

CAPÍTULO III

[ELEMENTOS CONSTITUTIVOS DEL TEJIDO NERVIOSO]^A — CÉLULA NERVIOSA — TALLA Y MORFOLOGÍA GENERAL DE ÉSTA

Como hemos expuesto anteriormente, todos los órganos nerviosos, cualquiera que sea su complicación, resultan del entretrejimiento de tres factores : la célula nerviosa, el tubo ó fibra conductora, mera continuación de la célula, y el corpúsculo neuróglíco.

CÉLULA NERVIOSA

El estudio general de la célula nerviosa, abarca tres propiedades anatómicas : la talla, la forma y la estructura, [y las consecuencias fisiológicas que derivan de ella].

a) Talla.

El corpúsculo nervioso posee, por comparación con las demás células de tejido, una talla considerable. Esta puede llegar, medida de un extremo á otro del soma y sin contar las expansiones, á 70 μ y más. De esta dimensión suelen ser los gruesos corpúsculos motores de la médula del buey y los todavía más robustos del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo. Existen, empero, células de talla muy reducida; tales son los granos del cerebelo y los corpúsculos de la capa granulosa del bulbo olfatorio, células cuyo diámetro oscila entre 6 y 8 μ .

En general, y sin salir de los vertebrados, cabe afirmar que la talla de las células nerviosas disminuye conforme se desciende en la serie animal. Esta disminución no es exactamente proporcional á la pequeñez del animal, ni marcha simultáneamente con el grado de simplicidad morfológica de la célula; pero es lo bastante acentuada para compensar, en ciertos límites, la reducción macroscópica ocurrida en la totalidad del eje cerebro-espinal. Merced á esta compensación relativa, el cerebro de los peces, batracios y reptiles, dista mucho de ser tan sencillo como parece anunciar su pequeñez. Esto explica también por qué, con ser el cerebro del conejo, conejillo de Indias y ratón, de tamaños diversos, la diferencia, intelectual y estructural son casi nulas.

¿Existe alguna relación constante entre la talla y el fisiologismo de la célula nerviosa? ¿Hay alguna correlación, como creía Pierret, entre la dimensión del soma y la longitud del axon ó expansión principal? A primera vista parece confirmarse esta presunción, puesto que las células motrices de los engrosamientos dorsal y lumbar de la médula (células cuyo axon debe recorrer una gran parte de la longitud de las extremidades), poseen estatura superior á la de los corpúsculos de igual clase de la médula dorsal : pero si llevamos nuestro examen á otras provincias del sistema

Gran variabilidad en el tamaño de la célula nerviosa.

Causas generales de esta variabilidad.

nervioso, y, sobre todo, si descendemos en la serie animal, la regla de Pierret tropieza con tantas excepciones, que pierde enteramente su valor. Así, por ejemplo, en la retina, al lado de ganglionares pequeñas, encuéntrase otras de talla gigante, y junto á espongioblastos diminutos, véase otros de gran dimensión, sin que podamos comprobar en la expansión principal de tales elementos una diferencia bien acusada de longitud. Hay más; corpúsculos de cilindro-eje cortísimo, como el de los de Golgi del cerebelo, alcanzan volumen mayor que otros portadores de un axon larguísimo; y en los invertebrados, y á pesar de la cortedad de las distancias, las células tienen á menudo estaturas colosales. Recordemos, además, que en los peces y batracios (y aun en los que se hallan en estado embrionario y presentan escasas dimensiones), existe una célula y un tubo nervioso colosales, mucho más grandes que la mayor parte de los elementos correspondientes de los grandes vertebrados (tubo nervioso de Mauthner).

Tampoco el carácter fisiológico parece relacionarse con la talla, porque, si los corpúsculos motores suelen ser grandes, los hay también diminutos, y porque entre los elementos de gran talla, figuran las células sensitivas raquídeas y no pocos corpúsculos gangliónicos de la retina.

Por donde se ve que el tamaño del soma no parece guardar relación ni con la longitud del cilindro-eje, ni con la naturaleza de la actividad fisiológica. Por nuestra parte, juzgamos mucho más probable que el volumen del cuerpo celular se subordine al diámetro del axon, y sobre todo al número y robustez de las ramificaciones colaterales y terminales de éste. Verbigracia : las células motrices de la médula, los corpúsculos gigantes del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo, los corpúsculos de Golgi del cerebelo, y las grandes células horizontales de la retina, exhiben un axon prolijamente ramificado, y por tanto relacionado con un gran número de elementos; mientras que los granos del cerebelo, las bipolares de la retina, los granos de la fascia dentata y otras neuronas igualmente diminutas, se hacen notar por la escasa ramificación terminal del axon. En suma : la dimensión del soma es aproximadamente proporcional al número de ramificaciones del axon, y por tanto (con algunas restricciones), á la cuantía de los elementos con quienes dicha expansión se relaciona.

En el sistema nervioso, como en todos los tejidos, la talla de las células llega hasta un cierto límite, que nunca sobrepasa. Este límite está determinado por la cantidad de protoplasma, capaz de mantener su vitalidad sin menoscabo de los cambios nutritivos y del acto respiratorio. Es indudable, como ha indicado Bullot (1), que un tamaño excesivo y una ausencia de ramificaciones, harían casi imposible la rápida penetración en todo el protoplasma del oxígeno y de las substancias asimilables, así como dificultaría la pronta expulsión del ácido carbónico y materias desasimiladas. De lo que se infiere, que el metabolismo nutritivo debe ser mucho más vivo en los corpúsculos diminutos, como los granos del

Relación entre el diámetro del axon y el tamaño de la célula nerviosa.

(1) Bullot : Sur le volume des cellules. *Bulletin de la Société royale des sciences médicales*. Séances du 1^{er} février 1897, Bruxelles.

cerebelo, que en los voluminosos, como los corpúsculos motores de la médula.

b) Morfología de la célula nerviosa.

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

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

Prescindiendo ahora de esta evolución morfológica y abarcando el conjunto de las células nerviosas, advertiremos que, desde el punto de vista de la forma, se distribuyen las neuronas en los grupos siguientes : *células monopolares*, *células bipolares* y *células multipolares*. Las *primeras* poseen una sola expansión, la cual unas veces se descompone en una arborización complicada, como en las *amacrinas* de la retina, y otras se bifurca, engendrando dos fibras de dirección contrapuesta, según ocurre con los corpúsculos sensitivos raquídeos. Las *bipolares* constan de dos prolongaciones oposito-polares, de las cuales una, ordinariamente más gruesa, se dirige á una superficie sensible, y la otra marcha hacia regiones profundas, y penetra á veces en el eje encefalo-medular (células de la mucosa olfatoria, bipolares de la retina, células del ganglio espiral del caracol, corpúsculos sensitivos de los peces y de los invertebrados). Por último, las *células multipolares* han tomado esta designación por exhibir tres ó más prolongaciones, generalmente ramificadas y terminadas libremente. A este tipo pertenece la inmensa mayoría de los corpúsculos ganglionares de la médula, cerebro, cerebelo y gran simpático.

La citada clasificación, como todas las basadas en el principio morfológico puro, es demasiado esquemática y artificial. Para obtener una distribución más natural de las especies celulares nerviosas, es fuerza atender, no sólo á la forma y al número, sino también á la estructura y longitud de las expansiones celulares, dado que la forma del soma y hasta el número de expansiones varían aun en las células de una misma especie,

Relación entre el número de conexiones de una neurona y la complejidad de su forma.

Clasificación de las neuronas según el número de sus expansiones.

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

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

Desde el punto de vista estructural, es preciso distinguir, como ya lo hizo Deiters, dos especies de apéndices celulares: *los protoplásmicos ó dendríticos* (según la expresión de His (1)), los cuales son gruesos, ásperos de contorno, se dicotomizan en ángulos agudos y acaban por puntas romas á no mucha distancia del cuerpo celular; y el *nervioso (prolongación nerviosa* de Gerlach) (2), llamado también cilindro del eje (Deiters) (3) *neuraxon y axon* (Kölliker (4) y Lenhossék) (5) *expansión principal* (Kallius) (6), el cual es liso, más fino y largo que las expansiones protoplásmicas, conserva su individualidad durante largas distancias, se ramifica comunmente en ángulo recto, y finalmente, se cubre frecuentemente, en una gran parte de su trayecto, de una vaina de mielina, pasando á ser un tubo nervioso. Añadamos todavía un rasgo fisiológico distintivo ; las expansiones nerviosas conducen hacia la arborización terminal, es, decir, que son *celulífugas* para emplear la expresión de van Gehuchten ; mientras las prolongaciones protoplásmicas son *celulípetas*, es decir, que conducen hacia el soma, ó más exactamente, como hemos de ver más adelante, hacia el origen del axon.

Combinando la noción del sentido de la conducción con los datos anatómicos enunciados, pueden distribuirse las células nerviosas en los siguientes grupos :

Clasificación de las neuronas según sus caracteres anatómicos y fisiológicos de sus expansiones.

(1) His : Ueber den Aufbau unseres Nervensystems. *Berl. Klin. Wochenschr.*, n^{os} 40 y 41, 1893.

(2) Gerlach : Von dem Rückenmark, in *Stricker's Handbuch*, 1871.

(3) O. Deiters : Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere. Braunschweig, 1865.

(4) A. Kölliker : Handbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. 1889.

(5) Von Lenhossék : Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, etc. Berlín, 1895.

(6) Kallius : Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. *Merkel u. Bonnet's Anatomische Hefte*, 1894. [De todas las designaciones que han recibido, tanto la célula nerviosa como sus expansiones, nosotros emplearemos de preferencia la voz *neurona* (Waldeyer) para designar la célula en conjunto, *axon* (Kölliker) para nombrar la expansión funcional, *apéndices dendríticos ó protoplásmicos* para las expansiones no nerviosas, y *soma* para el cuerpo celular.]^A

[Clase	Subclase	Tipos]
1° Células provistas exclusivamente de expansiones nerviosas ó apéndices somatófugos [celulífugos].....	células de expansiones relativamente cortas.....	amacrinas de la retina. granos del bulbo olfatorio
	células de prolongaciones larguísimas.....	[células especiales de la corteza cerebral.] ^A corpúsculos intersticiales de las glándulas y del gran simpático intestinal.
	células con una expansión medulada larga.....	corpúsculos monopolares del núcleo masticador superior.
2° Células provistas de expansiones receptoras y axon ó expansión dendrífuga [somatófuga].....	células sensoriales, es decir, provistas de una expansión receptora y de axon.....	bipolares olfatorias, retinianas, del ganglio espiral del caracol, del ganglio de Scarpa y ganglionares raquídeas.
	células provistas de varias expansiones receptoras y de axon largo.....	células motrices, simpáticas y de asociación y proyección de los centros.
	células portadoras de varios apéndices protoplásmicos y un axon corto.....	células de Golgi del cerebelo, cerebro, etc.
	células con expansiones dendríticas y un axon largo continuado con varias fibras nerviosas de la substancia blanca.....	células en T del cerebelo y médula, células de axon complejo.

Estudio detallado de la clasificación,

a) **Células exentas de expansiones protoplásmicas ó de conducción axípeta^B.** — Tales son los espongioblastos de la retina, [los granos del bulbo olfativo, ciertos corpúsculos simpáticos del intestino y de las glándulas,] [las células especiales de la capa molecular del cerebro]^A y los elementos de la raíz superior ó descendente motriz del trigémino.

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

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

[Otro ejemplo nos manifiestan las *células especiales* de la capa molecular del cerebro (*Cajal'sche Zellen* de Retzius). Estas células, descubiertas por nosotros y bien estudiadas por Retzius (1), que las ha impregnado en el feto humano, presentan una figura fusiforme, triangular ó poligonal, y sus expansiones, todas de igual aspecto, marchan más ó menos horizontalmente por la capa molecular, dicotomizándose diferentes veces, y alcanzando sus últimas ramillas, que semejan, por lo finas y lisas, fibrillas nerviosas, distancias considerables. En un principio, creímos que algunas de dichas fibrillas representaban expansiones funcionales cubiertas de mielina ; pero recientes investigaciones ejecutadas con el método de Ehrlich (2), nos han persuadido que tarde ó temprano todas las expansiones adquieren el aspecto de cilindros-ejes, pero sin exhibir en ningún punto de su trayecto vaina medular. Las células especiales de la corteza deben colocarse, pues, al lado de los espongioblastos de la retina, pues como éstos parecen desprovistos de expansiones receptoras, encargándose el soma de recoger las corrientes arribadas de fibrillas nerviosas terminales.]^A

El tercer ejemplo de células exentas al parecer de expansiones receptoras, lo hallamos en el tejido intersticial de las glándulas y en los músculos de fibra lisa. Cuando se examina de plano un corte tangencial del intestino, coloreado por el método de Ehrlich, aparecen, diseminados por las mallas que dejan los ganglios del plexo de Auerbach, ciertos elementos fusiformes, triangulares ó estrellados, cuya expansiones delgadas y varicosas serpentean y se ramifican por entre los haces musculares, y acaban verosímelmente en la superficie de las fibrocélulas. Estos corpúsculos, en los cuales no es posible reconocer más que una sola especie de expansiones, fueron señaladas primeramente por nosotros en el intestino y páncreas, y han sido confirmados por E. Müller en las glándulas y por Dogiel [(3)] en el tubo intestinal (*Cajal'sche Zellen* de Dogiel) [; han sido también observadas por Lavilla (4)] (fig. 5).

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

En los casos citados, las expansiones, aunque de naturaleza nerviosa, carecen de envoltura medular; pero hay un ejemplo en el cual la única

(1) *Retzius* : Biologischen Untersuchungen. Neue Folge, Bd. V, 1893.

(2) *Cajal* : Revista trimestral micrográfica, Tomo I, fascículo 2 y 3, 1896.

(3) *Dogiel* : Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugethieren. *Anatom. Anzeiger*, nº 16, 1895.

(4) *Lavilla* : Estructura de los ganglios intestinales. *Rev. trimestr. micrográf.*, t. II y III, 1897 y 1898.

expansión, de naturaleza somatófuga, está forrada de mielina. Tal ocurre con los corpúsculos piriformes, monopolares, que Golgi descubrió en la región de la calota de los mamíferos, y que Kölliker, Lugaro y nosotros, hemos descrito como pertenecientes á la raíz descendente motriz del nervio trigémino [(fig. 6)]. En su camino, la expansión única—que representa el axon—suministra robustas colaterales, ramificadas en el núcleo motor principal.

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

[I.] CORPÚSCULO SENSORIAL [Ó NEURONA PROVISTA DE UN SOLO CILINDRO-EJE Y DE UNA ÚNICA PROLONGACIÓN PROTOPLÁSMICA].— Es esta una especie perfectamente deslindada, aparecida ya con sus caracteres esenciales, desde el primer esbozo del tejido nervioso en la serie animal. Afecta casi siempre forma de huso, y yace, ora en la piel y mucosas, ora en ganglios alejados del eje cerebro-raquídeo ; de su polo periférico brota una sola expansión que se dirige por lo común á una superficie epitelial, donde se descompone en un haz de ramillas terminales; y de su polo interna ó profundo nace el axon, por lo regular más fino que la expansión periférica, y el cual se encamina á los centros nerviosos ó hacia corpúsculos más profundamente emplazados. Las citadas expansiones son igualmente transmisoras, pero el sentido de la conducción es diverso en cada una de ellas; en la periférica, el movimiento recogido en el mundo exterior es llevado al soma y, en la interna, dicha conmoción va desde el soma á los órganos centrales (fig. 7).

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

Lo esencial, pues, en la célula sensorial, es la existencia de la doble expansión, receptora la una y transmisora la otra. La presencia de vaina medular no es rasgo constante, puesto que falta en los corpúsculos sensitivos y sensoriales de los invertebrados y en las bipolares olfativas y retinianas de los vertebrados. Tampoco la forma opósito-polar, es decir, la emergencia directa del soma, de las citadas expansiones, puede reputarse atributo esencial, pues no hay que olvidar que los corpúsculos de los ganglios raquídeos afectan bipolaridad en los peces y monopolaridad en batracios, reptiles, aves y mamíferos. Por lo demás, esta interesante transformación, de cuya significación funcional nos ocuparemos más adelante, no afecta al curso y relaciones de las expansiones, puesto que, en

definitiva, el tallo único del corpúsculo sensitivo de los vertebrados superiores se descompone también en rama periférica y rama central (1).

[II. CÉLULAS MULTIPOLARES DEL EJE CEREBRO-ESPINAL.] CÉLULAS CON AXON Y VARIAS EXPANSIONES RECEPTORAS Ó DENDRÍTICAS.— Este importante tipo ganglionar forma casi enteramente la substancia gris del eje cerebro-raquídeo y la de los ganglios del gran simpático.

[a)] Bajo el punto de vista de la disposición de las expansiones protoplásmicas, cabe distinguir las siguientes variedades:

1.^a *Células estrelladas*, es decir, corpúsculos de cuyo soma brotan separadas y en todas direcciones expansiones dendríticas, varias veces divididas, ásperas de contorno, y, á menudo, cubiertas de finos apéndices espinosos (células motrices, corpúsculos de los cordones de la médula y bulbo, corpúsculos simpáticos, etc.) (fig. 11).

2.^a *Corpúsculos de penacho protoplásmico*, caracterizados por la emisión monolateral de una robusta y larga expansión protoplásmica que se termina por un haz de fibrillas repartidas en el espesor de una capa molecular ó superficial. Las células piramidales del cerebro y los corpúsculos mitrales del bulbo olfatorio, son los tipos más genuinos de esta variedad celular (fig. 8). En el lóbulo óptico de los reptiles y batracios se hallan también, como mi hermano [P. Ramón] ha descubierto, elementos de penacho múltiple relacionado con las fibras nerviosas llegadas de la retina; las ramitas de estos penachos son cortas, flexuosas y varicosas, carecen de espinas y se disponen en el espesor de capas moleculares concéntricas.

3.^a *Corpúsculos arboriformes* ó de penachos [dobles,] oposito-polares. Estas células poseen, como los árboles, un haz de dendríticas descendentes que semejan raíces, un tallo más ó menos prolongado brotado de lo alto del soma y un penacho ascendente de gran dimensión, que representa muy exactamente la copa del árbol. Tanto las raíces como las ramas, suelen estar cubiertas de espinas. El axon brota, á menudo, de una dendrítica descendente. Los mejores ejemplos de esta elegante forma celular, los

Clasificación de las células multipolares según los caracteres de las dendritas.

(1) La idea de formar con todos los tipos de células sensitivas y sensoriales un grupo especial de neuronas, caracterizadas por la dualidad de expansiones y la perfecta polarización de las mismas, fue primeramente expuesta por nosotros en nuestro artículo: Conexión general de los elementos nerviosos, *Medicina práctica*, 1889. A fin de que dentro de esta síntesis cupiera el corpúsculo monopolar de los ganglios raquídeos, ontogénica y filogénicamente homólogo de los elementos bipolares olfativos y acústicos, supusimos carácter protoplásmico en la expansión periférica de aquél. Retzius no sólo aceptó esta generalización, sino que la amplió, extendiéndola á los invertebrados, y mostró que las diferencias que separan las distintas células sensitivas y sensoriales, son enteramente topográficas (*Biologische Untersuchungen, Neue Folge*, Bd. IV, 1892). v. Lenhossék con su bello descubrimiento de las células sensitivas de los vermes, y v. Gehuchten, con sus ideas relativas al dinamismo de los apéndices protoplásmicos, robustecieron los cimientos de la que, á primera vista, pareció muy atrevida doctrina. No debemos olvidar, en este apunte histórico, la preciosa colaboración de His, quien con sus importantes investigaciones (confirmadas después por nosotros, Lachi, Lenhossék, van Gehuchten, Retzius, y otros), sobre la histogénesis de los ganglios, preparó el terreno de la citada teoría, demostrando, entre otras cosas, la bipolaridad originaria de los corpúsculos monopolares raquídeos, y enseñándonos que todo nervio sensitivo representa la expansión central, penetrante en la médula ó en el bulbo, de células ganglionares extracentrales (His : *Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Marke. Arch. f. Anat. u. Entwicklung*, 1887).

hallamos en los elementos del asta de Ammon (particularmente de los pequeños mamíferos) y en la región olfatoria del lóbulo esfenoidal del cerebro (fig. 14). Tipos morfológicos semejantes abundan sobremanera en el lóbulo óptico de aves, reptiles y batracios. Tales corpúsculos ofrecen la particularidad de que el axon brota á menudo del tallo ascendente ó de una de las ramas del penacho superior (corpúsculos de cayado [fig. 36]).

4.^a *Células de arborización protoplásmica monopolar.* En tales elementos (células de Purkinje del cerebelo, granos de la *fascia dentata*, corpúsculos ganglionares de la retina, etc.), se reproduce la polarización de expansiones características de los corpúsculos sensitivos y sensoriales. De un polo generalmente vuelto á la superficie del órgano, brota un tallo ó un grupo de tallos rápidamente descompuestos en un penacho terminal de gran complicación ; y, del otro, nace aisladamente la expansión funcional. En la fig. 9, reproducimos una célula de Purkinje del cerebelo humano ; en ella se puede formar idea de la extraordinaria riqueza de ciertas arborizaciones protoplásmicas y de lo angosto de los espacios reservados á las fibrillas nerviosas terminales.

[b)] En lo tocante á la disposición del axon, la distinción más principal que debe establecerse en los corpúsculos multipolares, estriba en la longitud de dicha expansión. Como descubrió Golgi [, había incluso estado tan impresionado por las diferencias en la longitud del cilindro-eje que concibió una teoría dualista de la fisiología de la célula nerviosa,] y han confirmado muchísimos autores, el axon de las células de la médula, cerebelo y cerebro, se comporta de una de estas dos maneras:

Primer tipo [ó células de cilindro-eje corto (fig. 10)] : Dicha expansión funcional se resuelve á poca distancia de su origen en una ramificación nerviosa terminal, muy complicada, cuyas mallas están ocupadas por numerosos elementos nerviosos (*células sensitivas* de Golgi ó de *axon corto* de Cajal, *células de Golgi*, como las designa Retzius) (1). Este tipo celular es común en el cerebelo, cuerpo estriado y cerebro, pero parece faltar en el gran simpático y en los ganglios raquídeos. [Golgi, por consideraciones particulares, las había considerado células sensitivas en su teoría fisiológica dualista, que hemos combatido y demostrado falsa.]

Segundo tipo [ó células de cilindro-eje largo (fig. 11)] : *Células motrices de Golgi ó de axon largo de Cajal.* — Tal es el tipo morfológico primeramente descubierto en el eje cerebro-raquídeo, y á él pertenecen la inmensa mayoría de las células de la médula, cerebro, bulbo, protuberancia, [del simpático,] etc. [, fue bautizado por Golgi con el nombre de *célula motriz*. Hemos sentido demostrar la inexactitud de tal designación, y el término de *célula de cilindro-eje largo*, que no tiene significación fisiológica, le será aplicado.] De un soma, ora estrellado, ora empenachado, bien arboriforme, bien de aparato de recepción monopolar, brota un axon, cuyo itinerario, casi rectilíneo, puede perseguirse hasta la

Clasificación de las células multipolares según los caracteres del cilindro-eje.

(1) Nosotros emplearemos indistintamente para designar estos corpúsculos la denominación de *células de Golgi* (en honor de su descubridor) y la de *células de axon corto* que tiene la ventaja de traducir fielmente y sin prejuicios fisiológicos la disposición de la expansión funcional.

substancia blanca vecina, donde se continúa con una fibra medular de asociación, ó con un tubo radicular motor. Durante su camino, tanto por la substancia gris como por la blanca, emite numerosas ramitas colaterales, nacidas; por lo regular, en ángulo recto, y ramificadas en torno de otros corpúsculos nerviosos. Por último, el axon acaba mediante una ramificación libre y varicosa que se pone en relación con los corpúsculos de otro foco nervioso (células de asociación, células de proyección del cerebro) ó con células musculares (elementos motores de la médula, bulbo y protuberancia).

Papel de las células de cilindro-eje largo en la estructura del sistema nervioso.

Células multipolares con cilindro-eje mixto.

Clasificación de las células de cilindro-eje largo, según las divisiones del cilindro-eje.

En resumen ; mientras los elementos de axon corto llevan su influencia á neuronas residentes en el mismo foco gris, y casi siempre cercanas, los de axon largo transmiten la corriente, tanto á corpúsculos cercanos (á favor de las colaterales iniciales del axon) como á neuronas yacentes en otros segmentos del eje encefalo-raquídeo (á favor de las colaterales de la substancia blanca y arborización terminal). Los primeros representan, pues, vías cortas intra-focales ; los segundos vías largas intercentrales ó interfocales. Entre ambos tipos celulares, hállanse transiciones que dificultan á veces la clasificación de ciertas neuronas. Como formas de transición, pueden contarse, entre otras: el corpúsculo estrellado grande de la capa molecular del cerebelo (células de cesta de Kölliker [, fig. 21]) y ciertos elementos de Martinotti ó de cilindro-eje ascendente del cerebro y del asta de Ammon, en todos los cuales el axon, sin traspasar las fronteras del foco nervioso, recorre distancias considerables dentro de la substancia gris y emite en su curso numerosas colaterales para las células yacentes en su itinerario.

[Las células de cilindro-eje largo constituyen un grupo inmenso, en el cual el cilindro-eje revela una heterogeneidad tal que puede someterlo, a su vez, a las subdivisiones siguientes:

Células de axón simple.— No volveremos sobre la célula motriz y la célula interfocal, modelos del género, cuyo cilindro-eje se alarga más ó menos, siempre uno, a pesar de las colaterales que emite. Queremos ahora llamar la atención sobre otras dos variedades: las células de axon bifurcado y las de axon complejo ó combinado.]

Células con axon bifurcado.— Esta forma de axon, descubierta por nosotros en el eje cerebro-raquídeo, se observa en los granos del cerebelo, en muchos elementos funiculares de la médula y en no pocas pirámides de asociación del cerebro y bulbo. En general, la bifurcación, que puede tener ya la forma de T, ya la de Y, genera ramas iguales ó desiguales, las cuales marchan en opuesta dirección, se continúan con dos tubos de la substancia blanca; y llevan la excitación nerviosa á dos territorios muy apartados entre sí. Del curso de las ramas pueden brotar colaterales ramificadas en la substancia gris, y tanto la una como la otra se resuelven, por último, en una ramificación terminal más ó menos complicada.

Células de axon complejo [ó combinado].— Tanto en la médula espinal como en el bulbo y el cerebro, existen células cuya expansión funcional, después de un trayecto variable por la substancia gris, se divide en dos, tres ó más ramas continuadas con otros tantos tubos de la substancia blanca. En vez de producirse, como en el tipo celular anterior,

11 HISTOLOGÍA DEL SISTEMA NERVIOSO DE LOS VERTEBRADOS

dos fibras meduladas de dirección opuesta, fórmanse dos, tres ó más tubos, que marchan á cordones ó vías diversas de dicha substancia, y que pueden terminar en localidades muy diferentes de la substancia gris.

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

^A Texto de la *Textura del Sistema Nervioso del Hombre y de los Vertebrados* no incluido en la *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*.

^B El título utilizado en la *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés* es "Células provistas únicamente de prolongaciones nerviosas celulífugas".

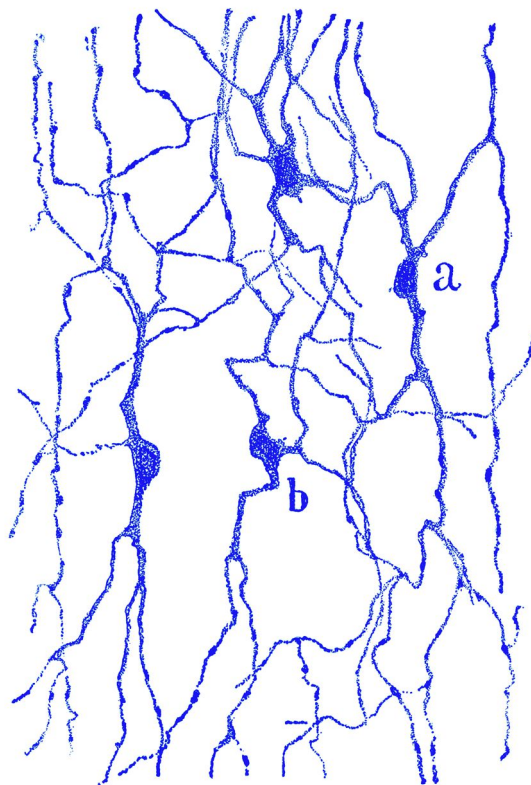


Fig. 5. — Células nerviosas intersticiales de la túnica muscular del intestino del gato.
Método de Ehrlich-Bethe. — *a*, célula fusiforme ; *b*, célula estrellada.

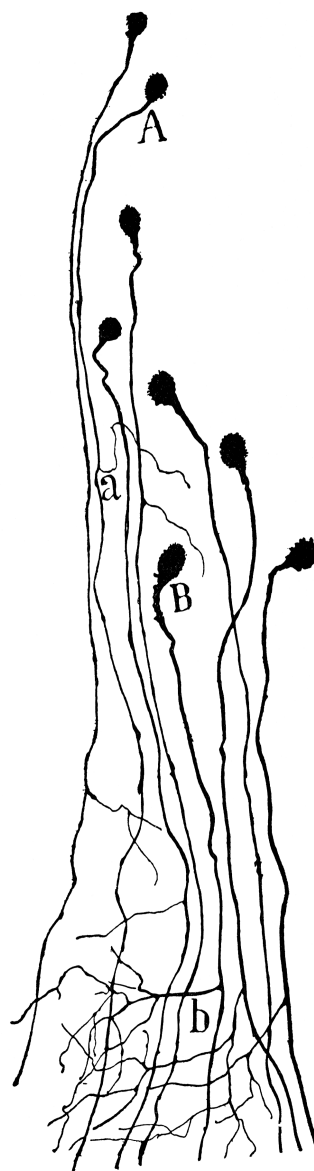


Fig. 6. – Células monopolares del núcleo motor superior del nervio masticador. [Método de Golgi].

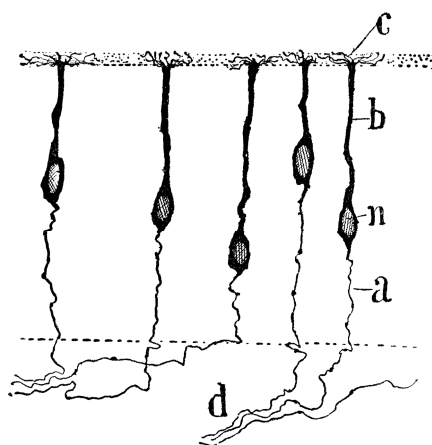


Fig. 7. — Células bipolares de la mucosa olfatoria. [Método de Golgi]. — *a*, axon ; *b*, expansión periférica ; *c*, apéndices libres de ésta ; *d*, expansión central ; *n*, núcleo].

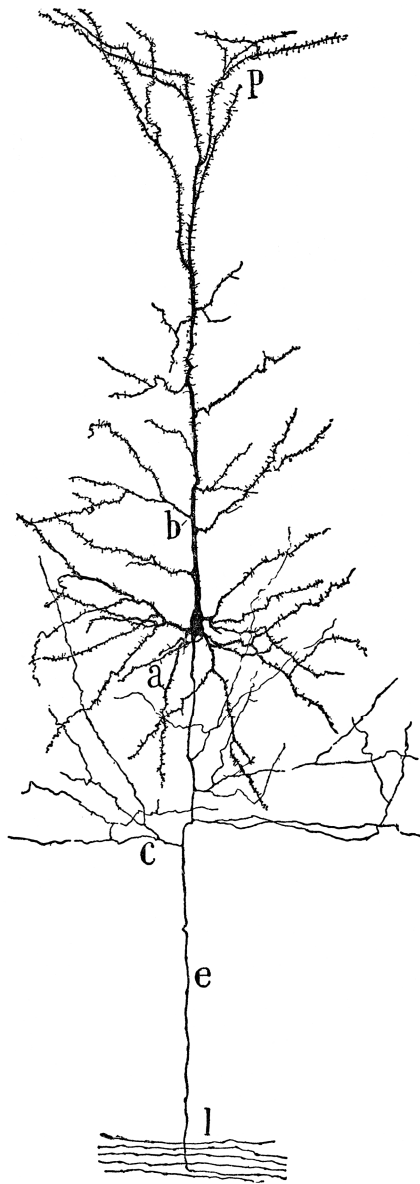


Fig. 8.— Célula piramidal del cerebro del conejo. Tipo celular de penacho protoplásmico. [Método de Golgi]. — *a*, expansiones protoplasmáticas basilares ; *b*, tallo y sus ramas ; *c*, colaterales del cilindro-eje ; *e*, cilindro-eje largo ; *l*, substancia blanca.

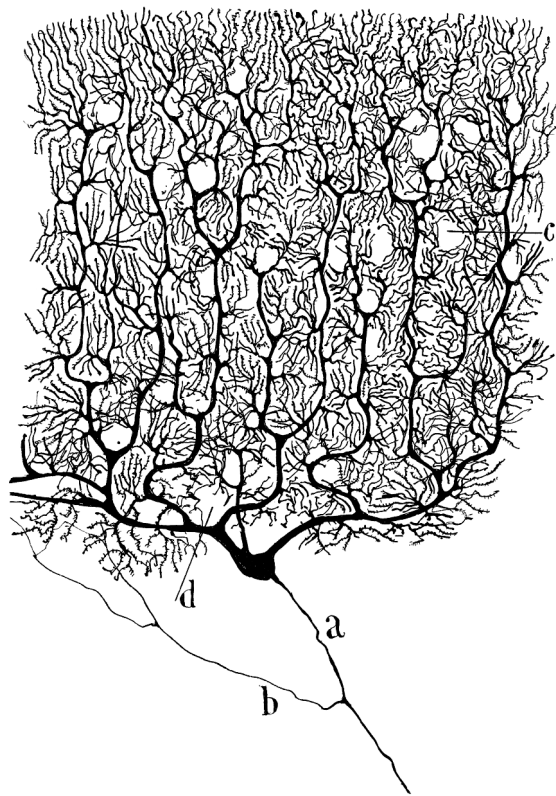


Fig. 9. — Célula de Purkinje del cerebello humano. Método de Golgi.
[*a*, cilindro-eje ; *b*, colateral recurrente ; *c* y *d*, vacíos preparados en el ramaje protoplásmico para las células estrelladas.]

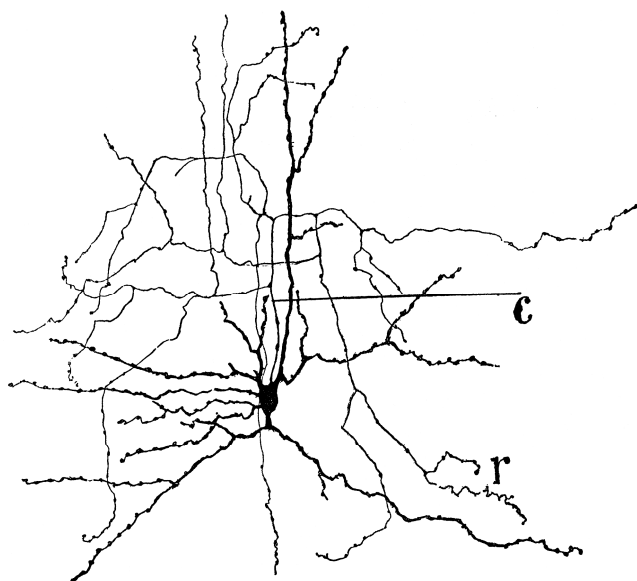


Fig. 10. — Célula de axon corto de la corteza cerebral. [Método de Golgi.]

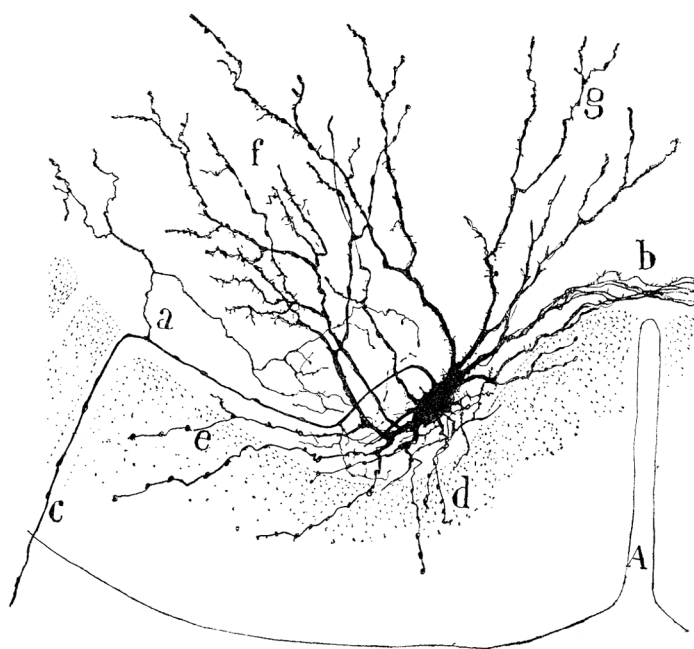


Fig. 11. — Célula motriz de la médula espinal. Feto de gato. [Método de Golgi.] — [A, surco anterior de la médula], c, axon ; a, colaterales de éste ; b, f, g, expansiones dendríticas.