, capa de los granos.

piramidales, *capa media* ó *plexiforme*, *capa profunda* ó de las células fusiformes. Excepto la *limitante*, que está en gran parte confundida con la de los granos, estas subzonas aparecen más ó menos correctamente separadas en los cortes teñidos al carmín ó hematoxilina. En ellos se muestra la subzona media, ancha, de aspecto plexiforme y pobre en células, mientras que la subzona inferior se revela como una faja estrecha compuesta de corpúsculos fusiformes ó estrellados arreglados en una ó dos hileras desiguales.

Subzona limitante. — Contiene una hilera discontinua de corpúsculos que pueden distinguirse en dos especies: células de cilindro-eje ascendente y células de cilindro-eje descendente.

a) *Las células de cilindro-eje ascendente*, descubiertas por nosotros, poseen caracteres muy típicos. Afectan forma piramidal, con la base inferior enclavada en la parte externa de la zona de células polimorfas y el cuerpo y tallo radial alojado entre los granos (fig. 796, a, b). En ellas hay que considerar el tallo ó tallos periféricos, las expansiones basilares y el cilindro-eje.

El *tallo radial* es grueso, casi liso, penetra perpendicularmente en la capa de los granos, y, ya en ésta, ya en plano más periférico, se divide en dos ó más ramas lisas que se separan en ángulo agudo y terminan, después de tornarse varicosas, en lo alto de la capa molecular. No es raro ver el tallo radial dividirse, en su mismo arranque, en dos gruesas ramas ascendentes lisas que conservan su individualidad hasta el remate superior. A veces, los dos tallos ascendentes dimanan de puntos algo distantes del cuerpo celular, con lo cual éste adquiere, en vez de la forma piramidal típica, una figura más ó menos estrellada (fig. 796, d).

Las expansiones basilares son tres ó más, siendo frecuente ver que dos proceden de los lados y una del centro de la base celular. Estas ramas se distinguen por un aspecto fuertemente varicoso, y por su relativa cortedad, y se terminan en la limitante misma, menos la central que puede bajar más.

El axon nace pocas veces del cuerpo celular; lo común es que proceda, ora de la parte lateral del tallo ascendente, ora del paraje en que éste aborda la capa molecular. Durante su curso ascendente, dicha expansión funcional es delgada y no suministra colaterales; pero en cuanto gana la parte más profunda de dicha zona, adquiere mayor espesor y se dobla bruscamente para correr horizontalmente, durante grandísimo trecho, por encima de los granos. En ciertos casos, al nivel de su inflexión, el cilindro-eje se bifurca, apartándose las ramas en opuesta dirección. Estas ramas, tras un curso, á menudo larguísimo y flexuoso, se descomponen en una arborización varicosa descendente que se pierde entre los granos subyacentes; mientras que de su trayecto horizontal proceden, en ángulo recto, numerosas colaterales descendentes que, dividiéndose y subdividiéndose repetidamente, acaban por resolverse en ramúsculos varicosos libremente terminados en los intersticios de la zona de los granos.

Del conjunto de las ramas gruesas y de los ramúsculos terminales de los cilindros-ejes ascendentes, se forman dos plexos nerviosos de gran riqueza y complicación: uno, *supragranular*, situado en el cuarto inferior de la zona molecular y constituido por la reunión y entretrejimiento de multitud de ramas nerviosas horizontales; otro, *intergranular*, mucho más fino y tupido, compuesto del entrecruzamiento de los infinitos ramúsculos secundarios y terciarios de las ramas horizontales. Este último plexo no abarca todo el espesor de la zona de los granos, sino la mitad ó los dos tercios externos; y es tan tupido, que en los cortes bien teñidos

por el método de Cox ó el de Golgi, aparece como un fieltro apretadísimo en cuyos huecos ovoideos y claros se alojan los cuerpos de los granos. Hacia abajo el plexo ofrece más laxitud y se termina por multitud de hilos varicosos descendentes ú oblicuos, acabados por una intumescencia (fig. 796 y 797 m, y sobre todo la 798, B).

Por lo demás, estos corpúsculos se colorean bien mediante el nitrato de plata reducido, ostentando un armazón rico en neurofibrillas. No así los granos, cuyo armazón hasta hoy no hemos logrado colorear.

b) *Las células de cilindro-eje descendente* son mucho más raras que las precedentes; su figura es estrellada ó fusiforme, y sus apéndices pro-

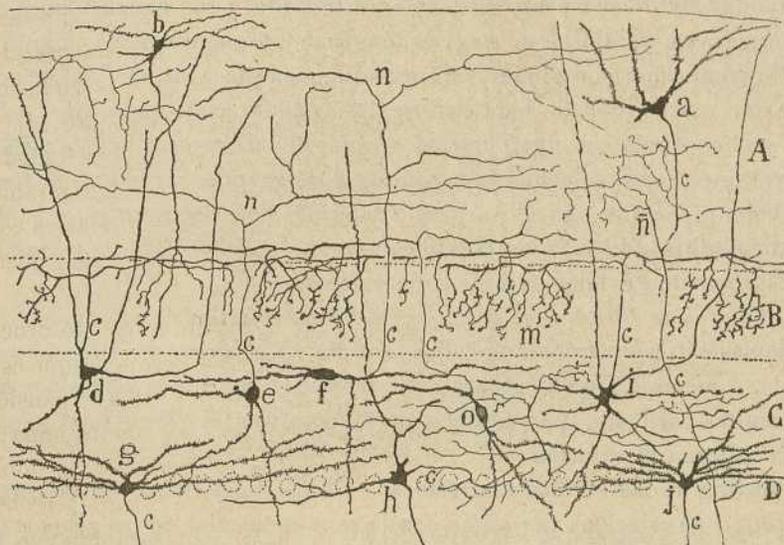


Fig. 797. — Corte de la *fascia dentata* del conejo de ocho días. Método de Golgi. — A, capa molecular; B, capa de los granos; C, subzona plexiforme; D, subzona de las células irregulares; a, grano dislocado; b, célula de cilindro-eje corto; d, célula de cilindro-eje ascendente ramificado entre los granos; e, f, otras cuyas expansiones nerviosas se arborizan en la capa molecular; h, célula de cilindro-eje corto; j, g, células de prolongación nerviosa descendente.

toplasmáticos marchan más ó menos horizontales. En cuanto al axon, baja á través de las zonas subyacentes é ingresa en el *alveus*.

Subzona plexiforme.—Espesa; de aspecto plexiforme en las preparaciones teñidas al carmín, contiene esparcidos irregularmente tres especies de corpúsculos nerviosos: células de cilindro-eje ascendente; células de cilindro-eje descendente; células de cilindro-eje corto ó sensitivas de Golgi.

a) *Las células de cilindro-eje ascendente* son de forma varia, dominando la globulosa con expansiones divergentes (fig. 797, d, o, e). Excepcionalmente afectan figura en huso, dirigido ya vertical, ya oblicua-

mente (fig. 797, *f*). Los apéndices protoplasmáticos divergen en todos sentidos, ramificándose en el espesor de la zona plexiforme; uno de ellos suele repartirse en la molecular.

En cuanto al axon, cruza la capa de los granos, aborda la molecular, y á distintas alturas de ésta, se bifurca para producir una extensa ramificación de ramitas horizontales (fig. 797, *n*). Los cilindros-ejes, cuya bifurcación ó ramificación ocurre en el cuarto inferior de la zona molecular, contribuyen á formar el plexo que en este paraje existe, y pueden suministrar ramificaciones descendentes para el plexo intergranular.

b) Las células de cilindro-eje descendente residen en todo el espesor de la subzona media ó plexiforme, aunque abundan más hacia su mitad profunda. Exhiben aspecto fusiforme ó estrellado, y sus expansiones protoplasmáticas, notables por su gran longitud y aspecto velloso, marchan por lo común horizontalmente sin invadir jamás la zona de los granos. El axon, que es robusto, baja casi rectilíneamente hasta la región del hileo, y se continúa con una fibra del *alveus*; en su trayecto por la región subyacente (zona molecular superpuesta á las grandes pirámides del asta de Ammon), emite una, dos ó tres colaterales finas recurrentes, que, ascendiendo hasta la subzona plexiforme de la *fascia dentata*, se terminan en ésta por una extensa ramificación varicosa.

c) Células de cilindro-eje corto. — De forma estrellada, sus expansiones protoplasmáticas marchan en todos sentidos; y el axon, de dirección variable, á menudo algo horizontal, se resuelve en un número considerable de ramitas varicosas, que contribuyen á complicar el plexo intercelular de la subzona plexiforme.

Subzona de las células fusiformes. — Es la capa límite de la *fascia dentata* y se relaciona por abajo con la zona molecular de las gruesas pirámides del asta de Ammon. Contiene esta subzona varios tipos celulares: los corpúsculos estrellados de cilindro-eje descendente; los fusiformes de cilindro descendente; y células estrelladas ó sensitivas de Golgi, de amplia arborización nerviosa.

a) Las células estrelladas ó triangulares, son aplastadas en sentido vertical, y sus expansiones protoplasmáticas, muy numerosas y dicotomizadas, marchan de preferencia en el mismo sentido que la zona en que habitan, ramificándose por el espesor de la subzona plexiforme. El cilindro-eje es grueso (fig. 797, *g, j*); desciende en seguida á través de la zona molecular del asta de Ammon, y después de emitir alguna colateral recurrente, cruza las gruesas pirámides é ingresa en el *alveus*.

b) Células fusiformes horizontales. — Son corpúsculos de mediano tamaño, situados concéntricamente en el confin inferior de la zona de las células polimorfas; de sus polos surgen expansiones, primero simples, luego ramificadas, que se pierden en el espesor de la subzona que estudiamos. El cilindro-eje es descendente, incorporándose al *alveus*. En su ca-

mino suministra para la zona molecular del asta de Ammon, 6 acaso también para zonas más altas, dos ó tres colaterales delicadas. Por lo demás, estas células fusiformes han sido ya mencionadas por Sala y Schaffer, pero sin precisar su situación, ni haber puesto en claro el comportamiento del cilindro-eje.

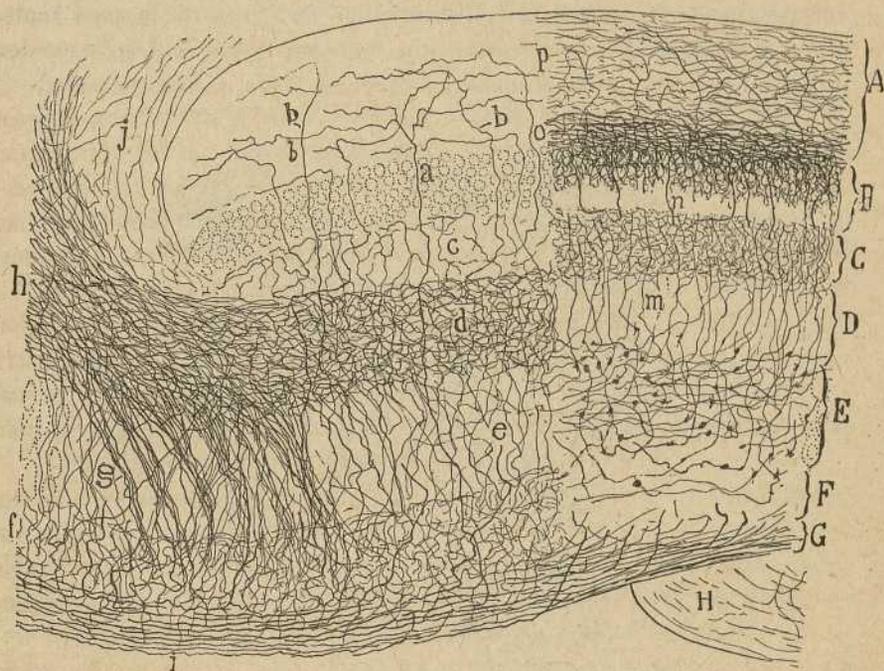


Fig. 798.—Fibras nerviosas de la *fascia dentata* y asta de Ammon subyacente. Método de Golgi. Conejo de diez días. A, capa molecular de la *fascia dentata*; B, capa de los granos; C, capa de los corpúsculos polimorfos; D, capa molecular del asta de Ammon (región del hileo); E, capa de las gruesas pirámides, cruzada por las fibras muscosas; F, *stratum oriens*; G, substancia blanca, continuación del alveo; a, fibras probablemente terminales para la zona molecular; b, colaterales de la substancia blanca; c, colaterales de la substancia blanca para la subzona plexiforme de la *fascia dentata*; d, plexo de colaterales en la capa molecular del asta de Ammon; e, g, colaterales que cruzan las gruesas pirámides; f, colaterales para el *stratum oriens*; i, *alveus*; m, cilindros de los granos y su plexo superpuesto de colaterales; n, cilindros de los granos y su plexo superpuesto de colaterales; o, plexo nervioso supra e intergranular.—Nota: la izquierda de la figura contiene las colaterales y terminales de la substancia blanca, y la parte derecha los plexos formados por los cilindros-ejes (y colaterales de éstos), pertenecientes a las células nerviosas autóctonas de la *fascia dentata*.

c) *Células triangulares ó estrelladas de cilindro-eje corto*.—Tal aparecía el corpúsculo representado en h, figura 797. Hacia lo alto, dirigía un apéndice protoplasmático, que se terminaba en la parte superior de la capa molecular, y de un lado nacía un cilindro-eje que no tardaba en consumirse en numerosas ramitas destinadas á la subzona plexiforme. Como podrá verse en la fig. 798, b, ciertos cilindros-ejes, cuyas ramas radiadas

se esparcen por la zona molecular, provienen verosímilmente de estos mismos, ó de una variedad muy próxima de estos corpúsculos.

Fibras nerviosas de la capa molecular de la fascia dentata. — Esta zona contiene un número infinito de ramificaciones nerviosas finas, más ó menos horizontales, que constituyen un plexo tupidísimo, cuyas mallas rellenan las expansiones protoplasmáticas de los granos y las de algunos corpúsculos de la zona de las células polimorfas. Estas fibras son endógenas y exógenas. Las *endógenas* proceden de : 1.º, ramificaciones terminales nerviosas de los corpúsculos yacentes en la misma zona molecu-

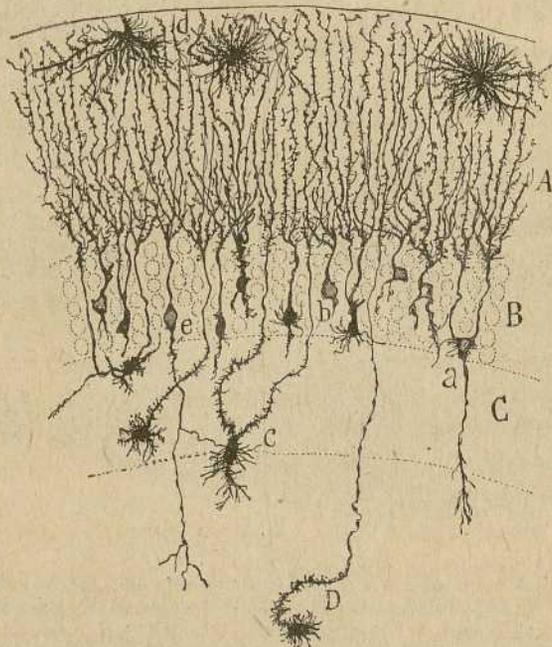


Fig. 799.—Células neuróglícas de la *fascia dentata* del conejo recién nacido. Método de Golgi.—A, capa molecular ; B, capa de los granos ; C, zona de los corpúsculos polimorfos ; D, región del asta de Ammon ; a, célula neuróglíca con expansión descendente ; b, otra piriforme ; c, célula más profunda ; e, célula fusiforme ; d, células en araña.

lar ; 2.º, ramitas colaterales de la expansión nerviosa de algunos granos dislocados ; 3.º, ramas terminales nerviosas de las células de cilindro-eje ascendente ; 4.º, ramas terminales de cilindros-ejes del tipo sensitivo de Golgi, cuyas células de origen yacen en la zona de los corpúsculos polimorfos ; 5.º, fibras nerviosas colaterales y terminales de la substancia blanca del álveo.

Las fibras *exógenas*, de las cuales trataremos más adelante, son tubos terminales del *alveus* y conductores de la vía eseno-amónica. En la figura 798, A, mostramos la riqueza extraordinaria de los plexos nerviosos

formados en la capa plexiforme superficial de la fascia dentata por la arborización terminal de tantos conductores endógenos y exógenos.

Neuroglia de la fascia dentata (fig. 799, B).—Contiene la *fascia dentata* dos especies de células neuróglicas: las estrelladas y las fusiformes ó alargadas.

Las *estrelladas* yacen de preferencia en el limbo periférico de la capa molecular; han sido bien estudiadas por Sala que ha comparado oportunamente estos corpúsculos con los que se ven en la zona molecular de la corteza típica (*d*).

Las *células fusiformes* ó alargadas residen entre los granos, pero más especialmente por debajo de éstos, constituyendo una ó dos hileras irregulares (fig. 799, *e, b*). Estos corpúsculos se impregnan fácilmente en el conejo recién nacido, y por su forma y dirección, pueden compararse con los alargados de la zona de los corpúsculos de Purkinje del cerebelo. Los hay ovoideos, provistos de una sola expansión radial que, penetrando en la capa molecular, se descompone en un penacho de hilos, fuertemente varicosos y guarnecidos de excrecencias laterales; otros son fusiformes ó triangulares, prolongándose inferiormente con uno ó dos apéndices cortos, groseros, fuertemente varicosos y emitiendo hacia la periferia un tallo radial arborizado en forma de escoba.

En el conejo recién nacido, la misma zona plexiforme de la *fascia dentata* y aun las regiones más hondas correspondientes á la corteza de la porción adelgazada del asta de Ammon, contienen dichas células neuróglicas alargadas; lo que prueba que los corpúsculos fusiformes de la capa de los granos no son otra cosa que células epiteliales emigradas del *alveus*. Por lo demás, tales elementos se comportan periféricamente como los otros, pues envían á la zona molecular un penacho de fibras varicosas ascendentes (fig. 799, *c, D*). En el conejo de diecinueve días, las células neuróglicas del estrato de los granos pierden en gran parte sus apéndices ó apéndice descendente, quedando el cuerpo y expansión radial con su forma y aspecto primitivos con leves variantes. Creemos que las células neuróglicas fusiformes se conservan en el adulto.

VÍAS AFERENTES Y EFERENTES DEL ASTA DE AMMON Y FASCIA DENTATA

El asta de Ammon y la fascia dentata reciben: una gran vía sensorial ó centrípeta, la *esfeno-amónica* terminada en la capa plexiforme superficial de ambos centros; una *vía comisural* ó *interamónica*, nacida verosímilmente del asta de Ammon y fascia dentata contralaterales. Pero en dichos centros existen también dos vías centrífugas, á saber: la *fimbria* prolongada ulteriormente con las *columnas anteriores del fornix*, y la

porción inicial de la citada comisura interamónica ó *psalterium ventral*. Examinemos el origen y terminación de tan importantes sistemas centripetos y centrifugos.

VÍA ESFENO-AMÓNICA Ú OLFATIVA TERCIARIA

Desconocida en su origen y terminación por los neurólogos, ha sido objeto de atento examen por nosotros en los pequeños mamíferos y singularmente en el ratón, en donde hemos puesto de manifiesto un hecho de alguna importancia, á saber: *que el asta de Ammon no recibe las co-*

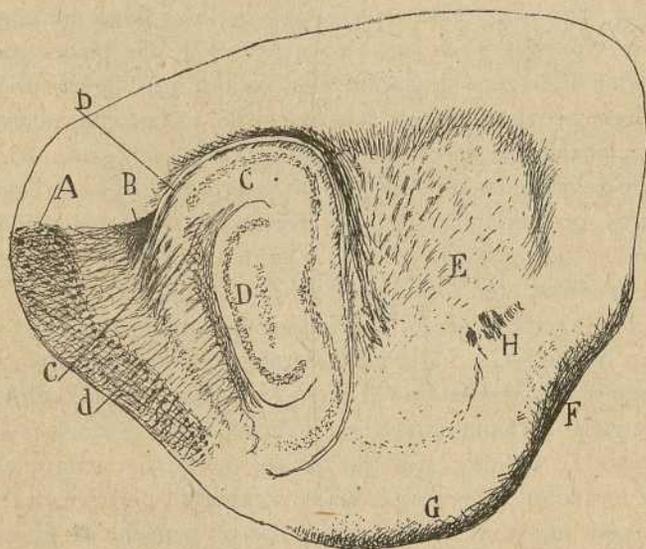


Fig. 800.—Corte sagital muy lateral del encéfalo del ratón.—A, centro superior de la corteza olfativa esfenoide; B, cordón angular ó cruzado; C, porción superior del asta de Ammon; D, fascia dentada; E, cuerpo estriado; F, raíz olfativa externa; G, corteza olfativa esfenoide; H, comisura anterior; c, d, haces perforantes superiores del asta ó vía esfeno-amónica directa; b, vía esfeno-alvear.

rrientes olfativas, según se había supuesto hasta aquí, del cerebro frontal y por intermedio del tabique transparente, sino de lo alto del lóbulo piriforme ó corteza esfenoide superior, de donde surge una robustísima vía, cuyas fibras emplazadas en el ángulo subicular, y cruzando sucesivamente la corteza de éste, asaltan las capas plexiformes del asta de Ammon y fascia dentada, donde se arborizan entrando en contacto con el penacho terminal de los granos (fascia) y pirámides amónicas.

La gran vía esfeno-amónica consta de tres formaciones ó cordones: el cordón angular ó cruzado (llamámosle angular por estar emplazado en el fondo del pliegue subicular); los manojos perforantes ó vía esfeno-amónica directa y la vía esfeno-alvear.

Cordón angular ó via esfeno-amónica comisural.—Cuando se examinan cortes sagitales del cerebro de un pequeño mamífero, previa coloración con el método de Weigert ó el de Golgi, aparece en la substancia blanca del subículo, por debajo de la prolongación lateral del rodete del cuerpo calloso y encima del asta de Ammon, un robustísimo y bien limitado cordón de sección triangular, y cuyas fibras destacan de las callosas por ser más espesas y de las cingulares y esfeno-amónicas perforantes por ser algo más delgadas (fig. 801 y 802, B).

Este cordón marcha en dirección transversal y algo oblicua de abajo á arriba, desde la corteza esfenoidal caudal ó superior, hasta la línea

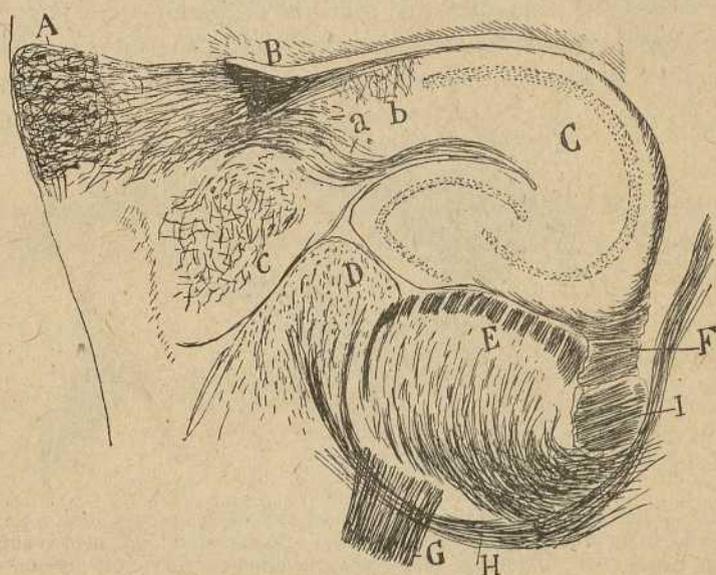


Fig. 801. — Corte sagital muy lateral del cerebro del asta de Ammon y ratón de ocho días.—A, borde lateral y cabo alto del foco angular ó esfeno amónico ; B, cordón amónico cruzado ; C, asta de Ammon ; D, cuerpo geniculado interno ; E, geniculado externo ; a, vía esfeno-amónica perforante ascendente.

media, en la cual se instala por debajo del rodete del cuerpo calloso, encima de la porción terminal del asta de Ammon, constituyendo, en fin, una gran parte, si no la totalidad de lo que Ganser y Kölliker han llamado *psalterio dorsal*. La determinación del origen y curso de tan importante vía, es facilísima de hacer en los cortes sagitales del cerebro del ratón de pocos días. Según mostramos en las figs. 800, B y 801, B, que reproducen un corte sagital muy lateral, las fibras de dicho cordón representan la continuación de los axones del cabo superior del foco angular ó esfeno-occipital (A). Este paraje del ganglio posee una textura más fina y apretada que la del resto de la corteza, procediendo de él numero-

sísimos axones, los cuales marchan primeramente en línea recta hacia adelante, y llegados que son cerca del ángulo ventricular, se doblan para dirigirse hacia adentro y arriba. Merced á este cambio de dirección, los cortes sagitales presentan tales fibras cortadas de través ú oblicuamente. La continuación de los citados axones con los tubos del cordón esfeno-comisural ó angular, se verifica, comunmente por simple inflexión; no es rara, empero, la división en dos ramas: una gruesa formadora del referido cordón, y otra dirigida hacia afuera cuyo destino no hemos determinado.

Cuando los cortes sagitales son más internos (fig. 802, B), el ganglio angular ha desaparecido ya, y la vía esfeno-amónica cruzada constituye un haz de sección triangular, que continúa emplazado en el ángulo ventricular, bajo el cual se ha corrido un poco hacia adelante, abandonando por completo la pared endodimial externa y cubriendo la frontera pro-

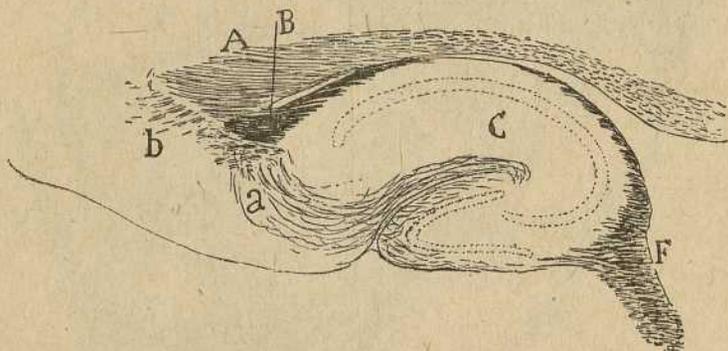


Fig. 802. — Otro corte sagital más interno del asta de Ammon y cordón angular ó esfeno-amónico cruzado. — A, cuerpo caloso; B, haz esfeno-amónico cruzado; C, asta de Ammon; F, fimbria; a, fibras esfeno-amónicas perforantes directas.

funda del subículo y una pequeña parte del álveo. Cuanto más nos acercamos á la línea media, más se prolonga el triángulo representado por el perímetro de dicho cordón, y más terreno ganan sus fibras por encima del álveo (fig. 803, B).

Finalmente, en los cortes que pasan por la línea media ó cerca de ella, el cordón angular se presenta aplastado de abajo á arriba, adherido al cuerpo caloso, del cual se separa por algunas fibras del *fornix longus* de Forel, y extendido inferiormente por una gran parte del álveo ó frontera superior del asta de Ammon rudimentaria en este paraje (fig. 805, B).

Terminación lateral de la vía angular ó cordón esfeno-amónico cruzado. — Llegado este cordón á la altura del ganglio presubicular, y particularmente á las regiones más posteriores é inferiores de éste, despréndense de él algunos tubos robustos, ya terminales, ya colaterales, los cuales penetran en la corteza de dicho foco y engendran entre las células

aquella arborización tupida y complicada, de que ya nos hemos ocupado (fig. 804, C). Semejantes conductores terminales, que no representan sino una porción de la vía angular, parecen venir en su mayoría ó ex-

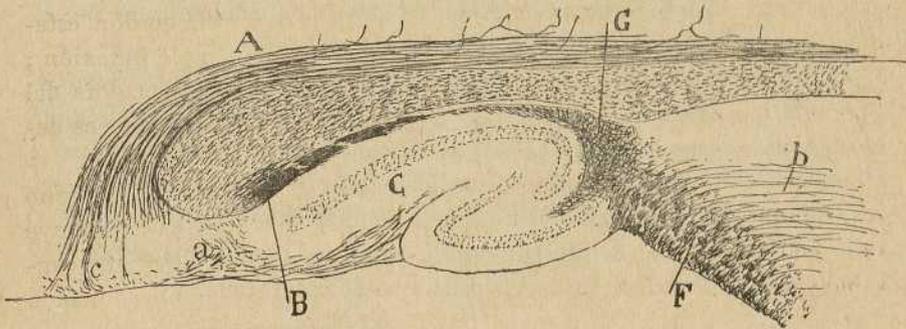


Fig. 803.—Corte sagital que pasaba á lo largo del cíngulo.—A, cíngulo; B, cordón angular ó cruzado; C, asta de Ammon.

clusivamente de la línea media. Y como el plano de la mencionada vía recibe también axones nacidos en las células piramidales del presubicu-

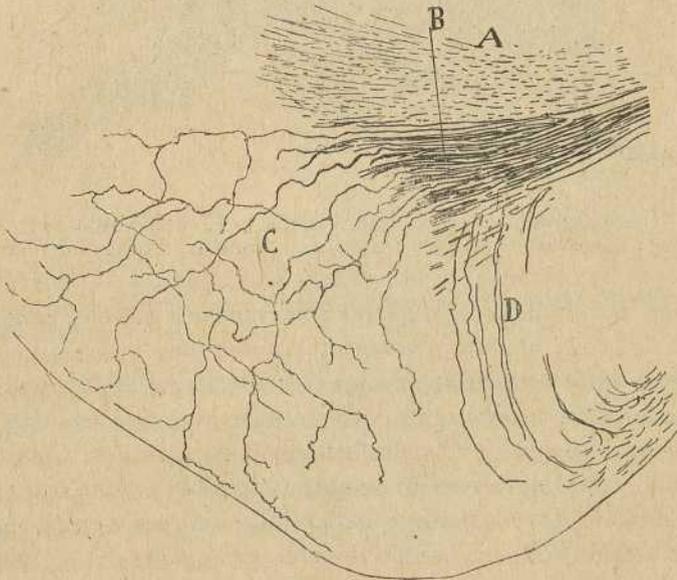


Fig. 804. — Corte sagital del subículo y presubiculo del ratón de cuatro días. — A cuerpo calloso; B, cordón angular; C, foco precomisural; D, haces eseno-amónicos perforantes.

lo, las cuales marchan en gran parte hacia adentro; no sería de extrañar que las mencionadas fibras, arborizadas en la corteza presubicular,

representaran axones centrípetos emanados del foco homónimo contralateral.

Otra parte importante del cordón esfeno-amónico cruzado se adosa al plano de las fibras esfeno-amónicas directas, entre cuyos haces se pierden, siendo probable que se terminen en el asta de Ammon, del mismo modo que la vía esfeno-amónica homolateral.

En fin, añadamos aún que en el punto de su arranque, dentro del ganglio olfativo esfenooidal superior, se observan siempre, según dejamos consignado (véase la figura 774, *b, d*), fibras centrípetas, es decir, arborizadas en el plexo nervioso intermediario de este foco. Tales conductores, no muy numerosos, tienen su punto de terminación en el conglomerado celular superior de dicho ganglio, paraje de donde emana también la mayoría de las fibras de la vía esfeno-amónico cruzada.

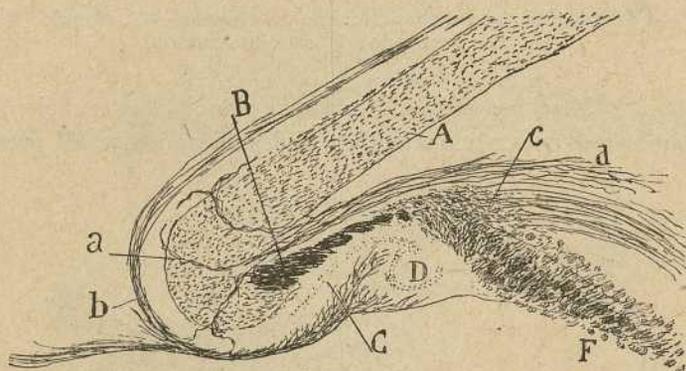


Fig. 805. —Corte sagital próximo a la línea media.—A, cuerpo caloso; B, psalterio dorsal; b, nervios de Lancisio; C, asta de Ammon; D, fascia dentata.

En suma, del conjunto de nuestras observaciones sobre el paradero de las fibras de la vía angular ó cruzada, aparece muy verosímil que este importante cordón transversal consta de tres categorías de conductores por lo menos: fibras comisurales del presubiculo, fibras comisurales del foco esfenooidal superior y fibras esfeno-amónicas cruzadas. Claro es que en el estado actual de la cuestión resulta imposible puntualizar el *quantum* proporcional de todos estos conductores, ni el paraje preciso que ocupan en la sección del gran cordón angular.

La vía esfeno-amónica cruzada que dejamos descrita, no es otra cosa que el *psalterio dorsal* de Ganser y de Kölliker, vía transversal sumamente desarrollada en los roedores, y que casi todos los autores diputan como una comisura interamónica. En realidad, el asta de Ammon, y probablemente también el subículo, envían su fibras comisurales á la fimbria y al cordón *suprafbrial* de la línea media (véase más adelante),

paradero general también de los conductores de proyección de aquellos focos.

Por lo demás, que el psalterio dorsal (nuestra *vía angular ó esfeno-amónica cruzada*) es extraño á la fimbria y al álveo extraventricular, y tiene pocas ó débiles conexiones con el asta de Ammon, es dictamen profesado por algunos autores, entre los cuales debemos citar á Honegger (1), quien sostuvo la existencia de una conexión entre dicho cordón comisural infracallosa y la lámina blanca superficial del subículo. Déjerine (2) admite también esta unión, pero afirma (lo que por lo menos en los pequeños mamíferos creemos dudoso) que dicha vía recibe asimismo fibras del cíngulo y del álveo intraventricular. En sentir de este sabio, el psalterio dorsal no sólo representaría una comisura interamónica, sino un medio de asociación cruzado entre el *gyrus fornicatus* y el asta de Ammon contralateral.

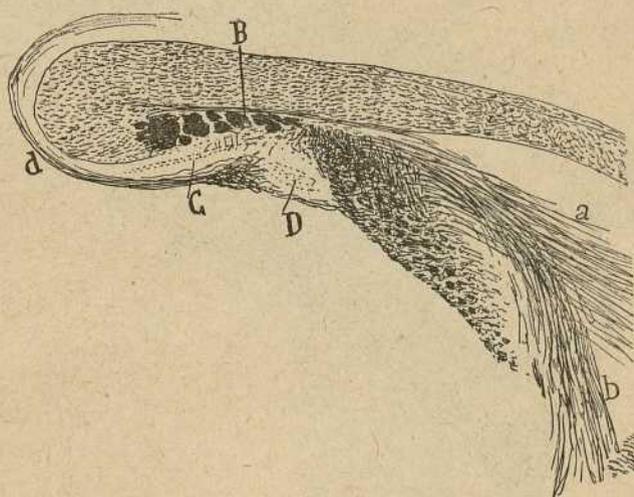


Fig. 806.—Corte sagital medio.—B, vía esfeno-amónica cruzada; C, asta de Ammon rudimentaria; D, rudimento de fascia dentata; d, estrias internas supracallosas y fasciola cinerea.

Sistema de las fibras esfeno-amónicas, directas ó perforantes. — Al tratar del subículo, hemos mencionado ya la existencia de hacecillos de fibras que, á partir de la substancia blanca, se prolongan, perforando la corteza gris, hasta la capa plexiforme de dicho centro y del asta de Ammon. Ahora vamos á añadir algunos detalles sobre el origen y terminación de tales conductores.

Los cortes sagitales son poco propios para el estudio del origen de tales fibras perforantes. En ellos, empero, sobre todo cuando son muy laterales é interesan el ganglio angular ó sus cercanías, se comprueban dos

(1) Honegger: Vergleichend-anatomischen Untersuchungen über den Fornix; etcétera. *Rec. de Zool. suisse*. 1890. Vol. V.

(2) Déjerine: Anatomie des centres nerveux. Tomo II, pág. 295, 1891.

hechos de cierta importancia, á saber: 1.º, que dichas fibras no proceden del cordón esfeno-amónico ó cruzado, sino directamente de la corteza del ganglio olfativo esfenoidal superior y de las porciones medias é inferiores de éste; 2.º, que los haces perforantes se distinguen por su posición y dirección en *superiores ó ascendentes*, que inervan el segmento superior del asta de Ammon (porción arqueada superior de ésta), é *inferiores*, oblicuos ó transversales, que inervan la porción inferior de dicho centro (fig. 808).

Haces perforantes superiores.—Según aparece en la fig. 808, F, la parte superior del foco esfenoidal superior envía al asta de Ammon, ade-

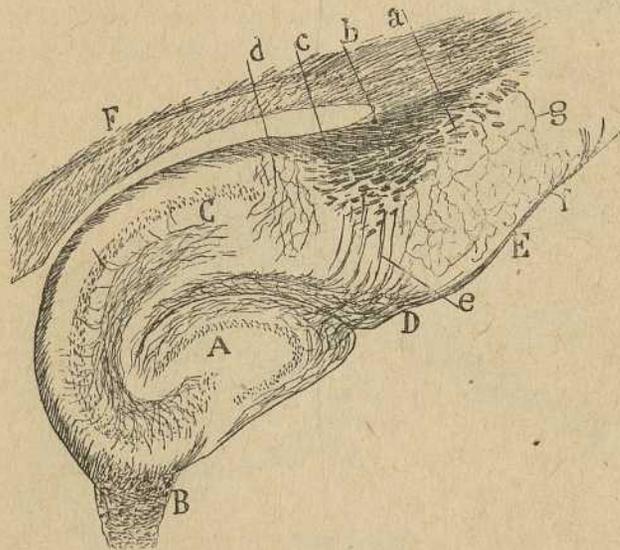


Fig. 807.—Corte sagital de lo alto del asta de Ammon.—A, fascia dentata; B, fimbria; C, asta de Ammon; D, subículo; E, presubículo; *a*, haces flojos ascendentes colocados debajo del presubículo; *b*, haces de igual género situados debajo del subículo; *e*, manojos esfeno-amónicos perforantes del subículo; *c*, cordón angular ó cruzado; *d*, colaterales de la vía esfeno-alvear; *g*, fibras terminadas en el presubículo.

más de la vía comisural ó angular, un grupo de manojos robustos, flojos y plexiformes, que se colocan en la substancia blanca del subículo, por detrás de la citada vía y en plano más superficial que ella, y que se convierten, en fin, en haces perforantes. Los cortes sagitales presentan estos haces seccionados de través (fig. 800, *c*, y 808, *b*), mientras que los paralelos al asta de Ammon, los muestran á lo largo. Cuanto más se aproximan las secciones sagitales á la línea media, más pobres aparecen en fibras perforantes, las cuales faltan por completo ó están reducidas á débiles vestigios en la región media ó comisural. En la fig. 807, *b*, presentamos estas fibras tal como aparecen en los cortes de la región inter-

media y algo superior del asta, territorio en donde subsiste aún el cabo alto del presubiculo. Nótese que el plano de tubos gruesos ó plexiformes que bordea por detrás la gran vía angular, posee un ala debajo del subículo y otra debajo del presubiculo. Del ala presubicular proceden en parte (otras salen del gran haz comisural) fibras terminales que la fig. 807, *g*, presenta relativamente sencillas, por referirse al ratón de pocos días, mientras que del ala subicular emanan numerosos hacecillos perforantes (*e*) (fig. 807, *e*).

En su curso longitudinal por la substancia blanca del subículo, las fibras perforantes emiten, de vez en cuando, colaterales que marchan como las

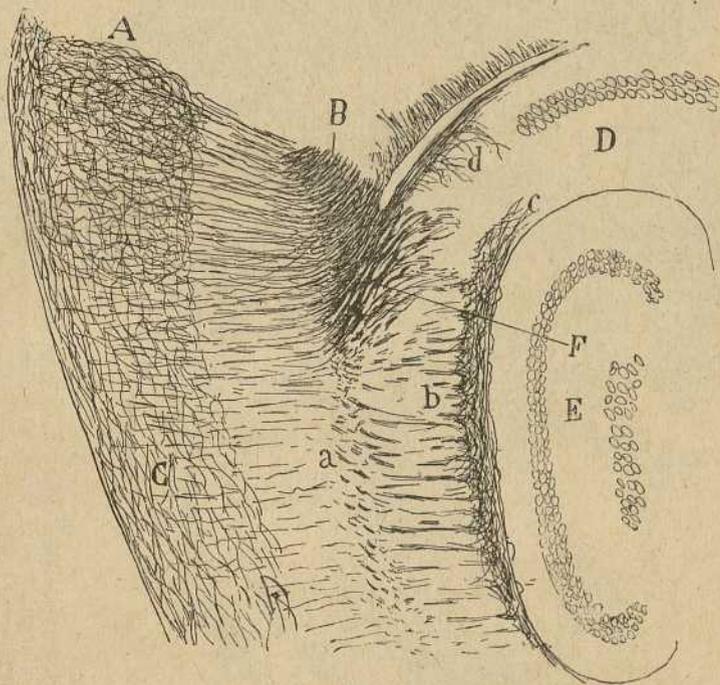


Fig. 808.—Corte muy lateral sagital del foco esfenoidal superior y asta de Ammon, semejante al de la fig. 800, pero más aumentado.—A, porción superior del foco; B, cordón angular ó eseno-amónico cruzado; C, subículo; D, haces eseno-amónicos perforantes ó directos situados dentro del subículo; *a*, *b*, haces perforantes inferiores; E, fascia dentata; F, haces eseno-amónicos perforantes ó directos situados dentro del subículo.

terminales á través de la corteza subicular, y ganan la capa plexiforme. En las secciones paralelas al asta de Ammon obsérvase bien la forma ordinaria de las ramificaciones, entre las cuales llama la atención por frecuente la presentada por ciertos tubos espesos que se dividen: en rama gruesa terminal, prontamente convertida en perforante, y rama fina que sigue todavía cierto trecho en sentido longitudinal para acabar también de la misma manera.

Fibras perforantes inferiores.—De las regiones medias é inferiores del ganglio esfenoidal superior, procede un gran número de hacecillos menos robustos que los perforantes superiores, dispuestos en series verticales y destinados al segmento inferior del asta de Ammon. Estos haces se descubren fácilmente en los cortes sagitales muy laterales (fig. 808, a), com-

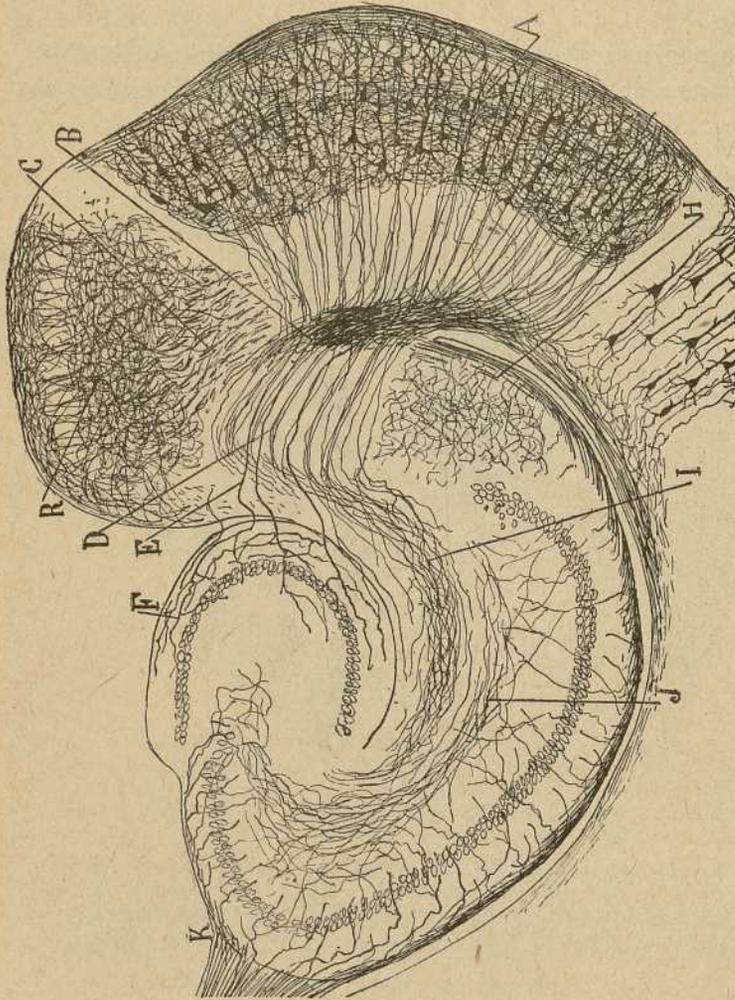


Fig. 809. — Corte horizontal del foco esfenoidal superior y asta de Ammon inmediatamente por debajo del plano del cordón angular. — A, foco esfenoidal superior; B, punto donde concurren los haces esfeno-amónicos perforantes inferiores; D, fibras perforantes; E, tubos destinados á la fascia dentata; H, vía esfeno-amónica alvear y plexo que eugendra en el subículo; I, distribución de las fibras perforantes en la zona lacunosa del asta; J, plexo de colaterales del asta.

probándose que marchan primeramente al ángulo ventricular, en el cual se doblan tomando una dirección transversal (por lo cual aparecen en los citados cortes seccionados de través), para penetrar, finalmente, en sentido horizontal ú oblicuo, en la corteza subicular y asta de Ammon.

La persecución detallada de estos axones perforantes, se logra perfec-

tamente en los cortes horizontales que comprendan, además del segmento inferior del asta, las regiones ventrales del ganglio olfativo esfenoidal superior. Como se nota en la fig. 809, B, dichos cilindros-ejes, emanados en su mayoría de las pirámides medianas y grandes de la corteza esfenoidal superior, se concentran, antes de asaltar el subículo, en una lámina blanca subventricular, que corre transversalmente hasta abor- dar el vér-

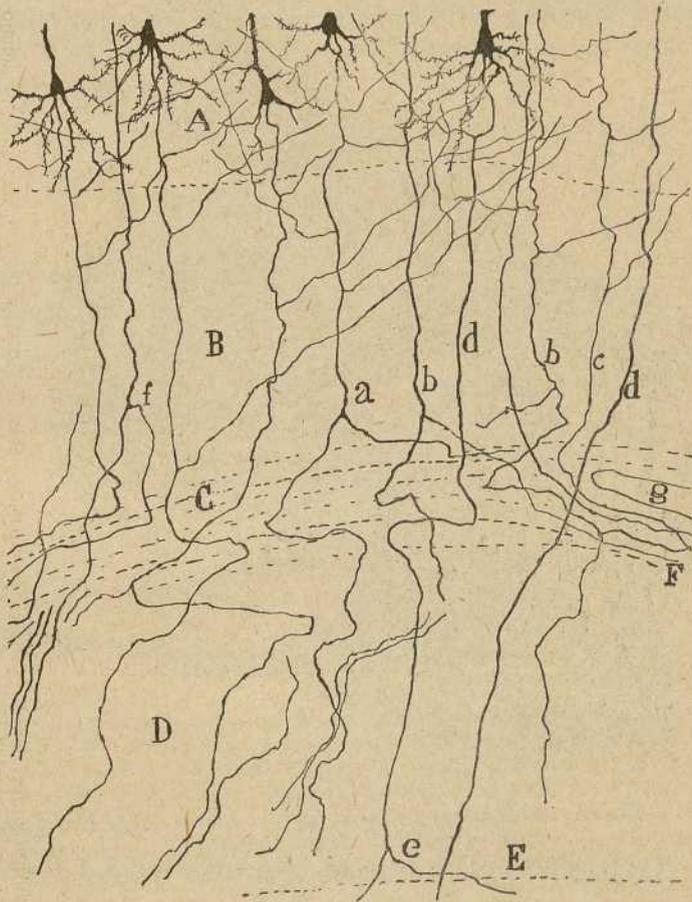


Fig. 810.—Detalles del origen y penetración de las fibras del foco esfenoidal superior en el subículo.—A, capa de las pirámides grandes del mismo; B, capa de los granos; C, plano de sustancia blanca subsubicular; D, subículo; g, ángulo ventricular; a, b, fibras bifurcadas; d, fibras gruesas no bifurcadas.

tice del ángulo subicular; aquí, después de condensarse, se fragmenta dicha corriente fibrilar en un grupo de hacecillos divergentes, los cuales se diseminan por un área bastante extensa del subículo, y cruzando casi horizontalmente la corteza de éste, se remontan á la zona plexiforme y asta de Ammon.

Los detalles del origen y recorrido inicial de estos tubos, se presentan en la fig. 910, *a*, *b*, *d*. De entre todas, las fibras gruesas son las de trayecto menos complicado, pasando casi directamente del ganglio esfenoidal superior á la corteza del subículo y sin ramificarse en su camino (*d*). Otras se bifurcan en el plano de substancia blanca, engendrando una fibra perforante directa y otra que continúa cierto trecho en sentido tangencial (*a*). En fin, las hay también una de cuyas ramas pasa á la vía esfenamónica de álveo (fig. 910, *b*), mientras que la otra, tras variable curso

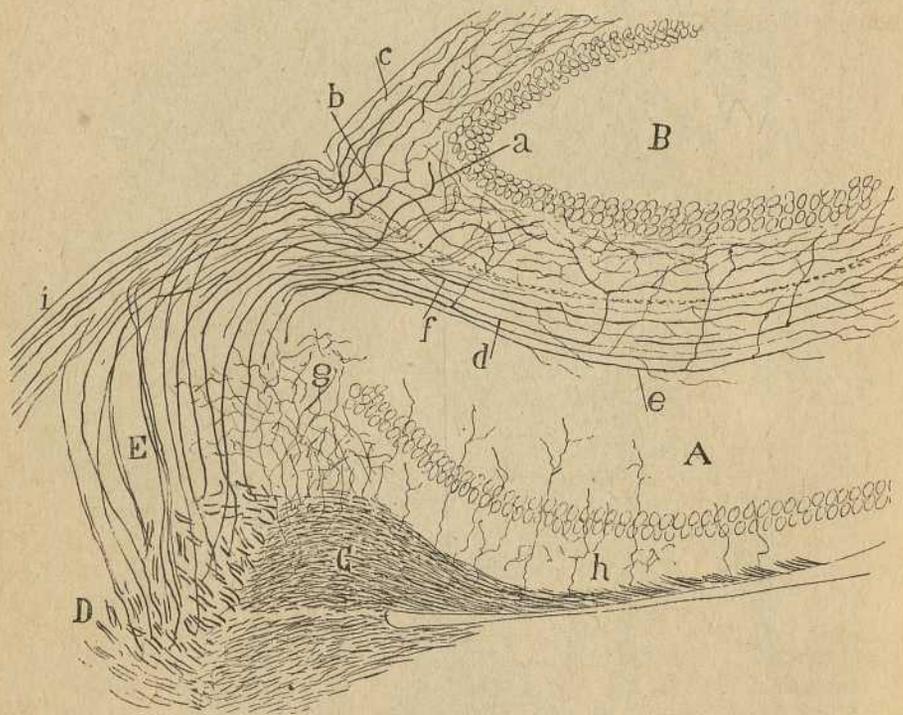


Fig. 911.—Curso y terminación de las fibras perforantes superiores (corte sagital del cerebro).—A, asta de Ammon; B, fascia dentata; C, cordón angular ó cruzado; D, vía ascendente de donde salen las fibras esfenamónicas perforantes; E, haces perforantes.

tangencial, resulta perforante. La bifurcación misma puede hacerse prematuramente, según se notaba en la fig. 910, *f*.

Terminación de las fibras perforantes en el asta de Ammon y fascia dentata.—Cualquiera que sea su procedencia, bien representen colaterales ó terminales, perforantes superiores ó inferiores, su modo de terminar es el mismo. Llegadas que son á la capa primera, cambian brusca-mente de dirección, marchando todas hacia la porción terminal del asta, y por consiguiente én sentido transversal á ésta y al subículo. En virtud de semejante revuelta, en los cortes frontales, la citada zona plexi-

forme subicular y amónica, presenta las fibras cortadas de través ú oblicuamente, mientras que, en las secciones sagitales del cerebro (que son casi transversales con relación al asta), aparecen cortadas oblicuamente y aun transversalmente.

En las figs. 911, E y 812, *a*, y que reproducen, á diferentes aumentos, cortes sagitales del encéfalo del ratón, puede estudiarse bien el trayecto terminal de las fibras perforantes. En estas mismas figuras se nota que las ramificaciones eseno-amónicas invaden toda la extensión de las capas molecular y lacunosa del asta, así como la plenitud de la zona plexiforme de la fascia dentata.

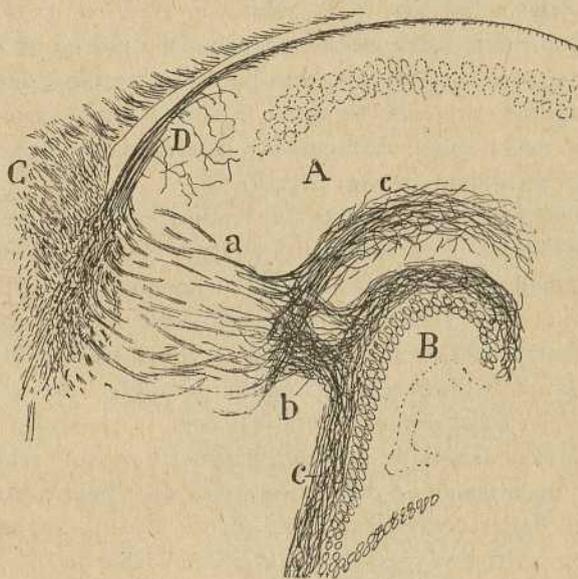


Fig. 812. — Corte sagital y un poco oblicuo del asta de Ammon y fascia dentata del ratón de doce días. — A, asta de Ammon; B, fascia dentata; C, cordón angular cruzado; D, haz eseno-amónico alvear; *a*, manojos perforantes superiores; *c*, prolongación de éstos por la capa molecular del asta de Ammon; *b*, corriente destinada á la fascia dentata.

Bajo el aspecto del modo de ramificación terminal de las fibras perforantes, pueden todas ellas clasificarse en tres especies: fibras directas para la fascia dentata; fibras consagradas al asta, y fibras mixtas, es decir, ramificadas en estos dos centros.

a) Las *fibras directas* para la *fascia dentata*, son acaso las más robustas de todas, aunque no faltan algunas de mediano espesor; marchan primeramente cierto trecho sin ramificarse por la zona plexiforme del subículo, y llegadas que son á la fascia, se dividen en dos corrientes: la posterior, formada de ordinario por tubos de mediano espesor, que ingresan en la porción posterior ó superficial del cuerpo abollonado, y la anterior donde dominan fibras gruesas que penetran en la porción anterior. Arri-

badas de este modo á la zona plexiforme de la fascia, las fibras de tales corrientes se bifurcan ó se ramifican más complicadamente, extendiendo sus ramillas durante largos trayectos, en sentido paralelo á la citada capa, y engendrando un plexo tupido puesto en íntimo contacto con los penachos dendríticos de los granos. Algunas fibras gruesas cruzan sin detenerse ni emitir ramillas por todo el espesor de la zona plexiforme de la *fascia dentata*, y al aproximarse á la capa de los granos, cambian de dirección, tornándose longitudinales ó paralelas á este centro y sustrayéndose á la observación (fig. 911, *a, b, c*).

La *fascia dentata* puede ser abordada por sus fibras esfeno-amónicas propias ó por las colaterales de las mixtas en cualquier punto de su curva; pero hay un paraje de elección por donde penetran la inmensa mayoría de los citados conductores. Esta puerta de entrada, que en algunos preparados aparece ocupada por un robustísimo haz (sección de una lámina vertical más ó menos condensada), corresponde á la proximidad del ángulo de la *fascia dentata* (fig. 812, *b*).

b) Las fibras destinadas al asta de Ammon, son las más numerosas, pudiéndoselas seguir fácilmente en los cortes sagitales desde los haces perforantes hasta el borde de la formación amónica (fig. 812, *a, c*). En cuanto llegan á la capa plexiforme del subículo, compórtanse de varios modos: la generalidad de las mismas se incurva sin ramificarse, ingresando en algunos de los hacecillos longitudinales del *stratum lacunosum*; otras se bifurcan en el punto de inflexión, dando una rama ascendente, es decir, paralelas al asta de Ammon, y otras de opuesto sentido; en fin, algunas se descomponen en dos ó tres ramas de parecida dirección, que corren dentro del asta y se instalan en planos distintos del *stratum lacunosum* y capa molecular (*lamina medullaris circumvoluta*).

c) En fin, las fibras mixtas corresponden en sus caracteres generales á las precedentes, de las cuales discrepan por ser, en general, más robustas, y sobre todo por emitir una ó varias ramas espesas penetrantes en la *fascia dentata*, en cuya capa molecular se arborizan y terminan (figura 911, *d, e*).

En algunos casos la rama consagrada á la fascia representa la continuación del axon, pudiéndose estimar la otra, ó sea la prolongación por la zona molecular del asta, como una colateral (*d*).

Puesto que en el hombre existen, según es bien sabido (véase la figura 750), un robustísimo cordón de substancia blanca en el ángulo amónico-subicular y numerosos y espesos haces perforantes, que se remontan al *stratum lacunosum* y molecular del asta de Ammon y á la *lamina medullaris circumvoluta* y *fascia dentata*, de presumir es que posea también una vía esfeno perforante amónica, así como un cordón angular ó esfeno-amónico cruzado.

Semejante suposición es tanto más probable, cuanto que recientes ob-

servaciones nos han persuadido de que las citadas vías, así como el foco esfenoidal superior de que proceden, existen en el cerebro del perro y gato, donde alcanzan extraordinaria robustez.

Corriente esfeno-amónica alvear (fig. 813, D). — Cuando se examinan cortes sagitales laterales, es decir, comprensivos del foco esfenoidal superior y secantes al asta de Ammon, nótase constantemente que de las regiones medias de dicho ganglio, por debajo del territorio en que brota el haz comisural, nace un grupo de axones que, después de situarse por debajo de este haz, tuerce bruscamente en el ángulo ventricular asalando el álveo, y corre cierto trecho por la superficie de éste, marchando hacia adelante y arriba hasta que se pierde, finalmente, entre los conductores endógenos del asta.

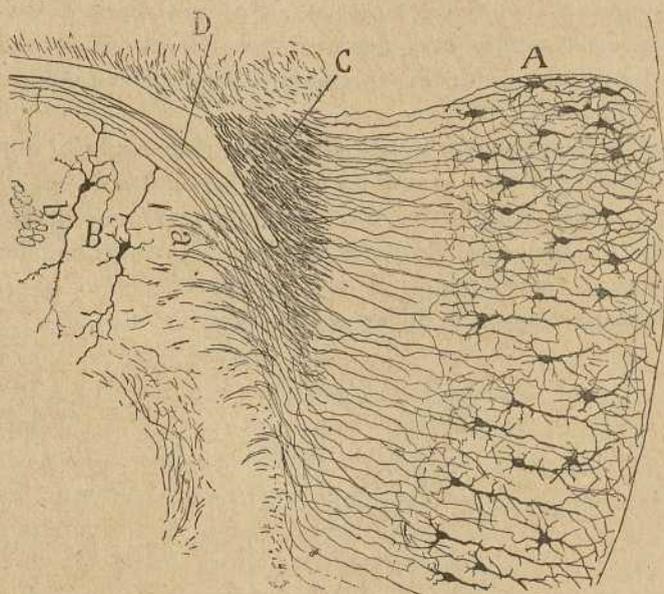


Fig. 813. — Detalles del origen del cordón esfeno-amónico cruzado y haces perforantes superiores. (Corte sagital muy lateral). — A, foco esfenoidal superior; C, cordón angular; B, subículo; D, vía esfeno-amónica alvear; a, haces perforantes superiores.

Según dijimos más atrás, tales fibras alveares, cuyo origen esfenoidal reputamos indiscutible, suministran infinidad de colaterales ramificadas por toda la corteza del subículo, y particularmente por una área triangular, limitada hacia arriba por el haz comisural, hacia atrás por los hacillos perforantes y hacia abajo y adelante por las primeras agrupaciones de las pirámides amónicas (figs. 813, D y 809, H).

La fig. 763, a, d, donde mostramos detalladamente estas fibras tal como se muestran en los cortes sagitales, revela que no todas las fibras

colaterales ó terminales del haz alvear, proceden del foco esfenoidal superior homolateral; las hay también emanadas de la porción amónica ó posterior del álveo, las cuales, ó acaban, previa inflexión, ramificándose en una gran área de la corteza subicular, ó se bifurcan en rama gruesa terminal, distribuida en esta corteza y rama fina que sigue su curso hacia afuera, perdiéndose en las fibras del haz esfeno-amónico cruzado é inmediaciones.

Sobre el origen de tales fibras, nada positivo podemos decir. Para formular una opinión algo precisa, fuera necesario perseguir los conductores esfeno-amónicos alveares en toda su extensión, así como las citadas fibras llegadas del álveo posterior, cosa que, aun en el ratón recién nacido y en los cortes más favorables, es completamente imposible. La circunstancia de que las fibras esfeno-amónicas alveares no parecen agotarse en su totalidad en el subículo, sino que se prolongan hacia el asta durante largo trayecto, sugiere la conjetura de que los referidos conductores aferentes del interior pudieran representar fibras esfeno-amónicas alveares del lado opuesto.

El plano de la substancia blanca alvear contiene también, según dijimos al tratar del subículo, axones nacidos en las células de éste y prolongados hacia el asta. Algunos se dividen en rama posterior para el álveo y rama anterior, que se pierde entre las fibras del cordón angular ó cruzado ó en los planos profundos de las fibras perforantes. Ignoramos el curso y paradero ulterior de dichos conductores (fig. 813, B).



CAPÍTULO XLIV

VÍAS EFERENTES Y GANGLIOS SUBORDINADOS AL ASTA DE AMMON

Fimbria y pilares anteriores del trigono cerebral.—Comisura interamónica ó *psalterium*.—*Septum lucidum* con sus vías aferentes y eferentes.

Según dejamos dicho más atrás, los axones de las pirámides del asta de Ammon ganan el álveo ó substancia blanca de este centro, y trazando arcos complicados se concentran en la *fimbria*, donde constituyen dos planos de fibras: uno posterior de tubos finos, continuado con la *comisura interamónica* ó *psalterio*, y otro anterior más espeso y de fibras gruesas, prolongado con la vía de proyección ó *columnas anteriores del fornix*.

Pilares anteriores del trigono.—El origen de los pilares anteriores del trigono y fimbria es bien conocido desde las importantes investigaciones de Honegger, Ganser, Gudden, Vogt, Kölliker, etc., quienes han probado que las fibras de este cordón provienen de las pirámides amónicas. En nuestros preparados de Weigert y de Golgi del cerebro del ratón, cavia y conejo, se observa claramente que la fimbria, y, por lo tanto, el fornix con ella continuado, nace tanto en las células inferiores ó grandes como en las superiores ó medianas del asta de Ammon. Aparte del hecho, fácil de comprobar en los cortes horizontales del encéfalo del ratón, de la continuación de los citados axones con los tubos de la fimbria, las enseñanzas del método de Marchi son decisivas. Si á ejemplo de Edinger, A. Wallenberg (1), Probst (2) y otros, se corta en un mamífero el asta de Ammon (nosotros hemos seccionado este órgano con parte del borde posterior occipital, en el conejo), la fimbria degenera en sentido ascendente, pudiéndose seguir los rastros de gotas grasientas, no sólo á lo largo de los pilares del trigono, sino á través del psalterio ventral hasta el cuerno de Ammon del otro lado. También Déjerine (3) ha demos-

(1) L. Edinger u. A. Wallenberg: Untersuchungen über den Fornix und das Corpus mamillaris. *Arch. f. Psychiatrie. Rd.* 35. H. I. 1601.

(2) Probst. Zur Kenntniss des Faserlaufes des Temporallappens, der Bulbus olfactorius, etc. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* Abth Anat. 6. Herft. 1901.

(3) Déjerine: Sur les dégénérescences secondaires consecutives aux lésions de la circunvolution de l'hippocampe, de la corne d'Ammon, etc. *Compt. rend. de la Société de Biol.*

trado en el hombre, en un caso de destrucción parcial del asta de Ammon, cuerpo abollonado y *gyrus hippocampi*, la continuación del asta con la fimbria y pilares anteriores del trígono.

Llegada á la línea media, y después de abandonar las fibras de la comisura interamónica, la fimbria se torna vertical, designándose desde este punto: *pilares anteriores del trígono cerebral*.

Los *pilares anteriores* no constituyen sino una parte pequeña, acaso menos de un cuarto de la totalidad de la corriente fimbrial. Estos ganan el cabo posterior del *septum lucidum*, marchando hacia adelante y adentro (*fornix obliquus* de Honegger) hasta converger y tocarse en la línea

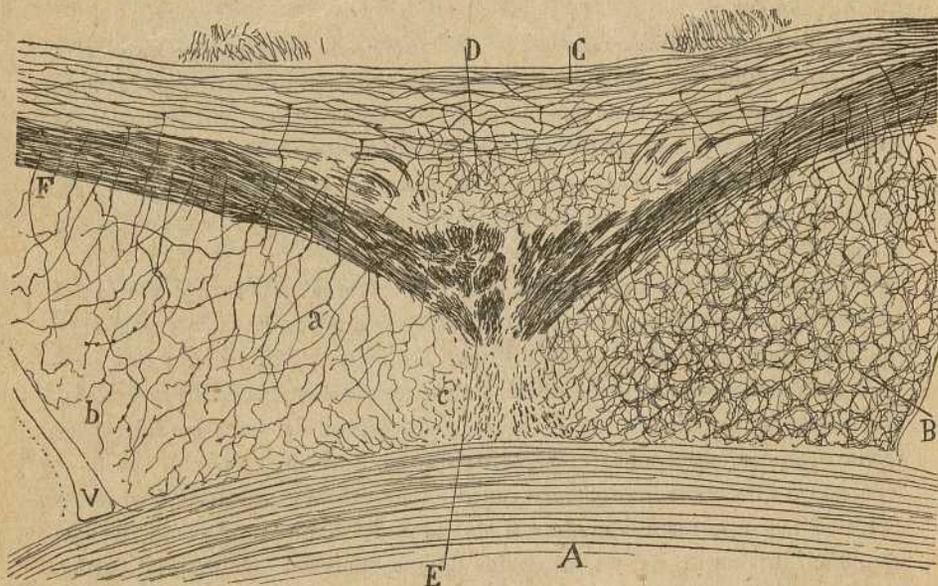


Fig. 814.—Corte horizontal del septo del ratón de ocho días.—A, cuerpo caloso; B, plexo de colaterales del foco principal septal; C, psalterio ventral; D, foco triangular; E, porción descendente del fornix; F, porción fimbrial del fornix; V, ventrículo lateral; a, b, colaterales; c, radiación de Zuckerkandl.

media (figs. 814, E y 816, J); bajan á seguida costeano el borde distal de dicho foco, y trazando una curva de convexidad interna y anterior; y llegados á lo alto de la comisura anterior, oblicuanse hacia afuera y abajo, para pasar por detrás de esta vía transversal, y continuar su camino en sentido sagital á través del *tuber cinereum*.

Según lo expuesto, todo el trayecto del *fornix inferior* ó columnas anteriores del trígono, puede dividirse en tres segmentos: *porción inicial* ó fimbrial, *porción descendente* ó septal y *porción sagital* ó hipotalámica.

El *origen y porción fimbrial* del fornix, aparece bien en los cortes horizontales del cerebro de ratón de pocos días, en cuyos preparados se re-

conoce que la masa principal de dicha vía procede de las células piramidales de la semicaña superior ó intraventricular del asta de Ammon. A menudo se nota que el axon de estos elementos, antes de ingresar en el plano de donde arranca la fimbria, emite una colateral de opuesto sentido, destinada sin duda á conexionarse con elementos de la porción extraventricular é intermediaria del asta.

El *segmento septal* ó descendente, aparece muy claramente en los cortes sagitales, en los que se advierte, además, que la mayoría de los conductores del fornix se continúan con los dos tercios superiores del plano anterior de la fimbria (fig. 805, c). También las secciones frontales son muy demostrativas, si son paralelas á la porción vertical de los pilares, según se advierte en la fig. 821, D. En una serie de cortes de este género es fácil notar que los conductores constitutivos de dicha vía proceden tanto del plano superior como del inferior de la fimbria (aunque menos de éste que de aquél) y que al hacerse descendentes conservarán ulteriormente el orden precedente, esto es, que las emanadas de lo alto de la fimbria, se instalarán por dentro, y las llegadas de la parte inferior de aquélla se situarán por fuera en la porción descendente del *fornix*.

En el momento en que los pilares pasan por detrás de la comisura anterior, y antes de que se inclinen hacia afuera, despréndese cerca del rafe y del lado interno de los mismos una vía descendente: el *cordón amónico del tuber cinereum* de que luego hablaremos (fig. 816, i).

En fin, el *segmento inferior* ó *sagital* del fornix, marcha hacia atrás á través de la región hipotalámica y plano superior del *tuber cinereum*, para cruzarse detrás del cuerpo mamilar y comportarse como dejamos dicho en nuestro estudio del tálamo (fig. 820, B).

¿Todas las fibras del fornix tienen su origen en el asta de Ammon? ¿No ingresarían también en esta vía, según han descubierto varios autores, fibras del *fornix longus*? ¿Penetran, además, en ella, como afirma Kölliker, conductores cruzados descendentes emanados del psalterio dorsal?

Las primeras fibras, es decir, las llegadas del *fornix longus* de Forel, descritas por numerosos neurólogos y últimamente por Elliot Smith, Kölliker y Déjerine (fibras gruesas del fornix, según Smith), obsérvanse en muchos preparados; pero nos han parecido menos numerosas de lo que los autores suponen. Según se advierte en la fig. 805, d, de cada cíngulo bajan hacecillos que, después de cruzar el cuerpo caloso, marchan hacia adentro, descendiendo por el rafe y se entremezclan, al parecer, con los contingentes amónicos más altos del *fornix inferior*. En realidad, según veremos más adelante, la inmensa mayoría de los conductores perforantes del cíngulo, constituyen la *radiación del septo* de Zuckerkandl.

En cuanto á las segundas fibras, ó sean las del psalterio dorsal, no se presentan en nuestros preparados; los cortes de cerebro de ratón y de conejo, coloreados por el cromato de plata, muestran dicha comisura, no sólo independiente de las columnas del fornix, sino del mismo psalterio ventral. Nada tiene de extraño el hecho, si recordamos el distinto origen

y significación de ambos psalterios (véase nuestro trabajo sobre la corteza olfativa).

Psalterio ventral ó comisura interamónica.— Tanto los cortes frontales como los horizontales del cabo antero-superior del asta de Ammon, muestran, no lejos del cuerpo caloso, como un ancho puente transversal tendido entre ambas fimbrias, robustísima vía comisural, mediante la cual júntanse las dos astas de Ammon. Los cortes sagitales que pasan por la línea media dan á conocer, además de la gran robustez de este sistema, su aproximación por detrás al psalterio dorsal, con el cual no se confunde nunca, y su dirección oblicua de arriba á abajo y de atrás á adelante. En los cortes transversales ó frontales (fig. 816, K), del cerebro del ratón, adviértese, además, su disposición fasciculada y se comprueba que dicha comisura representa la continuación del grueso de las fibras fimbriales, una parte de las cuales desciende para formar las columnas anteriores del fornix. No menos instructivas son las secciones horizontales, cual la representada en la fig. 814, C. Obsérvase en estas secciones que el psalterio (C) contiene fibras más finas que las columnas del fornix (F) y que durante su trayecto por la línea media sus haces aparecen un tanto separados por masas grises á quienes suministra colaterales.

Un examen cuidadoso de los cortes sagitales y su comparación con los horizontales, revelan en el psalterio dos tramos ó regiones :

Región superior, formada por un grueso manojito que costea la cara frontal del reborde ó contorno superior de la *fascia dentata* (fig. 805, c). Este manojito, que es muy robusto, constituye el punto de reunión de las fibras comisurales procedentes del plano más alto ó supracaloso del asta de Ammon, y suministra colaterales para lo alto del *septum lucidum*.

La *región inferior ó fimbrial* propiamente dicha es punto de concurrencia de los tubos comisurales de la porción media é inferior del asta, y el paraje de donde brotan las colaterales que inervan la masa gris inferior del septo, el foco triangular y no pocos haces del fornix (figuras 821, E y 805, F).

Claro es que las áreas precisas de origen de cada haz de la comisura interamónica, no son determinables en los preparados de Golgi; no es posible, por tanto, fijar, como lo ha hecho Vogt (1) para el cerebro humano, la posición de los contingentes del álveo intra y extra-ventricular; pero *grosso modo* el examen de series de cortes bien impregnados permite afirmar que, en la fimbria y psalterio, los conductores ocupan un lugar tanto más ventral cuanto más bajo es el segmento del asta de Ammon de que proceden.

(1) O. Vogt : Ueber Fasersysteme in der mittleren u. caudalen Balkenabschnitten. *Neurol. Centralblat*, 1895. Véase también :

— Sur le faisceau septo-thalamique. Sur le pilier antérieur du trigone. *Comp. rend. Soc. de Biol.*, 1898.

Origen y terminación del psalterio.— Cuando en los cortes horizontales del cerebro del ratón se prosiguen los conductores del psalterio ventral, se comprueba que nacen de todas las regiones del asta, y de preferencia del álveo intraventricular, continuándose, por lo menos en gran parte, con axones de pirámides. Naturalmente, algunas fibras no nacen, sino que se terminan; son las llegadas del asta de Ammon del lado opuesto. Tales conductores terminales marchan á menudo en sentido tan-

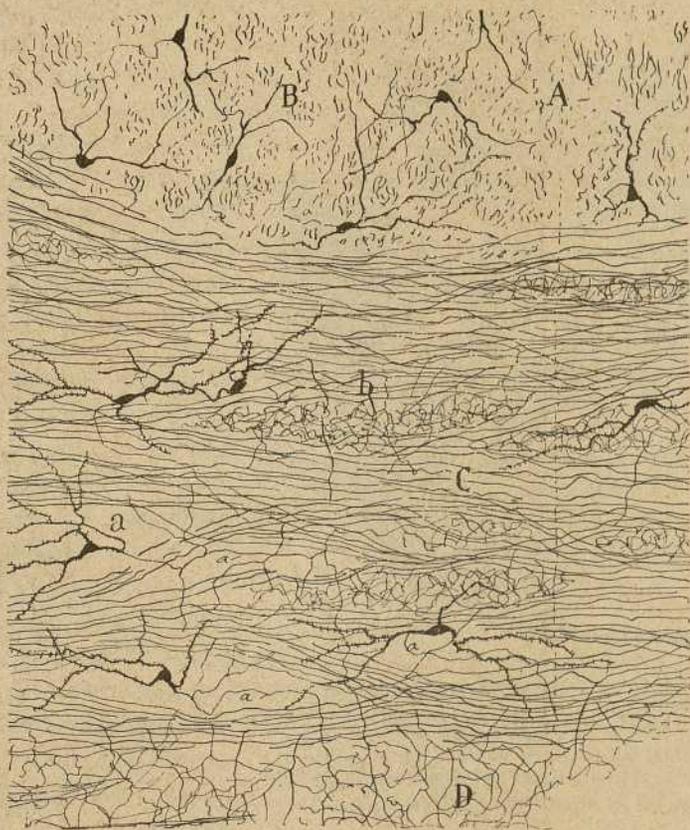


Fig. 815.— Corte frontal del psalterio ventral (porción más alta) del conejo de ocho días.— A, rafe; B, células del *fornix longus*; C, haces del psalterio ventral; a, células de los focos intersticiales; b, plexos de colaterales del psalterio; D, porción alta del foco triangular.

gencial por el *stratum oriens* y álveo emitiendo colaterales; otras veces se bifurcan á su llegada por el álveo intraventricular en rama superior, que corre por éste, y rama inferior destinada al álveo extraventricular ó región intermediaria. Después de caminar tangenciales un trecho variable, dóblanse las fibras y se hunden en la substancia gris subyacente.

Las últimas ramillas, sean colaterales ó terminales, cruzan la capa de las pirámides y se arborizan y acaban de preferencia en el *stratum radiatum*, poniéndose, por consiguiente, en contacto con los tallos de las pirámides. De donde resulta que los diversos estratos del asta de Ammon sirven para establecer conexiones separadas con fibras de diversa categoría: el más superficial (*moleculare*) recibe de preferencia las arborizaciones de los conductores exógenos, mientras que los intermedios (*radiatum lacunosum*), son el

punto de ramificación final de las fibras endógenas (*colaterales* de Schaffer) y comisurales.

Foco triangular é intersticiales anejos al sistema del psalterium. —

Llamamos *foco triangular* á la substancia gris limitada por el triángulo formado: caudalmente, por el psalterio ventral, y por delante y los lados por la porción superior casi horizontal de los pilares anteriores (figs. 814, D, y 816, G). En los cortes sagitales se observa que este espacio intersticial se prolonga de arriba á abajo, á todo lo largo de la fimbria, estrechándose en sus cabos superior é inferior.

Los *focos intersticiales* son unas pléyades lineales



Fig. 816. — Corte frontal del *septum lucidum* por detrás de la comisura anterior. — A, *stria thalami*; J, porción descendente del fornix; G, foco triangular; K, psalterio ventral; E, *thalamia semicircularis*; I, cordón amónico del *tuber cinereum*; H, gran vía de proyección olfativa.

de substancia gris, indicadas por Kölliker, de curso ordinariamente transversal, situadas entre los paquetes de substancia blanca del psalterio ventral. En la figura 815, *b, a*, mostramos algunos de estos focos, tomados de un corte frontal del psalterio del conejo.

Tanto el núcleo triangular como los intersticiales, son punto de arborización y terminación de numerosas colaterales nacidas de las fibras del psalterio. En la fig. 814, D, mostramos dichas colaterales, así como el plexo tupido que engendran, tal como aparecen en los cortes horizontales del cabo superior del núcleo triangular, y en la fig. 815, *b*, pueden fácilmente observarse los plexos lineales é intrincados producidos en los

núcleos intersticiales, por colaterales semejantes nacidas de los haces inmediatos del psalterio.

Colaterales nerviosas de la fimbria y pilares anteriores del trigono.— En cuanto las fibras de la fimbria en su marcha hacia adentro y adelante tocan la frontera posterior del septo lucido, emiten en ángulo recto infinidad de colaterales, las cuales, según se aprecia en la figura 814, F, que representa una sección horizontal, se ramifican ampliamente en los focos del *septum lucidum*, engendrando un plexo nervioso apretadísimo, en el cual colaboran también, según dejamos expuesto, colaterales del psalterio ventral (*a, b*).

Los cortes sagitales presentan también muy claramente las citadas colaterales y sus plexos de terminación. Estas secciones revelan, además, que en su origen dichas ramas se reúnen en manojitos que se dispersan por delante de la porción descendente del fornix. Repárese, también, que el citado plexo de colaterales va perdiendo riqueza y tupidez de arriba á abajo, extendiéndose acaso solamente hasta el plano de la comisura anterior, donde aparece entremezclado con fibras terminales de otras procedencias (fig. 821, *a*).

¿Son colaterales todas las fibras derivadas del psalterio y fornix distribuidas en los focos del septo? A primera vista, así aparece en los cortes horizontales y sagitales; pero empleando un buen apocromático, adviértese que algunos, quizá numerosos conductores, arborizados en el tabique, representan la continuación directa de fibras de la porción fimbrial del fornix y psalterio ventral. La existencia de estas fibras amónicas terminales, así como la pérdida de calibre que, merced á las colaterales generadas, sufren los tubos llegados al septo, explican dos hechos fácilmente observables en los preparados coloreados por el método de Weigert. Es el primero la notable reducción, ya notada hace tiempo por Schwalbe, que sufre el fornix en su trayecto descendente y sagital, comparado con su porción fimbrial ú horizontal; y es el otro la pérdida de calibre que sus fibras han sufrido, una vez cruzada la comisura anterior convertidas en sagitales.

La unión supuesta y defendida por Honneger y Meyer, y sostenida recientemente por Kölliker y otros, entre la *stria talami* y los pilares del fornix, no aparece en nuestros preparados. En nuestro sentir, dichos sabios han tomado por fibras unitivas ciertas colaterales del fornix que, según se observa en la figura 817, *a*, cruzan en parte la *stria* para terminarse en un foco talámico especial. Esta ausencia de unión entre las citadas vías, ha sido también recientemente defendida por Eninger, Wallenberg (1) y Probst (2), que se apoyan en el método de Marchi.

Tampoco hemos conseguido sorprender continuación parcial entre el fornix y la *thænia semicircularis*. En nuestros preparados no faltan cier-

(1) Eninger u. Wallenberg: Untersuchungen über der Fornix und das Corpus mammillare. Arch. f. Psych. Bd. 35.

(2) M. Probst: Ueber die Rindenschugelfasern des Reichfeldes, &. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. II, III u. IV. Helf. 1903.

tamente hacecillos de la *thænia* ó *vía de proyección de la corteza esfenoïdal*, penetrantes en el septo lucido; pero éstos no se continúan con los pilares, sino que abordan el espesor del ganglio principal del tabique para terminarse entre sus células, según veremos luego.

SEPTUM LUCIDUM

Este ganglio que, después de lo expuesto, hay motivos para estimar como una dependencia del asta de Ammon, pasa habitualmente como corteza cerebral modificada; opinión que, si puede sostenerse en el terreno de la histogénesis, no recibe apoyo alguno en el de la fina anatomía y en el de las conexiones. Nuestros estudios (1) tienden á presentar este foco cerebral cual un segmento especial del cuerpo estriado, relacionado especialmente con las fibras de proyección del asta de Ammon.

A la manera de lo ocurrido con las vías centrifugas nacidas de la corteza cerebral (vía piramidal, vía de proyección olfativa, etc.), todas las cuales se conexionan, mediante colaterales, con un departamento especial del cuerpo estriado, el fornix poseería también su ganglio estriado anejo, es decir, un foco motor de refuerzo: el *tabique transparente*.

En este ganglio debemos considerar cuatro factores: las *células nerviosas*, las *vías aferentes*, las *eferentes ó centrífugas*, y las *de paso* (*fornix longus* de Forel).

Células nerviosas.—Todo el espesor del *septum lucidum* está sembrado de células nerviosas, que forman una masa continua con concentraciones y rarefacciones correspondientes respectivamente á los párajes pobres y ricos en fascículos nerviosos medulados. Las acumulaciones principales son tres: un *ganglio medio*, pobre en células fusiformes medianas, incluído en el espesor de la radiación de Zuckerkandl; el *foco principal ó periférico*, representado por la substancia gris lateral del septo y formado por corpúsculos ovoideos estrellados ó fusiformes de mediana talla; y el *foco triangular ó dorsal*, emplazado entre el psalterio ventral y los pilares del fornix, y compuesto de elementos de pequeñas dimensiones dispuestos en pléyades apretadas.

Las preparaciones de Nissl prueban, además, que cuantas vías cruzan el septo, tales como el *fornix inferior* y el *longus*, el *psalterio ventral*, la *radiación* de Zuckerkandl, los *fascículos arciformes* de proyección, etcétera, contienen entre sus haces, y estiradas en el sentido de éstos, células fusiformes de talla mediana ó pequeña. En algunos parajes, singularmente en el espesor del psalterio ventral, tales corpúsculos intersticiales se reúnen, según hemos dicho ya, en pléyades lineales de dirección transversal. Todas estas pléyades, así como el *foco triangular*, nos pare-

(1) S. R. Cajal: Estructura del *Septum lucidum*. Trab. del Lab. de Invest. biol., tomo I, 1901.

cen representar segmentos de una misma substancia gris, la del ganglio septal, la cual ha sido fragmentada por la invasión de las vías exógenas y de paso.

Foco principal ó septal externo.— Los autores que han examinado las células del septo, estimanlas, basándose en consideraciones embriogénicas, como pirámides corticales modificadas; toda vez que, según Duval y otros, el tabique resulta de la reunión y fusión de una parte de la pared interna de la vesícula cerebral anterior. En tal concepto, las zonas próximas al rafe representarían la capa molecular, mientras que las porciones periféricas ó externas constituirían las capas de pirámides.

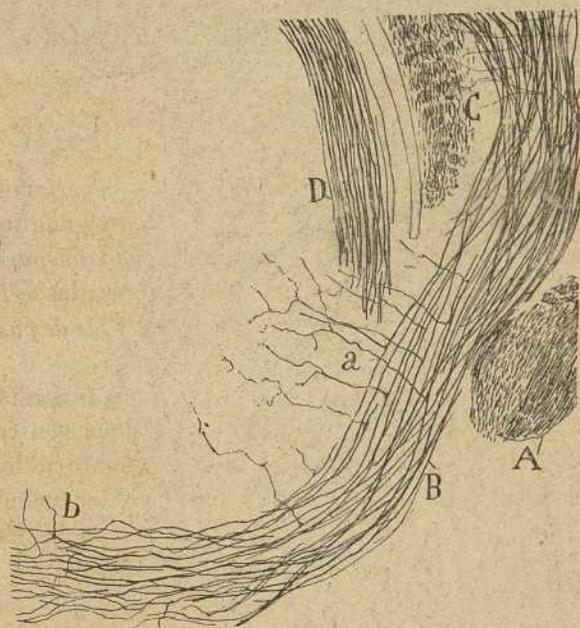


Fig. 817.—Trozo del fornix con las colaterales que suministra al emerger del septo. — A, comisura; C, psalterio; B, fornix; D, *stria thalami*; a, colaterales para el tálamo; b, colaterales para el *tuber cinereum*.

Pero sin negar la legitimidad de esta homología, es preciso confesar que la forma y orientación de las neuronas septales no recuerdan en nada á las pirámides de la corteza cerebral. Dichos elementos aparecen, en los cortes frontales coloreados por el método de Nissl, con formas desimilares y tamaños varios, irregulares, fusiformes ó piramidales, desorientadas y sin constituir estratos bien definidos. La misma substancia blanca no se halla en el paraje debido, es decir, en el lado externo del septo, sino hacia abajo, resultando de la convergencia de los axones septales y fibras centripetas, y entremezclando sus elementos con muchas células nerviosas intersticiales.

En las preparaciones del cromato de plata, dichas células son fusiformes, triangulares ó estrelladas; poseen un cuerpo de talla mediana, comparable á la de los elementos dominantes en el cuerpo estriado, y varias dendritas divergentes repetidas veces divididas, lisas ó casi lisas en los mamíferos recién nacidos (ratón), cubiertas de espinas en los de algunos días (ratón de ocho días, conejo de diez).

El axon es fino y se impregna con facilidad; procede ya del soma, ya de una dendrita, y sigue muy á menudo en su trayecto inicial un curso recurrente, describiendo una gran revuelta, merced á la cual retrocede

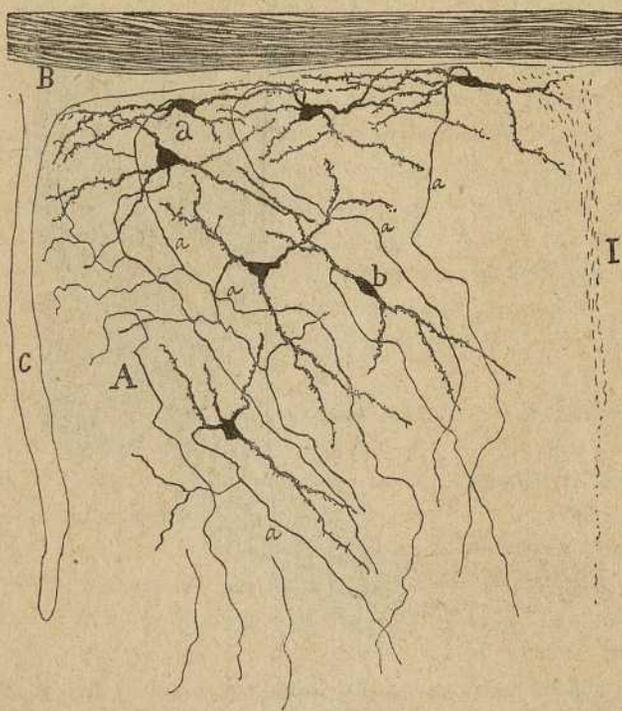


Fig. 818.—Corte frontal del ganglio principal del septo del ratón de diez días. — A, células del septo; B, cuerpo calloso; I, rafe; c, ventrículo lateral; a, células marginales; b, células profundas.

hacia la superficie, resultando difícil perseguir su itinerario por entero. Pero en muchos casos se comprueba que, trazada la revuelta inicial, tórnanse el axon descendente, baja hasta el piso inferior del septo, y se continúa con una de esas fibras arciformes, bien descrita por los autores, y singularmente por Kölliker, fibras que, inclinándose hacia afuera y arribadas á la base del cerebro, se incorporan á la gran corriente olfativa del pedúnculo cerebral (fig. 818, a).

En su porción inicial el axon suministra tres, cuatro ó más colatera-

les que marchan en variedad de direcciones, sobre todo en sentido recurrente, aumentando con sus ramificaciones secundarias y terciarias el plexo nervioso tupidísimo situado entre las células de origen. En algunos elementos, las ramas colaterales son tan gruesas y afectan tal dirección, que parecen agotar el axon; probablemente representan estos elementos los de axon corto del cuerpo estriado.

Células del foco medio.—En el mismo rafe, resultado de la fusión de ambos tabiques, así como en el espesor de la radiación de Zuckerkandl, se hallan células nerviosas irregulares, de talla mediana, á menudo fusi-

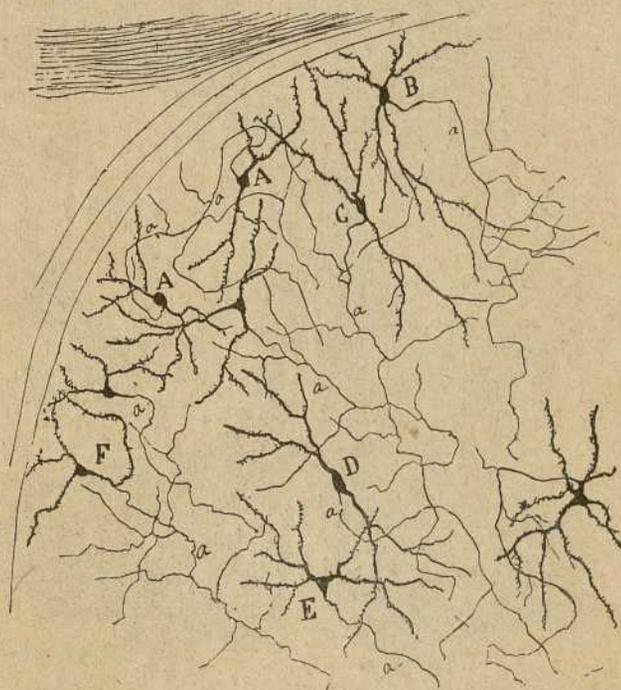


Fig. 819.—Células del ganglio lateral del septo del conejo de ocho días. —A, B, células periféricas; D, E, células centrales; a, axon.

formes y orientadas en el sentido de los haces nerviosos. Sus dendritas corren en diversidad de sentidos; de preferencia en dirección vertical, no siendo raro ver que las procedentes de las células del rafe ó vecinas de éste, cruzan la línea media y se ramifican en el otro lado, constituyendo, por tanto, una verdadera comisura protoplasmática (fig. 827, G). El axon de estas células no ha sido seguido por nosotros en suficiente espacio para poder fijar su paradero; lo único que cabe decir es que en muchas parecía descendente, y acaso se incorporaba á las fibras arciformes internas que ganan la zona superficial de la corteza fisural vecina.

Foco triangular y pléyades intersticiales.—Las células de estos focos, ya mencionadas más atrás, afectan formas variadas (estrellada, globulosa, ó fusiforme), talla mediana ó pequeña y varias dendritas, en gran parte paralelas á los haces nerviosos inmediatos. El axon, que posee también un trayecto inicial irregular, y emite colaterales de varia dirección, parece en muchas células descender, sin incorporarse á las vías exógenas ve-

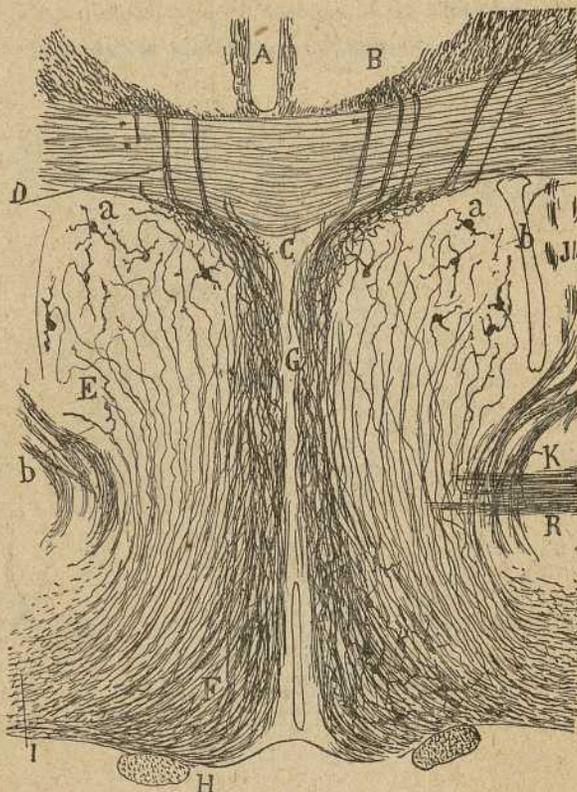


Fig. 820.—Corte frontal del septo del ratón recién nacido.—A, cisura interhemisférica ; B, cíngulo ; C, *fornix longus* que se incorpora á la radiación de Zuckerkandl (G) ; D, fibras de éste que perforan el cuerpo calloso ; H, nervio óptico ; E, ganglio lateral del septo ; F, fibras arciformes internas ; I, punto en que las fibras arciformes se hacen sagitales ; R, comisura anterior ; a, células del septo ; b, fibras centripetas.

cinas ; pero lo complicado del terreno impide siempre la determinación del paradero final.

Fibras arciformes ó eferentes.—Cuando se examinan cortes transversales que interesen el territorio frontal del septo (fig. 820), adviértese que de éste proceden dos grandes corrientes de fibras centrífugas : la *corriente interna* nacida de las regiones medias del tabique (F), y la *corriente externa* mucho más considerable, brotada del foco principal (fig. 820, I).

Entre ambos sistemas de conductores arciformes no existe una frontera bien trazada, confundiéndose sus porciones vecinas y llevando también las dos la misma dirección, sin otra diferencia que la corriente interna se entremezcla con la radiación de Zuckerkandl, y gana, arqueándose, las capas superficiales de la corteza fisural contigua y base del cerebro, y la corriente externa baja por un plano más externo, tuerce hacia afuera costeano el lado interno de la cabeza del cuerpo estriado, y tórñase, finalmente, sagital en un paraje más profundo que la precedente, no lejos del territorio ocupado por la prolongación bulbar de la comisura anterior (figuras 820, I y 822, B), para invadir finalmente el *tuber cinereum*.

En los cortes sagitales muy cercanos á la línea media y en algunas buenas impregnaciones del encéfalo del ratón, reconócese, además, otra *corriente media posterior* formada por fibras finas, la cual pasa por delante y debajo de la comisura anterior, para dispersarse, en definitiva, en la región hipotalámica. El origen y terminación de este cordón interno que, á causa de la situación profunda y delgadez de sus fibras, se distingue de la

corriente arciforme interna que acabamos de indicar, nos son desconocidos. Sospechamos, sin embargo, que muchos de sus conductores emanan del foco triangular y pléyades gangliónicas anejas (fig. 823, B).

Fibras aferentes.—Radiación de Zuckerkandl.— Cuando se examinan cortes sagitales que pasen muy cerca de la línea media, adviértese que en el ángulo superior del septo y confundidos en parte con lo alto de las columnas anteriores del fornix, aparece una faja de fibras gruesas que corren casi verticalmente por las regiones centrales del tabique, casi á igual

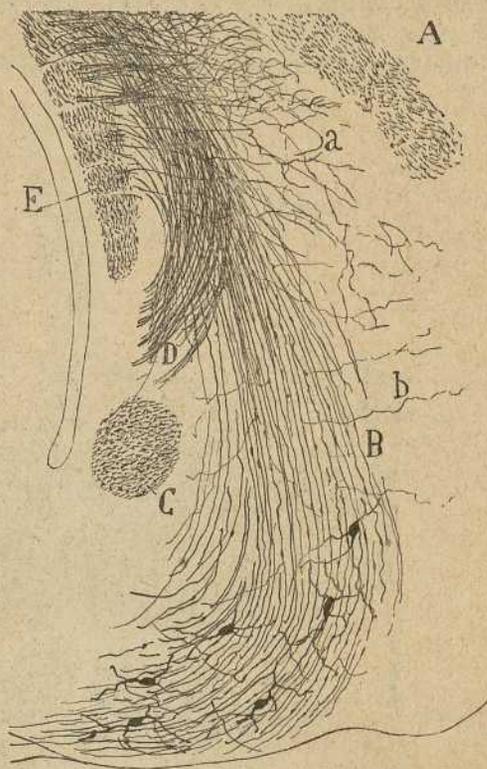


Fig. 821. — Corte sagital del septo próximo al rafe. — A, cuerpo calloso; B, radiación de Zuckerkandl; C, comisura anterior; D, columnas del fornix; E, psalterio ventral; a, colaterales del psalterio para el septo; b, colaterales de la radiación de Zuckerkandl.

distancia del psalterio que del cuerpo calloso (fig. 821, B y 822, A). El espesor de esta vía, con los distintos aspectos que presenta, según la altura de los cortes, se reconoce claramente en las figs. 822, A y 827, G, que representan secciones horizontales del tabique.

Tal es la *radiación olfativa de Zuckerkandl* (*Riechbündel des Ammonhorns*), que este autor hace derivar del asta de Ammon. «La parte anterior del fornix — dice este sabio — en cuanto llega al borde posterior del septo lucido, se parte en ambos lados en dos espesos cordones de substancia blanca: *anterior* y *posterior*. El *cordón posterior* (la *columna*

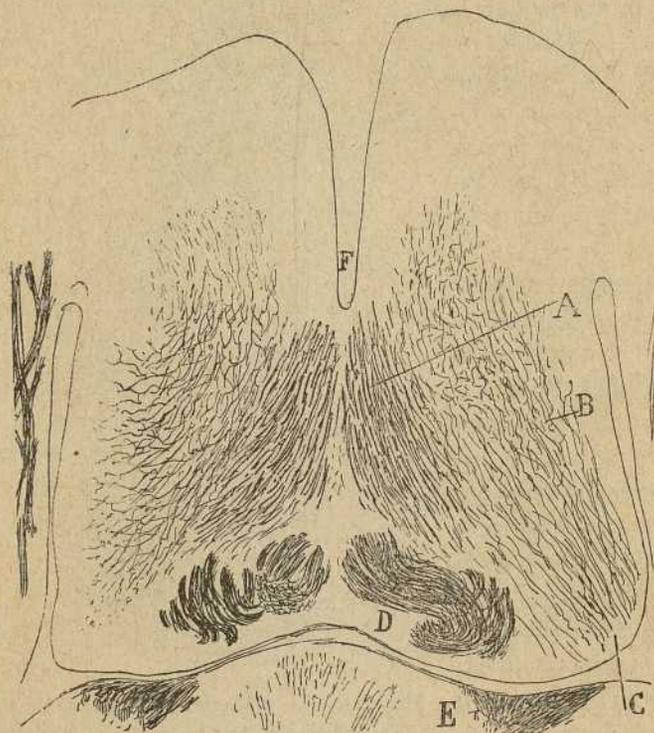


Fig. 822. — Corte horizontal del septo que pasaba por encima de la comisura anterior y debajo del psalterio ventral. — A, radiación de Zuckerkandl; B, vía centripeta lateral del septo; D, columnas del fornix; E, *stria thalami*.

anterior de los autores) constituye la columna de la bóveda y marcha al cuerpo mamilar; mientras el *cordón anterior*, nuestro *fascículo olfativo del asta de Ammon*, cruza el *gyrus subcallosus*, marcha por cerca de la línea media oblicuamente y hacia adelante y abajo, pasa por delante de la comisura anterior, y aborda la substancia gris de la lámina perforada anterior donde se entremezcla con células nerviosas. Una parte de este haz entra en dicha lámina, pero otra se subdivide en dos haces: *a*) *anterior* ó parte olfativa que, corriendo por la circunferencia anterior de la lámina perforada, se dobla para ganar la raíz olfatoria interna; *b*)

posterior (parte temporal) salpicado de células nerviosas, que, dividido en estrias, contornea la periferia posterior de dicha lámina perforada, é irradia en la punta del lóbulo del hipocampo. Esta porción temporal del haz olfativo del asta de Ammon es la porción basal del pedúnculo calloso de los anatómicos antiguos (Arnold, Foville, Gall, Sappey, Henle, Obersteiner, etc.). En sentir de Zuckerkandl (1), la radiación olfativa del asta constituiría un vasto sistema de asociación entre las circunvoluciones límbicas, el asta de Ammon y el lóbulo olfatorio.

La citada radiación ha sido confirmada por todos los autores (Edinger, Meyer, Kölliker, Vogt, Dejerine, Elliot Smith, etc.), quienes con leves variantes la consideran formada por dos órdenes de fibras: *olfativas* ó

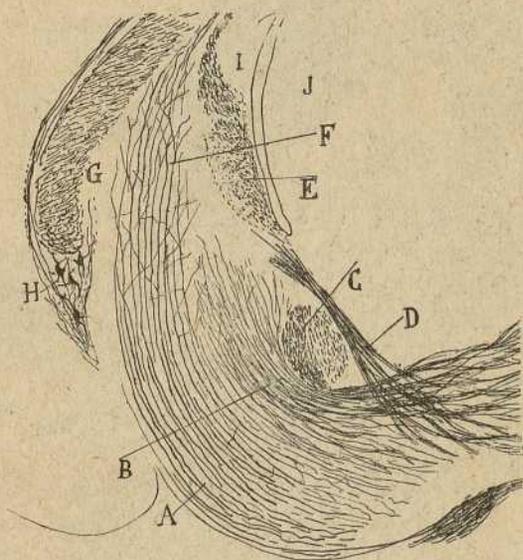


Fig. 823. — Corte sagital casi medio del septo (ratón de cuatro días).—A, fibras centripetas de la radiación de Zuckerkandl; B, corriente profunda ó precomisural; C, comisura anterior; D, cordón amónico del *tuber cinereum*; E, psalterio ventral; F, porción adelgazada de la radiación de Zuckerkandl; G, cuerpo calloso; H, ganglio terminal frontal del *indusium*.

ascendentes, penetrantes en el asta de Ammon, y *descendentes extra-amónicas* llegadas del *fornix longus* y de otras procedencias.

Pero puntualicemos algunas opiniones. Para Kölliker, según hemos expuesto en otro trabajo, el citado haz olfativo de Zuckerkandl contendría fibras ascendentes destinadas al asta (olfativas) y conductores descendentes y ascendentes (sensitivos) pertenecientes al *fornix longus* (2).

Dejerine (3) admite también en la susodicha radiación olfativa del septo, fibras amónicas y fibras extraamónicas. Algunas de estas fibras no

(1) Zuckerkandl: Die Riechbündel des Ammonhorns. *Anat. Anzeiger*, Bd. III, 1888.

(2) Véase nuestro trabajo publicado en la *Revista trimestral*, etc. Sobre la corteza olfativa y asta de Ammon. Tomo VI, 1901.

(3) *Loc. cit.*

pasarían simplemente, sino que podrían originarse ó terminar en los focos del septo; pero la mayoría, quizá, descendería cruzando por delante de la comisura, recibirla contingentes de la estria de Lancisio y de la estria olfativa interna, atravesaría después en diagonal el espacio perforado anterior (*bandeleta diagonal* de Broca), y se terminaría, finalmente, entre las células de esta región olfativa cortical.

Las fibras estraamónicas descendentes é incorporadas á la radiación de Zuckerkandl, han sido también notadas por Etinger y Wallenberg, quienes hacen notar que si se corta el asta de Ammon y circunvolución marginal, degenera no sólo el psalterio y columna del fornix, sino una

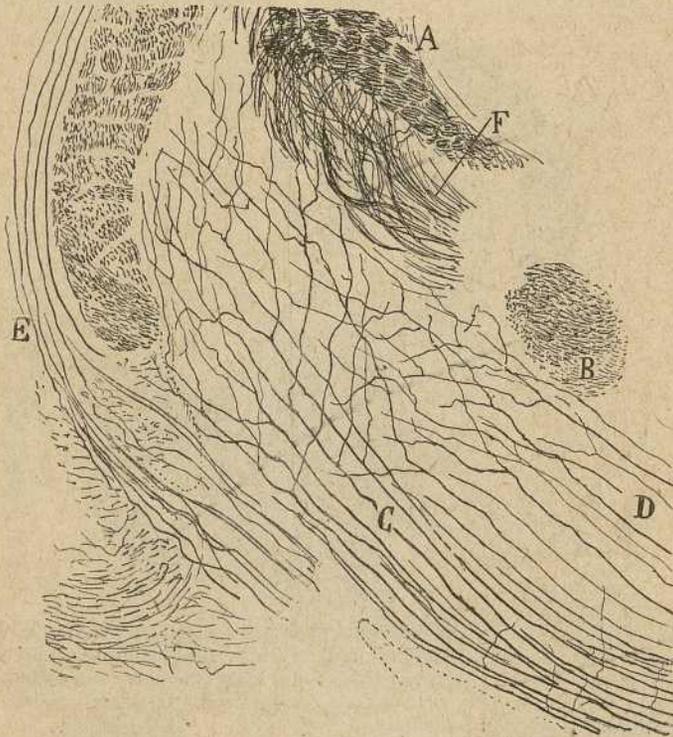


Fig. 824.—Corte sagital medio del *septum lucidum* del ratón de ocho días.—A, psalterio ventral; B, comisura anterior; C, fibras ascendentes arborizadas de la radiación de Zuckerkandl; D, otras fibras también centripetas más profundas; E, estria interna y pedúnculo del cuerpo calloso; F, porción descendente del fornix.

buena parte de la radiación olfativa de Zuckerkandl. Este hecho prueba que no todas las fibras de ésta son ascendentes y olfativas, sino que contiene, además, conductores centrifugos, nacidos quizás en el *gyrus fornicatus*.

Según E. Smith (1), el mencionado haz de Zuckerkandl forma una robusta vía en los mamíferos inferiores. Esta vía, que él llama *fascículo precomisural*, se extiende desde la fimbria hasta la región prequiasmática.

(1) *Elliot Smith: The Relation of the Fornix to the margin of the cerebral cortex. Journ. of Anat. a. Physiology. Vol. 32, 1898.*

ca del cerebro y contendría, además de fibras amónicas ascendentes, otra perforantes ó descendentes pertenecientes al *fornix longus*, y, en fin, algunas que rodean la rodilla del cuerpo caloso y procederían del *gyrus fornicatus*. Algunas más tienen acaso su origen en las células gangliónicas del septo.

Nuestras observaciones, recaídas preferentemente en el ratón y conejo y en preparados de Golgi bien teñidos, nos han permitido observar, sin ningún género de duda, los dos citados contingentes de la radiación que nos ocupa; pero no nos han consentido confirmar las opiniones más en

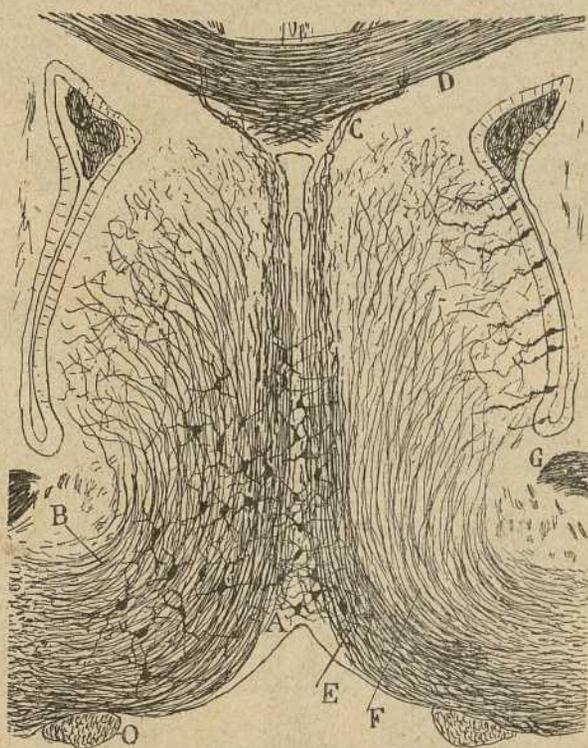


Fig. 825. — Corte frontal del septo del ratón recién nacido que pasaba á cierta distancia delante de la comisura. — A, rafe; B, fibras arciformes externas; E, fibras arciformes internas en parte continuadas con la radiación de Zuckerkandl; C, fibras descendentes del *fornix longus*; D, cuerpo caloso; G, comisura anterior (porción bulbar).

boga sobre el origen y terminación de los mismos. Conforme vamos á ver, el *contingente ascendente* representa quizás una vía sensitiva llegada del pedúnculo cerebral y terminada en el septo; mientras que el *contingente descendente* representa la vía perforante de proyección de una buena parte de la circunvolución del cíngulo y prolongada hasta el pedúnculo cerebral.

1.º *Vía sensitiva ó ascendente.*— En las figuras 823, F y 824, C, reproducimos, á diferentes aumentos, las fibras ascendentes de la radiación del septo tal como aparecen en los cortes sagitales próximos al rafe ó comprensivos del rafe mismo. Repárese que tales fibras son espesas,

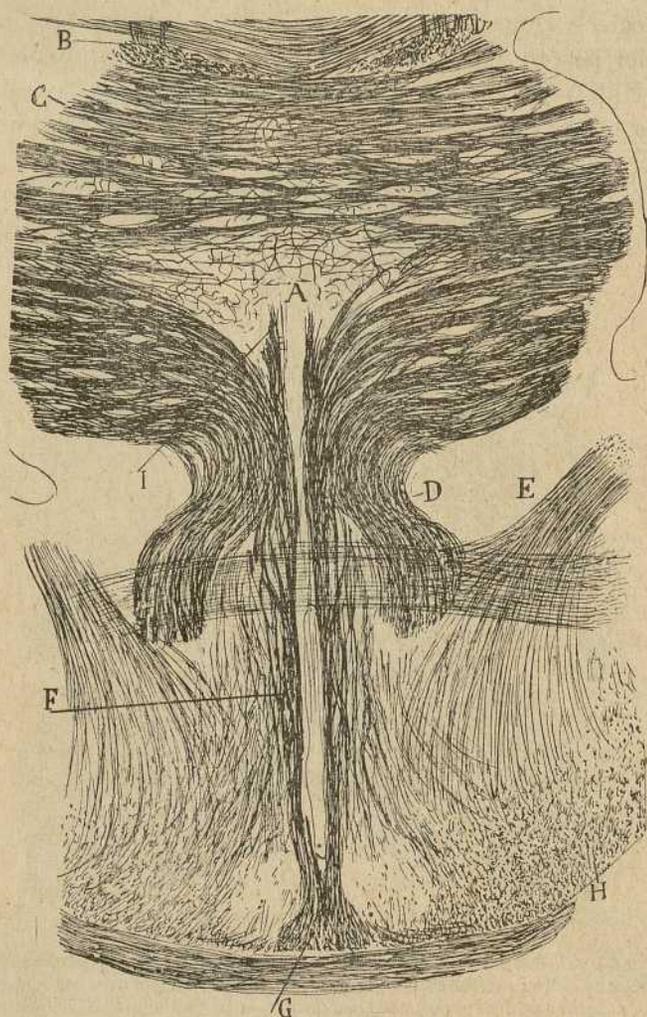


Fig. 826.—Corte frontal de un encéfalo de ratón recién nacido.—A, foco triangular; B, *fornix longus*; C, porción superior del psalterio ventral; D, fornix en su porción descendente; E, tenia semicircular; F, cordón amónico del *tuber cinereum*; G, porción supraquiasmática de éste.

más gruesas que las constitutivas del *fornix inferior*, y que ocupan en la base del cerebro las capas superficiales de la corteza fisural (corteza infero-interna del lóbulo frontal); algunas son tan superficiales, que están situadas inmediatamente por debajo de la *pia*. En su curso hacia arriba y

cuando el surco fisural ha desaparecido convirtiéndose en el macizo del septo, dichas fibras forman dos láminas muy juntas paralelas y casi en contacto en la línea media, según muestran los cortes horizontales (figura 823, A, y fig. 827, G); por último, en lo alto del septo los contingentes fibrilares disminuyen; el calibre de las fibras que todavía se conservan decrece, cesando por fin y quedando exclusivamente en el ángulo superior posterior de dicho foco los conductores descendentes (figura 823, F).

En ese largo itinerario los citados tubos centrípetos suministran numerosas ramas que se pueden dividir en *colaterales* y *terminales*.

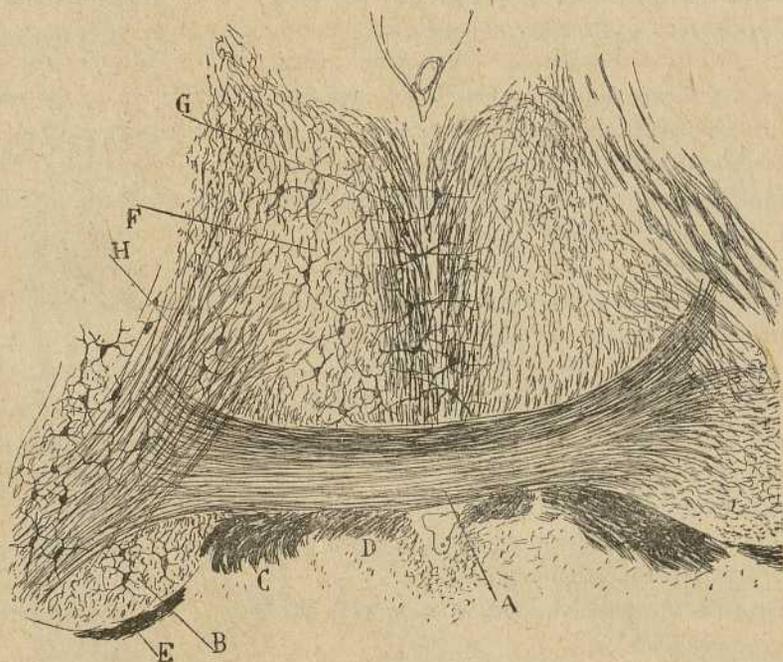


Fig. 827.—Corte horizontal y algo inclinado del septo lucido del ratón de seis días. A, comisura anterior; B, *stria semicircularis*; C, fornix inferior; D, cordón del *tuber cinereum*; G, radiación de Zuckerkandl; F, ganglio principal del septo; H, fibras que desde la *stria* pasan al septo; E, *stria thalami*.

Las colaterales inferiores nacen sobre todo del trayecto basal de la vía centrípeta y se terminan de preferencia en la corteza fisural (capa gris superficial apenas estratificada), poniéndose en contacto con los voluminosos elementos multipolares en ella residentes. En cuanto á las colaterales superiores, nacen del trayecto post-comisural (fig. 824) de dicha vía, separándose en ángulo casi recto para arborizarse en los focos inferiores del septo.

Las arborizaciones terminales son sobrias, extensas, llenando con sus

ramas casi todo el espesor del ganglio septal de su lado. Según aparece en la figura 824, C, la mayoría de las fibras comienzan por bifurcarse en ángulo agudo, generando una rama anterior y otra posterior que ascienden oblicuamente hasta lo alto del septo, y cada una de estas ramas se dicotomiza varias veces hasta formar las ramillas terminales. A menudo, una de las ramas de bifurcación inicial es más delgada que la otra, y no es raro que los tallos de origen se resuelvan también en tres ó más ramas terminales. El conjunto de estas arborizaciones colaterales y terminales constituye en todo el espesor del tabique un plexo flojo de fibras larguísimas, plexo que se distingue fácilmente, por su relativa pobreza y laxitud, del tupidísimo y complicado formado por las colaterales de la fimbria y *fornix inferior*.

2.^o *Fibras descendentes*. — Proviene, según han notado muchos autores, del *fornix longus* de Forel, y tienen, en definitiva, su origen en el *gyrus fornicatus* (hombre) ó corteza interhemisférica (roedores). La llegada de estos contingentes se observa muy claramente en los cortes frontales del septo del ratón, que pasan por delante de la comisura anterior.

Como aparece en las figuras 825, C, y 820, C, estos tubos, que son singularmente varicosos, corren primero hacia adentro, por debajo del cuerpo caloso, costean después el ángulo supero-interno de cada mitad septal, y descienden por ambos lados del rafe, entremezclándose al contingente sensitivo septal, del cual se diferencian solamente por no dar colaterales ni terminales. Llegadas que son á la base del cerebro, se arquean para dirigirse hacia afuera, siguiendo la curva de la corteza gris fisural, hasta abordar la gran corriente proyectiva antero-posterior de la base del cerebro, donde se pierden, tornándose sagitales y aproximándose á la vía circunfleja de proyección de la corteza interhemisférica que pasa por delante del cuerpo caloso.

De estas fibras volveremos á tratar más adelante al exponer la corteza interhemisférica.

Cordón del tuber cinereum. — Los cortes frontales paralelos al trayecto descendente de los pilares del triángulo y comprensivos del borde posterior de la comisura anterior, revelan con entera claridad que del borde interno de aquéllos se desprende un cordón aplanado descendente dirigido al *tuber cinereum* (fig. 826, F, y fig. 828, D), que parece haber escapado á la atención de los neurólogos. En su curso inicial esta vía es acintada y se instala junto al rafe y epitelio ventricular, después de haber pasado inmediatamente por detrás de la comisura anterior; á seguida sus fibras se separan, constituyendo un grupo de manojos plexiformes que continúan marchando hacia atrás y abajo, siempre bordeando el epitelio ventricular; en fin, llegadas á la substancia gris prequiasmática, tórnanse sagitales. Una parte de los hacillos citados se apartan en su curso sagital de la línea media para dispersarse en las regiones laterales

del *tuber cinereum*, sin que hayamos logrado determinar su paradero; pero los principales contingentes no abandonan la vecindad del rafe, sino que abordan la base del cerebro para condensarse por encima del quiasma y debajo del ventrículo medio en un doble cordón de sección triangular y de fibras sagitales muy apretadas (fig. 826, G). Este cordón medio pasa por debajo del quiasma y en plano muy superficial é ingresa en la región media del *tuber cinereum*, donde ignoramos si se termina. Algunos de los haces de esta vía media no van al *tuber*, sino que se arquean hacia afuera en la base del cerebro (región prequiasmática), y se incorporan á los contingentes septales de la corona radiante (fig. 826).

En las figuras 826, F y 823, D, mostramos el origen y curso descendente del citado cordón amónico, que según hemos dicho, bordea las pa-



Fig. 828. — Corte horizontal del septo que pasa por el plano inferior al precedente, es decir, por debajo de la comisura anterior.—A, recto de la comisura en un lado; B, *stria semicircularis* con sus células intersticiales; C, *fornix inferior*; D, haces dispersos del cordón amónico del *tuber cinereum*; E, estria talámica; G, paso de la radiación de Zuckerkandl á la corona radiante; F, cuerpo estriado.

redes del ventrículo medio, extendiéndose desde la comisura anterior á la base del cerebro. Pero los distintos aspectos de esta vía, según su altura, sólo aparecen bien en las secciones horizontales del cerebro, representadas en las figuras 827 y 828, D. En la figura 827, D, que reproduce un corte que pasa al nivel de la comisura anterior, el cordón en cuestión forma un macizo de fibras post-comisurales, especie de prolongación hacia el rafe de las columnas del fornix; mientras que en la figu-

ra 828, D, correspondiente á un plano más inferior, dicha vía se presenta descompuesta en un grupo de hacesillos plexiformes situados en plano más posterior que en la anterior figura. En ella se observa también el fornix dislocado hacia afuera y atrás, y emplazado ahora cerca de la *thania semicircularis* y vecino de la *estria thalami*.

Vía centripeta lateral del septo.—Cuando se examinan cortes frontales que pasan por delante de la comisura, se nota que entre los manojos de fibras arciformes descendentes nacidas en los focos del tabique, existen también otras ascendentes más finas que las descritas en la radiación de

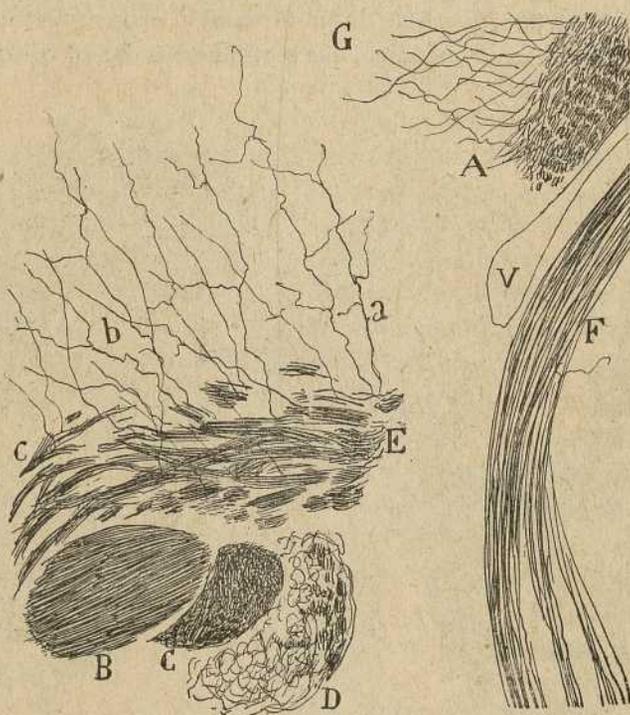


Fig. 829.—Corte sagital muy lateral del septo del ratón de seis días.—A, borde interior de la fimbria; B, parte bulbar de la comisura anterior; D, corte de la *stria cornea*; C, porción esfenoidal de la comisura; E, haz de la *stria cornea* que da colaterales al septo; F, *stria thalami*.

Zuckermandl, y las cuales marchan lateralmente hacia arriba y afuera para terminarse en las masas gangliónicas externas y superiores del septo, es decir, en las regiones á las cuales no alcanzan las fibras centripetas de la citada radiación. Algunas ramillas se terminan cerca del epitelio ventricular.

En los cortes sagitales correspondientes á la rata recién nacida, las ramificaciones libres son muy sobrias; á menudo, tales fibras terminales están representadas por una hebra larga varicosa, acabada por una intu-

mescencia. En tales preparados, excesivamente embrionarios, no es fácil distinguir un conductor centrípeto de un axon nacido en el tabique; pero en el conejo y ratón de ocho días, la arborización terminal se complica y el contraste entre ambas especies de tubos se acentúa. La vía centrípeta que nos ocupa viene de las regiones pedunculares infero-internas, y parece representar un sistema de conductores sensitivos ó sensoriales procedentes de focos post-quiasmáticos.

Colaterales de la vía de proyección de la corteza esfenoidal ó *thænia semicircularis*.—El examen cuidadoso de los cortes horizontales del septo del ratón y conejo, revela la existencia de una vía especial, que no sabemos haya sido mencionada por los autores. Conforme aparece en las figuras 827, H y 829, E, la *thænia* ó vía de proyección esfenoidal se divide al nivel de la comisura anterior en dos cordones: posterior grueso, que pasa por detrás de esta vía transversal y no es otro que el representado en las figuras 829, B, y 828, B, y anterior más delgado, que marcha primeramente por encima y luego por delante de dicha comisura, y baja después para ingresar, lo mismo que el cordón principal, en la gran vía de proyección olfativa emplazada en la porción infero-interna del pedúnculo cerebral.

Ahora bien; del cordón anterior ó precomisural nacen, cuando éste cruza el plano lateral é inferior del tabique, multitud de colaterales brotadas en ángulo casi recto, las cuales marchan hacia arriba y adelante, arborizándose en el foco gris septal (fig. 829, *b, a*). La rama ascendente semeja á veces, por lo robusta, una rama de bifurcación y aun un tallo terminal. Aunque algunas fibras nos han parecido penetrar y agotarse completamente en el tabique, creemos que la inmensa mayoría de los conductores de la *tenia* destinados á este foco, son ramillas colaterales; el tallo principal continúa su curso hacia abajo y abandona definitivamente la substancia gris septal.

De las observaciones precedentes resulta que, además de otras vías sensitivas ó sensoriales de naturaleza enigmática, la masa gris del *septum lucidum* recibe una importante corriente olfativa, puesto que, según dejamos consignado en otra parte, la citada *thænia* ó *stria cornea* nace positivamente de las células de la corteza esfenoidal, donde tiene su arborización terminal la raíz externa del bulbo olfativo.

CAPÍTULO XLVI

CORTEZA INTERHEMISFÉRICA Y GYRUS FORNICATUS.—CÍNGULO

Sus relaciones con el asta de Ammon y corona radiante. — Nervios de Lancisio é Indusium del cuerpo caloso. — Ganglio precaloso. — Núcleo de la punta occipital. — Corteza de asociación.

Corteza interhemisférica en el hombre.—El único autor que ha efectuado un examen algo atento de la textura del *gyrus fornicatus* (primera y segunda límbicas) en el hombre es Hammarberg (1). Según este sabio, el *gyrus cinguli* consta de: 1.º, capa molecular; 2.º, capa de pequeñas células piramidales; 3.º, zona de gruesas pirámides; y 4.º, capa de corpúsculos fusiformes. La capa cuarta ó de los granos falta. La segunda se compone, en realidad, no de formas piramidales, sino de formas globulosas, que Betz consideró fusiformes. A medida que nos aproximamos al cuerpo caloso, adelgázanse las capas, disminuyendo el espesor de las células. En la zona de transición con dicho cuerpo subsiste no más la capa molecular, un resto de pirámides y algunos elementos de la capa cuarta, los cuales yacen horizontalmente.

Nuestras observaciones en el hombre, realizadas en preparados de Nissl, confirman en el fondo las aseeriones de Hammarberg, pero añaden algún detalle. Conforme revela la fig. 830, dichas capas son: 1.ª, zona molecular ó plexiforme caracterizada por su notable espesor; 2.ª, capa de las células fusiformes y piramidales pequeñas; 3.ª, capa plexiforme pobre en células; 4.ª, capa de las pirámides grandes y células fusiformes gigantes; 5.ª, capa de las pirámides medianas profundas; y 6.ª, capa de la substancia blanca y corpúsculos polimorfos.

En la capa cuarta no existen verdaderas células gigantes, sino pirámides voluminosas en el plano inferior, de las cuales aparecen diseminadas con irregularidad unas largas y robustas células fusiformes que recuerdan las específicas de la corteza insular. Esta zona, así como la de pirámides medianas, son muy poco espesas en el *gyrus cinguli*, por comparación con las correspondientes de otras circunvoluciones, de las cuales discrepa, sobre todo, dicho *gyrus* por el plexo de fibras nerviosas de la zona tercera, y el carácter fusiforme dominante en los elementos de la segunda.

(1) *Hammarberg*: Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, etc. Upsala, 1895.

Esta textura algo especial nos parece corresponder solamente á los dos tercios inferiores del *gyrus cinguli*; en la parte alta de éste las capas se espesan, el plexo de la zona tercera se hace menos aparente y los gruesos corpúsculos fusiformes de la capa quinta se desvanecen. Teniendo en cuenta este hecho, y considerando además que el cíngulo proviene muy principalmente, según enseñan los preparados de Weigert, de la porción inferior de dicha circunvolución, creemos probable que sólo esta parte del *gyrus cinguli* debe considerarse homóloga de la corteza interhemisférica de los roedores.

Corteza interhemisférica y origen del cíngulo en los pequeños mamíferos. — Tampoco en el gato y perro parece corresponder toda la circunvolución supracallosa á la mencionada región interhemisférica. Así, en el gato, los preparados de Nissl denuncian solamente una textura análoga á la corteza cíngular de los roedores, en la mitad inferior ó las tres cuartas del *gyrus supra-callosus*. La porción superior incorpora la mayoría de sus fibras de proyección á la corona radiante, dirigiéndose éstas hacia afuera por encima del cuerpo calloso.

En los roedores, el cíngulo proviene de toda la cara interna de los hemisferios y, por consiguiente, es de presumir que la totalidad de la corteza interhemisférica presente los rasgos especiales que acabamos de notar en el *gyrus cinguli* de los animales girencéfalos. Reconócense, en efecto, estos rasgos, y mucho más acusados que en el hombre, gato y perro.

Así, según se ve en la figura 831, en el cavia, conejo y ratón, un corte transversal de la corteza interhemisférica, coloreado por el método de Nissl, presenta las siguientes zonas: 1.^a Desde luego llama la atención el gran espesor de la capa plexiforme (más del doble que el de la región superior de los hemisferios), que alberga algunas células de axon corto y un gran número de fibras



Fig. 830. — Corte de la región inferior del *gyrus cinguli* del hombre. — A, zona plexiforme; B, capa de células fusiformes y piramidales pequeñas; C, zona plexiforme profunda; D, capa de pirámides grandes; E, corpúsculos fusiformes grandes; F, zona de los corpúsculos polimorfos.

meduladas. 2.^a Por debajo de esta zona aparece una formación granular, que recuerda los granos de la *fascia dentata*. Tales corpúsculos viven apretados formando varias hileras, y afectan una forma en huso ú ovoide, á veces triangular. 3.^a Después se presenta una capa plexiforme salpicada de corpúsculos piramidales de pequeño ó mediano tamaño, por debajo de la cual aparecen, sucesivamente, las zonas de pirámides grandes (cuarta capa) y de corpúsculos polimorfos (quinta capa). Esta última encierra elementos ovoideos ó fusiformes de talla media, y aun pequeña, residentes entre hacecillos nerviosos radiados.

En suma; la región cortical interhemisférica destaca del resto de los hemisferios en los roedores, por el enorme desarrollo de la capa plexifor-

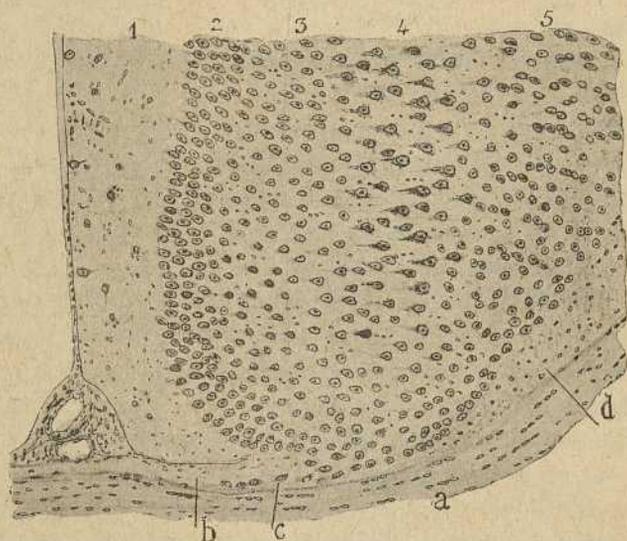


Fig. 831.—Corte de la porción inferior de la corteza interhemisférica del cavia.—1, capa plexiforme; 2, capa de las células fusiformes; 3, zona plexiforme profunda; 4, zona de pirámides grandes; 5, zona de corpúsculos polimorfos; a, cuerpo calloso; b, corteza de las estrias supracallosas; d, cingulo.—Método de Nissl.

me ó primera; por la sustitución de la zona de pequeñas pirámides; por una capa de corpúsculos fusiformes y ovoideos; por la pobreza de las células piramidales gigantes y medianas, las cuales se disponen en estratos relativamente estrechos, y por la presencia, según detallaremos luego, de un plexo nervioso tupido al nivel de la capa tercera. Este aspecto particular de la corteza interhemisférica, cesa cerca del borde superior de los hemisferios, desapareciendo paulatinamente el plexo de la zona tercera, convirtiéndose los granos ó células fusiformes de la segunda en pirámides genuínas y aumentando en espesor todas las capas.

Pero la fina textura de la región interhemisférica, sólo el método de Golgi puede revelárnosla. Hasta hoy no lo hemos aplicado con éxito más

que en los pequeños mamíferos, singularmente en el ratón de ocho á quince días, al cual se refiere la figura 832. En este animal, la robustez y proximidad del cíngulo á la línea media, así como la brevedad de las capas, son circunstancias favorables al análisis estructural, según hicimos notar ya en nuestro antiguo trabajo sobre la corteza cerebral (1).

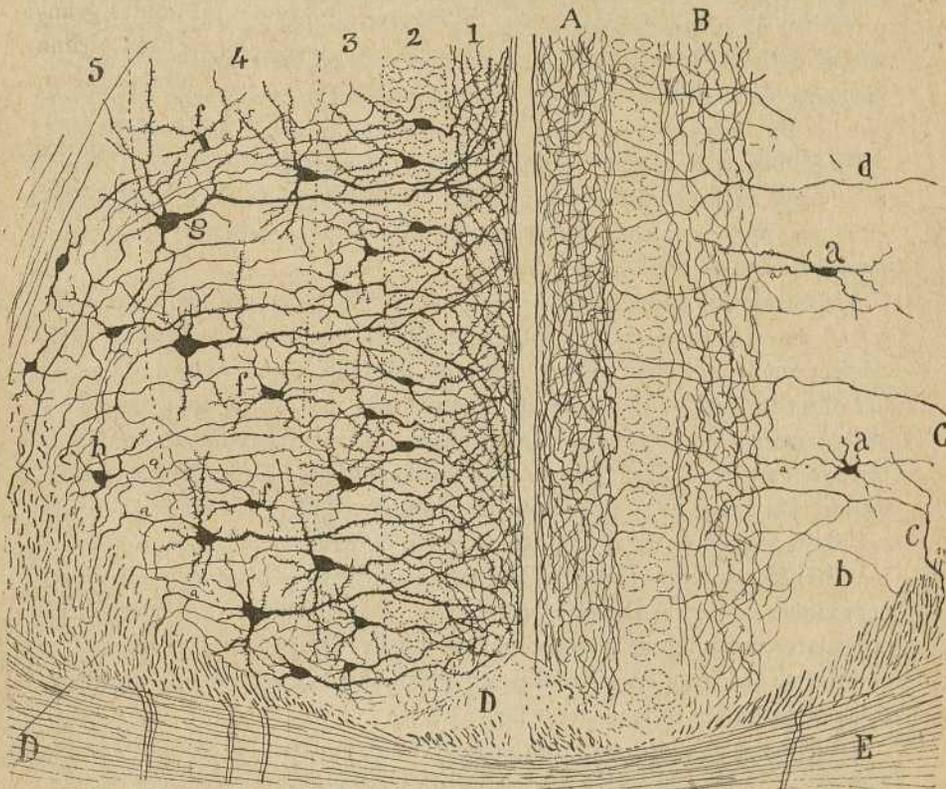


Fig. 832. — Corte transversal vertical de la corteza interhemisférica del ratón de ocho días. — A, zona plexiforme superficial; B, zona plexiforme profunda; D, cíngulo; E, cuerpo calloso; a, célula de axon ascendente; b, colaterales del cíngulo; c, fibras terminales de éste; g, célula piramidal grande; f, h, células de axon ascendente.

Capa plexiforme.—Se caracteriza por la extraordinaria abundancia de sus fibras nerviosas, que engendran un plexo sumamente tupido. Contiene, además, corpúsculos pequeños y medianos de axon corto terminado dentro de la zona, y los penachos terminales de todas las células de las capas subyacentes.

El plexo nervioso consta de los siguientes factores :

1.º *Colaterales de la substancia blanca del cíngulo.* — Estas colatera-

(1) *S. Ramón Cajal: Structure de l'écorce cérébrale de quelques mamifères. La cellule, 1890.*

les, descubiertas por nosotros hace muchos años (1), son numerosas; surgen en ángulo recto de los tubos del cíngulo, ascienden ramificándose á través de las capas inferiores, y se terminan en la plexiforme, mediante una amplia y laxa arborización (fig. 832, b).

2.º *Fibras terminales llegadas de la substancia blanca.*—En los cortes horizontales se encuentran, aunque con rareza, fibras ascendentes desprendidas de la substancia blanca, las cuales forman en la substancia gris entera de la región que estudiamos, una extensa arborización, particularmente concentrada en la primera capa (c). Los axones de origen no pueden ser seguidos sino en escaso trayecto á lo largo del cíngulo; así, que ignoramos si se trata de conductores ascendentes llegados á través del cuerpo caloso con los manojos del *fornix longus* de Forel ó de la porción terminal de ramas asociativas de bifurcación, brotadas de axones nacidos en el *Gyrus fornicatus*.

3.º *Fascículos ascendentes del cíngulo.*—En los cortes frontales de la mitad anterior de la corteza interhemisférica, hemos visto algunas veces perfectamente teñidos ciertos robustos fascículos, que desprendiéndose del cíngulo (fig. 833, B), de la porción más interna de éste, cruzaban oblicuamente la substancia gris y ganaban la zona plexiforme, donde se tornaban tangenciales, reforzando notablemente el plexo nervioso terminal de esta capa. Según se aprecia en la figura 833, A, la mayoría de estas fibras siguen en la zona primera curso oblicuo hacia adelante y arriba, invadiendo una parte de la corteza superior, y estableciendo acaso conexiones con otras regiones cerebrales. Buen número de tales fibras cingulares ascendentes parecen acabar en la corteza interhemisférica, y en ellas se observan colaterales destinadas unas á la zona primera, reparitadas otras en las subyacentes (fig. 833, a).

4.º *Axones ascendentes de Martínotti.*—Proviene de corpúsculos fusiformes ovoideos ó estrellados, repartidos por todo el espesor de la corteza, pero particularmente localizados en las zonas cuarta y quinta (figura 832, a, f).

Capa de las células ovoideas y triangulares.—Se compone en los pequeños mamíferos de varias hileras de corpúsculos apretadísimos que, en los preparados de Nissl, exhiben el aspecto de los granos de la fascia dentata ó de la retina. En los de Golgi, poseen figura ovoidea, triangular ó fusiforme. Su cuerpo es liso y sólo emite expansiones por sus polos. Estas expansiones suelen ser: una ó dos ascendentes terminadas por penachos en la capa plexiforme; una ó dos dendritas descendentes, resueltas en varios ramitos al nivel de la zona tercera ó plexiforme profunda, y un axon fino que brota, ya del soma, ya del tallo descendente, cruza sumi-

(1) S. R. Cajal: Pequeñas comunicaciones anatómicas. — II. Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca del cerebro. Diciembre, 1890.

nistrando colaterales á esta última capa, y gana, finalmente, la substancia blanca cingular, donde se continúa con un tubo medulado delgado.

Zona plexiforme profunda.—Así llamada porque á su nivel existe un plexo nervioso tupido, casi tan rico como el de la capa primera, y formado por la concurrencia y arborización colateral ó terminal de las siguientes fibras: *a*) ramas colaterales de tubos desprendidas de la substancia blanca; *b*) ramas terminales de colaterales brotadas del cíngulo; *c*) finas colaterales emanadas del axon de los elementos de la zona segunda; *d*) ramificaciones terminales y colaterales nacidas de elementos subyacentes de axon ascendente (fig. 832, B).

Pero, además, contiene esta zona algunas pirámides pequeñas y medianas (fig. 832, 3) y tal cual célula de axon corto y ascendente.

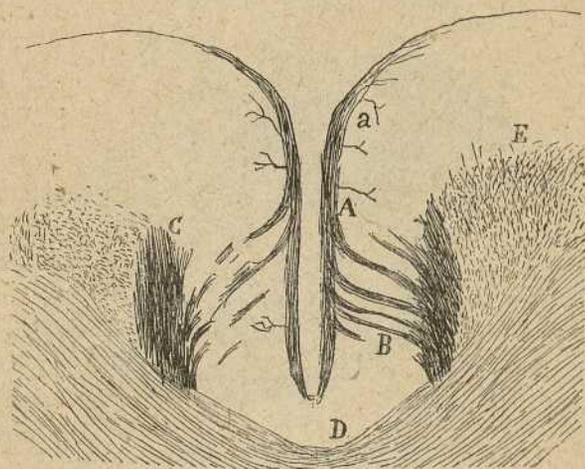


Fig. 833.—Corte frontal del cerebro del ratón. Porción anterior de la substancia interhemisférica.—A, capa plexiforme de la corteza interhemisférica; D, cuerpo calloso; C, cíngulo; B, haces perforantes terminando en la capa plexiforme.

Zona de las pirámides medianas y grandes.—Como se ve, en la figura 832, 4, afectan tales células el tipo piramidal legítimo, poseyendo un tallo radial ramificado en la zona primera, expansiones basilares distribuidas dentro de la capa cuarta ó en la subyacente, y un axon robusto, que marcha hacia afuera y abajo, continuándose con un tubo del cíngulo. De este axon brotan varias colaterales, algunas recurrentes, las cuales pueden ganar la zona tercera y hasta la misma primera. De ordinario, los corpúsculos yacentes en plano más profundo son los más voluminosos y casi merecen el nombre de células gigantes (fig. 832, *g*). En la citada zona no faltan nunca elementos de axon ascendente.

Zona de las células polimorfas.—En esta capa, que es estrecha y de forma triangular, yacen algunos elementos piramidales de talla mediana,

células de parecido volumen, pero de figura triangular, y tal cual corpúsculo ovoideo ó fusiforme de axon ascendente, prolongado hasta la capa primera, donde se ramifica (fig. 832, *h*).

La especial estructura de la corteza interhemisférica, se prolonga, según hemos dicho ya, en el ratón, conejo y cavia, por toda la cara interna de los hemisferios, extendiéndose, además, por delante, á la punta frontal, y por detrás, á lo largo de los hemisferios, hasta la parte media ó algo más arriba del borde posterior del lóbulo occipital, es decir, hasta el paraje en que comienza el foco presubicular.

En toda esta enorme área de substancia gris, aparecen las mismas capas y se establecen esencialmente las mismas conexiones; sin embargo, hay dos parajes donde se presentan algunas variantes de disposición, como son: el *ganglio precalloso*, ó sea la porción de la corteza gris in-

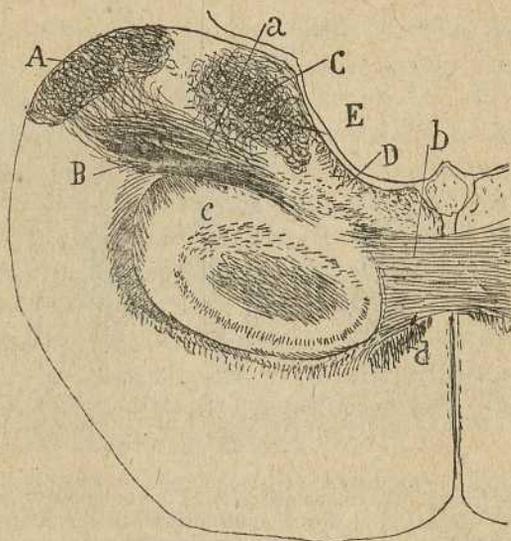


Fig. 834.—Corte horizontal algo oblicuo de un hemisferio cerebral del ratón de pocos días. — A, foco esfenoidal superior; C, foco presubicular; B, cordón esfenamónico cruzado; D, foco de la punta occipital; E, tubérculo cuadrigémino anterior; *a*, corriente inicial de los haces esfenamónicos perforantes; *b*, cuerpo calloso; *c*, asta de Ammon; *d*, cíngulo.

terhemisférica, situada inmediatamente por encima de los bulbos olfatorios; y el *ganglio arqueado* ó *de la punta occipital*, extensa faja gris extendida desde lo alto de la punta occipital hasta el presubiculo.

Ganglio precalloso. — No lejos del pedículo del bulbo y por debajo y delante de la rodilla callosa, la corteza interhemisférica se caracteriza por el gran desarrollo de la zona primera, en la cual penetran numerosos haces perforantes del cíngulo, por la delgadez de éste, que se reduce á una lámina arqueada que costea la rodilla del cuerpo calloso, y final-

mente, por la reducción total del espesor del foco, á cuyas expensas crece la substancia gris de la punta frontal.

El foco arqueado ó de la punta occipital fué ya analizado en otro tiempo por nosotros (1). Caracterízase, sobre todo, por el gran desarrollo del plexo de la zona tercera, el cual es, en gran parte, medulado, según manifiestan los preparados de Weigert-Pal (fig. 836, *a*), por la gran riqueza en células piramidales medianas y grandes (zonas tercera y cuarta), y sobre todo por ser origen de una gran cantidad de fibras postero-antérieures del cíngulo. En la fig. 835, *d*, puede verse el comportamiento de los axones nacidos en este territorio. Los procedentes de lo alto, es decir,

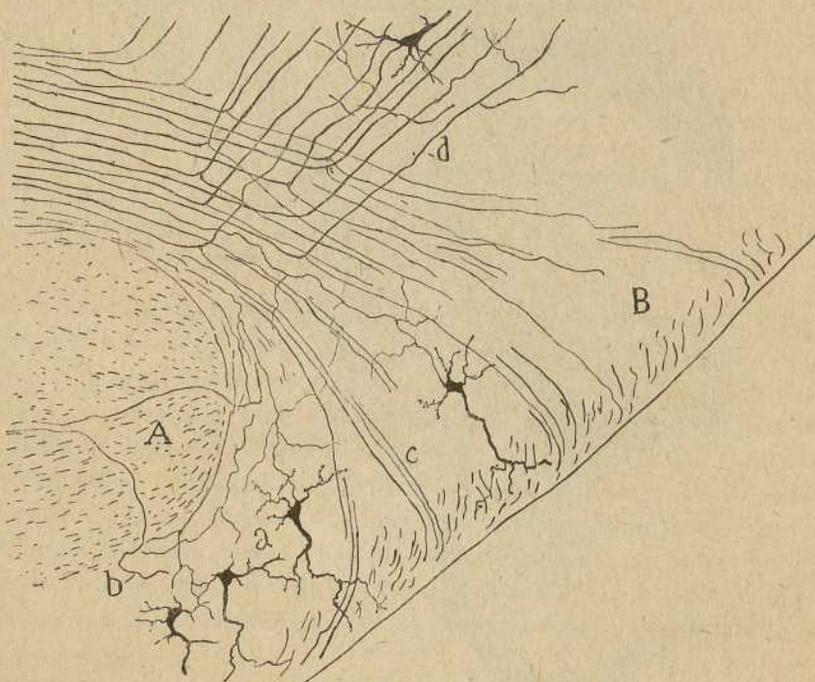


Fig. 835. — Corte sagital del cabo posterior u occipital del cerebro (ratón de diez días).—A, rodete del cuerpo calloso; B, foco de la punta occipital; *a*, células de la porción inferior de este foco, cuyos axones iban hacia el cíngulo; *b*, fibra destinada al *fornix longus*; *d*, axones bifurcados; *c*, fibras perforantes para la capa plexiforme del foco de la punta occipital.

de la punta occipital propiamente dicha, descienden hasta el plano del cíngulo y se dividen en su mayoría en rama gruesa anterior y rama fina posterior: la anterior marcha hacia adelante, continuándose verosíblemente con una fibra de proyección; mientras que la otra desciende más ó menos por detrás del rodete del cuerpo calloso, y acaba por ganar, cru-

(1) S. R. Cajal: Estructura de la corteza occipital de los pequeños mamíferos. *Anales de la Sociedad española de Historia natural*. Tomo XXII, 1893.

zando la substancia gris, la zona plexiforme del ganglio que estudiamos. Pero los axones originados en las porciones medias é inferiores del foco, suelen ser ascendentes, incorporándose, en parte, al cíngulo y, en parte, al *fornix longus* de Forel, para formar el cual perforan el rodete del cuerpo caloso. En su camino por la substancia gris, emiten colaterales recurrentes (fig. 835, *a*) y alguna rama larga, ascendente ó descendente, que marcha por la substancia blanca subyacente y cuyo paradero es di-

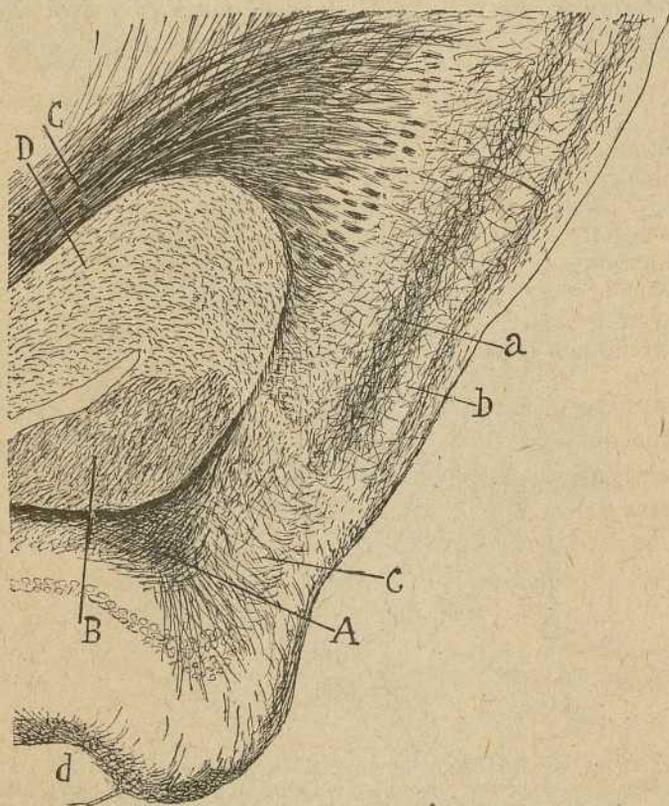


Fig. 836.—Corte sagital del cerebro del cavia-cobaya.—A, sección de la vía esfenamónica homolateral ascendente; B, cordón esfenamónico cruzado; C, cíngulo; D, cuerpo caloso. (Método de Weigert-Pal).

fácil de establecer. Las fibras terminales, la mayoría de las cuales proceden del cíngulo, abundan mucho en el foco de la punta occipital, engendrando un plexo extendido por todas las capas, aunque particularmente concentrado en la tercera. En la fig. 837, *h*, reproducimos algunas de estas fibras terminales, desprendidas del cíngulo; con frecuencia, en el punto de inflexión del tubo, para hacerse ascendente, brota una colateral que marcha cierto trecho por la substancia blanca.

Cíngulo y substancia blanca del gyrus fornicatus. — Cuando se estudia una serie completa de cortes frontales del ratón, cavia y conejo, coloreados por el método de Weigert ó de Golgi, se reconoce, por encima del cuerpo calloso é inmediatamente por debajo y fuera de la substancia gris interhemisférica, un robusto cordón de substancia blanca, que fué ya estudiado y representado por Ganser (1). Según dicho sabio, este cordón, perfectamente limitado en los roedores, sería independiente de la cápsula interna y correspondería probablemente al fascículo longitudinal superior del hombre. Su probable misión, dice Ganser, es enlazar entre sí diversos territorios del *gyrus fornicatus*. En nuestro trabajo de 1890 (2), reproducimos también nosotros el citado cordón, aunque sin distinguir sus regiones, probando por primera vez que sus axones se originan de la substancia gris interhemisférica, y siguen un curso antero-posterior. Pero no habiendo sido entonces nuestro ánimo analizar las conexiones del cíngulo, nada dijimos de su modo de terminar en el asta.

En general, los sabios que modernamente han estudiado esta vía, tales como Beevor (3), Kölliker (4), Edinger (5), Dejerine (6), Elliot-Smit, etc., se inclinan á estimarla como una vía antero-posterior de asociación múltiple, compuesta de fibras cortas y extendidas desde el *gyrus hippocampi* hasta el espacio perforado anterior. En él no existirían, pues, conductores tan largos como el cordón, y sólo un autor, Kölliker, afirma su continuidad parcial con el *fornix longus* de Forel.

Nuestras observaciones recaídas en los pequeños mamíferos, prueban perentoriamente estos cuatro hechos fundamentales: 1.º El cíngulo contiene, además de vías cortas equivalentes á las mencionadas por Beevor en la corteza humana, una vía larguísima que ocupa toda ó casi toda la longitud cingular. 2.º El cíngulo se termina posteriormente, por lo menos en gran parte, mediante arborizaciones libres en el espesor del subículo y asta de Ammon. 3.º La extremidad anterior del cíngulo descende, no á la región olfatoria, sino á la corona radiante, representando, por tanto, una vía de proyección. 4.º En fin, las fibras del cíngulo nacen en células de la corteza interhemisférica, equivalentes á las del *gyrus cinguli* de la corteza humana.

Detallemos ahora la composición, marcha, orígenes y terminaciones del cíngulo ó substancia blanca principal del *gyrus fornicatus*, tal como se nos aparece en los preparados de Golgi de los pequeños mamíferos.

(1) Ganser: *Loc. cit.*

(2) Cajal: *La Cellule*, tomo VII.

(3) Beevor: On the Course on the fibres of the cingulum and the posterior parts of the corpus callosum and fornix on the Marmoret Monkey. *Phil. Transac.*, 1891.

(4) Kölliker: *Lehrbuch des Gewebelehre*, 2 Bd. p. 780, fig. 803. Véase también: Ueber Fornix longus von Forel und die Riechstrahlungen im Gehirn des Kaninchen. *Verhandl. des Anat. Gesellsch.*, 1894.

(5) Edinger: *Vorlesungen ueber den Bau der nervöse Centralorgane, etc.*, 6 Aufl., 1900.

(6) Dejerine: *Loc. cit.*, pág. 749 y siguientes.

Comencemos por establecer que no reputamos homólogo de la vía cingular del hombre todo el cordón blanco supracaloso, situado debajo de la substancia gris fisural de los roedores. En realidad, este cordón sagital robusto, cuya sección es semilunar en el conejo y ratón, consta de dos haces muy distintos: 1.º El *interno ó de tubos gruesos*, residente inmediatamente por debajo de la substancia gris específica, antes descrita, y originado de las células de la misma. Este fascículo nos parece corresponder por completo al cíngulo del hombre, por lo cual lo designaremos en adelante *cingulo ó cordón sagital del gyrus fornicatus*. 2.º El *haz externo ó de fibras delgadas*, que llamaremos *fascículo arqueado ó longitudinal superior de los hemisferios*. Este importante haz, colocado por fuera del precedente, es mucho más ancho y forma eminencia hacia arriba y afuera. El análisis de sus fibras nos ha probado que representa una vía de asociación entre las regiones anteriores y posteriores de la corteza superior de los hemisferios. Sus conductores no intervienen, por consiguiente, en la formación del cíngulo, ni mantienen relaciones con el asta de Ammon. Estimamos probable que el citado fascículo arqueado corresponda al *cordón arqueado ó longitudinal* de Burdach del hombre. Podría asimismo representar en parte al haz *occipito-frontal* de Forel y Onufrowicz. Ambas vías, bien desarrolladas y diferenciadas en el hombre, hallaríanse quizá en los pequeños mamíferos confundidas en un solo cordón sagital (fig. 833, C, E).

Las dos mencionadas porciones de la substancia blanca supracallosa, á saber: el *cingulo* y el *cordón arqueado*, aparecen poco separadas en los preparados de Weigert-Pal; pero se muestran perfectamente diferenciadas en los de Golgi, en los cuales el cíngulo se tiñe de preferencia ostentando fibras más gruesas que el fascículo arqueado. En dichos cortes frontales se aprecia bien que el cíngulo forma una masa creciente en espesor de delante á atrás, llegando al máximo en la proximidad de la punta occipital.

Para apreciar claramente el origen y terminación de las fibras cingulares, los cortes más demostrativos son los sagitales y horizontales. En los horizontales, de los cuales reproducimos uno algo esquematizado en la fig. 837, A, aparecen con entera evidencia en el cíngulo tres categorías de fibras.

1.^a Axones directos nacidos de las pirámides interhemisféricas, los cuales corren hacia atrás ganando el rodete del cuerpo caloso y foco de la punta occipital.

2.^a Axones directos de igual origen, los cuales marchan hacia adelante rodeando la rodilla del cuerpo caloso y asaltando el cabo anterior del tabique transparente. Semejantes axones son mucho más numerosos que los precedentes, y abundan sobre todo en la región supracallosa de la corteza interhemisférica (fig. 837, a).

3.^a Axones bifurcados en rama frontal delgada y dorsal gruesa, ó al revés, en rama frontal robusta y dorsal fina, ó en fin, divididos en dos ramas iguales. La rama posterior ó caudal, se dirige en la mayoría de los

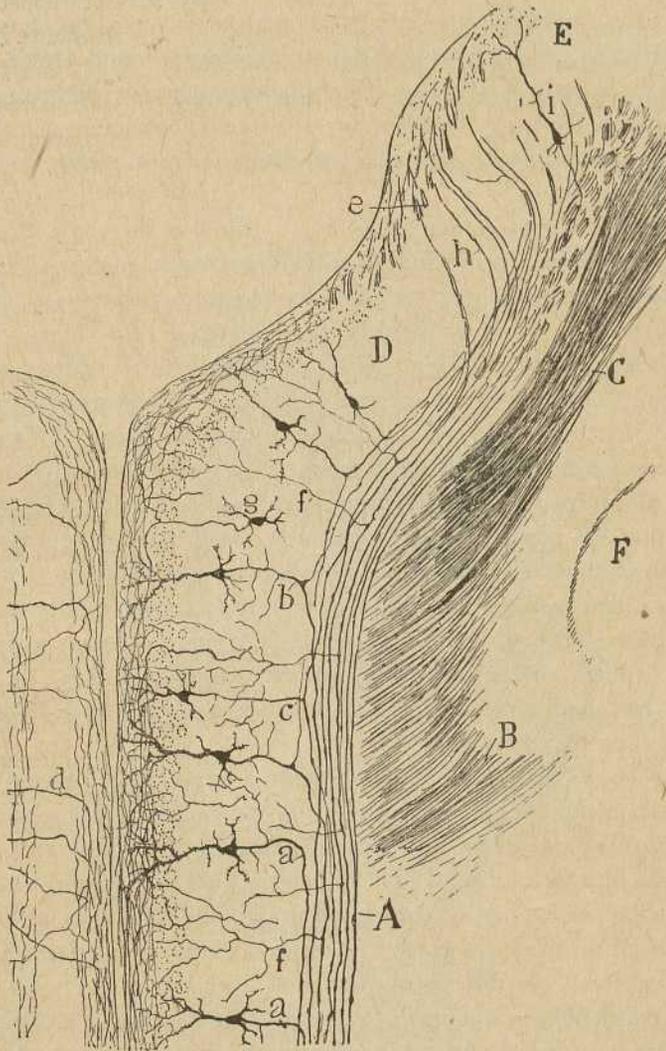


Fig. 837. — Corte horizontal del encéfalo del ratón de ocho días. — A, cíngulo; B, cuerpo calloso; C, cordón angular ó eseno-amónico cruzado; D, foco de la punta occipital; E, subículo; F, asta de Ammon cortada tangencialmente; *a*, axon dirigido hacia adelante; *b*, axon bifurcado en rama anterior y posterior; *f*, colaterales terminadas en la corteza interhemisférica; *g*, células de axon ascendente; *h*, haces perforantes para el subículo.

casos hacia atrás, hacia el foco de la punta occipital; la anterior ó frontal, después de recorrer la cara superior de la comisura callosa, se pierde en el cuerpo estriado (figs. 835, *d* y 837, *b*, *c*).

Estos tubos bifurcados constituyen la gran mayoría de los conductores cingulares; una buena parte de los cuales, corresponde á la variedad citada cuya rama caudal es más delgada que la frontal (fig. 837, *b*). Es, pues, lícito afirmar que las fibras de la porción posterior del cíngulo son en su mayoría ramas dorsales nacidas de axones de la corteza interhemisférica; mientras que las fibras de la porción anterior representan la continuación de las ramas frontales. El comportamiento de las primeras nos prueba que constituyen en realidad un sistema de asociación, en tanto que el curso y paradero de las segundas nos dicen que representan un sistema de proyección.

Terminación de las ramas anteriores.—¿Cuál es la suerte ulterior de las ramas divisorias y tubos indivisos dirigidos hacia adelante? Los cortes frontales muy anteriores, así como los sagitales paralelos al cíngulo, nos enseñan de un modo indudable que casi todas estas fibras postero-antérieures después de rodear la rodilla y pico del cuerpo calloso, descienden en manojos por la parte anterior del tabique transparente, ganan la cabeza del cuerpo estriado y se incorporan en definitiva al sistema de fibras de proyección. No todos los conductores cingulares descendentes marchan al cuerpo estriado; algunos, según revela la citada fig. 838, D, llegados que son por dentro de la prolongación frontal del cuerpo calloso, asaltan oblicuamente la capa molecular donde engendran en unión de otras más precozmente arribadas, un plexo muy tupido de fibras nerviosas preferentemente paralelas y verticales. Puesto que jamás se consigue observar la incorporación de tales conductores ascendentes á la corona radiante, nos inclinamos á estimarlos como ramas de asociación terminadas en la zona plexiforme.

Fornix longus de Forel.—Las fibras de proyección que pasan por delante de la rodilla del cuerpo calloso, nos parecen pertenecer en su mayoría á las neuronas de la cisura interhemisférica yacentes en la mitad anterior de ésta. Pero las nacidas en corpúsculos más posteriores, particularmente en el foco de la punta occipital, á fin de evitar el largo rodeo que resultaría si, para ganar el cuerpo estriado, se asociaran á las anteriores, perforan por diferentes puntos el cuerpo calloso, y después de penetrar en el espacio que media entre esta comisura y el psalterio dorsal, descienden á través del tabique hasta las zonas inferiores del cuerpo estriado.

Tales conductores perforantes no son otros que los hacecillos descendentes del *fornix longus* de Forel, bien descritos por Ganser, Honegger, Edinger y, sobre todo, por Kölliker, que los ha demostrado recientemente en la corteza humana. En sentir de este sabio, las fibras perforantes contendrían probablemente conductores ascendentes y descendentes; los ascendentes emanan quizá del tubérculo mamilar interno, y se terminan en el asta de Ammon; los descendentes proceden verosímil-

mente del *gyrus fornicatus*, taladran el cuerpo calloso más frontalmente que los otros, descienden por el tabique, participan en la *radiación olfativa del septo* de Zuckerkandl y se terminan, finalmente, en el ganglio basal de Ganser.

Nuestros estudios no nos han permitido confirmar la existencia en el *fornix longus* de fibras ascendentes, las cuales, si existen, prodrían muy bien no marchar solamente al asta de Ammon, sino á la misma corteza del *gyrus fornicatus*.

Según revelan las figs. 825, C y 820, D, donde aparece la porción des-

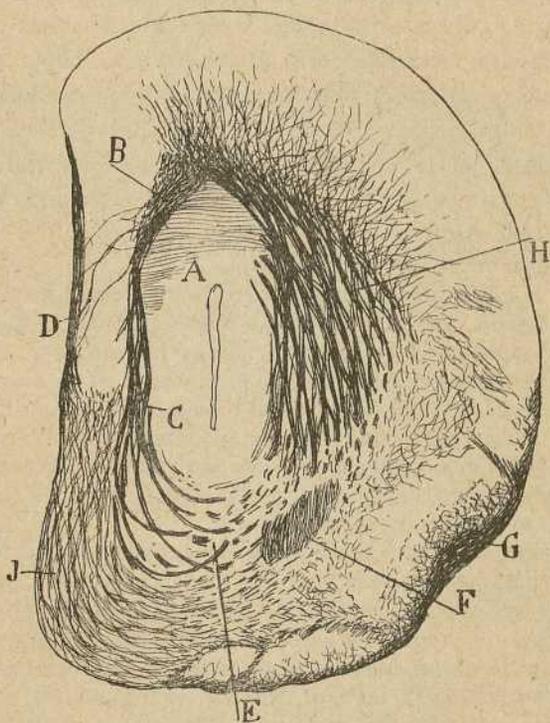


Fig. 838.—Corte transversal del lóbulo frontal del ratón de cuatro días.—A, radiación frontal del cuerpo calloso; B, porción anterior del cíngulo; C, haces descendentes anteriores del cíngulo; D, capa plexiforme del cabo anterior de la corteza interhemisférica con fibras perforantes llegadas del cíngulo; E, región donde se hacen sagitales los haces del cíngulo; F, comisura anterior; G, raíz olfativa externa; H, cuerpo estriado.

cedente del *fornix longus*, los citados conductores perforantes se reúnen, después de atravesar el cuerpo calloso, cerca de la línea media, en pleno tabique transparente, desde donde bajan flexuosos hasta el plano inferior del cerebro, confundiendo en su marcha con la radiación olfativa de Zuckerkandl, y con las fibras del *fornix inferior*. Como dicha radiación

se incorpora, según veremos más adelante (1), á la corona radiante, sin tocar en focos olfativos, con los cuales tampoco establece, al parecer, relación el *fornix inferior*, creemos que el *fornix longus* representa la vía de proyección de las porciones posteriores y medias del *gyrus fornicatus*, vía que, por razones de economía de trayecto y de protoplasma, se fragua á través del cuerpo calloso, en vez de seguir el ordinario camino.

Terminación posterior de las fibras del cíngulo.—Las ramas posteriores de bifurcación de los axones nacidos en la corteza interhemisférica, pueden clasificarse, desde el punto de vista de su modo de terminación, en tres categorías: 1.^a, fibras terminadas en la corteza del foco de la punta occipital; 2.^a, fibras perforantes destinadas á la zona plexiforme de este ganglio, y 3.^a, fibras consagradas al subículo y asta de Ammon.

Estas últimas, las más numerosas é importantes, bajan rodeando el *splenium* del cuerpo calloso y, después de constituir la substancia blanca del foco de la punta occipital, se remontan, reunidas en haces, á la capa primera de la corteza subicular, donde marchan confundidas con los contingentes más altos de la gran vía eseno-amónica, para terminarse en el asta de Ammon y fascia dentata (figs. 837, h y 835, c).

Las ideas que acabamos de exponer, coinciden en sus líneas generales con el resultado del método de las degeneraciones. Recientemente Probst (2), sin conocer nuestros trabajos, ha probado que, cuando se corta el cíngulo, sus fibras degeneran hacia adelante y hacia atrás, pudiendo seguirlas hasta la circunvolución del hipocampo. En cambio, si se corta el asta de Ammon y circunvolución hipocámpica, el cíngulo se mantiene incólume, así como cuando se extirpa el bulbo olfativo y la esfera motriz. Las fibras, pues, cingulares, destinadas á aquella circunvolución, proceden de la corteza interhemisférica.

De todo lo expuesto sobre la substancia blanca de la corteza interhemisférica, resulta que este foco cerebral da origen á tres clases de fibras: conductores de proyección destinados á focos inferiores aún desconocidos; conductores de asociación á cortas distancias, destinados á enlazar entre sí áreas algo alejadas del mismo ganglio interhemisférico, y conductores de asociación á larga distancia, terminados en el subículo y asta de Ammon. ¿Existen, además, en la citada corteza fibras comisurales ó callosas? En el hombre, tales conductores parecen existir (véase, por ejemplo, Dejerine); pero en los pequeños mamíferos, según hemos consignado en otro trabajo (3), no hemos logrado ponerlo de manifiesto, hecho negativo que adquiriría gran importancia teórica si pudiera generalizarse á otras regiones de asociación del cerebro. Acaso las fibras callosas nacidas en el *gyrus cinguli* humano provengan exclusivamente de la porción superior no cingular ó no específica de esta circunvolución.

(1) S. R. Cajal: Textura del *septum lucidum*. Véase *Rev. trim. micr.*, t. VI, 1902.

(2) M. Probst: Ueber die Rinden-Sehhügelfasern des Riechfeldes über das Gewolbe, die Zwinge, & *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, II, III u IV, Heft. 1903.

(3) S. R. Cajal: Estructura de la corteza motriz. *Rev. trim.* Vol. V.

Nuestros estudios han recaído en las estrías supracallosas de los roedores, principalmente del conejo y el ratón. Creemos, sin embargo, que los resultados de estas observaciones pueden, sin escrúpulo, generalizarse al hombre y animales girencéfalos.

En los roedores, los nervios de Lancisio constituyen la substancia blanca rudimentaria subyacente á una corteza gris de sección triangular, que ocupa el fondo de la cisura interhemisférica. Esta corteza no es otra cosa que el *indusium* del cuerpo calloso, cuyas células nerviosas notó ya Valentín (1). Las *estrías laterales* no son bien aparentes y están representadas por un delgado plano de tubos nerviosos que enlaza los citados nervios de Lancisio con el borde interno del cíngulo (fig. 840, D).

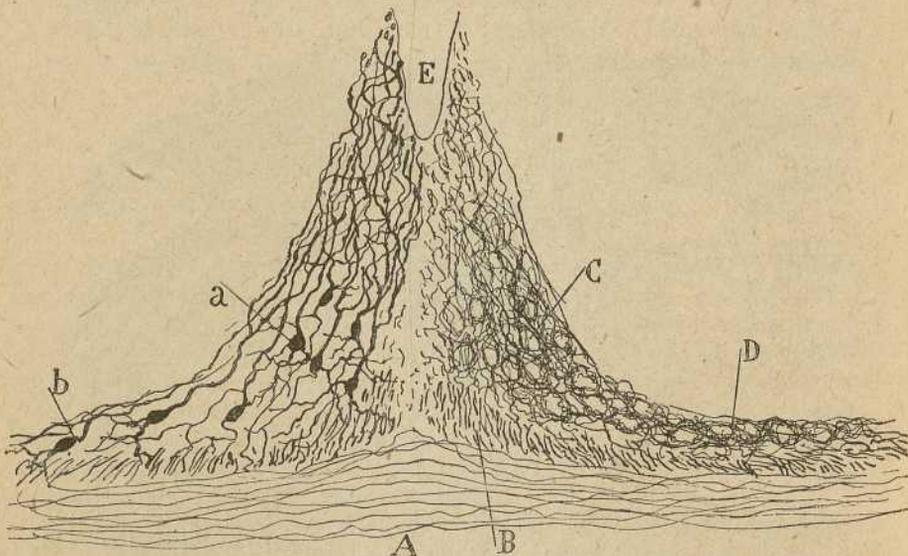


Fig. 840. — Corte transversal del *indusium* y estrías supracallosas del conejo de diez días. En la izquierda presentamos las células y en la derecha los plexos nerviosos. — A, cuerpo calloso; B, nervios de Lancisio; D, plexos de la estria externa; C, plexos del *indusium*; E, cisura interhemisférica; b, células de la estria externa.

Origen de la estria interna. — La opinión general pone el origen de las estrías en los focos olfativos. Según Blumeneau (2), los nervios de Lancisio se enlazarían con la esfera olfativa por dos caminos: uno *indirecto*, representado por un grupo de fibras que se termina en la substancia blanca de la circunvolución primera frontal, desde la cual saldrían conductores para el bulbo olfatorio; y otro *directo*, formado por un plano superficial de fibras del *rostrum* (conexionado también con la *stria*), continuadas en parte con la raíz olfatoria interna. Diversos autores admiten,

(1) Valentín: Neurologie, pág. 244.

(2) Blumeneau: Zur Entwickelungsgeschichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens. Arch. f. mikros. Anat. Bd. 37, 1890.

con ligeras variantes, estos orígenes, entre ellos Déjerine (1), para quien la estría ó raíz olfativa interna se continúa, en parte con los nervios de Lancisio, en parte con las fibras del pedúnculo del septo lucido.

Nuestras observaciones ya antiguas (2), efectuadas con el método de Golgi, prueban que una buena porción, y acaso todas las fibras de la estría interna supracallosa, tienen su origen en el axon de las células nerviosas del *indusium* ó corteza gris rudimentaria del suelo de la hendidura interhemisférica. Estas células, que son pirámides cerebrales atrofiadas, poseen : un cuerpo colocado profundamente, un tallo radial que falta en los elementos más superficiales, un penacho dendrítico ascendente ex-

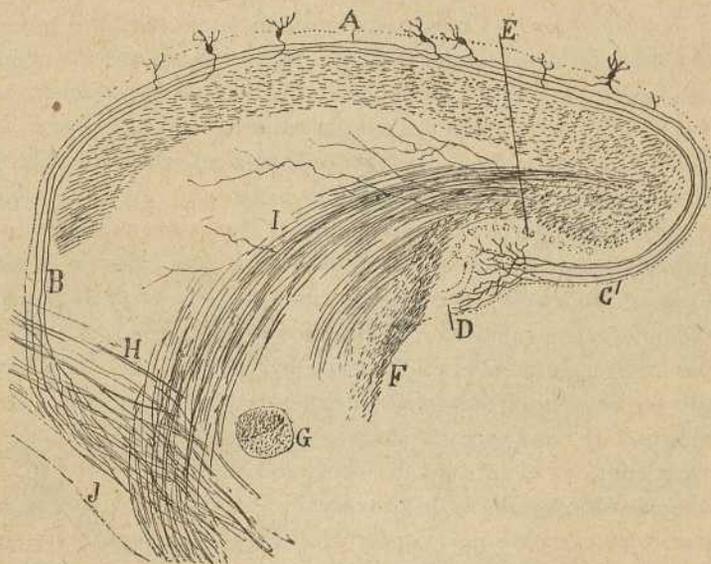


Fig. 841. — Corte sagital semiesquemático del cuerpo calloso, nervio de Lancisio y fascia dentata del encéfalo del ratón de pocos días. — A, nervio de Lancisio; B, fibras de proyección de éste; C, fibras del mismo para la fascia dentata; D, fascia dentata; E, asta de Ammon; I, radiación de Zukerkandl; F, fimbria; G, comisura anterior.

tendido por una capa molecular homóloga á la plexiforme de la corteza común y, finalmente, un axon descendente, el cual, llegado á la inmediatez del cuerpo calloso, suele bifurcarse en rama frontal y rama caudal. En algunas células, esta expansión se limita á doblarse, ya hacia adelante, ya hacia atrás, sin emitir ramas en dirección contrapuesta. Del curso sagital de estas fibras brotan colaterales arborizadas en el *indusium*, y, sobre todo, en la zona molecular ó plexiforme. En la figura 840, C, mos-

(1) Déjerine : Anatomie des centres nerveux, vol. I.

(2) S. Ramón y Cajal : Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, tomo VII, 1891.

tramos los plexos pericelulares, singularmente ricos, formados en torno de las células del *indusium* por las fibrillas colaterales, entre las que se mezclan, sin duda, algunos tubos terminales.

En suma: la *estria interna*, como el cíngulo, consta de tres especies de fibras nacidas en la corteza supracallosa: fibras bifurcadas en ramas anterior y posterior, fibras no bifurcadas de curso frontal, y fibras indivisas de curso dorsal. Todas ellas pueden clasificarse también en conductores de proyección que descienden al cuerpo estriado, conductores de asociación intrafocal terminados por arborizaciones libres en el *indusium*, y conductores de asociación extrafocal, que se dirigen á la *fascia dentata*.

Fibras de proyección.—Cuando se examinan cortes sagitales próximos á la línea media del encéfalo del ratón de pocos días, se observa á menudo que una buena porción de los tubos de los nervios de Lancisio pasan por delante de la rodilla y pico del cuerpo caloso, costean el borde anterior del tabique transparente, y ladeándose hacia afuera se pierden entre los paquetes de fibras olfativas de segundo orden que cruzan de delante á atrás la cabeza del cuerpo estriado (fig. 841, B). Aun cuando no hemos podido seguir en todo su itinerario descendente las fibras de la *estria*, creemos que se incorporan al cuerpo estriado, á la manera de las fibras de proyección de otros lugares corticales, por varias razones: 1.^a, porque en el plano inferior de la cabeza del cuerpo estriado dirígense hacia atrás, alcanzando regiones muy posteriores del cerebro anterior; y 2.^a, en fin, porque ninguna de ellas parecía marchar en dirección del bulbo olfativo, ni se la sorprendió en el interior del tubérculo olfativo.

Pero además de estas fibras de proyección anteriores, existen algunas perforantes, bien descritas por Vogt y Kölliker, las cuales atraviesan por diferentes parajes el cuerpo caloso é ingresan en el *fornix longus* de Forel.

Estas fibras perforantes son relativamente abundantes en el tercio posterior de la *estria* y en las inmediaciones del rodete del cuerpo caloso, pero en su mayoría no provienen, según se aprecia en la fig. 805, *a*, de los nervios de Lancisio, sino de las *estrias* laterales, ó sea de un plano de fibras que se extiende entre dicho nervio y el cíngulo.

Conductores de asociación.—Según dictámen general de los neurólogos, entre los que debemos citar á Golgi, Henle, Giacomini y Blumeneau, las *estrias* supracallosas rodean en su prolongación posterior el rodete del cuerpo caloso, pasan á la *fasciola cinerea* y se pierden, finalmente en la *fascia dentata*, en la cual no se sabe si tienen su origen ó su terminación. Para Zuckerkandl no serían las *estrias* medias, sino las laterales, las continuadas en la *fascia dentata*.

Sobre este importante punto, nuestras preparaciones son terminantes. Tanto los cortes sagitales medios como los frontales muy posteriores del

encéfalo del ratón, cavia y conejo, revelan con la mayor evidencia la penetración en la *fasciola cinerea* y *fascia dentata* de las estrías internas y externas. En los cortes sagitales obsérvase que la estría media rodea el *splenium*, marcha por la capa superficial de la *fasciola*, á la que no suele dar fibras, cruza oblicuamente el remate interno del asta de Ammon, y asalta, finalmente, el ángulo ó golfo existente entre ésta y el rudimento de *fascia dentata*, para terminar en las capas moleculares de ambos focos. En la arborización terminal, sumamente tupida, extendida por el citado ángulo, muchas fibras se dividen en rama superior ramificada en la capa molecular del asta de Ammon y rama inferior distribuída por la zona de igual nombre de la *fascia dentata*.

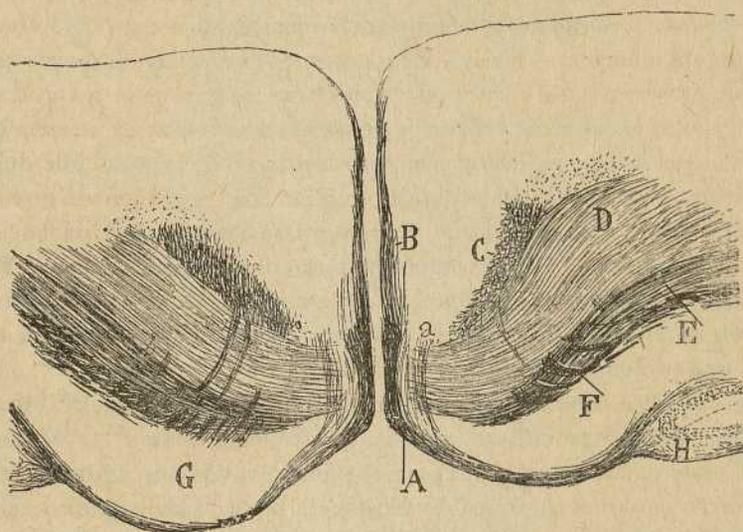


Fig. 842. —Corte frontal del cerebro (ratón de ocho días) que pasaba inmediatamente por detrás del cuerpo calloso.—A, nervios de Lancisio que van al subículo y *fascia dentata*; B, fibras de la capa plexiforme de la cisura interhemisférica; C, cíngulo; D, cuerpo calloso; E, psalterio dorsal; F, fibras del *fornix longus*; H, *fascia dentata*; a, estrías laterales supracallosas.

Los cortes frontales que pasan inmediatamente por detrás del cuerpo calloso (fig. 842, A), denuncian también esta disposición, enseñándonos que las citadas fibras emanadas, tanto de la estría interna como de la externa, antes de abordar el cuerpo abollonado, se inclinan hacia afuera, deslizándose por la superficie de ambos subículos.

La fig. 842, B, que reproduce uno de estos cortes, nos revela, además, que no sólo las estrías, sino una gran parte de los tubos perforantes que asaltaron la capa molecular de la corteza interhemisférica, donde marchan sagitalmente, se dirigen á la *fascia dentata*, para arborizarse y terminar definitivamente en su corteza (fig. 841, C).

Estrías laterales.—No poseen en el conejo y ratón una individualidad bien manifiesta, consistiendo en un plano delgado de fibras que enlazan los nervios de Lancisio con la porción interna del cíngulo. Como estos últimos, emanan de la substancia gris más externa del *indusium*, del ángulo formado por éste al penetrar por debajo (fig. 840, D) de la corteza interhemisférica. Esta prolongación gris, que es muy delgada y que posee algunas células cuyas expansiones marchan á la capa molecular del *indusium*, podría llamarse *corteza gris* de la estría lateral. Según hemos hecho notar, las fibras de la estría externa se comportan lo mismo que la de la interna, salvo que suministran un mayor número de contingentes de proyección al *fornix longus*. Entre las células de la estría externa obsérvanse también tupidas arborizaciones libres emanadas en gran parte de colaterales y terminales de la substancia blanca subyacente (fig. 840, D).

Fasciola cinerea.— En los pocos casos en que hemos impregnado sus células, aparecen éstas fusiformes y provistas : de un penacho protoplásmico, vuelto hacia atrás y abajo, y de un axon ascendente que rodeaba el *splenium* del cuerpo caloso y penetraba en la estría interna. En algunos elementos, esta expansión se dividía en rama fina descendente, acaso prolongada hasta la *fascia dentata* y rama gruesa ascendente destinada á los nervios de Lancisio. Por el comportamiento de los axones y forma de las células, se ve, pues, que la *fasciola cinerea* no puede estimarse, contra la opinión de Henle y Giacomini, como un trozo de fascia dentata, sino como una prolongación espesada del *indusium*.

Por donde se echa de ver que entre la corteza interhemisférica y el *indusium* del cuerpo caloso, así como entre el cíngulo y las estrías supracallosas, existe un perfecto paralelismo, toda vez que ambas cortezas engendran cordones sagitales de substancia blanca ; ambas emiten preferentemente tubos de proyección ; las dos, en fin, suministran al asta y fascia dentata largos conductores de asociación. Todo lo cual armoniza bien con la opinión de Giacomini (1) y Blumeneau, autores que consideran las estrías y el *indusium* como una continuación de la corteza interhemisférica, la cual no se interrumpe en ningún punto de la línea media, sino que pasa de un hemisferio á otro

CORTEZA INFERO-INTERNA DEL LÓBULO FRONTAL

No es nuestro ánimo tratar detalladamente aquí de la cuestión de la estructura de las circunvoluciones límbicas y de sus relaciones con las radiaciones olfativas. Nuestro propósito se reduce á consignar que en la corteza fisural ó de la cara interna del lóbulo frontal (corteza infracallosa)

(1) Giacomini : Fascia dentata del grande Hippocampo, etc. *Gior. d. R. Accad. di Med. di Torino*, fasc. 11 á 13, 1883.

de los pequeños mamíferos, no hemos logrado sorprender la entrada de ninguna vía olfativa primaria ni secundaria (fig. 843).

Esta corteza posee, según hemos dicho anteriormente, caracteres muy especiales. Ausencia de estratificación, desorientación de las dendritas, existencia de corpúsculos voluminosos de figura variable, mezclados con elementos de menor talla y presencia entre las células, de gran número

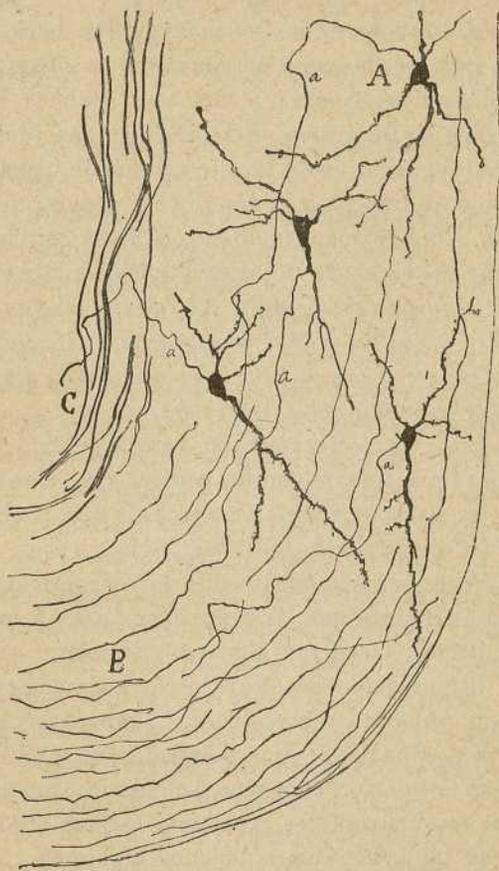


Fig. 843. — Células de la región infero-interna del lóbulo frontal. — A, B, células grandes; C, manojos anteriores descendentes del cíngulo.

de hacecillos y fibras tangenciales, de curso en gran parte descendente; tales son los atributos que permiten reconocer, al primer golpe de vista, este territorio cortical en los preparados de Nissl, Weigert y Golgi.

CORTEZA DE ASOCIACIÓN

En el hombre y en los animales girencéfalos, según ha demostrado Flechsig, existen regiones no enlazadas directamente con fibras sensoriales directas, y las cuales se caracterizan por medularse y entrar en

actividad muy tardíamente, cual corresponde á centros dedicados á las operaciones más nobles del espíritu.

El estudio anatómico de estas esferas está en los comienzos. Nosotros hemos intentado esclarecer su textura, aprovechando cerebros de niños de algunos meses; pero la escasez del material y la inconstancia del método de Golgi, nos han vedado dar cima á esta empresa, que demandará, si ha de llevarse á buen término, mucho tiempo y no escasa paciencia. Con todo eso, y á despecho de las referidas limitaciones, hemos logrado en un cortísimo número de casos (circunvoluciones frontales y parietales), teñir las pirámides pequeñas, medianas y grandes, así como algún elemento de la zona de los granos. Semejantes preparados recuerdan enteramente las impregnaciones de la circunvolución parietal ascendente que nos ha servido de tipo para la descripción general de la corteza.

Los cortes de Nissl revelan también en dichas circunvoluciones de asociación las mismas capas de la corteza típica, á saber: 1.º, *plexiforme*; 2.º, *de las pequeñas pirámides*; 3.º, *de las medianas*; 4.º, *de las grandes externas*; 5.º *de los granos ó corpúsculos estrellados*; 6.º, *de las pirámides grandes profundas*; 7.º, *de las pirámides medianas profundas*; 8.º, *de las células triangulares y fusiformes*.

Puesto que estos centros representan verosímilmente esferas conmemorativas, unidas íntimamente con los centros sensoriales específicos, es de presumir que su estructura varíe algo en cada una de ellas, en armonía con lo peculiar de su actividad. Es, pues, lógico pensar, que la esfera de ideación visual (focos conmemorativos de las impresiones visuales), no posean la misma estructura que las destinadas á servir de *abstractum* á los recuerdos acústicos, táctiles y olfativos. Semejante especificidad anatómica está ya demostrada para los centros conmemorativos olfativos (asta de Ammon, subículo y presubículo), únicos focos de asociación que se conocen bien, y en donde hemos hallado una textura muy diferente de la que posee la estación odorífera secundaria ó corteza olfativa esfenoidal. Mas de tan interesantes problemas hablará en definitiva la observación, apenas iniciada, como dejamos dicho, en tan difíciles dominios.

CAPÍTULO XLVI

ESTRUCTURA COMPARADA DE LA CORTEZA CEREBRAL

Corteza de los pequeños mamíferos. — Corteza de las aves, reptiles y batracios.

El hombre y los mamíferos girencéfalos coinciden substancialmente en lo tocante á la arquitectura de las capas cerebrales. La degradación ó simplificación anatómica se inicia, sobre todo, en los roedores (rata, cavia, conejo), se acentúa en los mamíferos inferiores, y llega al *summum* en las aves, reptiles y batracios. En estas dos últimas clases de vertebrados puede decirse, según ha demostrado Edinger, que casi toda la corteza representa una serie de centros de percepción y de asociación olfativos.

La simplificación estructural atañe no solamente al número de centros ó regiones diferenciadas y al de capas de cada esfera, sino muy especialmente á la morfología de las neuronas, que tienden, conforme se desciende en la escala animal, á desdiferenciarse, á perder sucesivamente expansiones y á amenguar los puntos de relación con las fibras nerviosas de quienes reciben corrientes. Dos rasgos anatómicos hay, sin embargo, que subsisten siempre, atestiguando con ello su gran valor filogénico y dinámico: la dirección radial de las neuronas, cuyo polo externo emite constantemente un penacho periférico; y la existencia debajo de la *pía* de una zona plexiforme, donde se articulan los penachos de las pirámides con fibras nerviosas aferentes. Aludiendo á esta persistencia de la dirección y forma de la pirámide cerebral en todos los vertebrados, así como á la elevada gerarquía de su actividad, hemos osado nosotros designarla (1) *célula psíquica*; designación con la cual no pretendemos excluir de tan alto cometido fisiológico á las células monopolares gangliónicas de los invertebrados, toda vez que la forma no representa más que una de las condiciones, y acaso la menos importante, de la gerarquía fisiológica. Todo hace presumir que la actividad funcional superior (memoria, representación, asociación, conciencia, etc.), depende, tanto de la textura y composición química del protoplasma, cuanto de la cualidad del estímulo á él arribado. En cuanto á la forma, puede ser considerada como

(1) S. Ramón Cajal: Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux, & Paris, 1894, p. 52.

el cauce de las acciones nerviosas, y en tal concepto, la pluralidad de expansiones celulares tendría por objeto multiplicar la asociación y establecer la solidaridad y continuidad de las funciones nerviosas.

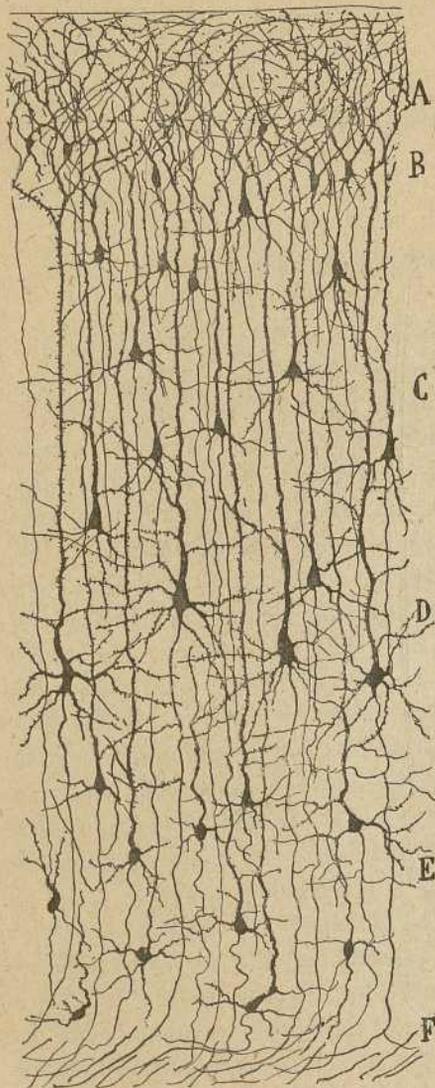


Fig. 844. — Corteza del ratón de veinte días. — A, capa plexiforme; B, de las pequeñas pirámides; C, de las medianas; D, de las grandes; E, de las células ovoideas ó corpúsculos polimorfos; F, substancia blanca.

CORTEZA DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS. — Hemos dicho ya que en los roedores, y singularmente en el ratón, la corteza experimenta una importante simplificación. En efecto, el espesor de la substancia gris decrece notablemente; las células se empequeñecen y el número de capas se reduce á cinco por faltar una zona de granos y constituir las pirámides grandes una formación simple.

Como aparece en la figura 844, las capas de la corteza cerebral del ratón (y lo mismo del conejo) son cinco: 1.^a, zona plexiforme; 2.^a, capa de las pequeñas pirámides; 3.^a, capa de medianas pirámides; 4.^a, capa de las grandes pirámides; y 5.^a, zona de las células ovoideas ó corpúsculos polimorfos.

Zona plexiforme. — Consta de los factores ya estudiados, encontrándose en ella también elementos de axon corto y células horizontales, aunque en mucha menor cantidad que en los animales girencéfalos. En la figura 845, A, B, C, mostramos algunas células horizontales del cerebro del conejo de pocos días. Adviértase su figura en huso ó triangular, la enorme longitud de las ramas polares, una de las

cuales es el axon, y el gran número de ramas ascendentes nacidas en ángulo recto de dichas expansiones. En conjunto, la arborización es mucho más pobre que en el hombre. Como tipo de elemento de axon corto,

copiamos también uno de cilindro-eje horizontal, igualmente tomado del cerebro del conejo (fig. 845, D).

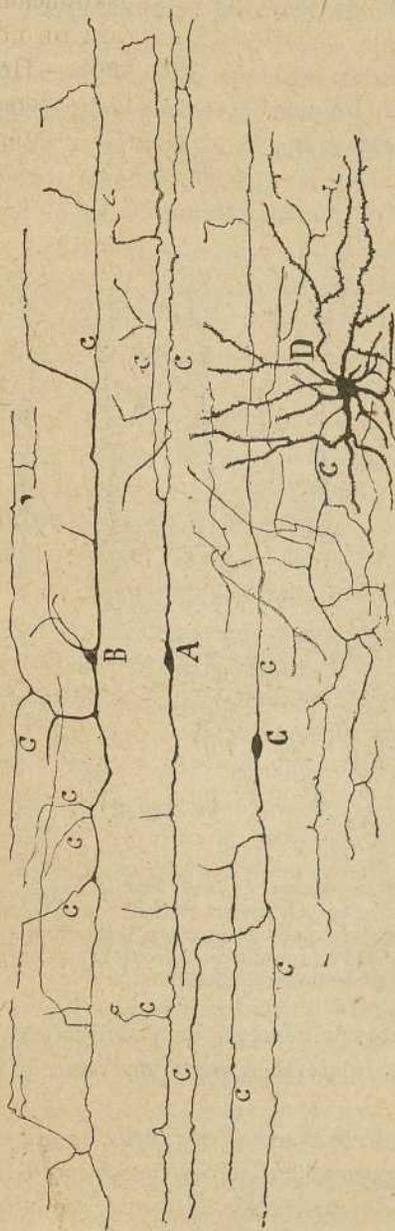


Fig. 845. — Elementos de la capa plexiforme del conejo de pocos días. Método de Golgi (procedimiento doble). — A, B, C, células grandes horizontales ó especiales (*Cajalacetzellen*) de Retzius). En las células A y B, todas las expansiones marcadas con *c* eran finas y parecían axones; sin embargo, verosimilmente sólo una de las fibrillas finas polares debe estimarse como expansión funcional; D, célula de axon corto más ó menos horizontal descompuesto en extensa arborización para la capa plexiforme.

Zona de las pequeñas y medianas pirámides. — Con relación al hombre y demás animales girencéfalos, hay que notar el relativo espesor del

cuerpo de las pequeñas pirámides, lo recio de sus dendritas, y sobre todo la escasez de corpúsculos de axon corto. Unicamente en el conejo hemos logrado impregnar algunos; en el ratón no los hemos visto nunca. Tampoco se nos han presentado los elementos neurogliformes y bipenachados (ratón y rata).

Zona de pirámides grandes.—Llaman estas células la atención por su cuerpo prolongado, no tan limpiamente piramidal ó cónico como el de las pirámides de los animales girencéfalos, la robustez y aspecto espinoso de la dendrita radial, que puede seguirse cómodamente hasta la zona primera, y sobre todo por el comportamiento del axon. Este, al llegar á

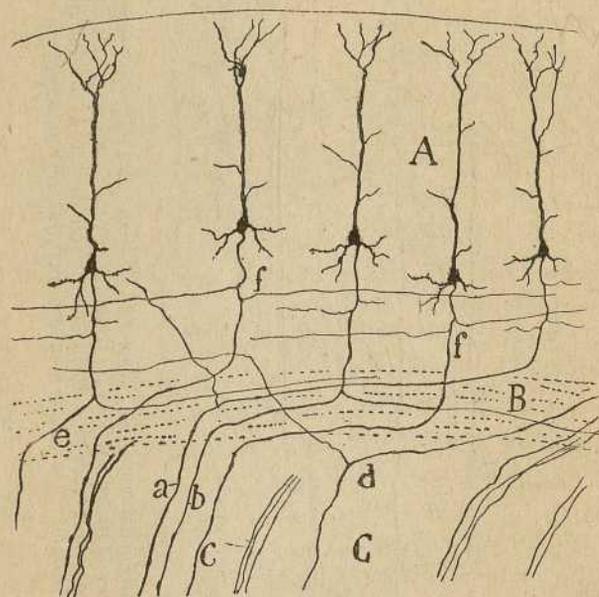


Fig. 846. — Trozo de un corte transversal de la corteza del ratón de quince días. — A, corteza; B, substancia blanca; C, cuerpo estriado; *a*, *b*, *e*, axones de proyección con larga rama asociativa; *c*, axon desprovisto de esta rama; *d*, axon de proyección en que la rama asociativa procedía de la frontera del cuerpo estriado; *f*, colaterales larguísimas de axones de pirámides gigantes.

la substancia blanca y antes de penetrar en el cuerpo estriado, emite á menudo (no siempre) una colateral, á veces una rama de bifurcación de carácter asociativo.

Esta rama asociativa ofrece muchas variantes de origen y dirección, según mostramos en la figura 846, *d*. Unas veces procede de aquel recodo descrito por el axon de proyección al asaltar la substancia blanca (*b*, *e*), y después de marchar horizontalmente cierto trecho, acaba por tornarse ascendente en territorios alejados de la corteza del mismo lado; otras veces procede del segundo recodo, ó sea del descrito por el axon al penetrar en el cuerpo estriado, retrocediendo á la substancia blanca y

perdiéndose en regiones corticales más internas; otras, en fin, dicha rama nacida del primer recodo, se incorpora, al parecer, al plano de las fibras callosas, corriendo con ellas hacia la línea media.

Todas estas ramas asociativas habían sido ya vistas por nosotros en nuestros primeros trabajos sobre el argumento (1); pero creíamos entonces que la mayoría de las finas fibras de la substancia blanca así formadas, representaban conductores comisurales, y suponíamos, además, la existencia (siguiendo el prejuicio corriente) de un gran número de axones de pirámides destinados á formar exclusivamente fibras de asociación homolateral.

Los nuevos estudios emprendidos en la corteza del conejo, rata y sobre todo del ratón (desde el séptimo al vigésimo día), nos han persuadido de un hecho importante, á saber: *que la inmensa mayoría (acaso todas) de las fibras de asociación homolateral (antero-posteriores, transversales, etcétera), procedentes de los focos sensoriales de la corteza de los roedores, representan, no conductores directos, sino colaterales ó ramas de bifurcación de axones de proyección.* Tal es al menos el comportamiento habitual de las fibras asociativas en las siguientes regiones: corteza motriz, visual, esfera olfativa esfenoidal, corteza interhemisférica, etc. En el estudio precedente sobre el cerebro olfativo, hemos mencionado muchos ejemplos de tan interesante disposición.

Si esta disposición pudiera confirmarse en los mamíferos girencéfalos, su transcendencia para la teoría sería grande, porque nos permitiría forjar un esquema preciso de la marcha seguida por los impulsos, desde el órgano sensorial á las regiones conmemorativas. Así, cada excitación aportada por las fibras aferentes ó sensoriales, derivaría, á la vez que por el conductor motor ó de proyección, por la consabida colateral asociativa, la cual conduciría á la esfera de asociación correspondiente el residuo sensorial destinado á formar la imagen latente y acaso el recuerdo mismo del acto ejecutado.

Zona de las células ovoideas ó polimorfas.—Consta de corpúsculos de axon largo, ovoideos, triangulares, fusiformes ó piramidales, provistos de: larga dendrita extendida hasta la zona primera, de pocas y varicosas ramas basales (fig. 844, E), y de un axon flexuoso susceptible de ser fácilmente perseguido hasta la substancia blanca. Entre estos elementos figuran algunos comparables á los granos de los animales girencéfalos, toda vez que poseen robustas y arciformes colaterales recurrentes (figura 844), así como no pocos corpúsculos globulosos, desprovistos de tallo radial y en posesión de un axon ascendente que se remonta hasta la zona plexiforme. Células de axon corto, arborizado á corta distancia, hállanse también, pero en pequeño número.

(1) S. Romón Cajal: Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, tomo VII, 1891.

Substancia blanca.—Se compone de fibras eferentes proyectivas y asociativas ya descritas, de tubos callosos igualmente referidos en capítulos anteriores, y de gruesos conductores aferentes ó sensoriales. En la figura 344, A, B, que representa un corte transversal de la corteza del ratón, aparecen en diversas regiones estos últimos tubos, los cuales, según se expuso más atrás, engendran plexos densísimos terminales, especialmente concentrados en la zona de las medianas y grandes pirámides. La corteza de los trayectos nos ha permitido frecuentemente perseguir los tallos

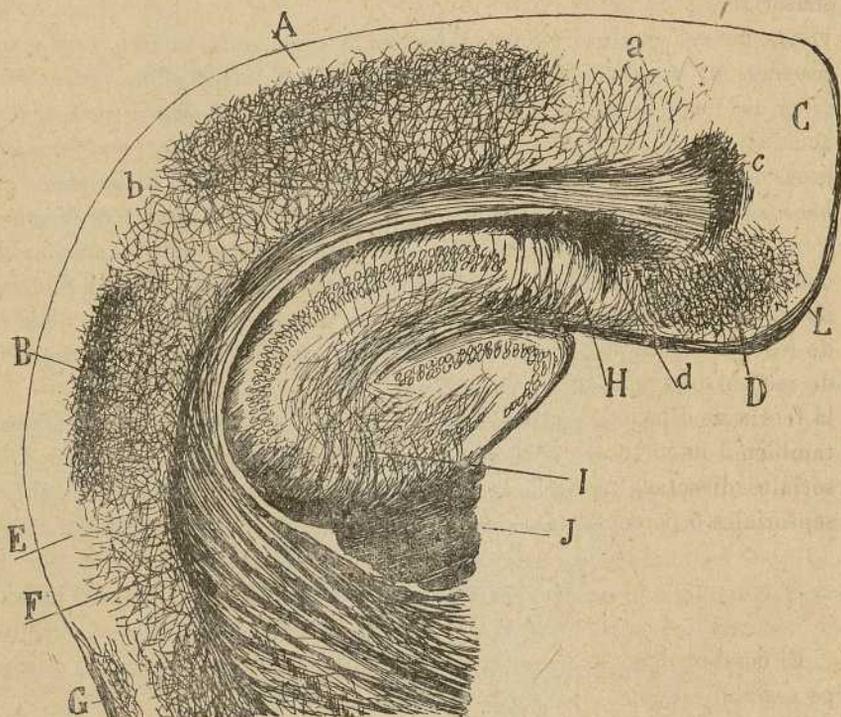


Fig. 847. — Corte frontal algo oblicuo del cerebro del ratón de pocos días. El corte pasa por detrás del cuerpo calloso. —A, plexo nervioso de fibras visuales; B, plexo nervioso acústico; C, porción interna de los hemisferios exenta de plexos sensoriales; D, plexo del presubiculo; E, zona sin plexos sensoriales; F, cuerpo estriado; G, región olfativa; J, fimbria; H, subículo.

de que provienen hasta el cuerpo estriado, y observar que, al abordar la substancia blanca, suelen bifurcarse, engendrando, merced á la divergencia de las ramas iniciales, arborizaciones finales de extraordinaria extensión.

Regiones de asociación en la corteza de los pequeños mamíferos.—La tesis de la dualidad funcional de la corteza ha sido sostenida por Flechsig para el hombre y los primates. Pero en los carnívoros y solípe-

dos los centros de asociación hallaríanse poco desarrollados aún, y en los roedores y demás vertebrados faltarían por completo.

Nosotros hemos examinado cuidadosamente la corteza del conejo y ratón para cerciorarnos bien de la ausencia de las esferas asociativas, y el resultado ha sido observar que también en estos animales existen áreas corticales desprovistas de vías sensoriales directas, pero conexas, al parecer, mediante ramas asociativas, con centros de proyección. En la figura 847 donde se han representado los focos que poseen plexos formados por fibras llegadas del cuerpo estriado, se advierte que entre las áreas sensoriales median territorios poco extensos, desprovistos ó casi desprovistos de semejantes conductores, aunque no faltos jamás de tubos de proyección. Repárese, por ejemplo, la región *a*, situada por dentro y encima del foco visual, el área *b*, emplazada entre la esfera visual y la acústica, y el territorio *E* interpuesto entre ésta y el foco olfativo. Tales áreas intercalares parecen recibir ramas de bifurcación y colaterales de los axones nacidos en los focos de percepción inmediatos.

¿Sería lícito calificar tales áreas grises intercalares de centros de asociación ó conmemorativos? De todos modos, si la existencia en los roedores de esferas conmemorativas visuales, motrices, auditivas, etc., separadas de los centros perceptivos, parece probable, aunque no probada, no puede recusarse significación asociativa ó conmemorativa (en el sentido de la teoría de Flechsig) á un centro especial, al asta de Ammon, y acaso también á la corteza interhemisférica, regiones que no reciben fibras sensoriales directas, pero sí conductores asociativos arribados de esferas sensoriales ó perceptivas (centros de proyección de Flechsig).

CORTEZA CEREBRAL DE LAS AVES

El cerebro de las aves se caracteriza por la enorme dimensión del cuerpo estriado, la ausencia del asta de Ammon, ó al menos de territorio gris capaz de ser fácilmente homologuizado con este centro de los mamíferos, y la falta de cuerpo calloso. En cuanto á la corteza propiamente dicha, hállase apenas más diferenciada que en los reptiles y batracios, mostrándose adherida dorsal y lateralmente al cuerpo estriado ó ganglio fundamental, excepto en la cara interna de los hemisferios, en donde una prolongación ventricular le separa de dicho foco.

Solamente de esta región cortical limitada, que podría llamarse *corteza interhemisférica ó fisural*, se ha hecho un análisis textural algo detenido, que vamos brevemente á resumir.

Sala y Pons (1), que ha estudiado mediante el método de Golgi el cerebro de las aves, distingue en un corte perpendicular de la menciona-

(1) *Cl. Sala y Pons*: La corteza cerebral de las aves. Madrid, 1893.

da región, las siguientes capas : 1.^a, zona plexiforme ; 2.^a, capa de las células estrelladas pequeñas ; 3.^a, capa de las estrelladas y pirámides grandes ; 4.^a, capa de las estrelladas profundas ; 5.^a, zona epitelial.

1.^a Zona molecular ó plexiforme.—Representa la de igual nombre del cerebro de los mamíferos, y en ella se arborizan las dendritas finales de los corpúsculos de axon largo de las capas subyacentes y no pocas fibras nerviosas terminales.

Las dendritas ascendentes distribuídas en la zona molecular, no provienen de tallos protoplásmicos radiales, sino directamente del cuerpo de las células estrelladas.

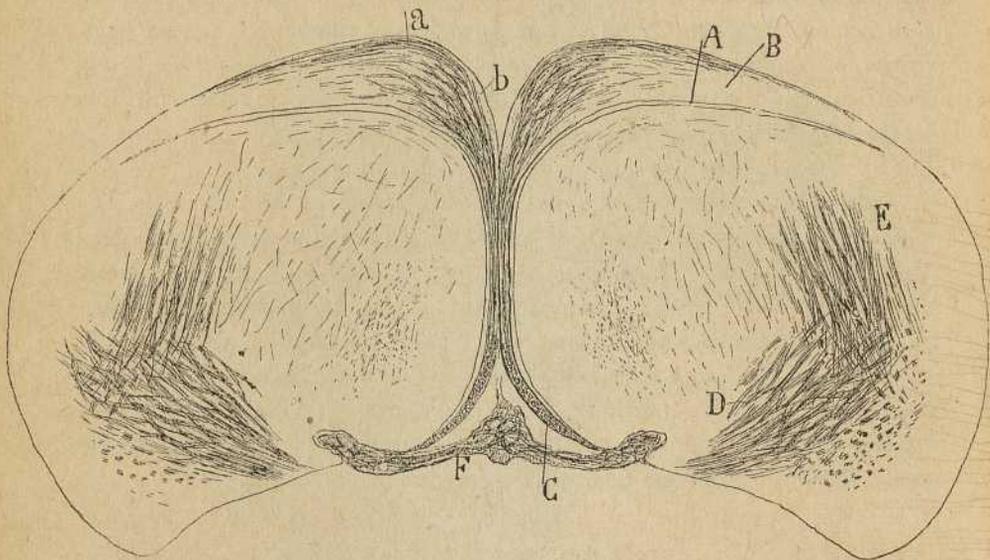


Fig. 848.—Corte frontal de la porción media del cerebro del pollo adulto. Coloración de la mielina por el método de Weigert-Pal.—A, ventrículo ; B, corteza cerebral supra-ventricular ; C, manojos de substancia blanca (fascículo septo-mesencefálico) ; D, haces descendentes (manejo inferior del cerebro) ; E, haces descendentes superiores ; a, fibras de mielina ; b, capa molecular. (Tomado de Cl. Sala).

En cuanto á las fibras nerviosas, en su mayoría tangenciales, representan, bien ramas terminales de corpúsculos de axon ascendente, bien colaterales nacidas del curso de tubos ascendentes continuados, según veremos luego, con la vía de proyección, ya, en fin, ramillas nerviosas superficiales de células de axon corto. Pero la zona primera exhibe además una gran cantidad de tubos paralelos medulados ó fibras de paso, que naciendo de corpúsculos piramidales invaden todas las zonas de la corteza, inclusa la plexiforme.

La citada capa encierra también corpúsculos fusiformes, especiales, gruesos, homólogos de las células horizontales de la corteza de los mamíferos y algún corpúsculo de axon corto.

2.^a *Capa de las células estrelladas pequeñas.*—Trátase de elementos asteriformes, rara vez fusiformes, provistos de numerosas dendritas divididas dicotómicamente é irradiadas en todas direcciones; las ascendentes en número de dos, tres ó más, ganan la zona plexiforme; las descendentes pueden llegar hasta más abajo de la capa tercera (fig. 849, *d*). En cuanto al axon, después de un curso descendente variable, se continúa con una fibra de proyección, ingresando en los haces descendentes de sustancia blanca, que constituyen el *fascículo sagital* ó *fascículo septo-mesencephalicus* de Edinger. Antes de ingresar en uno de dichos haces, suministra tres, cuatro ó más colaterales, ya ascendentes, ya descendentes, que, por sus ramificaciones, contribuyen á constituir un plexo nervioso

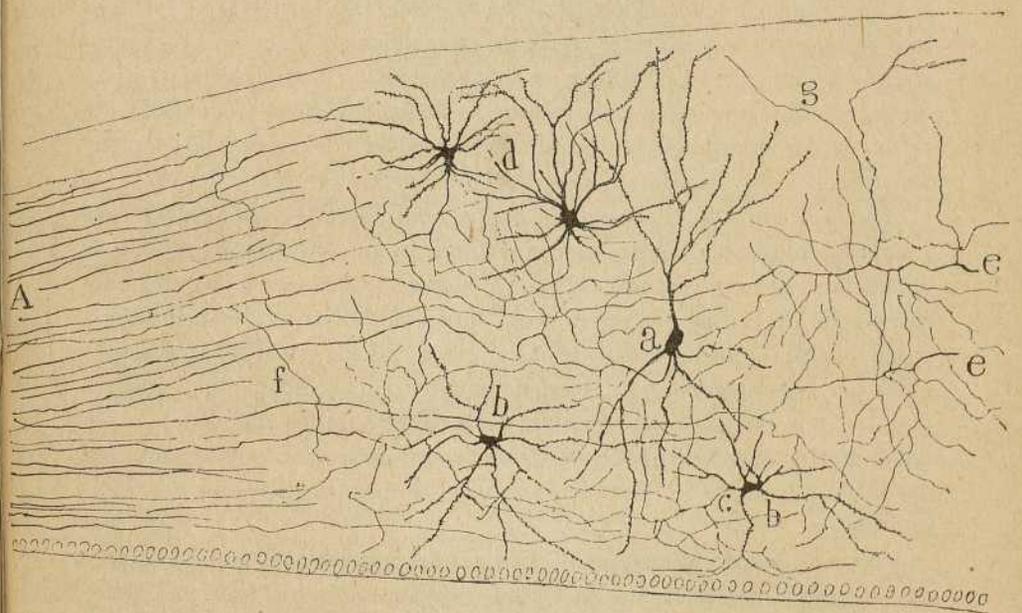


Fig. 849. — Corte frontal de un trozo de corteza cerebral del pollo recién nacido. La porción inferior es la de la izquierda.—*a*, pirámide; *b*, células estrelladas profundas; *c*, células estrelladas superficiales; *e*, axones de pirámides destinadas al cordón septo-mesencefálico; *A*, origen de este cordón.

apretado en la mitad superficial de la corteza. En algunas células, el cilindro-eje parece resolverse, á poco trecho, en una arborización libre de gran extensión, comportándose como las llamadas sensitivas de Golgi.

Zona 3.^a ó de células piramidales y estrelladas grandes.—Esta zona contiene los corpúsculos más voluminosos de la corteza, y los de más largas expansiones. Tocante á la forma, como puede verse en la fig. 849, *a*, es muy variable: hay células completamente piramidales, recordando las del cerebro de los mamíferos, pues como éstas tienen un tallo grueso ascendente y un cuerpo triangular provisto de largas expansiones descendentes,

pero es más común la forma estrellada, más ó menos alargada verticalmente. En todo caso, estas células se distinguen por sus largas expansiones, de las cuales las descendentes pueden aproximarse hasta el mismo epitelio, después de dividirse dicotómicamente varias veces.

El axon se comporta esencialmente como en los elementos de la capa segunda; diríjense hacia lo profundo, emite durante este trayecto dos, tres ó más colaterales, y tras alguna revuelta, se torna descendente para ingresar en los hacecillos de la corriente sagital ya mencionada. A veces, una colateral nacida en el punto de inflexión del axon, marcha hacia afuera, es decir, en dirección de las regiones más laterales de la corteza; acaso represente una fibra de asociación.

Capa cuarta ó de las células estrelladas profundas (fig. 849, b). — Consta de elementos asteriformes, pequeños ó medianos, que por el comportamiento del axon cabe clasificar en tres especies: a) corpúsculos de axon de proyección ingresado en el haz *septo mesencephalicus*; b) células de axon corto descompuesto en amplia arborización nerviosa; y c) elementos pequeños de cilindro-eje resuelto en arborización fina y densa.

Zona epitelial. — A la manera de los mamíferos, en las aves jóvenes consta el epitelio de células alargadas radiales que van desde el ventrículo á la superficie cerebral. Mas esta disposición es todavía embrionaria, siendo de pensar que en el adulto se atrofie, como en los mamíferos, el cabo epitelial periférico. Además de estas células véanse todavía esparcidas por la substancia gris, elementos neuróglícos estrellados, que recuerdan por completo las de la capa plexiforme de los mamíferos, y así como ciertos elementos alargados en vías de emigración que representan las fases de transición entre los corpúsculos ependimales y los neuróglícos adultos.

Vías nacidas de la corteza. — Los axones procedentes de las regiones externas é inferolaterales de la corteza, ganan, según ha observado Edinger (1), el cuerpo estriado, donde se ignora su comportamiento. En cuanto á las procedentes de la corteza interhemisférica que dejamos descrita, confluyen en un cordón sagital, dirigido de delante á atrás y de arriba á abajo, el cual aborda el cerebro intermedio, en donde, según ha demostrado Edinger, tuerce hacia afuera para terminar en un ganglio talámico especial, y probablemente también en la corteza del lóbulo óptico (figura 848, C).

Ignórase la significación de este *tractus* sagital, hace tiempo observado por Bumm, y confirmado por todos los autores. Edinger, Wallenberg y Holmes (2), que han consagrado un estudio atento y penetrante al cere-

(1) *L. Edinger*: Sur l'Anatomie comparée du corps strié (cerveau des oiseaux). Véase, sobre todo:

(2) *Edinger, Wallenberg et Holmes*: Das Vorderhirn der Vogel. *Abhandl. der Senckerbergischen Naturforsch. Gessellschaft*. Bd. XX. 1903.

bro de las aves, no saben decirnos á qué vía de los mamíferos podría corresponder el *tracto septo-mesencefálico*, ni osan compararlo con el fornix, con el que á primera vista presenta alguna analogía. A esta prudente reserva obligan, de una parte, la ausencia del asta de Ammon en las aves, y de otra, la carencia de conexiones de dicho septo con el aparato mamilar. Más verosímil nos parece (aunque no es segura tampoco esta homología), que el susodicho *tractus* represente la porción proyectiva del cíngulo de los mamíferos, ó sea el *fornix longus* de Forel, vía que, según dejamos consignado, no es otra cosa que el conjunto de los axones de proyección de la porción más inferior de la corteza interhemisférica.

Cuerpo calloso no existe en las aves. Hay, sin embargo, dos haces comisurales pertenecientes probablemente al sistema de la comisura anterior. Una de ellos, la *commissura pallii*, descubierta por Meckel, observada por Bumm, Osborn, Munzer y Wiener, y bien descrita por Edinger, procede de la corteza de la porción más posterior del cerebro, y parece destinada á juntar las porciones occipitales de éste; la otra, más robusta, emana del cuerpo estriado, de un foco especial voluminoso (*epistriatum* ó *g. redondo*), visible en todos los vertebrados inferiores, y considerado por Herrick como un rudimento del asta de Ammon.

Según Edinger, el *epistriatum*, con otros tres focos grises muy extensos, llamados *hyperstriatum* ó superior, *mesostriatum* y *ectostriatum*, constituirían el complicado sistema del *ganglio fundamental* ó basal de las aves, animales en donde alcanza esta formación un desarrollo verdaderamente colosal con relación á los demás territorios cerebrales. Empero, podría suceder muy bien que no todos los consabidos ganglios pertenezcan al sistema del cuerpo estriado; el *foco redondo* ó *epistriatum*, de donde procede un buen contingente de fibras para la comisura anterior, acaso sea homólogo del asta de Ammon, ó quizás de la región olfativa de asociación (corteza olfativa superior de los mamíferos). Si tal homología se confirmara, la citada comisura podría compararse, según lo ha hecho Herrick, al *psalterio ventral* de los mamíferos, ó comisura interamónica. De todos modos, no hay que olvidar que, en los mamíferos, el cuerpo estriado carece de sistema comisural.

Las demás regiones de la corteza, todavía sin estudiar desde el punto de vista histológico, envían sus haces al cuerpo estriado, en donde se entremezclan y confunden con los *tractos* estrio-talámicos y otras vías estrio-sagitales descubiertas por Edinger en todos los vertebrados.

CORTEZA CEREBRAL DE LOS REPTILES

Según Edinger, la corteza cerebral de los reptiles recuerda ya bastante bien la de los mamíferos, aunque, conforme es de presumir, posee una arquitectura notablemente simplificada. Este parecido, que se extiende, como las investigaciones de mi hermano han puesto fuera de duda, hasta los finos detalles de textura, presta al estudio del cerebro de los reptiles una importancia capital para el esclarecimiento del plan fundamental del órgano del alma en los vertebrados superiores.

No está desgraciadamente ultimado este análisis, mas poseemos actualmente algunas valiosas contribuciones sobre el argumento, entre las que,

por principales y minuciosas, debemos citar las de Eninger (1) y mi hermano (2). Las nuestras (3), las de Neumayer (4), Meyer (5), Botazi, y sobre todo, las de los anatómicos antiguos, tales como Stieda (6), Rabl-Ruckhardt (7), han contribuído también no poco á la impulsión del tema.

La corteza cerebral de los reptiles comprende varias regiones: la *supero-interna* (*cortex medio-dorsalis*); la *latero-dorsal*; la *inferior ó basal*, y la *interna ó septal*. No es nuestro ánimo describir menudamente tales territorios, sino señalar en resumen los componentes principales de uno de ellos: el *supero-interno*, que ha sido el mejor analizado hasta hoy.

Un corte frontal de esta región cerebral muestra los siguientes estratos: 1.º, *plexiforme superficial*; 2.º, de *las células piramidales*; 3.º, *plexiforme profunda*; 4.º, *substancia blanca*, y 5.º, *epéndimo ventricular* (figura 850).

I. *Plexiforme superficial*. — Forma una ancha faja periférica perfectamente deslindada de la subyacente ó de células piramidales. Su estructura, según hicimos ver nosotros, coincide perfectamente con la zona correspondiente de los mamíferos, puesto que resulta también del entretrejimiento de los siguientes factores: *a*) penachos de las células piramidales; *b*) expansiones protoplásmicas de células horizontales autóctonas; *c*) arborizaciones nerviosas procedentes de axones de Martinotti; *d*) y colaterales recurrentes. Añadamos aún la porción terminal arborescente de las células endimales.

Las células de esta zona, bien estudiadas por mi hermano, corresponden á tres tipos diversos: *a*) corpúsculo de axon largo de figura estrella ó triangular, yacentes en el tercio inferior de la capa primera y que puede considerarse como pirámide dislocada; *b*) células fusiformes horizontales (*a*) provistas de largas dendritas lisas y de un axon tangencial arborizado exclusivamente dentro de esta zona; *c*) elementos estrellados

(1) *Edinger*: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie de Gehirn.— 1 Das Vorderhirn. *Abhandl. d. Senckenbergischen naturforsch. Gessell. Frankfurt. a M.* 1888.

— Neue Studien über des Vorderhirn der Reptilien. Frankfurt. 1896.

(2) *P. Ramón*: El encéfalo de los reptiles. Barcelona, 1891.

— Estructura del encéfalo del camaleón. *Rev. trim. microgr.* Tomo I, 1896.

(3) *S. Ramón Cajal*: Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, &. 1891.

(4) *Neumayer*: Die Groshirnrinde der niederen Vertebraten. *Sitzungber. d. Gessell. sch. f. Morphol. u. Physiol. zu München.* 1895.

(5) *A. Meyer*: Zur Homologie der Fornixcomissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. *Anat. Anzeiger.* Bd. X.

(6) *Stieda*: Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. XXV.

(7) *Rabl-Ruckhardt*: Das Centralsystems des Alligators. *Zeitschrift. f. wissenschaftl. Zool.* Bd. XXX.

enanos (descubiertos por mi hermano), portadores de cortísimas y finas dendritas y un axon delicado rara vez bien teñido, y en un todo comparables con los corpúsculos enanos descritos por nosotros en la corteza cerebral humana (1).

En cuanto á las fibras nerviosas, reconocen tres orígenes: unas representan simplemente (fig. 851, *e*), colaterales recurrentes de pirámides; otras vienen á ser arborizaciones terminales de axones de Martinotti (fig. 850, *d*), y en fin, las más representan el ramaje terminal de fibras callosas ó asociativas llegadas de la substancia blanca (fig. 851, *e*).

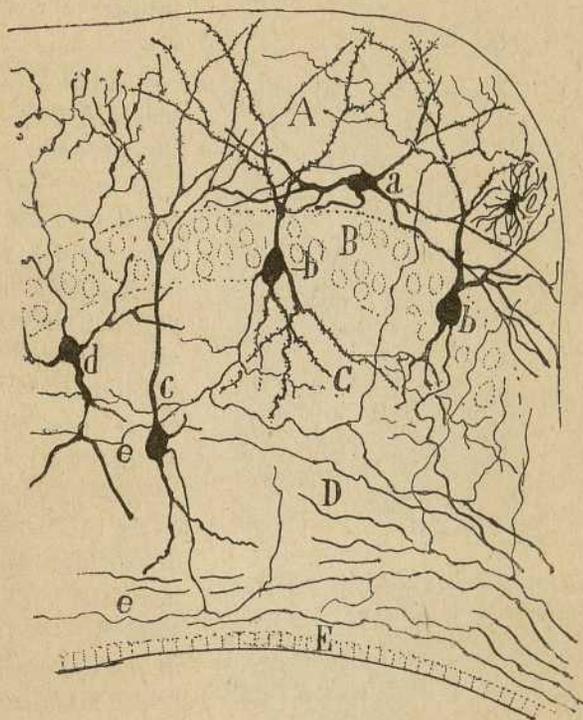


Fig. 850. — Segmento de un corte frontal de la corteza del camaleón. — A, zona plexiforme superficial; B, zona de las pirámides; C, capa plexiforme profunda; D, substancia blanca; E, epéndimo ventricular.

Zona de las pirámides.—Constituye un macizo de corpúsculos dispuestos en tres ó cuatro hileras (fig. 850, B), que recuerdan por su figura y apretamiento, los elementos del asta de Ammon de los pequeños mamíferos. Entre ellos descúbrese formas en huso, triangulares, globulosas y, sobre todo, piramidales, que abundan en el límite inferior de este estrato. Salvo los más externos, guarnecidos comunmente de dos ó más dendritas radiales, los demás ofrecen: un tallo espeso descompuesto en la zona primera en un penacho de dendritas espinosas; una, dos, rara vez más den-

drilas basales arborizadas en la zona plexiforme interna; y un axon que desciende á través de las zonas subyacentes y se pierde en la substancia blanca. A semejanza del axon de igual clase de los mamíferos, emite este cilindro-eje, según ha observado P. Ramón, colaterales que pueden distinguirse en tres especies: *recurrentes* destinadas á la zona plexiforme externa; *horizontales* en número de dos ó tres resueltas en arborizaciones al nivel de la capa plexiforme interna, y *asociativas* ó larguísimas brotadas en plena substancia blanca, por donde marchan en dirección

opuesta al axon ó rama principal, porque es de advertir que frecuentemente estas colaterales asociativas representan ramas de bifurcación del tallo nervioso.

Zona plexiforme profunda (fig. 850, C).—Podría también ser designada *zona de los corpúsculos gigantes*, pues en ella se encierran las pirámides más voluminosas de la corteza, al par que un plexo nervioso tupidísimo.

Este plexo, muy denso en la región más interna de este lugar cortical, más laxo hacia los lados, resulta del entretrejimiento de cuatro especies de fibras: arborizaciones nerviosas colaterales procedentes del axon de las pirámides; colaterales y terminales continuadas con fibras asociativas de la substancia blanca; ramas terminales y colaterales pertenecientes á conductores comisurales ó callosos, y en fin, arborizaciones extensas provenientes de tubos gruesos llegados de la región del tabique, y acaso prolongados con fibras sensitivas ó sensoriales.

Muchas de estas fibras no se limitan á arborizarse en la zona tercera, complicando el denso plexo aquí existente, sino que suministran también filamentos radiados que, después de cruzarse por entre las pirámides, se terminan en definitiva en la zona plexiforme superficial.

Muchas de estas fibras no se limitan á arborizarse en la zona tercera, complicando el denso plexo aquí existente, sino que suministran también filamentos radiados que, después de cruzarse por entre las pirámides, se terminan en definitiva en la zona plexiforme superficial.

En cuanto á las células, pertenecen á dos categorías: *a*) corpúsculos piramidales gruesos provistos de tallo radial para la zona primera de al-

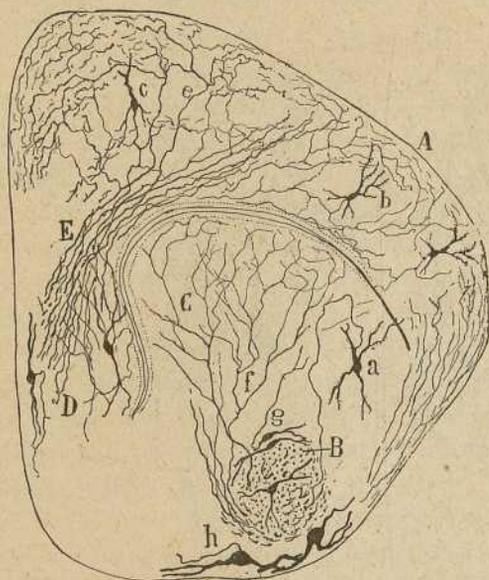


Fig. 851.—Corte frontal del cerebro del camaleón. A, porción externa de la corteza; B, fascículo basal; C, ganglio fundamental ó cuerpo estriado; E, substancia blanca de la región interna de la corteza; D, región del *septum*; a, célula del ganglio basal.

guna dendrita basal y de un axon robusto continuado con un tubo de la substancia blanca; *b*) elementos más pequeños, globulosos ó fusiformes, portadores de dendritas descendentes y horizontales, y de un axon ascendente terminado en la capa plexiforme externa. Semejantes elementos, descubiertos por mi hermano en la *lacerta agilis*, representan verosímilmente á las de Martinotti de la corteza humana (fig. 850, *d*).

Substancia blanca.—Constituye un plano de fibras horizontales supra-ventriculares, tanto más denso cuanto más interno, el cual se prolonga hacia adentro y abajo con diversos fascículos ó vías nerviosas. De ella parten colaterales y terminales, distribuidas, según reconocimos nosotros y ha confirmado mi hermano, en las dos zonas plexiformes (fig. 851, *E*).

P. Ramón, que ha efectuado un minucioso estudio de las vías á que dicha substancia blanca da lugar, diferencia los siguientes conductores :

1.º *Via asociativa homolateral.*—Fórmanla ramas externas de bifurcación de axones de pirámides, las cuales marchan hacia afuera para terminarse probablemente en la región cortical externa (*corteza laterodorsal*).

2.º *Via asociativa longitudinal (haz sagital de P. Ramón).*—Este haz, descrito por J. Edinger, que está situado cerca de la línea media, en lo profundo de la cisura interhemisférica, recoge una gran parte de los axones de la corteza fisural (fig. 852, *FM*) y marchando hacia atrás sagitalmente, se termina en la región occipital del cerebro. Por su origen, posición y terminación podría compararse al *cíngulo* de los mamíferos, del cual parte también, según llevamos dicho, un sistema de fibras destinado á enlazar los polos de los hemisferios.

3.º *Via asociativa contralateral ó cuerpo calloso.*—Consta de fibras gruesas emanadas, tanto de la región cortical fisural cuanto de los terri-

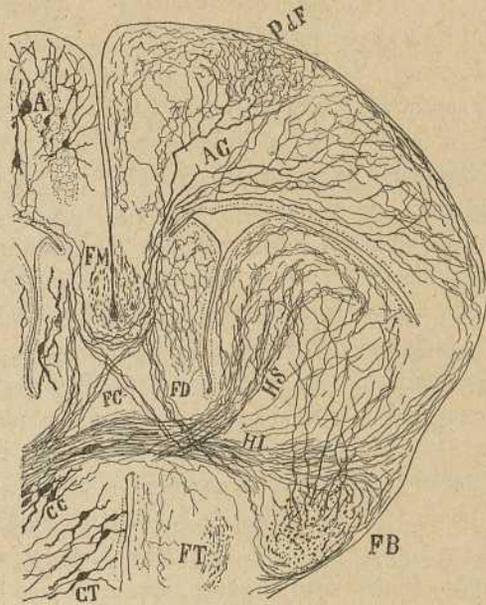


Fig. 852. — Corte frontal del cerebro de la *Lacerta agilis*. — A, corteza supero-interna; AC, fibras callosas ramificadas en el hemisferio opuesto; FM, fascículo sagital ó mesocefálico de Edinger; FC, haces cruzados del sistema comisural; FD, haces descendentes homolaterales destinados al cordón basal; HS, haz de la comisura destinado al núcleo esférico; FB, cordón basal.

torios cerebrales externos, y se dispone en arco, que abraza inferiormente la vía sagital (fig. 852); llegadas sus fibras al opuesto lado, acaban mediante ramificaciones de tal longitud, que abarcan, en sentir de P. Ramón, casi toda la corteza dorsal.

4.º *Vía de proyección directa y cruzada.* — Como se ve en la figura 852, FC y FD, una parte de los tubos de la substancia blanca venida de la corteza dorsal interna diríjense hacia abajo por el espesor del tabique y ganan el fascículo basal ó vía motriz principal, en donde descenden con éste á los focos inferiores. Obsérvese que se compone dicha vía de fibras directas (FD y fibras cruzadas FC). Semejantes corrientes, primeramente diferenciadas por mi hermano y confirmadas por Edinger, representan quizás el *fornix longus de Forel* de los vertebrados inferiores, ó sea la porción proyectiva del *cingulo*.

Comisura anterior.—Contiene también el cerebro de los reptiles una legítima y muy robusta comisura anterior compuesta de dos planos de fibras: el *superior*, que representa un puente de unión de los dos núcleos redondos (HS); y el *inferior*, que contiene conductores destinados á juntar ambas cortezas olfativas ó esfenoidales (HI).

Añadamos todavía la *commissura pallis posterior*, que enlaza los extremos occipitales de la corteza y que bien pudiera corresponder al *psalterio dorsal*, sobre todo si se llegara á probar que dicha región cortical representa el foco olfativo superior del cerebro de los mamíferos.

Otras regiones de la corteza. — Textura semejante, aunque sin la regularidad de las capas, se encuentra, según mi hermano, en la corteza latero-dorsal (fig. 851, A). Sus células piramidales de forma irregular envían igualmente el axon á la substancia blanca y en dirección del haz sagital y cuerpo caloso.

Homología de la región cortical supero-interna.— Opinión general sugerida por Spitzka (1) y Edinger (2) y defendida muy ingeniosamente por Meyer (3) y Smith (4), es que esta porción cortical representa el asta de Ammon rudimentaria de los reptiles. Según Smith, dicha región constaría de dos áreas separadas: una supero-externa, que constituye el asta de Ammon, y otra interna ó fisural en continuación con la precedente y compuesta de pirámides más pequeñas y apretadas, que representan los granos de la *fascia dentata*. Para formular esta última homología, fúndase en que en un mamífero, el *ornitorinco*, la *fascia dentata* se halla en ciertos parajes de la corteza fisural ó interna, en continuación de la formación amónica, y en que, en estos vertebrados, donde falta un cuerpo

(1) Spitzka: *Journal of nervous and mental Diseases*. 1880.

(2) Edinger: *Riechapparat und Ammonshorns. Anat. Anzeiger*. Bd. VIII. n.º 10, 1893.

(3) A. Meyer: *Zeitschrif. f. wiss. Zool.* Bd. 55, Véase también: *Zur Homologie der Fornixcommissur und der Septum lucidum bei der Reptilien und Säugern. Anat. Anz.* Bd. X, n.º 15.

(4) E. Smith: *The Fascia Dentata Anat. Anzeiger*. Bd. XII, n.º 4 u 5. 1896.

calloso, la comisura interamónica ó psalterio corresponde en posición á la ya citada de los reptiles. Meyer, sin puntualizar con tanta precisión la región homóloga de la *fascia dentata*, sostiene también la idea de que en los reptiles falta el cuerpo calloso, poseyendo la comisura interhemisférica carácter de psalterio. En cuanto al haz sagital procedente de dicha región cortical, representaría simplemente el *fornix (columnas anteriores del fornix)* de los mamíferos, vía que en los reptiles, como en los vertebrados superiores, establece conexiones especiales con el septo lucido. En sentir de Meyer, el fornix constituye la primera vía de proyección cerebral que se desarrola en los vertebrados, así como el asta de Ammon es la primera corteza diferenciada. En los reptiles faltaría aún la cápsula interna, ó sea una vía proyectiva nacida de las porciones cerebrales externas.

Sin desconocer la fuerza de las razones alegadas por los autores en pro de las citadas homologías, es preciso confesar que el problema no está definitivamente resuelto, y que el campo hállase abierto todavía á otras conjeturas. Razones tan persuasivas como las citadas de Edinger, Meyer y Smith, militan también, á nuestro juicio, en favor de la identificación de dicho lugar cortical con la *corteza fisural ó interhemisférica* de los mamíferos, corteza cuya estructura, en el ratón y conejo de Indias, se parece mucho, por cierto, á la mencionada de los reptiles (véase la figura 832).

En efecto, esta corteza ocupa en los mamíferos el mismo lugar que en los reptiles y aves; posee también dos capas plexiformes; yace asimismo encima del cuerpo calloso, y da, finalmente, origen, á dos sistemas de fibras: uno sagital y asociativo, el *cingulo*, y otro descendente ó proyectivo, el *fornix longus* de Forel. Repárese que el argumento de Meyer (que el fornix se conexiona siempre con el septo), se vuelve también en favor de nuestra conjetura, pues de igual manera el *fornix longus* de Forel, vía de proyección de la comisura interhemisférica, contrae relaciones constantes con el septo. En fin, recuérdese que en los reptiles y aves, á pesar de las suposiciones de Meyer, Smith, Brill, etc., nadie ha probado la existencia de una verdadera *fascia dentata*. Mi hermano, que es quien con mayor atención ha analizado la textura de la región cortical fisural, no ha podido hallar ninguna diferencia esencial en orden á morfología celular y comportamiento del axon entre las pirámides de la porción superior y las de la inferior de la corteza supero-interna. Jamás se consigue ver, por ejemplo, que el axon de las células inferiores se continúe con fibras musgosas, terminadas por arborizaciones libres, sobre las pirámides de la porción cortical superior; propiedad ésta, por cierto, esencial y característica, como se sabe, de los granos de la *fascia dentata*, y sobre la cual no me parece que hayan fijado la atención Edinger, Meyer, Brill y Smith.

CORTEZA CEREBRAL DE LOS BATRACIOS

La estructura de la corteza cerebral de los batracios es bastante conocida; gracias á las investigaciones de Oyarzum (1), confirmadas y am-

(1) Oyarzum: Ueber den feineren Bau des Vordenhirns des Amphibien. *Arch. f. micro. Anat.* Bd. 35, 1890.

pliadas en algunos puntos por nosotros (1), Calleja (2), Berder (3) y, sobre todo, por mi hermano (4) que es el que con más detenimiento ha examinado el tema. En lo relativo á la homología general del cerebro de los anfibios, así como al origen y curso de las vías largas á que da lugar, debemos también contribuciones importantes á Stieda (5), á Osborn (6), Edinger (7) y Koppen (8).

Como ha hecho notar Edinger, con los anfibios se inicia la construcción de la corteza cerebral gris de los vertebrados, revelándose bajo la forma más sencilla y elemental. Pero esta sencillez se refiere más bien al número de células y sus expansiones, no á la índole ó naturaleza de los factores que constituyen el *abstractum* de las funciones nerviosas más elevadas.

Consta la corteza cerebral de los anfibios (rana, salamandra, tritón, etcétera) de tres zonas fundamentales que son, de dentro á afuera : 1.^a, *epitelial*; 2.^a, *de los granos* ó pirámides nerviosas; 3.^a, *molecular* ó plexiforme. Esta última es la más espesa y contiene tal cual célula nerviosa como ya reconoció Stieda.

1.^a Zona *epitelial*.—Esta capa, bien descrita por Oyarzum, consta de una hilera de células recias, triangulares ó en forma de maza, que limitan la superficie ventricular. Cada célula emite por su base una, ó quizá varias expansiones pestañosas, que en nuestros preparados se presentan siempre dobladas (fig. 853, B); y por su vértice un grueso y áspero tallo dirigido á la periferia y complicadamente arborizado; sus últimas ramitas, felposas y varicosas, alcanzan la superficie libre, donde se dilatan en un cono ó cilindro limitante (fig. 853, B).

Constituyen estas células epiteliales la única trama de sostén de la corteza, y forman una gran parte de la capa plexiforme; circunstancia que ha demostrado primeramente Oyarzum y comprobado mi hermano.

(1) *S. R. Cajal*: Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, etcétera. II. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batracios, reptiles, y aves. Agosto, 1891, Barcelona.

(2) *C. Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

(3) *Berder*: La cellule nerveuse et quelques recherches sur les cellules des hemispheres de la grenouille. *These*. Lausana, 1893.

(4) *P. Ramón*: Investigaciones micrográficas en el encéfalo de batracios y reptiles, etc. Zaragoza, 1894.

— L'encephale des amphibiens. *Bibliographie anatomique*, núm. 6, 1896.

— Ganglio basal de los batracios y fascículo basal. *Rev. trim. microg.*, t. V, 1900.

(5) *Stieda*: Studien über das Central-Nervensystem des Wirbelthiere. Leipzig, 1870.

(6) *Osborn*: A contribution to the internal structure of the amphibian brain, 1888.

(7) *Edinger*: Untersuchungen über die vergleichende Anat. der Gehirns, I. Das Vorderhirn, 1888.

(8) *Koppen*: Zur Anat. der Froschgehirns. *Arch. für Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, 1896.

2.^a Zona de los granos ó pirámides cerebrales.—Equivale á la de las pirámides de los reptiles y mamíferos. Contiene células triangulares ó alargadas, de base inferior y vértice estirado en dos, tres ó más tallos, notablemente ramificados y espinosos, cuyas ramificaciones, según ha descrito bien Oyarzum, suben hasta la capa plexiforme, donde rematan libremente (fig. 853, C, D).

El tamaño de las células decrece de abajo á arriba, como sucede en las zonas de las pirámides en los mamíferos. Las más gruesas tocan los cuer-

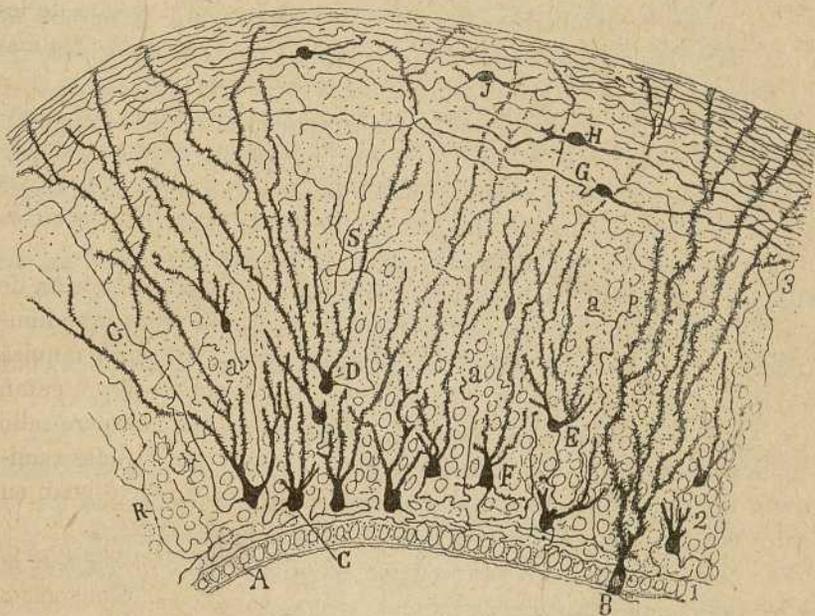


Fig. 853. — Corte transversal de la corteza cerebral de la rana (*región lateral superior*). 1, Epitelio ventricular; 2, capa de los granos ó pirámides; 3, capa molecular. —B, célula epitelial; C, C, células cuyos cilindros-ejes ascienden á la zona plexiforme donde se ramifican; D, célula cuyo cilindro-eje se arboriza en S, perdiendo la individualidad; E, célula cuyo cilindro-eje descendía primero para remontarse después y bifurcarse en la parte alta de la capa de los granos; F, célula cuyo cilindro-eje ascendía para hacerse antero-posterior; G, célula horizontal de la capa molecular donde no se vea cilindro eje; H y J, otras horizontales con un cilindro-eje.

La letra *a*, quiere decir dirección hacia adelante y la *p*, dirección hacia atrás.

pos de los elementos epiteliales. El número de corpúsculos disminuye también desde lo profundo á lo superficial, hasta llegar por suaves gradaciones á una zona donde sólo se ven esparcidos sin orden y con rareza (capa plexiforme).

El cilindro-eje ha sido visto por Oyarzum, quien afirma se dirige hacia atrás, constituyendo haces antero-posteriores de fibras nerviosas. El hecho es positivo, pero creemos que sólo para algunas células, situadas de ordinario en la parte alta de la capa de las pirámides. En realidad, la

inmensa mayoría de las pirámides envían el axon á la zona primera, donde marcha tangencialmente durante largas distancias. Como se ve en la figura 853, C, esta expansión nace lateral ó inferiormente del soma, baja á menudo un corto espacio, y tras un trayecto horizontal variable, se dobla para hacerse radial y subir á la capa plexiforme, no sin haber suministrado antes en su camino varias colaterales repartidas entre los corpúsculos compañeros y en planos próximos á la plexiforme.

¿A dónde van á parar los axones de los referidos elementos? Es indudable que mientras circulan en la zona primera, se ramifican prolijamente, pero no puede comprobarse con certeza su terminación. A nuestro juicio, la mayoría de tales conductores constituye una vía superficial dirigida hacia atrás y abajo y verosíblemente incorporada al fascículo basal. Según P. Ramón, muchas de estas fibras engendrarían en la región latero-ventral de la vesícula anterior un haz, que llama *lateral*, y el cual, arribado al entrecerebro, se juntaría con la vía peduncular nacida especialmente, como se sabe, del *ganglio basal ó primordial*.

En la zona de las pirámides habitan otras formas celulares, bien descritas por mi hermano, tales como: elementos globulosos de axon ascendente arborizado en la capa primera (quizá comparables á los elementos de Martinotti); y corpúsculos globulosos ó estrellados provistos de numerosas dendritas descendentes. Tampoco parecen faltar células de axon corto, según han señalado Calleja y mi hermano.

Zona plexiforme. — Es la más espesa de todas y no está tan bien limitada inferiormente como en los reptiles y mamíferos. Posee los elementos tantas veces repetidos, á saber: *a)* penachos terminales de pirámides que se extienden á veces hasta la superficie libre; *b)* arborizaciones nerviosas numerosísimas; *c)* fibras tangenciales ó de paso y dos especies de elementos de axon corto: el tipo fusiforme horizontal provisto de cilindro-eje semilargo, distribuído en la capa primera, y el tipo esférico de axon corto repartido á no mucha distancia de su origen (figura 853, J, H, G). P. Ramón señala, además, en esta zona pirámides dislocadas, cuyo axon desciende primero para remontarse después, y células enanas asteriformes de naturaleza desconocida.

En resumen, y para no alargar demasiado esta descripción, la corteza de los batracios corresponde en sus líneas generales á la de los reptiles y mamíferos; pero con una modificación importante, esto es, que la capa primera ó plexiforme es más compleja que en estos animales, por constar de dos formaciones: el plexo nervioso protoplásmico propio de la capa primera del hombre y vertebrados superiores, y la substancia conductriz de proyección y asociación. Por consecuencia de esta dislocación de la substancia blanca, el axon de las pirámides está vuelto hacia afuera y da origen á las colaterales, no por debajo, sino encima de la célula. Por lo demás, esta posición superficial de la substancia conductriz, que recuer-

da ya la situación de los cordones de la médula espinal, se halla también, aunque no tan acentuada, en ciertas regiones de la corteza de los mamíferos (fibras exógenas distribuídas en el asta de Ammon y fascia dentata, corteza esfenoidal cubierta por la raíz olfativa externa, etc.).

CORTEZA DE LOS PECES

En general, niégase la existencia de *pallium* ó corteza cerebral propiamente dicha en los peces. Esta región cerebral tan importante, donde radican las actividades mentales más elevadas, no ha salido aún en estos animales de la fase epitelial primitiva. En cuanto á los ganglios de la base, serían la representación genuína, conforme sostienen Edingen y todos los anatómicos, del cuerpo estriado de los mamíferos. Sin embargo, hay autores, como Studnicka (1), que han creído ver en el *pallium del petromyzon y protopterus* algunos grupos exíguos de células nerviosas, que reputa homólogas á las pirámides. En los urodelos, que bajo este aspecto se parecen más á los peces que á los batracios, descubre también Nakagaba (2), en la cara interna de los hemisferios, un rudimento de substancia gris. Mas para fallar en definitiva este pleito, sería preciso, tanto en los urodelos como en los peces, aplicar el método de Golgi á la coloración de las susodichas células, y comprobar en ellas los rasgos morfológicos de los corpúsculos piramidales. Hasta hoy el cromato de plata se ha mostrado impotente para esclarecer este punto.

(1) *F. G. Studnicka*: Zur Geschichte des Cortex cerebri. Verhandlung. des Anat. Gessellschaft, *Versamml. in Strassburg. vom. 13-16 Mai, 1894.*

(2) *Nakagaba*: *Journ. of Morphol.* 1891.

CAPITULO XLVII

HISTOGENESIS DE LA CORTEZA CEREBRAL

Diferenciación de las células nerviosas.—Aparición de las neurofibrillas.—Diferenciación de la neuroglia.—Paralelismo de la evolución ontogénica y filogénica.

La corteza del cerebro representa la pared superior de la vesícula anterior primitiva, cuya porción basilar, desde muy temprano espesada y prominente en la cavidad endodermal, dará origen al cuerpo estriado y lóbulo esfenoidal.

Fases primeras en los roedores (conejo, cobaya, ratón). — Las fases primeras porque atraviesa dicha bóveda ó pallium cerebral, han sido bien estudiadas por Kölliker (1) y His (2). En un principio, esta membrana consta exclusivamente de células epiteliales alargadas, paralelas y extendidas, como las análogas de la médula primordial desde el ventrículo á la superficie libre. Ulteriormente, diferéncianse dos zonas: *interna*, donde se alinean los núcleos alargados de los corpúsculos epiteliales, y *externa*, compuesta por infinidad de núcleos rodeados de escasa cantidad de protoplasma. Semejantes corpúsculos, rudimento de la futura substancia gris, corresponden verosímilmente á las *células germinales* de His, elementos todavía indiferenciados y susceptibles de dividirse por mitosis. Sin embargo, los elementos en vías de multiplicación, hállanse de preferencia en la proximidad del epitelio (embrión de conejo de ocho á diez días).

Desde el décimo día en adelante (conejo), los elementos destinados á formar la substancia gris, se multiplican notablemente disponiéndose en muchos estratos irregulares, en donde los cuerpos celulares, sumamente apretados, dejan apenas distinguir ciertos apéndices radiales, rudimento quizá, del axon y tallo protoplásmico. En este momento, la mayoría de los elementos atraviesan verosímilmente por la fase de neuroblasto de His,

(1) Kölliker : Embriologie, etc. (Trad. franc.), pág. 585. París, 1882.

— Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl. Bd. II, 1896.

(2) W. His: Histogenese und Zusammenhang dex Nerven-elemente.

— Verhandl. d. X. internation. medic. Congress. Bd. II. 1891.

— Véase también : Die Entwicklung des menschlichen Gehirns, &c. Leipzig, 1904.

si bien no puede afirmarse con certeza por la imposibilidad de obtener en tal estudio impregnaciones por el método de Golgi.

Llegado el décimo-cuarto ó décimo-quinto día, la corteza ofrece dos nuevas capas: una fibrilar superficial ó externa, pobre en células y esbozo de la zona plexiforme; y otra profunda ó supra-ependimal, igualmente escasa en neuronas y de aspecto estriado en sentido horizontal. Esta última representa la primera aparición de la substancia blanca, todavía no medulada. Entre ambas zonas, pobres en corpúsculos, extiéndese el macizo de elementos alargados y apretadísimos, destinados á formar las pirámides cerebrales.

En los días que preceden al nacimiento, dicha zona gris intermedia ha crecido notablemente, exhibiendo claramente ya pisos ó planos de corpúsculos piramidales embrionarios. En ella es posible diferenciar, además de la zona plexiforme externa, una *capa de corpúsculos fusiformes y esferoidales profundos* (corpúsculos polimorfos); otra de *elementos pequeños ovoideos* situados bajo la zona plexiforme (pirámides medianas y pequeñas), y en fin, un *estrato intermedio* constituido por *pirámides grandes* bastante diferenciadas. La substancia blanca aparece muy espesa, pero la mayoría de sus fibras carece de mielina.

Fases histogénicas en la corteza del feto humano. — Según His (1), que ha estudiado recientemente varios fetos humanos, la diferenciación cortical se inicia al segundo mes, presentándose, como aparece en la figura 854. Consta entonces la pared cerebral de las siguientes capas: 1.^a, cuerpos epiteliales ó zona germinal, donde se conservan todavía corpúsculos germinales (*e*)

en vías de mitosis; 2.^a, la zona de los núcleos, formación espesa donde residen muchos núcleos de elementos epiteliales y neuroblastos (*b*); 3.^a, capa intercalar de aspecto plexiforme con pocos núcleos; y 4.^a, el *velo marginal* (*Randschleien*), formación de apariencia reticulada y que His considera como verdadero retículo neuróglíco, aunque bien pudiera ser esta red mera apariencia debida al entrecruzamiento de apéndices cola-

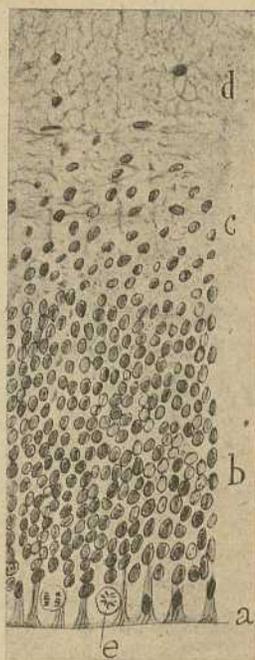


Fig. 854. — Corte de la pared de la vesícula cerebral del feto humano del segundo mes. — *a*, capa germinal; *b*, zona de los núcleos epitelícos y neuroblastos; *c*, capa intercalar; *d*, velo marginal; *e*, célula germinal (tomada de una fotografía de His).

(1) W. His: Die Entwicklung des menschlichen Gehirns, &. Leipzig, 1904.

terales de los corpúsculos radiales ó epitólicos. Por esta época no existe todavía substancia blanca ni diferenciación de substancia gris.

Esto ocurrirá más adelante, es decir, al principio del tercer mes. Nótese en la fig. 855, *c*, cómo muchos neuroblastos han emigrado debajo del velo marginal, donde constituyen un macizo de células bipolares, primer rudimento de la substancia gris.

Tales elementos han debido pasar ya de la fase de neuroblasto, toda vez que se observa por debajo (*b*) una ancha faja de aspecto plexiforme, recorrida horizontal u oblicuamente por gran número de fibras, que son innegablemente axones todavía inmaduros y exentos de mielina. Repárese también que la zona germinal continúa elaborando neuroblastos, los cuales adquieren inmediatamente forma bipolar (fig. 855, *e*, *f*).

Diferenciación morfológica de los elementos nerviosos.—Las investigaciones neurogénicas de Wignal (1), nosotros (2), Retzius (3), Kölliker (4), Stephanowska (5), etc., coinciden en un punto esencial, á saber: que la diferenciación morfológica de las pirámides se inicia en las zonas más hondas, singularmente en la intermedia ó de células grandes, progresando ulteriormente hacia las superficiales ó pequeñas pirámides á que pertenecen las neuromas de más tardía evolu-

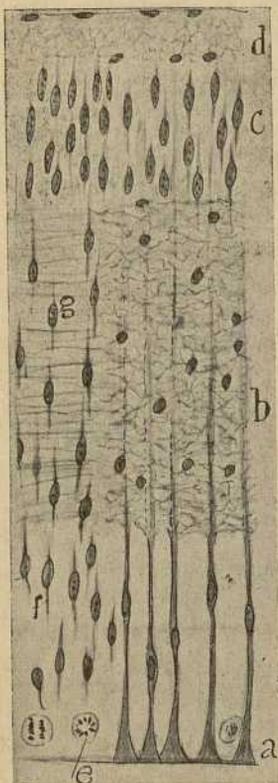


Fig. 855.—Corte de la corteza fetal humana (comienzo del tercer mes).—*a*, capa germinal; *f*, neuroblastos y núcleos de células epitólicas; *b*, substancia blanca rudimentaria; *c*, substancia gris rudimentaria; *d*, velo marginal; *g*, *f*, neuroblastos provistos ya de una expansión radial. (Tomada con algunas variantes de un esquema de His).

— Die Cajal'schen Zellen der Groshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. *Biol. Miters.* N. F. Bd. V, 1893.

(4) Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre, Bd. II, 6 Auf. 1896.

(5) Stefanowska: Evolution des cellules nerveuses chez la souris après la naissance. Bruxelles, 1898.

(1) Wignal: Recherches sur le développement de la substance corticale du cerveau et du cervelet. *Arch. de physiol. nor. et pathol.*

(2) S. R. Cajal: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammiferes. *La Cellule.* Tomo VII, 1891.

(3) G. Retzius: Ueber den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugethieren. *Biol. Forering. Forhandl.*, 1891.

ción. En el momento del nacimiento son las pirámides gigantes las más adelantadas en morfología y diferenciación intra-protoplásmica.

¿En qué orden aparecen las expansiones celulares? Nuestras investigaciones efectuadas con el método de Golgi, en el feto de ratón y conejo y en estos mismos animales de pocos días, han dado los siguientes resultados, en gran parte confirmados por Retzius, Kölliker, Berkley (1), Thomas (2), Stephanowska, etc.

Fase de neuroblasto. — La primera expansión nacida del soma, es el cilindro-eje y, por consiguiente, durante las fases más tempranas, las neuronas reproducen el *neuroblasto* de His. Pero en los animales recién nacidos y fetos de término, son rarísimos los elementos que reproducen este estadio. Las poquísimas células de este género, halladas por nosotros en el ratón y conejo de término, pertenecen á las categorías de axon corto, tipo neuronal muy tardíamente desarrollado. En el feto humano, del séptimo al noveno mes, la fase neuroblástica se observa en algunos corpúsculos de axon corto de la zona primera. Aun después del nacimiento, existen en el hombre células que no han salido de este estadio.

Fase bipolar. — Desde el tercer mes de la vida intrauterina en el hombre, y desde el décimo-cuarto ó décimo-quinto de la concepción en el conejo y ratón, la inmensa mayoría de las pirámides afecta la forma bipolar, según han mostrado las investigaciones de Magini (3), Vignal y His. En el ratón, conejo y perro recién nacidos, como hicimos notar nosotros, mantienen todavía esta fase, con ligeras variantes, casi todas las pequeñas pirámides (fig. 856, *c*).

(1) Berkley: The intracerebral nerve-fibre terminal apparatus & *Johns Hopkins Hospit. Reports*, vol. VI, 1896.

(2) André Thomas: Contribution á l'étude du développement des cellules de l'écorce cérébrale par la méthode de Golgi. *Compt. rend. des séances de la Société de Biologie*. Séance du 27 janvier, 1894.

(3) Magini: Sur la neuroglie et les cellules nerveuses cérébrales chez les foetus, *Arch. ital. de Biol.*, tomo IX.

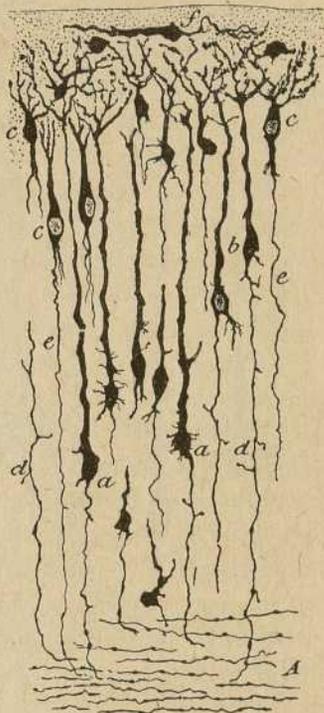


Fig. 856. — Trozo de la corteza cerebral del feto de ratón de término. — *a*, pirámides grandes; *b*, *c*, pirámides medianas y pequeñas; *e*, axon; *d*, colaterales iniciales del axon; *f*, célula horizontal de la capa plexiforme.

Durante esta época, el soma es ovoideo, liso y prolongado radialmente, y de sus polos brota: una expansión externa, recia, fuertemente varicosa (1), conforme reconoció ya Magini, terminada en la superficie cerebral ó antes de llegar á ella, mediante una varicosidad, á veces bifurcada;

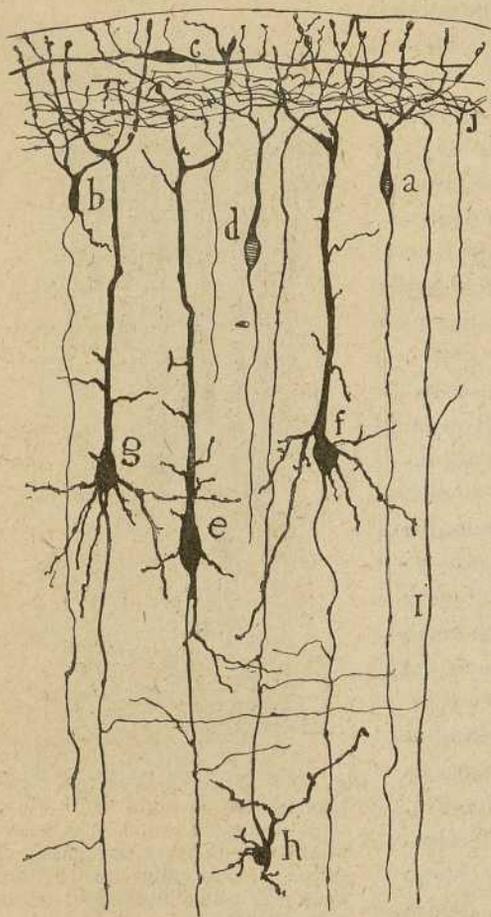


Fig. 857. — Trozo de un corte frontal del cerebro del ratón de cuatro días. — *a, d*, pirámides pequeñas en fase bipolar; *b*, una en que ya existe una dendrita descendente; *e, f, g*, pirámides; *h, a*, célula de Martinotti; *I*, fibra llegada de la substancia blanca.

ya; y una expansión interna, fina (*I*), igualmente provista de varicosidades, aunque menos voluminosas que las citadas, y continuada inferiormente con un tubo de la substancia blanca. Faltan en esta fase las dendritas basilares y colaterales nerviosas (figura 857, *a, d*).

Aparición de las dendritas basilares y colaterales del tallo. — Poco después de la fase bipolar y algunos días antes del nacimiento en el ratón y conejo, puede verse ya en el soma de las pirámides grandes una dendrita descendente nacida cerca del axon ó formando un tallo común con éste, y alguna rama protoplásmica basilar. Casi simultáneamente brotan bajo la forma de espinas cortas, las dendritas laterales del cuerpo, siguiendo después las colaterales del tallo radial, las cuales se desarrollan de abajo á arriba (*e, g*), según hace notar Stefanow-ka.

Pero antes de surgir todas estas dendritas, diferenciase el penacho terminal, que al principio es grosero y formado por dos ó tres ramas cor-

(1) Estas varicosidades han sido también notadas por Thomas, quien les concede importancia para la evolución de las neuronas. Sin embargo, los granos sumamente gruesos dibujados por este autor, pudieran muy bien ser el resultado de alguna alteración *post mortem* de las células.

tas, muy varicosas, extendidas hasta cerca de la *pía* (fig. 856, *c*). Algunos días después del nacimiento, en el ratón todavía existen muchas pirámides pequeñas exentas de dendritas ó con alguna dendrita basal rudimentaria (fig. 857, *a*, *b*).

Aparición de las colaterales nerviosas. — Conforme descubrimos nosotros, las colaterales se inician en el axon bajo la forma de espinas cortas que crecen en ángulo recto y se terminan por una varicosidad (fig. 856, *d*). Las primeras colaterales pertenecen á las pirámides gigantes, correspondiendo de ordinario á las más altas ó inmediatas al soma; sólo más adelante se desenvolverán las colaterales más inferiores (contra el dictamen de Stefanowska, que supone la aparición en un orden inverso de tales ramas). Después del nacimiento, no han nacido todavía las colaterales en la mayoría de las pequeñas pirámides y de muchos corpúsculos polimorfos; en cambio, las ya formadas, procedentes de pirámides gigantes, han crecido notablemente, dicotomizándose y terminando sus ramas por grumos ó esférulas (*g*). En los días siguientes al nacimiento, dichas ramas son emitidas también por muchos elementos piramidales pequeños, alcanzando en los grandes notable longitud, muy señaladamente las iniciales ó superiores, que muestran ya varias derivaciones secundarias y terciarias. Finalmente, como Stefanowska ha reconocido, nacen también del tallo radial y penacho terminal las espinas ó apéndices piriformes. La tardía presentación de estos apéndices señala la madurez funcional de la neurona.

Formación de las fibras nerviosas centrípetas. — En el ratón recién nacido obsérvanse ya modeladas, en lo principal de su ramaje, las fibras sensitivas, visuales y acústicas, cuyas arborizaciones sólo se completarán á los veinte ó treinta días. Las fibras de asociación son también muy precoces, apareciendo ya á los tres ó cuatro días después del nacimiento, como se ve en la fig. 857, I, donde una fibra de este género fué seguida hasta la capa plexiforme. Asimismo las fibras de Martinotti son bastante tempranas, tanto que en el ratón de uno á dos días existe ya un plexo nervioso en el piso más inferior de la zona plexiforme (fig. 857, J).

Diferenciación estructural. — Por lo común, antes del nacimiento es imposible reconocer los dos principales factores del protoplasma: los husos de Nissl y las neurofibrillas de Bethe; pero en el conejo, gato y perro acabados de nacer, dibújense ya en las pirámides gigantes, aunque pequeños y mal deslindados, grumos de Nissl y un armazón neurofibrillar.

Respecto de este último factor constructivo, las investigaciones que hemos efectuado recientemente (1) con el método del nitrato de plata reducido (fig. 858), enseñan que la célula nerviosa pasa por estas cuatro fases sucesivas:

(1) *S. Ramón Cajal*: Un sencillo método de coloración selectiva del reticulo protoplásmico y sus efectos en los diversos órganos nerviosos. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tomo II, 1903.

a) *Fase indiferenciada ó incoloreable.*— El protoplasma, que en este estadio carece de apetencia por los colorantes de las neurofibrillas, parece exclusivamente formado por un espongioplasma grosero de trabéculas granulosa sembrados de finísimas granulaciones cromáticas. En esta situación hállanse todas ó casi todas las pirámides cerebrales antes del nacimiento, así como la inmensa mayoría de las mismas en los primeros días de la vida extrauterina. El núcleo ofrece un nucleolo rico en esférulas, y esparcidos por el jugo nuclear, percíbense algunos gránulos que atraen el nitrato de plata.

b) *Fase de neurofibrilación superficial.*— Las neurofibrillas aparecen por primera vez en el tallo radial y axon de las pirámides gigantes, extendiéndose por la capa cortical del soma, pero no por el interior de éste, que permanece todavía en la fase indiferenciada (fig. 858, B). Tales fibrillas son finas, algo varicosas y engendran una red de mallas prolongadas que parece desvanecerse en el tallo y axon, donde el armazón se reduce á un haz de hilos paralelos. En muchas células el axon se diría formado de una sola neurofibrilla resultante de la fusión y convergencia de varias hebras llegadas del tallo y dendritas basilares. No rara vez muéstranse dichas fibras con espesamientos nudosos (estado grumoso).

En el conejo y perro recién nacidos ó de algunos días, sólo las pirámides gigantes y algún elemento de mediana talla muestran neurofibrillas. Esta circunstancia, que nuestro método pone muy bien de manifiesto, permite seguir perfectamente las expansiones, particularmente el tallo principal y axon, que cruzan radialmente toda la corteza (b).

c) *Fase de neurofibrilación profunda.*— La red de neurofibrillas se extiende al centro de la célula disponiéndose ya en dos plexos: uno denso perinuclear y otro flojo ó cortical, ambos continuados con las expansiones. Las hebras se alisan, desapareciendo los nudos y los hilos más finos ó neurofibrillas secundarias parecen disminuir en número, si bien subsiste todavía muy claramente el estado reticulado (fig. 858, A).

Por esta época comienza también el axon á desdoblarse, en virtud de una suerte de segmentación longitudinal de su neurofibrilla inicial, surgiendo las colaterales, según se aprecia en la fig. 858, c, mediante el brote ó ramificación en ángulo recto de uno de dichos filamentos paralelos. Primitivamente, pues, las colaterales nerviosas representan ramas divisorias de neurofibrillas principales.

d) *Fase fasciculada.*— Desde los cinco á los treinta días (perro, conejo) las neurofibrillas hacen su aparición en las pirámides medianas y corpúsculos polimorfos, así como en las células de axon corto de talla voluminosa. En las pirámides grandes, donde se adelanta su presentación, alcanzan ahora una riqueza extraordinaria, formando hacecillos que pasan desde el tallo y dendritas al soma y de éste al axon, que ya no encierra uno ó dos filamentos como antes, sino un haz compacto distribuido

por las colaterales. Muchos filamentos finos ó secundarios desaparecen ó se tornan imperceptibles, quizás por haber perdido su orientación casi transversal que los hacía visibles. En fin, las colaterales nerviosas au-

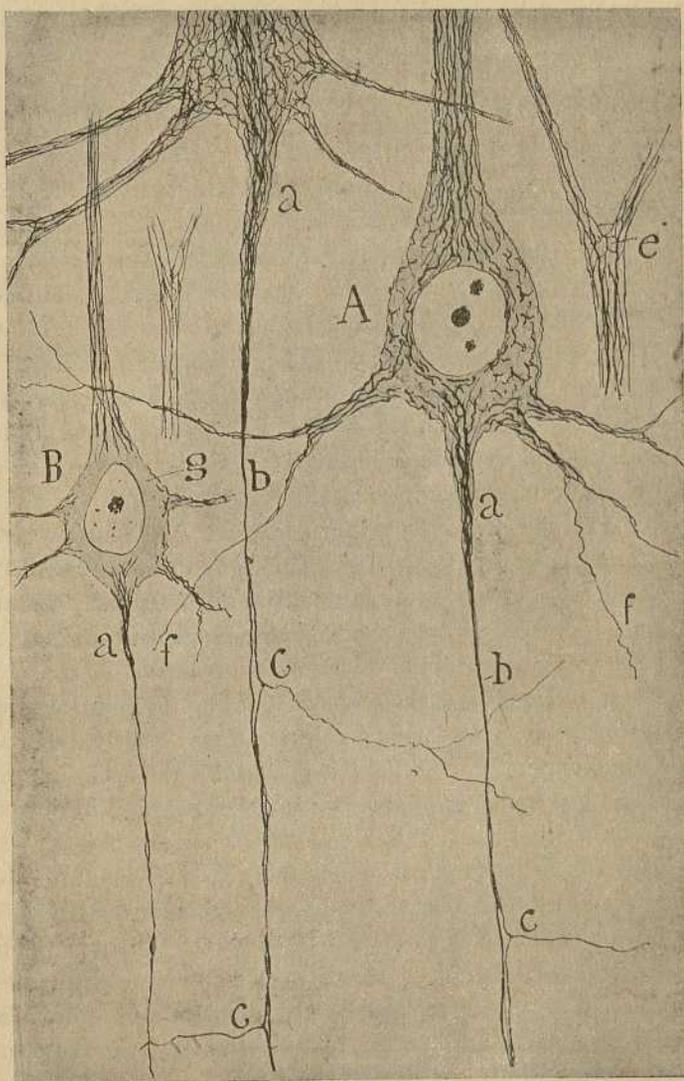


Fig. 858. — Células piramidales grandes del perro de diez días. — A, pirámide grande provista ya de red perinuclear; B, célula mediana con espongioplasma indiferenciado; a, axon; b, vértice de cono de éste; c, brote de colaterales; f, ramas dendríticas provistas de una sola neurofibrilla.

mentan su contingente neurofibrilar, observándose que sólo las últimas ramillas dendríticas y nerviosas constan ahora de un solo filamento axial.

Las precedentes observaciones sobre la evolución de las neurofibrillas

parecen probar que tales filamentos son susceptibles de crecer de dos maneras: por emisión en sus trayectos y cabo terminal de verdaderas ramas, y por una especie de segmentación longitudinal, que acaecería tanto en el soma como en las expansiones. De todos modos, este punto, de gran importancia para el esclarecimiento de la significación del armazón protoplásmico, exige todavía nuevas investigaciones.

Evolución de las células de axon corto. — Poco sabemos de la evolución morfológica de esta categoría de elementos, á causa de la extrema rareza con que se impregnan en los animales recién nacidos ó fetos de término. Sin embargo, algunos resultados obtenidos en el feto de ratón, nos permiten suponer que pasan también, como las neuronas de axon largo, por las fases neuroblástica y bipolar, apareciendo tardíamente las ramillas de las arborizaciones nerviosas y las dendritas delgadas horizontales y descendentes. En el niño recién nacido todavía muestra alguno de estos elementos de la zona plexiforme cierta orientación radial y el predominio de la dendrita ascendente, que se remonta á veces hasta la *pia*.

En cuanto á la evolución de las células especiales ú horizontales de la capa primera, la hemos tratado ya al analizar la corteza típica, con ocasión de la cual hemos referido las interesantes fases embrionarias de las mismas, descubiertas por Retzius y confirmadas por Kölliker y nosotros.

Desarrollo de la neuroglia.—Efectúase según el mecanismo y los trámites ya descritos con ocasión de la histogenesis medular. Recordemos que las células neuróglicas no son otra cosa que elementos epitéllicos dislocados, y por lo que respecta al cerebro, las pruebas de esta doctrina las hallamos en el aspecto de las preparaciones de los embriones de término del ratón y conejo. Como se ve en la figura 859, *c*, en el ratón y conejo recién nacidos, todas las células epiteliales alcanzan exteriormente la superficie cerebral (según observaron hace tiempo Magini y Vignal en los mamíferos, y Retzius y Kölliker en la corteza humana), terminándose mediante un penacho de ramas ascendentes. Cada una de estas ramas, á la manera de las fibras radiales del cerebelo, ofrecen al acabar bajo la *pia*, una excrecencia piramidal de base exterior que, poniéndose en contacto con las compañeras, constituyen una cutícula ó cubierta general para la substancia gris. En su porción profunda ó indivisa, las fibras epitelícas poseen, según reconoció Magini, ciertos espesamientos ovoides, no correspondientes á núcleos como creyó este autor, sino á acúmulos protoplásmicos. Hacia el octavo día del nacimiento en el ratón, las fibras radiales ó epitelícas se adelgazan notablemente y las varicosidades disminuyen de volumen. En fin, á los veinte ó veinticuatro días, la prolongación exterior de la célula ependimal, así como el penacho periférico, se han reabsorbido, no quedando sino una prolongación externa relativamente corta, ramificada, pero cuyas ramillas no traspasan ya las porciones más profundas de la substancia blanca.

En el hombre, conforme ha demostrado Retzius, las fibras radiales subsisten hasta después del nacimiento, desapareciendo ulteriormente. En nuestros preparados del niño de un mes, no es posible ya sorprender tallos epiteliales en la substancia gris, ni restos del penacho terminal submeníngeo. Esta atrofia efectúase por un adelgazamiento progresivo de la expansión que se hace discontinua, absorbiéndose probablemente sus restos.

Mucho antes de desaparecer las células epiteliales, han emigrado ya hacia la periferia un gran número de éstas, para transformarse en corpúsculos de neuroglia. En la fig. 859, *e*, correspondiente á un conejo de pocos días, percíbense algunas células epiteliales que han abandonado la superficie ventricular, estacionándose en diversos planos de la substancia blanca y gris. En las zonas superficiales y singularmente en la plexiforme, células epiteliales dislocadas en fecha mucho más temprana, ostentan ya numerosas expansiones colaterales rizadas, amén de las radiales interna y externa, testimonio de su abolengo epitelial. En fin, junto á los vasos y adheridos al endotelio, aparecen ciertos elementos en araña, cuya procedencia es dudosa. Puesto que todas estas fases de dislocación y diferenciación morfológica de las células epiteliales para transformarse en neuróglicas, han sido detalladas suficientemente en otros capítulos de este libro, no nos detendremos en referirlas aquí por la menuda.

Paralelismo de las evoluciones filogénica y ontogénica. — Del estudio que acabamos de hacer sobre el desarrollo de la corteza cerebral en la serie animal y en el estado embrionario y juvenil de los mamíferos, se deduce que, las fases ontogénicas de la pirámide cerebral ó *célula psíquica* (como la hemos designado por alusión á la dignidad de sus activi-

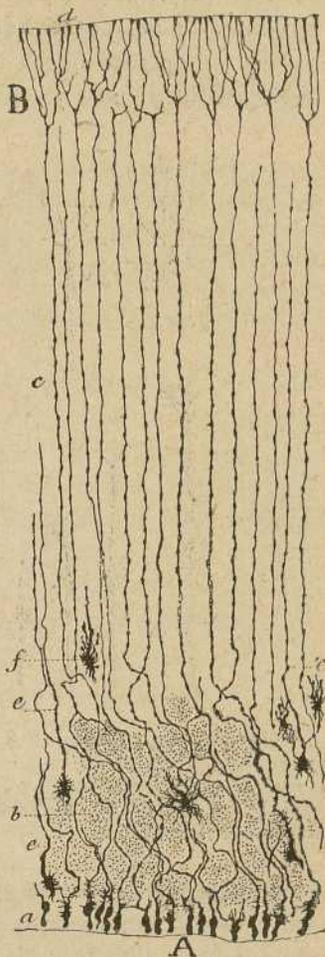


Fig. 859.— Células epiteliales y neuróglicas de la corteza cerebral del conejo de pocos días.— A, cuerpos de las células epiteliales; B, penachos periféricos; *c*, fibras radiales; *b*, haces de substancia blanca; *e*, células epiteliales dislocadas.

dades) (1), corresponden bastante bien á las fases filogénicas. En la figura 860, tomada de un trabajo nuestro sobre el tema, se patentiza dicha similitud. Adviértase, cómo la fase de neuroblasto reproduce *grosso modo*, la disposición adulta de las neuronas de los invertebrados, y cómo las formas que va recorriendo la neurona durante la ontogenia humana, se aproximan mucho á las adultas de batracios y reptiles. Con todo, alguna fase ontogénica queda sin representación filogénica, por ejemplo, la de bipolaridad; mas ya sabemos que el desarrollo individual es más

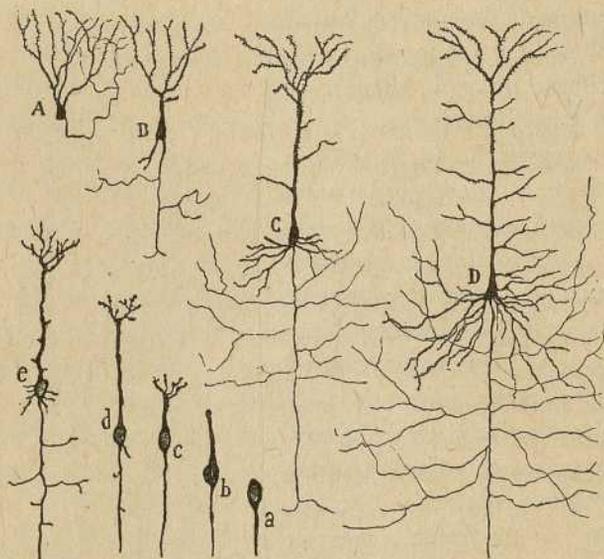


Fig. 860. — Esquema destinado á mostrar la semejanza de la filogenia y de la ontogenia de la pirámide cerebral. — A, célula piramidal de la rana; B, de un reptil; C, del ratón; D, del hombre; a, neuroblasto; b, fase bipolar; c, pirámide con penacho; d, pirámide con dendrita basilar; e, pirámide con colaterales nerviosas y ramas del tallo.

rico en formas de transición que el de las especies, por representar aquel un movimiento serial continuo y éste un proceso discontinuo, á causa de la eliminación de las formas de paso.

El mismo paralelismo se observa en las células neuróglicas. En los peces, batracios y reptiles, el único armazón neuróglico hállase representado por los elementos epiteliales ó endimiales, los cuales, en las aves y mamíferos, corresponden á fase ontogénica fugaz y muy temprana.

(1) S. R. Cajal : Les nouvelles idées sur la Structure du système nerveux. &. Paris, 1894.

CAPITULO XLVIII

CONSIDERACIONES ANATOMO-FISIOLÓGICAS SOBRE EL CEREBRO

Plan de organización cerebral.—Teorías de Flechsig y Monakow.—Conjetura sobre el plan estructural del cerebro (focos perceptivos y focos conmemorativos primarios y secundarios).—Monolateralidad de los centros conmemorativos. Postulados económicos y fisiológicos (unidad de impresión, simetría concéntrica, justificación de los entrecruzamientos). — Teorías histológicas sobre el sueño, adaptación cerebral, perfeccionamiento de la asociación, compensaciones fisiológicas, etc.

Después del largo y fatigoso análisis que acabamos de hacer de la textura de la corteza cerebral, hora es ya de sintetizar los resultados más generales y de formular, en cuanto el estado todavía imperfecto de nuestro saber lo consienta, el plan estructural del cerebro. En este capítulo nos ocuparemos, desde luego, en el examen de las teorías más autorizadas, así anatómicas como histológicas, pasando después á exponer la hipótesis provisoria más aceptable, interin la investigación acaba de allegar todos los datos y permite elaborar una doctrina definitiva.

TEORÍAS ANATÓMICAS DEL CEREBRO

Teoría de Flechsig.—Hemos aludido ya en diversos capítulos de esta obra á la importante doctrina anatomo-fisiológica de este autor ; pero conviene ahora detallar algo más lo dicho anteriormente, presentando el conjunto de las ideas del famoso neurólogo de Leipzig.

Comienza Flechsig (1) por declarar que la corteza cerebral no es una masa homogénea, sino que topográfica, histológica y fisiológicamente se compone de centros separados que distingue en *esferas de proyección ó percepción* y *esferas de asociación ó intelectuales*.

a) Los *centros de proyección* corresponden á las *esferas* sensoriales y motrices señaladas en el cerebro merced á los trabajos, en gran parte concordantes, de Hirtzig, Ferrier, Monakow, Munk, etc.

Poseen estos focos textura diversa de los de asociación y diferente también en cada uno de ellos, y caracterizaríanse anatómicamente por estar enlazados con los focos inferiores (cerebro intermedio, medio, bulbo y médula), mediante dos especies de fibras de proyección : *centrípe-*

(1) *Flechsig*: Gehirn und Seele. Leipzig. (Discurso rectoral), 1894. Véase también *Neurol. Centralbl.*, 1895.

tas y *centrífugas*. Mediante las *centrípetas* ó *sensoriales* recibirían excitaciones recolectadas por los órganos de los sentidos, y mediante las *motrices* ó *centrífugas*, las reflejarían hacia los núcleos musculares periféricos.

Dichos centros de proyección son cuatro, á saber: el *sensitivo-motor*, el *visual*, el *acústico* y el *olfativo*, todos los cuales residen en los lugares corticales que dejamos más atrás consignados.

b) Los centros de asociación poseen una textura especial, aunque igual en todos ellos (corteza de cinco capas), y tienen por característica anatómica el no recibir ni emitir los citados conductores de proyección, y el asociarse, mediante fibras aferentes y eferentes, con los focos de proyección. Cada esfera de asociación recolectaría, pues, á favor de los conductores sensoriales aferentes, todas las excitaciones ó residuos sensoriales originados en los focos de proyección, al paso que, por intermedio de conductores centrífugos, reaccionaría sobre las esferas de sensación, bien inhibiendo, bien excitando los impulsos reflejos.

Los centros de asociación ocupan en el hombre los dos tercios de la corteza, y son en número de tres: el *anterior* extendido por la porción anterior del lóbulo frontal, el *medio* correspondiente á la *ínsula de Reil*, y el *posterior* que abarca una gran parte de los lóbulos occipital y temporal y casi todo el parietal.

La gerarquía fisiológica de ambas categorías de centros es muy diversa. Las *esferas de proyección* son comunes al hombre y mamíferos y constituyen el cerebro animal ó vegetativo (percepción y reflejismo motor, etc.), mientras que las *esferas de asociación*, ausentes en los roedores, apenas desarrolladas en los carnívoros, algo más desenvueltas en los primates, donde ya alcanzan el tercio de la corteza, y sumamente extensas en el hombre, en donde ocupan los dos tercios corticales, representan el *subtractum* de las actividades psíquicas más elevadas (movimiento voluntario, memoria, inteligencia, sentido estético y moral, etc.). La ausencia de focos de asociación implica la falta de vida intelectual: así los roedores que carecerían de estos centros, y el niño recién nacido en quien no están todavía diferenciados, sólo son capaces de actos reflejos. Ven, sienten, oyen y se mueven, pero no piensan ni son capaces de obrar sobre los focos de proyección ó sensación para dirigir su actividad y reglar sus descargas motrices.

Argumentos en que se apoya la doctrina de Flechsig. — Las ideas que acabamos de exponer se basan en los resultados del método de la medulización sucesiva (método de Flechsig) en el embrión humano y niño recién nacido. Según Flechsig, la medulización de las vías nerviosas marcha de abajo á arriba, desde la médula al bulbo y telencéfalo, y sólo cuando estas partes están organizadas, aparece la mielina en la corteza cerebral. En esta misma, la medulización se produce por series de vías

fisiológicamente diferenciadas, iniciándose en los centros de proyección é invadiendo mucho tiempo después los de asociación. Por ejemplo : en el niño recién nacido, únicamente los focos de proyección del cerebro muestran sus vías meduladas (fibras centrípetas y centrífugas), circunstancia que permite distinguir perfectamente estos focos entre sí, así como diferenciarlos de los asociativos, todavía exentos de tubos mielínicos. Al empezar el segundo mes, surgen otras fibras mielínicas dirigidas desde los centros de proyección hasta la vecina corteza de asociación, y las cuales no serían otra cosa que colaterales brotadas de conductores sensoriales aferentes ó proyectivos. En fin, algún tiempo después, los focos de asociación y zonas intermediarias entre éstos y los de proyección, se medullan, apareciendo conductores arciformes ú horizontales largos, centrípetos y centrífugos, destinados á juntar ambos órdenes de centros. En sentir de Flechsig, ningún conductor originado en centro de asociación podría seguirse hasta la corona radiante, ni ganaría, por tanto, los focos grises inferiores.

Como prueba del dualismo funcional de la corteza, alega Flechsig : a) estudios de anatomía comparada, confirmativos de la falta de centros de asociación en los roedores y vertebrados inferiores ; b) autopsias reveladoras de que en los hombres de superior talento, las esferas de asociación, singularmente la posterior, alcanzan notable desarrollo ; c) en fin, varios casos clínicos seguidos de autopsia (caso de Heubner, Nothagel, etcétera), en los cuales la pérdida, por lesión cerebral, de los focos visuales ó acústicos no fué seguida de abolición de la memoria ni de la ideación correspondiente ; hecho inexplicable si, cual suponen algunos, los mismos focos corticales destinados á la percepción (visión, audición) intervinieran en la función conmemorativa respectiva.

La importante teoría de Flechsig, presentada, por cierto, en forma muy sugestiva y brillante, produjo al ser conocida por los neurólogos, fisiólogos y psicólogos, un estado emocional sólo comparable con el creado tiempo atrás, por la patología celular de Virchow, ó los memorables estudios bacteriológicos de Pasteur. No es extraño, pues, que la novísima doctrina granjeara inmediatamente muchas adhesiones en Alemania (Kupffer, Kirschhof, etc.), ni que conquistara en Bélgica y Francia talentos tan claros como Van Gehuchten (1) y Jules Soury (2).

Por desgracia, á la fase de entusiasmo, quizá excesivo, ha sucedido hoy la del desencanto, no menos extremado ; y el creciente desvío amenaza con arruinar hasta el principio pluralista anatomo-funcional, base y fundamento de la concepción del neurólogo de Leipzig. He aquí, en concreto, las principales objeciones asestadas á la citada teoría, en nombre, ya

(1) *Van Gehuchten* : Structure du Telencéphale (Centres de projection et centres d'Association). Conférence faite à l'assemblée générale de la 66.^e session de la Société scientifique de Bruxelles, tenue à Malines. Le 29 Octobre, 1896.

(2) *J. Soury* : Systeme nerveux central. Structure et Fonctions, Paris, 1899.

de la anatomía patológica, ya de la crítica metodológica, ya de la psicología, por Monakow, Dejerine, Siemerling, Mahaim, Vogt y otros.

1.º Según Monakow (1), casi todas las esferas que Flechsig considera de asociación, se relacionan, mediante fibras de proyección, con focos inferiores. Así, la mayor parte de las circunvoluciones parietales poseen una vía descendente terminada en el pulvinar; la segunda circunvolución temporal y la occipito-temporal, enlázanse con el foco talámico-posterior; la segunda y tercera frontales y un territorio de la insula, continúanse con el núcleo talámico interno, etc.

2.º Por su parte, Dejerine (2) argumenta contra Flechsig, declarando que el fascículo de Türk (importante vía de proyección), procede de la segunda y tercera circunvoluciones temporales (*corteza de asociación* de Flechsig); que las fibras cortico-rúbricas nacen del lóbulo parietal, y que ciertos conductores originados de las áreas anterior y media del lóbulo frontal, después de marchar por el segmento anterior de la cápsula interna, ganan el núcleo interno del tálamo. Y en fin, sostiene con la mayor energía que todos ó casi todos los lugares corticales dan origen á fibras de proyección terminadas en diversos segmentos del eje cerebro-raquídeo, careciendo, en consecuencia, de realidad el hecho anatómico (ausencia y presencia de fibras de proyección) que sirve de base á la concepción de Flechsig.

3.º Ferrier y Turner (3) han hallado en la corteza occipital del mono dos especies de fibras proyectivas ascendentes y descendentes, destinadas á enlazar el cerebro con el tálamo óptico y tubérculo cuadrigénimo anterior. Análoga aserción hace Rutishauser (4), quien ha sorprendido en el lóbulo frontal del mono un sistema descendente terminado en parte en el tálamo y en parte en la protuberancia. Parecidos reparos hacen Siemerling (5), Vogt (6), Mahaim (7), etc.

Vogt sobre todo hace valer, contra Flechsig, no sólo razones anatómicas, sino también fisio-psicológicas, declarando que la psicología actual exige, para comprender el paralelismo emocional de los actos intelectuales, un sistema de proyección susceptible de relacionar, de un modo inmediato, los centros de ideación con los motrices subcorticales. Añade que la doctrina anatomofisiológica de los centros de asociación, carece

(1) Monakow: *Arch. f. Psychiatrie*, vol. 27.

— Véase sobre todo:

Ueber den Gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Grosshirn. *Ergebn. d. Physiol.* 1 Jahrg. Wiesbaden, 1902.

(2) Dejerine: Sur les fibres de projection et d'association des hemisphères cérébraux. *Société de Biol.*

(3) Ferrier et Tourner: An experimental research upon cerebro-cortical afferent and efferent tracts. *Proc. of the Royal Soc.*, vol. 57. *Neurol. Centralbl.* 1898.

(4) Rutishauser: Experimenteller Beitrag zur Stabkranzfaserung im Frontalhirn des Affen. *Monatschr. f. Psychiatrie u. Neurol.* Bd. V, 1899.

(5) Siemerling: Ueber Markscheidenentwicklung des Gehirns und ihre Bedeutung für die Localisation. *Versamml. des Vereins des deutsch. Irrenärzte zu Bonn am 17 Sept. 1898, gehalt. Vorträge.*

(6) O. Vogt: Flechsig's Association Centrenlehre, ihre Anhänger und Gegner. *Zeitschr. f. Hypnotismus*, &. Bd. V, Heft. 6.

(7) Mahaim: Centres de projection et centres d'association, &. Liege, 1897.

de todo valor psicológico, ya que el esclarecimiento del mecanismo de las operaciones psíquicas sólo podrá recibir auxilios eficaces de la fina histología cortical, urgiendo, por tanto, la creación de una psicología celular que responda á este propósito.

No menos expresivas son las objeciones exgrimidas contra el método embriológico de Flechsig.

Dejerine hace notar la falta de lógica que se comete negando las vías de proyección de la corteza asociativa, solo por el hecho de no desenvolverse durante los dos primeros meses después del nacimiento, como si tales fibras no pudieran aparecer más adelante. Pero quienes insisten especialmente sobre la improcedencia del método de la medulización progresiva para fundamentar la concepción del sabio de Leipzig, son Siemerling, Vogt y señaladamente Monakow.

He aquí algunas observaciones:

a) Para que las conclusiones de Flechsig sean legítimas, fuera preciso que las vías de proyección se desarrollaran siempre antes que las de asociación, las periféricas con prelación á las centrales, y las sensitivas primero que las motrices; pero las investigaciones de Monakow, Vogt, Siemerling y en parte también las de Righetti, Westphal y otros, prueban que esta regla tiene tantas excepciones que pierde casi todo su valor. Por ejemplo: en el cerebro, contemporáneamente con la aparición en los focos sensoriales de fibras radiantes, percíbense ya numerosos tubos de asociación cuyo curso es imposible seguir, aumentando todavía esta dificultad la circunstancia de iniciarse la mielina en cualquier parte del trayecto de los conductores y no en el sentido de la conducción como quiere Flechsig.

b) En la médula, donde el estudio es más fácil que en el cerebro, no es exacto tampoco que las fibras de proyección precedan á las de asociación ni las sensitivas á las motoras. Así, Monakow (y Trepinski, Giese, Westphal, etc.), citan casos en los cuales, contemporáneamente con las radiculares de la médula del feto humano, se medulan fibras de la comisura anterior y tubos cordonales; y esto antes que los mismos nervios espinales motores y sensitivos posean rastro de mielina.

c) Conforme hace notar Westphal, ocurre á menudo que el nervio óptico (neurona de primer orden) se medula al mismo tiempo y aun después que las radiaciones ópticas (neurona de segundo orden).

d) En pleno cerebro ha encontrado Monakow circunvoluciones cuyos fascículos de asociación aparecen medulados antes que los de proyección correspondientes.

Todos estos hechos son muy graves para la teoría de Flechsig, porque tienden á quitar valor á las leyes de la medulización sobre que se funda la doctrina, leyes que tienen por postulado general el que la mielina se forme según el orden de aparición de las funciones.

En contestación á estas críticas, algunas de las cuales tienen demasiada fuerza para ser menospreciadas, ha modificado Flechsig su doctrina (1). Como resultado de nuevas investigaciones embriológicas, reconoce ya la existencia en los focos de asociación de fibras proyectivas, aunque siempre en menor número que en las esferas de sensación. Además, subdivide los centros de asociación, por la fecha de su medulización, en dos

(1) *Flechsig: Neue Untersuchungen uber die Markbildung in der menschlicher Grosshirnplatten. Neurol. Centralbl.*, 1898, 1.º de noviembre.

categorías: 1.^a, áreas embriológicas tardías ó terminales que se medularían por lo menos un mes después del nacimiento; y áreas embriológicas intermediarias, situadas entre las anteriores y los centros de proyección, y en las cuales la mielina aparecería en la época del nacimiento. En junto, todos los focos nuevamente diferenciados por Flechsig, incluyendo los de proyección, llegarían á 40. Y este número no lo reputa definitivo.

Entre los nuevos centros de proyección incluye el *asta de Ammon*, *subículo* y una porción del *gyrus fornicatus*, provincias corticales que, según resulta de mis investigaciones, no reciben fibras olfativas directas ó de primer orden sino de segundo. Este hecho es interesante porque prueba que los órganos que se medulan á un tiempo, no corresponden siempre á la misma categoría funcional. Por lo demás, Flechsig insiste sobre la realidad de las leyes de la medulización y achaca las principales objeciones que se le han dirigido á errores de interpretación. Para no citar sino un ejemplo: el *fascículo de Türk*, vía de proyección esfenoidal no saldría, como afirma Dejerine, de las circunvoluciones temporales 2.^a y 3.^a, sino de la primera, representando, por tanto, la vía proyectiva del foco acústico.

Teoría de Monakow. — Las investigaciones anatomo-patológicas de este sabio, ejecutadas de preferencia con el método de Gudden, le han conducido, en concordancia con las experiencias fisiológicas de Hirtzig, Munk, Ferrier, y las anatomo-patológicas de Beevor, Langley, etc., á considerar la corteza dividida en áreas ó centros separados. Todos estos centros (táctil, visual, auditivo y olfativo, así como otros de funciones desconocidas), poseen fibras de proyección, ascendentes y descendentes, con la diferencia de que, en los unos, tales conductores, corticípetos y corticífugos, llegarían hasta la médula, y en los otros se escalonarían en los diversos ganglios del tálamo, mesocéfalo, protuberancia, etc. *Verbi gratia*: el foco visual se enlaza, á favor de fibras centrípetas y centrífugas, con el cuerpo geniculado externo; el auditivo, con el interno; el táctil ó sensitivo, con las zonas ventro-laterales del tálamo, etc.

Pero, además de estas zonas corticales, que son, filogenéticamente, las más viejas, existirían otras más jóvenes, propias solamente de los mamíferos. En estas esferas ó campos cerebrales, que corresponden en parte á los centros de asociación de Flechsig, se irradiarían las fibras de otros focos talámicos, así como las nacidas del cerebelo, núcleos grises de la protuberancia, *substantia nigra*, núcleo rojo, etc., cuya significación fisiológica es poco conocida.

Tales focos corticales accesorios ofrecerían también fibras centrífugas y centrípetas, bien que las primeras, motrices en lato sentido, abundarían mucho más en las esferas que Flechsig llama de proyección, y singularmente en la táctil. Pero sobre todas estas fibras, dominan en el cerebro las asociativas, destinadas á enlazar entre sí las diversas provincias cerebrales.

En suma; la doctrina de Monakow, á la que se acomoda esencialmen-

te el parecer de Dejerine, se aproxima en muchos puntos á la de Flechsig, puesto que el neurólogo de Zurich admite más ó menos explícitamente dos órdenes de centros corticales, y afirma que las esferas filogenéticas viejas poseen más fibras de proyección que las nuevas, correspondientes á los focos de asociación. La conciliación entre ambas doctrinas es, pues, posible, sobre todo desde que Flechsig ha reconocido la existencia de fibras proyectivas en sus focos intelectuales y ha despojado á éstas del valor de criterio diferencial (1).

Nuestra conjetura.— En realidad, en el estado actual de la ciencia no es posible formular una teoría definitiva del plan arquitectónico y dinámico del cerebro. Nos faltan todavía muchos datos histológicos precisos de las regiones asociativas ó intelectuales de Flechsig, así como la determinación anatomo-fisiológica de las conexiones corticales de numerosos focos talámicos mesocefálicos y protuberanciales. Cabe, no obstante, aprovechar los materiales positivos, aunque incompletos, que actualmente poseemos, forjando con ellos una síntesis anatomo-dinámica provisoria, especie de conciliación entre los dictámenes de Monakow, Dejerine y Flechsig, en tanto que la experimentación fisiológica, la histología y la investigación anatomo-patológica, acaban de recolectar todos los datos necesarios.

Allí donde los hechos anatomo-fisiológicos exactos no han faltado, hemos recurrido, para llenar algunos vacíos, á las enseñanzas de la psicología; pues como nota acertadamente Vogt, hoy por hoy, son más conocidos los fenómenos de la conciencia que la arquitectónica cerebral, y más eficazmente puede ayudar la ciencia del alma á la del cerebro que la del cerebro á la del alma. Ocioso es decir que no pretendemos dar á nuestras conjeturas el menor carácter dogmático; en la ciencia, las síntesis varían con el incesante acarreo de hechos que no pudieron preverse; y la nuestra sería muy afortunada si, al ser contrastada con las futuras adquisiciones, lograra salvar algunos de los principios en que estriba.

Nuestra teoría comprende las siguientes proposiciones: 1.^a, categoría por lo menos triple de los centros cerebrales; 2.^a, existencia en todos ellos de fibras de proyección centrífugas; 3.^a, bilateralidad de los focos de percepción y monolateralidad de los conmemorativos primarios y secundarios; 4.^a, mantenimiento de la proyección de los focos sensoriales en los conmemorativos visuales y táctiles; 5.^a postulados fisiológicos y teleológicos, etc.

1.^o *Existencia de tres órdenes de centros corticales.*—Que la substan-

(1) En el trabajo de ampliación de su doctrina (*Neurolg. Centralbl.* 1898), hace constar Flechsig que no dió nunca gran importancia, para la diferenciación anatómica de sus dos gerarquías de centros, á las fibras radiantes, habiendo llegado hasta á conjeturar que hasta las asociativas podrían estar provistas de colateral descendente para los focos inferiores.

cia gris cortical contiene esferas de gerarquía dinámica diversa, persuádenlo numerosos hechos y razones, algunos invocados ya por Flechsig, á saber :

a) La ciencia registra infinidad de casos clínicos en los cuales la lesión exclusiva de una esfera de percepción (centro visual, auditivo, táctil, etc.) suprime durante la vida la percepción correspondiente, pero no los recuerdos y las ideas afines.

b) Conócense igualmente casos de lesión de circunvoluciones inmediatas á los centros visual y auditivo, que no produjeron cegueras ni sorderas mentales, sino debilidad de la memoria y paralización de la función del reconocimiento de los objetos. Recuérdese, por ejemplo, los casos relatados por Wilbrand, en los cuales la lesión de las circunvoluciones occipitales externas del hombre se acompañó tan sólo de la perturbación de la memoria visual y de la facultad del reconocimiento. Análogos fenómenos se observan en el perro, según Gómez Ocaña y otros, cuando se extirpa parte del lóbulo parietal.

c) Los tres centros del lenguaje llamados respectivamente : *centro de las imágenes motrices de la articulación* (circunvolución de Broca), *centro de las imágenes auditivas de las palabras* (porción posterior de la primera circunvolución temporal) y *centro de las imágenes visuales de los signos del lenguaje* (pliegue encorvado), no son esferas de percepción, sino de recuerdo y reconocimiento de imágenes. Según es bien sabido, el sujeto que por lesiones de cualquiera de esos centros ha perdido el recuerdo de las representaciones motrices acústicas ó visuales de las palabras, no es sordo, ni ciego, ni paralítico ; carece únicamente de la inteligencia de la percepción verbal ; las palabras representan para él objetos completamente nuevos que debe aprender como un niño. Esto prueba, pues, que existen focos conmemorativos de tres especies, visual, acústico y sensitivo-motor completamente separados de los centros perceptivos correspondientes.

2.º La investigación histológica viene también en apoyo de esta distinción, pues nos enseña que la corteza de percepción posee una textura específica diversa de la corteza conmemorativa. Esta textura, que según hemos visto varía notablemente en cada esfera perceptiva, muy probablemente varía también en cada esfera conmemorativa. Un indicio de ello hallámoslo en el asta de Ammon, foco conmemorativo secundario de la olfacción, cuya estructura difiere, no sólo de la de las regiones perceptivas olfatorias, sino de todas las demás esferas conmemorativas corticales.

3.º La percepción, en tanto que copia del mundo exterior, difiere extraordinariamente del recuerdo simple, no siendo de presumir que un mismo órgano realice dos actos tan disimilares. En efecto, la representación indirecta ó recuerdo no es una copia atenuada de la percepción, sino un acontecimiento mental nuevo (como dice Wund), influido y al-

terado por la voluntad, el estado emocional, las sensaciones é ideas precedentes, etc.; la imagen evocada se nos aparece vaga, fragmentaria, con simplificaciones y lagunas que le prestan un carácter esquemático y sintético, algo semejante á esas fotografías llamadas *compuestas* ó de familias. Además, el recuerdo suele ser un acto voluntario precedido de esfuerzo revelador, entraña carácter menos individual que genérico (copia en realidad una serie cronológica de impresiones del mismo objeto) y va unido á una sensación de intimidad, de consubstanciabilidad con el sujeto (el *yo*) de que carece enteramente la percepción (*no yo* de los filósofos), que se nos presenta siempre como algo fatal, extraño á nosotros é independiente de nuestra volición (fig. 861).

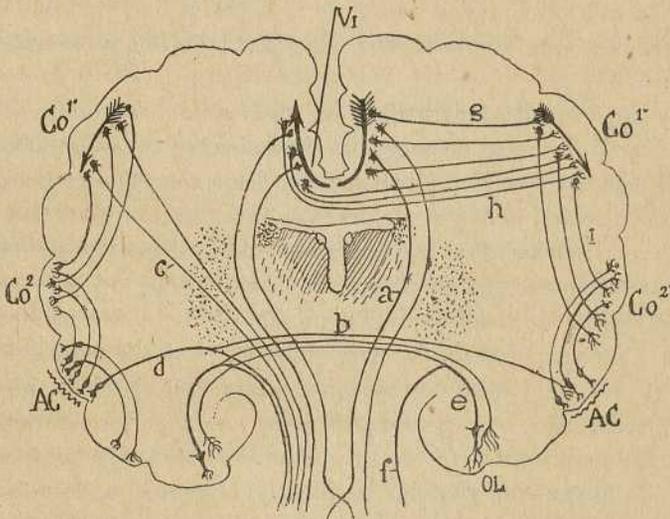


Fig. 861. — Esquema destinado á mostrar los tres órdenes de focos de la corteza cerebral correspondiente á cada sentido. — VI, centro visual perceptivo; Co¹, centro visual conmemorativo de primer orden; Co², centro conmemorativo de segundo orden, donde se combinan elementos de diversas categorías sensoriales; AC, foco acústico perceptivo; OL, centro olfativo perceptivo; a, fibras de proyección del centro perceptivo visual; c, fibras de proyección de la esfera conmemorativa visual; b, comisura anterior.

4.º En fin, *a priori*, parece poco verosímil que la naturaleza, tan fiel cumplidora de la división del trabajo, abandone este principio en el órgano más diferenciado y perfecto, encomendando actividades tan diversas como la percepción y el recuerdo, á una misma pléyade neuronal.

Centros conmemorativos primarios y secundarios. — Los centros conmemorativos son probablemente de dos categorías: *focos primarios*, donde se depositan los residuos de la percepción de los objetos y donde tiene lugar el reconocimiento de las nuevas imágenes, y verosímilmente también las operaciones intelectuales y volitivas más sencillas (identificación,

diferenciación, deseo, etc.); y *focos secundarios*, donde se depositan los residuos de residuos, ó sean las imágenes combinadas, que ya no son copia meramente simplificada de un objeto exterior, sino síntesis de elementos pertenecientes á diversas imágenes conmemorativas primarias. Estas nuevas representaciones, correspondientes á las ideas de los filósofos, han perdido casi enteramente su carácter proyectivo y espacial, presentándosenos, por esto mismo, como desasidas de la realidad exterior y como si fueran el producto puro de la actividad del *yo*. Dentro de tales centros, ó acaso en otros de carácter aún más elevado (centros conmemorativos terciarios?) se depositaría también el fruto de la imaginación constructiva científica y las creaciones de la fantasía literaria, es decir, todas esas formaciones ideales complejas y sistemáticas edificadas á impulso de la reflexión, del estudio y de la experiencia (fig. 861, Co²).

Las razones que sugieren esta dualidad de esferas conmemorativas son :

1.^a Se conocen diversos hechos de observación anatómica y clínica, que implican diferencias y categorías dinámicas en las esferas de asociación de Flechsig. Por ejemplo, este sabio hace notar que cada esfera intelectual ó asociativa comprende áreas de valor anatómico diferente : las *intermediarias*, situadas en la proximidad de los focos de percepción y cuyo desarrollo se efectúa relativamente pronto ; y las *esferas terminales*, las más atrasadas de todas y propias no más del hombre y primates. Las primeras podrían corresponder muy bien á los focos conmemorativos primarios, y las segundas, de evolución tardía, á los secundarios.

2.^a Dejerine menciona casos de afasia en los cuales los centros del lenguaje (focos conmemorativos de primer orden) han sido destruidos sin que por ello hayan sido abolidas las ideas. Obligado el enfermo á pensar, piensa, no con imágenes de palabras, sino con ideas complejas, diferentemente de lo que sucede con los afásicos por lesión de conductores subcorticales ó asociativos, que piensan con los símbolos del lenguaje. Esto prueba que las ideas residen en lugares cerebrales diferentes que los centros conmemorativos simples verbales.

3.^a Nuestros estudios anatómicos sobre los centros olfativos (roedores y carnívoros), prueban que la esfera cerebral destinada á la recepción de las impresiones odoríferas es triple, resolviéndose en los siguientes centros escalonados desde la periferia al centro : 1.^o, *corteza esfenoidal inferior* ó centro olfativo de percepción (recibe fibras de la raíz externa olfativa) ; 2.^o, *corteza esfenoidal superior* y presubiculo (recibe fibras olfativas nacidas del foco de percepción) ; 3.^o, *asta de Ammon y fascia dentata* (recibe fibras de la corteza esfenoidal superior). Con arreglo á la teoría de Flechsig, estas dos últimas categorías corticales representan centros de asociación ; mas no son en un todo asimilables, toda vez que la corteza esfenoidal superior absorbe las excitaciones odoríferas, después

de pasar por un solo centro cortical; mientras que el asta de Ammon las recolecta, después de sufrir la acción de dos centros grises escalonados. Ahora bien; estas dos esferas olfativas superiores, ¿no es lógico pensar que representan, respectivamente, los centros conmemorativos odoríferos, primarios y secundarios? Y semejante disposición, ¿no podría constituir quizá la clave de la organización del resto de la corteza?

c) En fin, puesto que existen centros para la percepción ó imagen inmediata, y para la representación de esta percepción, natural es suponerlos también, de acuerdo con el principio de la división del trabajo, para las ideas ó representaciones sensoriales combinadas.

Los focos conmemorativos primarios ó de las imágenes concretas, residen en la vecindad de los de percepción.—Esta aserción resulta probable por las reflexiones siguientes:

a) Los centros conmemorativos hasta hoy conocidos en el hombre (centro motor del lenguaje articulado, centro de las imágenes visuales de las palabras, centro de las imágenes auditivas de éstas), residen en la proximidad del centro sensorial correspondiente.

b) Diversos autores han localizado, en virtud de observaciones clínicas, el centro de los recuerdos visuales en la corteza occipital externa, es decir, en la inmediación del centro perceptivo visual.

c) En la esfera olfativa, según dejamos consignado, el foco verosímilmente conmemorativo primario ó corteza esfenoidal superior, yace cerca y á continuación del centro perceptivo.

Los centros perceptivos son simétricos y bilaterales, mientras que los conmemorativos primarios y secundarios son monolaterales (1).—Cuantos centros conmemorativos se conocen (el de las imágenes motrices de las palabras, el de la ceguera verbal, el de la agrafia, el de la sordera verbal, etc.), son monolaterales, residiendo, en los individuos derechos, en el hemisferio izquierdo, y en los zurdos en el derecho. Como los tres citados focos corresponden á tres categorías sensoriales muy diversas, cuales son, las táctiles, las visuales y las acústicas, es sumamente probable que ocurra lo mismo con todas las demás. En efecto, muy extraño sería que la imagen visual y auditiva de una letra ó de una palabra, residiera íntegramente en un hemisferio y la imagen de un sonido musical ó de una figura geométrica, radique en áreas simétricas de ambos cerebros. Así que tenemos por muy aceptable que los centros conmemorativos de un lado, aun cuando homólogos con los del opuesto en cuanto á la función general desempeñada, no albergan las mismas representaciones. De este modo, la proyección visual, por ejemplo, repartida como percepción en

(1) Este postulado implicado en los resultados de las investigaciones clínicas, ha sido aceptado recientemente por Tanzi, quien le ha aplicado muy ingeniosamente á la explicación de las alucinaciones. Véase *E. Tanzi. Una teoría dell'allucinazione. Riv. di patol. nerv. e mentale. Vol. VI, fasc. 12. Dic. 1901.*

ambos hemisferios (las dos fisuras calcarinas), se polariza ó monolateraliza al transformarse en recuerdo, aminorando su carácter proyectivo y espacial, que se pierde enteramente en los territorios de las ideas ó imágenes combinadas. Semejante disposición aporta dos ventajas económicas: aumento de la capacidad cerebral, toda vez que cada hemisferio conserva recuerdos diferentes; y reunión en territorios próximos de un lado de aquellas adquisiciones de orden sensorial diferente (visuales, acústicas, táctiles, etc.), que, por referirse á un mismo objeto exterior, deben ser asociados continuamente en la palabra y el pensamiento, y exigen, por consecuencia, vías de enlace breves y vigorosas.

Necesidad del cuerpo calloso.—La proposición precedente justifica, en nuestro sentir, la existencia del cuerpo calloso. En efecto, siendo bilateral el asiento de la imagen perceptiva y monolateral el área donde se conservan los resíduos íntegros de la misma, resulta de toda necesidad la presencia de dos especies de fibras de asociación ó al menos de dos órdenes de colaterales: *asociativas directas*, que conduzcan la mitad homolateral de la imagen al foco representativo; y *asociativas comisurales ó callosas* que transmitan á este mismo centro la parte de imagen proyectada en el foco receptor del otro hemisferio. En la fig. 861, VI y Co¹, donde dibujamos esquemáticamente las dos imágenes, directa ó perceptiva é indirecta ó conmemorativa, creemos justificar la comisura callosa y el haz perceptivo-conmemorativo homolateral.

Por lo demás, la presencia de fibras callosas en los focos de percepción, es un hecho de observación positiva. Sobre que los anatomo-patólogos han comprobado muchas veces degeneraciones del rodete del cuerpo calloso del hombre, consecutivas á lesiones de la fisura calcarina y áreas vecinas, nosotros hemos tenido ocasión de sorprender la salida de fibras callosas (ratón, conejo) en dos centros de proyección: el visual y el sensitivo-motor (fig. 863, A). En cuanto á los centros olfativos de percepción (corteza esfenoïdal, etc.), poseen, según es notorio, una robusta comisura: la comisura anterior (1).

Aunque carecemos de datos sobre los lugares ocupados por las imágenes secundarias, de presumir es que sean también monolaterales. Mas formándose éstas de elementos conmemorativos primarios esparcidos por toda la corteza, parece asimismo muy probable que las áreas cerebrales que las contienen, mantengan relaciones con todos los focos conmemorativos secundarios de ambos lados, á beneficio, tanto de fibras asociativas

(1) Puesto que los centros conmemorativos primarios principales parecen residir en el cerebro izquierdo, es de presumir que la diferenciación mnemónica é ideográfica, se inicie por dicho hemisferio, pasando más adelante al derecho, donde podrían subsistir, durante la juventud, reservas territoriales destinadas á ulteriores adquisiciones. En los zurdos la diferenciación de las esferas conmemorativas marcharía al revés.

homolaterales como contralaterales ó callosas. El carácter todavía hipotético de estos focos, nos obliga á no entrar aquí en otras consideraciones.

Los focos conmemorativos, así como los perceptivos, poseen fibras de proyección. — Este es un hecho demostrado por las investigaciones concordantes de la clínica, de la experimentación patológica y de la anatomía normal, y afirmado modernamente hasta por el mismo Flechsig, bien que con la salvedad de que el caudal de dichos conductores es grande en los núcleos de percepción y exiguo en los de asociación (fig. 861, c).

Por nuestra parte, podemos añadir á las observaciones concordantes de Dejerine, Monakow, Siemerling, Vogt, etc., realizadas en el hombre y mamíferos girencéfalos, estas dos, recaídas en los roedores.

1.º En el conejo, cavia y ratón, todas las regiones corticales sin excepción, emiten fibras descendentes que atraviesan el cuerpo estriado y llegan hasta la médula ó se detienen en los focos talámicos, meso-cefálicos, pontales, etc. En algunos casos, tales fibras de proyección, según dijimos anteriormente, representan ramas de bifurcación de tubos asociativos.

2.º Hasta las esferas cerebrales evidentemente asociativas ó conmemorativas (en el sentido de no recibir fibras sensoriales directas) cuales son: la corteza interhemisférica y el asta de Ammon, ofrecen vías motrices (*fornix longus* de Forel, y *columnas anteriores* del fornix).

Las fibras de proyección son de tres especies: 1.ª, *descendentes motrices*, es decir, destinadas á los núcleos motores de la médula ó á focos motores intermediarios del tálamo, cerebro medio, bulbo, etc.; 2.ª, *descendentes sensoriales* (fig. 862, a), terminadas en los focos sensoriales talámicos (centro sensitivo, olfativo, cuerpos geniculados interno y externo, etcétera); 3.ª, *ascendentes sensoriales* ó fibras talamo-corticales que enlazan los centros sensoriales del tálamo y cerebro medio con la corteza cerebral (fig. 862, b).

Diferencias de los focos perceptivos y conmemorativos con relación á sus fibras radiantes ó proyectivas. — Es muy posible que ambas categorías de centros posean fibras aferentes y eferentes específicas; pero en el estado actual de la ciencia, la característica anatómica segura versa únicamente sobre las fibras aferentes ó ascendentes.

En efecto, según creemos haber probado nosotros en los roedores (1), la diferencia estriba en que los focos perceptivos ó de proyección reciben fibras sensoriales nacidas en las estaciones talámicas de igual categoría; mientras que los de asociación ó conmemorativos carecen de ellas, siendo reemplazadas por conductores senso-conmemorativos, es decir, brotados de los centros de percepción (fig. 861, g, h).

Como verosímiles, mas no probadas, reputamos estas proposiciones referentes á las fibras de proyección descendente: a) Los focos de per-

(1) S. R. Cajal: La corteza motriz, *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, 1899.

cepción se enlazan con los centros sensoriales talámicos, mediante conductores sensoriales descendentes (fibras de la atención expectante, como las hemos calificado en otro lugar). Tales conexiones faltarían en los centros conmemorativos. *b*) Habría dos clases de fibras motrices; las *largas ó directas* (vía piramidal y similares), destinadas á unir los focos corticales perceptivos con los focos motores periféricos (acaso por intermedio de alguna neurona funicular, medular ó bulbar); y las *cortas é indirectas*, brotadas de los centros conmemorativos y terminadas en los gan-

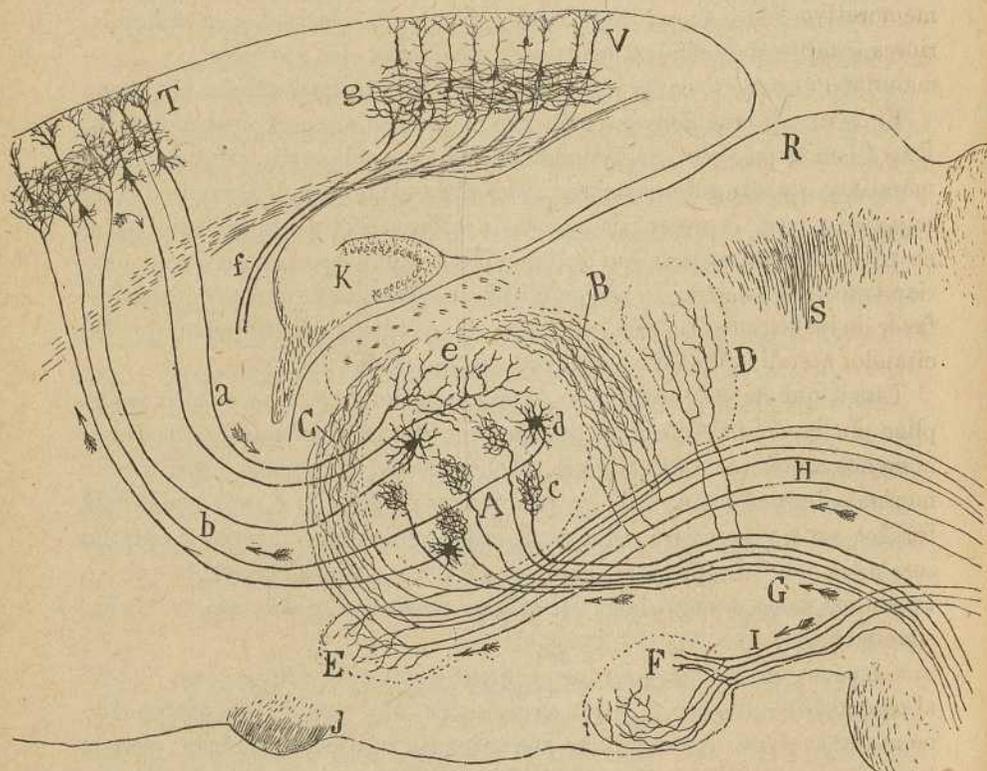


Fig. 862.—Esquema de las vías aferentes y eferentes del centro sensitivo motor del cerebro.—T, foco sensitivo-motor; A, núcleo sensitivo talámico; a, fibras cortico-talámicas; b, fibras talámico-corticales ó sensitivas; V, foco visual.

glios motores intermediarios del tálamo, cerebro medio y protuberancia, cuyas neuronas transmitirían en definitiva el impulso cerebral á los núcleos motores periféricos. Las primeras vías cortico-motrices tendrían carácter reflejo; las segundas representarían los caminos del movimiento voluntario y de los fenómenos emocionales; serían, en fin, el brazo de nuestras ideas y de nuestras voliciones deliberadas.

Entre ambas clases de vías motrices, existirían transiciones, es decir, que algunas fibras motrices, directas ó largas, emitirían también colate-

rales para los focos motores hipotalámicos y protuberanciales. Semejantes conductores mixtos, sumamente desarrollados en los roedores y mucho menos en el hombre (recuérdese el establecimiento en éste de vías córtico-protuberanciales individuales, distintas de la vía colateral pontal de los roedores, etc.), vendría á ser la primera fase de la diferenciación anatómica y funcional de las vías motrices corticales.

Como ejemplos de estas dos especies de vías motrices citaremos : la *vía piramidal* nacida de la corteza sensorial táctil ; y las *columnas anteriores del fornix*, corriente proyectiva del asta de Ammon (centro conmemorativo secundario), cuyas fibras se enlazan con diversos focos inferiores (*septum lucidum*, pequeño núcleo de la estría talámica, cuerpos mamilares, etc., etc.).

Vías asociativas sensorio-conmemorativas é interconmemorativas. —

Entre los centros de percepción ó sensación y los asociativos ó conmemorativos, ha supuesto Flechsig dos clases de fibras asociativas : las centrípetas y centrífugas. Merced á las primeras, de que ya hemos hablado en párrafos anteriores (fig. 861, *g, h*), los resíduos visuales, auditivos, serían transmitidos desde los centros de percepción á los conmemorativos ; á favor de las segundas las esferas intelectuales serían capaces de obrar, excitando, atendiendo ó inhibiendo la actividad de las esferas perceptoras.

Tanzi, que acepta la existencia de ambas clases de conductores, explica por la existencia de las segundas, ó fibras mnemoperceptivas, los fenómenos alucinatorios (1). Si las alucinaciones resultasen de la actividad morbosa de los centros perceptivos (por ejemplo, del centro visual), la imagen proyectada sería hemianópsica en la inmensa mayoría de los casos, pues no es de presumir que el excitante químico (toxinas en las fiebres infecciosas, alcohol en el alcoholismo), obrara á la vez y de un modo simétrico en ambos hemisferios. La representación exteriorizada sufriría una especie de regresión, corriéndose por las fibras mnemoperceptivas al centro perceptivo (visual, auditivo, etc.), y reproduciéndose nuevamente la sensación con sus dos atributos esenciales : la proyección ó exteriorización y la creencia, en esta ocasión ilusoria, de ser causada por un objeto actual situado fuera de nosotros.

En nuestro sentir, del mismo modo podría explicarse la alucinación de los ensueños, cuyas imágenes tienen todo el relieve, energía y colorido de la percepción (2).

(1) *Tanzi* : Una teoria dell allucinazione. *Riv. di Patol. ner. e mentale*, vol. VI, fasc. 12, 1901.

(2) Experiencias hipnóticas y auto-observaciones, en cuyo detalle no podemos entrar aquí, nos han persuadido de que en los ensueños (descargas de los centros conmemorativos secundarios y terciarios no fatigados por el trabajo del día), las representaciones visuales poseen un perfecto relieve y un color exacto, aunque algo pálido, por comparación, con la sensación. El que sueña, cualquiera que sea su posición, percibe los objetos en el espacio como si estuviera despierto, es decir, en la prolon-

Pero, además de estas vías perceptivo-conmemorativas, las leyes de la asociación psicológica nos obligan á admitir la existencia de fibras de unión entre los diversos centros conmemorativos. Estas fibras deben ser de dos categorías: a) *conductores interconmemorativos secundarios*, destinados á la asociación de las ideas ó representaciones combinadas; b) *conductores inter-mnemónicos primario-secundarios*, que sirven para enlazar las esferas conmemorativas primarias con las ideales ó secundarias. Ambos sistemas asociativos contendrían tubos homolaterales y contralaterales.

Las hipótesis precedentes, que parecen implicar la ocupación total de la corteza por centros perceptivos ó conmemorativos de gerarquía diversa, sugieren esta importante cuestión. Además de dichas esferas, ¿no poseería también el cerebro humano centros intelectuales, esferas superiores donde se reflejaría la conciencia del *yo* y donde residirían la suprema facultad crítica y la actividad de la atención y asociación? Difícil es contestar á esta pregunta, y más difícil aún no caer en conjeturas arriesgadas, condenadas indefectiblemente á rectificación y abandono. Y, sin embargo, al meditar sobre tan profundo arcano, no somos dueños de reprimir este pensamiento. En nuestro sentir, pretender localizar la conciencia del *yo*, así como la actividad intelectual, la volición, etc., en órganos especiales, es perseguir una quimera. La operación intelectual no es el fruto de la actividad de un centro privilegiado, sino el resultado de la acción combinada de un gran número de esferas conmemorativas primarias y secundarias. Estimada en su faz puramente orgánica, la reacción intelectual consiste en la creación de una conexión dinámica entre dos imágenes poco ó nada relacionadas; mientras que mirada por su faz subjetiva, se traduce por la creencia (formulada ó no por símbolos del lenguaje), de que el nexo dinámico establecido en el cerebro, corresponde positivamente á una relación de sucesión, de coexistencia ó de inherencia entre dos ó más fenómenos del mundo exterior. La atención, así como el sentimiento y la conciencia, representan procesos dinámicos colaterales, y en cierto modo accesorios, de la citada relación, puesto que tanto en los

gación de los ejes visuales; indicio claro de que entran en juego, por una suerte de acción retrógrada, los centros perceptivos, aun cuando la construcción imaginativa se verifique en las esferas conmemorativas. Si en vez de las dos clases de conductores mencionados, se admiten solamente los centripetos ó sensorio-conmemorativos, el proceso alucinatorio, conforme también insinúa Tanzi, se explicaría en este caso suponiendo la inversión de la ley de la polarización dinámica. Por lo demás, en el ensueño, el fenómeno alucinatorio no resultaría de una excitación química por causa exterior, sino de la mera sobrecarga de energía de todos aquellos territorios ideográficos asociados á favor de vías antiguamente desarrolladas, y por tanto, muy robustas, territorios que permanecieron mucho tiempo inactivos. Por esta razón, rara vez dan pábulo al ensueño los acontecimientos y preocupaciones de la labor diaria, en tanto que son frecuentísimas las evocaciones de escenas y emociones de la niñez y adolescencia, localizadas en centros no fatigados por lo desusado de la recordación. Cuanto á la incongruencia del ensueño, resultaría del hecho mismo de no participar en la formación de la síntesis plástica ó imaginativa, los focos conmemorativos fatigados, y señaladamente los que colaboran en la labor crítica.

animales como en el hombre, se dan numerosas reacciones reflejas, perfectamente congruentes y dirigidas á un fin, y no acompañadas de tales epifenómenos.

Con lo cual no pretendemos identificar el acto reflejo ni el instinto con el proceso intelectual. Aquellos representan reacciones constantes, generalmente inmediatas, cuyo cumplimiento no exige esfuerzos volitivos de acomodación; en tanto que los procesos intelectuales representan reacciones mediatas, casi específicas para cada persona, y acompañadas de la conciencia de un esfuerzo, de algo así como la sensación de una actividad motriz destinada á andar y seriar cadenas de neuronas débilmente asociadas.

El carácter consciente ó inconsciente de la actividad cerebral acaso dependa, como quieren algunos, del mayor ó menor gasto de fuerza viva que requiere la circulación de la onda nerviosa á través de las series neuronales, según que las vías son amplias y trilladas, ó imperfectas y poco cursadas.

Concepto de la organización cerebral en los mamíferos girencéfalos y vertebrados inferiores.—Las investigaciones de Edinger, de mi hermano y nuestras, demuestran que en los pequeños mamíferos, así como en las aves, reptiles y batracios, existen muy verosímilmente, al lado de focos perceptivos, otros derivados que corresponden probablemente á los conmemorativos humanos. Estas esferas accesorias pertenecen, en los batracios y reptiles, casi exclusivamente al sistema olfatorio; pero en las aves y mamíferos; cuyo cerebro posee ya núcleos perceptivos visuales y acústicos, abarcan quizás los cuatro sentidos principales. El desarrollo notable del asta de Ammon y de otros focos subordinados de la esfera olfativa en los mamíferos girencéfalos, hace también verosímil la opinión de que, por lo menos en uno ó dos órdenes sensoriales (olfativo y acaso visual), los centros conmemorativos secundarios han hecho ya su aparición, aunque reducidos á proporciones restringidas. Las fibras por las cuales se propagarían los residuos sensoriales desde los centros perceptivos á los conmemorativos, son verosímilmente colaterales largas ó ramas de bifurcación de axones proyectivos. En la fig. 863, F, G, mostramos esquemáticamente esta disposición para dos centros conmemorativos hipotéticos de los roedores (visual y olfativo).

En consecuencia, la doctrina de Flechsig por la cual se priva á los mamíferos girencéfalos y vertebrados inferiores de centros de asociación, nos parece inadmisibile. A nuestro juicio, la evolución de los centros sensoriales del cerebro en la escala animal no se da en toda la corteza por escalones ó etapas paralelas, sino por avances continuos, pero desiguales, de aquellas esferas sensoriales cuya actividad es la más conveniente para la satisfacción de las necesidades de la lucha por la vida. Con lo cual queremos decir que en aquellos animales cuyo sentido dominante es, por ejemplo, el olfativo, el cerebro compite si no supera al del hombre en organización, mostrando las mismas especies gerárquicas

de focos odoríferos que en éste; aunque, por lo que toca á otras especialidades sensoriales resulte muy inferior, quedando reducido á los focos perceptores y á algunas pocas y exiguas áreas conmemorativas primarias.

Postulados fisiológicos implicados por la organización de los centros y vías cerebrales.—En nuestro estudio de la forma de la proyección visiva mental y de los entrecruzamientos del nervio óptico y otras vías (1), hemos tratado de demostrar la incomprendibilidad, bajo el aspecto utilitario, del plan arquitectónico del cerebro, si no damos por sentado que la naturaleza, al organizar los centros psíquicos, ha obedecido á estos principios: unidad de percepción; proyección congruente y continua en la corteza de las superficies periféricas, retiniana y táctil; ahorro de espacio y protoplasma conductor.

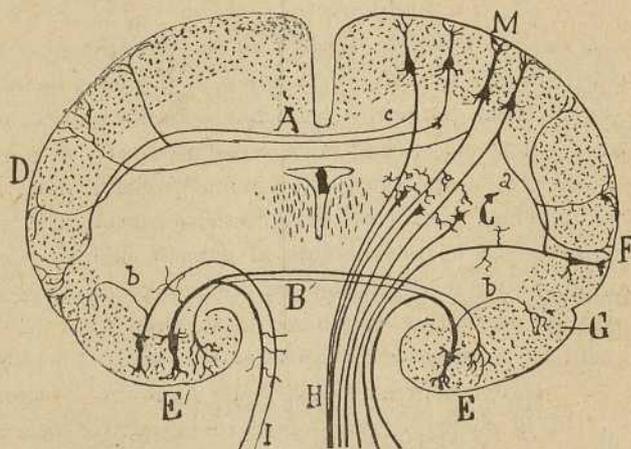


Fig. 863.—Esquema de las fibras de proyección y asociación del cerebro de un roedor. — A, cuerpo caloso; B, comisura anterior; C, cuerpo estriado; D, centro visual conmemorativo; M, foco perceptivo visual; E, núcleo olfativo de percepción; G, esfera olfativa conmemorativa.

Unidad de percepción espacial y tonal. — Examinando la forma de la proyección retiniana en el cerebro, según resulta de las investigaciones de los clínicos y de las disposiciones bien conocidas del quiasma óptico, se echa de ver que las radiaciones nacidas en puntos idénticos de ambas retinas, convergen en el cerebro en un sólo grupo de pirámides isodínamas (véase la fig. 571, R, v).

La unidad de la retina cerebral parece no tener otro objeto que sustituir la dualidad de impresión periférica por la unidad de percepción central. Tan es así, que desde el momento en que se desvían los ejes oculares de la posición de convergencia, la sensación visual se duplica, á

(1) *S. R. Cajal*: Estructura del quiasma óptico y teoría general de los entrecruzamientos de las vías nerviosas. *Rev. trim. microgr.*, tomo III, 1898.

causa de que los puntos idénticos retinianos corresponden ahora, no á una, sino á dos pléyades de pirámides isodinámicas.

Más sencillamente se consigue la unidad de percepción en la esfera sensitiva cerebral. Puesto que cada mitad de la superficie impresionante táctil (y de sensibilidad de los músculos, tendones, etc.), mira á un lado del espacio, y las vías centrales con ella relacionadas son exclusivamente contralaterales, la unidad de percepción resultará de que todo conductor aferente sensitivo aporta un signo espacial específico y se halla en relación constante con un sólo grupo isodinámico de pirámides.

En los centros no espaciales, como el acústico y el olfativo, la naturaleza no ha tenido necesidad de someterse, para obtener la unidad de sensación, á la citada exigencia. Siendo las sensaciones acústicas y olfativas meramente cualitativas ó tonales, importaba poco que la impresión de una misma ondulación tuviera lugar en ambos hemisferios. Hasta en el aparato visual se hace imposible la duplicación de percepciones cuando se despoja á la impresión periférica, por un artificio cualquiera, de su carácter analítico y espacial (1).

Anatómicamente la unidad de impresión acústica y olfativa, podría comprenderse, no obstante la proyección en ambos hemisferios de la misma impresión cualitativa, suponiendo que la pléyade isodinámica está repartida en los dos cerebros, y que toda fibra sensorial aferente se bifurca suministrando: una rama directa destinada á la mitad homolateral de dicha pléyade, y otra cruzada (comisura anterior, etc.), consagrada á la mitad contralateral (2).

Este concepto nos explica una propiedad muy interesante de la comisura anterior, á saber: que esta vía transversal reúne áreas homodinámicas de ambas esferas olfativas, á diferencia del cuerpo caloso, que junta, según hemos consignado y aparece en la fig. 863, A, áreas heterodinámicas de los dos hemisferios. Por donde se infiere que dichas comisuras no son homólogas, toda vez que el cuerpo caloso contiene muy

(1) Por ejemplo, si miramos al cielo azul desviando los ejes oculares no habrá dualidad perceptiva porque habremos suprimido la línea y las sombras que nos dan el valor espacial, quedando solamente la cualidad ó tono igual para ambos ojos (mancha azul uniforme).

(2) Discurrimos aquí en la suposición de que, conforme parece resultar de las experiencias de los fisiólogos y de los hechos clínicos, los dos centros perceptivos acústicos y olfativos posean exactamente el mismo valor fisiológico. Es claro que si, por el contrario, se probara que en cada hemisferio se terminan fibras sensoriales cualitativamente diferentes, habría necesidad de imaginar una especie de quiasma con fibras cruzadas y directas, mediante las cuales cada grupo isodinámico monolateral entrara en conexión con las células receptoras equivalentes de los dos caracoles y de ambas fosas olfativas. Esta conjetura nos parece mucho menos probable que la anterior, la cual se apoya, por lo menos en lo relativo al aparato olfativo, en hechos anatómicos bien observados.

principalmente conductores cruzados de sentidos espaciales (vista y tacto), mientras que la comisura anterior encierra fibras cruzadas de los sentidos meramente cualitativos (oído y olfato).

Dedúcese de lo expuesto, que la naturaleza, para el logro de la unidad de percepción, procede diversamente, según que la impresión periférica posea carácter espacial ó meramente cualitativo. En el primer caso, cada fibra sensorial conductora de un signo espacial peculiar, se termina en un sólo lado del cerebro; en el segundo, las fibras bilaterales conductoras de la misma cualidad, se terminan en los dos hemisferios, con lo que además de acrecerse la intensidad perceptiva, lógrase establecer más cómoda y económicamente vías asociativas entre los centros acústicos y las esferas conmemorativas visuales.

Simetría concéntrica.—Este principio, implicado por los resultados de los estudios fisiológicos y clínicos sobre la situación relativa de las esferas perceptivas de la corteza, puede enunciarse así: las superficies sensibles periféricas de significación espacial (retina y piel), proyéctanse congruentemente en los centros perceptivos del cerebro, de tal modo que cada hemisferio simboliza á la vez una mitad lateral del espacio y de la superficie impresionante. Mas por virtud del cruce de los nervios ópticos y de la decusación adaptativa de las vías centrales táctiles y acústicas, el hemisferio derecho representa el espacio izquierdo y al revés.

Semejante disposición entraña un postulado, ya enunciado en otro capítulo, á saber: que la correcta percepción del espacio visivo y táctil exigen una proyección cerebral, continua y regular (es decir, con mantenimiento de las mismas relaciones de espacio) de la superficie sensible periférica. Por consiguiente, la destrucción central ó periférica de un grupo isodinámico de neuronas, así como el desarreglo ó transtruque de las mismas, produciría necesaria y respectivamente un vacío perceptivo y un desorden de referencia espacial. (Recuérdense los casos de escotoma citados por Wilbrand y Henschen, y consecutivos á lesiones parciales de la fisura calcarina y vías aferentes visivas).

Pero no es esto sólo. Es preciso admitir que idéntico arreglo proyectivo, con subsistencia del signo espacial de los correspondientes grupos isodinámicos, existe también en los focos conmemorativos visuales y táctiles, ya que los recuerdos ópticos y sensitivos se nos presentan como imágenes congruentes y extensas dibujadas sobre el espacio y á menudo exteriorizables (ensueños, alucinaciones) (1).

(1) Los ciegos de muchos años, en quienes tanto la retina como los centros perceptivos están más ó menos desorganizados por desuso, son capaces de ensueños y alucinaciones visuales perfectamente congruentes y proyectables en el espacio, lo que no ocurriría si necesariamente el carácter espacial y proyectivo de los recuerdos dependiese de la colaboración de las esferas perceptivas. Ocioso es decir que tales ensueños se refieren siempre á las adquisiciones de la época de sanidad visual del ciego.

Ahorro de espacio y protoplasma.—Por este principio se justifican numerosas disposiciones anatómicas, á saber: la posición periférica de la substancia gris; la plegadura de la misma (ahorro de espacio y de trayecto de fibras nerviosas); la proximidad de los focos que tienen entre sí poderosas é íntimas relaciones dinámicas (recuérdese, v. gr., la vecindad de los tres centros del lenguaje); el establecimiento de las comisuras en los puntos de más corta distancia transversal; la inmediatez de los focos conmemorativos primarios á los perceptivos, etc. Por economía de conductores se entrecruzaron las vías sensitivas y acústicas, una vez creada la decusación fundamental del nervio óptico, pues sobre ser necesaria la concordancia homolateral de los signos espaciales de las percepciones visuales, táctiles, musculares y tendinosas, la reunión en parajes inmediatos de un mismo hemisferio de todos los focos correspondientes á un mismo lado del espacio, economiza protoplasma y trayecto supérfluo en las vías asociativas.

CONJETURAS HISTOLÓGICAS SOBRE EL MECANISMO DEL SUEÑO, ASOCIACIÓN, FATIGA, MEMORIA, OLVIDO, ADAPTACIÓN FUNCIONAL, COMPENSACIÓN, ETC.—Dejamos consignado ya que una doctrina topo-fisiológica del cerebro por excelente que sea, si es susceptible de allegar datos importantes para el diagnóstico y tratamiento de las enfermedades nerviosas, nos deja en la obscuridad más completa respecto del conocimiento del mecanismo íntimo de los actos mentales. La determinación de la serie de procesos moleculares de que las neuronas son asiento durante la actividad intelectual, exige como cuestión previa una histología cabal y completa de los focos y vías cerebrales, así como ideas precisas sobre esos cambios de conexión ó conmutaciones extremadamente complejas que deben preceder á cada variación dinámica, asociativa, emocional ó motriz. Así y todo, no alcanzaremos aún la explicación mecánica de las operaciones mentales, si la fisiología, ahondando en el análisis del metabolismo nutritivo de las células, no nos revela cuál es la naturaleza de la onda nerviosa, las transformaciones energéticas sobrevenidas durante la génesis y propagación de ésta, así como durante la producción de los fenómenos concomitantes de la percepción y de la idea, á saber: la emoción, la conciencia y la volición.

Este ideal está todavía muy lejano. Pero entre tanto la química, la histología y la fisiología citológica adelantan lentamente hacia él, no estará de más dar á conocer las conjeturas histológicas que, para la comprensión de algunos procesos psíquicos y fisiológicos relativamente simples, se han imaginado en estos últimos años.

Hipótesis de Duval.—Ya hace muchos años que Rabl-Ruckhard (1) sugirió la conjetura de que algunos actos psíquicos pudieran hallar expli-

(1) *Rabl-Ruckhard*: Sind die Ganglienzellen amöboid? etc. *Neurol. Centralbl.*, número 7, 1890.

cación mecánica en el amiboidismo continuo de las células nerviosas ; pero como este autor partía de la hipótesis de las redes nerviosas intersticiales de la substancia gris, que todo el mundo imaginaba como una reja sólida y estable, su concepción no halló ningún eco. Es preciso reconocer que sólo Duval ha tenido el mérito de apoyar dicha hipótesis en hechos anatómicos exactos, aplicándola, con la precisión de concepto y de lenguaje que son propios del histólogo de París, al esclarecimiento de los fenómenos de vigilia, sueño, parálisis histérica, somnambulismo, etcétera.

Según Duval (1), «en el hombre que duerme, las ramificaciones cerebrales de las neuronas sensitivas cerebrales, están retraídas como los pseudopodos de un leucocito anestesiado. Las excitaciones débiles producidas en los nervios sensitivos, provocan en el hombre dormido reacciones reflejas, pero no alcanzan á la corteza cerebral ; excitaciones más fuertes causan el estiramiento ó relajación de las ramificaciones cerebrales de la neurona sensitiva ; de donde el paso de la corriente hasta los elementos corticales y, por consecuencia, el despertar, cuyas fases sucesivas traducen bastante bien el restablecimiento de una serie de articulaciones precedentemente interrumpidas por retracción y alejamiento de las ramificaciones pseudopódicas (2). Explicaríanse de igual manera las anestésias y las parálisis histéricas, así como el aumento de energía de la imaginación, de la memoria, de la asociación de ideas, bajo la influencia de diversos agentes, como el té y el café, que podrían excitar el amiboidismo de la extremidades nerviosas en contigüidad, para aproximar sus ramificaciones y facilitar el paso de las corrientes».

En apoyo de su hipótesis, invoca Duval :

1.º La morfología de las neuronas, cuyas arborizaciones nerviosas terminales se ponen en contacto, según resulta de nuestros trabajos, con el cuerpo y dendritas de otras neuronas.

2.º Las investigaciones de Wiedersheim (3) sobre los movimientos amiboides de ciertas células nerviosas de la *Leptodora hyalina*.

3.º Las observaciones de Pergens, demostrativas de que la porción protoplásmica de los conos de la retina de los peces, se contraen y acortan bajo la influencia de la luz, retracción que ocurriría también en las expansiones protoplásmicas de las neuronas de la capa ganglionar.

(1) *M. Duval*: Hypothésés sur la physiologie des Centres nerveux ; theorie histologique des sommeil. *C. R. de la Soc. de biol.* 2 febrero 1895.

Véase sobre todo: Les neurones, l'amiboidisme nerveux et la theorie histologique du sommeil. *Revue de l'École d'Anthropologie* de París. Tomo X, fasc. II, 1900.

(2) También Lepine, independientemente de Duval, llegó á una concepción análoga. Consultése : Theorie mecanique de la paralysie, hystérique du somnambulismo, du sommeil naturel et de la distraction. *Société de biol.*, 1895.

(3) *Wiedersheim*: *Anat. Anzeiger*. D. 1890.

4.º El descubrimiento, debido á Ranvier, de movimientos en las pestañas terminales de las células olfativas de la rana.

5.º Las experiencias de morfinización, eterización y cloroformización de los animales, efectuadas por Demoor (1), que parecen probar la retracción y desaparición, durante el sueño patológico, de las espinas de las dendritas y el encogimiento de éstas.

6.º Las conclusiones de Stephanowska (2) quien consecutivamente á numerosas experiencias de electrización del cerebro, electro-locución, inhalación de vapores de éter, cloroformo, gas del alumbrado, etc., en los ratones y cobayas, ha visto las espinas ó apéndices piriformes de las dendritas, retraerse, desaparecer y formarse en estas numerosas varicosidades. Como para Stephanowska, el contacto de las neuronas se efectuaría entre ramificaciones nerviosas y las citadas espinas; en cuanto éstas desaparecen, suspéndese el paso de las corrientes y sobreviene el sueño y el reposo.

7.º Los trabajos de Manouelian, efectuados en el mismo laboratorio de Duval, los cuales atestiguan que los ratones sometidos á un ejercicio continuado, y presa, por tanto, de una fatiga extrema, han perdido las espinas de sus células piramidales, adquiriendo además las dendritas terminales un estado moniliforme ó hinchazones locales en forma de bola. Semejante desarticulación de las superficies neuronales, ha sido observada por Manouelian hasta en los glomérulos olfativos, donde el penacho protoplásmico se encoge, resolviéndose en series de esferas voluminosas.

8.º Las investigaciones de Odier (3) sobre la médula espinal, que enseñan (aunque la interpretación de este autor sea inadmisibile) que los anestésicos empequeñecen las dendritas y las corrientes inducidas las encogen fuertemente.

9.º La confirmación, debida á Querton (4), de que, durante el sueño invernal de la marmota, los apéndices piriformes de las dendritas cerebrales están retraídos y modificado el penacho terminal de las pirámides que se presenta salpicado de varicosidades.

10. Las investigaciones de Havet (5), quien ha confirmado algunas de las citadas alteraciones en los invertebrados, singularmente la modificación varicosa y el encogimiento y hasta desaparición de expansiones.

(1) Demoor : La Plasticité morphologique des neurones cerebraux. *Travail fait à l'Institut Salvy. Arch. de biol. de Bruxelles.* Tomo XIV, 1896.

(2) Stephanowska : Les appendices terminaux des dendrites cerebraux et leurs différentes états physiologiques. *Trav. du Lab. de l'Institut Salvy.* Bruxelles, 1897.

(3) Odier : Recherches experimentales sur les mouvements de la cellule nerveuse de la moelle epinière. Genève, 1898.

(4) Querton : Le sommeil hibernant et les modifications des neurones cérébraux. *Trav. de Lab. de l'Institut. Solvoy.* Tomo II, Bruxelles, 1898.

(5) J. Havet : L'état moniliforme des neurones chez les invertebrés et quelques remarques sur les vertebrés. *La Cellule.* Tomo 21, 1899.

La hipótesis de Duval fué combatida severamente por Kölliker (1), que la declaró inaceptable por las siguientes razones: 1.^a, los cilindros-ejes no son contráctiles por ningún género de excitación; 2.^a, en aquellos animales cuya transparencia permite observar las ramificaciones nerviosas sensitivas, no se sorprende ningún movimiento (larvas de batracios y de sireones, etc.); 3.^a, el cilindro-eje consta de protoplasma sólido muy diferenciado, no de materia blanda como los leucocitos; 4.^a, los procesos psíquicos son actos estables, en gran parte regulables tocante á su intensidad y duración; mientras que los movimientos amiboides son continuos, desordenados, obedeciendo fatalmente á los excitantes nutritivos ó térmicos (2).

A los argumentos *a priori* de Kölliker, se han sumado también en estos últimos años algunas observaciones negativas de Azoulay (3), Soukhanoff (4), Lugaro (5) y Reusz (6).

Azoulay, que estudió las pirámides cerebrales del ratón, sometido durante una hora á la acción del éter ó de la fatiga, no pudo hallar ningún cambio morfológico que las diferenciara de las normales.

Soukhanoff, que en un primer trabajo se confiesa entusiasta partidario de la teoría de Duval, vuelve sobre su acuerdo en memorias posteriores, afirmando que la retracción de las espinas y lesión varicosa de las dendritas de los animales narcotizados, fatigados y anemiados (ligadura de la aorta), son la expresión de un proceso morboso que no tiene nada que ver con las fases funcionales fisiológicas de las neuronas (*degeneración varicosa*).

Lugaro, después de declarar que muchas de las modificaciones neuronales descritas por los autores son fruto de una mala fijación de las piezas, propone como resultado de sus investigaciones relativas á la acción de los narcóticos, una hipótesis que viene á ser la antítesis de la de Duval. Para Lugaro, el estado de reposo corresponde á la presencia de dendritas no varicosas y provistas de numerosas espinas; el estado funcional, á la ramificación dendrítica normal, pero exenta de dichos apén-

(1) *Kölliker*: Kritik des Hypothesen von Rabl-Rueckhard und Duval über amiboide Bewegungen des Neurodendren. *Aus. d. Sitzungsber. d. Würzburg. Phys. méd. Gesellschaft.* 1895. Sitz. 9 März, 1895.

(2) Algunas de estas objeciones son muy débiles; el hecho de que no se muevan los axones no autoriza á negar la posibilidad de la contracción de las dendritas centrales ó de las arborizaciones pericelulares, partes neuronales jamás observadas durante la vida.

(3) *Azoulay*: Psychologie histologique et texture du système nerveux. *L'Année psychologique*, 1896.

(4) *Soukhanoff*: Contribution à l'étude des modifications que subissent les prolongements dendritiques des cellules nerveuses sous l'influence des narcotiques. *La Cellule*, tomo 14, 1898.

— Véase también: *Journal de Neurologia*, 1898; y

— L'anatomie pathologique de la Cellule nerveuse en rapport avec l'atrophie variqueuse des dendrites de l'écorce cérébrale. *La Cellule*, 1898.

(5) *Lugaro*: Sulle modificazione morfologiche funzionali dei dendriti delle cellule nervose. *Riv. de patol. ner. e mentale*, 1898.

(6) *Reusz*: Ueber Brauchbarkeit der Golgi'schen Methode in der Physiol. u. Pathol. der Nervenzelle. *Magyar sevoin Archivum*. III, 1902.

dices colaterales, y, en fin, el estado varicoso, á la fatiga. En un trabajo anterior (1) había defendido una idea algo diferente, puesto que afirmaba que el estado de actividad del protoplasma nervioso se acompaña de una turgescencia del cuerpo celular, turgescencia que, propagándose á las dendritas, haría más íntimo y eficaz el contacto entre las articulaciones neuronales, y más expedito, por tanto, el paso de las corrientes.

En cuanto á Reusz, declara los citados cambios y singularmente el estado varicoso, como productos artificiales que se hallan en las piezas normales mal fijadas, como en las provinientes de animales narcotizados, cocainizados y fatigados, y por consiguiente, sin relación alguna con las fases del fisiologismo neuronal. En cambio, recientemente, Narbut (2) cree haber visto disminuir y aun desaparecer, durante la narcosis, las espinas dendríticas del cerebro del perro.

Por su parte van Gehuchten (3), afirma la realidad de los cambios morfológicos producidos por los narcóticos. En las células en reposo, los apéndices (nuestras espinas) serían largos y de espesor uniforme, conformemente con las observaciones de Querton y Lugaro (apéndices filiformes) (4). En ciertos estados experimentales, estos apéndices se acortan, modifican su forma y se hacen piriformes, pudiendo desaparecer completamente, siguiéndose más tarde el estado monoliforme de las dendritas. En cuanto á la significación de tales cambios, van Gehuchten no se pronuncia, ignorando si son la expresión de un estado degenerativo ó de un estado de contracción fisiológica de las neuronas.

Aunque por camino diferente que Duval, también Renaut (5) ha imaginado, fundándose en sus observaciones sobre la retina con el método de Ehrlich, una explicación morfológica de la actividad funcional y reposo. En sentir del histólogo de Lyon, las dendritas de la retina (capas plexiformes), se pondrían en contacto unas con otras, al nivel de sus varicosidades. El estado de reposo se traduciría por un débil desarrollo de las perlas ó esferas dendríticas; mientras que el de actividad se debería á una rica absorción de materia en dichas varicosidades, con acortamiento concomitante de las expansiones protoplásmicas.

De todos los hechos y argumentos expuestos en favor y en contra de la teoría de Duval y congéneres, se deduce que la cuestión del amiboidismo nervioso no puede darse todavía por resuelta, ni positiva ni negativamente. No puede recaer solución positiva, porque todas las modificaciones morfológicas en que la hipótesis se apoya (absorción de espinas, varicosidades, retracción de dendritas consecutivamente á la acción de narcóticos, fatiga, anemia, etc.), son susceptibles de ser interpretadas,

(1) Lugaro : Sulle modificazione delle cellule nervose, &c., 1895.

(2) Narbut : Zur Frage der histologische Schlafes. *Obosrenige Psych.*, n.º 3, 1901.

(3) Van Gehuchten : Anatomie du systeme nerveux. 3.ª edit., 1900, tomo I, página 279.

(4) Esta es una equivocación fácilmente subsanable, con sólo observar á favor del apocr. 1,30 de Zeiss, piezas absolutamente normales. En realidad, en el cerebro normal, así como en todos los centros nerviosos, las espinas se muestran constantemente piriformes, según demostramos nosotros en nuestros primeros trabajos sobre el cerebro. Imágenes parecidas da el método de Ehrlich.

(5) Renaut : Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer. *Bull. de l'Acad. de Med.*, París 1895.

según afirma Soukanoff é insinúa van Gehuchten, como alteraciones patológicas independientes del estado funcional y aun como desórdenes cadavéricos. No ha lugar tampoco á repudiar definitivamente la hipótesis, porque las observaciones negativas esgrimidas contra ella, se refieren exclusivamente á las dendritas, es decir, á uno de los factores de la articulación neuronal, descartando la arborización nerviosa terminal, donde acaso se den, durante la actividad fisiológica normal, fenómenos motores semejantes al amiboidismo (1). Se ha prescindido también del examen del soma y gruesas dendritas, al nivel de las cuales se realizan precisamente los contactos nervioso-protoplásmicos (cestas pericelulares en la médula, cerebelo, bulbo, cerebro, etc.) y transmisiones más importantes, sin otro motivo para la exclusión que la dificultad de las impregnaciones; por donde se ha venido á caer en un error de lógica semejante al tan famoso de Gall, que privaba de localización fisiológica importante á las circunvoluciones cerebrales incapaces de ser exploradas por la palpación.

Añadamos, en fin, que á pesar de las precauciones tomadas con sus experiencias de contraprueba, ni Stefanowska, ni Demoor, ni Soukanoff, nos parecen haber tenido en cuenta lo bastante varias causas graves de error, sobre las cuales hemos llamado en vano la atención hace muchos años, á saber: 1.º La retracción de las espinas y el estado varicoso de las dendritas, son la expresión de una alteración celular *post-mortem*, que se observa constantemente en los preparados normales de Ehrlich y de Golgi, cuando la fijación se hace tardíamente (2). 2.º Por igual motivo, en las piezas gruesas normales, coloreadas por el cromato de plata, las zonas centrales muestran siempre células sin espinas y sembradas de varicosidades. 3.º Cuando la fijación es tardía é imperfecta (método lento de Golgi), las espinas no aparecen. 4.º En fin, las espinas fueron precisamente descubiertas por nosotros en preparados de mamíferos muertos por el cloroformo. Desde hace muchísimos años, tenemos la costumbre de sacrificar los animales por los narcóticos, y jamás, si las piezas son delgadas, y el ácido ósmico penetró rápidamente, hemos logrado discernir en las neuronas varicosidades ú otros cambios no existentes en los animales muertos por hemorragia.

En suma: no somos adversarios de la concepción de Duval; antes bien, sentimos por ella una gran simpatía, bien excusable si se considera que el amiboidismo nervioso, no sólo encaja bien en la teoría neuronal, sino que resulta casi una consecuencia de ella (recuérdense los fenómenos amiboides de las neuronas embrionarias). Pero estimamos también que la prueba experimental se ha planteado en mal terreno, desviando del marcado por el ilustre citado histólogo, que atribuyó los fenómenos motores á las terminaciones nerviosas y no á las dendritas. Hoy por hoy, es fuerza confesar que, aunque una crítica severa rechazara por improcedentes

(1) *A priori*, más verosímil parece que sean asiento del amiboidismo las ramificaciones nerviosas, puesto que hacia ellas van las descargas de las dendritas y del cuerpo celular.

(2) Por ejemplo: si un preparado cerebral de Ehrlich se fija media hora después de comenzar la acción del azul, se ven todavía muchas espinas y un estado varicoso es poco notable; hora y media después faltan por completo las espinas y aparece el estado perlado del protoplasma.

los hechos de retracción de las dendritas alegados por algunos autores, subsistiría todavía la posibilidad de la explicación histológica del sueño, de la distracción, del olvido, y de muchos fenómenos mentales; y se podría defender con fortuna, mientras no aparecieran en contra observaciones precisas y concordantes, recaídas sobre toda la extensión de las articulaciones neuronales, es decir, sobre el soma y dendritas, de un lado, y las ramificaciones nerviosas, de otro; observaciones en las cuales se patentizará la perfecta estabilidad de las superficies de contacto durante los diversos estados fisiológicos susceptibles de experimentación. Y con todo eso, un espíritu escrupuloso hallaría todavía reparos difícilmente refutables, porque es casi imposible efectuar experiencias que se acerquen en sus condiciones á las del estado fisiológico normal, durante el cual los cambios de posición y forma de las ramificaciones neuronales, podrían ser fugitivas y borrarse, cual acontece con los leucocitos en actividad antes de la muerte.

Alteraciones normales y patológicas de las neurofibrillas.—Acabamos de ver que el amiboidismo de las ramificaciones celulares es una suposición cuya prueba definitiva no ha sido todavía dada. Pero existe un amiboidismo interno, es decir, un conjunto de mutaciones del retículo protoplásmico correlativas de algunos estados fisiológicos, las cuales acaban de ser puestas de manifiesto por las investigaciones de Tello (1) y las nuestras (2), y que acaso den cuenta, cuando se estudien mejor, de muchos fenómenos dinámicos neuronales.

Como se ve en la fig. 864, B, las neurofibrillas de las neuronas de los reptiles, entorpecidas por el frío invernal (temperatura de 8 á 12° centígrados), se funden en cordones colosales, finamente granulados, admirablemente impregnables por el nitrato de plata, y separados por grandes espacios claros exentos de armazón. Los filamentos del axon se condensan igualmente en hilo único y homogéneo, que se ramifica al llegar al protoplasma, y los residentes en las dendritas sufren igualmente fusiones y simplificaciones que les prestan aspecto singular. Este fenómeno se presenta también, aunque con otros caracteres, en las células funiculares (fig. 864, C). Sólo las neuronas del cerebro, cerebro medio é intermedio, que se conservan activas á pesar de la acción del frío (el animal tiene en invierno los ojos abiertos y mueve la cabeza), conservan un retículo normal.

Pero en cuanto llega la primavera ó se eleva la temperatura del recipiente en que mora el reptil, ó se le excita por cualquier procedimiento á fin de que la médula espinal entre en juego, las neurofibrillas finas reaparecen, multiplicándose enormemente, y desapareciendo los espacios interfibrilares que tenían ahora un aspecto granuloso. Las investigacio-

(1) *F. Tello*: Sobre la existencia de neurofibrillas gigantes en los reptiles. *Trab. del Lab. de inves. biol.* Tomo II, 1903.

(2) *S. R. Cajal*: Variaciones normales y patológicas de las neurofibrillas. *Trab. del Lab. de inv. biol.* Tomo III, cuad. 1.º, 1904.

nes recientes de Tello, ejecutadas en nuestro laboratorio, prueban que el paso del estado B al estado A (fig. 864, A, D), se consigue con sólo calentar el reptil durante media hora.

En la parte izquierda de la figura presentamos el estado de actividad y en la derecha el de reposo. Adviértase la enorme diferencia del retículo en ambos estados, y téngase presente que en este experimento (absolutamente constante en sus resultados en todos los reptiles) no se han empleado para producir las citadas variaciones más que condiciones perfectamente normales.

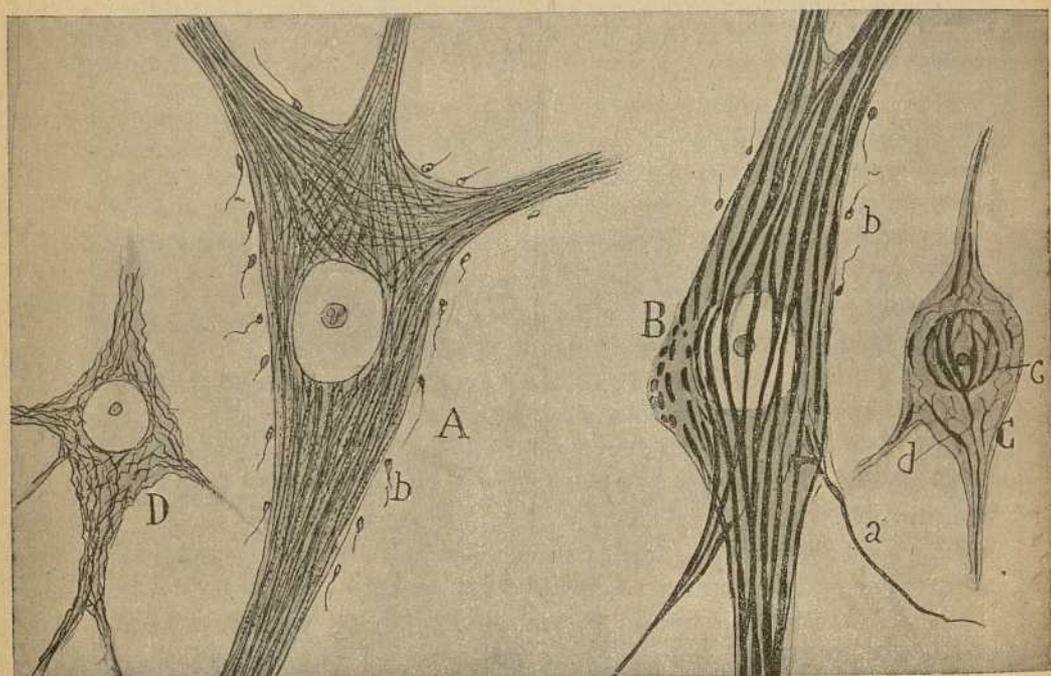


Fig. 864.—Células de la médula espinal del lagarto. — A, D, corpúsculos motor y funicular en actividad (treinta horas de estufa á 30°); B, C, células motrices y funicular de la médula de un lagarto conservado á la temperatura ordinaria (12° centígrados); a, axon; b, mazas nerviosas terminales; c, red perinuclear; d, filamento primario espesado.

Fenómenos semejantes se presentan en las enfermedades nerviosas, por ejemplo, en la rabia, en la cual el reposo de las neuronas proviene de la desorganización de las fibras nerviosas que aportan las corrientes.

En cuanto al mecanismo en cuya virtud la temperatura ó el estado de actividad producen tan interesantísimas variaciones del retículo, nuestros estudios no son suficientes todavía para formular una explicación algo segura.

Hipótesis de Tanzi sobre la hipertrofia por ejercicio de las vías nerviosas (1).—«Una corriente nerviosa que pasa más frecuentemente á través de una articulación neuronal, provocará hipernutrición de las vías sobreexcitadas, y, á la manera de lo ocurrido en los músculos, sobrevendrá una hipertrofia que se traducirá por un aumento de longitud de las ramificaciones neurónicas, y en consecuencia, por una disminución de la distancia que separa las superficies de contacto. Representando estos espacios las resistencias que la corriente debe vencer, resultará que la conductibilidad del sistema nervioso estará en razón inversa de los intervalos interneurónicos. El ejercicio, tendiendo á disminuir estos intervalos, debe, pues, aumentar la capacidad funcional de las neuronas».

Esta teoría, que no se apoya en ningún factor hipotético, sino en la realidad de las conexiones neuronales, tiene la ventaja, según hace notar Soury, de hacernos ver, cómo los actos habituales, en fuerza de repetirse, se hacen fáciles y automáticos, y cómo lo que llamamos movimiento consciente y voluntario, en contraposición del acto reflejo, pudiera depender, en su faz físico-química, de un estado de resistencia al paso de las ondas nerviosas.

Localización del doble proceso intelectual y emotivo, según Lugaro. — Partiendo Lugaro (2) del concepto de la dualidad inseparable intelectual y afectiva de toda operación psíquica, da por verosímil que la elaboración del fenómeno del conocimiento tiene lugar entre las neuronas, ó sea en la articulación de las terminaciones de las fibras nerviosas aferentes con el cuerpo y dendritas de las pirámides; mientras que la de los estados afectivos tendría por *substratum* el interior mismo de la neurona.

El proceso intelectual se relaciona, pues, con las conexiones interneurales, las cuales habríanse establecido desde la época embrionaria, por mecanismo quimiotáctico, semejante al invocado por nosotros para la explicación del crecimiento y articulación de las neuronas en el embrión. El hecho mismo de la transmisión de la onda desde una neurona á otra, obedecería á fenómenos químicos: en realidad, el impulso provoca un cambio químico en las arborizaciones nerviosas, el cual, obrando á su vez como estímulo físico-químico sobre el protoplasma de otras neuronas, crearía en éstas nuevas corrientes. El estado consciente estaría precisamente ligado á los cambios químicos suscitados en las neuronas por las terminaciones nerviosas, cambios que tendrían cierto carácter específico y cualitativo diverso en cada arborización nerviosa sensorial.

Faltan razones para apoyar ó refutar esta ingeniosa conjetura de Lu-

(1) *Tanzi*: I fatti e le induzioni nell'odierna istologia del sistema nervoso. *Riv. sperim. di fren. e di med. leg.* Tomo XIX, 1893.

(2) *E. Lugaro*: I recenti progressi dell' Anatomia del sistema nervoso in rapporto alla Psicologia et alla Psichiatria. *Riv. di pat. ner. e ment.* Vol. IV, fasc. 11 et 12, 1899.

garo, que representa hoy por hoy, y en ausencia de datos fisiológicos objetivos, una mera posibilidad. Notemos, empero, que el tono emotivo que acompaña á nuestras percepciones é ideas podría estar ligado también á la actividad de otros factores constitutivos de la substancia gris (células de axon corto, células y vías de proyección, etc.).

Nuestra teoría del crecimiento perfeccionador de las conexiones interneurónicas (1). — En diversos lugares de nuestros trabajos hemos expuesto nosotros, fundándose en las leyes evolutivas de la morfología neuronal, algunas conjeturas destinadas á explicar el perfeccionamiento por ejercicio de ciertos actos mentales, así como la originalidad y diversidad de los talentos, la memoria lógica y hasta las aberraciones de la asociación.

Acabamos de ver que la hipótesis de Tanzi da cuenta cabal de la facilidad é inconsciencia de ciertos actos mentales, pero no nos explica las aptitudes sobresalientes creadas por el ejercicio mismo, que no consisten siempre en hacer fácil y expeditamente lo difícil, sino en realizar lo imposible. Nadie ignora que la obra de un pianista, de un orador, de un matemático, de un pensador, etc., resulta absolutamente inabordable para el hombre ineducado, cuya adaptación al nuevo trabajo (caso de que concurren en el sujeto circunstancias orgánicas favorables) es obra de muchos años de gimnasia mental y muscular. Para comprender este importante fenómeno se hace necesario admitir, además del refuerzo de las vías orgánicas preestablecidas, el establecimiento de otras nuevas, mediante la ramificación y crecimiento progresivo de las ramificaciones dendríticas y nerviosas terminales. En tal suposición, el talento adquirido (dejando á un lado lo relativo á la capacidad cerebral ó memoria orgánica, cuantía de neuronas y otras condiciones que deben influir también en el resultado), tendría por principal condición la presencia de centros conmemorativos primarios y secundarios provistos de enlaces múltiples y complicados entre órdenes ó pléyades neuronales poco ó nada relacionadas en los cerebros incultos. Por virtud de esta superior asociación, una excitación sensorial ligera, la contemplación de una idea, un estímulo, en fin, cualquiera incapaz de provocar en un cerebro ineducado sino asociaciones vulgares ó ilógicas, suscitaría en las cabezas fuertemente cultivadas é impresionables, combinaciones ideales inesperadas, que traducen esquemática, pero fielmente, relaciones positivas de la realidad exterior, y se condensan y expresan en fórmulas generales y fecundas.

La citada hipótesis explicaría también: la memoria lógica, es decir, ese encadenamiento y subordinación ordenada de las adquisiciones, que no se logra sino tras largo esfuerzo de atención y reflexión, y mediante una nueva organización de los centros conmemorativos; así como la creación

(1) *S. Ramón Cajal*: Consideraciones sobre la Morfología de la célula nerviosa. Madrid, 1895.

de sistemas arquitectónicos de ideas ó construcciones lógicas complicadas (sistemas ó credos filosóficos, religiosos y políticos).

Las observaciones y argumentos que sirven de apoyo á esta hipótesis son :

1.º Durante el desarrollo embrionario, las dendritas y ramificaciones nerviosas se extienden y ramifican progresivamente, poniéndose en contacto con un número cada vez mayor de neuronas (véase *Histogenesis de la médula espinal*, capítulo XXI, tomo I).

2.º Es un hecho también que el ajuste definitivo de estas relaciones no se verifica sino después de algunos tanteos, advirtiéndose que antes de que las expansiones lleguen á su destino y creen articulaciones estables, desaparecen numerosas ramas accesorias, especie de asociaciones de ensayo cuya existencia prueba la gran movilidad inicial de las arborizaciones celulares.

3.º En algunos casos las expansiones se extravían contrayendo conexiones anormales (ramas intra-epiteliales, etc.). Recientemente hemos hallado en el perro de pocos días axones terminados por error en la cavidad endodermal y en vías de reabsorción.

4.º Este movimiento de crecimiento de las expansiones se continúa después del nacimiento, existiendo una gran diferencia en punto á longitud y caudal de ramificaciones neuronales secundarias y terciarias, entre el niño recién nacido y el hombre adulto.

5.º Es también verosímil que semejante desarrollo se perfeccione en ciertos centros á impulsos del ejercicio, y, al contrario, se suspenda y aminore en las esferas cerebrales no cultivadas.

6.º Prueban las experiencias de sección de los nervios que los axones periféricos, tanto sensitivos como motores, son susceptibles de crecer y arborizarse, restaurando sus conexiones con la piel y músculos y organizándose de un modo algo distinto.

7.º La patología nerviosa conoce infinitos casos de restauración funcional tras graves lesiones de centros corticales diferenciados (restablecimiento de la articulación de la palabra en la afasia motriz, desaparición de la sordera mental, reaparición de la sensibilidad en la apoplejía, etc.). Esta vuelta á la normalidad cuando las fibras nerviosas se han desorganizado, sólo se comprende bien admitiendo que en el cerebro, como en los nervios periféricos seccionados, el cabo sano del axon es susceptible de crecer y de emitir colaterales nuevas, las cuales, corriendo á través de las partes enfermas, restablecen la articulación con las neuronas desasociadas. Cuando estas han sido destruídas, las ramas neoformadas saldrían al encuentro de otras células nerviosas, á quienes imprimirían nuevo carácter funcional.

Las nuevas expansiones se orientarían en el sentido mismo de las corrientes nerviosas dominantes ó en el de la asociación celular objeto de

las reiteradas sollicitaciones de la voluntad. Esta hipertrofia de los extremos celulares podría acompañarse de cierta congestión activa que suministraría los materiales nutritivos. Por lo demás, según expusimos en otro capítulo (véase histogenesis medular), el mecanismo del crecimiento podría comprenderse subordinándolo á acciones quimiotácticas.

Si la admisión de la capacidad de crecimiento y asociación de las neuronas en el adulto nos dan cuenta del talento de adaptación y de la aptitud para variar nuestros sistemas de ideas, es claro que la suspensión de esta actividad en el anciano ó en el anquilosado (por ausencia de cultura mental ú otros motivos), sería susceptible de esclarecer en cierto modo la fijeza de las convicciones, la inadaptabilidad al medio moral y hasta las violencias del misoneísmo; y cuando, en virtud de causas más ó menos patológicas, se produzca la flojedad articular, quiero decir la atrofia y encogimiento de las expansiones y la disgregación parcial de los sistemas conmemorativos, el resultado será la amnesia, la pobreza de la asociación, la inercia mental, y (extremándose la perturbación) hasta la imbecilidad y la locura. Y podría añadirse aún que si en el loco, el amnésico y el anciano son más persistentes los recuerdos antiguos que los modernos, ello se debe á que las vías de asociación primitivamente creadas alcanzaron inusitada robustez, como formadas al fin durante la época en que la plasticidad neuronal alcanzó el máximum de energía.

Con lo cual no pretendemos excluir, para la explicación de los fenómenos adaptativos y regresivos á que aludimos, otros factores cuya significación es hoy por hoy indeterminable, tales como: los cambios ocurridos en las vías intraprotoplásmicas (espongioplasma y neurofibrillas), las variaciones de composición química de las células, la riqueza en neuronas de axon corto, las modalidades en el número y posición de los corpúsculos neuróglícos de la substancia gris, etc.

CAPÍTULO XLIX

GANGLIOS DEL GRAN SIMPÁTICO

Estructura de la cadena simpática intervertebral.—Ganglios del intestino.—Ganglios cardíacos.—Terminaciones simpáticas en el corazón y las arterias.—Terminaciones simpáticas en las glándulas.—Marcha de las corrientes en el sistema simpático.

Hasta aquí hémonos ocupado exclusivamente del análisis del eje cerebro-raquídeo ó sistema nervioso de la vida de relación; mas para completar nuestros estudios neurológicos, debemos ahora tratar, en un pos-trer capítulo, del *gran simpático* ó sistema nervioso de la vida vege-tativa.

Constituye el *gran simpático* una cadena de centros nerviosos destina-dos á regir los músculos de fibra lisa y á presidir, en general, á todas las actividades de la vida nutritiva. Para semejante cometido, su acción de-bía ser y es independiente de la voluntad, y por consiguiente, de los cen-tros cerebrales superiores. Sin embargo, esta autonomía funcional es sólo relativa. En realidad, según veremos luego, la cadena simpática re-cibe raíces ó vías aferentes motrices (*ramos comunicantes*) de la médula espinal; de suerte que, bajo el aspecto fisiológico, dicho sistema nervio-so puede considerarse como un mecanismo reflejo-motor subordinado al asta anterior del eje raquídeo, y diferenciado para regir y coordinar auto-máticamente los movimientos de las vísceras y vasos.

En el sistema simpático hay que considerar dos órdenes de centros: la cadena longitudinal gangliónica ó *gran simpático* propiamente dicho; y los *focos viscerales*, ó *sistema ganglionar periférico*, residentes en el in-testino, corazón y parénquima glandular.

GANGLIOS SIMPÁTICOS INTERVERTEBRALES

Los ganglios simpáticos son unas masas grises, por lo común ovoideas ó fusiformes, alargadas en el sentido del eje del tronco y unidas longi-tudinalmente en cadena, á favor de un cordón nervioso intermediario. Tales centros, situados en el tórax, delante de los espacios intercostales, entre los cabos posteriores de las costillas, suelen ser tantos como ner-vios raquídeos. Por excepción, sin embargo, redúcense á tres en la re-gión cervical, á cuatro en la región lumbar y sacra. En ciertas regiones,

además de la cadena principal, existen ganglios complementarios, que apartándose de la columna vertebral, se aproximan á los órganos cuyos movimientos rigen. Tales son: en la cabeza, el ganglio oftálmico, el eseno-palatino y submaxilar; en la cavidad abdominal, los solares, semilu-

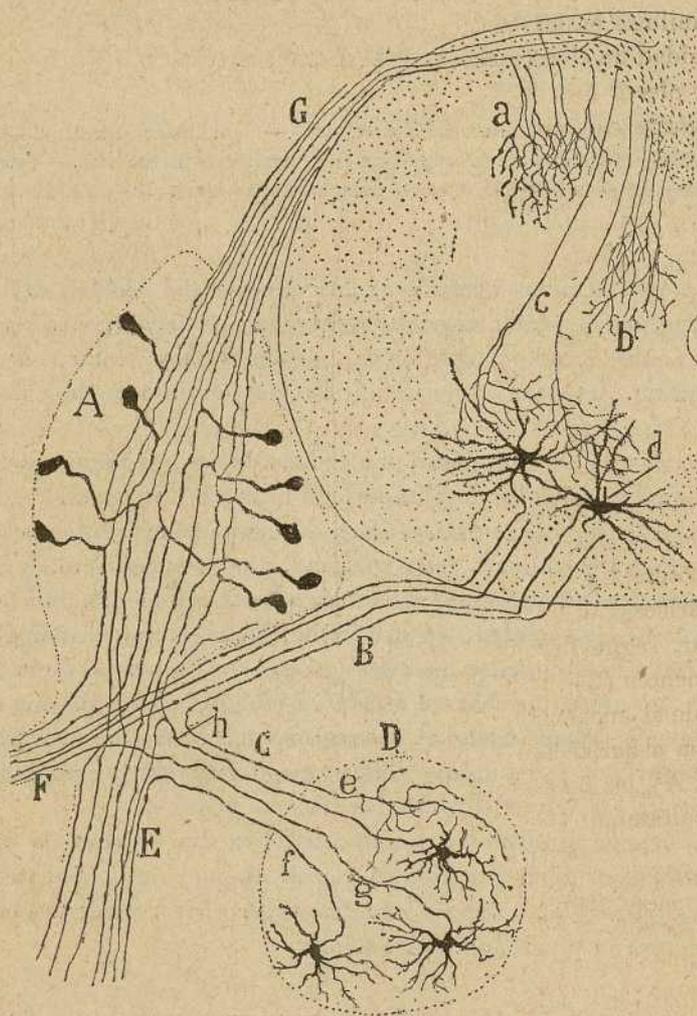


Fig. 865. — Esquema destinado á mostrar las raíces de los nervios raquídeos y sus relaciones con la médula espinal, ganglios raquídeos y simpáticos. — A, ganglio raquídeo; B, raíz anterior; C, ramo simpático comunicante; D, ganglio simpático; G, raíz posterior; F, rama posterior del par raquídeo; E, rama anterior.

nares, mesentéricos, hipogástricos, etc. Por lo demás, estos focos accesorios coinciden estructuralmente con los centros principales ó intercostales.

En cada ganglio simpático hay que estudiar las siguientes partes: la

substancia gris propia; las raíces ó vías de unión con los pares raquídeos; los *cordones intermediarios*, y los *nervios viscerales*.

SUBSTANCIA GRIS DE LOS GANGLIOS.—Consta de células nerviosas, fibras nerviosas meduladas y ameduladas, y corpúsculos neuróglícos.

Células simpáticas.—Los cortes finos de un foco simpático coloreados por las anilinas básicas revelan, dispuestos sin orden y en masa apretada, una infinidad de elementos de talla variable, y separados en muchos parrajes por plexos intercalares. Bajo el aspecto del volumen, distingúense dos categorías celulares: grandes, cuyo diámetro oscila entre 40 y 60 μ (gato, perro, etc.); y medianas y diminutas (de 20 á 28 μ).

Todos estos corpúsculos afectan forma más ó menos estrellada y están provistos de numerosas expansiones, según reconoció hace ya muchos años Remak y comprobó Ranvier. Pero la verdadera morfología de estas células sólo puede estudiarse con el cromato de plata, el cual, aplicado especialmente en los animales jóvenes, nos las presenta muy semejantes á las del eje cerebro-raquídeo, es decir, provistas de dos clases de expansiones: cortas ó dendríticas, y larga ó axon (1).

a) Poseen las dendritas bastante espesor en su origen, muestran un contorno desigual, á veces varicoso, divergen en varios sentidos, y después de largo trayecto flexuoso, suelen dividirse y subdividirse, hasta terminar libremente en el espesor del ganglio. En algunas células, las dendritas se dicotomizan más tempranamente, descomponiéndose en arborizaciones varicosas ó en penachos de ramas de contorno desigual. No es raro notar, según descubrimos nosotros y han confirmado Retzius (2), van Gehuchten (3), L. Sala (4) y Kölliker, que la ramificación dendrítica sale al encuentro de una célula vecina, en torno de la cual extiende una arborización varicosa. En fin, en los preparados de Ehrlich (fig. 868, A), las finas ramas dendríticas aparecen (fig. 871, b), sembradas de abultamientos vacuolados, en un todo semejantes á los que el azul

(1) El hecho de que las células simpáticas poseen dendritas y un axon, como las cerebro-raquídeas, fué primeramente reconocido por nosotros, aunque después de alguna vacilación, motivada por haber estudiado los ganglios de las aves, en los cuales las dendritas suelen ser tan largas, que es sumamente difícil comprobar su terminación intraganglionar. En cambio, en los mamíferos (perro y gato) las dendritas afectan en la mayoría de las neuronas simpáticas menor longitud, y la diferenciación de expansiones se presenta con mayor claridad. Véase nuestro folleto: *Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamíferos*, *Gaz. San. de Barcelona*, 10 diciembre de 1891. Poco tiempo después (1892) confirmaron esta disposición fundamental: Retzius, van Gehuchten y Luigi Sala.

(2) *G. Retzius*: Ueber den Typus der sympathischen Ganglienzellen de höheren Thiere. *Biol. Untersuch.* N. F. Bd. III, 1892.

(3) *Van Gehuchten*: Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammifères et chez l'homme. *La Cellule*, tomo VIII, 1 fasc. 1892.

(4) *Luigi Sala*: Sulla fina Anatomia dei ganglii del simpatico. *Monitore Zool. ital.*, 31 agosto, 1892, anno III, núm. 7-8.

de metileno denuncia en las expansiones protoplásmicas de la retina y cerebro, de las cuales discrepan, sin embargo, por un carácter negativo: la ausencia de espinas colaterales ó apéndices piriformes. Por lo demás, según notaremos luego, la presencia de tales varicosidades, así como las repetidas divisiones, son rasgos de mucha importancia para distinguir, tanto en los preparados de Ehrlich como en los de Golgi, las dendritas simpáticas de la expansión funcional donde faltan dichos atributos.

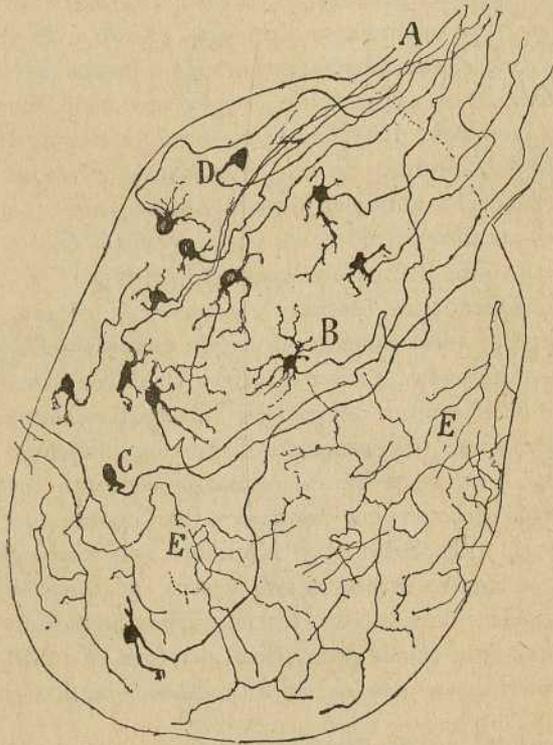


Fig. 866.—Ganglio cervical superior del ratón de pocos días.—B, C, D, células nerviosas cuyo axon iba al cordón ascendente; E, arborizaciones nerviosas de fibras medulares ó motrices.

Las últimas y más delgadas ramificaciones acaban por una varicosidad, después de emitir en ángulo recto algunas ramillas ó apéndices cortos, á su vez divididos del mismo modo y terminados mediante espesamientos (fig. 867, B, F).

Bajo el aspecto de la disposición general de las dendritas y otros atributos, hemos distinguido en los ganglios simpáticos las siguientes modalidades neuronales:

1.^a *Células estrelladas de grandes y larguísimas dendritas.*— Son bastante numerosas en todos los ganglios de la cadena simpática, así

como en los semilunares, solares, etc., y se caracterizan por presentar tres, cuatro ó más dendritas robustas, divergentes, rara vez dicotomizadas, que se continúan con fibras varicosas de tan extraordinaria longitud, que abarcan la mayor parte del ganglio (1). Estas células, confirmadas por Dogiel (2), que les da el nombre de *corpúsculos sensitivos*, son muy numerosas en los ganglios de las aves, particularmente en las pequeñas, y pueden fácilmente inducir á error, tomándoselas como axones ó expansiones extragangliónicas, según nos ocurrió á nosotros al principio y recientemente á Dogiel, para quien dichas ramas emergerían con los cordones gangliónicos é irían á terminarse en las mucosas. Pero

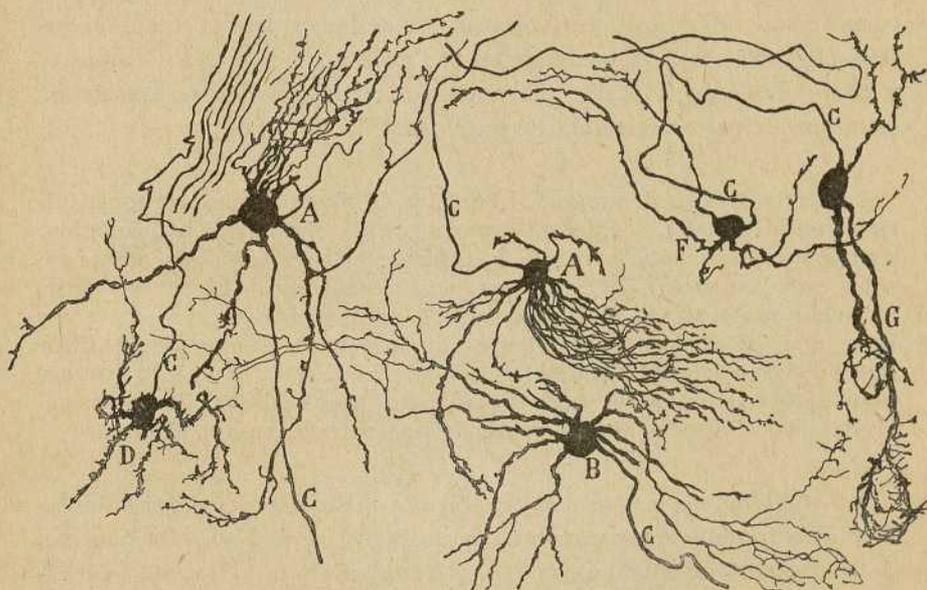


Fig. 867.—Diversos tipos celulares de los ganglios simpáticos del perro adulto. Método de Golgi. — C, axon. (Tomada de nuestra antigua memoria sobre el gran simpático).

en realidad, si no en todas, en algunas de ellas cabe comprobar su terminación en pleno ganglio, bajo la forma de ramillas varicosas, bifurcadas ó provistas de ramúsculos cortos y recios, nacidos en ángulo recto. Y es de presumir que las demás se comporten del mismo modo, aunque

(1) *S. R. Cajal* : Notas preventivas sobre la retina y gran simpático, etc. Barcelona, 1891.

— Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso: I. Estructura de los ganglios simpáticos, 20 de agosto 1891.

(2) *A. Dogiel* : Zur Frage über der feineren Bau des Sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren. *Arch. f. mikros. Anat. & Bd.* 46.

— Zwei Arten sympatischen Nervenzellen. *Anat. Anzeiger.* n.º 21. 1896.

dificultades técnicas casi insuperables no consientan siempre la demostración absoluta del hecho (fig. 868, A).

2.^a *Células con hacecillos dendríticos.* — Han sido vistas y descritas por Kölliker, que estimó los haces como fibras de Remak. En realidad, según puede verse en las figuras 867, A y 868, C, todas las dendritas de los haces son cortas, terminando á poco trecho, ya por arborizaciones varicosas y groseras, ya por ensanchamientos nudosos y como desgarrados. Comúnmente, las células con hacecillos afectan gran talla, lo mismo que las estrelladas de muchas expansiones divergentes.

3.^a *Células de expansiones cortísimas y groseras.* — La observación de tales células diónos la persuasión íntima de la existencia de ramas cortas comparables á las protoplasmáticas de los centros encéfalo-medulares (fig. 867, D). Estas dendritas son gruesas, ó de contorno grosero, y se dividen á poco trecho, acabando por arborizaciones varicosísimas, en su mayor parte pericelulares y vellosas (fig. 867, G).

En sentir de Van Gehuchten, L. Sala y Kölliker, tales nidos constituirían una disposición accidental desprovista de significación fisiológica, simple resultado de la forma de los intersticios celulares. Sin embargo, si los referidos plexos pericelulares constituyen, según es de presumir, un hecho anatómico de cierta importancia, cabría admitir, sin contrariar la ley de la polarización dinámica, que merced á tal disposición, las fibrillas nerviosas de origen espinal (véase más adelante), entran en contacto, conjuntamente con el soma radiado, con las susodichas dendritas perisomáticas. De todos modos, este punto permanece todavía dudoso.

4.^a *Células con penacho monolateral.* — En ciertos corpúsculos las dendritas brotan exclusivamente por un lado, emergiendo del opuesto, de contorno redondeado ú ovoideo, el axon, que toma dirección contrapuesta. Generalmente estos corpúsculos, así como los fusiformes ó bipolares que constituyen una forma afine, residen entre fascículos de fibras nerviosas (fig. 868, C).

b) *El axon* de todas estas modalidades celulares es bastante grueso (á veces más que las dendritas), y se le distingue, más que por su espesor, por la lisura de contorno, frecuencia de una revuelta inicial, dirección opuesta á menudo á la de las principales dendritas, y sobre todo, por su extraordinaria longitud y ausencia de ramificaciones. En los preparados de Ehrlich se reconoce también por carecer de varicosidades, teñirse menos intensamente que las dendritas, mostrar contorno liso y exhibir, de distancia en distancia, unas pequeñas manchas ó acúmulos de materia cianófila, que apenas sobresalen de la superficie de la fibra (fig. 868, D). En fin, perseguido insistentemente, se observa que tras un itinerario, á veces largo, se incorpora á un paquete de fibras de Remak, con el cual emerge del ganglio.

Según hicimos notar más atrás, estos axones carecen de mielina y representan, por tanto, los tubos designados *fibras de Remak* de los nervios simpáticos. Sin embargo, Kölliker supone que tales fibras cúbranse en ciertos casos de mielina, confundiéndose con las fibras de origen cerebro-raquídeo. Nuestras investigaciones, efectuadas en los ganglios del perro y del gato, no confirman este parecer, contra el cual hablan perentoriamente estas observaciones: *a*) jamás hemos podido ver una estrangulación en aquellos axones que fueron seguidos á gran distancia desde

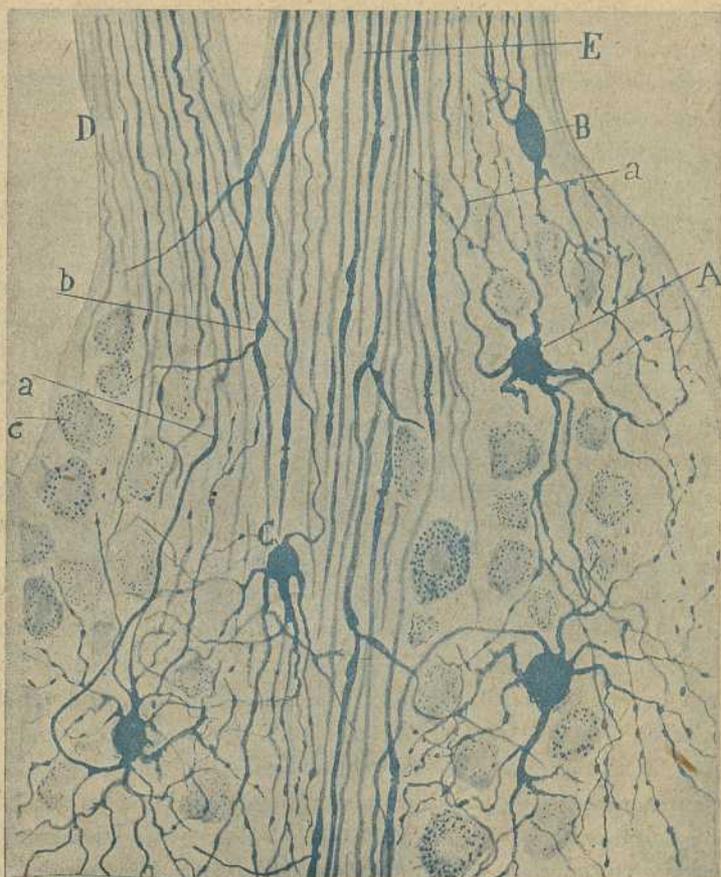


Fig. 868. — Corte longitudinal del ganglio cervical inferior del gato adulto. Método de Ehrlich-Bethe). — A, B, C, diversos tipos celulares; D, ramo comunicante gris portador de fibras de Remak; E, cordón simpático interganglionar; *a*, axon simpático; *b*, fibra medulada de origen espinal con sus bifurcaciones.

la célula de origen; *b*) las estrangulaciones se presentan muy claramente en los tubos medulados llegados de los *rami comunicantes* blancos de la médula espinal (véase fig. 868, *b*); *c*) en muchos casos hemos logrado sorprender cordones emergentes del ganglio (ramos comunicantes grises y ramos viscerales), compuestos de cientos de fibras de Remak, ninguna de las cuales poseía estrangulaciones; *d*) en fin, cosa análoga se com-

prueba en los preparados de Weigert-Pal, donde la mielina aparece exclusivamente en los ramos comunicantes blancos y en su continuación intraganglionar con el cordón longitudinal.

Textura fina de las células simpáticas. — Cuando se colorean en el conejo, y mejor en el gato ó perro, estos corpúsculos por el nitrato de plata reducido (1), adviértese en el protoplasma una gran riqueza de neurofibrillas. Estas, que son más finas que las de los ganglios raquídeos, dispónense en hacecillos situados entre los husos cromáticos y convergen en el axon y expansiones protoplásmicas, dentro de las cuales se las persigue largas distancias. El plexo neurofibrillar del soma se presenta en muchas células dividido en dos planos: uno superficial muy espeso (figura 869, A), sembrado de huecos para los grumos cromáticos, y otro perinuclear ó profundo, más denso y delgado (*c*). Y del mismo modo que en otras neuronas de la médula, bulbo, cerebro, etc., obsérvase que en cada expansión existen fibras continuadas con los dos citados plexos, disponiéndose las del perinuclear en el eje y las del superficial en la corteza de las dendritas y axon. Existe cierta diferencia de colorabilidad (demostrable también en las células de Purkinje del cerebelo) entre el soma y las dendritas; quiero decir que á menudo las neurofibrillas de éstas se tiñen más intensamente que las del cuerpo celular y al revés. Entre las neurofibrillas yacen los grumos cromáticos, que son finos y muy numerosos, según muestran los preparados de Nissl. En fin, las investigaciones de Veratti y de Holmgren han puesto también en evidencia, dentro del protoplasma y en las cercanías del núcleo, una red lacunaria semejante á la descrita en los ganglios raquídeos y otros centros nerviosos.

El núcleo es voluminoso y casi siempre único, aunque alguna vez se haya visto duplicado (conejo). En su interior exhibe constantemente uno ó varios nucleolos principales, formados, como en la mayoría de las neuronas, por un conglomerado de esférulas pequeñísimas (2) coloreables en negro ó pardo por el nitrato de plata, y reunidas á favor de una ganga. No suelen faltar tampoco los cuerpos accesorios (fig. 869).

Exteriormente, la célula simpática está rodeada de una fina membrana salpicada de núcleos y más delgada que la de los corpúsculos ganglionares raquídeos (fig. 869, *b*). Por debajo de ella muestran además los preparados de Golgi (en los parajes en que no se ha teñido el cuerpo celular) una capa ó depósito granuloso de color claro que se prolonga en torno de las expansiones y sobre el cual destacan á veces líneas ó fajas granujientas negras, dispuestas frecuentemente en red. Semejante capa ó forro pericelular, que corresponde quizás á la red de Golgi y Bethe, representa

(1) *S. Ramón Cajal*: Sobre un sencillo método de coloración de las neurofibrillas y sus efectos en diversos centros nerviosos. *Trab. de Lab. de Invest. biol.* Tomo II, 1903.

(2) *S. Ramón Cajal*: *Loc. cit.*, pág. 149.

probablemente algún acúmulo de cemento ó substancia intersticial modificada por la acción del bicromato de potasa. A nuestro juicio, en esta corteza es donde residen las arborizaciones nerviosas y dendríticas pericelulares.

Fibras nerviosas.—Las células gangliónicas están dispuestas en islotes ó pléyades de extensión y forma sumamente variables, por lo cual no se prestan á descripción exacta. Dentro de las pléyades y separando los elementos simpáticos, adviértense numerosos haces de fibras, en su mayoría dendríticas, las cuales se presentan en los cortes, entrecruzadas

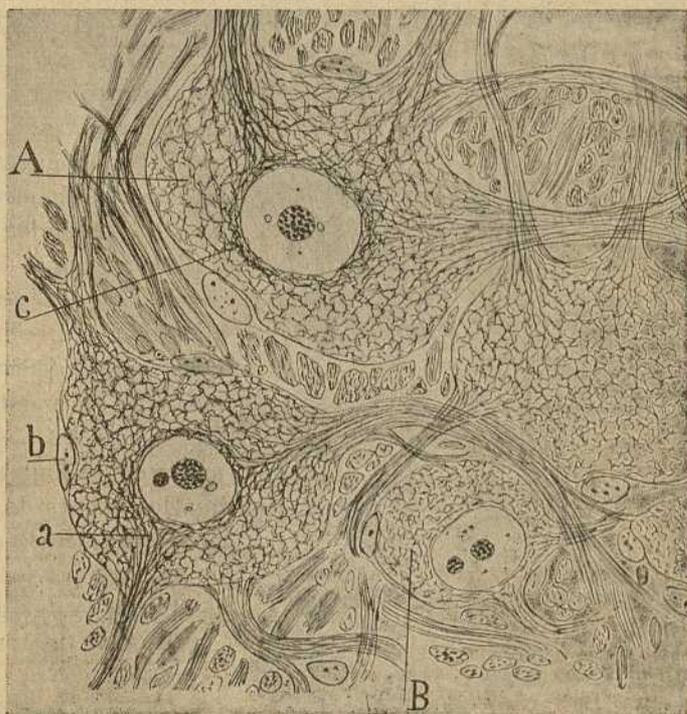


Fig. 869. — Trozo de un corte del ganglio cervical superior del gato adulto. Método del nitrato de plata reducido). — A, retículo protoplásmico de una célula grande; B, célula mediana; a, filamentos que se dirigen al plexo perinuclear; b, núcleo de la cápsula; c, red perinuclear. (Obj. 1'30 apocr.).

de mil modos y separadas por algunos núcleos de neuroglia. Y entre pléyade y pléyade, percíbense robustos paquetes de fibras nerviosas, constitutivos de tabiques continuados en la periferia ganglionar con los cordones aferentes y eferentes. Entre los macizos fibrilares destaca, por robusto y constante, uno situado hacia el centro gangliónico y prolongado con los cordones comisurales ó intergangliónicos. Este recio sistema conductor, á menudo descompuesto en haces secundarios, contiene una gran cantidad de tubos medulados (fig. 868, E).

El análisis cuidadoso, en los preparados de Golgi y Ehrlich, de las fibras nerviosas constitutivas de los citados haces separatorios de las pléyades celulares, permite

reconocer (excluidas las dendritas) tres clases de fibras nerviosas: las *simpáticas*, las *espinales* ó *motoras* y las *sensitivas* ó de los ganglios raquídeos.

a) Fibras simpáticas ó de Remak — Hemos tratado ya de su aspecto y origen; réstanos exponer solamente su terminación. Nuestras investigaciones (1) en los fetos y animales recién nacidos, coincidentes con las observaciones fisiológicas de Langley y con las anatómicas (hechas después, pero independiente-mente de las nuestras) de v. Lenhossék (2), han demostrado definitivamente que los axones de las células simpáticas, después de marchar por los paquetes fibrilares del ganglio, siguen uno de estos tres caminos.

a) La inmensa mayoría dirígese transversalmente al contorno ganglionar é

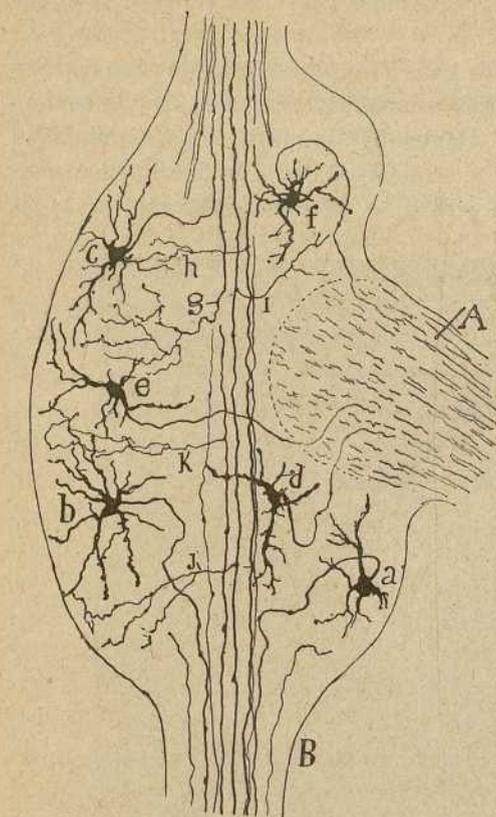


Fig. 870. — Corte longitudinal de un ganglio simpático cervical del embrión de pollo de dieciséis días. — A, nervio raquídeo vecino; B, cordón longitudinal interganglionar; a, b, c, células cuyo axon se incorpora á este cordón; d, e, f, células cuyo axon va al nervio raquídeo; g, fibra terminal cerebro-raquídea; j, k, colaterales de estas últimas fibras.

ingresa en los *rami communicantes grises*, para pasar, después de doblarse hacia afuera (fig. 870, e, f, d), á los pares raquídeos (fig. 865, f, g). En

(1) S. Ramón Cajal: Los ganglios y plexos nerviosos del intestino y pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático general. Nov. 1893, Madrid.

— Véase también: Les nouvelles ideés sur la structure des systeme nerveux, etc. París, 1894, y Atlas der Pathol. Histologie der Nervensystems, IV Lief. *La sine anatomie de la moelle epinière*. Berlín, 1895.

(2) M. v. Lenhossék: Beitrage zur Histologie des Nervensystems &. IX. Ueber das Ganglien Sphenopalatinum und den Bau der sympathischen Ganglien. Wiesbaden, Enero de 1894.

algunos casos, según se aprecia en la fig. 865, *h*, estos axones comunicantes se bifurcan en su arribo á dichos cordones, engendrando una rama gruesa periférica y una más fina, indivisa ó bifurcada á su vez, la cual corre hacia adentro en dirección de la médula espinal, entremezclada con las fibras de raíz anterior. Ignoramos el paradero y significación de estas ramas internas que podrían muy bien representar los contingentes simpáticos destinados á las arterias de la médula y ganglios raquídeos.

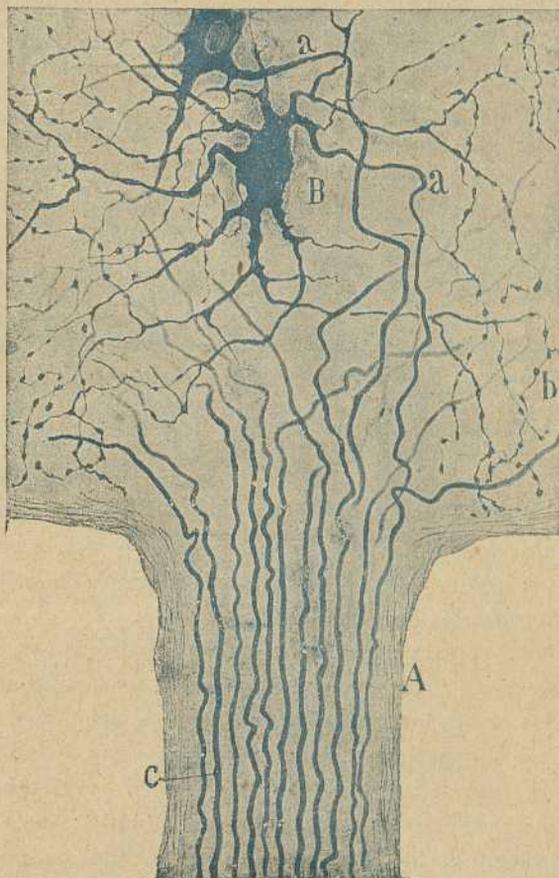


Fig. 871. — Trozo de un ganglio simpático del gato con la emergencia del cordón de unión con los pares raquídeos (ramo comunicante gris). — A, rama comunicante; B, célula cuyo axon se dirige á ésta; a, axon; b, dendritas varicosas.

Los detalles del curso de las referidas fibras aparece en la fig. 870, donde se ve que los axones simpáticos forman dos haces: uno grueso destinado á la rama raquídea anterior y otro fino consagrado á la posterior. En las aves, en donde el par raquídeo cruza el espesor mismo del ganglio simpático (región cervical), es todavía más fácil que en los mamíferos esta comprobación (fig. 870, *e* y 872, *b*).

Durante este trayecto inicial, dichos axones no emiten colaterales ni se bifurcan, limitándose á incorporarse á los troncos nerviosos cerebro-raquídeos.

b) Otros axones menos numerosos caminan por el eje ganglionar, y subiendo ó bajando abordan los cordones intermediarios de la cadena simpática para pasar á focos vecinos. Tales fibras, que aparecen muy claramente en los cortes longitudinales de los ganglios raquídeos (figura 870, *b, c*), no sabemos si constituyen un sistema asociativo longitudinal, contrayendo relaciones con los elementos congéneres de vecinos focos, ó si, según parecen implicar los experimentos fisiológicos de Langley, ganan tan sólo próximos focos, para hacerse en definitiva periféricas con otros *rami communicantes*.

c) En fin, en algunos ganglios raquídeos, y señaladamente en el cervical superior y focos del plexo solar, hemos sorprendido la emergencia de axones que marchaban directamente hacia las arterias ó hacia los órganos viscerales inmediatos, sin incorporarse previamente á cordones nerviosos cerebro-raquídeos. Tales axones constituyen nervios viscerales directos.

b) **Fibras nerviosas espinales ó motrices.** — Los importantes experimentos fisiológicos de Langley probaron hace tiempo la existencia, en el sistema simpático, de dos órdenes de fibras motrices: unas llegadas de la médula espinal con las raíces anteriores y terminadas en los ganglios simpáticos (*fibras pregangliónicas* de este autor, *motrices de primer orden* de Kölliker); y otras, nacidas en las células simpáticas, incorporadas á los pares raquídeos con los *rami communicantes* grises, y terminadas en las vísceras y músculos lisos (*fibras post gangliónicas* de Langley, *motrices de segundo orden* de Kölliker).

Fundóse Langley para hacer la precedente distinción en muchos, hábiles y demostrativos experimentos fisiológicos efectuados en los animales envenenados con la nicotina. Esta substancia tiene la curiosa propiedad de paralizar el cuerpo de las neuronas simpáticas, dejando subsistente la conductibilidad de las fibras de los ganglios raquídeos y de las ramas viscerales ó periféricas simpáticas. Por ejemplo: en el gato nicotinizado la excitación de los *rami communicantes* blancos, por donde vienen al foco las fibras de origen medular, no da resultado alguno, á causa de hallarse paralizados los elementos simpáticos subordinados; mas si se estimulan los ramos simpáticos incorporados á los pares raquídeos (comunicantes grises), sobrevienen reacciones motrices en el aparato vascular correspondiente, y señaladamente en una determinada faja cutánea de *arrectores pilorum*; con lo que el pelo del animal se eriza, tomando un aspecto particular. Estos efectos lógranse también en el animal no envenenado, con tal de estimular las raíces medulares simpáticas; pero en tal caso la reacción motriz periférica suele ser mucho más exten-

sa, resultado que Langley interpreta muy discretamente, admitiendo que las citadas fibras de origen medular entran en relación, mediante colaterales, con varios ganglios de la cadena simpática.

Esta dualidad del sistema motor simpático (reductible como se ve á dos neuronas escalonadas, la *medulo-simpática* y la *simpatico-visceral*), así como la admisión teórica de colaterales plurigangliónicas en las citadas fibras motrices de primer orden ó medulo-simpáticas, han sido comprobadas en el terreno anatómico por nosotros, así como por Retzius, van Gehuchten, Kölliker, etc. En efecto, nuestras observaciones (1) han puesto de manifiesto la existencia, en los ganglios simpáticos, de dos clases de arborizaciones nerviosas: 1.^a, arborizaciones colaterales emanadas de tubos longitudinales que atraviesan varios focos (fig. 870, K, J); 2.^a, arborizaciones terminales procedentes de tubos llegados de la raíz motriz correspondiente (fig. 870, g).

Arborizaciones nerviosas colaterales.— Son muy fáciles de observar en los cortes longitudinales de los ganglios simpáticos del embrión de pollo del décimocuarto día en adelante. Como se ve en la fig. 870, K, J, nacen tales ramas en ángulo recto, del curso de fibras longitudinales continuadas con el cordón de unión, y después de varias dicotomías, se descomponen en una extensa arborización terminal, en contacto con numerosas células simpáticas. Cada tubo longitudinal puede suministrar á un mismo ganglio dos ó tres colaterales; pero existen también conductores que no parecen emitir rama alguna; quizá pertenezcan á fibras simpáticas nacidas en ganglios inmediatos.

Arborizaciones terminales de fibras aferentes.— En nuestro primer trabajo sobre el gran simpático pusimos de manifiesto dos clases de arborizaciones nerviosas terminales: arborizaciones continuadas con tubos longitudinales de los ganglios simpáticos, tubos cuyo origen no pudimos determinar, inclinándonos entonces á estimarlos como fibras simpáticas nacidas en vecinos ganglios; y ramificaciones originadas de fibras nerviosas llegadas con los *rami communicantes* y procedentes de la médula espinal. Hoy, teniendo en cuenta los resultados de las experiencias fisiológicas de Langley y habiendo observado que los cordones longitudinales de los ganglios simpáticos (cordones de unión) contienen un gran número de tubos medulados arribados de los *rami communicantes* blancos, y emanados verosímilmente de la médula espinal, estimamos probable que ambas especies de arborizaciones pertenezcan á fibras motrices; sin otra diferencia que las unas terminaríanse inmediata y exclusivamente en el ganglio, por cuyo ramo comunicante caminan, mientras que las otras, es decir, las procedentes del cordón longitudinal, corresponde-

(1) *S. R. Cajal*: Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, etc. I. *Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos*, 20 Agosto, 1891. Barcelona.

rían á fibras motrices relacionadas con dos ó más ganglios simpáticos. Por lo demás, estas arborizaciones han sido también observadas por Lenhossék en los embriones de pollo, así como por Van Gehuchten, Kölliker y L. Sala en los mamíferos.

Nidos pericelulares.—Ya Aronson y Retzius notaron hace tiempo arborizaciones nerviosas pericelulares en los ganglios simpáticos del cone-

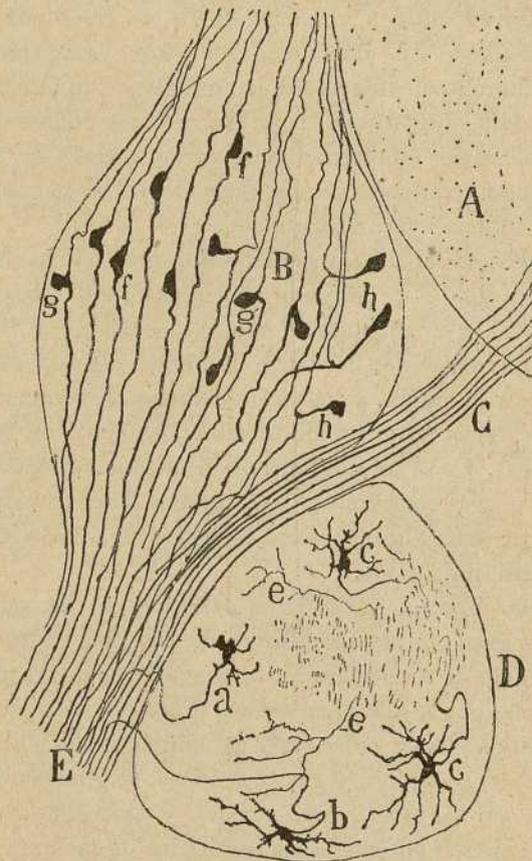


Fig. 872. — Corte transversal de un par raquídeo y de los ganglios simpático y sensitivo de un embrión de pollo.—A, médula espinal; B, ganglio raquídeo; D, ganglio simpático vecino; C, raíz anterior; *a* y *b*, células simpáticas cuyos axones iban al par raquídeo; *c*, células cuyo axon ingresaba en el cordón longitudinal; *e*, colaterales de éste.

jo. Mencionadas y sumariamente descritas por nosotros en los mamíferos (1), han sido mejor estudiadas después por Van Gehuchten, Luigi, Sala, v. Lenhossék y Kölliker en los animales de pocos días, singularmen-

(1) *S. Ramón Cajal*: Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamíferos. Barcelona, 1891.

— Véase también: Los plexos y ganglios nerviosos del intestino, etc., 1893.

te en el gato, donde suelen obtenerse buenas impregnaciones con el método de Golgi. El nido proviene unas veces de una sola fibra aferente, cuyas ramillas varicosas rodean toda la célula; pero más á menudo, conforme representan L. Sala y Kölliker, participan en él varios tubos nerviosos aferentes, con lo que la cesta terminal aparece mucho más complicada. En fin, obsérvanse también nidos en pléyade, eslabonados, que parecen servidos por ramificaciones de un grupo especial de conductores aferentes. Aunque no se ha dado la prueba decisiva, se cree que las referidas terminaciones provienen de tubos motores de origen medular (*fibras pregangliónicas* de Langley).

Por lo demás, las ramificaciones de los tubos nerviosos aferentes obsérvanse muy bien en los preparados del método de Ehrlich. Así cuando se examina (fig. 868, *b*) un corte longitudinal de un ganglio simpático de gato, se nota que en la entrada misma del contingente de las fibras medulares, existen numerosas bifurcaciones en Y, y algunas colaterales nacidas al nivel de estrangulaciones. Las bifurcaciones disminuyen á medida que los tubos ganan las regiones centrales del foco, en las cuales subsiste, sin embargo, la emisión de colaterales.

La existencia de divisiones permite distinguir fácilmente, según hizo notar ya L. Sala con referencia á los preparados de Golgi, los tubos medulados ó motores de origen espinal de las fibras simpáticas ó de Remak, que, salvo casos rarísimos, permanecen indivisas durante todo su itinerario intragangliónico.

c) Fibras sensitivas.— Los autores, y singularmente Kölliker, admiten en los ganglios simpáticos la existencia de tubos sensitivos brotados en los ganglios raquídeos y llegados con los *rami communicantes* blancos. En nuestros preparados de la médula del embrión de pollo hemos comprobado también el arribo á los ganglios simpáticos de tubos recios procedentes del foco sensitivo vecino; pero la rareza del caso no nos ha permitido estudiar convenientemente el origen y terminación de tales conductores, los cuales, como presume dicho sabio, no harían sino atravesar los focos simpáticos para terminarse en las superficies mucosas.

Células de neuroglia.— Entre los haces nerviosos, así como en los plexos dendríticos intercelulares, obsérvanse, acá y allá, en los preparados de Nissl, núcleos pequeños ovoideos, rodeados de escasa cantidad de protoplasma pálido. Los datos que poseemos sobre la morfología de tales elementos son muy precarios á causa de la gran resistencia que ofrecen á la impregnación por el cromato argéntico. Sólo en un caso hemos logrado impregnarlas, mostrándose, en su mayoría de figura triangular ó fusiforme, con escasas, groseras y poco ramificadas expansiones.

GANGLIOS SIMPÁTICOS PERIFÉRICOS Ó VISCERALES

Todos los principales órganos de la vida vegetativa, tales como el intestino, estómago, corazón, arterias, vejiga y glándulas, poseen ganglios simpáticos especiales; pero hasta ahora los mejor estudiados son los del intestino, donde constituyen una formación de extraordinaria riqueza neuronal. En la exposición siguiente, comenzaremos, pues, por los ganglios y plexos intestinales.

GANGLIOS Y PLEXOS INTESTINALES. — Como es bien sabido, desde las investigaciones de Meissner (1) y Auerbach (2), el tubo intestinal posee, además de los nervios llegados del gran simpático general y acaso de otros de origen medular, un sistema nervioso propio, constituido por dos plexos ganglionares: uno situado entre las dos capas de fibras de la membrana muscular (*plexo de Auerbach ó mientérico externo*); otro colocado por fuera de la zona glandular, en el seno del tejido conectivo submucoso (*plexo de Meissner ó mientérico interno*). La presencia de estos centros explica el automatismo de los movimientos intestinales.

Las investigaciones de Drasch (3), nuestras (4) y de Müller (5), añaden todavía á esos ganglios y plexos importantes, otros tres de menor cuantía, que pueden designarse: *plexo submuscular*, *plexo interglandular* y *plexo intravilloso*. De todos ellos trataremos sumariamente.

Plexo de Auerbach. — Situado, como dejamos dicho, entre la túnica muscular de fibras longitudinales y la de fibras circulares del intestino delgado, consta de una infinidad de ganglios ovoideos, fusiformes ó poligonales, unidos entre sí mediante cordones anastomóticos. El conjunto, según se aprecia en la figura 873, forma una malla continua y plana que se prolonga á lo largo de todo el intestino, extendiéndose hasta el estómago y recto.

En estos ganglios hay que considerar: las *células nerviosas*, los *cor-*

(1) *Meissner*: Ueber die Nerven der Darmwand. *Zeitschr. f. ration. Medic.* N. F. Bd. VIII. 1857.

(2) *Auerbach*: Ueber einen. Plexus myentericus, einen bisher unbekanntem ganglio-nervösen Apparat im Darmcanal der Wirbelthiere. Breslau, 1862. *Arch. f. pathol. Anat. Physiol.* XXX.

(3) *Drasch*: Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues des Dünndarms, etc. *Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. Wissenschaften.* Bd. 82. III. Abtheil, Wien, 1880.

(4) *Cajal*: Nuevas aplicaciones del método de Golgi. Septiembre de 1889. Barcelona.

— Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos, etc. 25 Noviembre 1895. Madrid.

(5) *E. Müller*: Zur Kenntniss des Ausbreitung und Endigungsweise der Magen-Darm und Pancreas Nerven. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. XI.

dones de unión, los ramos musculares y los haces comunicantes con los plexos profundos.

1.º *Células nerviosas*.—Son corpúsculos multipolares, según reconocieron ya los antiguos histólogos (Henle, Schwalbe, Ranvier, Toldt, etcétera), voluminosas y dispuestas sin orden en el espesor de cada foco. El número de elementos varía con la talla del animal y hasta con el

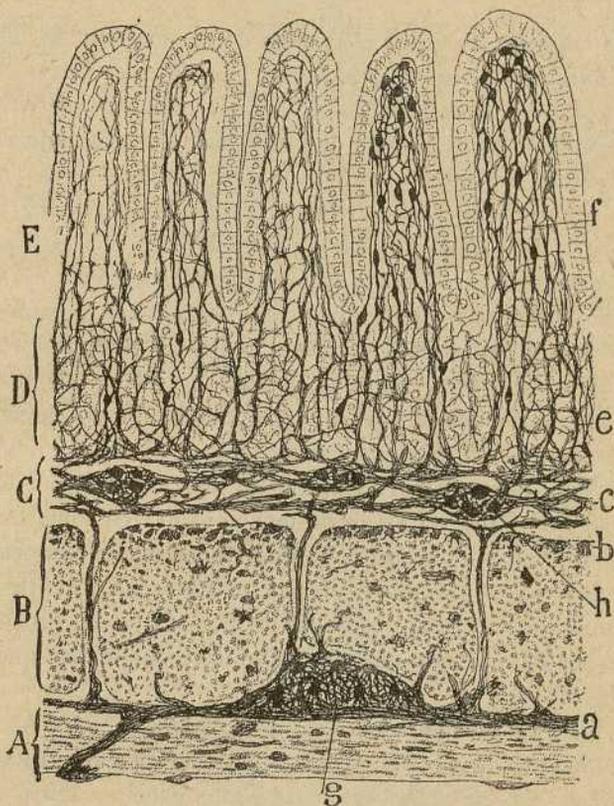


Fig. 873. — Corte longitudinal del intestino delgado del conejillo de Indias (figura semi esquemática destinada á presentar la totalidad de los plexos y ganglios del intestino). — A, capa de las fibras musculares longitudinales; B, capa de fibras musculares circulares; C, tejido conjuntivo submucoso, con el plexo y ganglios de Meissner; D, capa de las glándulas de Lieberkühn; E, vellosidades; a, plexo de Auerbach; g, ganglio de Auerbach; b, plexo muscular profundo cortado de través; c, fascículos del plexo de Meissner; e, haces del plexo peri-glandular; f, plexo intraviloso.

espesor de las tónicas musculares; hay ganglios (perro, gato) compuestos de diez ó más células; mas lo común, por lo menos en el conejo y cavia, es que no pasen de cinco ó seis, pudiendo en las más pequeñas nudosidades del plexo contarse dos ó tres.

Examinados en los preparados de Nissl, revelan tales corpúsculos nú-

cleo voluminoso portador de uno ó dos nucleoles, protoplasma abundante sembrados de finos grumos cromáticos y membrana delicadísima y apenas perceptible. El método del nitrato de plata reducido revela alguna vez, entre los grumos cromáticos, finas neurofibrillas dispuestas en plexos y redes complicados.

En los reptiles (*Lacerta*) entorpecidos por el frío invernal, este retículo como el de las células de la médula, gana en espesor y se hace más perceptible (1).

El análisis morfológico exige el empleo de los métodos de Ehrlich y Golgi. Las investigaciones efectuadas por Dogiel en el intestino de los mamíferos y las nuestras realizadas con el cromato argéntico, han puesto de manifiesto la existencia de dos tipos celulares, bajo el aspecto de la forma y comportamiento de las expansiones: *la célula de Dogiel de dendritas cortas*, y *la célula estrellada de dendritas larguísimas*.

a) *Células de Dogiel*. — Descritas primeramente por este sabio (2), bajo la designación de *corpúsculos motores* y confirmados por La Villa (3), Kölliker y nosotros, tales elementos ofrecen caracteres sumamente típicos, que permiten distinguirlos al primer golpe de vista de las otras categorías celulares. He aquí cómo los describe La Villa, que ha hecho de ellos un buen análisis, con el cual estamos completamente de acuerdo.

«Estos elementos son extraordinariamente abundantes en los preparados de Ehrlich, faltando por completo en los de Golgi, por lo cual no es de extrañar que Cajal no los haya mencionado. El soma atrae fuertemente el azul de metileno, así como las dendritas que aparecen cortas, verrugosas, de aspecto granuloso, libremente terminadas dentro del ganglio y á menudo cubiertas de apéndices vellosos. No todas las células poseen igual aspecto, cabiendo discernir algunas modalidades que mostramos en la fig. 874 ».

«Uno de los tipos más curiosos es el monopolar (fig. 874, A). El soma es piriforme, exento de expansiones ó simplemente cubierto de breves verrugosidades; de un lado brota una prolongación cónica, áspera de contorno y revestida de apéndices espinosos, la cual se adelgaza progresivamente, se torna lisa y varicosa, y, ya convertida en axon, sale del ganglio é ingresa en un haz del plexo de Auerbach ».

«Otra de las variantes morfológicas, y acaso la más común, es el tipo estrellado, pero con breves, recias y verrugosas expansiones (D, E, F). Algunas de éstas pueden dicotomizarse una ó dos veces, pero las ramas

(1) *S. R. Cajal*: Sobre las variaciones normales y patológicas de las neurofibrillas. *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, fasc. 1, 1904.

(2) *Dogiel*: Zur Frage uber den Ganglien des Darmgeflechte, &. *Anat. Anzeiger*, n° 16, 1895.

(3) *La Villa*: Estructura de los ganglios intestinales. *Rev. trim. microgr.*, t. II, 1897.

resultantes nunca alcanzan mucha longitud. La terminación libre de estas ramas protoplásmicas es evidentísima, hasta el punto que Dogiel, acérrimo partidario de la teoría de las redes protoplásmicas, se abstiene en este caso de hablar de anastomosis».

«Otro es el tipo de expansiones cortas y verrugosas, frecuentísimo en el

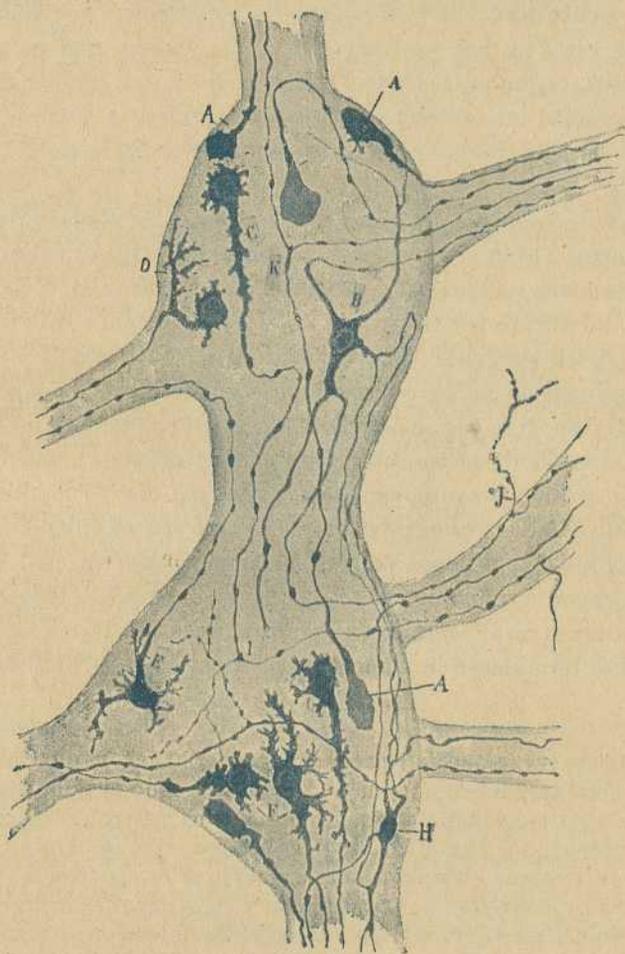


Fig. 874.—Ganglios del plexo de Auerbach del intestino del conejo de un mes. Método de Ehrlich. — A, células monopolares con axon; B, células de largas radiaciones; C, células monopolares con excrecencias cortas; D, E, F, células con dendritas y axon; H, otra célula de largas radiaciones; I, colateral intraganglionar de un axon. (Tomada del trabajo de La Villa).

gato, en el cual se presentan á menudo aplanados y con caracteres tales, que si no fuera por el axon, se confundirían con elementos conectivos ó endoteliales (C). En el conejo y conejillo de Indias es también abundante, pero sus prolongaciones dendríticas nos han parecido algo más largas y

con tendencia á las dicotomías. En todo caso, el trayecto originario del axon es cónico, áspero y cubierto de apéndices triangulares granulados».

«Finalmente, existen tipos de expansiones más largas y ramificadas, aunque sin traspasar la extensión del ganglio ; el axon brota del cuerpo ó del curso de alguna recia dendrita».

El axon abandona generalmente el ganglio donde reside la célula de origen sin suministrar colaterales para los corpúsculos compañeros ; luego se incorpora á un haz y atraviesa uno, dos y hasta tres ganglios. En algunos casos, como ha indicado Dogiel, al pasar por un ganglio vecino abandona en éste una colateral ; á veces se trata de una bifurcación, marchando las dos ramas resultantes por haces distintos del plexo de Auerbach».

b) *Células estrelladas de largas expansiones.*—Señaladas primeramente por nosotros (1) en los plexos intestinales de la rana y después en el intestino de los mamíferos (2), y confirmadas por Dogiel, Kölliker y La Villa, caracterízanse por la particularidad de que todas las expansiones son largas, varicosas, poco ó nada ramificadas, emergiendo del ganglio con los cordones de unión y perdiéndose en el plexo de Auerbach de un modo desconocido (fig. 874, B). En sentir de Dogiel, tales elementos poseerían, á pesar de la aparente ausencia de diferenciación de expansiones, dos órdenes de prolongaciones : el *axon*, liso, ramificado en los ganglios inmediatos y conexionado con el tipo anterior ó célula motriz ; y las *dendritas*, expansiones colosales, larguísimas, las cuales emergen del foco, ganan primeramente los cordones de unión é ingresan finalmente con los ramos comunicantes en la mucosa intestinal, en cuyas vellosidades se terminan á la manera de las ramillas sensitivas de la piel y mucosas.

Nuestras observaciones en preparados de Ehrlich y de Golgi no nos permiten confirmar el dictamen de Dogiel, ni resolver definitivamente el problema de la morfología y conexiones de los referidos elementos. En nuestros preparados (fig. 874, B), preséntanse dichas células de largas radiaciones, exíguas en número con relación á las anteriores, de tamaño considerable y provistas de tres, cuatro y más expansiones gruesas, las cuales, después de algunas dicotomías, se resuelven en fibras varicosas que mantienen largo trecho su individualidad. De entre ellas algunas palidecen, y se diría terminan dentro del ganglio, aunque esta terminación pudiera ser mera apariencia debida á impregnación incompleta : otras ramas, en número de dos ó tres emergen del foco, ganan los cordones comunicantes y asaltan vecinos ganglios, donde ignoramos cómo terminan. Conforme ha indicado La Villa, algunas de estas ramas largas se bifurcan y emiten colaterales al abordar los ganglios próximos. Pero en ningún caso cabe seguir, por lo laberíntico y extenso del trayecto, ni en los

(1) *S. R. Cayal*: El plexo de Auerbach de los batracios, Febrero, 1892.

(2) Los ganglios y plexos nerviosos del intestino, etc., 1893.

cortes oblicuos ni en los transversales, una expansión hasta la capa glandular del intestino, y menos todavía hasta el epitelio. Creemos, pues, que la opinión de Dogiel es una mera concepción del espíritu, inspirada quizás en la fisiología, que exige, para explicar el automatismo del intestino, la participación en el arco nervioso excito-reflejo de una neurona sensitiva autóctona colectora de las impresiones táctiles de la mucosa.

No pretendemos negar con todo eso la existencia de un cilindro-eje en los corpúsculos de largas radiaciones; afirmamos solamente, que el criterio morfológico no es bastante en este caso para resolver la cuestión ni cabe utilizar tampoco, por dificultades técnicas insuperables, el de las conexiones, único decisivo é inapelable para la determinación de la dualidad funcional. Por tanto, no excluimos en absoluto ninguna hipótesis racional, con tal que armonice con los hechos precisos actualmente conocidos. Y aun nos aventuraríamos á conjeturar, que las citadas células son motrices como las otras, pero con la diferencia de que, así como las de cortas radiaciones poseen dendritas terminadas dentro de un foco, los elementos que nos ocupan estarían provistos, aparte del axon, de dos categorías de expansiones protoplásmicas: algunas (que pueden faltar), acabadas en el foco donde reside el soma, y otras más numerosas y largas destinadas á arborizarse en los vecinos ganglios. Las primeras células, ó corpúsculos de Dogiel, recibirían por sus dendritas cortas la arborización de una sola ó de muy pocas fibras nerviosas aferentes; en tanto que las segundas contraerían, gracias á la longitud de sus dendritas, conexiones con numerosas fibras aferentes terminales (axones emanados de la cadena simpática vertebral).

También Kölliker se mantiene en una prudente reserva acerca de la concepción dualista de Dogiel, y tocante á la terminación de las expansiones de las células estrelladas. En sentir del sabio de Wurzburg, los ganglios intestinales carecen de células sensitivas, y los reflejismos intestinales se explicarían por la existencia en los plexos y mucosa intestinal de fibras sensitivas procedentes de los ganglios cerebro-raquídeos.

Cordones de unión. — Hemos dicho que los focos de Auerbach jún-tanse en plexo de mallas poligonales, á favor de unos cordones aplanados compuestos de infinidad de fibras nerviosas ameduladas. Al nivel de la inserción del mesenterio, compruébase fácilmente que una buena parte de los citados axones son aferentes y provienen del gran simpático general ó del sistema cerebro-raquídeo; otros representan simplemente la continuación de fibras de Remak nacidas en ganglios de Auerbach inmediatos, y destinadas á arborizarse en territorios musculares alejados.

Fibras aferentes ó exógenas. — Son muy numerosas, generalmente más gruesas que las endógenas, y asaltan ganglios donde forman plexos complicados, circulando ya por entre las células, ya marginalmente.

Como se ve en la figura 875, A, las citadas fibras llegan al intestino reunidas en haces, se separan en fascículos secundarios que asaltan diversos ganglios del plexo de Auerbach, y una vez en el espesor de éstos, se bifurcan repetidas veces, con lo que cada conductor engendra gran caudal de fibras y entra en conexión con un considerable número de

focos nerviosos. En las buenas impregnaciones del método de Golgi, las citadas fibras producen un plexo muy tupido, en el cual existen espacios para el cuerpo de las neuronas.

Al pasar por los ganglios, las citadas fibras exógenas emiten delicados filamentos de curso tortuoso, fuertemente varicosos, que se ramifican repetidamente, constituyendo en torno de las células un plexo tupido de aspecto granuloso. La complicación de los giros y revueltas trazadas por

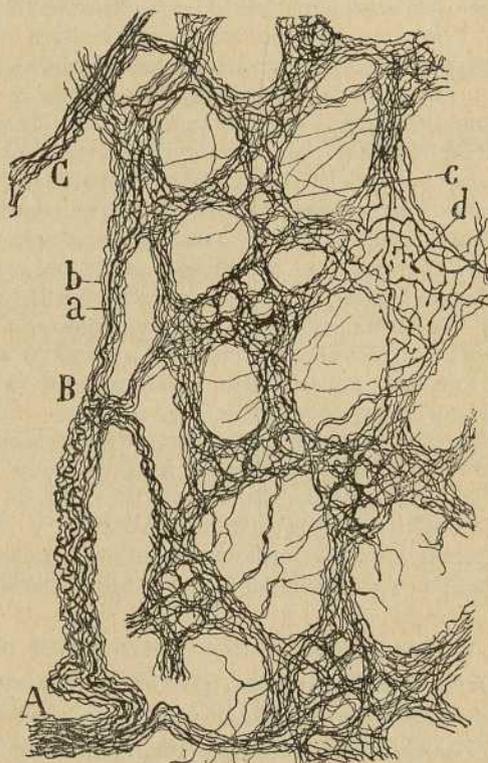


Fig. 875. — Corte paralelo a las tunicas musculares del intestino de la rata de pocos días. Plexo de Auerbach visto de plano con los engrosamientos ganglionares cuyas células no se han teñido. — A, nervio simpático que llegaba con una arteria del mesenterio; B, bifurcación del nervio simpático; C, otro nervio simpático; a, fibras simpáticas gruesas; b, fibras finas; c, hueco para las células nerviosas; d, colaterales terminales dentro de los ganglios.

semejantes colaterales, hace dificultosa la total persecución de éstas; no obstante, de algunas (particularmente de las más cortas) podemos afirmar que acaban entre las células á favor de ramitas delicadas, de aspecto arrosariado y guarnecidas de una varicosidad final perfectamente libre. En fin, algunas fibras terminales adelgazadas acaban también por arborizaciones libres del mismo modo que las citadas colaterales (fig. 876, *b*).

Las referidas bifurcaciones y colaterales, descubiertas por nosotros en los preparados del cromato de plata, se observan también en los preparados de Ehrlich, donde las han comprobado Dogiel y La Villa. En tales preparados, coloréanse especialmente las más gruesas, que destacan á veces perfectamente en medio de los cordones y ganglios (los cuales suelen permanecer incoloros), y dejan ver sus bifurcaciones y, aunque más difícilmente, sus colaterales. Naturalmente la extensión enorme de la arborización y los cambios de plano que experimenta cada fibra, hacen imposible resolver si, además de las arborizaciones colaterales y terminales intragangliónicas, existen ramas destinadas á las fibras musculares y plexos profundos.

Fibras endógenas.—Estas fibras, ya mencionadas, no son otra cosa que los axones motores de las dos clases de células antes descritas, axones que antes de abandonar el plexo y abordar las fibras musculares, caminan á menudo de ganglio en ganglio, bifurcándose y emitiendo alguna colate-

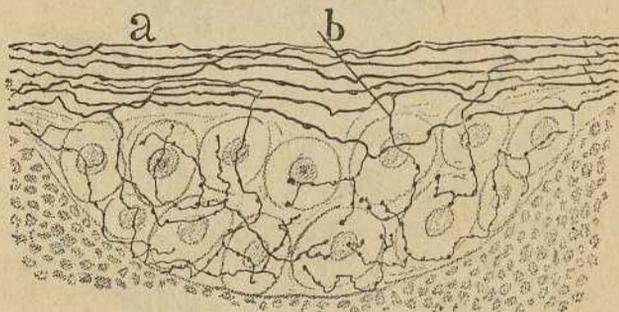


Fig. 876.—Corte longitudinal de un ganglio de Auerbach en que se veían solamente algunas colaterales y un fascículo de fibras de paso ; a, fibras de paso ; b, una colateral.

ral. Entre ellas contamos también las largas dendritas de los corpúsculos estrellados. Todos estos conductores emergen tarde ó temprano de los ganglios é ingresan en los plexos nerviosos terminales perifasciculares é intersticiales.

Plexos intersticiales ó secundarios.—En las mallas del plexo de Auerbach, así como entre los grandes paquetes de fibro-células de ambas túnicas musculares, hállase un plexo nervioso de angostas mallas, formado por dos elementos: las *fibras nerviosas ó ramos viscerales* emanados de los ganglios de Auerbach, y las expansiones de ciertos corpúsculos nerviosos que llamaremos *neuronas simpáticas intersticiales*.

Neuronas simpáticas intersticiales.—Estos elementos, que se tiñen muy bien, tanto por el azul de metileno como por el cromato de plata, fueron descubiertos por nosotros en el páncreas y en el tubo intestinal de la rana y de los mamíferos, presentándose como células fusiformes ó triangu-

lares de pequeña talla, pobres en protoplasma, del cual parten varias expansiones varicosas, larguísimas y de ordinario ramificadas en ángulo recto. Habitan especialmente entre los haces de fibro-células, adosándose á los manojos del plexo intersticial ó secundario; pero se las ve también en el contorno del plexo de Auerbach y en la inmediación de los vasos. Algunas de sus expansiones abandonan los hacecillos nerviosos y marchan independientemente sobre la trama contráctil, siguiendo de pre-

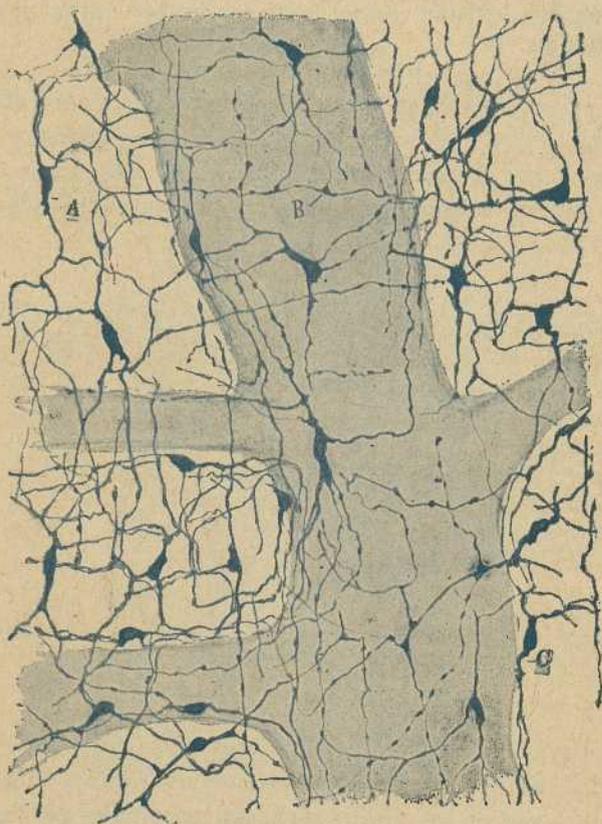


Fig. 877. — Células intersticiales situadas en el plano de los ganglios de Auerbach. Método de Ehrlich. — A, células situadas en las mallas intergangliónicas; B, anastomosis entre dos células; C, células marginales ó perigangliónicas. (Según La Villa).

ferencia los intersticios musculares y constituyendo un plexo de malla angosta, desigual y frecuentemente incompleta (fig. 877, A). Las últimas ramillas, pálidas y granulosas, parecen conexionarse con las células musculares.

Los corpúsculos intersticiales han sido confirmados por Dogiel, que los descubre también en el contorno de los plexos de Auerbach, y supone que la mayoría de sus expansiones se dirige hacia los vasos. Por su parte

Kölliker, que los ha observado asimismo en preparados del método de Golgi, se inclina á estimarlos como células conectivas dispuestas en red. Pero esta interpretación de Kölliker es inadmisibile, según nota La Villa, por las siguientes razones :

«1.^a Los referidos corpúsculos (*células de Cajal* de Dogiel) son fusiformes y espesos, poseen larguísimas expansiones fibrilares ramificadas en ángulo agudo ó recto y dispuestas en plexos de aspecto nervioso; mientras que los elementos conjuntivos afectan, como es sabido, forma laminar y están provistos de expansiones cortísimas, poco ramificadas, aplanadas y extraordinariamente delgadas. 2.^a Las expansiones de dichas células se tiñen intensamente por el azul de metileno, que jamás colorea los corpúsculos conjuntivos. El método de Golgi las impregna también, y en las preparaciones en que aparecen no se muestra nunca ningún corpúsculo conjuntivo. 3.^a Además, son varicosas, y el aspecto varicoso se exagera por la acción del aire ó de otras condiciones anejas al método de Ehrlich, habiendo motivos para presumir que la formación de estas varicosidades, así como la extrema vulnerabilidad protoplásmica que suponen, son cosas peculiares de las prolongaciones neuronales. En todo caso, si fuera cierto que se trataba de elementos conectivos, Kölliker se vería obligado á imaginarlos como una variedad sumamente especial de células conjuntivas, habitante de manera exclusiva en los órganos provistos de plexos nerviosos simpáticos (vasos, glándulas y músculos lisos). Sin pretensiones de dar como cancelada la cuestión, antes bien confesando su gran obscuridad, nosotros nos inclinamos á creer que las citadas células son positivamente neuronas, pero de carácter primitivo, sin diferenciación histológica de expansiones, á la manera de los elementos nerviosos más rudimentarios de la hidra y otros invertebrados».

A las razones de La Villa añadiremos nosotros también que los referidos elementos se tiñen en los mamíferos por el método del nitrato de plata reducido, mostrando neurofibrillas mejor desarrolladas todavía que en

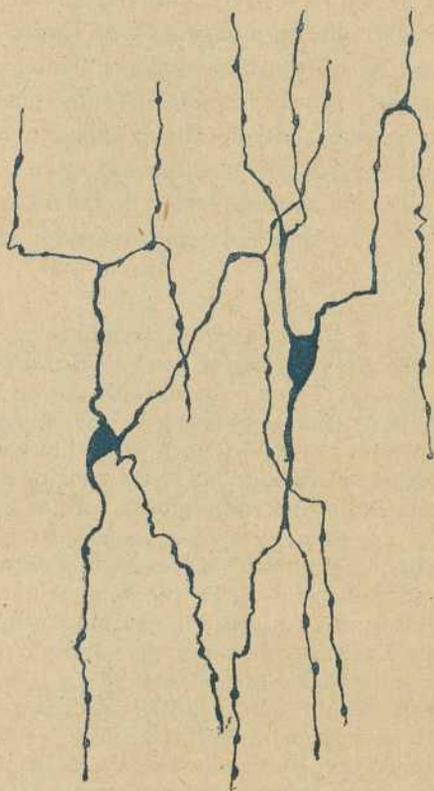


Fig. 878. — Células intersticiales situadas debajo de la capa de fibras musculares transversales. Método de Ehrlich.

los corpúsculos de los plexos de Auerbach. En los reptiles entorpecidos por el frío (lagarto), las neurofibrillas de tales corpúsculos aparecen gigantesca. Es, pues, cuestión resuelta el carácter nervioso de los elementos intersticiales; no así su fisiologismo, que está todavía envuelto en densa obscuridad.

Terminaciones nerviosas en las tunicas musculares. — Acabamos de ver que los ramos viscerales de los ganglios de Auerbach, escoltados por los elementos intersticiales, engendran un plexo *secundario, perifascicular*, de mallas prolongadas y de cordones flexuosos. Ahora bien, de estos haces se separan fibras independientes que atraviesan los paquetes musculares y se arborizan en sus intersticios, contrayendo las últimas ramillas íntimo contacto con la membrana celular. El plexito así formado dentro de los paquetes llámase *plexo terminal ó intersticial*.

El modo de terminación de las fibras simpáticas en los músculos lisos, ha sido un tema muy controvertido. Hé aquí algunos pareceres autorizados :

a) *Las fibras nerviosas terminan por redes intercelulares, cuyas finas trabéculas ensartan el nucleolo de las fibro-células.* — Tal fué la opinión de Arnold (1), que admitía además en los músculos de fibra lisa la existencia de los tres plexos nerviosos antes referidos. Estos plexos fueron ya indicados por Klebs (2). A dicho dictamen suscribió Loewit (3), salvo que admitió la unión de las redes terminales con el núcleo y suponía que la fibro-célula está comprendida en una malla del retículo.

b) *Las fibras nerviosas, sucesivamente ramificadas, se terminan libremente en el nucleolo de las células musculares.* — Esta fué la opinión de Frankenhauser (4). En vez de terminación nuclear, Hénoque (5) defendía una terminación libre intraprotoplasmática.

c) *Las fibras nerviosas terminan, ó por verdaderas placas motrices ó á favor de diminutas arborizaciones llamadas manchas motrices.* — La primera opinión fué defendida por Krause (6), la segunda por Ranvier (7).

d) *Las fibras nerviosas acaban por filamentos libres, engruesados en su extremidad, y situados encima de las fibro-células.* — A este parecer se inclinan, con ligeras variantes, todos los que en estos últimos años han tra-

(1) Arnold: Artículo: Gewebe der organischen Muskeln del Stricker's. Handbuch der Lehre von der Geweben. Leipzig, 1871.

(2) Klebs: Die Nerven der organischen Muskelfasern. *Virchow's Arch.* Bd. xxxii.

(3) Loewit: Die Nerven der glatten Musculatur. *Accad. von Wissenschaft zu Wien.* 3.º Class. Bd. lxxi, 1875.

(4) Frankenhauser: Die Nerven der Gebärmutter und ihre Endigung in den glatten Muskelfasern. Jena, 1867.

(5) Hénoque: Du mode de distribution et de terminaison des nerfs dans les muscles lisses. Paris, 1870.

(6) Krause: Die Nervenendigungen in den glatten Muskeln. *Arch. de Reichert y Du Bois-Reimond*, 1870.

(7) Ranvier: Leçons d'Anatomie générale, etc. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique, etc.; Paris, 1880, pág. 501.

bajado con los métodos de Ehrlich y Golgi, tales como Arnstein (1), Cajal (2), Retzius (3), Berkley y Müller.

Por nuestra parte, las nuevas investigaciones que, con ayuda del método de Golgi, hemos emprendido en el intestino, confirman plenamente las que hace varios años ejecutamos con el de Ehrlich. Después de confirmar la existencia de los tres plexos, fundamental, secundario é intersticial de Arnold, decíamos (4) en nuestro *Manual de Histología*: «Las fibrillas más finas del plexo intersticial, ocupan el cemento de unión de las fibro-células, y se terminan por extremidades libres, siendo imposible advertir, en las mejores preparaciones, otro modo de unión más íntima con el protoplasma contráctil. Así que, á nuestro juicio, ni existen las redes terminales, descritas por ciertos autores, ni las *manchas motrices* señaladas por Ranvier». Y más abajo, refiriéndonos á las fibras nerviosas de la vejiga de la rana, añadíamos: «Por fin, uno ó varios cilindro-ejes, independientes, abordan un hacesillo muscular, recorriéndolo comunmente en zig-zag, y después de un curso más ó menos largo, se descompone en hebras finísimas, varicosas, paralelamente dirigidas á las fibro-células. Estas hebras, examinadas á grandes aumentos, aparecen constituidas por gránulos redondos, fuertemente teñidos de azul, y unidos entre sí por un hilo de materia granulosa menos coloreada. La terminación de las fibras tiene lugar por extremidades libres, en las que se muestra con frecuencia una esférula algo mayor, que parece aplicada á la superficie de las fibro-células». Iguales ó casi iguales descripciones, han hecho Arnstein, Retzius, Müller y Berkley.

Como puede verse en la fig. 879, *b*, que representa un trozo de la capa

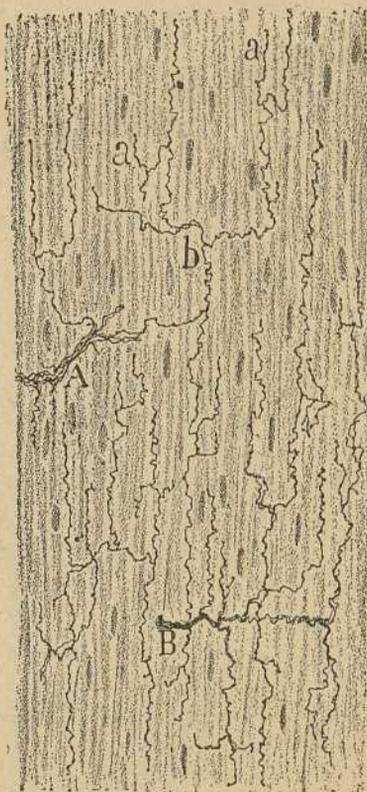


Fig. 879.—Corte paralelo á las fibras musculares circulares del intestino del conejillo de Indias. A, B, fascículos que venían del plexo muscular profundo; *b*, fibra nerviosa terminal; *a*, últimos ramitos acabados por una varicosidad.

(1) *Loc. cit.*

(2) *Cajal*: Manual de Histología normal, etc., primera edición; Valencia, 1869.

(3) *Retzius*: Biologische Untersuchungen. Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen. Neue Folge. III; Stockholm, 1892.

(4) *S. Ramón Cajal*: Manual de Histología normal y técnica micrográfica. Valencia, 1889, pág. 577.

de fibras musculares circulares del duodeno, los más finos filamentos nerviosos del plexo intramuscular, corren paralelamente á los corpúsculos contráctiles, se ramifican repetidas veces de preferencia en ángulo recto, y sus últimos ramúsculos acaban sobre el protoplasma muscular, á favor, ya de un cabo redondeado, ya de una varicosidad libre (fig. 879, *a*).

Por lo común, cada fibrilla nerviosa separada de un hacecillo, origina, merced á sus ramificaciones, una extensa arborización, cuyas ramas varicosas y flexuosas, pueden tocar un gran número de elementos. Una de

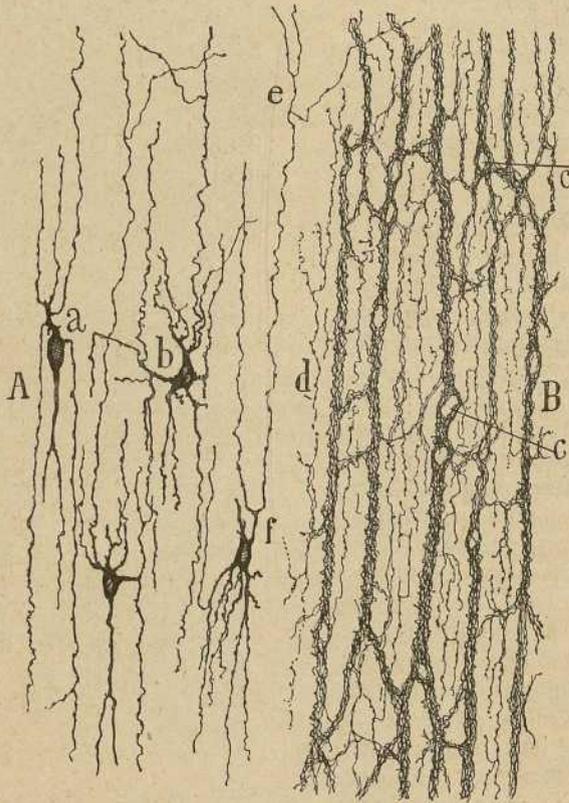


Fig. 880. — Plexo muscular profundo del intestino del conejillo de Indias. Examen en cortes paralelos á la túnica muscular. — A, células nerviosas; B, hacecillos del plexo.

las disposiciones más comunes, es la representada en *b* (fig. 879), donde un tallo de origen se bifurcaba en ángulo recto, engendrando dos arborizaciones terminales, cuyas ramitas marchaban en opuesto sentido.

Plexo muscular profundo.—En las preparaciones completamente impregnadas por el método de Golgi, se advierte, por dentro de la túnica muscular de fibras transversales, un plexo muy rico, cuyos hacecillos son, en su inmensa mayoría, paralelos á las células contráctiles (fig. 880, B).

Los haces se caracterizan por su dirección flexuosa, á menudo en zigzag, y por el apretamiento de sus fibras nerviosas. Distínguense en gruesos y delgados: los primeros forman un plexo de extensas mallas longitudinales, en el área de las cuales constituyen los segundos un plexo secundario más fino. Los gruesos haces únense entre sí, á favor de trabéculas ya oblicuas, ya transversales, y no es raro ver un espeso manojito dividirse en dos ramas oblicuas que se incorporan á trabéculas vecinas (fig. 880, B). Tanto de los haces espesos como de los delgados, se desprenden fibras y manojitos que penetran en el espesor de la túnica muscular inmediata, contribuyendo á formar el plexo intersticial situado entre los manojos de fibro-células.

Células nerviosas.—Pertencen á la categoría de las intersticiales antes descritas, y son corpúsculos pequeños, generalmente fusiformes, á veces triangulares ó estrellados; residen en el espesor y á lo largo de los fascículos gruesos, pero se les ve también en los kiasmas y anastomosis de aquéllos. En general, nos ha parecido notar que las células alargadas yacen á lo largo de los fascículos, mientras que las estrelladas prefieren los kiasmas y hasta los espacios libres de fibras nerviosas.

El paraje donde habitan las células, puede observarse muy bien en las preparaciones donde sólo se han teñido las fibras nerviosas del plexo (fig. 880, c). En el espesor de los gruesos manojos, se muestran, de trecho en trecho, unos huecos á cuyo nivel las fibras se apartan, sin ramificarse ni suministrar colaterales, y donde se alojan las referidas células. Dichos corpúsculos afectan disposición multipolar y sus expansiones ingresan en el plexo adjunto que contribuyen á complicar.

Esta disposición prueba que, en los músculos de fibra lisa, existen en realidad dos clases de ramificaciones: las *principales* y más numerosas que emanan de los corpúsculos gangliónicos grandes (plexo de Auerbach) y las *accesorias* que brotan de los elementos intersticiales. La proporción exacta de ambos factores y el papel que en la excitación del elemento contráctil desempeñan, no está todavía dilucidado. No consideramos, sin embargo, temerario conjeturar que las consabidas células intersticiales representan un elemento subordinado de las fibras de los ganglios simpáticos. El impulso aportado por éstas, produciría en aquellas células una descarga complementaria, capaz de vigorizar la contracción ó de hacerla más duradera. En una palabra, los elementos intersticiales vendrían á ser homólogos, bajo el aspecto dinámico, de los corpúsculos de axon corto del eje cerebro-raquídeo.

PLEXO DE MEISSNER.—Este plexo, situado entre la capa glandular y la de fibras transversales, se compone de hacecillos nerviosos entrecruzados y de pequeños ganglios correspondientes á los puntos nodales.

a) **Hacecillos.**—Cada fascículo de este plexo encierra fibras gruesas y fibras finas, íntimamente ligadas entre sí á favor de un cemento que,

en las impregnaciones irregulares, se tiñe en castaña por el cromato argéntico.

Persiguiendo suficientemente cada fascículo, se llega siempre á uno ó varios entrecruzamientos, á cuyo nivel los cilindros-ejes cambian de lugar, constituyendo kiasmas complicados. En éstos, como ya ha demostrado Müller, y dejan percibir las preparaciones al cloruro de oro, no se ven jamás anastomosis. Al nivel de los kiasmas, se advierte que algunas fibras se bifurcan (fig. 881, *e*); las ramas resultantes, cuyo diámetro suele ser igual (hay excepciones), pasan á formar parte de haces distintos. No faltan tampoco filamentos no ramificados, que saltan de un manojo á otro, contorneando en asa la periferia del kiasma, y sin sufrir entrecruzamiento. Estas ramificaciones han sido confirmadas por Dogiel y La Villa.

Ramas comunicantes ó perforantes. — Los autores mencionan haces que ponen en comunicación los distintos plexos intestinales. Tales fascículos comunicantes, que pueden estudiarse bien, tanto en los cortes longitudinales como en los tangenciales y oblicuos, distínguense en delgados y gruesos. Los *gruesos* constan de seis, ocho ó más fibras, cruzan ya vertical, ya oblicuamente la capa de fibro-células circulares, y acaban mezclando sus filetes, ya con los ganglios de Auerbach, ya con los robustos fascículos del plexo de este nombre (fig. 883, *d*).

Los *delgados* constan de dos á cuatro fibras, rara vez de más. A menudo, están representados por un solo filamento desprendido de un ganglio de Meissner. La fibra ó hacecillo perforante se desliza oblicuamente por el tejido conjuntivo subglandular, y se incorpora á los fascículos transversales del plexo *muscular profundo* (fig. 883, *e*).

b) Ganglios. — Los ganglios de Meissner presentan un tamaño muy variable; en el conejo de Indias los hay tan diminutos que constan solamente de una ó dos células; los mayores encierran seis ú ocho corpúsculos nerviosos. Tres cosas hay que considerar en todo ganglio: las fibras nerviosas de paso, las colaterales de éstas y los corpúsculos ganglionares.

Fibras aferentes y de paso. — Los ganglios de Meissner están recorridos á la manera de los de Auerbach, por un sistema de fibras gruesas de Remak, llegadas, á través de las túnicas musculares, con los cordones comunicantes establecidos entre ambos plexos principales. A su paso por los focos de Meissner, algunas fibras de este género se bifurcan, cruzándolos sin emitir colaterales. Pero en otros casos suministran una, dos ó más colaterales cortas, varicosas, nacidas en ángulo recto y generadoras de un plexo terminal varicoso en íntimo contacto con las células nerviosas (fig. 881, *C*). No es raro reconocer que las fibras aferentes proveen de ramillas colaterales á varios ganglios. En fin, el tubo mismo se descompone alguna vez dentro de un ganglio en una ramificación terminal complicada y varicosa.

Las mencionadas colaterales y terminales descubiertas por nosotros (1) han sido confirmadas por Dogiel y La Villa en preparados del azul de metileno. En cuanto á la naturaleza de los conductores de origen, La Villa no se pronuncia, mientras que Dogiel y Kölliker sostienen que provienen de la médula espinal, correspondiendo, por tanto, á las *fibras pregangliónicas* de Langley, opinión, de acuerdo por otra parte, con la doctrina de este fisiólogo, el cual niega la existencia de fibras simpáticas motrices intercalares, es decir, nacidas en los ganglios de la cadena general y terminadas en los focos de Auerbach y de Meissner. En realidad, la cuestión no puede resolverse en el terreno anatómico y las razones alegadas

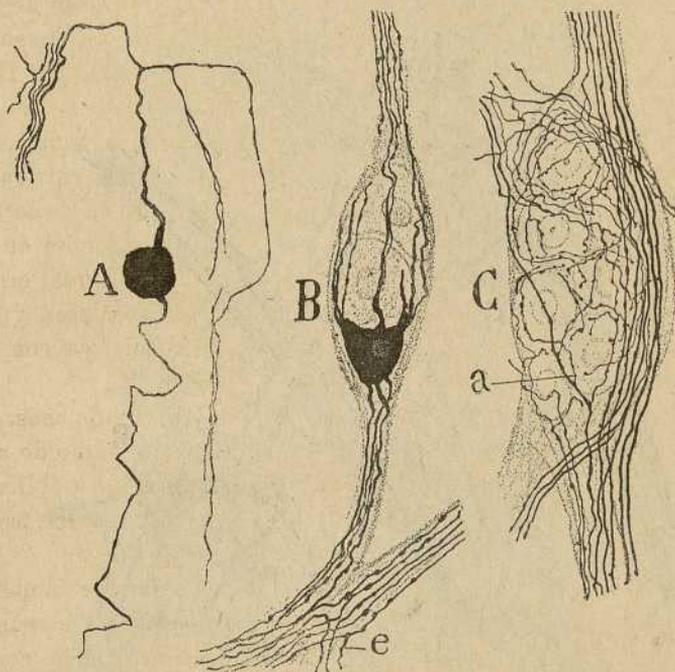


Fig. 881. — Células de los ganglios de Meissner del conejillo de Indias. — A, una célula bipolar; B, célula multipolar de un pequeño ganglio; C, ganglio de Meissner con fibras de paso y colaterales; a, fibra que daba tres colaterales; e, bifurcación de una fibra en un kiasma.

por Langley contra la existencia de las fibras motrices intercalares, no son convincentes. De suerte que las referidas fibras (que por cierto carecen de mielina y resultan, por tanto, fibras de Remak), lo mismo podrían representar conductores medulares que tubos nacidos en el gran simpático general.

Células nerviosas. — Como reconocimos nosotros y han confirmado Dogiel, Kölliker y La Villa, trátase de elementos espesos, de forma va-

(1) Cajal: Los plexos y ganglios del intestino, etc., 1893.

ria y en su mayoría multipolares y provistos de larguísimas expansiones en parte terminadas, al parecer, dentro del foco, en parte prolongadas por los hacecillos de unión y perforantes hasta el plexo periglandular inmediato ó hasta focos alejados, donde la impregnación se pierde y las fibras aparecen accidentalmente interrumpidas. En una palabra, nuestras observaciones sólo nos han permitido sorprender en los ganglios de Meissner, la célula estrellada ó de largas radiaciones de los focos de Auerbach. En cambio, Dogiel describe sus dos tipos celulares: el *motor* ó de dendritas cortas acabadas dentro del foco, y el *sensitivo* ó de largas radia-

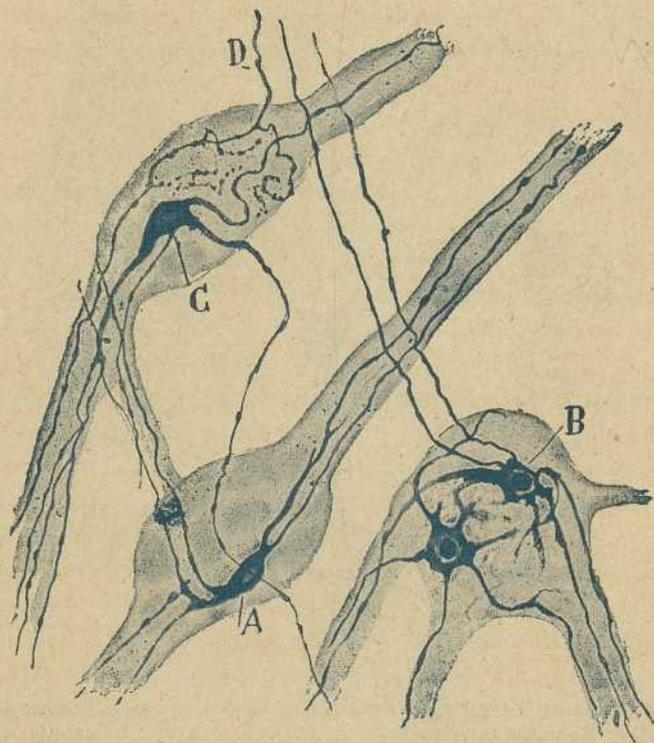


Fig. 882.— Células del plexo de Meissner. Método de Ehrlich.— A, B, C, células de largas expansiones; D, fibra aferente que daba colaterales á un ganglio.

ciones (correspondiente á las células vistas por nosotros), las cuáles saldrían del ganglio con cordones comunicantes para terminar en definitiva en las vellosidades. Ambas categorías celulares poseerían un axon verdadero. Ignoramos cómo ha logrado diferenciarlo Dogiel, puesto que todas las ramas son las mismas y faltan aquí el carácter medulado y delgadez peculiares del axon de los corpúsculos cerebro-raquídeos (fig. 882).

También Kölliker dibuja una célula de largas radiaciones, entre las que distingue un axon, pero no aduce pruebas, toda vez que en la alu-

didada figura (1), á semejanza de las nuestras, no es posible percibir el menor rasgo distintivo entre las prolongaciones. Por su parte, La Villa, que ha trabajado con el azul de metileno, no ha logrado diferenciar una expansión funcional.

No negamos, sin embargo, en los ganglios de Meissner, células con axon; afirmamos solamente que, siendo inaplicable el criterio morfoló-

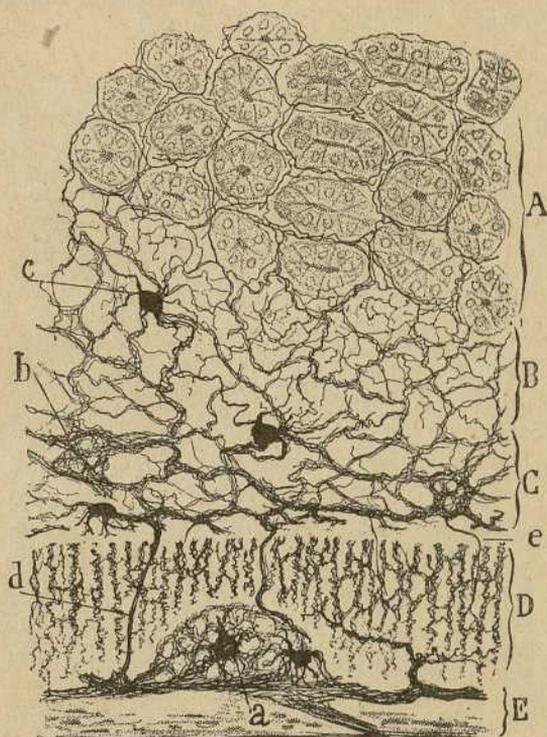


Fig. 883. — Corte longitudinal oblicuo de las paredes intestinales de un conejillo de Indias. — A, glándulas de Lieberkühn, cortadas de través; B, plexo nervioso que cubre los fondos de saco de estas glándulas; C, plexo de gruesos haces, en cuyos puntos de unión se ven los ganglios de Meissner; D, plexo muscular profundo visible casi de plano, gracias á la oblicuidad del corte (la transparencia del preparado no permite ver las fibras musculares transversales). — *a*, un ganglio de Auerbach; *b*, ganglios de Meissner; *c*, célula suelta del plexo de Meissner; *d*, ramo perforante grueso que junta los plexos de Meissner y Auerbach; *e*, ramo perforante fino que une el plexo muscular profundo y el de Meissner.

gico, no poseemos actualmente prueba alguna de su existencia, debiendo contentarnos con generalizar hipotéticamente á este dominio los hechos de estructura observados en el gran simpático general y plexo de Auerbach.

(1) Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. Bd. 2, fig. 844.

Plexo periglandular. — Descrito por Drasch, Müller, Berkley y Dogiel, es uno de los que más fácilmente se coloran por el cromato argéntico en el conejo y conejillo de Indias de pocos días. Contiene hacecillos y células nerviosas.

Haces. — Brotan del plexo de Meissner, de cuyos manojos son continuación; cruzan el estrato glandular paralelamente á las glándulas, y cambiando, en ángulo recto, sus fibras engendran un plexo de anchas mallas. De este plexo primario ó de gruesos manojos dimana otro, más

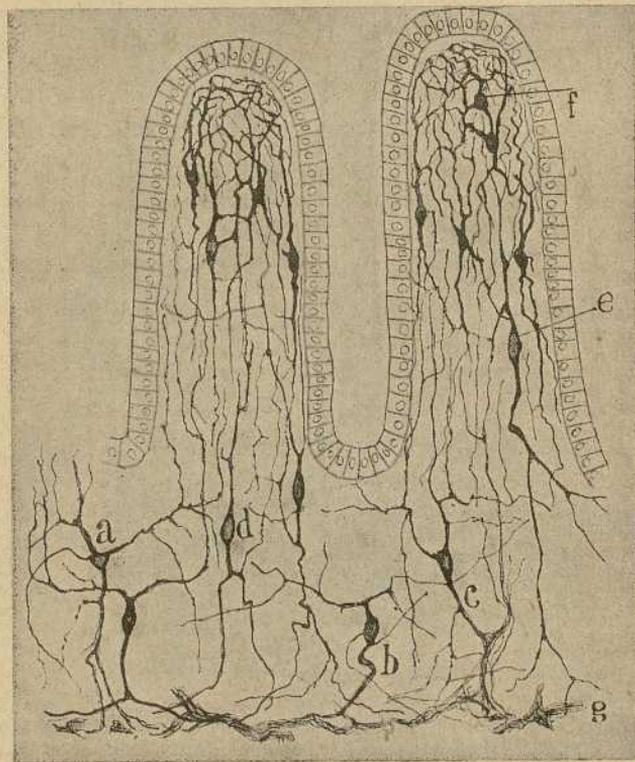


Fig. 884. — Células nerviosas del plexo periglandular y vellosidades del intestino del conejo de Indias.

fino y tupido, compuesto, ya de fibrillas sueltas, ya de delgados hacecillos, el cual rodea completamente cada glándula de Lieberkühn. De él se desprenden muchos filamentos que acaban libremente sobre las células glandulares, pero sin penetrar entre ellas. Semejante disposición se aprecia muy bien en los cortes transversales de las glándulas de Lieberkühn, según puede notarse en la figura 883, A, donde se ve un plexo de fibras finas en contacto con la cara exterior de los elementos glandulares.

Cuando tales cortes pasan inmediatamente por debajo de los fondos de

saco glandulares (fig. 883, B), se observa, en contacto con éstos, un plexo fino, irregular, algo más rico que el situado entre las glándulas. Una parte de las fibras de este plexo termina probablemente en la *mucularis mucosæ*, que, por causa de su extrema delgadez, no aparece muy claramente en los pequeños mamíferos (conejiillo de Indias y rata).

Células. — Indicadas por Drasch, se muestran con toda evidencia en algunos de nuestros preparados. Pertenecen al tipo de las intersticiales y residen junto á los hacecillos, á los que parecen superponerse, y también en los puntos de entrecruzamiento de los mismos. Son poco abundantes, si hemos de juzgar por nuestras impregnaciones.

Pueden distinguirse en fusiformes y triangulares ó estrellados.

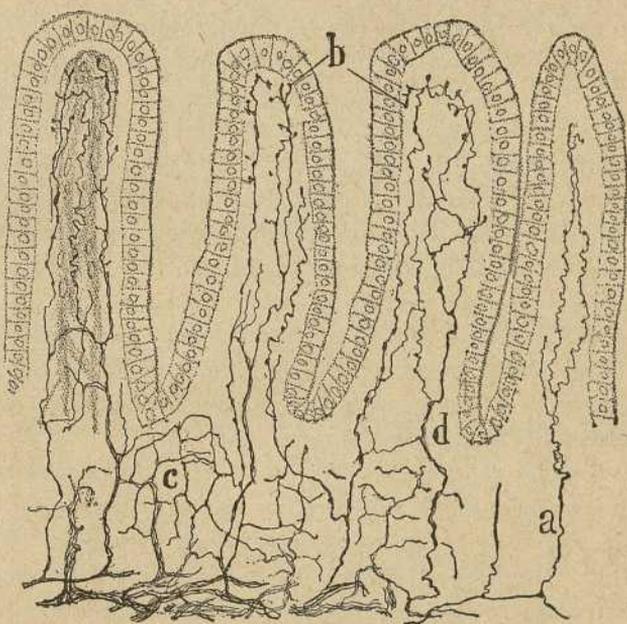


Fig. 885. — Plexos periglandular é intravilloso del intestino del ratón de pocos días.— *a*, filamento ascendente nacido de un haz del plexo de Meissner; *b*, terminaciones libres á favor de una varicosidad.

Los *fusiformes* nos han parecido ser los más abundantes; poseen expansiones ascendente y descendente. La descendente se resuelve en dos ó más ramas divergentes, que se pierden, por lo común, en el plexo de Meissner, no sin haberse enlazado con trabéculas del plexo periglandular; la ascendente suministra fibras para el plexo glandular, pero las ramas principales suelen penetrar en las vellosidades, para incorporarse al plexo intravilloso (fig. 884, *b*, *d*).

Las *células triangulares* y estrelladas (fig. 884, *a*), yacen cerca del plexo de Meissner, aunque sin abandonar los intersticios glandulares. De

su cuerpo brotan tres ó más prolongaciones que se ramifican y pierden en el plexo peri-glandular, salvo alguna ó algunas descendentes que pueden ganar el plexo de Meissner.

Las prolongaciones de todas estas células se distinguen de las de los corpúsculos de Meissner por teñirse en café en vez de negro, y por ser relativamente lisas. A cierta distancia, pueden descomponerse en verdaderos hacecillos, como se veía en las células *a*, *b* y *c* de la fig. 884.

No hemos podido determinar con todo rigor el modo de terminación de dichas expansiones. La impresión general que produce el estudio de su curso es que refuerzan las trabéculas de los plexos de Meissner, periglandular é intravilloso, terminándose principalmente en las glándulas de Lieberkühn y en las fibras musculares de la vellosidad.

Plexo de las vellosidades. — En el espesor de las vellosidades reside un plexo nervioso provisto de corpúsculos ganglionares, que fué bien descrito, por lo menos en cuanto á sus rasgos esenciales, por Drasch. Nuestros trabajos, así como los de Müller y Berkley, han impulsado algo el conocimiento de la inervación de las vellosidades, aunque no resuelto todos los problemas relativos al modo de terminación de las fibras nerviosas. Como en los demás plexos, deben distinguirse aquí dos factores constitutivos : las fibras nerviosas y las células.

a) Fibras y hacecillos nerviosos. — Se tiñen con relativa facilidad, pudiendo estudiarse muy completamente en las pequeñas vellosidades de la rata y ratón. Desde luego, puede afirmarse que en la vellosidad existen dos sistemas de fibras nerviosas : las emanadas del plexo de Meissner y las derivadas de células ganglionares autóctonas.

Manojos llegados del plexo de Meissner. — Son estos muy numerosos, y en la inmensa mayoría de los casos, los únicos que resultan impregnados. Por tal razón, aparecen casi exclusivamente descritos en los trabajos de Müller y Berkley. Comienzan por ser manojos (á veces simples fibras), relativamente espesos, desprendidos de la porción más próxima del plexo de Meissner (fig. 885, *a*) ; ascienden en seguida de un modo flexuoso por entre las glándulas, á las que abandonan alguna colateral, y penetran en el espesor de la vellosidad, donde se van separando los filamentos que contienen. Estos ramitos, después de alguna ramificación y de cambiar á menudo de posición dentro de la vellosidad, acaban, como han mencionado Müller y Berkley, á favor de una varicosidad libre, situada en lo alto, no lejos del epitelio. Pero algunas ramas, aunque escasas, se terminan también libremente dentro de la vellosidad y á diferentes alturas (fig. 885, *b*).

Examinando atentamente dichas ramitas terminales, nos hemos plenamente convencido de que no se trata de fibras sensitivas, sino de nervios motores, por cuanto yacen aplicados en todo su itinerario á los corpúsculos musculares y paquete vascular intravilloso, y se apartan constan-

temente del epitelio, con el que no parecen mantener relación de contacto. En los casos en que, por retracción del paquete vasculo-muscular intravilloso, el epitelio queda á gran distancia de éste, las fibras nerviosas siguen el movimiento de retracción, adosándose á los vasos y fibras lisas de la vellosidad; fibras lisas que, en el conejo y conejo de Indias, son bastante abundantes, constituyendo un plano subepitelial espeso.

b) *Células*.— Mencionadas por Drasch, son las más difíciles de impregnar de todos los corpúsculos ganglionares del intestino.

Las células yacentes en lo alto de la vellosidad afectan alguna vez forma esférica, pero más á menudo triangular ó estrellada (fig. 884, *f*); sus brazos, en número de tres ó más, marchan, ya ascendiendo, ya descendiendo, se ramifican repetidas veces, y enlazándose con las emanadas de vecinos corpúsculos, constituyen una red (probablemente aparente), muy espesa superpuesta al paquete vasculo-muscular.

Los elementos emplazados en las regiones medias ó inferiores de la vellosidad poseen figura en huso (fig. 884, *e*), y se prolongan en dos expansiones polares, ascendente y descendente. La ascendente se ramifica prontamente, incorporándose al tupido plexo de lo alto de la vellosidad; la descendente no tarda en bifurcarse, y sus ramos, más ó menos ramificados, pueden llegar hasta los plexos de Meissner y periglandular.

Todas estas fibras, aparentemente anastomosadas, constituyen un plexo muy rico, que se superpone y refuerza probablemente al que, precedente del de Meissner, ingresa en la vellosidad; y decimos *probablemente*, porque jamás hemos visto teñidas á un tiempo ambas especies de fibras nerviosas: cuando el plexo intravilloso, continuado con el de Meissner, se impregna (caso extraordinariamente común), no se tiñen las células ni sus expansiones, y al revés, cuando se impregnan las células, aquél no se colora.

De los apéndices celulares ó del plexo complicado que sus enlaces generan, proceden hebras independientes, que acaso se terminen libremente en el paquete vasculo-muscular. Tampoco hemos logrado sorprender en estas fibrillas ninguna terminación intra ó sub-epitelial.

PLEXOS Y GANGLIOS CARDÍACOS.— El corazón de los mamíferos posee, como el intestino, ganglios simpáticos propios (ganglio de Remak, de Bidder, etc.), cuya estructura, según las investigaciones de Dogiel, coincide con la de la cadena simpática general.

En los batracios y reptiles, tales ganglios existen asimismo, aunque modificados y simplificados. El hecho más curioso de organización de estos focos, descubierto hace mucho tiempo por Beale y Arnold, es la presencia en ellos de células monopolares, semejantes á las ganglionares raquídeas, en torno de las cuales se ramifica y termina, formando nido nervioso, una fibra aferente de curso preterminal espiróideo. Las observaciones de Arnold y Ehrlich, y sobre todo las de Retzius y Smirnow, pro-

baron que la fibra nerviosa aferente, que marcha en espiral alrededor de la expansión de la célula monopolar, representa la porción terminal de un tubo medulado, probablemente de origen cerebro-raquídeo y homólogo por tanto (conforme sostiene atinadamente Kölliker) de las fibras pregangliónicas de Langley. El tubo nervioso, del cual procede el filamento espiral, suministra también, según hace notar Retzius, ramos análogos repartidos en otras tantas células gangliónicas. En cuanto á la expansión principal de la célula, mantiene su aspecto liso enteramente semejante al de las fibras de Remak, y se divide y subdivide para acabar en definitiva en los plexos nerviosos cardíacos terminales.

¿Cómo se terminan las fibras simpáticas nacidas en los ganglios cardíacos de los mamíferos? Se han vertido muchas opiniones, todas hipotéticas, sobre este punto: quiénes, como Ranvier, admiten que los últimos ramúsculos nerviosos ensartan el eje de la célula contráctil atravesándola de parte á parte; quiénes, como Krause, suponen la existencia de verdaderas placas motrices á semejanza de las de los músculos estriados comunes, etc. Nuestras observaciones, ejecutadas primeramente con el método de Ehrlich y después con el de Golgi (1891), resuelven, á nuestro modo de ver, definitivamente este punto, demostrando que las fibras de Remak se comportan en el corazón lo mismo que en los músculos lisos. «Los hacecillos de fibras nerviosas, decíamos (1) en uno de nuestros trabajos, marchan por entre los paquetes de células musculares, constituyendo un plexo al nivel de cuyos nudos las fibrillas se disocian, volviéndose á juntar y limitando mallas donde se albergan grupos de fibras musculares. Por último, los hilos elementales se hacen independientes, se ramifican muchas veces sin anastomosarse nunca y acaban por ramas delgadas y fuertemente varicosas. Cada célula muscular puede recibir una ó varias ramitas de terminación, casi siempre flexuosas y dirigidas en el sentido del eje de las células». En otro trabajo anterior concerniente al corazón de los batracios y reptiles (2), habíamos hecho notar también que las fibras simpáticas se terminan como en los músculos de fibra lisa, engendrando arborizaciones paralelas á las células contráctiles y apoyadas sobre la membrana de éstas.

Por lo demás, plexos terminales semejantes á los citados han hallado también Retzius (3) en el corazón de la rana y del ratón, y Berkley (4)

(1) *S. Ramón Cajal*: Terminaciones nerviosas en el corazón de los mamíferos. *Gac. sanitaria de Barcelona*. Abril, 1891.

(2) *S. R. Cajal*: Terminaciones nerviosas en el corazón de los reptiles y batracios. *Gac. sanit. de Barcelona*, n.º 12, 1890.

(3) *Retzius*: Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen, & *Biol. Unters.* Bd. III, 1892.

(4) *Berkley*: On complex Terminations and ganglion Cells in the muscular Tissue of the Heart Ventricle. *Anat. Anzeiger*. Bd. 9, 1893.

en el ratón y rata. Este último autor describe, además, la presencia de ciertas células nerviosas bipolares y multipolares, cuyas expansiones colaborarían á la formación de los susodichos plexos terminales. Verosíblemente, tales corpúsculos representan nuestras *células intersticiales* del páncreas é intestino.

PLEXOS NERVIOSOS PERIVASCULARES.—Ya en otra ocasión (véanse terminaciones sensitivas) hemos referido las arborizaciones sensitivas de la endoarteria halladas por Dogiel en los grandes vasos. Pero las arterias y las venas poseen también un sistema motor ó centrífugo constituido por dos órdenes de fibras. *a) Conductores simpáticos* procedentes de los ganglios de la cadena general. Representan fibras de Remak que, después de acompañar cierto trecho á los cordones nerviosos cerebro-raquídeos, se hacen independientes de éstos, se adosan á los vasos y engendran, llegadas que son á las arterias vasculares, una ramificación delicada de hebras flexuosas, varicosas, preferentemente transversales y acabadas sobre las fibras lisas. Estas ramificaciones han sido bien descritas por Retzius (1) en las arterias de la tela coroidea (azul de metileno) y en las del bazo (método de Golgi), así como por L. Sala (2), Dogiel y Van Gehuchten en diversos órganos. *b) Células intersticiales.*—Halladas primeramente por nosotros y Cl. Sala (3) en los vasos del páncreas, han sido confirmadas y mejor estudiadas por Retzius. Afectan figura esférica de huso ó triangular y extienden sus expansiones por fuera de la arteria, complicando con sus ramificaciones terminales el plexo nervioso antes citado.

PLEXOS GLANDULARES TERMINALES.—Todas ó casi todas las glándulas poseen, á la manera de las intestinales, plexos nerviosos terminales formadas por fibras de Remak emanadas de ganglios simpáticos especiales, así como por elementos fusiformes ó estrelladas, del tipo intersticial antes descrito.

Elementos intersticiales.—En la fig. 886, B, C, presentamos algunos elementos de este género tomados del páncreas del conejo. Adviértase su figura, preferentemente triangular, sus varias expansiones divergentes, varicosas y notablemente ramificadas, entre las cuales no es posible diferenciar con seguridad las dos especies de expansiones de los corpúsculos de la cadena gangliónica simpática. Tales elementos yacen, según aparece en la fig. 886, C, intercalados á los *acinis* glandulares, entre los cuales engendran un plexo complicado que se adiciona al constituido por los axones de Remak, llegados de ganglios simpáticos vecinos. Por lo demás, tales elementos intersticiales corresponden quizás á ciertos cor-

(1) Retzius : *Biol. Unters Neue Folge*. Bd. III, 1892.

(2) L. Sala : Sulla fina Anat. dei gangli del simpatico. *Mon. zool. ital.* Anno II, 1892.

(3) S. R. Cajal y Cl. Sala Pons : Terminación de los nervios, etc., en el páncreas de los vertebrados. Diciembre 1891.

púsculos, hace tiempo observados por Krause en los preparados comunes y acaso también á ciertos espesamientos nucleados señalados por Fusari y Panascci en las glándulas serosas de la lengua.

Plexo nervioso terminal.—El conjunto de las fibras simpáticas llegadas á las glándulas, forma constantemente un plexo de finos haces situados en los intersticios conectivos. Las fibras nerviosas carecen de mielina, ostentan abultamientos varicosos y marchan á menudo flexuosas, dicotomizándose repetidamente, sobre todo, en los puntos en que un tabique ó espacio interacinoso se comunica con otros.

En cuanto al modo de determinación, desconocido ó poco menos por los anatómicos que emplearon los métodos antiguos (por ejemplo, el clo-

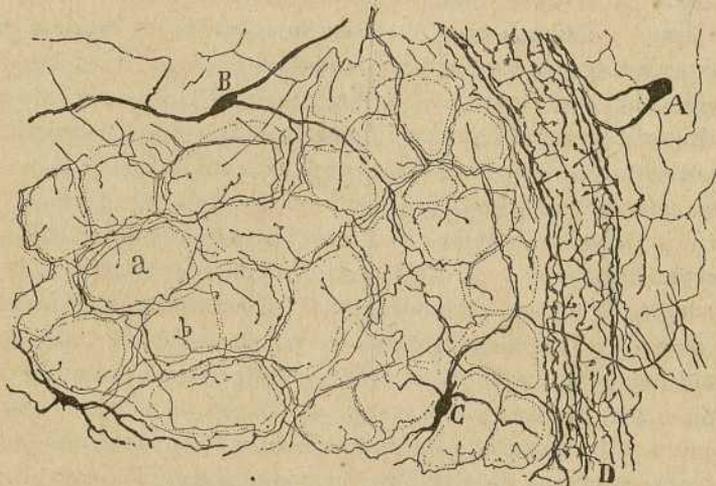


Fig. 886.—Plexo nervioso terminal del páncreas.—A, célula nerviosa perivascular; B, C, células intersticiales; a, b, ramillas terminales situadas entre las células epiteliales.

ruo de oro usado por Ranvier, tiene el grave inconveniente de colorear casi con igual intensidad, las fibras nerviosas que las células glandulares), ha sido esclarecido por los autores que se han servido de los métodos de Ehrlich y Golgi, tales como: Retzius (1), que ha coloreado las terminaciones nerviosas de las glándulas serosas y salivales del riñón del conejo; Arnstein (2) y Cuccati (3) que han aplicado, respectivamente, dicha coloración á las glándulas sudoríparas y al pulmón; nosotros (4) que im-

(1) Retzius: Ueber Drüsenerven. *Biologiska Foreningens Forhandlingar*. Bd. I. 1888.

— Véase también: *Biol. Untersuchungen*. Bd. III. 1892.

(2) Arnstein: Ueber die Nerven der Schweifsdrüsen. *Anat. Anzeiger*, 1889.

(3) Cuccati: Intorno al modo onde i nervi si distribuiscono e terminano nei polmoni, etc. *Inter. Monatschr. f. Anat. und Pphysiol*. Bd. II. 1889.

(4) Ramón y Cajal: Nuevas aplicaciones del método de Golgi. 1889.

pregnamos con el método de Golgi las fibras nerviosas de la glándula submaxilar; Fusari y Panascci (1) que han utilizado el cromato argéntico en las glándulas serosas de la lengua; Riese (2) que se ha servido de este proceder en el estudio del ovario; en fin, de nosotros y C. Sala, que logramos impregnar las terminaciones nerviosas del páncreas. Citemos aún los trabajos de G. Marinesco (3), quien acertó á colorear los nervios de las glándulas linguales; los de Dogiel (4), que estudió los plexos terminales de las glándulas lagrimales y supra-renales; los de Berkley (5), que versaron sobre las terminaciones en el pulmón; los de Falcone (6), sobre terminaciones en el testículo, etc.

Con ligeras variantes, casi todos los mencionados sabios anuncian la misma fórmula de terminación nerviosa. Después de numerosas dicotomías en que se pierde la individualidad de la fibra simpática, las ramillas resultantes se acercan á los acinis glandulares, perforan la membrana basal y extienden sobre las células epitelicas fino plexo terminal, cuyos ramúsculos varicosos y delicados entran en contacto con la cara externa de estos elementos. De semejante plexo periacinoso finísimo, procederían también, en ciertos casos (Fusari, Cajal y Cl. Sala, Arnstein, Dogiel, etc.), ramúsculos radiados que, traspasando el contorno de la vesícula, acabarían en el cemento interepitelial ó sea entre dos corpúsculos secretores.

CONSIDERACIONES FISIOLÓGICAS.—En armonía con el esquema fisiológico de Langley, podemos considerar el gran simpático como un sistema exclusivamente motor subordinado á la médula espinal y destinado á coordinar los movimientos automáticos del intestino, de los vasos, de los conductos excretores, de las glándulas, de los *arrectores pilorum*, etcétera. En él, como en todo aparato reflejo, es preciso admitir dos vías: una sensitiva ó centrípeta, otra motriz ó centrífuga.

Vía sensitiva.—Mientras no se descubran neuronas autóctonas positivamente sensitivas en la cadena simpática general y en el intestino, corazón, glándulas y vasos, no hay más remedio que admitir con Kölliker

(1) *Fusari e Panascci*: Sulle terminazioni nervose nella mucosa e nelle ghiandole sierose della lingua mammiferi. Torino, 1890.

(2) *Riese*: Die feinsten Nervenfasen und ihre Endigungen ins Ovarium der Säugethiere und des Menschen. *Anat. Anzeiger*. núm. 14, 1891.

(3) *Marinesco*: Ueber die Innervation der Drüsen der Zungenbasis. *Verhandl. d. Pphysiol. Gesellsch. zu. Berlin*, Juni, 1891.

(4) *Dogiel*: Die Nervenendigungen in der Thränendrüse der Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 42.

— Die Nervenendigungen in der Nebennieren der Säugethiere. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1894.

(5) *Berkley*: The intrinsic Pulmonay Nerves, etc. *The Journal of Comparative Neurol.* Vol. III. sept. 1894.

(6) *Falcone*: Sulle terminazioni nervose nel testicolo. *Mon. zool. ital.* Anno V. Febrero, 1894.

que las corrientes aferentes marchan desde las mucosas á la médula espinal por intermedio de tubos de los ganglios raquídeos. Estas fibras están representadas por axones del pneumogástrico (corazón, estómago, hígado)

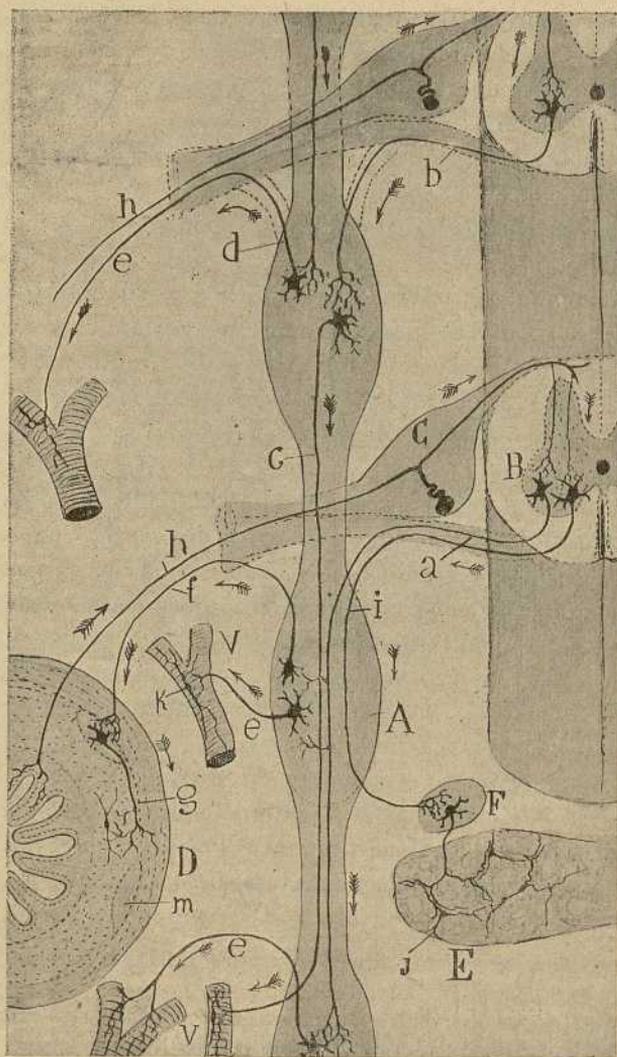


Fig. 887. — Esquema destinado á mostrar las vías sensitivas y motrices del gran simpático. — A, ganglio de la cadena simpática general; B, asta anterior de la médula espinal; C, ganglio sensitivo; D, intestino delgado; E, páncreas; V, vasos sanguíneos; a, fibras motrices medulo-simpáticas (pregangliónicas de Langley); b, otra fibra análoga, pero terminada en un solo ganglio; c, axon simpático que recorría dos ganglios; d, axon simpático que se incorpora á un par raquídeo con el ramo comunicante gris; e, axon simpático terminado en un vaso (fibra postgangliónica de Langley); f, axon simpático terminado en el plexo de Auerbach; g, célula motriz de los ganglios de Auerbach; h, fibra sensitiva terminada en la mucosa intestinal; J, célula intersticial glandular; K, célula nerviosa perivascular.

do, etc.), de los nervios sensitivos raquídeos, del trigémino, etc. Llegado el impulso á la médula espinal, á un foco particular que no se ha fijado todavía con certeza (foco motor simpático), la corriente se convertiría en centrífuga (fig. 887, *h*).

Vías centrifugas.—Según dejamos consignado más atrás, las vías motrices simpáticas constan, en armonía con las ideas de Langley, de dos neuronas escalonadas: la *primera*, cuyo soma reside en la médula y cuyo axon se terminaría en los focos simpáticos, ya pertenezcan estos á la cadena general, ya á las glándulas ó al intestino (fibras *pregangliónicas* de Langley); la *segunda*, ó simpática propiamente dicha, cuyo cuerpo yace en los susodichos ganglios y cuyo cilindro-eje se arborizaría terminándose en las fibras musculares del intestino, glándulas, vasos, etc.

Según esta concepción, el impulso motor marcharía, por tanto, á lo largo de dos neuronas, la segunda de las cuales tendría por misión especial el repartir sobre muchas fibras lisas la descarga surgida en la médula espinal (fig. 887, *a, b, c, d*).

Pero esta teoría, aplicable al mecanismo de acción de la cadena simpática general y á algunos ganglios viscerales (oftálmico, eseno-palatino, solares, cardíacos, etc.), se nos antoja incompleta con relación al intestino, en donde, según todas las probabilidades, la cadena motriz se complica con dos neuronas más: la de los plexos de Auerbach y Meissner y la intersticial ó terminal. En nuestro sentir, la corriente motriz de la médula espinal, para actuar sobre las tónicas musculares del intestino, tendría que recorrer, según mostramos en el esquema adjunto, cuatro neuronas: 1.^a, medular ó pregangliónica de Langley; 2.^a, simpática general ó post-gangliónica; 3.^a, célula motriz autóctona (*g*) de los focos de Meissner y de Auerbach; y 4.^a, la célula intersticial, aunque ésta, según dijimos más atrás, podría no estar interpuesta en la cadena, sino constituir un sistema coadyuvante y de refuerzo, cuyas descargas se sumarían á las de la tercera neurona, verdaderamente terminal. Ignoramos si esta fórmula es también aplicable al corazón y glándulas donde no faltan jamás, según hemos visto, las células intersticiales.

Contra la referida fórmula anatomo-fisiológica, pugnan las ideas de Dogiel (1). Como hemos indicado en diferentes lugares de este capítulo, Dogiel admite, tanto en el intestino, vejiga de la hiel, como en los ganglios de la cadena general, dos tipos celulares: el *motor* ó dendritas cortas, cuyo axon se terminaría en las fibras musculares lisas; y el *sensitivo*, ó de dendritas larguísimas y axon de asociación. Estos últimos elementos,

(1) Dogiel: Zur Frage über den Ganglien des Darmgeflechte bei den Säugethieren. *Anatomischen Anzeiger.*, núm. 16, 1895.

— Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 46.

— Zwei Arten sympathischen Nervenzellen. *Anat. Anzeiger.*, núm. 21, 1896.

mediante las dendritas arborizadas en las superficies sensibles de las mucosas, recogerían las impresiones sensitivas viscerales, y á favor del axon, que se terminaría en los focos simpáticos, tanto viscerales (Auerbach, Meissner, solares, vejiga de la hiel, etc.), como de la cadena general, dicho impulso sensitivo se propagaría por vía refleja á las neuronas simpáticas motrices. Habría, pues, según esto, dos vías aferentes, corta y larga, es decir, la representada por las fibras de los ganglios raquídeos y la formada por las dendritas del corpúsculo sensitivo simpático de Dogiel; así como dos vías motrices reflejas: la breve, constituida por la neurona centrifuga simpática y la vía combinada representada por esta neurona adicionada de la medular ó motriz de primer orden.

Esta concepción de Dogiel, no ha sido todavía confirmada. Para que pudiese ser admitida sin reservas, fuera preciso comprobar la singular morfología del corpúsculo simpático sensitivo del sabio ruso, y hasta hoy, según dejamos consignado mas atrás, ni La Villa, ni Kölliker, ni nosotros, hemos tenido esa fortuna.

ÍNDICE DE MATERIAS

DEL TOMO SEGUNDO

CAPÍTULO PRIMERO

BULBO RAQUÍDEO.....	1
Conformación exterior del mismo.....	1

CAPÍTULO II

CONFORMACIÓN INTERIOR DEL BULBO.....	5
Idea general de la distribución de la substancia blanca y gris.....	5
Región de transición entre el bulbo y la médula.....	7
Cortes al nivel del cruce de las pirámides.....	8
Entrecruzamiento sensitivo.....	12
Oliva bulbar.....	18
Cortes que interesan la protuberancia.....	29

CAPÍTULO III

TEXTURA DE LA MÉDULA OBLONGADA.....	36
Leyes generales de la estructura del bulbo. Núcleo del hipogloso.....	36
Células motrices.....	38
Colaterales sensitivas.....	41

CAPÍTULO V

NERVIO ESPINAL.....	48
Porción medular ó ascendente.....	49
— bulbar.....	54

CAPÍTULO VI

NERVIO VAGO Y GLOsofaríngeo.....	58
Ganglios de origen de las porciones sensitivas.....	59
Rama periférica del glossofaríngeo y terminaciones gustativas.....	61
Terminación periférica del vago.....	65
Raíz interna de los citados nervios.....	66

Vía central de los nervios vago y glossofaríngeo.....	75
Raíz motriz de estos nervios.....	76
Núcleo ambiguo.....	82

CAPÍTULO VII

NERVIO ACÚSTICO.....	89
Nervio vestibular, ganglio y porción periférica.....	89
Rama interna del vestibular.....	94
Ganglio de Deiters.....	98
G. de Bechterew.....	104

CAPÍTULO VIII

NERVIO COCLEAR.....	108
Ganglio espiral del caracol.....	109
Raíz ó porción interna del coclear.....	113
Ganglio ventral del coclear.....	120
— lateral.....	126
Vías acústicas centrales.....	129
Oliva superior.....	129
— accesoria superior.....	133
Núcleo del cuerpo trapezoide.....	138
— preolivar externo.....	146
— preolivar interno.....	149
Origen y curso de las fibras trapezoides.....	150
Terminación de las mismas.....	154
Lemnisco lateral y sus ganglios.....	157
Consideraciones fisiológicas.....	159
Focos centrales del coclear en las aves.....	166

CAPÍTULO IX

NERVIO FACIAL.....	171
Porción motriz. Núcleo de origen.....	171
Conexiones sensitivas del 7.º par.....	178
Porción sensitiva del facial.....	180
Ganglio de Wrisberg y porción interna del nervio.....	181
Consideraciones fisiológicas.....	183

CAPÍTULO X

MOTOR OCULAR EXTERNO.....	185
Foco motor.....	185
Colaterales sensitivas.....	187
Consideraciones fisiológicas.....	188

CAPÍTULO XI

NERVIO TRIGÉMINO.....	190
Raíz sensitiva. Ganglio de Gaserio.....	190
Rama interna de la porción sensitiva.....	191

ÍNDICE DE MATERIAS

1199

37	Substancia gelatinosa del trigémino.....	196
37	Raíz motriz ó nervio masticador.....	201
32	Núcleo principal.....	202
	— accesorio ó descendente.....	207
	Consideraciones fisiológicas.....	215

88
88

CAPÍTULO XII

VÍAS NERVIOSAS Y GANGLIOS ESPECIALES DEL BULBO RAQUÍDEO.....	218
Vías exógenas. Vía piramidal.....	219
101 Cerdón posterior.....	221
— de Burdach.....	224
Núcleo del cordón de Burdach.....	231
Cordón de Goll y su núcleo.....	234
Núcleos redondos y accesorios del cordón posterior.....	237
Vía cerebelosa ascendente.....	238

CAPÍTULO XIII

PROLONGACIÓN BULBAR DEL CORDÓN ANTERIOR DE LA MÉDULA.....	242
Núcleo del cordón anterior.....	246
Foco de Roller.....	248
Oliva bulbar.....	250

88
88

CAPÍTULO XIV

CORDÓN LATERAL Y SUS GANGLIOS.....	264
Núcleo del cordón lateral ..	268

CAPÍTULO XIV

CONTINUACIÓN DE LAS VÍAS Y FOCOS BULBARES ENDÓGENOS.....	274
Vía sensitiva central	274
Substancia reticular del bulbo.....	280

CAPÍTULO XV

PUENTE DE VAROLIO.....	290
Células nerviosas.....	290
Fibras transversales.....	295
Vía piramidal y sus colaterales.....	297
Colaterales sensitivas.....	301

CAPÍTULO XVI

CEREBELO.....	309
<i>Corteza cerebelosa</i>	310
Células de Purkinje.....	311
Axon de estas células.....	320
Células estrelladas de la capa plexiforme.....	326

CAPITULO XVII

CONTINUACIÓN DEL CEREBELO.....	337
<i>Capa de los granos ó células enanas</i>	337
Granos.....	338
Axon de estas células.....	341
Células grandes estrelladas.....	344
— estrelladas dislocadas.....	350
— de axon largo.....	353
<i>Substancia blanca</i>	357
Fibras musgosas.....	358
— trepadoras.....	364
Neuroglia del cerebelo.....	368

CAPITULO XVIII

HISTOLOGÍA COMPARADA DE LA CORTEZA CEREBELOSA.....	372
Células de Purkinje en las aves, reptiles, batracios y peces.....	374
— cesta.....	376
Granos.....	377
Células estrelladas de la capa de los granos.....	378
Fibras musgosas.....	378
— trepadoras.....	379
Neuroglia.....	380

CAPITULO XIX

HISTOGENESIS DEL CEREBELO.....	380
Zona de los gérmenes ó granos superficiales.....	383
Desarrollo de los granos.....	384
Evolución de las células de cesta.....	389
— — de Purkinje.....	393
— — grandes estrelladas.....	397
Desarrollo de las fibras centripetas.....	399
Evolución de la neuroglia.....	404

CAPITULO XX

GANGLIOS CEREBELOSOS CENTRALES.....	406
Oliva cerebelosa.....	406
Fibras aferentes.....	410
Embolo.....	412
Ganglio del techo.....	413
Arborizaciones de fibras exógenas.....	416

CAPITULO XXI

PEDÚNCULOS CEREBELOSOS.....	418
Pedúnculo cerebeloso superior.....	418
Fascículo olivo-espinal.....	420
Vía olivo-rubro-talámica.....	425

ÍNDICE DE MATERIAS

1201

Pedúnculo cerebeloso medio.....	429
— — inferior.....	432
Manojo vestibulo-cerebeloso.....	437
Marcha de las corrientes en el cerebelo.....	439
Corriente sensitiva.....	442
— motriz voluntaria.....	444

CAPITULO XXII

CEREBRO MEDIO. TUBÉRCULOS CUADRIGÉMINOS.....	449
Tubérculo cuadrigémimo posterior.....	450
Núcleo de este tubérculo.....	451
Corteza lateral.....	455
— superior ó principal.....	455
Terminaciones de la vía acústica ó lemnisco externo.....	463
Vía acústica central ó superior.....	467

CAPITULO XXIII

TUBÉRCULO CUADRIGÉMINO ANTERIOR.....	470
Capas del tubérculo cuadrigémimo.....	471
Vía óptica ó aferente.....	476
— motriz ó refleja.....	481
Vía periependimal.....	486
Vías cortico-mesocefálicas.....	488

CAPITULO XXIV

EXTRUCTURA DEL LÓBULO ÓPTICO DE LOS VERTEBRADOS INFERIORES.....	490
Techo óptico de las aves.....	491
Lóbulo óptico de los reptiles.....	505
— — batracios.....	508
— — peces.....	510
Consideraciones generales sobre la estructura y fisiologismo del lóbulo óptico y tubérculo cuadrigémimo.....	513

CAPITULO XXV

REGIÓN DE LA CALOTA Ó PORCIÓN INTERMEDIARIA DEL MESOCÉFALO.....	519
Núcleo del nervio patético.....	519
Células.....	520
Núcleo del motor ocular común.....	523
Células.....	523
Marcha de los axones.....	526
Colaterales sensitivas.....	527
Núcleo tegmental dorsal.....	532
Ganglio tegmental ventral.....	535
Núcleo central del rafe.....	536
— — superior.....	536
Substancia gris central inferior.....	539

CAPITULO XXVI

CONTINUACIÓN DE LA CALOTA	541
Núcleo rojo	541
Fascículo de Monakow.....	543
Vías relacionadas con el núcleo rojo.....	544
Fascículo longitudinal posterior	547
Conductores ascendentes de éste.	547
Fibras descendentes.	550

CAPITULO XXVII

GANGLIO INTERPEDUNCULAR. SUBSTANCIA NIGRA. TRACTUS PEDUNCULARIS TRANSVERSUS.....	555
Ganglio interpeduncular.....	555
<i>Substantia nigra</i>	561
<i>Tractus peduncularis transversus</i>	564

CAPITULO XXVIII

TÁLAMO ÓPTICO. FOCOS DEL TÁLAMO... ..	566
Piso superior del tálamo óptico.....	567
<i>Cuerpo geniculado interno</i>	569
Arborizaciones acústicas.....	574
Núcleo profundo ó de células grandes.....	580
— de la vía óptica.....	580
Foco supra-peduncular.....	580

CAPITULO XXIX

SISTEMA VISUAL. RETINA	582
Retina. Capas.....	583
Neuroglia retiniana.....	585
Zona pigmentaria.	589
Capa de los conos y bastones.....	589
Caracteres de los bastoncitos.....	590
— de los conos.	591
Zona de los cuerpos de las células visuales	592
Capa plexiforme externa.....	594
— de las células horizontales.	596
Células bipolares.....	599
— amacrinas ó espongioblastos	601
Capa plexiforme interna.....	604
— de las células gangliónicas.....	604
— de las fibras del nervio óptico.....	607

CAPITULO XXX

CONTINUACIÓN DE LA RETINA. RETINA DE LOS VERTEBRADOS INFERIORES.....	609
Retina de las aves	609
— de los reptiles.....	619

Retina de los batracios.....	621
— de los peces.....	625
Foseta central de la retina.....	629
Histogenesis retiniana.....	633
Inducciones fisiológicas de la estructura retiniana.....	638
Vía centripeta ó principal.....	641
Vías horizontales intra-retinianas.....	643
Corrientes centrifugas.....	644

CAPITULO XXXI

NERVIOS ÓPTICOS, KIASMA Y CINTAS ÓPTICAS.....	646
Nervio óptico.....	646
Kiasma en los animales de campo visual común.....	647
Fibras cruzadas.....	649
— directas.....	649
— bifurcadas.....	650
Kiasma en los vertebrados inferiores.....	652
Cinta óptica.....	653
Teoría de los entrecruzamientos.....	653

CAPITULO XXXII

CUERPO GENICULADO EXTERNO Y PULVINAR.....	658
Cuerpo geniculado externo.....	658
Fibras ópticas ó aferentes.....	659
Células nerviosas.....	664
Radiación de Gratiolet.....	666
Foco de la cinta óptica.....	668
Pulvinar.....	669

CAPITULO XXXIII

CONTINUACIÓN DEL TÁLAMO.....	670
Núcleo sensitivo y terminación de la vía sensitiva central.....	670
Fibras de origen cerebral.....	674
Células nerviosas.....	675
Foco semilunar ó accesorio anterior del núcleo sensitivo.....	677
Fibras aferentes.....	678
— cerebrales ó centrifugas.....	679
Células.....	680
Foco accesorio ó semilunar posterior.....	680
Fibras aferentes.....	680
Células.....	681
Foco rayado.....	682
Núcleo talámico posterior.....	683

CAPITULO XXXIII

CONTINUACIÓN DEL TÁLAMO.....	685
Ganglio angular ó de grandes células.....	685
Fibras aferentes.....	686

Células	687
<i>Ganglio dorsal</i>	687
Fibras aferentes	688
Células	690
<i>Ganglio de la habénula</i>	691
Células	692
Fibras sensoriales ó centripetas	696
Comisura interhabenular	699
Vía centrifuga	701
<i>Núcleos internos ó comisurales</i>	701
Núcleo supero-interno	703
— superior del rafe	703
Foco romboidal	706
— triangular ó mediano	707
Núcleo comisural interdorsal	710
Focos de la región talámica superior del hombre	710
Centro mediano de Luys	711
Núcleo interno de Burdach	711
— arqueado	711

CAPITULO XXXIV

NÚCLEOS DE LA REGIÓN SUBTALÁMICA	713
<i>Cuerpo de Luys</i>	713
Células	715
Fibras aferentes	715
Zona incerta y su foco	719
Cordón lenticular de Forel	723
Curso y terminación	726
Núcleo de la <i>stria thalami</i>	731
— subventricular	731
<i>Cuerpo mamilar</i>	731
Núcleo mamilar interno	732
— externo	734
Vías del cuerpo mamilar	735
Pedúnculo mamilar	736
Origen de este cordón	738
Terminación del mismo	740
Pilares del fornix	743
Vía eferente ó centripeto-centrifuga	745
<i>Tuber cinereum</i>	749
Ganglio principal ó anterior	749
Foco posterior	753
— superior	754
Ganglio perikiasmático ó tangencial	756

CAPITULO XXXV

APÉNDICES DEL ENTRECEREBRO	758
<i>Glándula pineal</i>	758
Sus terminaciones nerviosas	760
<i>Hipófisis</i> ó cuerpo pituitario	761

Estructura del lóbulo nervioso.....	761
Sus terminaciones nerviosas.....	762
Lóbulo glandular.....	764
<i>Comisuras talámicas</i>	765
Comisura posterior.....	765
— de Forel.....	768
— de Meynert.....	768
Corrientes nerviosas exógenas del entrecerebro.....	770
Láminas medulares del tálamo.....	771
Pedúnculo cerebral.....	771
Síntesis anatomofisiológica del tálamo óptico.....	774
Focos de la región talámica superior ó sensoriales.....	774
— subtalámicos ó motores reflejos.....	775

CAPITULO XXXVI

CUERPO ESTRIADO.....	777
Estructura general del cuerpo estriado.....	777
Células.....	778
Fibras nerviosas.....	782
Focos del cuerpo estriado.....	786
Cuerpo estriado de los vertebrados inferiores.....	788

CAPITULO XXXVII

PLAN GENERAL DE ESTRUCTURA DE LA CORTEZA CEREBRAL.....	792
Capas de la corteza.....	798
1.º Capa plexiforme.....	794
Células de axon corto de esta capa.....	796
Grandes células especiales ú horizontales.....	799
2.º Capa segunda ó de las pequeñas pirámides.....	805
Pirámides.....	805
Células de axon corto.....	808
— de Martinotti.....	815
3.º Capa de las medianas y grandes pirámides.....	816
Textura de las pirámides cerebrales. Neurofibrillas.....	816
Vacuolas de Holmgren.....	821
Células de axon corto.....	826
4.º Capa de las células pequeñas estrelladas y piramidales.....	831
5.º Capa de las células piramidales grandes profundas.....	836
6.º Zona de las pirámides medianas y corpúsculos triangulares.....	839
Fibras y plexos nerviosos de la corteza cerebral.....	842
— exógenas.....	843
— de asociación.....	845
— colaterales de la substancia blanca.....	845
— callosas.....	845
— endógenas.....	848
Plexos medulados de la substancia gris.....	849
Neuroglia de la corteza cerebral.....	852
Conexiones de los elementos de la corteza gris.....	855
Apuntes históricos sobre la estructura de la corteza.....	859

CAPITULO XXXVIII

CORTEZA REGIONAL.....	865
<i>Corteza visual</i>	866
Zonas de esta corteza.....	868
Fibras visuales ó centripetas.....	879
— eferentes.....	882

CAPITULO XXXIX

CORTEZA ACÚSTICA.....	885
Lugar cortical de la audición.....	885
Capas de esta corteza.....	887
Plexos y fibras centripetas.....	895
Corteza acústica de los mamíferos.....	898
Corteza de la insula de Reil.....	901

CAPITULO XL

CORTEZA SENSITIVO-MOTRIZ.....	903
Localización fisiológica.....	903
Estructura comparada de las circunvoluciones principales motrices.....	903
Capas de la circunvolución frontal ascendente.....	906
Plexo sensitivo.....	907
Corteza motriz de otros mamíferos.....	912

CAPITULO XLI

CORTEZA OLFATIVA.....	913
Mucosa olfativa.....	913
<i>Bulbo olfatorio</i>	915
Capas del bulbo.....	916
Fibras eferentes.....	929
Bulbo olfativo de los vertebrados inferiores.....	939

CAPITULO XLII

ESTACIONES OLFATIVAS SECUNDARIAS.....	941
Raíz olfativa externa.....	941
Estructura de la corteza frontal subyacente á la raíz externa.....	941
<i>Estructura de la circunvolución del hipocampo y lóbulo piriforme</i>	947
Región olfativa externa de esta circunvolución.....	952
— del subículo.....	965
— presubicular.....	970
Porción externa ó fisural del hipocampo.....	972
Corteza esfenoidal superior ó caudal.....	972

CAPITULO XLIII

VÍAS NACIDAS DE LA CORTEZA ESFENOIDAL.....	983
Comisura anterior.....	983

Vía motriz ó de proyección de la corteza esfenoidal.....	988
— asociativa sagital.....	991
Raiz olfativa superior y su foco terminal.....	992
Tubérculo olfativo.....	993

CAPITULO XLIV

FOCOS OLFATIVOS CUATERNARIOS Ó ASTA DE AMMON Y FASCIA DENTATA.....	999
<i>Asta de Ammon</i>	999
Capas del asta.....	1000
Fascia dentata.....	1014
<i>Vías aferentes y eferentes del asta de Ammon y fascia dentata</i>	1027
Vías esfeno-amónicas ú olfativas terciarias.....	1028
Cordón angular ó vía esfeno-amónica cruzada.....	1029
Sistema de las fibras esfeno-amónicas directas.....	1033
Corriente esfeno-amónica alvear.....	1041

CAPITULO XLV

VÍAS AFERENTES Y GANGLIOS SUBORDINADOS AL ASTA DE AMMON.....	1043
Pilares anteriores del trigono.....	1043
Psalterio ventral ó comisura inter-amónica.....	1046
Colaterales de la fimbria y pilares anteriores.....	1049
<i>Septum lucidum</i>	1050
Foco principal de éste.....	1051
— medio.....	1053
— triangular é intersticiales.....	1054
Fibras aferentes.....	1055
Vía sensitiva ó ascendente.....	1060
Fibras descendentes.....	1062
Cordón del tuber cinereum.....	1062
Vía centripeta lateral del septo.....	1064
Colaterales de la <i>thenia semicircularis</i>	1065

CAPITULO XLVI

CORTEZA INTERHEMISFÉRICA Y GYRUS FORNICATUS. CÍNGULO.....	1066
Corteza interhemisférica en el hombre.....	1066
— en los mamíferos.....	1067
Capas.....	1069
Ganglio precalloso.....	1072
Foco arqueado.....	1073
Cíngulo y substancia blanca del <i>gyrus fornicatus</i>	1075
<i>Estrías longitudinales ó supracallosas</i>	1081
Origen de la estría interna.....	1082
Estrías laterales.....	1086
Fasciola cinerea.....	1086
Corteza infero-interna del lóbulo frontal.....	1086
Corteza de asociación.....	1087

CAPITULO XLVI

ESTRUCTURA COMPARADA DE LA CORTEZA CEREBRAL.....	1089
Corteza de los pequeños mamíferos.....	1090
Regiones de asociación de estos vertebrados.....	1094
Corteza cerebral de las aves.....	1095
— cerebral de los reptiles.....	1099
— cerebral de los batracios.....	1105
— de los peces.....	1109

CAPITULO XLVII

HISTOGENESIS DE LA CORTEZA CEREBRAL.....	1110
Fases primeras en los roedores.....	1110
— histogénicas en el feto humano.....	1111
Diferenciación morfológica de las neuronas.....	1112
— estructural.....	1115
Desarrollo de la neuroglia.....	1118
Paralelismo de las evoluciones filogénica y ontogénica.....	1119

CAPITULO XLVIII

CONSIDERACIONES ANATOMO-FISIOLÓGICAS SOBRE EL CEREBRO.....	1121
<i>Teorías anatómicas del cerebro</i>	1121
Teoría de Flechsig.....	1121
— de Monakow.....	1126
Nuestra conjetura.....	1127
Postulados fisiológicos implicados por la organización de los centros y vías cerebrales.....	1138
Conjeturas histológicas sobre el mecanismo del sueño, asociación, fatiga, memoria, olvido, adaptación funcional, etc.....	1141
Hipótesis de Duval.....	1141
Alteraciones normales y patológicas de las neurofibrillas.....	1147
Hipótesis de Tanzi.....	1149
Nuestra conjetura sobre el crecimiento perfeccionador de las conexiones.....	1150

CAPITULO XLIX

GANGLIOS DEL GRAN SIMPÁTICO.....	1153
<i>Ganglios simpáticos intervertebrales</i>	1153
Células.....	1155
Fibras simpáticas.....	1162
— aferentes ó motrices.....	1164
— sensitivas.....	1167
<i>Ganglios simpáticos, periféricos viscerales</i>	1168
Plexo de Auerbach.....	1168
Terminaciones nerviosas en las tónicas musculares del intestino.....	1178
Plexo muscular profundo.....	1180
— de Meissner.....	1181

Plexo periglandular.....	1186
— de las vellosidades.....	1188
Plexos y ganglios cardíacos	1189
— perivasculares.....	1191
— glandulares.....	1191
Consideraciones fisiológicas.....	1193

0601
0801
1001
1001
1101
1101

0711
0711

1211
1211
1311
1311
1311

2211

1411
1411
1511
1511

1611
1611

1711
1711

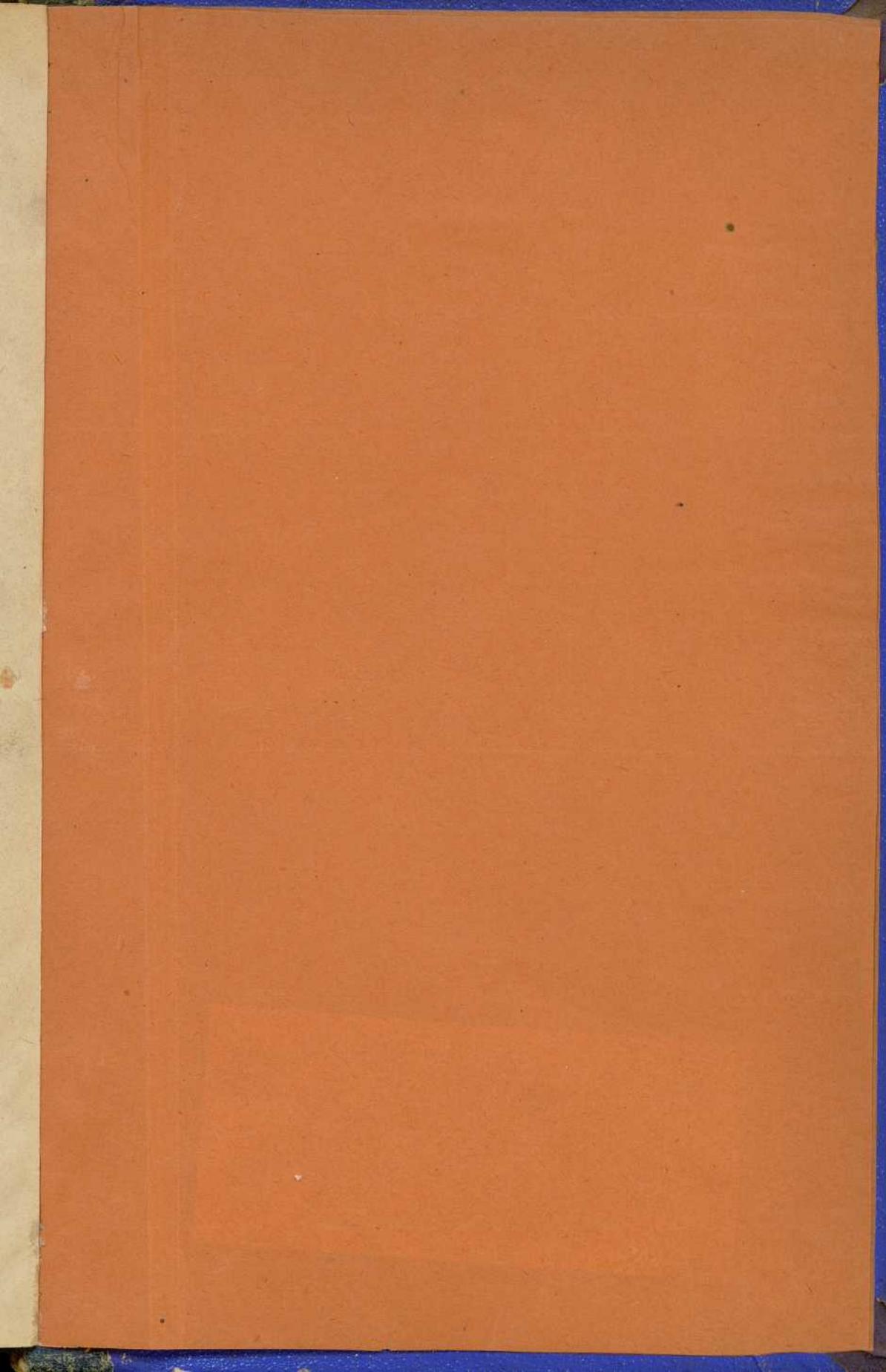
ADVERTENCIA FINAL

Por consecuencia del tiempo transcurrido durante la impresión de este segundo tomo, advertirá el lector que, las opiniones vertidas en los primeros cuadernos, aparecen en los últimos (por consecuencia de nuevas y más profundas investigaciones), notablemente ampliadas y aun modificadas en más de un punto. El lector, naturalmente, deberá atenerse á la doctrina más modernamente expuesta.

Puesto que cada cuaderno de dicho volumen constituye, en realidad, una monografía donde se comprenden hechos de observación no siempre consignados en la *Revista trimestral*, conviene hacer constar las fechas de publicación.

El cuarto fascículo donde se estudia la *estructura del bulbo raquídeo y los orígenes de los nervios craneales*, vió la luz en diciembre de 1900; el quinto, que contiene *las vías y focos intrínsecos del bulbo, la estructura de la protuberancia, el cerebelo, los ganglios cerebelosos y la histogenesis cerebelosa*, apareció en diciembre de 1901; el sexto, donde se comprende la *estructura del cerebro medio, la retina y los focos talámicos geniculado externo, sensitivos, semi-lunares ó accesorio de éste, angular y dorsal*, vió la luz en diciembre de 1902, y, finalmente, el voluminoso cuaderno séptimo, comprensivo del *resto del tálamo, cuerpo estriado, cerebro y gran simpático*, acabó de imprimirse en febrero de 1904.

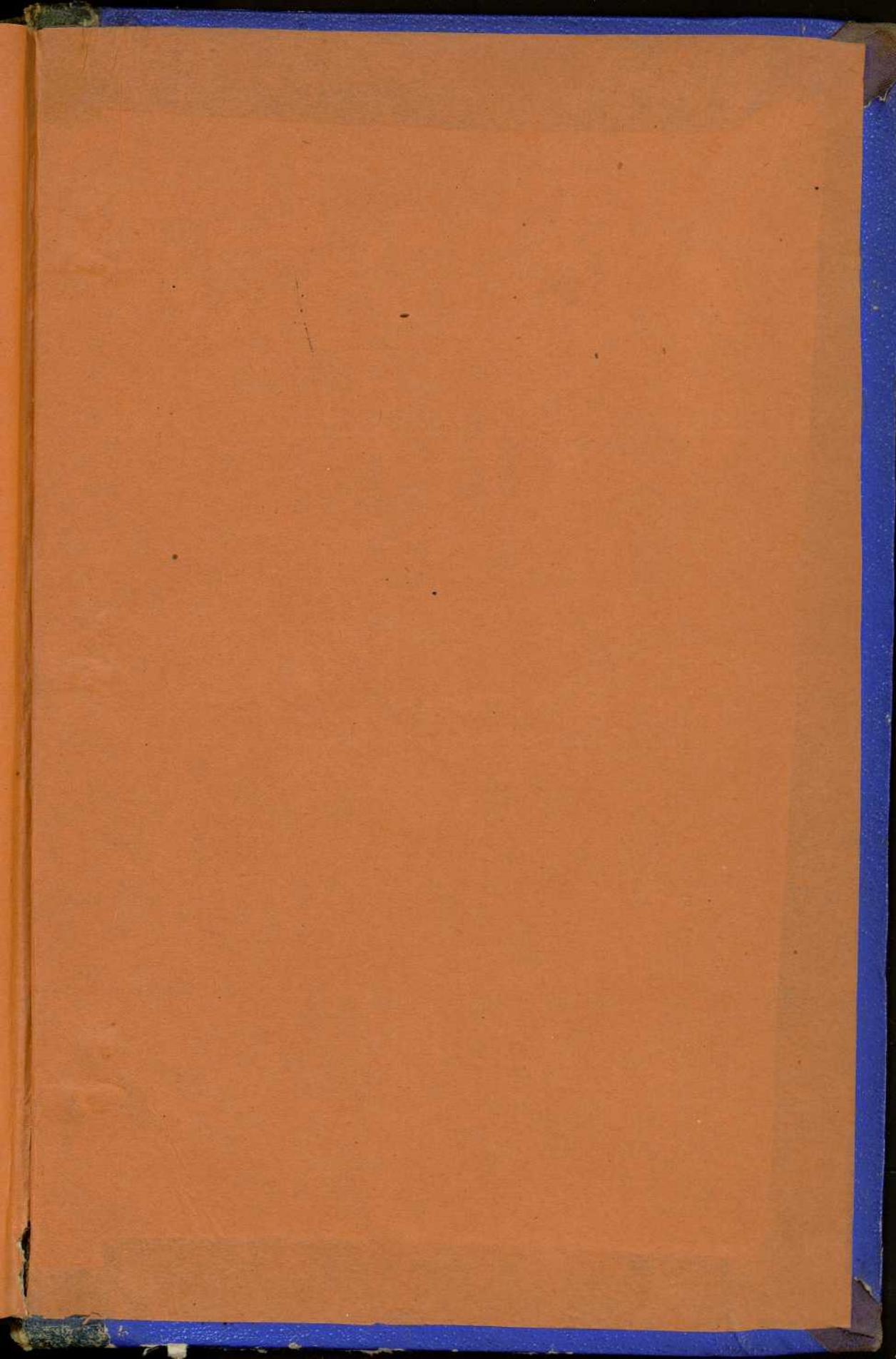
Algunas erratas se han deslizado, que el buen juicio del lector subsanará. Entre ellas, contamos algunos descuidos en la numeración de los capítulos, aunque sin alteración del orden de la paginación.



UNIVERSIDAD DE GRANADA
Biblioteca Universitaria



00926487
FACULTAD DE MEDICINA()





Biblioteca Universitaria de Granada



01940867