

MORFOLOGÍA DE LA CÉLULA NERVIOSA

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

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

Desde el punto de vista de la forma, se distribuyen las neuronas en los grupos siguientes: *células monopolares*, *células bipolares* y *células multipolares*. Las primeras poseen una sola expansión, la cual unas veces se descompone en una arborización complicada, como en las amacrinas de la retina y otras se bifurca engendrando dos fibras de dirección contrapuesta según ocurre con los corpúsculos sensitivos raquídeos. Las bipolares constan de dos prolongaciones oposito-polares, de las cuales una ordinariamente más gruesa se dirige á una superficie sensible y la otra marcha hacia regiones profundas y penetra á veces en el eje encéfalo-medular (células de la mucosa olfatoria, bipolares de la retina, células del ganglio espiral del caracol, corpúsculos sensitivos de los peces y de los invertebrados).

Por último, las células multipolares han tomado esta designación por exhibir tres ó más prolongaciones, generalmente ramificadas y terminadas libremente. A este tipo pertenece la inmensa mayoría de los corpúsculos ganglionares de la médula, cerebro, cerebelo y gran simpático.

La citada clasificación, como todas las basadas en el principio morfológico puro, es demasiado esquemática y artificial.

Para obtener una distribución más natural de las especies celulares nerviosas, es fuerza atender, no solo á la forma y al número, sino también á la estructura y longitud de las expansiones celulares, dado que la forma del soma y hasta el número de expansiones varían aún en las células de una misma especie, según la distancia que las separa de los corpúsculos con

quienes mantienen relaciones y según ciertas acomodaciones regidas por la economía de espacio y tiempo de conducción. En la retina v. gr., las amacrinas son indiferentemente mono ó multipolares, según cual sea el plano de ramificación de las expansiones; y en los ganglios raquídeos las células afectan figura bipolar en los peces y monopolar en los vertebrados superiores. Pudiéramos citar otros muchos ejemplos que prueban la poca importancia que tiene la forma del cuerpo celular y su riqueza en prolongaciones iniciales y que mostrarían, además, como la adopción del criterio morfológico puro nos obliga á separar especies celulares dinámicamente similares y á juntar las más desemejantes.

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

Desde el punto de vista estructural, es preciso distinguir, como ya lo hizo Deiters, dos especies de apéndices celulares: los protoplásmicos ó dendríticos (según la expresión de His), los cuales son gruesos, ásperos de contorno, se dicotomizan en ángulos agudos y acaban por puntas romas á no mucha distancia del cuerpo celular; y el nervioso (prolongación nerviosa de Gerlach), llamado también cilindro del eje, el cual es liso, más fino y largo que las expansiones protoplásmica, conserva su individualidad durante largas distancias, se ramifica comúnmente en ángulo recto, y finalmente, se cubre frecuentemente en una gran parte de su trayecto de una vaina de mielina pasando á ser un tubo nervioso. Añadamos todavía un rasgo fisiológico distintivo; las expansiones nerviosas conducen hacia la arborización terminal, es decir, que son celulífugas para emplear la expresión de van Gehuchten; mientras las prolongaciones protoplasmáticas son celulípetas, es decir, que conducen hacia el soma ó más exactamente como hemos de ver más adelante hacia el origen del axón.

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

Los espongioblastos que nosotros hemos llamado células amacrinas, presentan varias formas: unos son monopolares, emitiendo un tallo descendente ramificado al nivel de un piso de la zona flexiforme interna de la retina, otros afectan figura multipolar, lo que depende de la emanación directa del soma de la arborización final.

En unos, las ramificaciones finales son finas y largas, en otros éstas aparecen espesas, cortas y flexuosas. En todo caso, las prolongaciones conservan el mismo carácter sin que ninguna de ellas presenten una morfología particular. Y como las corrientes nerviosas arriban por las fibras centrifugas retinianas, penetrando en las amacrinas por el soma, es natural estimar las prolongaciones de los espongioblastos retinianos como de naturaleza nerviosa ó somatófuga.

Otro ejemplo nos manifiestan las células especiales de la capa molecular del cerebro (Cajal'sche Zellen de Retzius). Estas células descubiertas por nosotros y bien estudiadas por Retzius que las ha impregnado en el feto humano, presentan una figura fusiforme triangular ó poligonal y sus expansiones, todas de igual aspecto, marchan más ó menos horizontalmente por la capa molecular dicotomizándose diferentes veces y alcanzando sus últimas ramillas que semejan por lo finas y lisas fibrillas nerviosas, distancias considerables.

En un principio creimos que algunas de dichas fibrillas representaban expansiones funcionales cubiertas de mielina; pero recientes investigaciones

ejecutadas con el método de Ehrlich, nos han persuadido que tarde ó temprano todas las expansiones adquieren el aspecto de cilindros-ejes pero sin exhibir en ningún punto de su trayecto vaina medular. Las células especiales de la corteza deben colocarse, pues, al lado de los espongioblastos de la retina, pues como éstos parecen desprovistos de expansiones receptoras, encargándose el soma de recoger las corrientes arribadas de fibrillas nerviosas terminales.

El tercer ejemplo de células exentas al parecer de expansiones receptoras, lo hallamos en el tejido intersticial de las glándulas y en los músculos de fibra lisa.

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

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

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

Corpúsculo sensorial. — Es esta una especie perfectamente deslindada, aparecida ya con sus caracteres esenciales desde el primer esbozo del tejido nervioso en la serie animal. Afecta casi siempre forma de huso y yace ora en la piel y mucosas, ora en ganglios alejados del eje cerebro-raquídeo; de su polo periférico brota una sola expansión que se dirige por lo común á una superficie epitelial donde se descompone en una haz de ramillas terminales y de su polo interno ó profundo nace el axon, por lo regular más fino que la expansión periférica, y el cual se encamina á los centros nerviosos ó hacia corpúsculos más profundamente emplazados. Las citadas expansiones son igualmente trasmisoras, pero el sentido de la conducción es diverso en cada una de ellas; en la periférica el movimiento recogido en el mundo exterior es llevado al soma y en la interna dicha conmoción va desde el soma á los órganos centrales.

En algunas células sensoriales, tales como los corpúsculos bipolares de la retina, y los de la mucosa olfatoria, tanto la prolongación central como la periférica, carecen de envoltura medular; más en las células bipolares, acústicas y vestibulares (ganglio espiral del caracol y ganglio de Scarpa), así como en los elementos de los ganglios raquídeos, ambos apéndices están protegidos por una vaina de mielina.

Lo esencial, pues, en la célula sensorial, es la existencia de la doble expansión, receptora la una y trasmisora la otra. La presencia de vaina medular no es rasgo constante puesto que falta en los corpúsculos sensitivos y sensoriales de los invertebrados y en las bipolares olfativas y retinianas de los vertebrados. Tampoco la forma oposito-polar, es decir, la emergencia directa del soma de las citadas expansiones, puede reputarse atributo esencial, pues no hay que olvidar que los corpúsculos de los ganglios raquídeos afectan bipolaridad en los peces y monopolaridad en batracios, repti-

les, aves y mamíferos. Por lo demás, esta interesante transformación de cuya significación funcional nos ocuparemos más adelante, no afecta al curso y relaciones de las expansiones puesto que, en definitiva, el tallo único del corpúsculo sensitivo de los vertebrados superiores se descompone también en rama periférica y rama central.

Células con axón y varias expansiones receptoras ó dendríticas. — Este importante tipo ganglionar forma casi enteramente la substancia gris del eje cerebro-raquídeo y la de los ganglios del gran simpático.

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

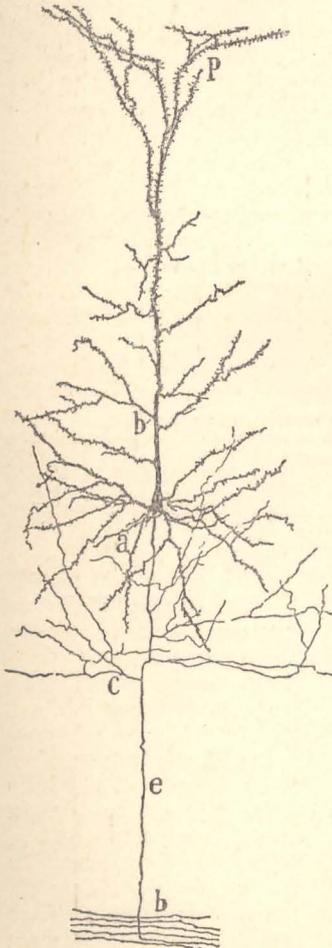
1º *Células estrelladas*, es decir, corpúsculos de cuyo soma brotan separadas y en todas direcciones expansiones dendríticas, varias veces divididas, ásperas de contorno y á menudo cubiertas de finos apéndices espinosos (células motrices, corpúsculos de los cordones de la médula y bulbo, corpúsculos simpáticos).

2º *Corpúsculos de penacho protoplásmico*, caracterizado por la emisión monolateral de una robusta y larga expansión protoplásmica que se termina por un haz de fibrillas repartidas en el espesor de una capa molecular ó superficial. Las células piramidales del cerebro y los corpúsculos mitrales del bulbo olfatorio, son los tipos más genuinos de esta variedad celular.

En el lóbulo óptico de los reptiles y batracios se hallan también, como mi hermano ha descubierto, elementos de penacho múltiple relacionado con las fibras nerviosas llegadas de la retina; las ramitas de estos penachos son cortas, flexuosas y varicosas, carecen de espinas y se disponen en el espesor de capas moleculares concéntricas.

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

El axón brota á menudo de una dendrítica descendente. Los mejores ejemplos de esta elegante forma celular, los hallamos en los elementos del asta de Ammon (particularmente de los pequeños mamíferos) y en la región olfatoria del lóbulo esfenoide del cerebro. Tipos morfológicos semejantes abundan sobremanera en el

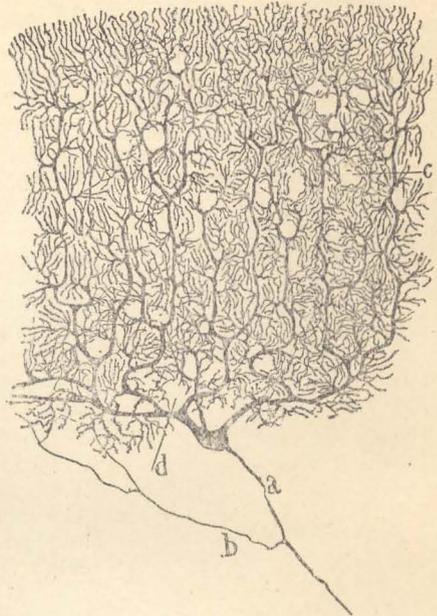


Célula piramidal. Tipo celular de penacho protoplásmico *a*, expansiones protoplásmicas basales; *b*, tallo y sus ramas; *c*, colaterales del cilindro-eje; *e*, axón largo; *a*, substancia blanca.

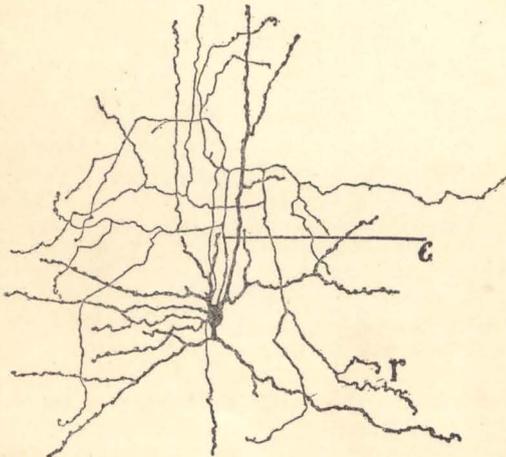
lóbulo óptico de aves, reptiles y batracios. Tales corpúsculos ofrecen la particularidad de que el axón brota á menudo del tallo ascendente ó de una de las ramas del penacho superior (corpúsculos de cayado).

4º *Células de arborización protoplásmica monopolar.* — En tales elementos (células de Purkinje del cerebelo, granos de la fascia dentata, corpúsculos ganglionares de la retina) se reproduce la polarización de expansiones características de los corpúsculos sensitivos y sensoriales. De un polo generalmente vuelto á la superficie del órgano, brota un tallo ó un grupo de tallos rápidamente descompuestos en un penacho terminal de gran complicación; y del otro nace aisladamente la expansión funcional. Reproducimos una célula de Purkinje del cerebelo humano; en ella se puede formar idea de la extraordinaria riqueza de ciertas arborizaciones protoplásmicas y de lo angosto de los espacios reservados á las fibrillas nerviosas terminales.

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



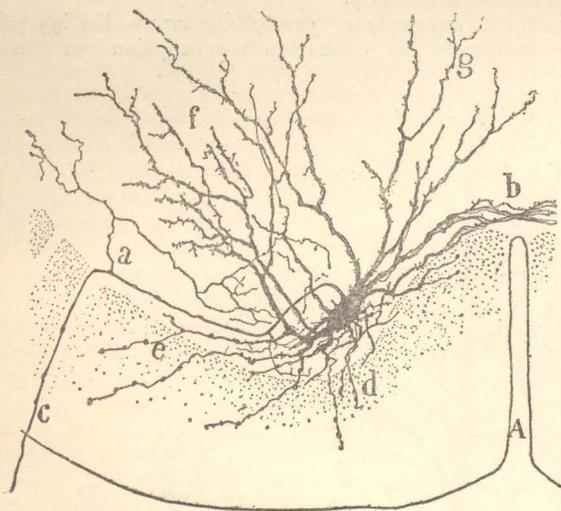
Célula de Purkinje del cerebro humano. *a*, axón; *b*, colateral; *c*, dendritas extraordinariamente ricas en ramificaciones.



Célula de axón corto de la corteza cerebral. *c*, cilindro-eje; *r*, colaterales.

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

Segundo tipo: Células motrices de Golgi ó de axón largo de Cajal. — Tal es el tipo morfológico primeramente descubierto en el eje cerebro-raquídeo, y á él pertenecen la inmensa mayoría de las células de la médula, cerebro, bulbo, protuberancias, etc. De un soma, ora estrellado, ora empenachado, bien arboriforme, bien de aparato de recepción monopolar, brota un axón, cuyo itinerario, casi rectilíneo, puede perseguirse hasta la substancia blanca vecina, donde se continúa con una fibra medular de asociación, ó con un tubo radicular motor. Durante su camino tanto por la substancia gris como por la blanca, emite numerosas ramitas colaterales, nacidas por lo regular en ángulo recto, y ramificadas en torno de otros corpúsculos nerviosos. Por último, el axón acaba mediante una ramificación libre y varicosa que se pone en relación con los corpúsculos



Célula motriz de la médula espinal (feto de gato). c, axón; a, colaterales; b, f, g, expansiones dendríticas.

de otro, poco nervioso (células de asociación, células de proyección del cerebro) ó con células musculares (elementos motores de la médula, bulbo y protuberancia). En resumen, mientras los elementos de axón corto llevan su influencia á neuronas residentes en el mismo foco gris y casi siempre cercanas, los de axón largo transmiten la corriente, tanto á corpúsculos cercanos (á favor de las colaterales iniciales del axón) como á neuronas yacentes en otros segmentos del eje-encéfalo-raquídeo

(á favor de las colaterales de la substancia blanca y arborización terminal). Los primeros representan, pues, vías cortas intra-focales; los segundos vías largas intercentrales ó interfocales. Entre ambos tipos celulares, hállanse transiciones que dificultan á veces la clasificación de ciertas neuronas. Como formas de transición, pueden contarse, entre otras: el corpúsculo estrellado grande de la capa molecular del cerebelo (células de cesta de Kölliker y ciertos elementos de Martinotti ó de cilindro-eje ascendente del cerebro y del hasta de Ammon, en todos los cuales el axón, sin traspasar las fronteras del foco nervioso, recorre distancias considerables dentro de la substancia gris y emite en su curso numerosas colaterales para las células yacentes en su itinerario.

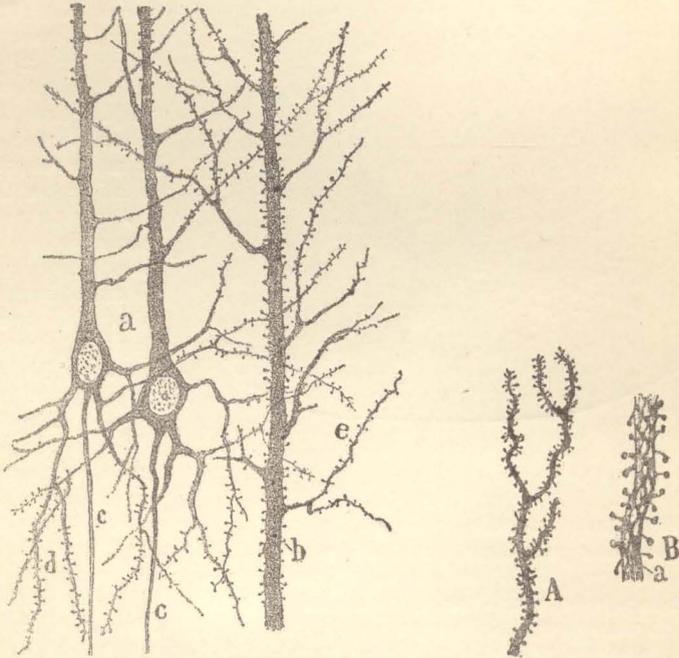
Células con axón bifurcado. — Esta forma de axón, descubierta por nosotros en el eje cerebro-raquídeo, se observa en los granos del cerebelo, en muchos elementos funiculares de la médula y en no pocas pirámides de asociación del cerebro y bulbo. En general la bifurcación que puede tener ya la forma de T, ya la de Y, genera ramas iguales ó desiguales, las cuales marchan en opuesta dirección, se continúan con dos tubos de la

substancia blanca, y llevan la excitación nerviosa á dos territorios muy apartados entre sí.

Del curso de las ramas pueden brotar colaterales ramificadas en la substancia gris, y tanto la una como la otra se resuelven, por último, en una ramificación terminal más ó menos complicada.

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

Modo de terminación de las expansiones protoplásmicas. — En las páginas anteriores hemos presentado las expansiones protoplásmicas como



Células piramidales de la corteza cerebral del conejo de Indios. Espinas colaterales de los apéndices. *a*, prolong. protopl.; *c*, cilindro-eje; *d*, dendritas.

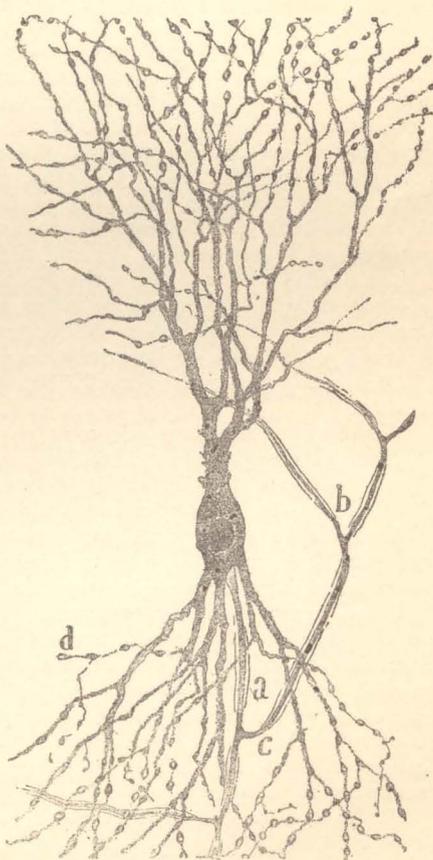
Detalles de las espinas de las dendritas del corpúsc. de Purkinje.

apéndices relativamente gruesos, de contorno áspero, dicotomizados repetidas veces y terminados en el mismo foco gris en donde reside la célula de origen. Mas ¿cómo se realiza esta terminación?

En la reseña histórica de los métodos, hemos referido la opinión de Gerlach. Recordemos aquí que, según este autor, en el espesor de la substancia gris existe una red tupida, resultante de las anastomosis de las expansiones protoplásmicas entre sí y de la unión de éstas con las ramificaciones de tubos nerviosos sensitivos. Este dictamen, que no descansaba en

ninguna observación concluyente, reinó durante muchos años en la ciencia, ya por la casi imposibilidad de sustituirlo por otro que pareciese más aceptable, dada la penuria de los métodos analíticos, ya por lo bien que armonizaba con los postulados de la fisiología, ciencia que exigía para la fácil explicación del curso de las corrientes nerviosas á través de la substancia gris, la continuidad protoplásmica entre los corpúsculos ganglionares. A Golgi debemos el servicio de haber refutado definitivamente el error de Gerlach, mostrando por primera vez y con entera evidencia, la terminación libre de las últimas ramas protoplásmicas. Numerosos autores entre los cuales se encuentran Mondino, Fusari, Sala, Tartuferi y Lugaro discípulos del sabio de Pavía y Forel, His, Kölliker, Hansen, Lenhosseck, Retzius, van Gehuchten, Schaffer, Held, Edinger, Azoulay, U. Sala, P. Ramon, Calleja y nosotros entre los observadores de fuera de Italia, confirmaron en este punto las aseveraciones de Golgi. Cuando se estudian las expansiones protoplásmicas por el método de Golgi, aprécianse algunos detalles morfológicos que conviene conocer, porque acaso andando el tiempo alcancen trascendencia fisiológica. Uno de ellos es la presencia de ciertos apéndices cortos ó espinas colaterales, nacidas en ángulo recto del contorno de las expansiones dendríticas y terminadas por un engrosamiento redondeado ó elipsoide. Estas espinas, mencionadas primeramente por nosotros en nuestros trabajos sobre el cerebro y el cerebelo han sido confirmadas por Retzius, Schaffer, Edinger, Azoulay, Berkley, Monti y otros. En ninguna parte se ven mejor que en las ramas protoplásmicas de las células de Purkinje del cerebelo, así como en las pirámides de la corteza cerebral. Su riqueza, longitud y espesor, varían en los diversos tipos celulares: así mientras en las células cerebrales, dichas espinas son finas y largas, en los elementos de Purkinje se muestran cortas, espesas y numerosas.

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



Célula gigante de la porción inferior del acta de Ammon del conejo. *a*, axón; *c*, colateral ramificada en *b*, *d*, varicosidades de las expansiones dendríticas.

nas, la ramificación protoplásmica aumenta su superficie colectora y se establecen contactos más íntimos entre aquella y las arborizaciones nerviosas terminales. La presencia de los apéndices espinosos, tiene también grande importancia para la teoría de las neuronas, pues en ellos debemos ver la prueba absoluta de la existencia de apéndices protoplásmicos libremente terminados. Otra particularidad morfológica de las expansiones protoplásmicas es el aspecto varicoso que presentan cuando se coloran por el azul de metileno. En efecto si se examina una pirámide cerebral ó un corpúsculo del hasta de Ammon, impregnados por el método de Ehrlich se nota que todas las ramitas protoplásmicas finas, particularmente las provistas de espinas, exhiben un aspecto arrosariado, á consecuencia de la concentración en ciertos parajes de la materia ávida del azul de metileno.

Los tallos espesos y el cuerpo celular, es decir, aquellas partes exentas de apéndices espinosos, no son asientos sino rara vez, de varicosidades.

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

Las citadas perlas ó varicosidades han sido tomadas por Dogiel, Renaut y otros como disposiciones normales de las células nerviosas. Renaut ha llegado hasta á fundar sobre su existencia y modo de formación una teoría sobre la transmisión de las corrientes nerviosas.

Otros autores singularmente Kölliker, las estiman como productos artificiales.

Nosotros nos atenemos por completo á ese dictamen.

Modo de terminación de las fibras nerviosas ó expansiones funcionales.

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

Como hemos dicho anteriormente, Golgi, influido por estas ideas, no supo romper del todo con la tradición, y á pesar de que su método no suministraba indicio alguno de la existencia de redes, aceptó las anastomosis intercelulares, aunque limitándolas exclusivamente á las ramificaciones nerviosas terminales. Era preciso demostrar de *visu*, y en el adulto la terminación libre de las ramificaciones nerviosas, y en condiciones tales, que no cupiera objetar ni el carácter embrionario de las disposiciones presentadas, ni lo incompleto de la coloración de las fibras.

Tal es la obra que creemos haber realizado demostrando primeramente en el cerebelo (1888) y después en la médula espinal, cerebro, retina y gran simpático, la existencia en torno del cuerpo de ciertas neuronas de ramificaciones nerviosas terminales continuadas con el axón de otros corpúsculos nerviosos.

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

La independencia de las células nerviosas ha sido demostrada también en los ganglios de los invertebrados. Retzius, el célebre histológico de Stockolmo, en una serie de concienzudos trabajos ejecutados con el método de Ehrlich, ha puesto de manifiesto que la llamada Punktsubstanz (neuropilema) de los ganglios de los cristáceos, moluscos y vermes, no contiene una red nerviosa, como se había admitido desde Béla Haller, sino un plexo complicado engendrado por el entrelazamiento y contacto de las arborizaciones terminales y colaterales de los cilindros-ejes y las prolongaciones accesorias de otras expansiones nerviosas. Parecida disposición ha sido confirmada en los vermes por Lenhossék, en los crustáceos por Biedermann, Binger, Allen y Bethe y en los insectos por Kenyon.

Expongamos ahora, algunos detalles relativos á la arborización terminal de las fibras nerviosas. Por punto general, el tubo nervioso en cuanto cesa su vaina medular, para resolverse en su ramificación terminal, pierde la lisura de sus contornos, gana algo en espesor y aparece, de trecho en trecho, abultado por varicosidades ovoideas ó fusiformes. Las ramas, también varicosas, brotan en diversidad de ángulos, pero más comúnmente en ángulo recto y aun obtuso y describen un trayecto más ó menos tortuoso, para acomodarse á las curvas de las células nerviosas.

Por lo común las últimas ramillas se engruesan todavía, muestran un contorno muy desigual y acaban por una varicosidad; á veces, el extremo aparece adelgazado y estirado en punta, de lo que tenemos un ejemplo en la arborización terminal de las células de cesta de la capa molecular del cerebelo. Las varicosidades de los cilindros-ejes y ramitas terminales, preséntanse asimismo en los invertebrados. Allen que las ha estudiado atentamente en los ganglios de los crustáceos, las estima como productos artificiales. Es positivo, como hemos probado en un reciente trabajo, que las gruesas varicosidades de las expansiones protoplásmicas y nerviosas resultan de alteraciones post mortem, pues se exageran tanto más, cuanto más tiempo transcurre entre la muerte de las células y la acción de los agentes fijadores; pero, las pequeñas varicosidades ó espesamientos de las arborizaciones nerviosas terminales, nos parecen corresponder á disposiciones normales, puesto que se presentan los mismos caracteres con ambos métodos de Ehrlich y de Golgi, y no faltan nunca, aun cuando la fijación se haya efectuado inmediatamente después de la muerte. Recordemos, además, que tales abultamientos aparecen en las ramificaciones terminales de las fibras de la córnea teñidas con el azul de metileno y examinadas en el órgano íntegro y vivo, así como en las placas motrices impregnadas en el cloruro de oro.

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

trífugas de la retina. Por el contrario, son extensas, difusas y finas las arborizaciones de las colaterales de la sustancia blanca de la médula y cerebro, las formadas por las fibras ópticas en el tubérculo cuadrigémino anterior de los mamíferos y en el lóbulo óptico de las aves, y sobre todo la de los corpúsculos de Golgi del cerebro y cerebelo.

Con relación al número de células contenidas en los huecos de la arborización, pueden también notarse grandes variantes. Así, mientras los bellos nidos de Held, descubiertos por este autor, en el núcleo del cuerpo trapecioide, forman una sola arborización pericelular, íntimamente aplicada al protoplasma de un corpúsculo esferoidal, otras arborizaciones rigen las del ganglio de la habénula, las formadas por las células de cesta del cerebelo, las del cuerpo estriado, y por último, casi todas las extendidas por un área considerable, engendran un gran número de nidos pericelulares, y llevan, por tanto, la acción nerviosa á un grupo considerable de elementos ganglionares; respecto de las terminaciones nerviosas periféricas (piel, glándulas, músculos, órganos táctiles). Hace tiempo que las indagaciones han demostrado que las últimas ramificaciones de las fibras nerviosas, después de mostrarse más ó menos engruesadas y varicosas, acaban por extremos libres algo engruesados, aplicados íntimamente á la superficie de las células musculares, glandulares ó epiteliales.

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

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

1º Los corpúsculos nerviosos embrionarios según resulta de las investigaciones de His, nuestras, de Lenhossek, Retzius y otros, poseen un axón y apéndices protoplásmicos cortos y libremente terminados.

El axón mismo acaba en la fase de neuroplasto por un cono libre erizado de espigas cortas, especie de rudimento de la arborización terminal (cono de crecimiento de Cajal).

2º En la médula embrionaria y adulta en el cerebelo, cerebro, asta de Ammon, cuerpo estriado, bulbo olfatorio, gran simpático, bulbo raquídeo, retina tanto el método de Golgi como el de Cox demuestran la terminación libre de las ramificaciones nerviosas y protoplásmicas.

Y la prueba de que allí donde cesa la impregnación no deben existir fibrillas incolorables dispuestas en red (suposición gratuita hecha por Renault) nos la da el hecho de que los apéndices celulares terminan constantemente en los mismos pasajes y siempre del mismo modo.

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

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

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

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

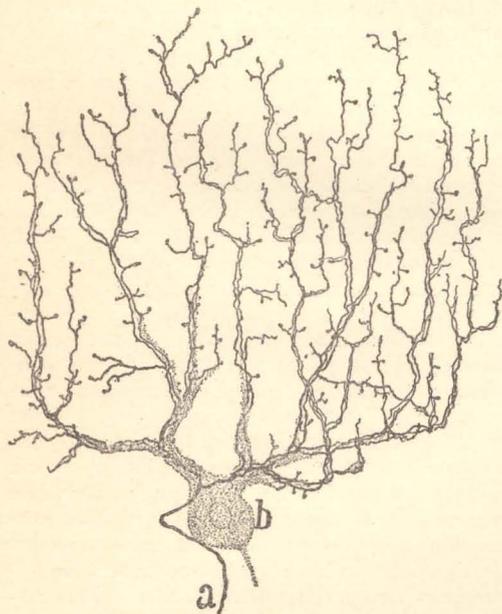
7º Aun cuando se demostrara para ciertos casos la existencia de puentes inter-protoplasmáticos ó inter-nerviosos, no se alteraría profundamente nuestra concepción del dinamismo de los corpúsculos nerviosos. Desde el punto de vista morfológico, tales puentes deberían considerarse como fusiones secundarias sobrevenidas en la época adulta ó períodos tardíos de la evolución ontogénica, y bajo el aspecto fisiológico las expansiones protoplásmicas seguirán siendo lo que son, pues, fusionadas ó no, su misión sería, siempre como lo demostraremos más adelante, recoger las corrientes remitidas por las arborizaciones nerviosas con las cuales se ponen en contacto. Aunque por el hecho de la anastomosis, hubiese alguna filtración colateral, el sentido convergente de la corriente hacia el soma se mantendría, y por tanto no sufriría substancial alteración el esquema dinámico de las *nemas conexiones generales de los corpúsculos nerviosos*. Puesto que las expansiones protoplásmicas y nerviosas se terminan libremente, es preciso suponer entre dichas expansiones, un contacto más ó menos íntimo capaz de explicar el paso de las corrientes á través de una cadena de conductores. Este contacto ¿cómo se efectúa? Nuestras observaciones han permitido establecer de un modo positivo que la articulación ó contacto útil entre dos neuronas, no se verifica entre arborizaciones nerviosas solas ni entre arborizaciones protoplásmicas, sino entre las ramificaciones nerviosas colaterales ó terminales y el soma y expansiones protoplásmicas. La conmoción nerviosa pasa, pues, desde las ramificaciones del axón de una célula al cuerpo y prolongaciones dendríticas de otra ú otras células. En un principio habíamos creído que existían contactos entre expansiones dendríticas procedentes de uno ó de varios elementos ganglionares, lo que hacia verosímil la existencia de comunicaciones dinámicas interprotoplasmáticas, aunque limitadas á una colonia de neuronas cuya actividad ofrecía de este modo, cierta solidaridad funcional comparable á la de una batería de pilas eléctricas; pero ulteriores y más minuciosas pesquisas nos han persuadido de que las dichas posiciones interprotoplásmicas son rarísimas y que carecen probablemente de significación fisiológica importante. En general, tales contactos entre apéndices de igual naturaleza, son cuidadosamente evitados gracias á la interposición de multitud de fibrillas de neuroglia ó de expansiones de corpúsculos epiteliales. En cambio, la neuroglia,

falta por completo en las superficies de descarga, es decir, en los parajes en donde los cuerpos y apéndices dendríticos contraen íntima conexión con las ramificaciones terminales del axón. La necesidad de apartar las expansiones de la misma especie ó las de naturaleza distinta, pero demandadas de células que no deben entrar en conexión, da cuenta de la relativa abundancia (demostrada recientemente por Weigert, merced á un método especial de coloración) de fibrillas neuróglícas en aquellas regiones de la substancia gris donde concurren en gran número expansiones protoplásmicas y fibrillas ameduladas (capas moleculares del cerebro y cerebelo, oliva superior, capas moleculares de la retina. La relación ó articulación nervioso-protoplásmica se verifica de las siguientes maneras según resulta de nuestros estudios en todos los centros nerviosos.

1º *Relación entre el soma y arborizaciones nerviosas.* Esta conexión es comunísima y la más fácil de estudiar. Las ramificaciones terminales varicosas y engruesadas procedentes de uno ó de varios cilindros ejes se aplican íntimamente al cuerpo de una célula, engendrando una disposición que comparé primeramente á un nido, y otros autores Kölliker por ej.: á una cesta (Eudkorben de este autor). La capa de fibrillas pericelulares, puede ser tan espesa que sea imposible el contacto de todas ellas con la superficie del soma. Tal acontece en muchas ramillas superficiales de los nidos pericelulares de los corpúsculos de Purkinje en las arborizaciones que rodean las células del ganglio de la habénula y hasta en el plexo nervioso pericelular de los elementos motores de la médula espinal. Por esta razón nosotros juzgamos verosímil la existencia entre los huecos interfibrilares de dichos nidos, de una materia conductriz, merced á la cual, las ramillas más periféricas podrían comunicarse con el protoplasma del corpúsculo rodeado. En el caso citado de los elementos de Purkinje, se advierte, además, que los filamentos

de la cesta terminal se prolongan un tanto á lo largo del cono inicial del axon, circunstancia que habla en favor de la naturaleza protoplásmica ó axípeta de dicha eminencia, la cual está desprovista de vaina medular.

2º *Relación entre tallos protoplásmicos y arborizaciones nerviosas longitudinales.* El mejor ejemplo que puede citarse de este tipo de conexión es el ofrecido por los gruesos tallos ascendentes de las células de Purkinje. Dichos tallos son lisos y por su superficie corre una arborización terminal de ramas paralelas las cuales provienen de ciertas fibras nerviosas que nosotros hemos designado fibras trepadoras. Parecidas conexiones son de notar en



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

los gruesos tallos de los corpúsculos del ganglio de Deiters y en los robustos apéndices brotados de los elementos del núcleo rojo. Pero en estos últimos corpúsculos, la ramificación nerviosa superpuesta á los tallos dendríticos parece continuarse con la perisomática mientras que, en los elementos de Purkinje, las arborizaciones trepadoras representan una terminación nerviosa exclusiva de los apéndices protoplásmicos gruesos.

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

4º *Relación por contacto longitudinal de expansiones protoplásmicas finas con ramificaciones nerviosas terminales.* Este caso se observa en la retina donde las expansiones terminales de los espongioblastos y células ganglionares se disponen horizontalmente en ciertas capas, en las cuales corren también en sentido horizontal los penachos terminales ó nerviosos de las células bipolares. Por virtud del establecimiento de dichas zonas ó segmentos protoplásmicos separados de conexión, cada célula puede entrar en contacto con especies distintas de fibras nerviosas. Así por ej.; las células de Purkinje reciben, por el soma, las arborizaciones de las células de cesta; por el tallo, las ramillas emanadas de las fibrillas trepadoras, y por las dendríticas terminales, las fibrillas paralelas ó de los granos. Disposiciones semejantes nos revelan los elementos del núcleo del cuerpo trapezoide, las células mitrales del bulbo olfatorio y otras muchas; bien que en estas especies celulares la diversa naturaleza de las arborizaciones nerviosas articuladas con segmentos separados del protoplasma, no se halla tan perfectamente esclarecida como en los elementos de Purkinje. Los hechos precedentes nos dan la clave de la significación fisiológica de las expansiones dendríticas, y explican asimismo los motivos que ha tenido la naturaleza para variar al infinito la forma y longitud de dichos apéndices. En efecto, á poco que meditemos sobre este punto, veremos claramente que la riqueza y longitud de dichas expansiones guarda relación con el número de fibrillas nerviosas terminales, con quienes la célula debe mantener contacto íntimo. Así los espongioblastos de la retina y las células monopolares raquídeas, cuyo cuerpo posee un sólo apéndice, relaciónanse exclusivamente (mediante el soma) con una sola especie de fibrillas nerviosas; en cambio los elementos de la médula espinal, cerebro y cerebelo, que poseen muchos apéndices dendríticos, reciben la influencia de distintas especies de fibrillas terminales. Al propósito de establecer conexiones separadas con diversas categorías de fibrillas nerviosas, obedece también a existencia de esos largos tallos protoplásmicos provistos de penachos que observamos en los robustos elementos del asta de Ammon, corteza cerebral y cerebelo (células de Purkinje). En virtud de esta notable disposición, un solo corpúsculo cuyo aparato protoplásmico se extienda por todo el espesor de la capa gris donde reside, podrá ponerse en relación con todos los pisos ó estratos de arborizaciones nerviosas de

esta última y podrá, por consecuencia, recibir, por vías separadas, corrientes arribadas de multitud de neuronas próximas ó lejanas.

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

S. RAMÓN Y CAJAL.

(De la Universidad de Madrid).