

res, yacentes entre los acini de las glándulas (Cajal (1), Cl. Sala).

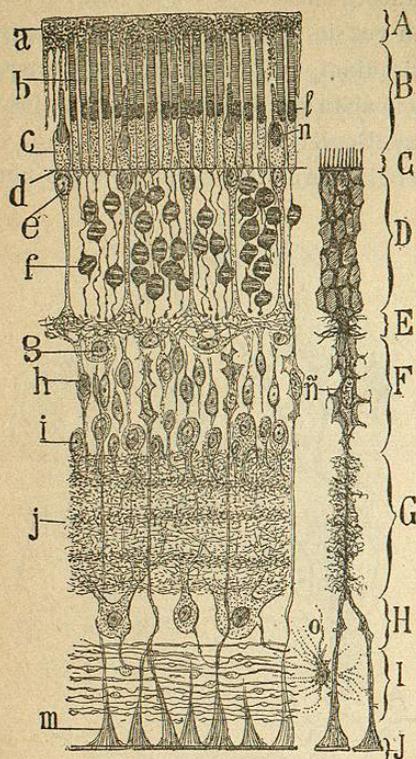


Fig. 153. — Corte perpendicular de la retina del perro. — A, capa pigmentaria; B, de los bastones y conos; C, limitante externa; D, de los granos externos; E, plexiforme externa; F, de los granos internos; G, plexiforme interna; H, de las células ganglionares; I, de las fibras del nervio óptico; J, capa limitante interna.

a, Células pigmentarias; b, segmento externo de un bastón; c, cono; d, limitante externa; e, núcleo del cuerpo del cono; f, núcleo del cuerpo del bastón; g, célula horizontal; h, célula bipolar; i, espongioblasto ó célula amacrina; j, zonas granulosas ó pisos de la plexiforme interna; m, cono terminal de una fibra de Müller; o, célula de neuroglia; ñ, núcleo de las fibras de Müller. A la derecha de la figura, se ve una fibra de Müller ó célula epitelial.

(1) Cajal: *Nuevas revelaciones del método de Golgi*, Barcelona, 1889.

Todas estas fibras constituyen primeramente un plexotupido, situado por fuera del epitelio en pleno tejido conectivo, plexo cuyas trabéculas son en su mayor parte haces de fibrillas complejamente entrecruzados; de estos hacecillos se separan algunas hebras que marchan aisladas sobre la membrana glandular donde se ramifican diferentes veces; y, finalmente, las últimas ramillas, que afectan gran delgadez y aspecto varicoso, acaban libremente en la cara externa de los corpúsculos glandulares.

En algunas glándulas, en el páncreas, por ejemplo, nos ha parecido ver que dichas ramillas terminan libremente, no solo por fuera de los corpúsculos secreto-

res, sino entre los mismos, ó sea en el cemento intercelular.

**Terminaciones sensoriales.**—a) **RETINA.**—Esta membrana, expansión del nervio óptico, es el resultado de la aproximación y adherencia de las dos paredes, anterior y posterior, de la vesícula ocular embrionaria. La pared anterior, notablemente engrosada, engendra las capas retinianas comprendidas desde la de los bastoncitos hasta la limitante interna; mientras que la pared posterior origina solamente la capa epitelial ó pigmentaria. En el curso del desarrollo, las capas retinianas anteriores (desde la granulosa interna hacia adelante) de los mamíferos son invadidas por los capilares sanguíneos, mas no por los elementos conjuntivos mesodérmicos.

Estudiaremos en la retina, de acuerdo con los autores más modernos, diez capas ó zonas distintas, que, contando de dentro á afuera, son: 1.º, *limitante interna*; 2.º, la de las *fibras del nervio óptico*; 3.º, la *capa de células ganglionares*; 4.º, *capa plexiforme interna*; 5.º, *capa de las células bipolares* ó de los *granos internos*; 6.º, *capa plexiforme externa*; 7.º, *capa de los cuerpos de las células visuales* ó zona de los *granos externos*; 8.º, *capa limitante externa*; 9.º, *capa de los conos y palitos* ó *bastoncitos*; 10, *capa pigmentaria*.

**Elementos neuróglícos ó de sostén.**— Los principales son las células epiteliales ó fibras de Müller, elementos gigantes, alargados, que, arrancando de la zona limitante interna y cruzando perpendicularmente las capas nerviosas, se terminan al nivel de la limitante externa. Las limitantes mismas no representan otra cosa que la reunión en un plano delgado, de las chapas ó membranas en que rematan por sus extremos las citadas fibras de Müller. En su curso á través de la retina, las células epiteliales ofrecen diversos aspectos; comienzan á favor de un cono de base interna al nivel de la limitante (fig. 153), marchan trazando alguna curva por las zonas ganglionar y de fibras ópticas, y en las capas centrales de la retina emiten dos clases de expansiones: apéndices finos, granulados, rizados, para las dos capas plexiformes; expansiones laminosas moldeadas en fosetas y dispuestas en una trama como esponjosa para las zonas de los granos.

R. CAJAL. — *Elementos de Histología*.

El cuerpo de la célula de Müller posee un núcleo prolongado residente al nivel de la zona de los granos internos (fig. 153, *n*).

Por último, de la chapa terminal externa ó limitante externa parten hacia afuera finos hilos que sirven para separar los conos y bastones (fig. 153, C). Las expansiones partidas de una célula de Müller, tocan las emanadas de las vecinas, pero sin anastomosarse jamás. Los huecos resultantes alojan los elementos nerviosos de la retina, los cuales quedan perfectamente aislados dinámica y anatómicamente.

A más de las células epiteliales, la capa de fibras del nervio óptico contiene células de neuroglia en forma de araña y enteramente iguales á las de la substancia blanca de los centros (figura 156, A).

*Capa pigmentaria.* — Está constituida por un estrato de células alargadas que contienen cristales de pigmento en su interior. La extremidad externa de estas células es maciza, encierra el núcleo y forma un pavimento exagonal bastante regular; mientras que la interna aparece descompuesta en numerosos hilos granulados, á veces portadores de granos melánicos, los que, insinuándose entre los conos y bastones, forman á los extremos de éstos una atmósfera pigmentaria absorbente de la luz (figura 153, *a*).

*Capa de los bastones y conos,* llamada también *membrana de Jacob.* — Por fuera de la limitante externa y entre las expansiones profundas de las células pigmentarias, se ve una hilera de elementos alargados, rectilíneos y dispuestos como las estacas de una empalizada. Estos corpúsculos se distinguen por su forma en dos variedades: los *bastones* y los *conos*.

Los *bastones* son filamentos cilíndricos, de contorno rectilíneo y de una longitud de 60  $\mu$  por 2 ó 2 y medio  $\mu$  de anchura; están mezclados á los conos é implantados perpendicularmente sobre la limitante interna; constan de dos segmentos que se distinguen por sus diversas propiedades, aunque son continuos substancialmente: el *externo* y el *interno*. El *externo* es hialino, birefringente, colorable en negro por el ácido ósmico, incolorable por el carmín, y ofrece ciertos canales delgados, longitudinales, que le prestan aspecto estriado á lo largo. El agua

salada le descompone en discos transversales sumamente delgados, especie de chapas epiteliales reunidas por un cemento sumamente alterable; y á su alrededor existe una membrana homogénea formada, según Kühne, de *neurokeratina*. El *segmento interno* es más grueso, algo abultado en su región central, de aspecto granuloso, colorable por el carmín é incolorable por el ácido ósmico. Cerca de su continuación con el externo encierra un glóbulo alargado, de forma semi-elipsoidea (corpúsculo semi-elipsoideo), constituido por una materia poco afine del carmín y hematoxilina y estriada finamente en sentido longitudinal (figura 153, *l*).

La retina fresca es de un color rojo uniforme, excepto en la *fovea centralis*. Esta coloración se debe á la presencia de una materia colorante sensible á la luz actínica, exclusivamente depositada en los artículos externos de los bastones (*púrpura visual, rodopsina, foto-estesina, etc.*).

Los *conos*, más cortos que los bastones y mucho menos numerosos que éstos, excepto en la foseta central donde se encuentran de un modo exclusivo, son elementos gruesos y de una forma que puede compararse con la de una botella. También poseen los conos dos segmentos de propiedades análogas á las de los bastones (fig. 153, *c*); sólo que el interno, que corresponde á la parte más gruesa, encierra un corpúsculo elipsoideo mucho más robusto.

*Capa limitante externa* (fig. 153, *d*). — Es una cutícula recta, finísima, formada por la reunión de las chapas que guarnecen exteriormente á las fibras de Müller. Esta chapa está acribillada de agujeros para el paso de las prolongaciones profundas de los conos y bastones.

*Capa de los cuerpos de los elementos visuales.* — Los cuerpos de las células visuales, llamadas también *granos externos*, representan la prolongación protoplásmica profunda de los conos y bastones. Es preciso distinguir el cuerpo del cono del cuerpo del bastón.

*El del cono* yace cerca de la limitante, poseyendo un núcleo grueso y ovoideo; por abajo el protoplasma se continúa en fibra recta, la cual, al llegar á la zona plexiforme externa, experi-

menta una dilatación cónica (*pié del cono*) de cuyo contorno basilar emergen algunas fibrillas horizontales libremente terminadas (fig. 153, e).

El *cuerpo del bastón* (fig. 153, f) reside á distintas alturas de la zona que estudiamos, y encierra un núcleo ovoideo de menor tamaño que el del cono, y cuya cromatina homogénea está dispuesta en zonas transversales alternadas con fajas acromáticas. Siendo los cuerpos de los bastones más numerosos que los de los conos, se ven obligados á constituir muchas hileras, las cuales son tanto más abundantes cuanto más finos se muestran los bastoncitos. El protoplasma se estira en dos fibras, ascendente y descendente: la expansión ascendente, fina y varicosa, se continúa con un bastoncito; mientras que la descendente, también delicada, baja hasta la zona plexiforme externa, donde acaba mediante una esferita completamente libre y exenta de ramillas.

*Capa plexiforme externa.* — Es el punto de entrecruzamiento de numerosas expansiones protoplásmicas, emanadas de las células de la capa subyacente (granos internos), así como de muchas fibrillas basilares procedentes de los piés de los conos.

Esta zona debe dividirse en dos pisos: *superior* é *inferior*. Cada uno de ellos es paraje de empalme de una categoría particular de células nerviosas.

El *piso superior* es el punto de reunión y contacto (fig. 155, x) de las esférulas terminales de los bastoncitos y de los penachos ascendentes de ciertas bipolares (bipolares para bastón). El *piso inferior* (fig. 155, z) es el punto de concurrencia y contacto de los piés y fibrillas basilares de los conos por un lado, y de las expansiones superiores aplanadas de ciertas bipolares, por otro (bipolares para cono).

*Capa de las células bipolares ó de los granos internos.* — Es esta zona la más complicada de la retina, debiendo subdividirse, para el mejor orden descriptivo, en tres subzonas: 1.º, subzona de las *células horizontales* (subreticulares, estrelladas, etc., de ciertos autores); 2.º, de las *células bipolares*; y 3.º, de los *espongioblastos*.

a) *Células horizontales.* — Estudiadas por Krause y Schiefferdecker en casi toda la serie de los vertebrados, sólo han sido co-

nocidas regularmente después de los trabajos de Tartuferi, Dogiel y los nuestros. En los mamíferos, estas células forman dos variedades, amén de alguna subvariedad menos importante: células horizontales pequeñas ó externas, y células horizontales grandes ó internas.

Las *células horizontales pequeñas* son aplanadas, estrelladas, y yacen inmediatamente debajo de la zona plexiforme externa. De su periferia brotan numerosas expansiones divergentes y ra-

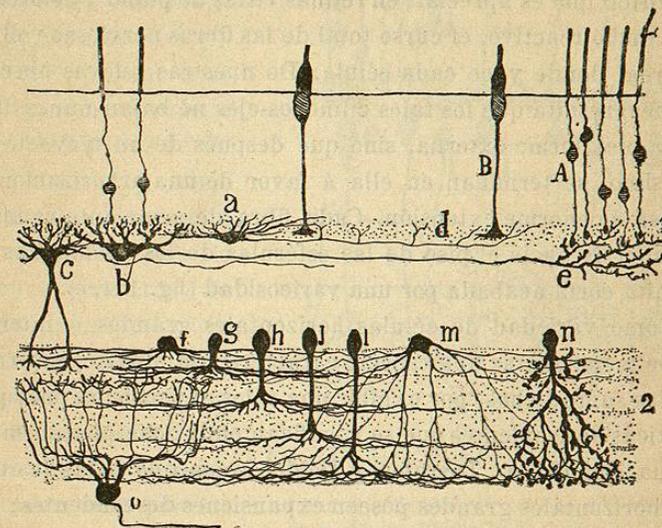


Fig. 154.—Corte perpendicular de una retina de mamífero. — A, cuerpo de los bastones; B, cuerpo de los conos; a, célula horizontal pequeña; b, célula horizontal grande; c, célula horizontal con expansión protoplásmica descendente; e, arborización terminal de un cilindro-eje de célula horizontal; f, g, h, j, l, m, n, variedades de espongioblastos; o, célula ganglionar bi-estratificada.

mificadas que constituyen, debajo de los piés de los conos, un plexo muy tupido. El cilindro-eje es fino, diríjese horizontalmente por la zona referida, y á distancia variable acaba decomponiéndose en algunas ramitas terminales; en su trayecto emite numerosas colaterales ramificadas y libres (fig. 154, a).

Las *células horizontales grandes* (fig. 154, b, c), yacen por lo general en un plano más interno que las precedentes, de las que se distinguen además por su gran robustez. Sus expansiones pro-

toplásmicas son espesas, horizontales, y rematan á no mucha distancia á favor de ramitas cortas, digitiformes y ascendentes. La expansión nerviosa es robusta y horizontal, y fué ya vista por Tartuferi. Dogiel, que la ha impregnado recientemente con el azul de metileno, supone que tras un curso horizontal variable, desciende bruscamente á través de las capas retinianas, para continuarse con una fibra del nervio óptico; pero en nuestro sentir, el sabio ruso ha sido víctima de una ilusión, explicable por lo difícil que es apreciar, en retinas vistas de plano y coloreadas por dicho reactivo, el curso total de las fibras nerviosas y el plano real donde yace cada célula. De nuestras nuevas observaciones, resulta que los tales cilindros-ejes no bajan nunca de la zona plexiforme externa, sino que después de un trayecto larguísimo, se terminan en ella á favor de una arborización varicosa de enorme extensión. Cada fibra de semejante ramificación envía hacia el piso de las esférulas de los bastoncitos una ramita corta acabada por una varicosidad (fig. 154, e).

Como variedad de células horizontales grandes ó internas, debe mencionarse una especie caracterizada, aparte las propiedades supradichas, por exhibir una ó dos expansiones protoplásmicas descendentes que se ramifican en la zona plexiforme interna (fig. 154, e). Tartuferi y Dogiel creen que todas las células horizontales grandes poseen expansiones descendentes; pero nuestras investigaciones ponen fuera de duda la existencia de células de esta especie exentas de tales apéndices.

b) *Células bipolares*.—Como han demostrado Tartuferi y Dogiel, estas células son fusiformes y poseen dos expansiones: ascendente y descendente. La descendente es siempre única y cesa, á distintas alturas de la zona plexiforme interna, por un penacho aplanado; la ascendente es á menudo múltiple, y forma una abundante ramificación que se dispone horizontalmente en el piso inferior de la zona plexiforme externa (fig. 155, e, f). Nuestras indagaciones nos permiten añadir á la descripción de dichos autores los siguientes datos:

1.º Tanto el penacho formado por la expansión ascendente como el constituido por la descendente, acaban por ramitas varicosas y libres. No existen, por tanto, las redes que dichos sa-

bios, influidos por el ambiente científico en que escribieron, han descrito en los planos de arborización de tales expansiones.

2.º Las células bipolares no son todas iguales, existiendo entre ellas notables diferencias de forma y de magnitud. Las principales variedades son:

1.º Células bipolares de penacho ascendente fino, terminado libremente entre las esferitas de los bastones (figura 155, e). Como éstas se alojan precisamente entre las fibrillas de dicho penacho, y como hasta ellas no llegan las expansiones de otros elementos, no queda más recurso que considerar tales bipolares como los corpúsculos destinados á recoger la actividad específica acarreada por los bastoncitos. De aquí el nombre de *bipolares para bastones* que nosotros les hemos dado.

2.º Células bipolares de penacho aplanado, ramificado en el piso se-

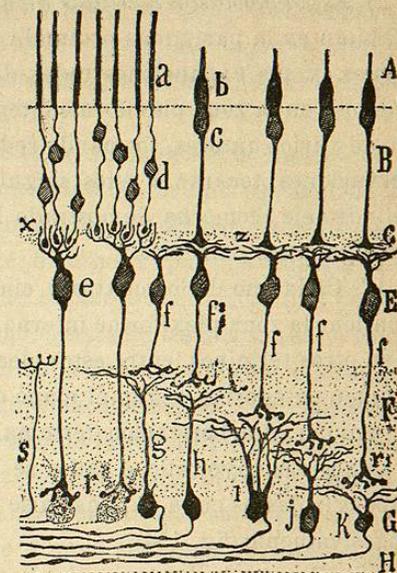


Fig. 155. — Células de la retina de un mamífero. — A, capa de los conos y bastones; B, cuerpos de células visuales; E, capa de las bipolares ó granos internos; F, capa plexiforme interna; G, capa de las células ganglionares; H, capa de las fibras del nervio óptico; a, bastones; b, cono; d, grano del bastón; c, grano del cono; e, bipolares para bastones; f, bipolares para cono; g, h, i, j, k, células ganglionares; r, arborización terminal de la expansión descendente de bipolares para bastones; s, fibra centrifuga.

gundo de la zona plexiforme externa, paraje donde se dilatan las fibrillas basilares de los conos (fig. 155, f). Esta coincidencia de posición nos ha hecho calificar dichas células de *bipolares para los conos*, porque, dada la disposición de su penacho externo, sólo con éstos pueden conexionarse.

3.º El penacho inferior de todas, ó al menos de la mayor parte de las bipolares para bastones, se aplica al cuerpo de las células

de la capa ganglionar, mientras que el penacho descendente de las bipolares para conos, se termina sobre uno cualquiera de los pisos de arborización que contiene la zona plexiforme interna (figura 155, f).

c) *Espongioblastos ó células amacrinas* (1) (fig. 154, f, g, h).— Habitan en la parte más profunda de la zona de los granos internos, y sus expansiones todas dirigen hacia abajo, ramificándose en la zona plexiforme interna, donde acabarían, en sentir de varios autores, formando redes horizontales. Nuestras observaciones, tocante á estos singulares corpúsculos (exentos de cilindro-eje, como ha demostrado Dogiel), nos permite afirmar los siguientes extremos :

1.º Cada uno de los cuatro ó cinco pisos de arborización que contiene la zona plexiforme interna, posee sus amacrinas propias, ó en otros términos, entre estos elementos cabe distinguir cuatro ó cinco categorías, según el plano de la zona mencionada á donde envían su arborización terminal. Hay, pues, espongiblastos ó amacrinas cuyo tallo ó tallos se ramifican en el primer piso; espongiblastos cuya expansión se arboriza en el segundo, y así sucesivamente (fig. 154).

2.º Además de las amacrinas, que sólo suministran ramitas para un piso de la zona plexiforme interna, y que por tal disposición, pueden calificarse de *estratificadas*, existen otras cuyas expansiones se distribuyen por casi todo el espesor de dicha zona, por lo que pueden llamarse *amacrinas difusas* (fig. 154, m, n). No obstante, la mayor parte de las ramitas de éstas se acumula en el piso más inferior.

3.º A cada piso de la zona plexiforme interna donde se acumulan tantas arborizaciones de amacrinas, vienen á converger por debajo extensas ramificaciones horizontales formadas por las expansiones protoplásmicas de los corpúsculos ganglionares.

En resumen ; cada piso parece constar : de un plano externo formado por las ramitas de las amacrinas ; un plano interno

(1) Como lo característico de los espongiblastos es carecer de cilindro-eje ó expansión larga, nosotros los hemos designados *células amacrinas* de  $\alpha$ , partícula privativa,  $\mu\alpha\chi\rho\acute{o}s$  largo,  $\acute{\epsilon}\ \iota\omega\varsigma$  fibra. Véase Cajal : *La rétine des vertébrés. La Cellule*, tomo IX. 1892.

constituído por las arborizaciones de las células ganglionares mono-estratificadas ; y un plano medio donde se alinean los penachos inferiores de las células bipolares para cono y acaso (aunque esto no está probado aún), algunos otros pertenecientes á las de bastón. Estos tres plexos de fibras no están rigurosamente separados, pues las ramas de cada uno suben ó bajan en diferentes puntos, entrelazándose íntimamente y formando una especie de fieltro tupidísimo.

Recientes estudios nuestros (1) realizados en la retina de las aves, nos han probado la existencia de un tipo especial de espongiblastos, que hemos llamado *espongiblasto de asociación*. Trátase de células piriformes, de cuya expansión única y descendente brotan dos clases de expansiones : dos ó tres cortas, groseras, con aspecto de apéndices protoplásmicos, que se ramifican en el plano más externo de la capa plexiforme interna ; y un axon ó prolongación larguísima, horizontal, que caminando por el espesor del cuarto externo de la citada plexiforme, se dilata en una arborización horizontal sumamente tupida. Esta arborización entra en relación con los tallos descendentes de un grupo de amacrinas, situado á gran distancia ; acaso se pongan también en relación con las expansiones descendentes de las bipolares. Detalle interesante : con los somas de los referidos espongiblastos de asociación, mantienen conexión las arborizaciones terminales de las fibras centrifugas (fig. 156).

*Capa plexiforme interna* (fig. 155, F).— Con lo anteriormente expuesto, queda substancialmente descrita esta zona retiniana. Ella representa el punto de empalme de tres especies celulares : los *espongiblastos*, las *células bipolares* y los *corpúsculos ganglionares*. En los mamíferos, esta capa encierra, además, aunque con rareza, algunos espongiblastos horizontales, cuyas ramas se pierden en uno de los varios pisos antes descritos.

A fin de multiplicar las superficies de influencia y evitar las comunicaciones en masa que hubieran perjudicado á la individualidad y pureza de las transmisiones, la naturaleza ha dispuesto que los encuentros de tales elementos se verifiquen en

(1) Cajal : *Nouvelles contributions a l'étude histologique de la rétine*, & *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, & Tomo XXXII, núm. 5, 1896.

ciertas zonas ó pisos concéntricos. Cuanto más pequeñas y numerosas son las células bipolares de un animal, mayor es el espesor y número de pisos de la zona plexiforme interna.

*Capa de las células ganglionares* (fig. 155, g, h, i, j).—Así llamada por contener una ó dos hileras de células nerviosas, gruesas, granulosas y en un todo comparables á las de las astas anteriores de la médula. Como es bien sabido, tales células poseen un cilindro-eje continuado con una fibra del nervio óptico, un cuerpo ovoideo, piriforme ó semilunar, y expansiones protoplásmicas, que partiendo exclusivamente de la cara superior de aquél, se arborizan en plexos horizontales á distintas alturas de la capa plexiforme interna. También aquí cabe hacer distinciones según la forma de la arborización protoplásmica superior. Todas las células ganglionares pueden distribuirse en tres clases:

1.<sup>a</sup> *Células mono-estratificadas* (fig. 155, g, h, d), cuyo ramaje protoplasmático se extiende por un solo piso de la zona plexiforme interna. Siendo cuatro ó cinco estos pisos, hay células cuya arborización se terminará en el primero; otras que enviarán sus expansiones al segundo; otras que las remitirán al tercero, y así sucesivamente.

2.<sup>a</sup> *Células poli-estratificadas* (fig. 154, o), cuyo ramaje protoplásmico forma dos ó más plexos concéntricos correspondientes á igual número de pisos de la capa plexiforme interna.

3.<sup>a</sup> *Células difusas*, cuya arborización ascendente es laxa y se distribuye, sin estratificarse, en casi todo el espesor de la zona mencionada. Tocante al tamaño, podrían distinguirse las células ganglionares en pequeñas, medianas y gigantes.

Entre las células ganglionares, yacen también algunas amacrinas diminutas, de penacho singularmente delicado y extendido por el piso cuarto de la zona plexiforme interna (*amacrinas dislocadas*).

*Capa de las fibras del nervio óptico*.—La mayor parte de los cilindros-ejes constitutivos de esta zona, son simple continuación de las expansiones inferiores ó funcionales de las células ganglionares. Pero una porción de las tales, debe considerarse como *fibras centrifugas*, cuyo origen es preciso buscar en los centros ópticos. Estas fibras, descubiertas primeramente por

nosotros en la retina de las aves, adivinadas también por Monakow por inducciones basadas en estudios de anatomía patológica, y confirmadas por Dogiel, son gruesas, cruzan perpendicularmente la zona plexiforme interna, y acaban entre los cuerpos de los espongioblastos á beneficio de una ramificación corta, de ramitas espesas y fuertemente varicosas. Un estudio cuidadoso de estas ramificaciones en la retina de las aves (fig. 156, b), demuestra que la mayor parte de las ramitas terminales engen-

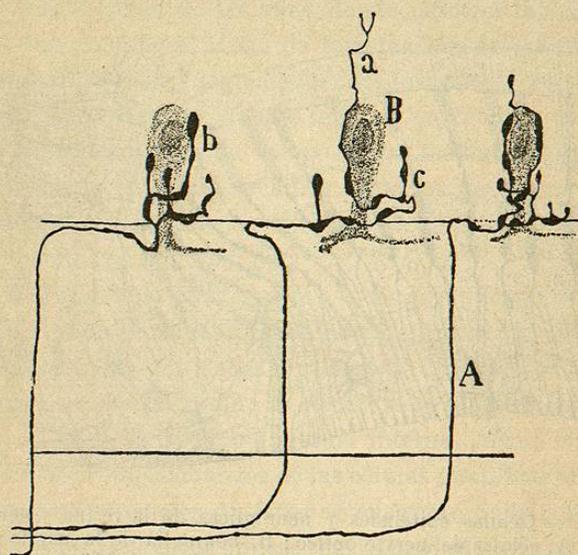


Fig. 156. — Fibras centrifugas de la retina de las aves. Coloración por el método de Ehrlich-Bethe. — A, fibra nerviosa; B, célula rodeada por la arborización; a, b, c, ramitas varicosas terminales.

dra un nido en torno de los cuerpos de los espongioblastos de asociación; otras ramitas se distribuyen por entre las amacrinas ordinarias (c). La extensión de la arborización terminal varía en las distintas especies animales; breve y casi reducida al nido pericelular en los pájaros y gallina, alcanza mayor extensión y difusión en la paloma, donde es facilísima de teñir con el azul de metileno.

Entre las fibras nerviosas de la capa que estudiamos, se ve un gran número de células de neuroglia, las cuales son también