

TECHO ÓPTICO DE LAS AVES

por

P. RAMÓN Y CAJAL

Inició este estudio mi hermano en 1891, que fué el primero que aplicó el método al cromato de plata (1). En este trabajo quedó por primera vez establecido el modo de terminación de las fibras procedentes de la retina, así como sus conexiones con los corpúsculos nerviosos de dicho centro encefálico.

La interpretación fisiológica hizo dicho sabio en un folleto posterior, en el cual defendió por primera vez la teoría de la polarización dinámica (2). Posteriormente Van Gehuchten (3), siguiendo el derrotero iniciado por el histólogo de Madrid, realizó también investigaciones con el mismo método, en el pollo, comprobando los descubrimientos de aquél y empleándolos en la adquisición de nuevos hechos.

Más tarde nosotros, en el año 1896, hicimos un escrupuloso examen de las adquisiciones de los citados sabios,

(1) S. R. Cajal: *Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques*. «Journal int. d'Anat. et Physiol., &c.», 1891, tomo VIII.

(2) S. R. Cajal: *Significación fisiológica de las expansiones protoplasmáticas*. 1891.

(3) *La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet*. «La Cellule», 1892.

logrando fijar ciertos hechos estructurales inciertos. Este trabajo de comprobación nos condujo, ya entonces, al conocimiento de algunas particularidades que se habían ocultado a las indagaciones de estos investigadores; y actualmente, pretendemos complementar nuestros antiguos estudios con ciertas adquisiciones recientes, que interesan, preferentemente, al importante problema de las conexiones de los elementos lobulares con diversos centros encefálicos.

Muy distinto es el número de capas reconocidas por los anatómicos en estos interesantes centros. Stieda cuenta, prescindiendo del epitelio, trece capas. Bellonci, que ha estudiado el lóbulo óptico de las aves de gran tamaño, utilizando el método de Exner, admite once. Mi hermano manifiesta, y a esta opinión nos adherimos nosotros, que es difícil determinar el número de capas que constituyen el techo óptico, pues éstas varían en los distintos segmentos del órgano y según las diversas especies de pájaros. Para poder diferenciarlas bien, hay que explorar la región media del techo, sitio donde se muestran estas zonas bien separadas y con mayor grado de desarrollo (1).

Van Gehuchten, en su trabajo citado, se opone al reconocimiento de muchas capas, fundándose en la difícil separación de las mismas en algunas regiones del techo y en la carencia de un criterio morfológico y fisiológico fijo para distinguirlas; pues se da el caso que en un mismo estrato moran células de forma y conexiones distintas. Con arreglo a este modo de ver, Van Gehuchten distingue sólo tres grandes capas que son: 1.^a, una capa *externa* constituida principalmente por la terminación de las fibras del nervio óptico; 2.^a, una *capa media*, de substancia gris, casi exclu-

(1) P. Ramón y Cajal: *Centros ópticos de las aves*. «Revista trimestral micrográfica», 1898.

sivamente formada por células nerviosas; 3.^a, una *capa interna*, de substancia blanca, donde se encuentran las fibras centrales.

Mi hermano admite quince capas y nosotros diez y seis, sin incluir el epitelio. Ciertamente es, como Van Gehuchten advierte y nosotros hemos indicado en nuestros estudios de los lóbulos ópticos de los reptiles batracios y peces, que estas capas no ofrecen una estructura homogénea. Pero esto mismo ocurre en la corteza cerebral y en la mayor parte de los centros nerviosos. Admítense capas o zonas, dondequiera que el microscopio denuncia una mutación topográfica en la distribución de los factores componentes de la trama nerviosa. Además debemos indicar que estas diversas capas, con pequeñas variantes, pueden reconocerse en los lóbulos ópticos de distintos vertebrados, siendo, desde este punto de vista, grandes las analogías entre las aves y los reptiles, lo cual demuestra que no es condición tan accidental como supone Van Gehuchten la colocación relativa de las células y las fibras nerviosas a las recíprocas conexiones, colocación que interesa los diversos elementos que constituyen los centros ópticos. Aparte de esto, la precisa indicación de la verdadera situación de los elementos ópticos, favorece la exposición metódica de los mismos y evita confusiones. Por no haber aceptado este criterio, la descripción de Van Gehuchten, interesante desde muchos puntos de vista, se resiente de poca precisión, viéndose obligado este sabio, para hacerse inteligible, a referirse, continuamente, a las capas admitidas por mi hermano.

1.^a *capa* (de S. Ramón y Cajal) o *capa del tractus óptico*.—Forma el límite periférico del techo óptico y se compone, casi exclusivamente, de fibras medulares, provenientes de las cintas ópticas. Estas fibras llevan direcciones muy variadas, siendo unas tangenciales y otras sagitales.

Como mi hermano demostró el primero, estas fibras se terminan en unas elegantes arborizaciones libres, de ramúnculos varicosos, reconocidas por nosotros en todos los vertebrados, y las cuales engendran un tupido plexo, dividido en cuatro estratos o pisos superpuestos, que abarcan la región comprendida entre la 2.^a y 7.^a capa del techo. La región del lóbulo óptico ocupada por las arborizaciones retinianas, ha sido llamada por mi hermano y Van Gehuchten *región retiniana*.

El *primer piso* y más superficial, se compone de arborizaciones cortas, anchas y aplastadas en sentido de la superficie, las cuales llenan por completo la capa lobular 2.^a (fig. 1.^a)

El *segundo piso* consta de arborizaciones cónicas, pequeñas con relación a las más profundas y esparcidas por las capas 3.^a y 4.^a

El *tercero* está representado por ramificaciones amplias cónicas, procedentes de fibras retinianas, en general más gruesas y ricas en ramitos finales, y ocupa todo el espesor de la capa quinta; y, por último, el *cuarto piso* lo constituyen arborizaciones aplastadas en sentido de la superficie, y cuya distribución se limita a la capa séptima. Las fibras generadoras de estas arborizaciones son las más gruesas de todas.

Esta terminación estratificada de las arborizaciones retinianas no debe reputarse como un mero accidente topográfico, puesto que ofrece un carácter de generalidad indiscutible; ya que se repite en los centros ópticos de todos los vertebrados, según se desprende de nuestras investigaciones de anatomía comparada (1). Seguramente es la expresión de la individualización de las corrientes reti-

(1) *Investigaciones de anatomía comparada en los centros de la visión de distintos vertebrados*. «Memoria del doctorado», 1890.

nianas, las que, al descargar en el techo óptico, son recogidas por diversos corpúsculos, dotados, verosíblemente, de una virtualidad receptora distinta, y realizándose, en virtud de esta conexión específica, corrientes dinámicas diversas, que conducen el impulso retiniano por vías múltiples diseminándolo por centros encefálicos muy distintos.

Hay arborizaciones, como las del primer y segundo piso, que parecen, dado su contacto con diversos tipos celulares, armonizar con varias neuronas receptoras, mientras que las que constituyen el piso cuarto, parece que mantienen relaciones con menor número de neuronas. Este hecho quedará evidenciado cuando nos ocupemos del estudio de los elementos del techo, y de las conexiones que ostentan sus tallos radiales, así como también del diverso itinerario de los axones centrales del lóbulo.

Elementos neuróglícos de la capa 1.^a — En lo inferior de esta capa existen células neuróglícas en forma de araña (fig. 1.^a b), de igual modo que en todo el trayecto intratálámico del *tractus opticus*. Estas células reparten sus expansiones también por el interior de la capa 2.^a y suelen conservar una prolongación más gruesa que se dirige a la superficie libre del techo.

Capa 2.^a — Esta capa fué considerada por Bellonci como neuróglíca; pero, como demostró mi hermano, la engendran una serie irregular de pequeños elementos nerviosos que en su mayoría no son exclusivos de esta región, puesto que se les descubre en otras capas también. Entre estos corpúsculos cabe distinguir tres tipos: el *de axón corto*, *semilargo* o *poliestratificado* y *de axón largo* o *central*.

1.º *El de axón corto*. — Ofrece un soma pequeño, más o menos redondeado, multipolar y disperso irregularmente por la citada capa. Su expansión funcional brota ya del cuerpo, ya del punto inicial de una prolongación somática,

y marcha hacia adentro atravesando las capas subyacentes, hasta llegar a la novena, en cuyo interior se extingue mediante una arborización aplastada de ramitos largos y varicosos. A poca distancia de su origen suministra ramitos recurrentes para las zonas 2.^a y 3.^a, y otros que penetran en el interior de la quinta (fig. 1.^a, c).

En los reptiles, especialmente, vense varias filas superpuestas de estos corpúsculos, los cuales invaden con sus ramas todas las capas moleculares periféricas (tercera, séptima y novena de las aves, con especialidad las tres primeras) en las que originan plexos horizontales, y cuyos axones, de gran longitud, agítanse en su interior mediante largas arborizaciones aplanadas.

2.^o *El de axón semilargo o poliestratificado.* — Se distingue del anterior este corpúsculo por la mayor longitud de la expansión axial, puesto que desciende hasta la duodécima capa, en cuyo sitio se agota en una tenue arborización fina y corta (fig. 1.^a, d).

En su trayecto radial y descendente provee de expansiones finas todas las capas plexiformes subyacentes, con predilección la capa 9.^a, no siendo escasas las ramitas recurrentes, como ya advirtió Van Gehuchten.

En el interior de esta capa es tal la extensión y número de estas ramitas, que cuando la impregnación no es completa nos hace suponer se trate de la total terminación del axón. Esto es lo que motivó el error de Van Gehuchten, cuando afirmó que estas expansiones funcionales no pasan de la primera fila de células ópticas.

Como se observa, entre estos dos tipos de células no existen más discrepancias que la distinta longitud de los axones y de conexiones que éstos establecen con las capas plexiformes subyacentes, correspondiendo ambos al 2.^o tipo de Golgi.²⁴

3.^o *El de axón largo central.* — Esta célula es la menos

numerosa entre los tipos corpusculares que moran en la capa 2.^a En la capa 3.^a es a nuestro entender el elemento predominante. Consta de un cuerpo cónico, con un tallo radial corto, que se pierde entre la capa fibrilar periférica y varias expansiones basilares dendríticas, cuyo sitio de distribución es la capa 3.^a El axón emerge del extremo interno del soma, marcha recto hacia adentro, dando en su curso largas ramitas colaterales de terminación indeterminada y se continúa con una fibra de la capa blanca profunda (fig. 1.^a e). Además de los anteriores tipos celulares, descritos por nosotros ya en otra época, debe figurar entre los elementos integrantes de esta región, un corpúsculo enano, aragniforme, semejante a los corpúsculos pequeños estrellados de la corteza de todos los vertebrados, dotado de un cuerpo pequeño y anguloso, del cual irradian finas y enmarañadas expansiones, y entre las cuales destaca otra algo más larga, aunque de escasa longitud y rematada en su arborización simple de tres o cuatro ramitos varicosos (fig. 1.^a f).

Este elemento, sobre el cual hemos llamado la atención en algunos trabajos nuestros, es un factor constante en la constitución de los centros encefálicos, pues nosotros lo hemos reconocido en la corteza de todos los vertebrados inferiores, ganglio basal y centros ópticos, Claudio Sala en las aves y mi hermano en los mamíferos. Su morfología discrepa mucho de los corpúsculos de axón corto de Golgi, no pudiendo asimilarse a ninguno de los tipos de neuronas encefálicas conocidos.

Capa 3.^a del techo óptico. (Zona de substancia granulosa de Stieda, substancia reticular de Bellonci.) — Posee un aspecto finalmente granuloso cuando se la observa mediante los reactivos nucleares, que recuerda a las capas reticulares de la retina; pero su verdadera composición es la plexiforme, como lo evidencia el método de Golgi.

Según advierte mi hermano, esta capa carece de límites precisos, de manera que se confunde con los estratos próximos insensiblemente; pero en preparaciones detalladas, puede observarse que la citada capa está correctamente separada, hacia dentro, por un estrato de fibras ópticas tangenciales, provenientes de la retina (fig. 1.^a).

Los elementos integrantes de esta región, según mi hermano, son unos *corpúsculos fusiformes* y algunos *elementos estrellados de cilindro eje corto* que nosotros hemos descrito en la capa anterior. Además contribuyen a formarla: 1.º, penachos protoplasmáticos periféricos de gran número de corpúsculos subyacentes; 2.º, arborizaciones finales de axones cortos, dimanados de elementos yacentes en diversas zonas, pero especialmente de la octava, así como también ramitos procedentes de los corpúsculos de igual tipo de la capa segunda; 3.º, arborizaciones retinianas del primero y segundo piso; 4.º, penachos protoplasmáticos periféricos de las células ganglionares.

Como puede verse por lo que acabamos de expresar, la composición de esta capa es sumamente compleja.

Capa 4.^a (capa 3.^a de Stieda). — Es una formación celular, no bien limitada, que recorre transversalmente el techo óptico. Mi hermano reconoce en esta zona dos tipos celulares: 1.º, un corpúsculo estrellado, pequeño, provisto de un cilindro-eje descendente; 2.º, grandes células fusiformes, horizontales, de dirección antero-posterior y cuya expansión nerviosa se prolonga, a veces, hasta la capa novena sin dar colaterales, y a las que reputa idénticas, por sus dimensiones y propiedades, a las células ganglionares de la capa décimotercera. Van Gehuchten llama capa granulosa a esta región, pero comprende en ella también a la sexta. Este autor reconoce algunas variedades de células más que mi hermano, pero no deter-

mina bien su situación. He aquí las células descritas por el sabio belga:

1.º *Células de cilindro-eje central*, provistas de un cuerpo prolongado y un tallo ramificado periférico. 2.º *Células pequeñas*, idénticas a las descritas por mi hermano en la capa granulosa externa (capa 2.ª de S. Ramón). 3.º *Células nerviosas de cilindro-eje corto y descendente*, cuyo cilindro se agotaría al nivel de la primera fila de células ópticas, mediante ramificaciones horizontales muy largas (capa 8.ª de S. Ramón). 4.º *Elementos nerviosos horizontales*. Las células de esta clase representadas por Van Gehuchten en la fig. 10 de su monografía, ofrecen un cuerpo horizontal, prolongado y ramas largas y finas, mandando su axón, transversalmente, a territorios desconocidos. Trátase de un tipo distinto del descrito por mi hermano en esta región, pues mientras el primero ofrece idéntico aspecto que los elementos horizontales, estudiados en las capas más externas por mi hermano y nosotros, el segundo manda hacia adentro la expansión nerviosa, pareciéndose más, por esta circunstancia, a los corpúsculos ganglionares profundos.

Poco podemos añadir a lo indicado por los citados autores. La figura ofrece todos los tipos celulares que hemos podido reconocer en numerosos preparados y los cuales pueden reducirse a los siguientes:

1.º *Células estrelladas* idénticas a las estudiadas en la segunda capa.

2.º *Células de cilindro-eje corto*, cuyo axón se ramifica en las zonas plexiformes próximas, especialmente en las capas quinta y séptima (fig. 1.ª g).

3.º *Células de cuerpo fusiforme*, más o menos irregular, de ramos recurrentes basilares (fig. 1.ª h) que recuerdan a ciertos corpúsculos de la capa superficial de los cuerpos cuadrigéminos, y cuyo cilindro se continúa con su fibra

profunda, después de haber dado numerosas colaterales transversales.

4.º *Células transversales con cilindro-eje horizontal.* — Estos elementos ostentan los mismos caracteres que otros elementos horizontales situados más arriba y más abajo de la capa 4.ª (fig. 1.ª i).

5.º *Corpúsculos de cuerpo grueso con ramas protoplasmáticas finas* idénticas a las que emiten ciertos corpúsculos de la zona décimotercera. El cilindro-eje surge de una rama protoplasmática, casi siempre, y desciende hasta la capa blanca. Esta célula existe también en los demás vertebrados inferiores (fig. 2.ª a).

Capa 5.ª (cuarta granulosa de Stieda, parte de la novena de Bellonci). — De apariencia molecular, muestra poquísimas células. Como demostró mi hermano, en su interior se distribuyen las arborizaciones retinianas del tercer piso. En cuanto a las células, manifiesta este autor que jamás pudo obtener de ellas buenas impregnaciones. Alguna vez, no obstante, ha encontrado células horizontales de gran talla.

Nuestras investigaciones nos han demostrado que la organización de esta capa es bastante complicada, y muy semejante desde este punto de vista, a la 3.ª He aquí sus factores componentes:

1.º *Células pequeñas de axón corto*, las cuales se distribuyen, parte en el interior de esta zona, parte en las capas plexiformes próximas.

2.º *Células horizontales* más escasas, dispuestas de idéntica manera que en las capas superiores (fig. 1.ª II).

Además contribuyen a formar esta capa, numerosas colaterales de conexión dimanadas de los corpúsculos de axones cortos recurrentes, yacentes en las capas sexta y octava; ramos protoplasmáticos de las células de tallo radial; penachos varicosos de los elementos ganglionares

subyacentes; colaterales de conexión dimanados de la substancia blanca profunda y, por último, las arborizaciones retinianas del tercer piso y aun del segundo.

Capa 6.^a (tercera de los granos de Stieda, porción de la novena de Bellonci). — Es muy delgada, componiéndose de una sola fila de células, de disposición prolongada. Nosotros hemos logrado impregnaciones muy demostrativas de esta zona, en la que el método de Golgi evidencia que, a pesar de estar formada de una sola fila celular, alberga corpúsculos de morfología muy distinta. He aquí las variedades reconocidas por nosotros.

1.^o *Célula de cuerpo alargado y tallo periférico corto*, agotado en ramas horizontales y varicosas. — Esta célula, bien descrita por mi hermano, ha sido encontrada por nosotros también en los reptiles, exhibiéndose con idéntica morfología en las aves. En cuanto a su expansión nerviosa, desciende y se continúa con una fibra de la substancia blanca central (fig. 1.^a m).

2.^o *Células de cilindro-eje recurrente*. — Estas células no discrepan en nada de los elementos de idéntica modalidad, observables en las capas limítrofes. Su axón, de extremada delgadez, desciende hasta la capa octava y a veces hasta la novena, en cuyo punto suministra ramitas colaterales, doblándose después hacia afuera, para atravesar, ascendiendo, las capas superpuestas e internarse en la capa plexiforme superficial. Tanto en su trayecto descendente como en el ascendente, dicho axón va proyectando ramitos libres en el interior de las capas moleculares. Este corpúsculo abunda mucho también en la capa octava (fig. 1.^a l).

3.^o *Células de cilindro-eje central y cuerpo prolongado*. — Estas células ofrecen una morfología semejante a las de la capa octava, y mandan su expansión funcional a la substancia blanca interna. Ofrecen un cuerpo

prolongado, provisto de ramas basilares, distribuïdas en el interior de la capa novena, y un tallo radial que alcanza el límite periférico del lóbulo, dando, en su tránsito, ramas para los diversos plexos superficiales (fig. 1.^a n). En cuanto al axón, desciende dando ramitos colaterales de extensa longitud y de itinerario transversal, en su mayor parte. Algunos de estos ascienden hasta las capas séptima y quinta, terminando en su interior. En cuanto a la terminación de este cilindro-eje, hemos visto, como ya lo advirtió mi hermano, que en ocasiones se divide el nivel de la capa décimocuarta en dos o más fibras transversales.

Capa 7.^a (octava, finamente molecular de Stieda). — De aspecto finamente granuloso, es estrecha, bien limitada, y ofrece poquísimas células. Según mi hermano, está constituida por la dispersión de las arborizaciones retinianas más profundas (cuarto piso), y por ramificaciones protoplasmáticas y nerviosas de los corpúsculos de la décima capa.

Es probable, añade este autor, que entren a constituirlos otros factores; por ejemplo: ramificaciones de ciertos cilindros-ejes descendentes de las capas superiores, y además algunas fibras meduladas de curso arciforme y casi transversal, observables mediante el método de Weigert.

A lo expuesto por mi hermano y Van Gehuchten añadiremos algunos datos.

Nuestras investigaciones nos han conducido a la afirmación de que esta capa subsiste en todos los vertebrados inferiores, con idénticos caracteres que en las aves, logrando en los reptiles y batracios un desarrollo mayor. Débese este hecho a que, además de las arborizaciones retinianas profundas, transitan por ella multitud de fibras, continuadas con el *tractus opticus* y formando una banda muy manifiesta que recorre transversalmente todo el lóbulo. En las aves esta capa fibrilar está representada por

algunas fibras ópticas, ya vistas por mi hermano, si bien desconoció su procedencia.

He aquí los factores constitutivos de esta importante capa:

1.º *Las arborizaciones profundas aplastadas* — Rara vez, como se ve en nuestra figura 1.ª, la fibra retiniana recorre un largo trecho en el interior de esta banda plexiforme, si bien se advierte que estas arborizaciones dimanen casi siempre de fibras ópticas gruesas. Descienden, con más o menos oblicuidad, de la capa óptica, y sin ramificarse en su tránsito, se agotan en una arborización aplastada y elegante. En ocasiones, la fibra se divide ya en lo alto del techo óptico, para formar tres arborizaciones contiguas.

2.º *Colaterales de conexión* procedentes de los corpúsculos estrellados de la primera, segunda y tercera capa.

3.º *Colaterales de los cilindros cortos descendentes* (fig. 1.ª) procedentes de las células de las capas próximas y especialmente de los de axón recurrente de la octava.

4.º *Arborizaciones de axones cortos* ascendentes, nacidos en los corpúsculos de la novena y décima capa.

5.º *Colaterales de las células de axón arqueado y en asa* residentes en la capa décima.

6.º *Penachos protoplasmáticos de células ganglionares* profundas y superficiales.

7.º *Expansiones protoplasmáticas* de la mayor parte de los corpúsculos de cilindro-eje central y periférico, que ofrecen tallo radial protoplasmático.

8.º *Ramificaciones de los cilindros-ejes de estos corpúsculos* (células en cayado y de cilindro ascendente retiniano, primer tipo).

9.º *Arborizaciones libres centrales*, en forma de escobas procedentes del *ganglio del istmo*. Mi hermano y Van Gehuchten vieron estas espléndidas arborizaciones, pero

sólo establecieron vagas conjeturas sobre su verdadera naturaleza. Ris (1) afirmó la naturaleza nerviosa de las mismas, pero no pudo discernir su procedencia. Estas arborizaciones proceden de los elementos del istmo, según pusimos nosotros en evidencia en una nota publicada en el año 1898, en la Revista de Histología.

10. *Algunas fibras de conexión* procedentes de las células piramidales del cuerpo geniculado talámico.

11. Algún corpúsculo horizontal, que distribuye sus ramas en sentido transversal en el interior de este plexo, así como también su expansión nerviosa.

Capa 8.^a (capa séptima de Stieda u octava de Bellonci). — Es bastante gruesa y ya el método al carmín revela corpúsculos de propiedades distintas. En medio de una formación de pequeñas células globulosas obsérvanse corpúsculos fusiformes y alguno que otro de tamaño y aspecto ganglionar.

Dada la distinta forma y disposición del cilindro-eje, mi hermano reconoce los siguientes tipos celulares en esta capa, distinguidos también por Van Gehuchten.

Tipo 1.^o — Célula de cuerpo elipsoideo que emite cortas y raras expansiones ascendentes y un grueso tallo descendente, abundantemente arborizado. El axón se pierde entre las fibras de las zonas duodécima y dècimotercera.

Esta célula fué vista por Van Gehuchten también y por nosotros, y por cierto que en nuestros preparados el tallo protoplasmático periférico alcanza hasta la parte externa del lóbulo.

Tipo 2.^o de Santiago Ramón. — Está representado por un elemento fusiforme o globuloso con varias y delicadas expansiones ascendentes y una o dos largas descendentes

(1) Ris: *Sulla fina struttura del lobo optico degli uccelli*. 1898, Pavia.
Del mismo: *Ueber den Bau des Lobus opticus der Vogel*. «Arch. f. mikros. Anat.», 1899.

varicosas. La prolongación nerviosa emerge de la parte inferior del cuerpo para descender hasta la zona novena, donde termina por una arborización libre. Entre estos corpúsculos dice este autor se observan algunos cilindros-ejes muy cortos y delicados que se arborizan ya en el interior de la capa octava.

Tipo 3.º — Grandes células horizontales de axón horizontal, cuya terminación no pudo descubrir mi hermano

Tipo 4.º — Células fusiformes gruesas de axón descendente, continuado con una fibra de la capa décimo-cuarta. El cuerpo celular proyectaría hacia afuera un tallo protoplasmático, el cual se bifurcaría rápidamente en el interior de la capa séptima, donde terminaría por ramas varicosas.

Van Gehuchten designa a esta capa y a los demás estratos celulares profundos, con la denominación de capa media o zona de las células nerviosas ópticas, denominación algo impropia, puesto que hay células, por ejemplo los corpúsculos de axón corto, que tan abundantes son en algunos puntos de su capa media, los cuales no engendran ni fibra retiniana ni fibra óptica central, ni podemos asegurar tampoco que todos los cilindros que se incorporan a la substancia blanca profunda hayan de formar parte de la vía óptica. Más justificada consideramos la clasificación de los diversos elementos de esta región por la diversa longitud y dirección de su cilindro-eje, si bien no son éstos los únicos caracteres que deben estimarse para la clasificación de los elementos nerviosos, pues las diferencias morfológicas marcadas y permanentes, constituyen también rasgos no despreciables para individualizar los elementos, sobre todo si estas diferencias implican especialidad de conexiones.

Inmediatamente por debajo de las arborizaciones retinianas profundas, dice el sabio belga, se encuentra una zona

granulosa (capa octava de S. Ramón) de límites bastante precisos, formada principalmente de células nerviosas de cilindro-eje corto. Un poco por debajo de esta zona se encuentra una hilera continua y a menudo doble de células voluminosas de cuerpo alargado y fusiforme. Estas células, dice Van Gehuchten, por su extremo externo dan casi siempre un grueso tronco protoplasmático, que se bifurca pronto y atraviesa la zona granulosa y penetra en la capa externa. Alguna vez este tallo externo se resuelve en un gran número de prolongaciones, que se pierden entre las arborizaciones retinianas. Del polo interno de estas células y de sus partes laterales surgen numerosas ramas protoplasmáticas, largas y delgadas, de direcciones varias, que se enlazan con expansiones vecinas, de modo que forman un plexo inextricable. Estas prolongaciones entrecruzadas serían las que darían aspecto finamente granuloso a la zona vecina (novena capa de Santiago Ramón) mejor que las arborizaciones de los corpúsculos de cilindro corto y las colaterales de cilindro-eje descendente. El cilindro-eje nace de una de las ramas protoplasmáticas inferiores, y se dirige verticalmente, hacia abajo, atravesando todo el espesor de la capa media, y llega hasta la capa interna, continuándose allí con una fibra nerviosa central. En este trayecto da numerosas colaterales. La precedente descripción corresponde al tipo 3.º de mi hermano. Por lo visto, el micrógrafo belga no vió en esta región el tipo 2.º del mismo autor.

Nosotros hemos comprobado las descripciones de estos autores, y de nuestros trabajos resulta que la capa 9.ª ofrece una gran complicación, albergando numerosas clases de células. He aquí los tipos principales:

1.º *Corpúsculos de cilindro-eje recurrente periférico.* — Esta célula, que es muy escasa en la capa 6.ª, forma en gran parte la zona que estamos estudiando. Ofrece un cuerpo pequeño, prolongado con escasas ramitas laterales

y un tallo periférico dicotomizado en la parte externa del lóbulo. Del extremo central nacen, a veces, pequeñas ramitas recurrentes. El axón brota desde este polo o del principio de las ramitas basilares, desciende hasta la novena capa dando ramitos para el plexo de ésta y en seguida asciende hacia la periferia, suministrando a las zonas plexiformes séptima y quinta ramitos finos, hasta extinguirse en una arborización cónica de tenues hilos varicosos situada en la tercera capa, o capa plexiforme externa. Esta célula no ha sido descrita por mi hermano ni por Van Gehuchten (fig. 1.^a ñ).

2.^o *Corpúsculo de cilindro-eje corto profundo.* — Este corpúsculo, bien descrito por mi hermano y Van Gehuchten, ofrece un aspecto muy semejante al anterior, pero discrepa en la terminación de su cilindro-eje. Como mi hermano descubrió, se termina en el plexo de la novena capa, mediante una arborización de hilos largos horizontales (fig. 2.^a c).

3.^o *Corpúsculo cónico o fusiforme de axón central.* — Es el tipo tercero de mi hermano, bien estudiado asimismo por Van Gehuchten. Existe con idéntica morfología en todos los vertebrados, si bien hay que advertir que mi hermano identificó dos tipos que, aunque parecidos por el origen y destino de su expansión nerviosa, discrepan por la longitud de su tallo periférico. En uno de estos tipos el tallo asciende dando ramas para las zonas plexiformes periféricas, alcanzando su ramificación final la 2.^a capa del techo (fig. 2.^a d). Las ramas basilares, como advirtió ya Van Gehuchten, se dividen en el interior de la novena capa abundantemente, contribuyendo a formar un tupido plexo con las de otros elementos análogos. El axón desciende, y da largas colaterales, transversales unas y ascendentes otras, que penetran en las capas plexiformes superficiales y se continúa con una fibra central. En ocasiones hemos

visto una divisió en T de esta expansió, cuyas ramas de curso transversal ofrecen un grosor desigual (fig. 2.^a d).

Estos corpúsculos, por las conexiones con todos los pisos de arborizaciones retinianas, bien pudieran llamarse poliestratificados.

4.^o Tipo celular muy parecido al anterior; ofrece un tallo periférico grueso que se agota en ramos periféricos varicosos penetrantes en la quinta capa. Este corpúsculo es el mismo que hemos hallado en la zona sexta (fig. 2.^a e)..

5.^o *Célula de ramas protoplasmáticas periféricas* que recuerdan la disposición aplanada de las ramificaciones de las células de Purkinge del cerebelo y cilindro-eje central (fig. 2.^a f). El cuerpo está exento de ramos basales, pero en cambio muestra varias ramas paralelas periféricas, que dan ramitos a los plexos suprayacentes. El cilindro-eje nace ya del soma, ya del arranque de alguna prolongación somática, pudiendo formar un cayado corto, el cual marcha a la substancia blanca. Esta célula no ha sido representada por mi hermano ni por Van Gehuchten, pero es un tipo normal de la organización de los centros ópticos de todos los vertebrados inferiores, pues nosotros lo hemos visto también en los reptiles. ¿Se tratará de una variante de las células ganglionares periféricas? Nosotros opinamos que sí, ya que sus expansiones ofrecen una gran semejanza morfológica con estos elementos.

6.^o *Célula de cuerpo triangular* con ramas protoplasmáticas fuertemente espinosas (fig. 2.^a g). — Esta célula vive en la vecindad de la sexta capa molecular y manda sus expansiones hacia la periferia, consumiéndose casi en su totalidad en el plexo de esta zona. A veces, como se observa en la fig. 2.^a, sus prolongaciones son casi horizontales. En cuanto a la expansión nerviosa, es larga, descendente, la cual, al llegar a la undécima capa, se divide en filamentos

opuestos de curso transversal, cuyo paradero definitivo ignoramos.

7.º *Corpúsculos horizontales*, idénticos a los observados en las capas superiores, pero ostentando unas dimensiones mayores. Nada añadiremos a lo expuesto por mi hermano respecto a esta célula.

8.º *Corpúsculos de cuerpo más o menos redondeado y prolongaciones largas, finas* y terminadas en penachos varicosos. Es la célula ganglionar de mi hermano, que ya se observa en esta capa, aunque en número muy pequeño (de ella haremos más adelante una circunstanciada descripción). Su cilindro-eje va a la substancia blanca central (fig. 2.ª *h*).

9.º *Célula de cuerpo triangular de ramas espinosas divergentes*, terminadas mediante ramificaciones aplastadas en los plexos superficiales. El cilindro marcha también a la capa blanca central (fig. 2.ª *i*).

Estos dos tipos celulares, de gran talla, encuéntranse también en todos los vertebrados, y se distinguen siempre entre sí por el distinto aspecto y grosor de las expansiones protoplasmáticas. El segundo tipo, o sea el de ramas espinosas, es mucho más escaso que el anterior, y se le encuentra también en la capa décimocuarta. El método de la plata coloidal de mi hermano, impregna perfectamente esta célula, revelando con gran claridad el retículo intraprotoplasmático.

Capa 9.ª — Es plexiforme (capa 8.ª molecular de Stieda, sexta de substancia reticular de Bellonci), aunque contiene algunas células nerviosas. Según mi hermano, integran este plexo arborizaciones libres, de los corpúsculos de la octava capa, más colaterales de conexión de cilindros-ejes de su tipo celular tercero. Van Gehuchten advierte que este plexo lo engendran preferentemente las ramificaciones dendríticas de los corpúsculos de axón central de su capa granulosa interna.

Añadamos a esto que en esta zona se distribuyen las arborizaciones terminales de muchos cilindros-ejes cortos que residen en las capas superficiales o en regiones más internas.

En cuanto a las células, encontramos aquí los mismos tipos que se estudian en las capas octava y décima, por lo cual no daremos de ellas una descripción especial.

Capa 10. — Muy interesante por los diversos elementos que la integran. Bien estudiada por mi hermano y Van Gehuchten, nosotros hemos comprobado las descripciones de estos autores y hemos logrado realizar un análisis acabado de esta importante región. He aquí los distintos tipos celulares que el método de Golgi nos ha mostrado:

1.º *Célula fusiforme con axón retiniano* (variedad de Santiago Ramón). — Este elemento, comprobado por nosotros en los reptiles batracios y peces, fué descubierto por mi hermano en las aves; manda su axón a la capa óptica superficial contribuyendo a formar el *tractus opticus*. Esta expansión no emerge del cuerpo, sino del tallo radial periférico, marcha hacia afuera trazando ligeras inflexiones y al atravesar la capa 6.ª (fig. 3.ª A) forma una arborización aplastada de ramitos tortuosos, que se asemeja y confunde muchas veces con las arborizaciones retinianas del último piso, con las que se pone en contacto, y después continúa su curso periférico sin dar rama colateral alguna hasta llegar a la capa de las fibras ópticas donde penetra. Mi hermano, que, como hemos dicho, fué el descubridor de este elemento, cree probable que estos cilindros ejes de marcha centrífuga engendren las arborizaciones libres descritas por él en la retina. A esta opinión se adhiere también Van Gehuchten, y nosotros la estimamos muy verosímil, si bien debemos advertir que estas arborizaciones no deben ser todas de procedencia lobular, ya que nosotros hemos demostrado que,

tanto en el cuerpo geniculado de los mamíferos, como en el de las aves, reptiles, peces y batracios, se ven corpúsculos que también proyectan hacia el *tractus opticus* algunos axones, los que es de suponer terminarán en la retina de igual manera.

En cuanto al tallo de donde emerge el cilindro-eje, marcha hasta la zona plexiforme superficial, donde se termina en ramitos horizontales de bastante longitud. Además, este tallo emite dendritas al nivel de todos los plexos. Entre éstas llaman la atención las que suministra al último piso de arborizaciones retinianas, por ofrecer una disposición discoidea, aplastada, que se confunde fácilmente con la que el cilindro-eje proyecta en la misma zona. Por esta semejanza se explica el error en que cayó Van Gehuchten, al asegurar que esas arborizaciones procedían exclusivamente del tallo protoplasmático y nunca del axón. Pero es indudable que la interpretación de mi hermano es la única exacta.

Este corpúsculo emite también dendritas basilares muy largas, que bajan hasta la capa plexiforme profunda o sea la capa duodécima.

2.º *Célula de axón periférico*. — Este elemento puede confundirse con el anterior, dada la forma y tamaño del soma, origen y destino del axón. Por esta razón no han hecho mención de él los autores que nos han precedido en estos estudios. Discrepa no obstante del primero, porque el axón carece del rosetón o arborización aplastada, y porque sus apéndices protoplasmáticos aparecen erizados de espinas. Esta célula la hemos encontrado en todos los vertebrados, pero parece ser muy poco numerosa (fig. 3.ª B).

3.º *Célula de cilindro-eje periférico*. — Algo más abundante que la anterior, ocupa las filas más superficiales de la capa décima, hallándose también en la novena alguna vez. Existe en todos los vertebrados inferiores, y se carac-

teriza por ofrecer un cuerpo piriforme, exento de ramitas basilares o de aspecto rudimentario, y un tallo radial delgado, que atraviesa todas las capas superficiales, en las cuales deja sus ramitos arqueados. El cilindro es delgado y marcha a la periferia, dando en su tránsito ramas colaterales, hasta que al arribar a la capa 2.^a y 3.^a, se divide en varios filamentos largos, comprendidos en las fibras ópticas. Esta célula, igualmente que la anterior, carece del rosetón para la capa 7.^a

4.^o *Célula de cilindro-eje ascendente.* — Esta célula se halla por dentro de las anteriores. Ofrece un cuerpo pequeño con ramas divergentes varicosas, y un cilindro-eje que marcha hacia afuera y se arboriza entre las células de axón central de la capa 8.^a (fig. 3.^a M).

5.^o *Célula grande de ramos gruesos, divergentes y espinosos,* con expansión nerviosa en forma de arco, la cual penetra en el plexo de la capa 9.^a, donde da alguna colateral para incurvarse después e incorporarse a la capa blanca profunda. Esta célula es muy escasa en número (fig. 3.^a F). Esta célula es abundante en los reptiles, peces y batracios.

6.^o *Célula grande de ramos gruesos de axón recto,* muy semejante a la anterior en la forma del soma y configuración de sus expansiones protoplasmáticas, pero que discrepa porque su axón sale o del extremo interno o de un lado del cuerpo, careciendo de la disposición arqueada del tipo 5.^o Se continúa con una fibra de la substancia blanca profunda. Este elemento, igualmente que el anterior, es poco numeroso en las aves, y ambos fueron desconocidos por los investigadores que iniciaron el estudio de los lóbulos ópticos en las aves (fig. 3.^a e).

Capa 11. — Es plexiforme y en un todo semejante a la novena.

Capa 12. — Ofrece diversos tipos celulares, entre los

que destacan las células en cayado de Santiago Ramón. Así denominó este autor a un corpúsculo interesante, descubierto por él y caracterizado por brotar el axón del tallo radial, a distancia del cuerpo. Este axón se incurva después bruscamente, para continuarse con una fibra central. Nosotros hemos distinguido algunas variedades de estos corpúsculos, en las aves.

Variedad 1.^a Célula en cayado de tallo radial corto. — Habita en las regiones más superficiales de la capa undécima, y se caracteriza por la forma cónica y gran grosor de su cuerpo fusiforme, del cual brota el tallo radial, de donde nace el cilindro-eje (fig. 3.^a E). Dicho tallo se extingue al nivel del punto de distribución del segundo piso de arborizaciones retinianas, mediante una capa cónica o ligeramente aplastada, de ramitos apretados. Cuando más ascienden estos tallitos terminales, no rebasan jamás la capa quinta del techo. En cuanto a sus expansiones basilares, son descendentes, y se distribuyen por todo el espacio comprendido por las capas doce, trece y catorce. El axón va a la substancia blanca, dando en su curso largas colaterales divergentes. Más adelante nos ocuparemos de su paradero definitivo.

Esta célula guarda conexiones con los dos últimos pisos de arborizaciones retinianas exclusivamente.

Variedad 2.^a Célula en cayado de tallo radial largo. — Habita algo más profundamente que la anterior y ofrece un cuerpo pequeño y redondeado provisto de ramas basilares y con tallo radial, delgado y flexuoso, que llega hasta la periferia del techo óptico. En su curso hacia afuera da ramas a las capas plexiformes periféricas, conexionándose probablemente con todos los pisos de arborizaciones retinianas. El axón nace a mayor distancia del cuerpo que en la variedad anterior y sigue un derrotero central idéntico (fig. 3.^a C).

Variedad 3.^a Célula en cayado de cilindro-eje corto. — Esta célula es muy escasa, tanto, que sólo dos veces la hemos visto con entera claridad. Ofrece un cuerpo pequeño provisto de un tallo radial y varias ramitas basilares delgadas. Su axón emerge del tallo radial y desciende después haciendo numerosas inflexiones, pareciendo agotarse mediante largos ramitos terminales en el interior de las capas duodécima y décimotercia (fig. 3.^a D).

Capa 13. — Así denomina mi hermano a una región estrecha, situada por encima de la capa ganglionar, rica en fibras nerviosas y escasa en neuronas. Los corpúsculos de esta capa no han sido descritos por mi hermano; pero nosotros hemos encontrado aquí los mismos tipos corpusculares que en la zona undécima, y algunos elementos ganglionares. A su formación concurren gran cantidad de ramificaciones basilares de los elementos superpuestos, y sobre todo fibras nerviosas de procedencia profunda en su mayor número.

Esta capa corresponde a las zonas moleculares o plexiformes profundas de la substancia gris central de los reptiles y batracios, zonas que en las aves, igualmente que en los *teleosteanos*, se encuentran por encima de la substancia blanca central.

Capa 14. — Como evidenció mi hermano, las preparaciones al carmín permiten reconocer en esta capa células muy gruesas (de 30 a 40 milésimas), de forma estrellada o triangular, que encierran un núcleo vesiculoso y ancho, provisto de un nucleolo aparente.

El método de Golgi nos revela que estas células ofrecen largas ramas protoplasmáticas oblicuas, u horizontales, en ocasiones, las cuales se distribuyen por el interior de los plexos retinianos. En cuanto al cilindro-eje brota del cuerpo de la célula casi siempre y se continúa con una fibra central.

Nosotros hemos distinguido en esta capa dos tipos distintos de células ganglionares, más otros elementos singulares, desconocidos por mi hermano y Van Gehuchten:

1.º *Célula ganglionar de expansiones protoplasmáticas axoniformes.* — Son a nuestro entender las más abundantes; ofrecen un cuerpo prolongado ligeramente con dos ramas opuestas sumamente largas, que, naciendo de los extremos de éste, se extienden a considerables distancias en sentido transversal. Además del lado superior del cuerpo emergen, también, dos o tres tallos protoplasmáticos pronto descompuestos en varios filamentos, muy delgados, que van a las regiones plexiformes del techo, y especialmente a los pisos de las arborizaciones retinianas. Todas las prolongaciones de estos corpúsculos suministran, en su curso (hasta agotarse en un penacho irregular y aplastado) delgados filamentos divididos dos y tres veces, cada vez más tenues que se terminan, como llevamos dicho, a diversas alturas en unas ramificaciones varicosas, muy semejantes a las terminaciones de las colaterales nerviosas. El axón es siempre descendente y se continúa con una fibra central (fig. 4.^a A).

2.º *Célula ganglionar estrellada de gruesas dendritas espinosas* (fig. 4.^a B). — Además del tipo anterior, que es el predominante en esta capa, se reconoce otro elemento menos numeroso, de mayor tamaño y de forma estelar. Difiere del anterior por el mayor grosor de sus expansiones y su disposición espinosa. El método argéntico coloidal inventado por mi hermano, permite reconocer un tupido retículo protoplasmático, detalle que no se observa en los corpúsculos axoniformes. El cilindro-eje origina una gruesa fibra profunda. Estos dos tipos celulares se encuentran en los centros ópticos de todos los vertebrados inferiores.

3.º *Célula de axón en forma de asa* (figs. 3.^a H y 4.^a E).—

Trátase de un corpúsculo de forma cónica o piramidal, orientado en sentido invertido con relación a los elementos bipolares del techo óptico. El axón emerge del polo superior del soma, y asciende rectamente hacia el exterior, llegando hasta la capa 2.^a o más afuera todavía, en cuyo punto se incurva bruscamente hacia adentro, trazando una elegante asa, y continuándose con una fibra profunda. Estos corpúsculos, a los cuales, por la dirección recurrente de su axón, denominamos corpúsculos en asa, no fueron estudiados por mi hermano ni por Van Gehuchten, y ofrecen la particularidad de que su expansión funcional proyecta una colateral única de curso ascendente, la cual brota constantemente de la región más culminante del asa, y cuya colateral, ordinariamente muy larga, se arboriza en la parte más periférica de la región retiniana. Después de este singular derrotero, el axón se continúa con una fibra profunda.

Capa 15. (Capa de las fibras medulares de Bellonci duodécima capa de Stieda). — Consta de gran número de tubos nerviosos medulados, de distintos calibres, dirigidos en su mayor parte en sentido transversal. A esta zona vienen a parar casi todos los axones descendentes del techo óptico. Conforme descubrió mi hermano, las fibras de esta capa presentan colaterales ascendentes que se arborizan en distintas alturas.

También hemos comprobado las divisiones en T — descritas por dicho autor en el curso de algunos axones descendentes.

A parte de las colaterales, mi hermano habla también de la existencia de fibras terminales llegadas con los tubos de la capa décimoquinta, ascendentes hacia la substancia gris del techo, y arborizadas entre las capas medias de éste, mediante una arborización de larga extensión. También Van Gehuchten las ha confirmado.

He aquí según nuestras investigaciones las distintas terminaciones de las fibras ópticas profundas.

1.^a *Fibras con arborizaciones en forma de escoba* (fig. 5.^a A). — En una breve nota publicada por nosotros el año 1899, demostramos que las enigmáticas arborizaciones en forma de penacho cónico o escoba, descritas detalladamente por mi hermano en su importante monografía sobre el lóbulo óptico de las aves, procedían de ciertos corpúsculos del *ganglio del istmo*. La continuidad de dichas arborizaciones con el axón de estas células, no es fácil de demostrar; así es que no es extraño que esta procedencia escapase a las investigaciones de mi hermano y Van Gehuchten, así como también a las más modernas de Ris (1), siendo este autor el primero que las reputó como arborizaciones terminales de fibras nerviosas, si bien desconoció su origen. La lámina 5.^a evidencia con toda claridad el curso intralobular de dichas fibras y la forma y terminación de las mismas. Emergen del soma celular, mediante un tallo grueso, ligeramente espinoso, siguen su curso anteroposterior, una vez salvado el límite superior del ganglio, haciéndose bruscamente ascendentes, y terminan en las regiones superiores del techo, mediante una elegante arborización constituida por ramitos largos flexuosos y tupidos. Entre los filamentos de este penacho fibrilar existen pequeñas oquedades, donde se alojan los cuerpos celulares de los elementos de cilindro-eje periférico o retiniano.

2.^a *Arborizaciones anchas y profundas procedentes de las células del ganglio lateral del lóbulo* (fig. 5.^a B). — Trátase de unas vigorosas arborizaciones anchas y tupidas, dimanadas de ciertos corpúsculos que residen en el ganglio lateral y en la substancia gris yuxta-ventricular. El

(1) F. Ris. *Sulla fina struttura del lóbulo óptico degli ucelli*, 1898.

número de estas fibras arborizadas nos ha parecido muy exiguo, pues pocas veces se las encuentra en los preparados de Golgi-Cajal, único método que denuncia su presencia, pero en cambio la extensión ocupada por el radio de distribución de sus ramúsculos es muy grande, lo que prueba la importancia y difusión de sus conexiones.

3.^a *Arborizaciones cónicas de tallitos finos*, y distribución en las capas externas del techo (fig. 5.^a C). — Esta terminación fibrilar difiere de la anterior por la mayor delgadez de sus tallitos, regularmente dicotomizados, por su distribución en la región retiniana del techo, y por la mayor finura del axón generatriz. La procedencia de estas fibras nos es desconocida; únicamente debemos añadir que son más abundantes que las anteriores, a excepción de la variedad en escoba, que son evidentemente las predominantes en número.

4.^a *Arborizaciones finas de penachos varicosos* aplastados distribuidos en la capa 7.^a del techo (fig. 5.^a D). Se confunden estos filamentos terminales con las expansiones axoniformes de las células ganglionares de la capa 14.^a y con las laterales de conexión que la mayor parte de las fibras profundas suministran en su tránsito lobular. Pero un reconocimiento detenido de estas fibras permite distinguir las bien, pues es evidente que son verdaderas terminaciones fibrilares. Lo característico de este tipo de arborización es la delgadez de sus filamentos finales (tres o cuatro) y su extinción, mediante una arborización varicosa y aplastada que ingresa en el plexo de la capa citada, adaptándose exactamente a las fibras retinianas del último piso, y a las placas ramificadas de los axones retinianos o centrífugos. La persecución de estas fibras, aunque muy difícil, nos ha permitido averiguar, que en su mayor parte proceden de la capa fibrilar profunda del cuerpo geniculado talámico, ingresando en el lóbulo por su región látero-

inferior. Consideramos verosímil que estas fibras representen la corriente cerebral centrípeta que mi hermano y nosotros hemos estudiado en los mamíferos pequeños, y en los peces, reptiles y batracios. En ocasión más oportuna abordaremos el difícil tema de la vía óptica central de las aves, y entonces fijaremos más detalladamente el itinerario de estas fibras y su probable significación dinámica.

5.^a *Arborizaciones procedentes de las fibras corticales septomesencefálicas.* — Edinger (1) en su interesante trabajo sobre el cerebro de las aves estudió los distintos fascículos de proyección que emergen del cerebro, constituyendo vías de conexión con segmentos encefálicos inferiores valiéndose del método de las degeneraciones de Marchi y demostró que el fascículo cortical interno penetra en el lóbulo óptico confundiendo sus fibras con las que constituyen la capa medular profunda. Pero como este medio analítico es insuficiente para inquirir el modo de terminación de las fibras, su observación le condujo a resultados incompletos.

Nosotros, utilizando las revelaciones del método cromático argéntico, hemos podido subsanar las deficiencias de la investigación del neurólogo de Francfort, fijando de un modo definitivo el modo de terminar las fibras del fascículo septomesencefálico en el techo óptico. Como el esquema 5.^o demuestra, las fibras E, mucho más delgadas que todas las que integran la capa medular, marchan profundamente, sufriendo un agotamiento progresivo merced a la emergencia de ramitas largas de curso ascendente y oblicuo hasta extinguirse en un filamento dicotomizado en las regiones altas del techo. A su ingreso en la substancia lobular forman estas fibras un haz que rodea al núcleo

(1) Edinger. *Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel.*

prätectalis de Bellonci, situándose por debajo del fascículo interno retiniano continuando por el interior del techo su itinerario inicial oblicuo y alcanzando sus fibras más caudales las proximidades del *ganglio del istmo*. Estas fibras dimanar en su mayor número de la corteza cerebral y conducen el impulso nervioso de los centros corticales al lóbulo óptico más a otras provincias encefálicas, conexión que nosotros hemos logrado evidenciar en reiteradas investigaciones practicadas en el encéfalo de las aves.

Pero este difícil asunto será tratado con toda la latitud que su importancia impone en una nueva publicación.

Capa 16. — De espesor muy exiguo en las aves, adquiere un gran desarrollo en reptiles, peces y batracios, en cuyos seres, la substancia blanca interna ocupa una situación más periférica; de manera que un buen número de corpúsculos nerviosos yacen por dentro de las fibras profundas. En las aves, esta capa está representada por una faja que recorre la superficie interna del techo, siendo en parte celular, en parte plexiforme y colindante con el epitelio endimial.

Los corpúsculos que moran en el interior de este estrato exhiben una morfología similar, correspondiendo por consiguiente a un solo tipo. Ofrecen un cuerpo estelar más o menos regular, con varias expansiones somáticas horizontales, largas y espinosas y un axón que, después de un trayecto inicial ascendente, se arquea hacia adentro, describiendo un arco de poca elevación y se incorpora a las fibras blancas profundas. Por esta particularidad del curso de su expansión funcional, las hemos designado *células en arco* (fig. 4 C).

Capa 17. La engendran las células endimiales que forman la pared ventricular del techo. Son unos corpúsculos de forma cónica o bipolar, los cuales constan de un tallo largo radial que atraviesa todo el espesor de este órgano

hasta alcanzar la superficie externa donde termina mediante un pie o cono grueso. En este trayecto emite este segmento radial escasas expansiones vellosas, cortas e irregulares en los encéfalos jóvenes, que en los de algún tiempo las citadas expansiones parecen haber desaparecido reduciéndose a un filamento varicoso únicamente. El extremo basal algo alargado a veces, alcanza de ordinario la superficie ventricular del techo, en cuyo punto sufre un engrosamiento en forma de pie, del cual surgen dos o más filamentos ciliares, gruesos y flotantes en el interior de la cavidad (fig. 1.^a). Este detalle anatómico pone de manifiesto que, a pesar de la honda transformación de estos elementos, conservan, no obstante, en parte su significación epitelial.

Como mi hermano y Van Gehuchten evidenciaron, algunos elementos endimales en las aves, inician la emigración periférica, alejándose más o menos de su capa originaria a la vez que sufren una modificación en su forma, marcándose la tendencia a la forma estelar.

En la figura 1.^a se ven algunos corpúsculos endimales dislocados en el interior de las zonas más externas, pero siempre conservan la disposición bipolar y la orientación perpendicular en el interior del techo. En lo referente a conexiones de estos corpúsculos con la red vascular del lóbulo, no nos ha sido posible comprobar los engrosamientos protoplasmáticos perivasculares, que Achucarro ha descrito recientemente en el cerebro de los batracios, etc. Su curso aquí es radial, rectilíneo casi, no amoldándose a la peculiar disposición de la red vascular, y siendo evidente que muchos de estos elementos radiales permanecen alejados de todo capilar y no siendo posible contacto alguno, por lo tanto.

Además de estos corpúsculos neuróglícos, de procedencia epitelial, descúbranse en el techo óptico elementos

estelares, que tienen las expansiones de fijación vascular, igualmente que en los mamíferos; pero el número de estos corpúsculos nos ha parecido muy escaso, así como también hemos comprobado la existencia de algunos corpúsculos estelares intestinales, exentos de la llamada trompa vascular.

Además de estos tipos de elementos neuróglícos intersticiales, vascular el uno y libre el otro, se dibuja otro, cuya residencia es cortical y abundantísimo en la zona retiniana periférica. Trátase de unos elementos de conformación estelar que penetran más o menos en la capa 2.^a del techo, esparciendo en este plexo sus expansiones irradiadas y provistos de un vástago protoplasmático grueso de fijación, engastado en la superficie externa del lóbulo (fig. 1.^a). Elementos parecidos a éstos hállanse en toda la extensión del tractus óptico y especialmente en el quiasma.

Recientemente Achucarro (1), en una interesante monografía, ha sostenido la tesis de la función endocrina de la neuroglia, afianzándola en hechos de anatomía comparada, y relegando a papel muy secundario la antigua opinión de trama de sostén. Nosotros, años ha, en varias publicaciones de neurología comparada, tratamos de patentizar la función múltiple de este factor nervioso, atribuyéndole varios usos; destacando sobre las demás virtualidades dinámicas el de elemento aislador y por consiguiente, concediéndole un papel trascendental en la dinámica del sistema nervioso. Su colocación entre fibras y apéndices dendríticos influiría en la dirección de los movimientos nerviosos, ya interceptándolos, constituyendo en algunos puntos vallas invulnerables, ya favoreciendo el

(1) *De l'évolution de la neurologie et spécialement de ses relations avec l'appareil vasculaire*. Laboratorio de investigaciones biológicas, 1915.

paso del impulso néurico, mediante el movimiento de sus apéndices protoplasmáticos.

Pero dada la precocidad del desenvolvimiento de la neuroglia endotelial, y la dirección radiada de sus expansiones periféricas, cogimos que bien pudiera ejercer alguna influencia en la modelación general de los centros encefálicos, constituyendo un verdadero andamiaje dentro de cuyo plan constructivo, fraguara el material fundamental de organización, o sea las neuronas y sus axones. Mas no consideramos oportuno desenvolver en este trabajo un asunto que requiere más amplio espacio.

CONCLUSIONES

Del estudio histológico del techo óptico deduciremos algunas consideraciones generales, que están en perfecta armonía con las que mi hermano y Van Gehuchten hicieron, y con las formuladas por nosotros en las antiguas monografías sobre los mamíferos, aves, peces y batracios.

1.^a El nervio óptico conduce al lóbulo óptico de las aves fibras de procedencia retiniana, así como también a otros centros óptico-talámicos (cuerpo geniculado talámico, ganglio pretectal, núcleo superior del techo, ganglio ectomamilar y ganglio mesotectal).

2.^a Circunscribiéndonos al techo óptico, debemos admitir en él, zonas fibrilares, plexiformes y celulares.

3.^a La compleja continuación de este centro en las aves (como se manifiesta por la riqueza de plexos de conexión, número y rica morfología de sus elementos integrantes, diversos tipos de células, etc.) inducen a pensar, dada su superior organización en relación a los mamíferos, que aquí se realizan operaciones dinámicas, que en los mamíferos residen en los centros corticales. La ausencia de

una vía óptica central, amplia y suficiente, autoriza esta interpretación.

4.^a Las zonas plexiformes periféricas contienen: arborizaciones retinianas; arborizaciones de axones cortos, colaterales procedentes de las fibras profundas, colaterales ascendentes de algunas células de cilindro eje central, tallitos protoplasmáticos de numerosas células de cilindro-ejes periféricos y profundos, cilindro-ejes y expansiones protoplasmáticas de corpúsculos tangenciales, que residen en diversas capas.

5.^a Entre los corpúsculos cuyas expansiones somáticas ingresan en los plexos retinianos, debemos fijarnos preferentemente en los llamados *en cayado* y en las células ganglionares de los dos tipos.

De los corpúsculos en cayado, uno es *poliestratificado*, puesto que establece conexión, mediante sus apéndices dendríticos, con todos los pisos de arborizaciones retinianas (primer tipo nuestro, fig. 3.^a C) y otro *monoestratificado*, puesto que su penacho protoplasmático no alcanza más que el plexo retiniano más interno (fig. 3.^a E).

6.^a Las células *ganglionares axoniformes* que habitan preferentemente en la capa décimotercera, proyectan en el interior de todos los plexos retinianos ramas delgadas, terminadas en arborizaciones finas y varicosas. Dada la gran longitud y número de estas ramas, puede afirmarse que estos elementos concentran en su soma, el impulso nervioso conducido al techo óptico por gran número de filamentos retinianos.

7.^a La existencia en el lóbulo óptico de corpúsculos en cayado, que ofrecen conexión con un solo orden de arborizaciones retinianas, células en cayado de tallo radial corto y algunas neuronas de axón central y periférico (fig. 3.^a A) y células relacionadas con todos los plexos de igual composición, hace sospechar que la corriente

óptica se concentra o sintetiza, más o menos, en los axones de las células del techo. Así, algunos de estos transmitirían el impulso de un solo cono retiniano, y su función sería esencialmente analítica, mientras que otros propagarían la onda nerviosa recogida por multitud de conos, por lo que su función podría estimarse como *reflejo motriz*. O en otros términos, las células de extensa arborización protoplasmática y numerosas conexiones con fibras retinianas constituirían quizá el primer anillo de la cadena *reflejo-motriz* del lóbulo óptico. Al paso que los elementos conexiónados con una o pocas fibras retinianas, constituirían el aparato de la proyección mental, sin que esto signifique exclusión absoluta de éstos en la producción de los reflejos. De estos elementos podrían partir las fibras de asociación inter-ideal, o inter-sensorial, de que habló mi hermano en su trabajo sobre el quiasma y vías ópticas, para producir los reflejos *ideomotores*. Esto, es claro, no pasa de una mera conjetura sin pretensiones de acierto.

8.^a La existencia en los plexos periféricos del techo, de arborizaciones nerviosas terminales, emanadas, ya de colaterales, ya de axones directos llegados de la substancia blanca del lóbulo y de otros centros (ganglio del istmo, mediante las arborizaciones en forma de escoba, y los demás tipos de arborizaciones terminales que hemos descrito) (fig. 5.^a), hacen verosímil la suposición de la existencia de una vía óptica centrífuga, destinada a producir algún efecto especial en la retina (¿ajuste de articulaciones, carga de corriente?) La cadena así formada constaría de dos neuronas: neurona cerebral terminada en el techo óptico; células de axón centrífugo o retiniano de éste. Esta misma cadena se hallaría en el centro geniculado talámico. De igual manera puede admitirse que ciertas arborizaciones arribadas, unas de la medula, otras del ganglio del istmo y de otros centros encefálicos, trans-

porten alguna acció sobre los elementos propios del techo óptico.

9.^a En los plexos centrales del techo se distribuyen arborizaciones finales de los cilindro-ejes cortos, expansiones basilares y periféricas de diversos corpúsculos, fibras arborizadas, procedentes de la capa medular blanca y multitud de colaterales nacidas en esta capa. Estos plexos existen en los lóbulos ópticos de todos los vertebrados y deben desempeñar un papel interesante en el dinamismo de la visión.

10. Ignoramos cuál sea el papel fisiológico que debe asignarse a los corpúsculos de cilindro-eje corto. Preferentemente se parten sus arborizaciones en varias capas plexiformes, retinianas unas y periféricas y profundas otras. A veces los corpúsculos de este tipo mandan indistintamente sus arborizaciones nerviosas ya a las capas plexiformes ya a capas corpusculares. Si admitiésemos la hipótesis de que las arborizaciones de estos elementos unen entre sí elementos de naturaleza distinta, deberíamos suponer que esa unión se refiere lo mismo a cuerpos celulares que a expansiones. Pero esta hipótesis está lejos de conquistar los sufragios de todos los neurólogos, ya que existen los corpúsculos de axón corto siempre como factores de organización nerviosa, aun en aquellos centros en que los elementos nerviosos son de igual naturaleza, siendo su misión unitiva superflua: tanto más cuanto esta armonía se establece por el entrelazamiento y contacto de las arborizaciones somáticas y las colaterales de conexión que el axón emite en su itinerario (verdaderos órganos de conexión que presiden la solidaridad funcional de neuronas); por consiguiente, no podemos establecer una conjetura fisiológica que satisfaga nuestros empeños en fijar el papel dinámico de estos elementos, ya que su misión asociativa nos parece poco justificada.

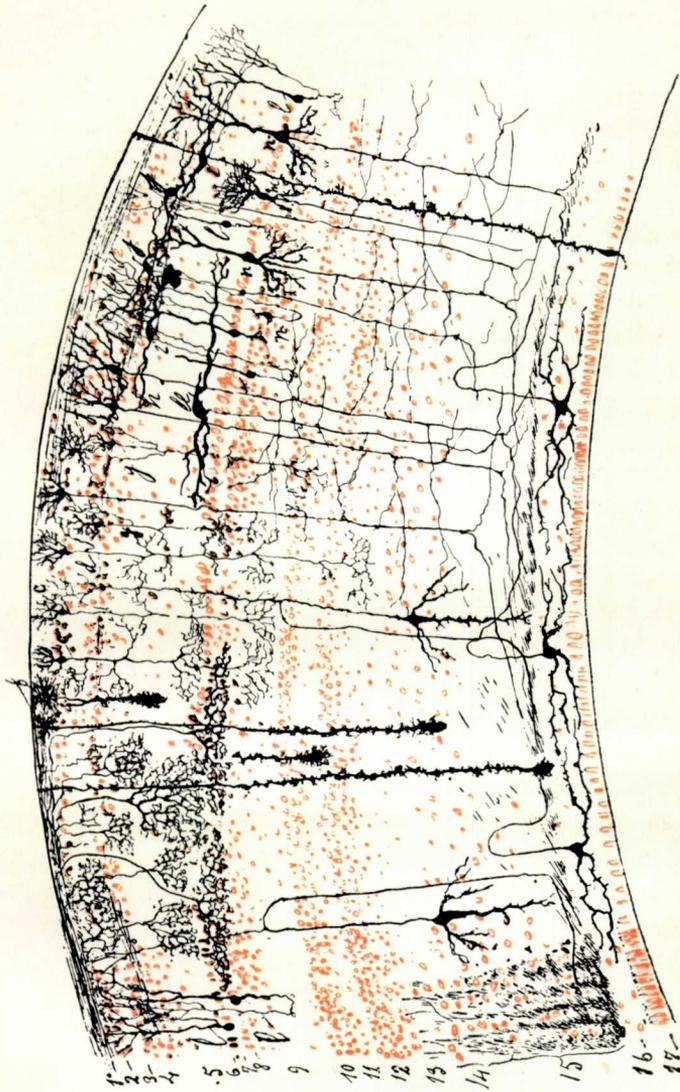


Fig. 1.^a — *b*, células de neuroglia. — *c*, célula de axón corto. — *d*, célula de axón semilargo o poliestratificado. — *e*, célula de axón largo, central. — *f*, célula enana aracriforme. — *g*, célula de cilindro-eje corto de la capa cuarta. — *h*, célula de cuerpo fusiforme. — *i*, célula transversal con axón horizontal. — *l*, célula de axón recurrente. — *ll*, célula horizontal de la capa quinta. — *m*, célula de cuerpo fusiforme y tallo periférico corto. — *n*, célula de axón central y cuerpo pro'longado. — *ñ*, célula de cilindro-eje recurrente periférico.

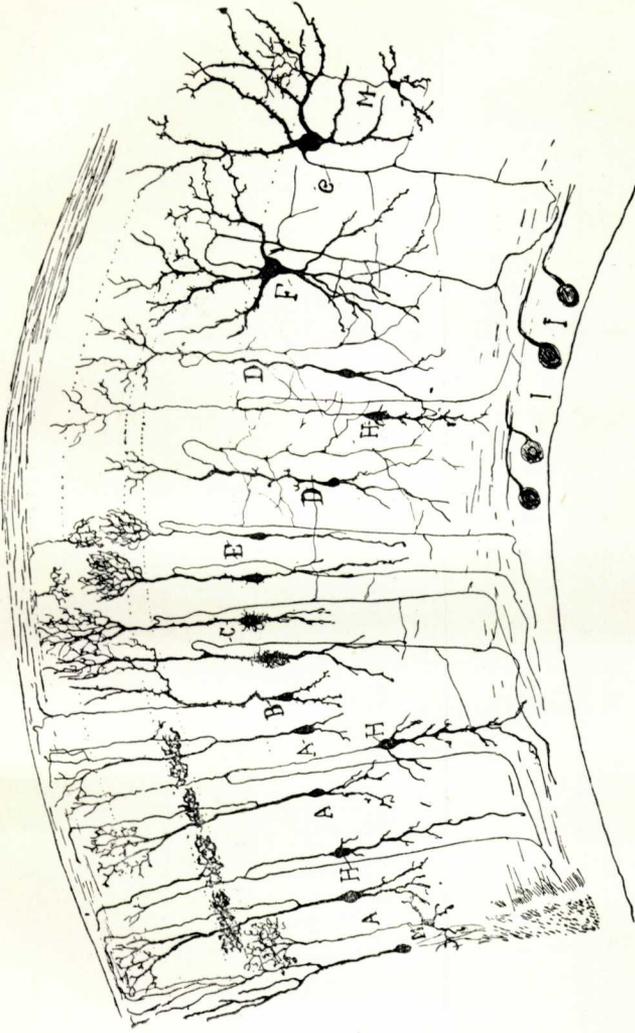


Fig. 3.^a — *A*, célula fusiforme con axón retiniano. — *B*, célula de axón periférico. — *C*, célula en cayado de tallo radial largo. — *D*, célula en cayado de axón corto. — *E*, célula en cayado de tallo radial corto. — *e*, célula grande de ramas gruesas y axón recto. — *F*, célula grande de ramas gruesas y axón arqueado. — *H*, célula de axón en forma de asa. — *M*, célula de axón ascendente.

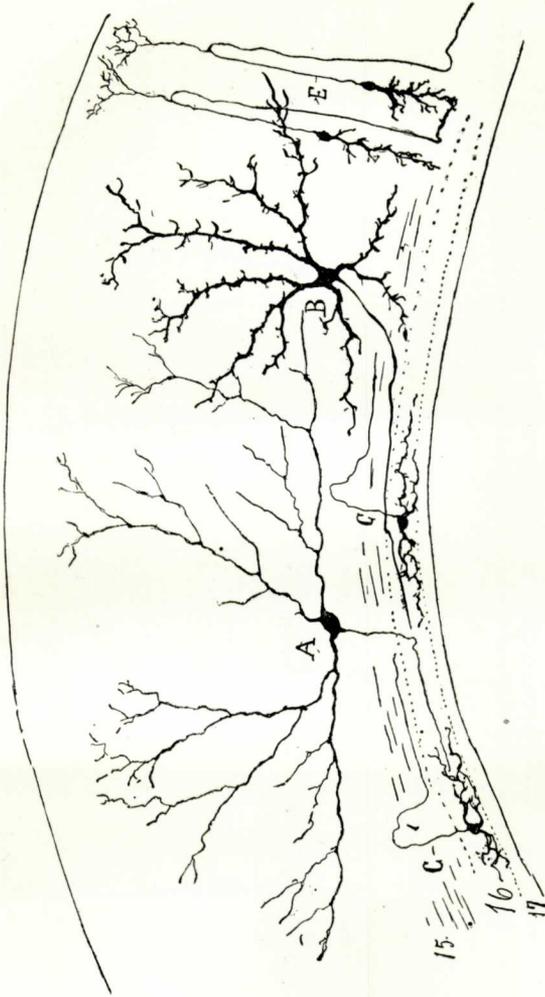


Fig. 4.^a — A, célula ganglionar de tipo axoniforme. — B, célula ganglionar estrellada de gruesas dendritas espinosas. — C, célula de axón arqueado. — E, célula de axón en forma de asa.

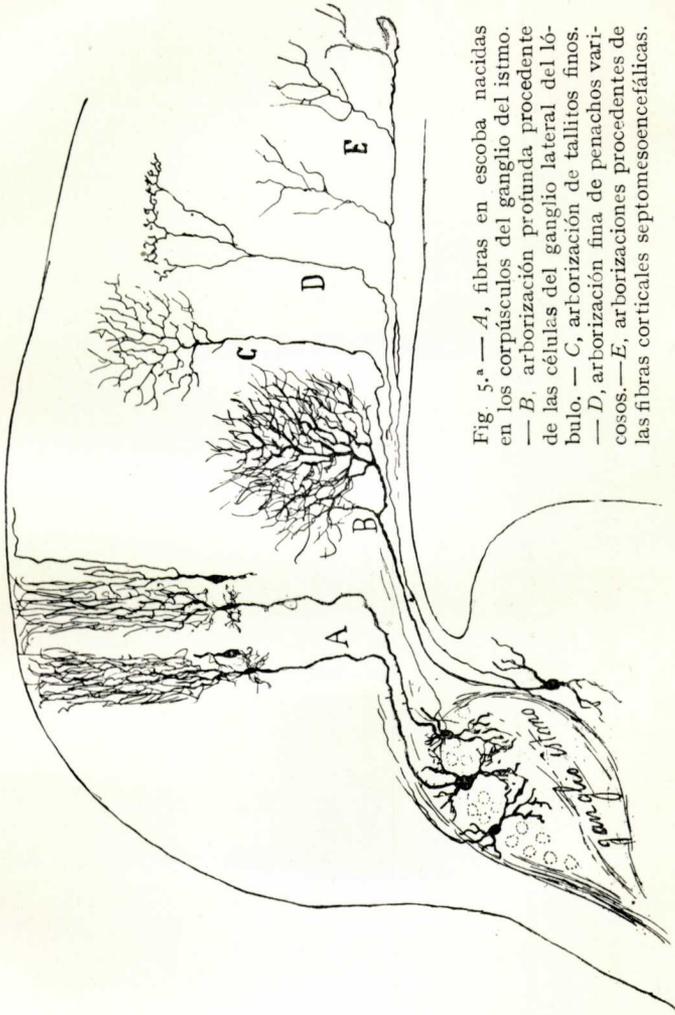


Fig. 5.^a—A, fibras en escoba nacidas en los corpúsculos del ganglio del istmo. — B, arborización profunda procedente de las células del ganglio lateral del lóbulo. — C, arborización de tallitos finos. — D, arborización fina de penachos varicosos. — E, arborizaciones procedentes de las fibras corticales septoencefálicas.

En cuanto a los corpúsculos de axón central, es evidente que originan fibras de curso y destinos distintos. Aun cuando este difícil tema requiere más perfectos esclarecimientos, algo podemos anticipar fundados en nuestras reiteradas pesquisas. Sin entrar en detalles, que serán objeto de un nuevo trabajo, podemos afirmar que los axones de las células en cayado, van al *ganglio del istmo* y a la medula; los de los corpúsculos ganglionares se continúan con la comisura de Gudden, y los elementos cónicos o estrellados de axón central ingresan en la comisura posterior, y, por ende, se incorporan también al fascículo longitudinal posterior.

Facultad de Medicina. Zaragoza.