

## CAPÍTULO XXV

### ESTRUCTURA DEL LÓBULO ÓPTICO DE LOS VERTEBRADOS INFERIORES

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

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

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

*Lóbulo óptico y tubérculo cuadrigémino anterior ; importancia de su comparación.*

*Lóbulo óptico y tubérculo cuadrigémino posterior.*

*El techo óptico, parte esencial del lóbulo.*

### TECHO ÓPTICO DE LAS AVES

La corteza gris del lóbulo óptico de las aves fué examinada, mediante los antiguos métodos, por Stieda (3), Schulgin (4) y Bellonci (5) ; pero hasta que en 1890 aplicamos nosotros (1) los métodos de

*Historia.*

---

(1) *Edinger* : Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere, 2ª Aufl., 1900.

(2) *P. Ramón* : Investigaciones sobre los centros ópticos, etc. Zaragoza, 1890. — El encéfalo de los reptiles, 1891. — El encéfalo del camaleón. *Rev. trimestr. micrográf.*, t. I, 1896. — Centros ópticos de las aves. *Rev. trimestr. micrográf.*, t. V, 1898, etc.

(3) *Stieda* : Studien über das centrale Nervensystems der Vögel und Säugethiere. *Zeitschr. f. Wissensch. Zool.*, Bd. XIX, 1868.

(4) *Schulgin* : Lobi optici der Vögel. *Zoologisch. Anzeiger*, mai, 1883.

(5) *Bellonci* : Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. *Zeitschr. f. Wissensch. Zool.*, Bd. XLVII, 1888.

Weigert y Golgi, no pudo puntualizarse la morfología de las células y el modo de terminación de las fibras ópticas. Las observaciones posteriores de Van Gehuchten (2), Kölliker (3), mi hermano (4) y Ris (5), confirmaron los resultados principales de nuestro trabajo y adicionaron detalles importantes.

*División en capas.*

La sustancia gris del techo óptico posee una estratificación muy complicada. Ya Stieda reconoció 13 capas, que Bellonci reduce á 11. Nosotros logramos diferenciar en una buena parte de dicha corteza 15 zonas bastante bien acusadas [(fig. 574)]<sup>A</sup>. Por lo demás, tales zonas, que no corresponden siempre á series ó empalizadas de neuronas, sino más bien á segmentos superpuestos de una misma serie ó á plexos nerviosos diversos, podrían simplificarse, como hacen Kölliker y Van Gehuchten. Sin embargo, estamos persuadidos de que cuanto más se multipliquen las capas, más fácil y cómoda resultará la descripción. En su consecuencia, nosotros expondremos 15 zonas, clasificadas en tres grandes formaciones : a) externa ó porción retiniana ; b) media ó de la sustancia gris intermediaria ; c) interna ó de la sustancia blanca profunda.

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

*Trayecto de las fibras ópticas.*

1.<sup>a</sup> **Zona, ó capa de las fibras ópticas.** — Esta zona hállase constituída por un macizo de fibras nerviosas meduladas, continuadas inferiormente con la cinta y nervio ópticos. A ellas se debe el color blanco del lóbulo óptico. Todos estos tubos, tras un trayecto superficial variable, dóblanse hacia lo profundo, descienden vertical y flexuosamente en el espesor de la sustancia gris subyacente, y se terminan en pisos diferentes (figura 575, A), mediante una arborización terminal densa, cuyas ramillas se muestran flexuosas, varicosas y como ensortijadas. Las puntas finales están algo espesadas, no siendo raro verlas dobladas en asa.

*Sus arborizaciones.*

Las citadas arborizaciones constituyen, como hemos dicho, varios pisos, que pueden reducirse á cuatro, escalonados desde la segunda á la séptima capa. El primer piso consta de arborizaciones cortas aplastadas de arriba á abajo, y extendidas en el espesor de la capa segunda (fig. 575, a). El piso segundo se compone de ramajes más extensos y espesos, esparcidos por las zonas tercera y cuarta (b). El piso tercero, al cual van los tubos ópticos más robustos, ofrece las ramificaciones más ricas y prolongadas en sentido radial, las cuales cesan bruscamente en la frontera de la zona sexta (c). En fin, el piso cuarto es el lugar donde se dilatan ciertas arborizaciones muy densas, varicosas y aplanadas,

*Pisos de distribución.*

---

(1) *S. R. Cajal* : Estructura del lóbulo óptico de las aves. *Rev. trimestr. de Histol. norm. y patol.*, n<sup>os</sup> 3 y 4, marzo 1889, y sobre todo : Sur la fine Structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. *Journ. intern. d'Anat. et de Physiol.*, etc., t. VIII, fasc. 9 et 10, 1891.

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

(3) *Kölliker* : Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, 6<sup>a</sup> Aufl., 1896.

(4) *P. Ramón* : Ver la nota de la página precedente.

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

engendradas por tubos escasos que bajan sin emitir ninguna colateral, hasta la zona séptima, donde extienden sus ramillas terminales (figura 575, *d*). Por excepción se ve también asaltar el piso cuarto alguna fina colateral descendente, nacida de las arborizaciones del piso tercero (fig. 575, *e*). Las demás zonas del lóbulo no reciben ninguna fibra óptica directa ; á ellas pueden arribar las excitaciones periféricas sólo por las dendritas largas prolongadas con neuronas profundas, ó por intermedio de células de axon corto, intercaladas entre las arborizaciones ópticas y los elementos más inferiores.

*Comienza cuerpo menor.*

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

Su importancia en la época en que lo descubrimos, era grande para la doctrina de las neuronas, pues constituía la primera observación positiva tocante al modo de comportarse el extremo central de un tubo nervioso sensorial ó centrípeto. Como demostramos en otro trabajo (1), las citadas arborizaciones entran en contacto con los tallos terminales y somas de numerosas células del lóbulo, disposición que sirvió de apoyo sólido á la teoría de la polarización dinámica. La exactitud de nuestros análisis fue confirmada por Van Gehuchten, Kölliker, mi hermano, etc.

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

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

*Acaba cuerpo menor.*

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

*Primer tipo [célula de cilindro-eje semilargo].* — Posee soma pequeño con dendritas oblicuas ó tangenciales de apariencia espinosa (fig. 576, A). El axon marcha hacia adentro, suministra una tupida arborización extendida por las zonas cuarta y quinta, se adelgaza después para descender hasta las capas novena ó décima, á las cuales provee de colaterales, y retrocediendo hacia afuera se extingue, ramificándose en el espesor del estrato siete, última capa de la formación retiniana. Trátase, pues, de células de axon semilargo.

*Relaciones de las fibras ópticas con las capas subyacentes á la 7.<sup>a</sup>*

*Descubrimiento de la arborización de las fibras ópticas ; sus consecuencias.*

*Importancia de la disposición estratificada de las arborizaciones ópticas.*

*Fibras superficiales no retinianas del techo óptico.*

*Sus tipos celulares.*

(1) S. R. Cajal : Significación fisiológica de las expansiones protoplásmicas y nerviosas, etc. *Rev. de ciencias médicas de Cataluña*, n.<sup>o</sup> 22y23, 1891.

*Segundo tipo [célula de cilindro-eje corto].* — Escasos y difícilmente impregnables, ofrecen un cuerpo piriforme ó prolongado, con un tallo corto ó radial, dirigido hacia afuera y varios apéndices basales. Su axon se descompone en una arborización ténue yacente entre las ramificaciones ópticas más superficiales. Hay, sin embargo, elementos de este género cuyas arborizaciones nerviosas pueden bajar á las capas tercera y quinta (fig. 576, B).

*Tercer tipo, ó células de cilindro-eje tangencial.* — Estos corpúsculos, que habitan también en estratos más profundos, se caracterizan por la gran longitud de sus ramas, que marchan en sentido transversal recorriendo grandes distancias, y por la distribución de su axon, el cual, sin cambiar apenas de plano, marcha paralelamente al estrato zonal. Jamás le hemos visto descender hasta la substancia blanca profunda, por cuya circunstancia creemos que se extingue en una arborización periférica. Este elemento no es exclusivo de esta capa, sino común á todos los plexos periféricos del techo (fig. 576, C).

*Cuarto tipo, células estrelladas de cilindro-eje central, ó pequeñas pirámides* (fig. 576, L). — Estos corpúsculos fueron descritos por nosotros y confirmados por Van Gehuchten, que los ha figurado bien. Constan de un cuerpo cónico, piramidal ó estrellado, provisto de varias ramitas divergentes y espinosas, algunas recurrentes. Su axon atraviesa perpendicularmente todo el techo, proyectando largas colaterales en su tránsito por los plexos subyacentes y, por fin, ingresa en la substancia blanca central. Mi hermano hace observar que este cilindro-eje, al abordar la mencionada capa, se divide á menudo en T, originando dos fibras de dirección opuesta.

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

4.<sup>a</sup> **Capa.** — Representa una faja celular no bien limitada en donde moran las siguientes especies celulares :

a) *Células ganglionares dislocadas.* — Corpúsculos estrellados voluminosos, de dendritas horizontales y provistos de un axon robusto perseguible hasta la substancia medular profunda. Tales células parecen ser elementos gigantes de la zona trece, diseminados y como emigrados en la formación retiniana é intermediaria. Corpúsculos de este género han sido señalados por van Gehuchten en diferentes zonas del lóbulo (fig. 576, F).

b) *Corpúsculos pequeños, estrellados, provistos de un axon fino que puede seguirse más allá de la capa 7.<sup>a</sup>* — Mi hermano ha podido seguir este axon hasta la substancia blanca profunda donde á veces se bifurca, después de haber dado algunas colaterales en su itinerario (fig. 576, D).

c) *Células pequeñas de axon corto ramificado en las capas 5.<sup>a</sup> y 7.<sup>a</sup>* — Descrito por mi hermano, aparece, también en recientes preparaciones nuestras (fig. 576, E).

d) *Fusiformes gigantes horizontales.* — Tipo análogo al de igual

*Sus plexos articulares ópticos.*

*Sus tipos celulares.*

nombre de la zona precedente, descrito por mi hermano. Su axon camina horizontal.

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

5.<sup>a</sup> **capa.** — De aspecto plexiforme y en gran parte ocupada por tallos dendríticos llegados de zonas subyacentes y por arborizaciones retinianas, contiene algunos corpúsculos nerviosos análogos á los de las zonas inmediatas [y provistos en su mayor parte de un axon corto].

*Sus plexos articulares ópticos.*

6.<sup>a</sup> **capa.** — Es muy angosta, está bien limitada y consta de una sola fila celular. Contiene :

*Sus tipos celulares.*

a) *Células fusiformes ú ovoideas de tallo radial corto y espeso que se descompone rápidamente en ramas horizontales espesas.* — Su axon descendente emite largas colaterales para la zona octava y siguientes, y desciende hasta la substancia blanca profunda. Este tipo celular, descubierto por nosotros, ha sido bien observado y dibujado por Van Gehuchten y Kölliker, que lo presentan bajo la forma de una pirámide robusta, provista de penacho ascendente y aplanado extendido por el piso tercero de fibras ópticas y de otro penacho dendrítico descendente para la zona séptima y octava (fig. 576, H, y 577, F).

c) *Células de axon corto arqueado y recurrente.* — Descritos por mi hermano, constan de un soma ovoideo menos voluminoso que el de las células precedentes, un tallo radial prolijamente arborizado, y un cilindro-eje, que después de bajar y emitir ramillas para las capas 8.<sup>a</sup> y 9.<sup>a</sup>, traza un arco de concavidad externa, se torna ascendente y remata por una elegante arborización en forma de plumero ó penacho ascendente diseminado por las capas 2.<sup>a</sup>, 3.<sup>a</sup> y 4.<sup>a</sup> Dicho elemento vive también en las zonas subyacentes ; sería, en sentir de mi hermano, el tipo más común de la zona sexta (fig. 576, G, y 577, A).

7.<sup>a</sup> **Capa.** — Esencialmente plexiforme, es el punto de encuentro de las arborizaciones ópticas más bajas y de numerosos penachos protoplásmicos de células subyacentes. También concurren aquí muchas colaterales de fibras nerviosas ascendentes y descendentes y hasta ramillas brotadas de la substancia blanca profunda. Sus células faltan ó son escasísimas [(575, d y 577, z)].

*Sus plexos articulares ópticos y otros.*

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

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

*Sus tipos celulares.*

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

b) *Corpúsculo de axon corto descendente.* — Trátase de células fusiformes ó globulosas, provistas de una ó dos finas y largas dendritas ascendentes y de cortas y rudimentarias ramillas descendentes. El axon fino baja á la capa 9.<sup>a</sup> donde se descompone en una delicada y rica arborización libre y en gran parte horizontal. Existen variedades de estos singulares corpúsculos, tanto en lo que toca á la talla como respecto del plano en que se dilata la ramificación del axon descendente. Este tipo celular ha sido confirmado por Van Gehuchten y mi hermano, quien describe también una variedad en la que el axon, después de un trayecto descendente y de dar ramillas en la capa 9.<sup>a</sup>, retrocede para arborizarse en la 3.<sup>a</sup> y 4.<sup>a</sup> [(fig. 577, B, E)].

c) *Tipo piramidal ó triangular de axon largo.* — Esta célula muy abundante en esta zona, y confirmada por Van Gehuchten, Kölliker, mi hermano y Riss, posee un cuerpo robusto, uno ó dos tallos radiales descompuestos en ramajes ó penachos horizontales para las zonas séptima ó tercera, algunas dendritas basilares cortas y un axon prolongado hasta la zona de la substancia medular profunda, no sin haber suministrado colaterales para las capas 9.<sup>a</sup> y 8.<sup>a</sup> (fig. 577, D).

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

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

9.<sup>a</sup> **Capa** (8.<sup>a</sup> de Stieda, *sexta substancia reticular* de Bellonci). — Afecta apariencia plexiforme y alberga escasas neuronas, la mayoría de las cuales son semejantes á las de la zona décimatercera. En su espesor concurren y se entretajan las arborizaciones nerviosas á las células de axon corto de la capa 8.<sup>a</sup>, las colaterales de corpúsculos superpuestos de axon largo, y multitud de dendritas de las capas profundas [(fig. 577, C, E)].

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

a) *Tipo ovoide de axon ascendente.* — De estatura pequeña ó mediana, esta célula posee un cuerpo fusiforme y ovoide, una ó varias dendritas descendentes rudimentarias y un tallo radial robusto, varicoso, no ramificado,

*Sus plexos ar-  
ticulares.*

*Sus tipos ce-  
lulares.*

el cual cruza las zonas superiores hasta tocar á menudo en la capa de las fibras ópticas (fig. 578, A, B, C).

El axon se comporta de un modo muy singular. No nace del soma, sino de un punto muy elevado del tallo protoplásmico ascendente, á menudo á nivel de la capa 8.<sup>a</sup>, sube en dirección radial, casi en contacto con la mencionada dendrita, y á la altura de la zona séptima, suministra una arborización colateral horizontal, y sumamente complicada, extendida dentro de los límites de esta capa ; después se remonta á través de las capas 6.<sup>a</sup>, 5.<sup>a</sup>, 4.<sup>a</sup> y 3.<sup>a</sup> y gana, al parecer, la capa de las fibras ópticas para constituir acaso un tubo centrifugo del nervio óptico. Algunos axones emiten, antes de arribar á la capa 1.<sup>a</sup>, colaterales esparcidas por las zonas segunda y tercera.

Estos singulares elementos, descubiertos por nosotros, han sido comprobados por Van Gehuchten, Kölliker y mi hermano. Las arborizaciones aplastadas que el axon emite para la zona séptima han sido negadas por Van Gehuchten, que supone proceden del tallo radial. Esta es una equivocación que proviene, según nota mi hermano, de haber confundido las colaterales nerviosas con ciertas colaterales dendríticas horizontales que la prolongación ascendente suministra á diversos plexos de la formación retiniana (fig. 578, A).

Como variantes del tipo anterior menciona mi hermano dos elementos más : 1.º Célula fusiforme ó piramidal de dendritas espinosas y con un axon ascendente incorporado á la capa 1.<sup>a</sup>, pero desprovisto de rosetón colateral en la zona séptima (B). 2.º Célula de axon periférico corto, es decir, arborizado en las zonas segunda, tercera y cuarta ; el soma carece de dendritas basales (fig. 578, C). 3.º Célula estrellada de axon corto ascendente, ramificado en las zonas séptima y octava (fig. 578, E). Estos dos últimos tipos celulares, ó variedades muy afines de ellos, fueron ya descritos por Van Gehuchten.

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

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

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

*a) Célula con axon dislocado y arqueado (células de cayado* de los autores). — Nuestros estudios sobre el lóbulo óptico de las aves, nos con-

*Axon llegando á ser quizás una fibra centrifuga de la retina.*

*Sus plexos articulares y sus tipos celulares.*

*La célula de cayado.*

dujeron al descubrimiento de un corpúsculo nervioso cuya morfología, á la que hemos aludido en diversos parajes de este libro, posee una gran importancia teórica. El soma es ovoideo, fusiforme y aun piramidal y afecta talla media ó grande ; de su polo inferior brota comunmente una dendrita radial, ya prontamente ramificada, ya indivisa, larga y moniliforme ; su polo superior da origen á un robusto tallo ascendente, que cruza las capas externas, llegando á menudo hasta, la segunda, y pasando por consiguiente, al través de todos los pisos de arborizaciones ópticas ; pero el rasgo más típico corresponde al axon, el cual nace del tallo radial, á una distancia considerable del soma, marcha inicialmente hacia un lado, traza en seguida una revuelta arqueada desprovista de colaterales y descendiendo después paralelamente al tallo y á veces á muy corta distancia de éste, gana las zonas profundas, incorporándose á una fibra medulada central. En su curso á través de las capas 10.<sup>a</sup>, 11.<sup>a</sup> y 12.<sup>a</sup>, emite varias colaterales largas, horizontales ú oblicuas y prolijamente ramificadas ; algunas ramillas de este género emanan ya en la proximidad del arco, circunstancia que parece justificar la singularidad del modo de emergencia del axon, á fin de acortar el trayecto de las colaterales iniciales (fig. 579, C, D). [Además, cuando hemos abordado las cuestiones de economía en la estructura del sistema nervioso, no hemos escatimado apoyarnos en el tipo celular del que acabamos de terminar la descripción, cuya importancia teórica es considerable.]

*Axon ; su trayecto determinado por las leyes de economía.*

Las mencionadas células han sido confirmadas y bien examinadas por Van Gehuchten, Kölliker y mi hermano. Este último describe, además, tres variedades de ellas : 1.<sup>a</sup> Célula de cayado de cuerpo voluminoso, velloso, del cual parte un tallo robusto terminado en un penacho complicado, que no suele pasar mucho más allá del piso cuarto de las arborizaciones ópticas (capa 7.<sup>a</sup>) (fig. 579, C) ; 2.<sup>a</sup>, célula de tallo radial largo que emite ramas para todos los pisos de las arborizaciones ópticas (fig. 579, D) ; 3.<sup>a</sup>, célula más rara de cayado, cuyo axon es corto y se termina en las zonas duodécima y decimatercera (fig. 579, E, F).

*Su aspecto en las preparaciones neurofibrilares.*

[Las células de cayado se colorean muy bien por el método de nitrato de plata reducido, sobre todo en los embriones de pollo y los pájaros recién eclosionados. La figura 580 muestra algunos ejemplos de estas células impregnadas por esta técnica en el embrión de pollo en el día diez y siete de incubación. Se ve los fascículos de neurofibrillas de la dendrita periférica y profunda unidos á nivel del cuerpo por paquetes que alojan el núcleo. En el caso donde es excéntrico, como en *c*, *f*, *g*, está recubierto de neurofibrillas solo en uno de sus lados. El cilindro-eje no encierra más que un pequeño número de neurofibrillas.]

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

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

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



singular consiste en que el axon, que brota de lo alto del cuerpo, marcha, desde luego, hacia afuera, traza después un arco, del cual emana una colateral ascendente arborizada en la capa 7.<sup>a</sup> (plexo óptico más profundo), y finalmente baja otra vez para ingresar en la substancia blanca profunda. Este notable corpúsculo constituye un buen ejemplo de la ley varias veces mentada, de la *economía de trayecto de las colaterales iniciales* (fig. 576, J).

*Ejemplo de economía de recorrido de las colaterales.*

[e)] Mi hermano cita todavía en la capa 11.<sup>a</sup>, diversos tipos de células de axon corto ascendente.

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

*Sus plexos articulares.*

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

13.<sup>a</sup> **Capa.** — El examen de esta capa en los preparados al carmín ó hematoxilina, permite ya descubrir la existencia de multitud de células voluminosas, triangulares ó estrelladas que recuerdan en un todo los robustos elementos de la zona de fibras horizontales del tubérculo cuadrigémico anterior de los mamíferos. Entre ellas aparece un plexo muy rico de fibras meduladas en su mayor parte radiales (fig. 581).

*Sus células y plexos articulares.*

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

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

14.<sup>a</sup> **Capa** (*zona medular ó de las fibras nerviosas profundas*). — Corresponde á la cuarta zona ó de *fibras horizontales* del tubérculo proximal de los mamíferos y viene á ser el paradero general de todos los axones largos nacidos de las células del techo óptico. En los preparados de Weigert-Pal (fig. 574, XIV), se reconoce que la mayoría de estas fibras son espesas y se continúan por acodamiento con tubos descendentes. El cromato de plata nos enseña que la continuación de los axones verticales con dichas fibras horizontales, se efectúa á menudo por división en T, y además, que del curso de estas últimas brotan tal cual colateral ascendente arborizada en las zonas grises superpuestas (fig. 579, b).

*Sus fibras horizontales.*

*Su bifurcación frecuente. Sus colaterales.*

*Las dos especies de fibras de la 14ª capa.*

Un análisis cuidadoso del origen y curso de los tubos de la zona decimacuarta, muestra dos órdenes de conductores : 1.º *Fibras eferentes* ya citadas, sumamente numerosas, nacidas en los elementos del techo óptico y engendradoras de una robustísima vía refleja, en gran parte descendente y en un todo comparable á la vía óptica refleja del tubérculo cuadrigémino anterior (fascículo *tecto-espinal* de Edinger y otras vías) ; y 2.º *fibras aferentes* nacidas en otros centros nerviosos y terminadas libremente en las capas grises del techo óptico.

*Origen y terminación, según P. Ramón.*

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

*Fibras para la capa óptica.*

a) Conductores espesos, emanados de las grandes células gangliónicas de la capa 13 y precedentes (células estrelladas ó triangulares grandes desorientadas), los cuales marchan hacia afuera y se incorporan á la comisura de Gudden, sin relacionarse con el ganglio del istmo, bulbo y comisura posterior. Como la comisura de Gudden suministra colaterales al foco redondo del tálamo, y de este foco nace una vía (fascículo *strio-talámico* de Edinger) que se remonta al cerebro, los mencionados conductores podrían representar una vía óptica central.

*Fibras de la vía refleja descendente.*

b) Conductores de las células de cayado que, después de emitir gruesas colaterales para el *ganglio del istmo* y de adelgazarse mucho, descienden al bulbo raquídeo. [Hemos reconocido, en preparaciones provenientes de pájaros e impregnadas por el método del nitrato de plata reducido, que la mayor parte de estas fibras se entrecruzan en la calota y dan nacimiento, como las fibras del tubérculo anterior de los mamíferos, á una vía refleja y descendente.]

*Fibras para la comisura posterior.*

c) Conductores nacidos de las células piramidales (algunos corpúsculos de las capas 8.ª y 9.ª), y destinados en parte á la comisura posterior, en parte al fascículo *tecto-espinal* de Edinger.

*Origen desconocido, quizás cerebral.*

2.º *Fibras aferentes.* — Son de dos especies fibras difusamente arborizadas, y fibras terminadas en pinceles ó escobas.

a) Las primeras, descubiertas por nosotros, son conductores espesos ascendentes, que se ramifican prolijamente en las capas medias y superficiales del techo óptico, y acaban por ramillas finas varicosas y flexuosas, á veces por verdaderos penachos delicados, incorporados á las zonas plexiformes de la formación retiniana, y especialmente al existente en la capa 7.ª Mediante estas fibras pueden ser influídas, acaso por corrientes de origen central, las articulaciones óptico-protoplásmicas (fig. 590, K).

*Su trayecto, su arborización característica y sus nidos.*

b) Las segundas, ó fibras terminadas por escobas, engendran un tipo muy singular de arborizaciones nerviosas [(fig. 582, A y C)]. Trátase de axones robustísimos, los más espesos de todo el lóbulo óptico, los cuales suben sin ramificarse hasta la capa 10.ª, forman en ésta un espesamiento triangular, ovoideo ó semilunar, erizado de hebras cortas y sedosas, y se descomponen á seguida en una arborización en forma de pincel ó escoba, cuyas ramas paralelas suben hasta la zona primera, engendrando con sus ramas secundarias y terciarias un plexo tan insólito, que no tiene par en ninguna provincia de los centros nerviosos. Dentro de tan tupida arborización, véanse huecos en donde se alojan todas las células nerviosas de la formación retiniana y algunas de las

*Comienza cuerpo menor.*

capas subyacentes inmediatas (según mi hermano, las células de axon periférico destinado á la retina).

Las citadas arborizaciones en escoba fueron descubiertas por nosotros ; pero sorprendiéronnos tanto el grosor inusitado de las fibras de origen, el espesamiento protoplásmico del arranque de la arborización y la forma extravagante de ésta, que no nos atrevimos á reputarlas de naturaleza nerviosa. Más adelante, Ris demostró que tales fibras se continúan constantemente con recios axones de la capa medular profunda (1), y últimamente mi hermano, después de profundas y porfiadísimas pesquisas, ha logrado probar que estos conductores representan los axones del foco *inferior del ganglio del istmo*, es decir, de un foco de células gigantes emplazado por debajo de la substancia blanca profunda del techo (fig. 582, C, y 590, L). [G. Sala (2) hizo más tarde la misma comprobación.]

Acaba cuerpo menor.

15.<sup>a</sup> **Capa.** — De aspecto finamente granuloso, carece casi por completo de fibras meduladas y exhibe algunas células nerviosas, la mayoría de las cuales nos han parecido corpúsculos gangliónicos dislocados de la zona décimatercera. Mi hermano ha impregnado también algunos elementos de la variedad de axon ansiforme (véase capa 11.<sup>a</sup>, tipo *d*) provistos de dendritas fuertemente espinosas y en gran parte horizontales. Esta zona debe considerarse como la representación de la substancia gris central del tubérculo cuadrigémimo anterior de los mamíferos (fig. 576, K, R).

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

Comienza cuerpo menor.

**Lóbulo óptico de los reptiles.** — Las investigaciones de mi hermano (3) nos enseñan que existe gran semejanza estructural entre el lóbulo óptico de los reptiles y el de las aves. Como en éstas, diferéncianse 14 capas concéntricas [, no comprendida la substancia central], formadas de empalizadas celulares y plexos de conexión.

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

Una disposición nueva comienza á presentarse al descender de las aves á los reptiles. Los cuerpos de algunas células de axon arqueado, los de los corpúsculos de cilindro-eje centrífugo corto y largo y otros muchos, no residen ya en las capas intermedias del techo óptico, sino que descienden, para colocarse por debajo de la zona de las fibras meduladas profundas. Por virtud de esta emigración hacia adentro, se han empobrecido las zonas celulares externas, y se han formado cerca del ventrículo, dos ó tres hileras de corpúsculos apretados y semejantes en aspecto, en los preparados al carmín, á los granos de la retina. Al objeto de que las dendritas basilares puedan relacionarse con las colaterales que descienden de las zonas medias y superiores, fórmanse entre los granos ó cuerpos neuronales fajas concéntricas de articulación, cuya regularidad recuerda las zonas plexiformes de dicha membrana (fig. 583). La misma

*Historia.*

*Su origen en el ganglio del istmo, según P. Ramón.*

*Sus células.*

*Su homología en los mamíferos.*

*Epitelio ventricular.*

*Su gran similitud histológica con el de las aves.*

*Emigración de las neuronas hacia la profundidad ; consecuencias histológicas .*

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

(2) G. Sala : Centri ottici degli uccelli. *Mem. d. R. Istituto lombardo, etc.*, t. XX, F. 5, 1905.

(3) P. Ramón : Sobre los centros ópticos de las aves. *Rev. trim. micrográf.*, t. IV, 1899.

disposición estratificada se advierte en las ramificaciones terminales del tallo radial, las cuales se conexionan periféricamente con los tres pisos de arborizaciones retinianas. Tales ramillas dendríticas transversales (figura 583, B) para las capas 10, 12 y 14, son muy varicosas, cortas y semejan por su modo de arborizarse á las ramas de la placa motriz.

*Conexiones particulares de las células de las capas 12ª y 13ª.*

Por el contrario, otras células, singularmente los grandes corpúsculos gangliónicos de la zona 12 y 13 de las aves, han variado poco de forma y situación, advirtiéndose tan sólo (y este es un detalle interesante) que los cabos periféricos de sus dendritas se resuelven en un penacho varicoso de ramas cortas, que contraen íntimo contacto con las arborizaciones ópticas (fig. 583, H, I).

*Célula de plexo dendrítico periférico.*

Estos elementos robustos, que poseen numerosas y extensas dendritas ascendentes, residen en los reptiles en plano más exterior, en la zona sexta y séptima, es decir, encima de la capa de las fibras nerviosas meduladas profundas. Entre ellos, existe un tipo descubierto por mi hermano, y notable por el extraordinario número de sus penachos periféricos, constitutivos de un plexo horizontal tupido (fig. 583, I, H).

*Células de cayado especiales.*

Finalmente aparecen también sin grandes mudanzas las células horizontales de las capas externas (fig. 583, C), los tipos piramidales gruesos de las zonas sexta y octava del lóbulo de las aves (fig. 583, G), los corpúsculos de axon corto descendente (fig. 584, H) y ciertas células de cayado, esto es, elementos cuyo axon nacido de una dendrita, se dobla en semicírculo y continúa con la substancia blanca. Este último tipo difiere de las células de cayado residente en los pisos inferiores, en que su dendrita inferior no forma penacho ni se extiende por los plexos protoplásmicos subventriculares, y en que la ramificación dendrítica periférica (fig. 584, B), forma un sólo penacho extendido difusamente por la formación retiniana.

No pudiendo entrar aquí en minucias sobre la organización del lóbulo óptico de los reptiles, remitimos al lector que quiera profundizar el tema á las detalladas descripciones de mi hermano (1) y á las no menos valiosas de Edinger (2) y Neumayer (3). Aquí nos limitamos á reproducir algunas de las figuras dibujadas por el histólogo de Zaragoza, que es quien ha recogido datos más precisos sobre la morfología de las especies celulares y sobre el modo de terminación de las fibras ópticas (fig. 583, J).

*Emigración más acentuada de células hacia la profundidad.*

**Lóbulo óptico de los batracios.** — En estos vertebrados, el movimiento de emigración de las células hacia lo profundo se ha acentuado todavía más que en los reptiles, llegando ya á cuatro ó cinco las zonas de granos profundos y á tres por lo menos los plexos lineales intercalares. Tales corpúsculos dislocados pertenecen, como se verá en la fig. 586, A, D, al tipo de cayado, al de axon retiniano ó periférico, al de axon corto ascendente y á otras variedades de elementos que en las aves moran por encima de la capa de las fibras medulares profundas. Hasta los corpúsculos gangliónicos grandes han comenzado á descender, instalándose, por lo menos en parte, por debajo de esta zona.

(1) *P. Ramón* : El encéfalo de los reptiles. Zaragoza, 1891. — El encéfalo del camaleón. *Rev. trimestr. micrográf.*, t. I, 1896.

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

(3) *Neumayer* : Die Grosshirnrinde der niederen Vertebraten. *Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München*, Heft. 1, 1895.

Las fibras ópticas caminan, en parte, superficiales, en parte más profundas, y engendran también varios pisos de arborizaciones más simples, varicosas y aplastadas en el sentido de las zonas celulares, que las correspondientes de aves y reptiles (fig. 586, *a, b, c*).

Por consecuencia de la aludida emigración hacia adentro, casi todos los axones nacen de los tallos radiales periféricos, y á veces á gran distancia de las zonas, circunstancia que impide á veces el fácil reconocimiento de dichos cilindros-ejes. Además, la posición relativamente extensa de la capa medular profunda, ha modificado la dirección de las expansiones funcionales. Así, en las células de cayado (A, B), el arco del axon resulta aquí poco acentuado, porque el plano de los tubos mielínicos profundos, hállase á corta distancia del punto de emergencia de aquél. De la parte culminante del arco ó de su proximidad, brota siempre aquella colateral inicial ramificada en zonas relativamente superficiales. Las únicas células cuyo axon no sufre apenas variaciones de curso, son las gangliónicas gigantes. En la fig. 586, tomada del trabajo de mi hermano, presentamos el conjunto de la estructura del lóbulo óptico de la rana. Las fibras meduladas aparecen en la fig. 585.

En aquel dibujo aparece también un corpúsculo epitelial ó ependimal (F), que consta de un soma ovoideo emplazado en la zona primera, de una expansión radial que cruza las capas intermediarias, abandonando apéndices colaterales, complicadamente ramificados, para los plexos de fibras nerviosas, y de un penacho terminal, cuyas ramas rematan por conos en la superficie del techo óptico. Tipos semejantes de células epitelílicas constituyen también el único armazón neuróglíco del lóbulo óptico de peces y reptiles, según han demostrado Retzius, mi hermano, Cl. Sala y otros (fig. 586, F).

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

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

*Arborizaciones ópticas más simples.*

*Origen del axon de cayado en un punto más elevado de las dendritas.*

*Célula epitelial común también á reptiles y peces.*

*Historia.*

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

(2) *Edinger* : Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Frankfurt a. Main, 1892. — Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, etc., 2 Auf., 1896.

(3) *P. Ramón* : Investigaciones de histología comparada en los centros ópticos de distintos vertebrados. Tesis, 1890 y *Bibliographie anatomique*, n° 6, 1896.

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

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

(6) *P. Ramón* : Investigaciones de histología comparada en los centros ópticos de distintos vertebrados. Madrid, 1890. — El lóbulo óptico de los peces. *Rev. trimestr. micrográf.*, t. IV, 1899.

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

(8) *Neumayer* : Histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Centralnervensystems von *Esox lucius*, etc. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XLIV, 1895.

(9) *Mirto* : Sulla fina anatomia del tetto ottico dei pesci telostei é sull'origine reale del nervo ottico. *Rev. sperim. di Freniatr. e med. legale*, t. XXI, fasc. 1, 1890.

Catois (1).

*Sus formaciones y sus capas.*

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

*Situación yuxta-ventricular de la substancia blanca profunda.*

Una diferencia importante salta á la vista cuando se compara un corte de techo óptico de teleósteo con otro de batracio ó reptil ; mientras que en éstos la zona de fibras meduladas profundas hállase muy alta, en los peces reside mucho más cerca del ventrículo, con lo que el estrato de los granos ó somas de las células dislocadas ha sufrido una gran reducción. Además, este macizo de granos carece de los plexos protoplásmicos escalonados tan característicos de los batracios y reptiles (figura 587, A, B, C).

*Disminución del número y simplificación de las neuronas.*

Resulta, pues, que ha descendido en general el número de los elementos nerviosos, y que, paralelamente á esta disminución cuantitativa, la morfología de las células ha experimentado simplificaciones notables. Por ejemplo, las células en cayado, de axon periférico, ansiforme, etc., poseen todas un soma piriforme que recuerda el de los neuroblastos (fig. 587, D, C). La única expansión existente es radial, marcha hacia afuera y emite un axon largo ó corto, que procede siempre á gran distancia del cuerpo celular. La dirección y disposición final de este axon es el único criterio susceptible de cualificar á las células, entre las cuales, *mutatis mutandis*, cabe reconocer, según ha hecho notar mi hermano, los mismos tipos fundamentales del lóbulo óptico de los reptiles y aves. Otra consecuencia de la posición muy profunda de los somas, es que las dendritas basilares no proceden ahora del polo inferior de éstos, sino del trayecto inicial del tallo protoplásmico radial ; de donde resulta que las estrías plexiformes ó planos de conexión, situados en los reptiles y batracios en el espesor de la formación de granos, corresponden en los peces por encima de la substancia blanca profunda y debajo de la capa de los corpúsculos gangliónicos grandes (fig. 587, a, b).

*Desplazamiento de las dendritas basilares.*

*Arborizaciones ópticas : su aplanamiento más grande.*

*Tres fascículos de fibras ópticas.*

Las arborizaciones del nervio óptico mantienen la disposición en pisos superpuestos, y aquí también se acentúa el aplanamiento de las mismas, cuyas ramillas secundarias se extienden á grandes distancias. Los tubos nerviosos de que provienen no yacen todos en la superficie lobular, como en las aves, sino que engendran tres planos de substancia blanca, separados por dos fajas plexiformes. De estas tres fajas de tubos ópticos, la más espesa es la intermedia, á la cual va á parar la mayoría de las fibras del *tractus óptico*. Según mi hermano, en estas zonas blancas penetrarían también los axones centrífugos nacidos en el lóbulo, y además conductores de *torus longitudinalis*, que L. Sala hace llegar al nervio óptico (figura 587, 10, 8, 6).

En fin, en los plexos formados por las arborizaciones retinianas, concurren las dendritas y penachos terminales de casi todos los corpúsculos del techo óptico.

---

(1) *Catois* : Recherches sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encéphale des poissons. Caen, 1901.

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

No pudiendo entrar aquí en la exposición de más pormenores, remitimos al lector que quiera ahondar en la organización de los centros ópticos de los peces, á las memorias de Van Gehuchten, Neumayer, Sala, Mirto, y sobre todo á la de mi hermano, que es hasta hoy quien ha puesto más tiempo y más paciencia en sus análisis. Como muestra de las variaciones morfológicas de los tipos celulares y de la desviación ocurrida en las proporciones relativas de las capas, reproducimos aquí algunas figuras [(figs. 587, 588 y 589)] tomadas de las Monografías del último autor citado.

Acaba cuerpo menor.

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

[*Consideraciones fisiológicas.* — Vamos á exponerlas en pocas palabras.]

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

Los planos nerviosos son : el de las fibras aferentes ú ópticas y el de los tubos profundos ó de los axones nacidos en el techo y prolongados con las vías reflejas. Para abreviar, llamaremos al primer sistema de fibras : *vía óptica aferente*, y al segundo: *vía óptica refleja ó centrífuga*.

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

2.<sup>a</sup> Si comparamos la disposición de las vías óptica-aferente y refleja así como el doble anillo neuronal de los mamíferos, con el de los vertebrados inferiores, advertimos tres diferencias que quizá correspondan á las variaciones bien conocidas de gerarquía funcional del cerebro medio. Tales

*Distribución de las articulaciones de las dendritas con las arborizaciones ópticas.*

*Unidad de estructura en la serie de los vertebrados.*

*Estructura sintética del lóbulo y del tubérculo.*

*Vía aferente ;  
disminución de  
sus fibras, des-  
de los verte-  
brados inferio-  
res á los supe-  
riores*

*Neuronas ; su  
número dismi-  
nuye de los  
vertebrados in-  
feriores á los  
superiores.*

*Correlación  
entre estas mo-  
dificaciones y  
la reducción  
del tubérculo á  
un papel refle-  
jo.*

*El lóbulo óp-  
tico á la vez  
centro percep-  
tor y centro re-  
flejo en los ver-  
tebrados infe-  
riores.*

*Criterio para  
la identifica-  
ción de neuro-  
nas.*

*Relación en-*

son : a) la notable disminución experimentada por la corriente óptica aferente, que de principal que es en los vertebrados inferiores se ha convertido en los mamíferos en accesoria, constituyendo solamente un pequeño contingente de los conductores llegados de la retina ; y si bien es cierto que en las aves, reptiles, batracios y peces, el cuerpo geniculado talámico y otros focos reciben conductores ópticos, éstos representan en su mayoría simples colaterales de las fibras visuales, cuyo tallo principal se destina al techo óptico, mientras en los mamíferos el citado ganglio geniculado externo recibe un caudal considerable de fibras terminales ; b) el segundo hecho consiste en la notable disminución que han tenido en los mamíferos las innumerables y variadísimas neuronas de axon corto, de la formación celular externa, y la desaparición ó diferenciación morfológica de los incontables tipos celulares de axon arqueado, de axon en asa, de axon centrífugo y otras categorías de corpúsculos de axon largo, cuya elegancia, variedad y multiplicidad de formas son una de las características del lóbulo óptico de los vertebrados inferiores. Puesto que en los mamíferos el lóbulo óptico ha perdido su cualidad de centro perceptivo, convirtiéndose en nuevo foco reflejo, razonable es congeturar que las citadas células de axon corto y otras gerarquías de elementos que recuerdan mucho ciertos corpúsculos pequeños de la esfera cerebral visual del hombre, representan una de las condiciones anatómicas de la sensación visiva. Esta hipótesis adquiere más verosimilitud considerando que los gruesos elementos de la formación celular profunda, aquellos de donde brota el grueso de las fibras reflejas, no han decrecido en los mamíferos, antes bien han aumentado en número y estatura.

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

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

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

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

2.º La figura del cuerpo celular y, por consiguiente, el modo de arranque y dirección de las dendritas son función de la situación de la



neurona. Por ejemplo, las expansiones basilares dendríticas que en aves y reptiles parten del polo inferior del soma, dimanen en los batracios y sobre todo en los peces del tallo protoplásmico radial, y no son ya descendentes, sino horizontales.

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

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

5.º Las vías nerviosas centrales y las arborizaciones de fibras arribadas de otros centros, dislócanse también progresivamente huyendo de las zonas exteriores y colocándose en las más profundas. El emplazamiento superficial ó poco profundo de la substancia blanca de un centro nervioso representa, por lo tanto, una disposición primitiva y embrionaria.

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

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

*tre la posición del cuerpo y la morfología de la célula.*

*Desplazamientos:*

*a) de los lugares de articulación.*

*b) del origen de las dendritas.*

*c) del cuerpo.*

*d) de las vías nerviosas.*

*e) del origen del axon.*

*Tipos celulares constantes.*

funcionales diversas, pero necesarias al mecanismo de la percepción y reflejismo visual en los vertebrados inferiores.

[*Articulaciones inter-celulares y esquema de las corrientes.* —] En el orden de las conexiones y del paso y dirección de las corrientes poco diremos aquí, toda vez que hemos aludido ya á este asunto en otros capítulos. Recordaremos solamente algunos hechos probados.

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

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

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

4.º Que conforme ha probado mi hermano, el grado de dispersión de la corriente aferente es variable, habiendo células que se conexionan exclusivamente con una arborización óptica (¿de la foseta central?) ; y células que parecen entrar en contacto con varios pisos de arborizaciones (¿vienen éstas de la región retiniana periférica ó de la visión indirecta?)

5.º Que la corriente óptica llega á las células gangliónicas, á las de cayado, etc., ya directamente, ya por intermedio de una infinidad de corpúsculos de axon corto.

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

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

Para terminar, mostrarnos en la fig. 590 un esquema de la marcha probable de las corrientes en el lóbulo óptico y de los principales enlaces establecidos entre las neuronas y fibras. La dirección de las corrientes está marcada por el sentido de las flechas.

---

El texto entre corchetes sin ningún superíndice fue añadido en la *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*.

<sup>A</sup> Añadido por el traductor.

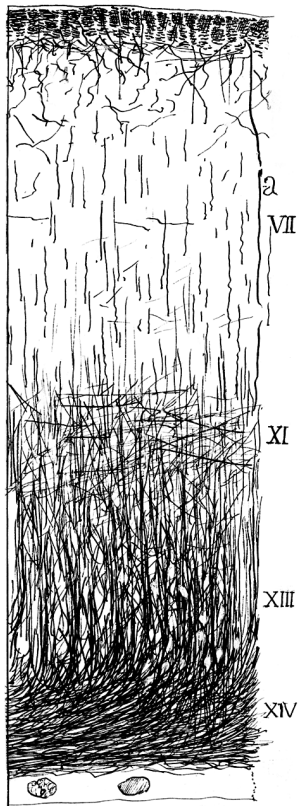


Fig. 574. — Corte sagital del techo óptico del pollo. Método de Weigert-Pal. Los números expresan los correspondientes á algunas capas. — *a*, tubo nervioso centrífugo.

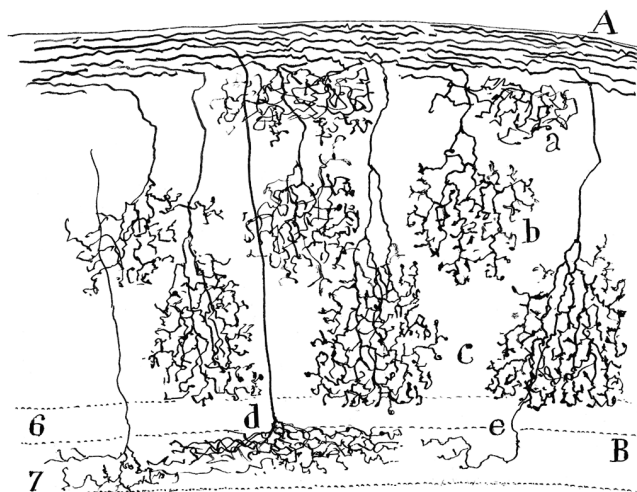


Fig. 575. — Fibras ópticas del gorrión joven [*Passer domesticus*] con sus arborizaciones en la corteza del lóbulo óptico. [Método de Golgi]. — A, capa fibrilar tangencial ; a, arborizaciones del piso primero ; b, ídem del segundo ; c, ídem del tercero ; d, ídem del cuarto ; e, fibra que desciende al piso cuarto desprendida del tercero ; B, capa séptima del lóbulo.

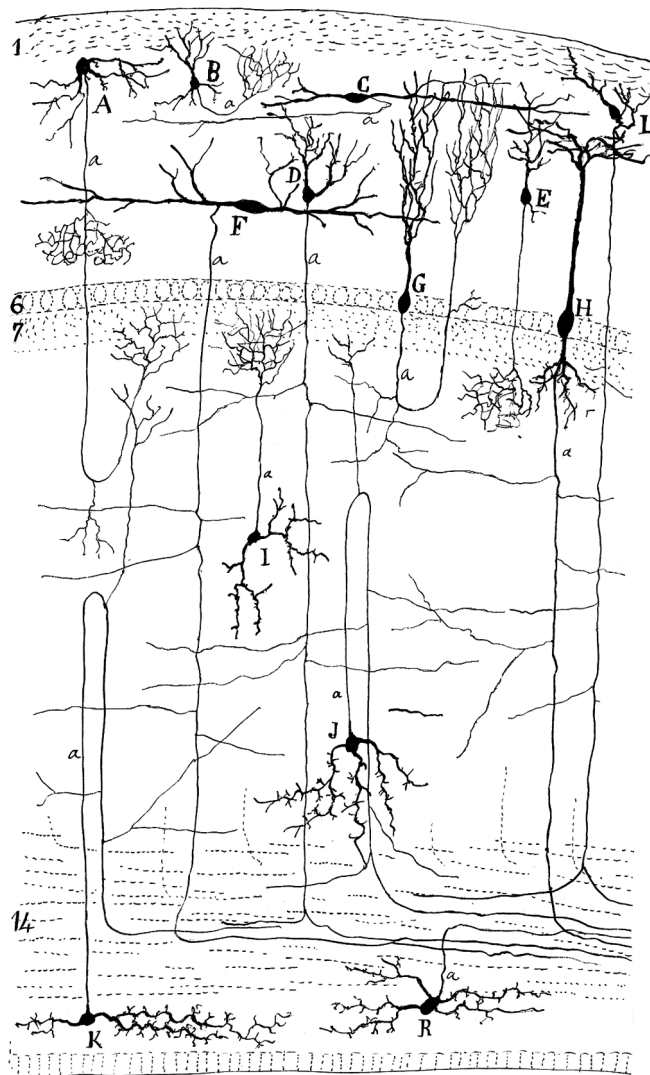


Fig. 576. — Corte antero-posterior del lóbulo óptico del pájaro de pocos días. (Células tomadas de preparados de P. Ramón [y según las enseñanzas del método de Golgi]). Los números marcan los de las capas.

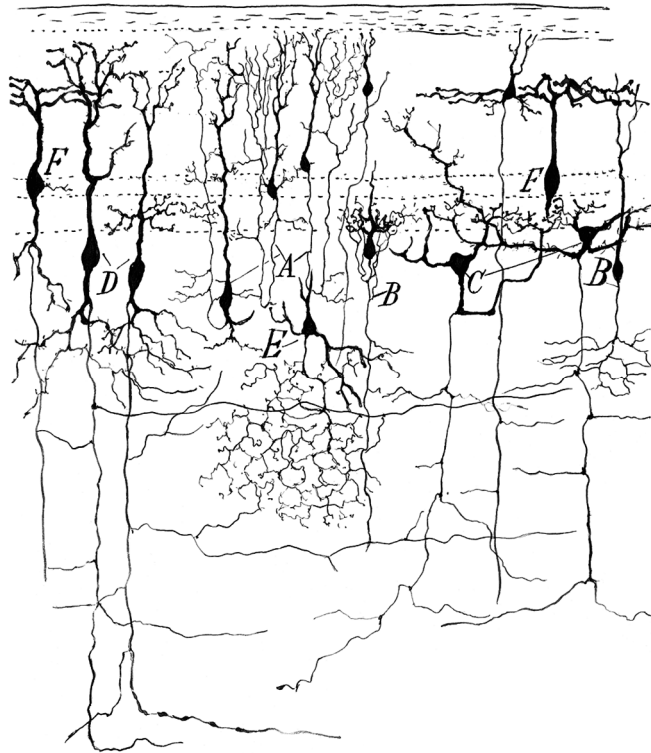


Fig. 577. — [Corte frontal del techo óptico del gorrión de algunos días. Método de Golgi]. — A, células de cilindro-eje corto y recurrente de las quinta, sexta y octava capas ; B, célula de cilindro-eje corto de la octava capa ; C, células triangulares con expansiones espinosas ascendentes de la octava capa ; D, células de cuerpo cónico con cilindro-eje central ; F, célula de penacho protoplasmático horizontal de la sexta capa ; E, célula de cilindro-eje corto de la octava capa.

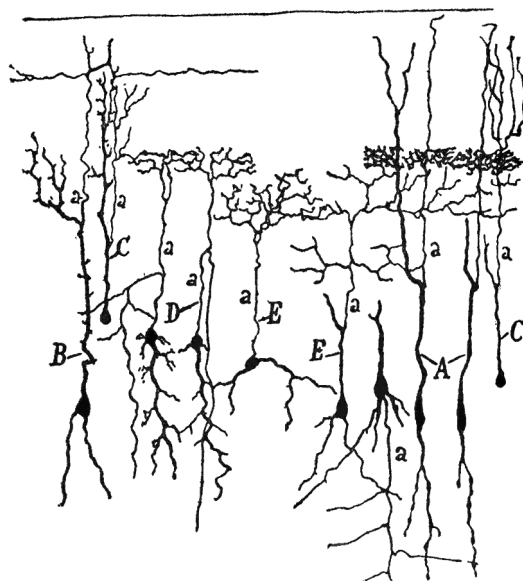


Fig. 578. — [Corte frontal del techo óptico del gorrión de ocho días. Método de Golgi]. — A, célula de cilindro-eje retiniano ó periférico, primer tipo ; B, célula de axon periférico, segundo tipo ; C, célula de axon ascendente corto ; D, células nerviosas invertidas de axon central ; E, células de cilindro-eje corto ascendente.

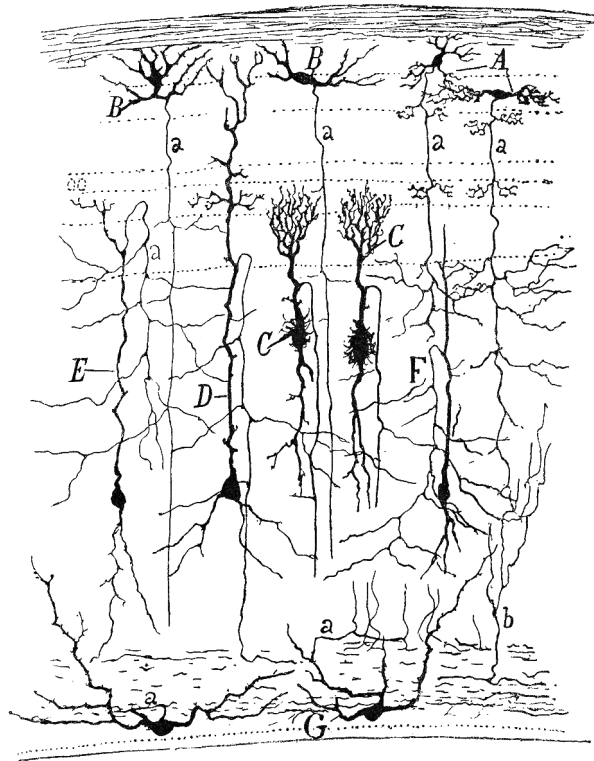
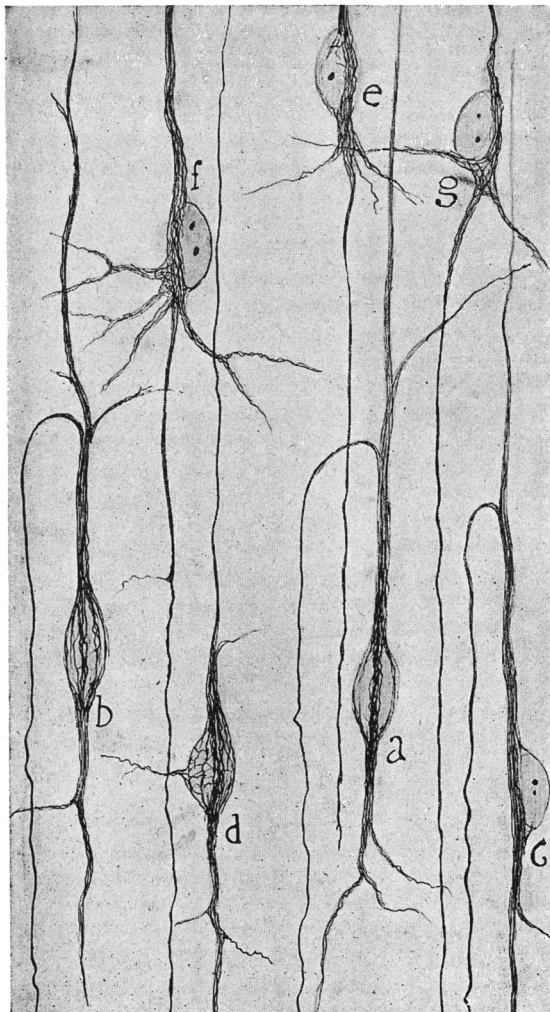


Fig. 579. — [Corte sagital del techo óptico del gorrión de algunos días. Método de Golgi]. — A, células pequeñas estrelladas de la capa segunda y tercera ; B, célula de cilindro central largo de la capa cuarta ; C, célula en cayado corto ; D, célula en cayado largo ; E, célula de cilindro-eje arqueado ; F, célula en cayado de cilindro-eje corto ; G, células de la substancia gris central. (Gorrión joven).



[Fig. 580. — Células del lóbulo óptico ; embrión de pollo del día 17 de incubación. Método del nitrato de plata reducido. — *a, b, c*, células en cayado ; *e, f, g*, células con cilindro-eje basilar.]



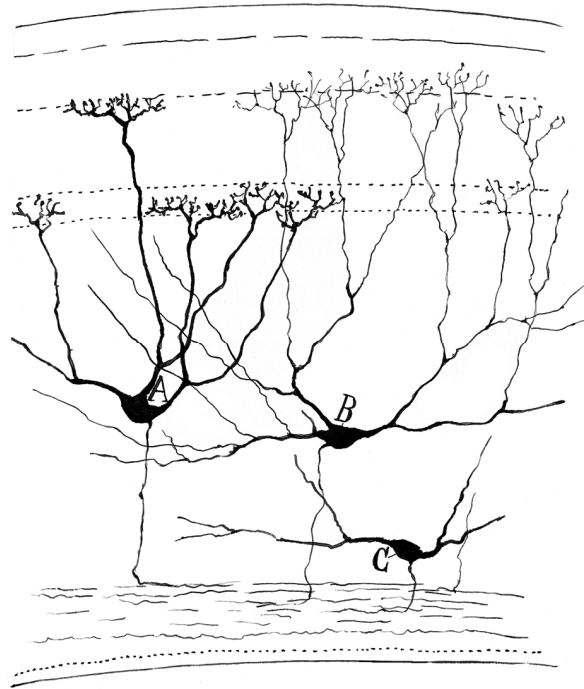


Fig. 581. — [Corte frontal del techo óptico del gorrión de algunos días. Método de Golgi]. — A, célula ganglionar de ramas [protoplásmicas] gruesas ; B, célula ganglionar de ramitas [dendríticas] finas ; C, célula de idéntica clase de la capa décima-tercera. [(Según P. Ramón)].

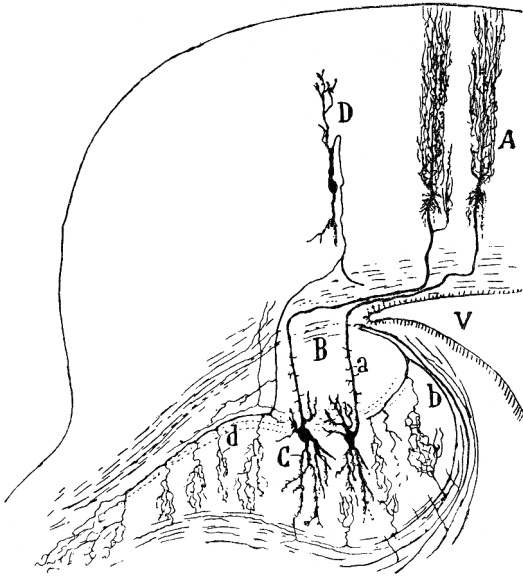


Fig. 582. — [Corte frontal y esquemático del] ganglio del istmo y techo óptico de un gorrión [*Passer domesticus*]. Método de Golgi. (Según P. Ramón). — A, arborización nerviosa terminal en el techo óptico, procedente de los corpúsculos del istmo ; [B, ganglio del istmo] ; D, célula en cayado, cuyo cilindro-eje se ramifica en el ganglio del istmo ; C, célula grande de la región inferior de este ganglio ; a, espinas laterales de la porción inicial del axon durante su paso por el ganglio B ; b, d, laterales para el foco inferior del núcleo del istmo emanadas de fibras llegadas del techo.

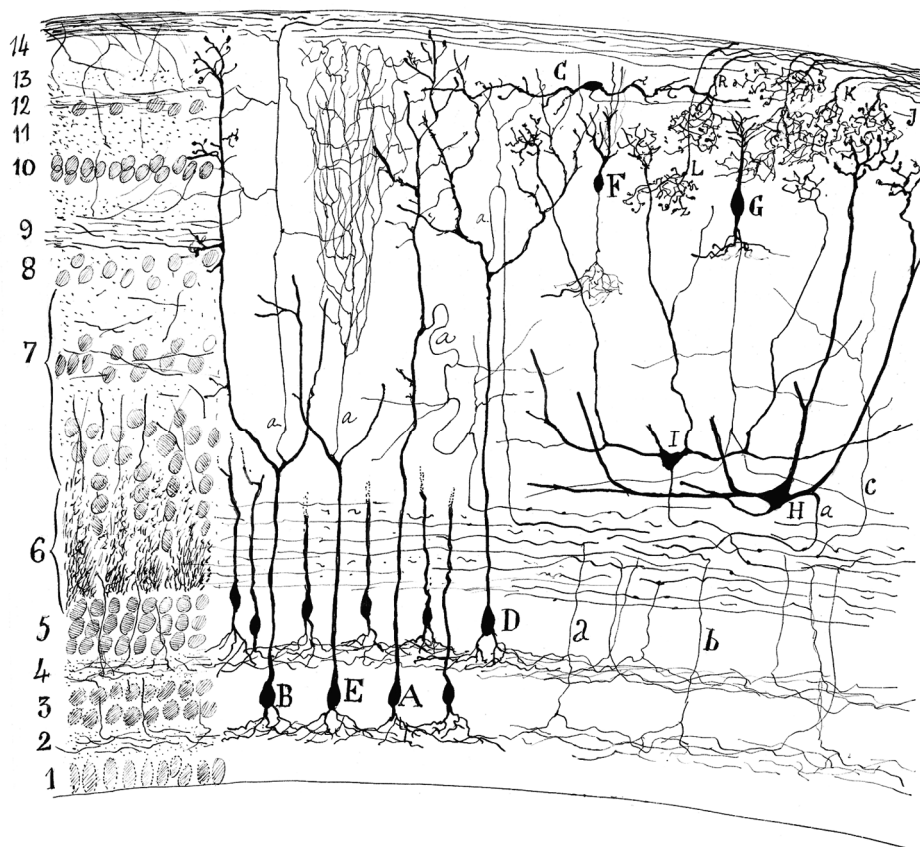


Fig. 583. — [Corte frontal] del segmento del lóbulo óptico de un reptil [*Lacerta muralis*]. Método de Golgi]. La porción izquierda de la figura presenta las 14 capas que pueden distinguirse en las preparaciones al carmín y en las teñidas por el procedimiento de Weigert- Pal. [La numeración de las capas se ha hecho aquí en sentido inverso al adoptado para los pájaros]. — A, célula con cilindro-eje en cayado ; B y E, células de cilindro-eje ascendente ; H, células gangliónicas. Los números del margen expresan el orden y nombre de los estratos.

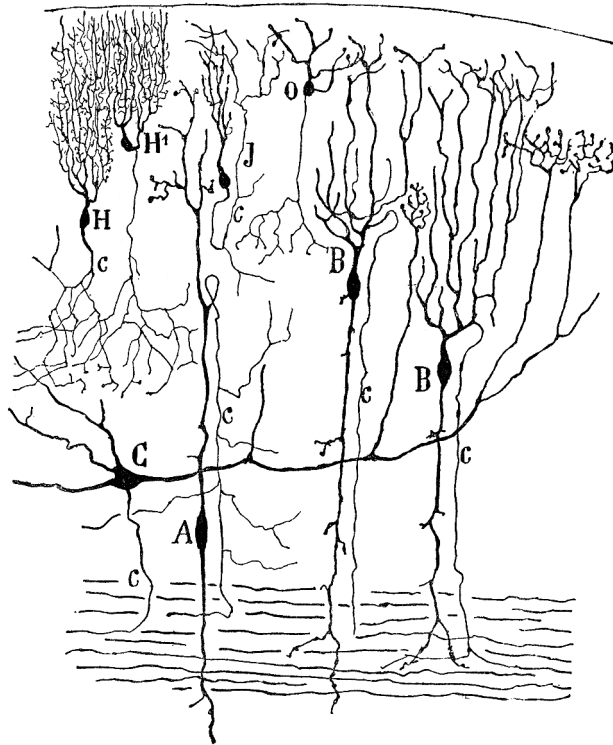
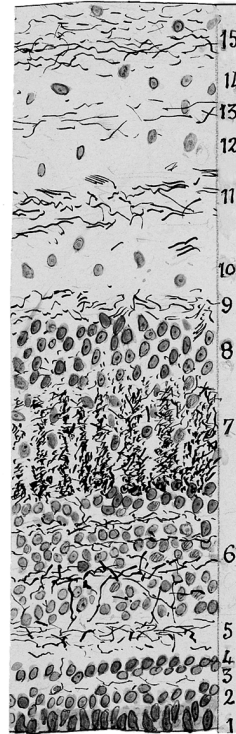


Fig. 584.— Diversos tipos celulares del lóbulo óptico del camaleón [(*Chamaeleo vulgaris*). Método de Golgi].  
— A, célula en cayado de larga expansión radial ; B, células en cayado de expansión radial rápidamente dividida ;  
C, célula empenachada con cilindro-eje central del estrato profundo de la zona 7.<sup>a</sup> ; H, células con cilindro-eje  
arborizado, las cuales habitan en las zonas 20.<sup>a</sup> y 11.<sup>a</sup> ; J, célula de expansión nerviosa ascendente y arborizada en  
la zona 13.<sup>a</sup> ; O, pequeños corpúsculos de cilindro-eje descendente de la zona 13.<sup>a</sup> La letra c, marca las  
expansiones funcionales. [Según P. Ramón].

Fig. 585. — Corte frontal del lóbulo óptico de la rana. Método de Weigert-Pal y carmin. Los números marcan los de las zonas, a partir del epéndimo.



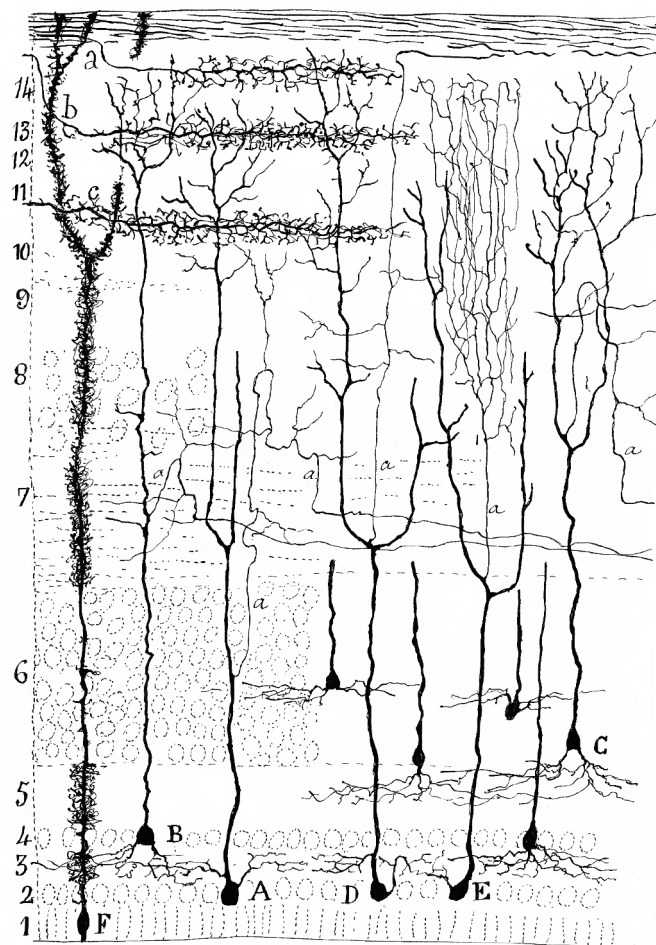


Fig. 586. — Corte del techo óptico de la rana (tomada de preparaciones de P. Ramón). [Método de Golgi]. Los números señalan el de las capas, á comenzar por la profunda ó epitelial. — *a, b, c*, arborizaciones de fibras ópticas ó llegadas de la retina ; A, B, C, tipos de células de cayado ; D, células de axon periférico ; E, otra de axon corto.

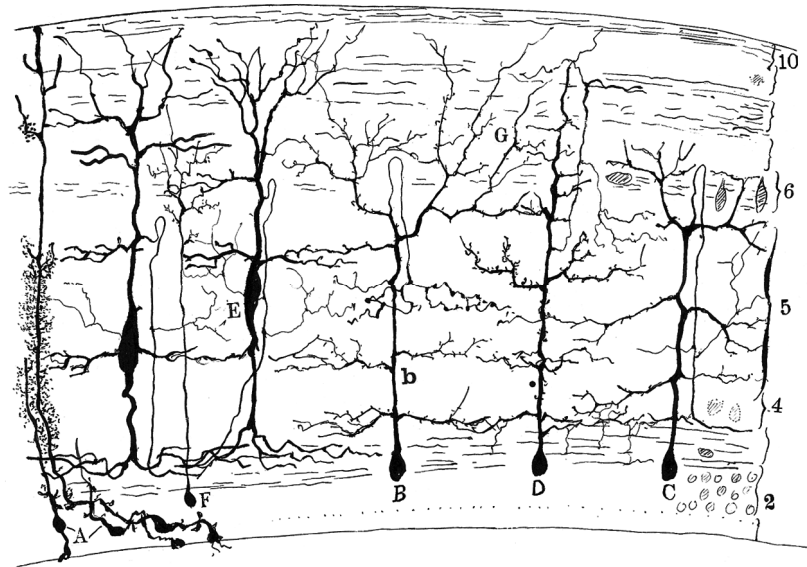


Fig. 587. — [Corte frontal del] techo óptico [en los peces (*Barbus fluviatilis*). Método de Golgi]. — 1.<sup>a</sup>, capa epitelial ; 2.<sup>a</sup>, capa de la substancia gris central ; 3.<sup>a</sup>, capa de la substancia blanca profunda ; 4.<sup>a</sup>, substancia gris media ; 5.<sup>a</sup>, capa plexiforme grande ; 6.<sup>a</sup>, capa de los corpúsculos fusiformes y de las fibras ópticas profundas ; 7.<sup>a</sup>, capa plexiforme profunda de la región retiniana ; 8.<sup>a</sup>, capa media de las fibras ópticas ; 9.<sup>a</sup>, capa plexiforme superficial de la región retiniana ; 10.<sup>a</sup>, capa cortical de las fibras ópticas. A, células epiteliales ; B, célula de cilindro-eje arqueado ; C, célula de cilindro-eje en cayado ; D, célula de cilindro-eje retiniano ; E, E, corpúsculos grandes en cayado de la capa quinta ; F, célula sin cilindro-eje. [(Según P. Ramón)].



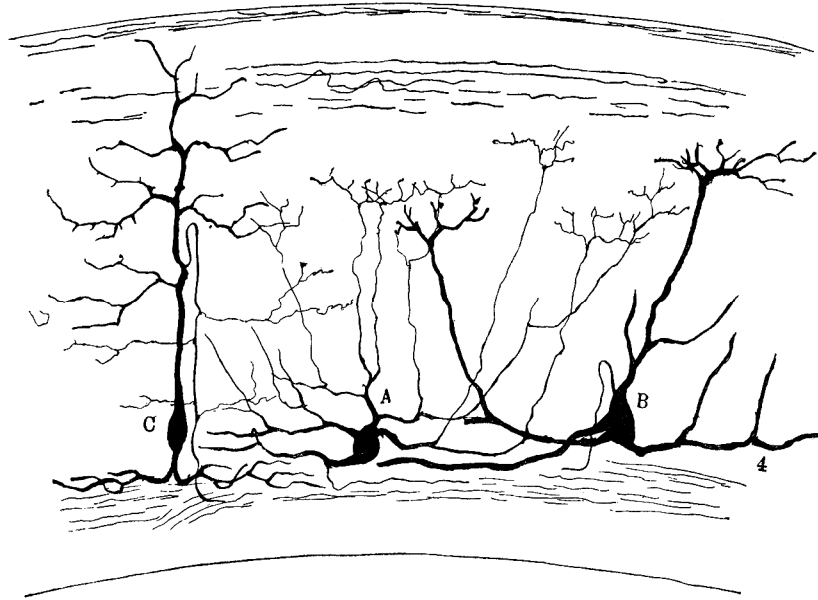


Fig. 588. — Corpúsculos nerviosos de la capa cuarta [del lóbulo óptico del barbo (*Barbus fluviatilis*). Método de Golgi]. — A, célula ganglionar de la primera variedad, con expansiones protoplasmáticas delgadas, distribuidas á distintas alturas del techo ; B, célula ganglionar de la segunda variedad con ramas protoplasmáticas gruesas ; C, célula grande con cilindro-eje en cayado. [(Según P. Ramón)].

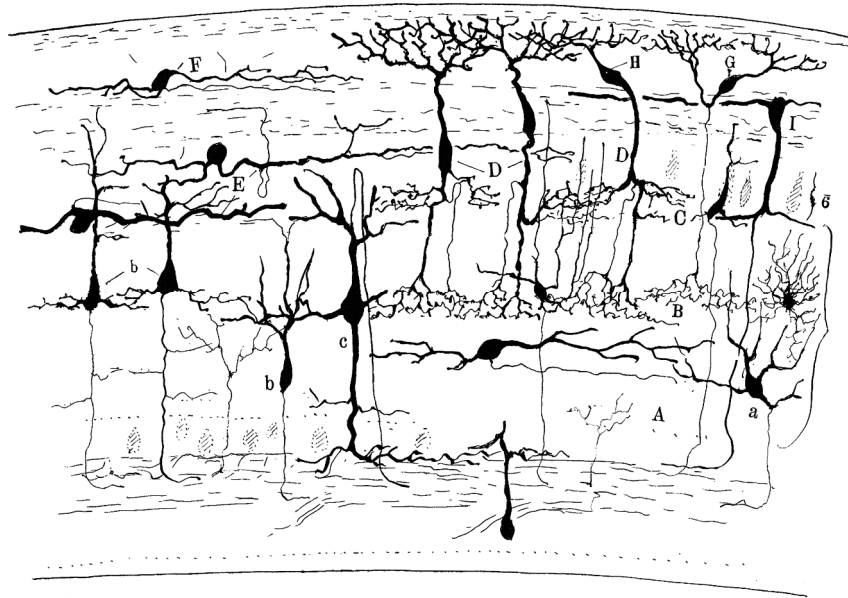


Fig. 589. — [Corte frontal del techo óptico del barbo (*Barbus fluviatilis*). Método de Golgi. — A, región inferior de la capa quinta ; B, región media de la misma y plexo central de la misma ; C, región superior de la misma capa formada principalmente por ramitos protoplásmicos de los corpúsculos fusiformes ; *a*, célula ganglionar de esta capa ; *bb*, corpúsculos piramidales de cilindro-eje central ; *c*, célula de cayado con ramas protoplasmáticas para el plexo central ; *d*, célula tangencial de la capa quinta ; *e*, célula estelar de pequeño tamaño. [(Según P. Ramón)].

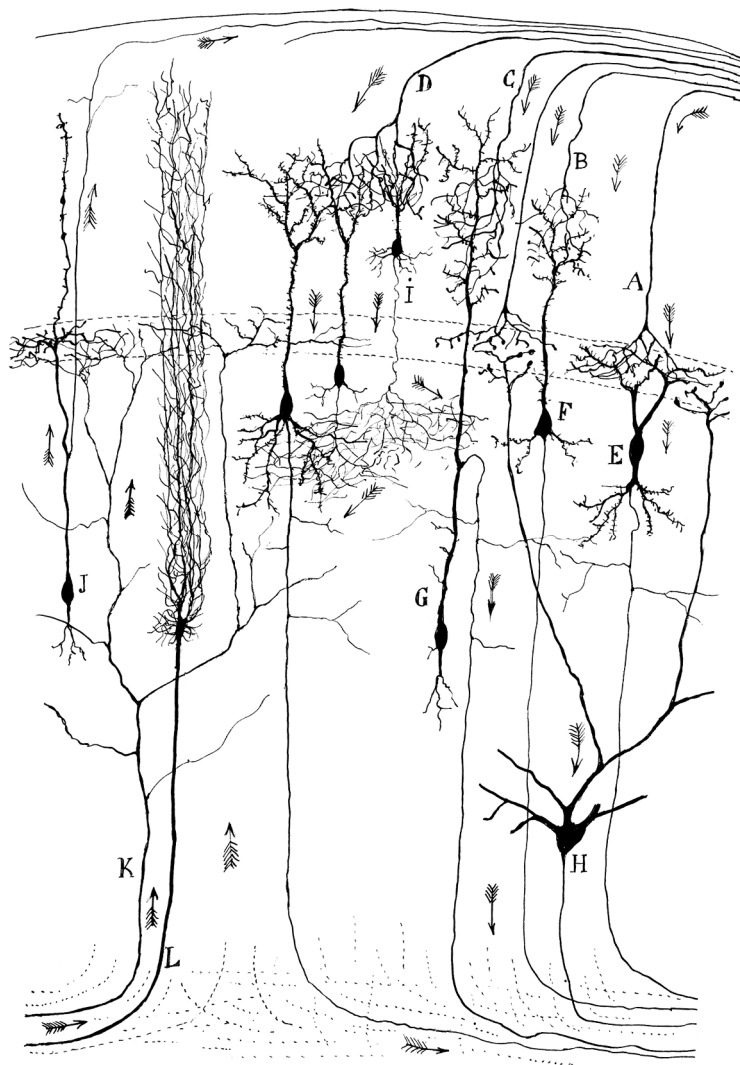


Fig. 590. — Esquema de las principales articulaciones neuronales del lóbulo óptico de las aves. Las flechas marcan el sentido de las corrientes. — A, B, C, D, fibras ópticas aferentes ; E, F, células de axon largo ; G, célula de cayado ; J, célula de axon centrífugo ; K, L, fibras centrífugas ; H, corpúsculo ganglionar.