

Ramón y Cajal, S.

Inducciones fisiológicas de la morfología y conexiones de las neuronas

Archivos de Pedagogía y Ciencias Afines

1906, vol. 1, nro. 2, p. 216-236

Ramón y Cajal, S. (1906). Inducciones fisiológicas de la morfología y conexiones de las neuronas. Archivos de Pedagogía y Ciencias Afines, 1 (2), 216-236. En Memoria Académica. Disponible en: http://www.memoria.fahce.unlp.edu.ar/art_revistas/pr.1359/pr.1359.pdf

Información adicional en www.memoria.fahce.unlp.edu.ar



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-SinDerivadas
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Inducciones fisiológicas de la morfología y conexiones de las neuronas

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

La doctrina del oficio meramente nutritivo de las expansiones dendríticas fué acogida con aplauso aun por los que negaban la existencia de redes intersticiales, hallando muy natural una idea que á poco que hubiese sido meditada, habría sido rechazada por inverosímil. ¡Cómo! toda esa admirable arquitectura representada por las arborizaciones protoplasmáticas de las células de Purkinje del cerebelo y por las pirámides cerebrales (que llenan con sus apéndices casi toda la trama gris), no tiene más fin que chupar jugos de los vasos y células neuróglícas para conducirlos al soma y expansión funcional? Según eso, las células monopolares de los invertebrados y las multipolares de los invertebrados inferiores que no tienen células de neuroglia perivasculares con quienes relacionarse, deben nutrirse muy mal. Iguales deficiencias nutritivas deberían suponerse en los corpúsculos bipolares olfatorios, en las células ganglionares raquídeas y en las que el mismo Golgi descubrió en la protuberancia— y que hoy se sabe que pertenecen á un núcleo de origen del nervio masticador— pues todas estas neuronas no tienen más aparato chupador de jugos que la superficie del soma y la de los apéndices nerviosos.

El primer autor que emitió algunas dudas tocante á la acción meramente nutritiva de las prolongaciones dendríticas fué Kölliker, quien en un breve resumen acerca del método de Golgi, declaró poco fundado el argumento que el sabio de Pavía había dado para negar la naturaleza nerviosa de los apéndices dentríticos (falta de fibras nerviosas en los puntos donde concurren estos apéndices). De las observaciones efectuadas por Kölliker en las llamadas capas moleculares del cerebro y *fascia dentata*, resultó que las fibrillas nerviosas abundaban notable-

mente en las mismas (método de la potasa y procedimiento de Weigert); pero Kölliker no se atrevió á romper del todo con la teoría dominante, que consideraba á las prolongaciones dendríticas susceptibles de continuarse con tubos nerviosos; así que, si por un lado negaba, como Golgi, la existencia de las redes interprotoplasmáticas y hasta de las internerviosas, por otro, se inclinaba á la opinión de Gerlach acerca del doble origen de las fibras meduladas.

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

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

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

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

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

4º Algunos apéndices protoplasmáticos ó que dinámicamente hacen el oficio de tales, se terminan ora en superficies libres, ora por debajo de epitelios (células horizontales de la retina, células bipolares retinianas, células bipolares olfativas, etc.), es decir, en parajes totalmente desprovistos de capilares y de células neuróglícas.

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

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

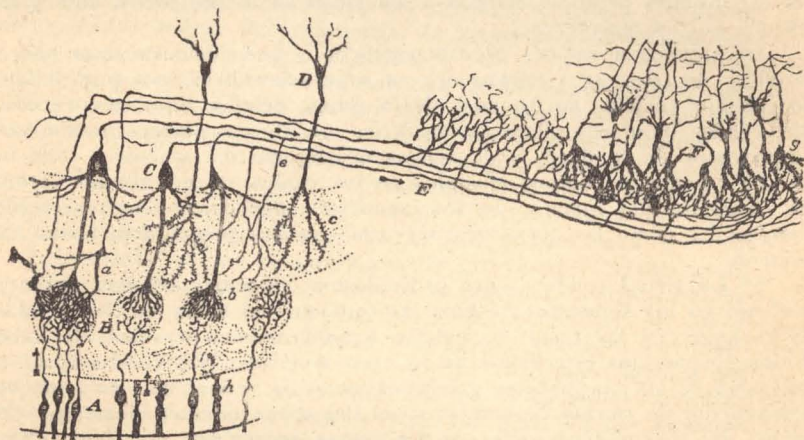
7º En pro del oficio transmisor de las ramas dendríticas, hablan estos hechos: *a)* el contacto del penacho protoplasmático terminal de las células mitrales del bulbo olfatorio con las arborizaciones nerviosas de las bipolares olfativas; *b)* el contacto, en ciertos pisos de la capa plexiforme interna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

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

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

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

Bulbo olfatorio. — El movimiento externo, decíamos, brota del cabo externo de las células bipolares, el cual representa una expansión pro-

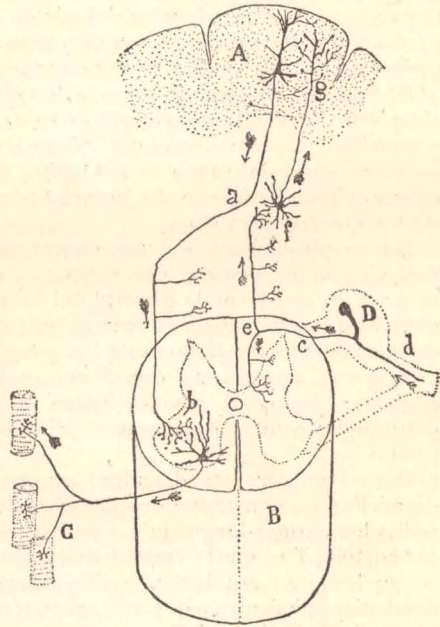


Esquema de la estructura del bulbo olfatorio y corteza esfenoidal del cerebro. — *A*, mucosa olfatoria; *B*, glomérulos; *C*, células mitrales; *D*, granos; *E*, raíz externa del nervio olfatorio; *F*, pirámides de la corteza esfenoidal que reciben por sus penachos las arborizaciones colaterales y terminales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

toplásmica; transmítese luego, por el cilindro-eje y acaba en el glomérulo olfativo correspondiente. Llegada aquí la excitación, es tomada por ciertas ramas protoplásmicas larguísimas de los elementos mitrales del bulbo olfativo, los cuales, á favor de sus expansiones nerviosas, la envían á los penachos protoplásmicos de ciertas pirámides del cerebro (lóbulo esferoidal).

Retina.—Los conos y bastones, decíamos, sobre todo los primeros, pueden estimarse como corpúsculos nerviosos bipolares semejantes á los olfativos, pero con algunas diferencias relativas á la especialidad de su trabajo; su extremidad gruesa puede estimarse como apéndice protoplásmico y la fina ó central como cilindro-eje. Igual representación tienen las expansiones externas é internas respectivamente de las bipolares, y en cuanto á los elementos ganglionares de la retina, nadie podrá dudar de que las expansiones que envían á la capa molecular interna son verdaderos apéndices protoplásmicos. Nada más fácil que confirmar ahora en dicho órgano en donde, como es sabido, existen dos empalmes ó articulaciones nervioso-protoplásmicas—la primera formada en la zona plexiforme ó molecular externa, por los pies de los conos y bastones y penacho periférico de las bipolares, y la segunda por los penachos descendentes de éstas y arborización protoplásmica de las células ganglionares—que la conmoción visual marcha de atrás adelante, entrando constantemente en las células por los apéndices protoplásmicos y saliendo por el cilindro-eje. Lo mismo ocurre en los centros, es decir, en los lóbulos ópticos y cuerpo geniculado externo; la onda nerviosa es repartida por arborizaciones nerviosas ópticas y es tomada por las ramificaciones y tallos protoplásmáticos de ciertos corpúsculos alargados, según resulta de nuestras investigaciones sobre la estructura del lóbulo óptico plenamente confirmadas por mi hermano (en todos los vertebrados) y por van Gehuchten en el embrión del pollo.

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



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

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

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

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

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

Para resolver esta dificultad es preciso tener presente que la cubierta de mielina no constituye propiedad constante de las expansiones nerviosas; todos los axones largos la suelen presentar, al paso que falta en casi todos los cortos. Y es que la verdadera característica morfológica del axon, reside en su longitud notable por comparación con las de las prolongaciones dendríticas; mientras que su característica dinámica estriba en su conducción celulífuga ó dendrífuga. Si los axones exhiben, á menudo, aunque no siempre, vaina de mielina, particularmente cuando tienen que recorrer grandes distancias, también los apéndices dendríticos la pueden ofrecer si, como ocurre en los ganglios raquídeos, tales apéndices alcanzan grandísima extensión. Por esta razón, la expansión periférica ó protoplasmática de las bipolares de la retina, cuyo recorrido es breve, no posee vaina medular. Y como por lo común los apéndices protoplasmáticos son cortos y los axones largos, de ahí que los primeros carecen casi siempre de mielina y pocas veces los segundos. Por donde se ve que la dificultad es más aparente que real; nace del prejuicio de estimar la vaina de mielina como atributo privativo del axon, y su falta, como prueba de la naturaleza dendrítica de las prolongaciones, cuando según, como acabamos de ver, la medulización representa una disposición secundaria que no se relaciona

pretables, hemos llegado á adoptar una nueva fórmula que nos parece absolutamente general, pues se aplica tanto á los vertebrados como á los invertebrados. La nueva teoría se enuncia así: *Las expansiones protoplasmáticas y cuerpo celular poseen una conducción axipeta (es decir, hacia el axon); mientras que el axon posee una conducción dendrífuga y somatífuga (es decir, que viene, ya de las dendríticas, ya del cuerpo celular).*

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

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

Células de axon brotado de una dendrítica.—Nosotros descubrimos en el lóbulo óptico de las aves un tipo nervioso fusiforme en el cual

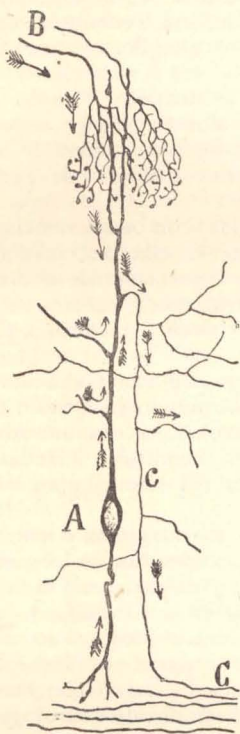
la prolongación funcional brota de lo alto de una larga expansión dendrítica, y, á menudo, después que esta ha emitido varias ramas. Tales corpúsculos han sido confirmados por mi hermano en el lóbulo óptico de los peces, batracios y reptiles, y por van Gehuchten en el embrión del pollo.

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

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

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

Células retinianas dislocadas.—Las bipolares dislocadas, descriptas por Dogiel y nosotros, en la retina de los batracios y reptiles, prueban, asimismo, la posibilidad del paso directo de la corriente de las dendri-



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

con la naturaleza fisiológica de la expansión sino con la longitud de la misma. Recordemos, además, que en las células centrales los tallos protoplasmáticos son receptores en toda su extensión, porque en toda ella se ponen en contacto con fibrillas nerviosas terminales, por lo cual la presencia de capa mielínica hubiera estorbado las conexiones. Esta circunstancia no concurre en las fibras periféricas de los ganglios, los cuales sólo reciben corrientes por la arborización terminal.

En cuanto á la forma monopolar de las células de los ganglios raquídeos, es dificultad que no debe detenernos. Como Lenhossék ha descubierto en los vermes y Retzius en los moluscos y crustáceos, tales células son originariamente bipolares y exhiben una expansión gruesa, en un todo comparable con la periférica de los corpúsculos olfativos de los vertebrados. Añadamos que los susodichos elementos sensitivos son todavía bipolares en los peces, y afectan igual forma en las primeras fases de la ontogenia de los mamíferos, aves, reptiles y batracios, según acreditan las investigaciones de His, las nuestras, y las de Lachi, von Lenhossék, von Gehuchten, Retzius, etc. La expansión periférica de los ganglios representa, pues, la externa ó protoplasmática de las células olfativas ó acústicas y la variación de origen de aquellas, sin modificación del trayecto y modo de terminación, constituye solamente un detalle de valor fisiológico secundario, cuya significación acaso se refiera al aumento de la velocidad de las transmisiones, aumento que en los vertebrados superiores sería más necesario á causa de la gran longitud de los conductores.

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

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

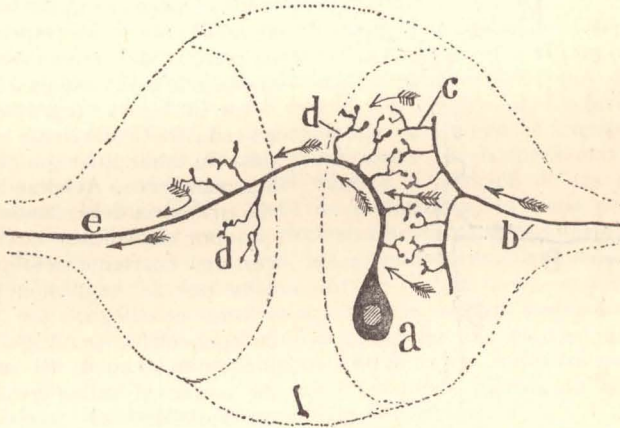
Para evitar toda dificultad nacida de los prejuicios morfológicos y funcionales relativos á las expansiones celulares, propuso el sabio de Lovaina la división de éstas en *celulípetas* (las dendríticas) y *celulífugas* (axon); con lo cual otorgaba al criterio fisiológico la primacía en la distinción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

Nueva fórmula de la polarización dinámica.—La clasificación de expansiones hecha por van Gehuchten y la fórmula de la teoría de la polarización dinámica establecida por este autor y nosotros, son aplicables á muchos casos, pero no á todos. La forzosa intervención conductriz del soma, el cual, según el sabio belga, vendría á ser el depósito común de las corrientes arribadas por las dendríticas, así como el curso necesariamente celulípeto atribuido á la conmoción nerviosa circulante por éstas, tienen algunas excepciones totalmente inconciliables con la primitiva fórmula. Nosotros, después de detenida meditación y de haber examinado imparcialmente todos los hechos morfológicos difícilmente inter-

tas al axon. Como se ve en la figura B, la bipolar yace en la capa de los granos externos, recibiendo la corriente principal por debajo del soma; de lo que resulta que, ó la conmoción nerviosa retrocede hasta el soma, con lo cual un trozo de expansión de naturaleza protoplasmática conduce celulífuga y celulípeta (celulífugamente para las excitaciones tomadas por la maza de Landolt, y celulípeta para las recibidas por las expansiones ramificadas por la zona plexiforme externa), ó lo que parece más racional, la conmoción óptica va directamente á la expansión descendente, y entonces la conducción entra en absoluto en la nueva fórmula, pues resulta axípeta tanto en el soma como en las dendritas.

Otro ejemplo nos presentan los espongioblastos nerviosos de Dogiel (figura anterior C.), en los cuales también, por virtud de la dislocación del soma (que habita en la zona de los granos internos en vez de yacer en la de las ganglionares), el axon brota de una dendrita y la corriente tendría que retrogradar si debiera arribar hasta el soma.

Células de los invertebrados.—Las importantes investigaciones de Retzius, Biedermann, Lenhossék, Sllen, etc., en los invertebrados, han pues-



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

to de manifiesto que las expansiones receptoras ó colectoras de corrientes proceden en las neuronas de los vermes y crustáceos, no del cuerpo celular (por lo menos en la mayor parte de los casos), sino del curso inicial de la expansión principal ó cilindro-eje.

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

celular, que puede representar, por su parte, un aparato colector especial de otras corrientes.

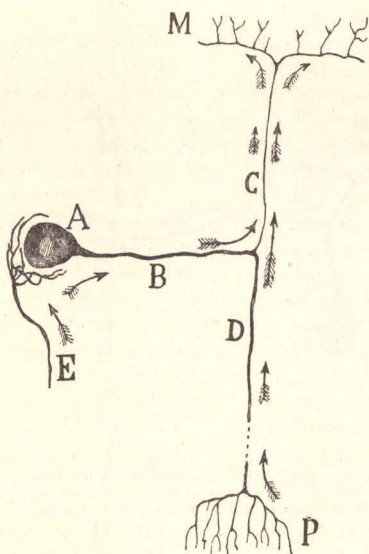
Si se admite el retroceso de la corriente hacia el soma, el arranque ó porción inicial de la expansión funcional poseería á un tiempo conducción celulífuga y celulípeta, lo que es contrario á la teoría y muy poco probable, pues la marcha retrógrada de la excitación ocasionaría un retardo en la celeridad de la transmisión. Mas, si se aplica á este caso la teoría de la marcha axípeta en las expansiones de recepción y cuerpo celular, y la de la dendrífuga ó somatófuga en el cilindro-eje, toda dificultad queda vencida, y las neuronas de los invertebrados entran en el plan general dinámico de los vertebrados.

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

Cuando la neurona es bipolar, lo que ocurre en los embriones de todos los vertebrados y en la fase adulta de algunos peces, la teoría de la polarización dinámica tiene fácil aplicación, con tal de considerar, como nosotros habíamos sugerido, la expansión periférica ó receptora

como una prolongación protoplasmática; mas cuando el corpúsculo es monopolar, la interpretación de la marcha del movimiento no corresponde á la fórmula antigua.

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



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

periférica y central, pues ni la estructura en el adulto, ni la histogenesis, autorizan tan atrevida hipótesis. En efecto, en esta clase de expansiones es imposible descubrir, por ningún método, un cambio de aspecto que establezca distinción entre la porción del tallo que se supone celulípeta y la celulífuga. En cambio, toda dificultad desaparece con nuestra corrección á la hipótesis ordinaria.

La excitación sensitiva aportada por la expansión periférica (D), iría directamente á la médula sin pasar por el cuerpo celular, es decir, que el movimiento en la prolongación protoplasmática ó periférica sería axípeto y dendrífugo en la nerviosa ó central. La conducción del soma y tallo de bifurcación, sería igualmente axípeta para las corrientes aportadas por las arborizaciones nerviosas pericelulares descubiertas por Ehrlich y nosotros, y confirmadas por Dogiel; pero en ningún caso intervendría el soma y el tallo en la trasmisión de la conmoción sensitiva arribada de la piel. El cuerpo celular se ha apartado de las ramas de la bifurcación con la mira de ofrecer una mayor extensión á la conexión pericelular, y al objeto de satisfacer otra importante exigencia, de que luego hablaremos.

Hemos visto ya que el cuerpo celular tiene función receptora, porque á menudo se relaciona con las fibrillas nerviosas terminales. En la hipótesis antigua de la polaridad, esta función del soma representaba una dificultad que obligaba á suponer dos maneras de movimiento: el celulípeto de las expansiones protoplasmáticas y el meramente kariópeto, ó mejor axípeto, del protoplasma perinuclear. La nueva fórmula permite identificar por completo el cuerpo con sus prolongaciones dendríticas, pues en ambas, la conmoción lleva un mismo sentido: el convergente al arranque de la expansión funcional.

Considerando atentamente la significación fisiológica del soma, se cae en la cuenta de que este no representa otra cosa que el punto de convergencia (engrosado por razón de la presencia del núcleo) de las expansiones protoplasmáticas en el origen del cilindro-eje. La forma adoptada por esta confluencia protoplasmática, así como el espesor de la capa perinuclear, depende de dos condiciones: de la presencia ó ausencia de inclusiones cromáticas y del número y posición de las expansiones dendríticas. Si la célula carece de inclusiones, la zona perinuclear es delgada, como que se reduce exclusivamente al protoplasma conductor; mas cuando, por el contrario, los grumos cromáticos son abundantes, el soma adquiere gran tamaño, porque dichas inclusiones se depositan donde no estorben la trasmisión, es decir, en los ángulos entrantes que resultan de la convergencia en el axon de las expansiones protoplasmáticas. Si tales grumos faltaran, veríamos en todas las gruesas células (motrices, de Purkinje, etc.) los trayectos ó cauces de conducción intra-somáticos convertidos en apéndices dendríticos.

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

Leyes de ahorro de espacio, de tiempo y de materia conductriz. — Hemos visto que tanto la posición del soma como la posición y modo de origen del axon, varían en las diversas células nerviosas. Estas variaciones ¿son meros caprichos de la naturaleza, disposiciones sin importancias, ó tienen alguna significación psicológica? Todo parece indicar que tales disposiciones presentan alguna utilidad real para el dinamismo del órgano que las posee. A nosotros, al menos, nos cuesta trabajo admitir que la emergencia del axon de una expansión dendrítica ó la monopolaridad de los corpúsculos raquídeos, no responden á ningún designio fisiológico, sino que son simple resultado de los mecanismos evolutivos (crecimiento, dislocación de ciertos somas, etc.). La ontogenia de tales disposiciones nos explicaría el cómo éstas llegan á ser lo que son en el adulto, pero no

nos daría la clave del fin ó designio utilitario perseguido por la naturaleza al adoptarlas solamente en determinados focos de la substancia gris.

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

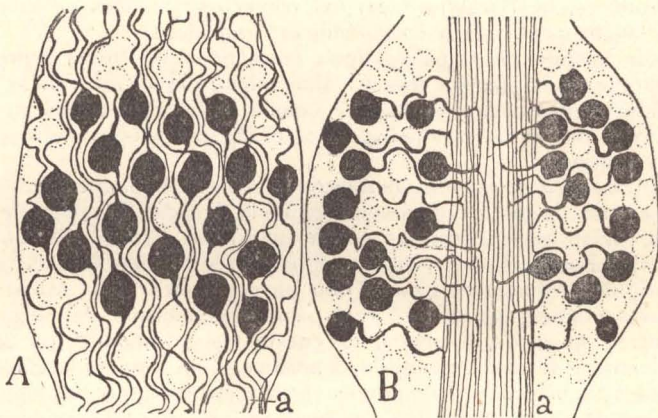
Estas leyes de ahorro deben considerarse como las causas teológicas que han presidido á las variaciones de posición del soma y emergencia del axon. Ellas son tan generales y evidentes, que si se consideran atentamente, se imponen con gran fuerza al entendimiento, convirtiéndose, una vez aceptadas, en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

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

Como ejemplo en los cuales se hace patente la referida ley, debemos mencionar: las células monopolares de los ganglios raquídeos; la substancia blanca de la médula y cerebro; los ganglios de los invertebrados; las bifurcaciones en Y y de los tubos nerviosos, etc.

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

Los siguientes esquemas (fig. A y B), revelan con toda claridad las di-



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

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

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

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

A iguales causas obedece la monopolaridad dominante en los corpúsculos de los ganglios de los invertebrados (vermes, moluscos, crustáceos é insectos), y la emergencia de la porción inicial del axon de los apéndices receptores; porque mediante la primera disposición puede constituirse en

el eje de cada ganglio una vía conductriz de tubos rectos ó casi rectos, y á favor de la segunda lógrase dar mayor celeridad al curso de las corrientes, puesto que estas no tienen necesidad, para derivar por el axon, de retroceder hasta el sòma, pasando directamente de las expansiones colectoras al cilindro del eje.

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

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

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

Como se ve en la figura, si la citada división se efectuara en ángulo recto, la distancia recorrida por la corriente sería más larga de lo que es en realidad, y habría, en consecuencia, un trozo de conductor completamente superfluo. Casi todas las bifurcaciones de las fibras nerviosas meduladas, vengán éstas de dónde vinieren, ofrecen dicha división en Y, primeramente vista por mí en los órganos centrales del sistema nervioso; mas si la dicotomía recae en una fibra terminal desprovista de mielina, cuyas ramas deben establecer conexión desde el principio con determinados elementos, éstas pueden separarse del tallo en ángulo recto ó casi recto (granos del cerebelo). Por lo demás, la división en Y es un indicio más de la conducción dendrífuga y somatófuga de los cilindros-ejes, por cuanto si se imagina un movimiento diverso, ya desde la rama de bifurcación hacia la compañera, ya desde una de éstas hacia el tallo, sería inevitable un retardo más ó menos considerable de tiempo, por ser posibles, para cada uno de ambos supuestos, disposiciones de la división más favorables á la velocidad de la transmisión.

En ciertos casos, la naturaleza tiene interés en que la corriente que debe derivar por una colateral, gane en velocidad aunque se alargue

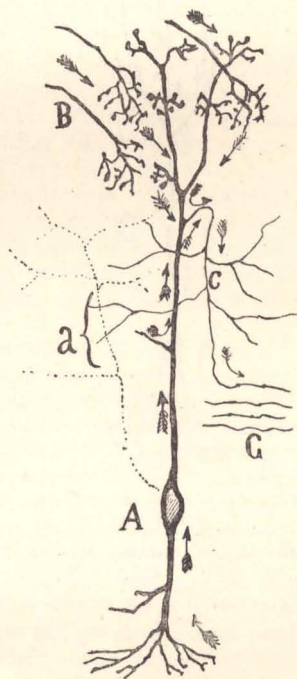
algo de resultas de ello el conductor principal. Tal ocurre con las colaterales sensitivas, y singularmente con las reflejo-motrices que arrancan del vértice de un ángulo formado por las ramas ascendente y descendente de la bifurcación de las radicales sensitivas (figura anterior). Esta inflexión no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

En este plan económico de tiempo, entra también la existencia misma de las colaterales de la substancia blanca. Si se dibuja el curso de una radicular posterior ó el de una fibra de la vía piramidal, en el supuesto de que caminan por la substancia gris, se verá que el curso tortuoso de las mismas al tropezar, no solo con células, sino con capilares (éstos forman redes tupidas en la substancia gris, y son pocos y se orientan longitudinalmente en la blanca, á fin de moderar los rodeos), alarga mucho más el camino de la excitación sensitiva destinada á cualquier colateral, sobre todo si ésta brota lejos del origen del tubo, que si suponemos la marcha rectilínea de éste por las regiones periféricas de la médula. La naturaleza, al crear las colaterales, parece haberse preocupado mucho menos del ahorro de conductores que del propósito de hacer llegar rápidamente la excitación sensitiva á un territorio motor dado y situado á gran distancia.

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

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

Supongamos los corpúsculos del cayado del lóbulo óptico de los reptiles ya más atrás referidos. La excitación luminosa



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

aportada por las expansiones terminales externas, si como hemos supuesto no necesita alcanzar al soma, derivará rápidamente por el cilindro-eje, se distribuirá por las colaterales de éste y marchará, por último, á las capas de las fibras nerviosas profundas, residente en dichos animales, así como en los batracios y peces, por encima de los cuerpos de los corpúsculos del cayado (C).

Si imaginamos que el axon brota del soma y que debe forzosamente llegar en lo alto á la zona donde se reparten las colaterales iniciales, el itinerario de dicha expansión sería casi el doble, y en el supuesto de no ser precisa la ascensión total del axon, lo alargado superfluamente vendría á ser las colaterales iniciales, porque en vez de dimanar de lo alto del lóbulo, brotarían en las zonas medias (a). Es evidente que, con la disposición adoptada, la naturaleza no solo economiza materia, sino tiempo de trasmisión, dado que la excitación óptica no debe des-

cender hasta el soma para remontar después á la capa de las fibras nerviosas profundas (figura de la página, c.).

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

El principio de ahorro de protoplasma tiene plena confirmación en muchas células de la médula, protuberancia y cerebro, en donde se ve á menudo, que la expansión funcional brota de un ramo dendrítico dirigido hacia la substancia blanca. Hasta tal punto es fiel la regla, que cabe, discurriendo por deducción, adivinar cuál será el punto probable de origen de un cilindro-eje, del cual nos es conocida la situa-

ción de la arborización nerviosa terminal. Si, por ejemplo, nosotros hemos previsto, en virtud del principio del ahorro de protoplasma, que en los granos del cerebelo, la expansión protoplasmática de donde brota el axon, debe ser forzosamente más ó menos ascendente, y que solamente cuando todas las prolongaciones dendríticas afectan dirección horizontal ó des-



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

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

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

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

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

Citemos, para terminar, otros dos casos de corpúsculos, donde la emergencia del axon viene también en apoyo de la ley de ahorro: las células de Martinotti del cerebro, en muchas de las cuales brota la expansión funcional de una dendrita ascendente; y las neuronas motrices, en donde el axon procede á menudo de un tallo protoplasmático dirigido hacia la raíz correspondiente.

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

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

La ley de ahorro regula asimismo, la disposición y dirección de las expansiones protoplásmicas, las cuales marchan siempre lo más rectamente posible hacia las arborizaciones nerviosas terminales con quienes deben mantener relación. En virtud de este principio, cuando el soma se

disloca habitando fuera de su posición habitual, por ejemplo, en plena substancia blanca, como puede verse en el grano B; el corpúsculo cambia de forma, tornándose á menudo monopolar, y envía exclusivamente los apéndices del lado en que la distancia entre el soma y las arborizaciones nerviosas es menor.

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

A igual designio obedece la existencia del axon mismo, en cuanto al tallo inicial del cual brotan ramificaciones nerviosas terminales, porque gracias á la producción de un tronco común ó cauce nervioso general, se ahorra la salida separada en el soma, tanto de las colaterales como de las ramitas terminales.

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

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

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

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

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

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

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

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

2º Hay músculos, como el vasto interno de la rana cuyas dos porciones reciben sendos ramos de bifurcación de un mismo tubo nervioso. Si se excita mecánicamente una de las citadas ramas, provócase contracción no

sólo en el segmento muscular correspondiente sino en el innervado por la otra rama de bifurcación. Este fenómeno se ha interpretado por Kühne como probatorio de una conducción desde las ramas nerviosas hacia el tubo progenitor, y desde éste á sus otros ramos de división.

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

4º Recientemente Sherrington ha provocado movimientos musculares en el gato y mono á favor de la excitación eléctrica y mecánica de los cordones de Burdach y de Goll del bulbo raquídeo. Los experimentos se han efectuado, previa sección del bulbo debajo de los núcleos de los cordones de Goll y de Burdach, estimulando el extremo inferior de la sección y evitando en absoluto toda acción sobre la vía piramidal. La corriente, dice Sherrington, ha tenido que descender por la rama superior de las raíces posteriores y retrogradar hasta las colaterales, excito-reflejas, para actuar sobre las neuronas motrices contra la marcha ordinaria de la excitación que va siempre celulifugamente en todas las ramas del axon.

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

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

Hablan en pro de esta hipótesis: 1º La ninguna diferencia apreciable de estructura entre las expansiones protoplasmáticas finas y los axones, ni entre los tubos nerviosos sensitivos y los motores. 2º Lo inverosímil que resulta la suposición de un movimiento ondulatorio tan singular que solo pueda propagarse en una sola dirección y á lo largo de un conductor apropiado, cuando todos los movimientos oscilatorios conocidos (calor, electricidad, luz, etc.) marchan en todas direcciones. 3º Los hechos experimentales antes citados, en virtud de los cuales aparece posible, aunque en condiciones extraordinarias, la conducción inversa en el axon. 4º El cuidado exquisito con que la naturaleza ha evitado los contactos entre axones, entre somas y entre expansiones protoplasmáticas de distinta procedencia (recuérdese la neuroglia de la retina, cerebelo, etc.), cosa que no se comprende supuesta la imposibilidad intrínseca de comunicación natural entre expansiones de igual naturaleza. 5º El amplio horizonte que nuestra hipótesis, gracias á su flexibilidad, abre á la interpretación patogénica de las

afecciones nerviosas al dar como posibles, bien por consecuencia de destrucción de la neuroglia separatoria de las expansiones, bien mediante dislocaciones accidentales de las superficies de articulación nerviosa-protoplasma, ora por ruptura de axones y de los apéndices protoplasmáticos, ora por interposición de leucocitos y derrames entre las citadas superficies de contacto, etc., trastornos en las puertas de entrada de las corrientes y, por ende, perturbaciones en el sentido, energía y congruencia de las mismas.

¡Qué de trastornos de la palabra, de la motilidad, de la asociación misma de ideas no hallarían cumplido esclarecimiento si la Anatomía patológica, justificando nuestras presunciones, llega algún día á fijar para cada especie morbosa las supradichas alteraciones del régimen de alteración de las neuronas!

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

En resumen: la polarización es un fenómeno constante, pero *sólo en el organismo vivo y normal*. Ella aparece desde que se inicia el sistema nervioso en la serie animal y es simple consecuencia de la diferenciación de una superficie de recepción (piel y sentidos) y de una superficie de emisión (músculos y glándulas).

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

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

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

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

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

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

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

S. RAMÓN Y CAJAL

(De la Universidad de Madrid).
