CAPITULO XXXI

CONTINUACIÓN DEL ESTUDIO DE LA RETINA

Retina de los vertebrados inferiores (aves, reptiles, batracios y peces). — Estructura de la foseta central de la retina. — Histogenesis retiniana. — Conexiones de los elementos retinianos, é inducciones fisiológicas sacadas de la estructura de la membrana visual.

Uniformidad de estructura de la retina en los vertebrados.

Ligeras variaciones según los casos.

Naturaleza de las variaciones.

La retina, como casi todos los aparatos nerviosos sensoriales y ganglios periféricos del sistema nervioso, presenta en la serie animal una gran unidad estructural. Mamíferos, aves, reptiles, batracios y peces, poseen las mismas capas retinianas, y en cada una de ellas los mismos tipos de neuronas é igual mecanismo de conexión. Sin embargo, como, dada la diversa conformación del ojo, y las condiciones algo diferentes en que la visión se efectúa en cada animal, éste no recoge del mundo exterior exactamente las mismas impresiones, concíbese bien que cada tipo de vertebrado presente, á título de acomodación utilitaria y económica á su especial ambiente físico y particulares necesidades de la lucha por la vida, algunas interesantes mutaciones de estructura. Como vamos á ver en seguida, tales cambios no afectan á lo esencial del plan, sino á la morfología, abundancia y posición de las neuronas, y muy particularmente á la figura, tamaño y composición química de las células visuales ó receptoras.

RETINA DE LAS AVES

Historia.

Esta retina, la más perfecta y complicada que existe, ha sido objeto de muchas investigaciones. Casi todos los histólogos antiguos, tales como Müller, Schultze, Schwalbe, W. Krause, Dobrowsky, Hoffmann, Schiefferdecker, etc., han consagrado atentos análisis al tema. Entre las modernas investigaciones deben citarse las de Dogiel, realizadas por el método de Ehrlich, las nuestras efectuadas con este método y el de Golgi, las de Ressnikoff, etc. Los resultados de tales estudios serán expuestos en el resumen siguiente.

Diferencia entre las aves diurnas y nocturnas.

Capa de los bastoncitos y conos. — El primer hecho que llama la atención al examinar esta capa en las aves, es la pobreza extrema de los bastoncitos, cualquiera que sea el área retiniana explorada. La retina de las aves consta, pues, esencialmente de conos. Una excepción interesante hay : las aves nocturnas, en donde según resulta de nuestras investigaciones, los bastoncitos abundan casi tanto como en los mamíferos.

Bastoncitos. — Presenta, como en los mamíferos, artículo externo é interno, siendo ambos finos en unas aves (nocturnas, pájaros), y gruesos en otras (gallináceas). La fotoestesina se ha demostrado en los bastoncitos de las aves nocturnas.

Esfera grasienta coloreada.

Conos. — Más delgados que en los mamíferos, se caracterizan sobre todo por un rasgo interesante : en el límite entre ambos artículos yace una esfera grasienta coloreada (órgano ausente en los mamíferos), que ocupa casi todo el diámetro de la fibra, de suerte que no puede llegar al artículo externo ó

porción sensible, sino una luz monocromática, ó por lo menos muy empobrecida de las demás radiaciones del espectro. Los colores de dichas esferas son : el rojo, el naranja, el amarillo y el verde. El azul es más raro, y ha sido negado por Schwalbe ; pero W. Krausse, Dobrowsky y Greeff, afirman su existencia. Algunos conos, en fin, muestran gotas grasientas incoloras. El reparto de las esferas coloreadas es desigual, y varía en algunas aves, según hace notar Waelchli (1). En el palomo, la porción posterior superior de la retina exhibe una gran abundancia de esferas rojas (campo rojo) ; en el resto predominan las amarillas. Este mismo autor ha reconocido que las esferas de un determinado matiz yacen en el cono á nivel diverso que las de otros colores. Según Genderen Stort (2), habría hasta cuatro pisos ó series de esferas. Añadamos aún que los conos con grano rojo, suelen poseer en todo el artículo interno finas granulaciones rosáceas, como mostraron Schultze, Beauregard y otros sabios (fig. 646, *a*).

Granulaciones rosáceas en el artículo interno.

[Entre otras particularidades de los conos en las aves, citaremos la existencia de *conos oblicuos* y de *conos gemelos* ; el nombre de los primeros proviene de la expansión descendente oblicua salida del cuerpo ; el de los segundos de la asociación y casi soldadura del cuerpo y de los artículos interno y externo de los dos conos. Estudiaremos mejor sus particularidades en la capa siguiente].

[**Capa de los cuerpos de las células visuales**[A]]. — Diferénciase bien (según resulta de nuestras observaciones en los pájaros, palomo y gallináceas), el cuerpo del cono del bastón. Mientras que éste es recio, tiene el núcleo hacia el centro de la zona y se termina por un pié grueso, de donde brotan muchos hilos horizontales ; el del cono yace en todos los planos de la citada capa y exhibe una prolongación descendente delgada, terminada en un grumo conoideo erizado de pocos apéndices. El contraste entre ambos elementos visuales aparece muy bien en los pájaros, donde, según se aprecia en la figura 647, *a*, *b*, la base del bastón termina en plano más exterior que la del cono, y además da origen á un penacho de largos filamentos descendentes y oblicuos.

Diferencias entre el cuerpo del cono y el del bastón.

En las gallináceas y la paloma se halla, además, una variedad de conos descubiertos por nosotros y confirmados por Ressnikoff : los *conos oblícuos,* cuya expansión descendente corre inclinada ó en arco, para terminarse á favor de una gruesa varicosidad en el plano más bajo de la capa plexiforme [(fig. 647, *d*)]. A veces, esta prolongación recorre, antes de terminar, un buen trayecto horizontal, del cual emanan algunas colaterales (figura 648, *a*).

Conos oblicuos.

En las aves, obsérvanse también los *conos gemelos,* es decir, parejas de elementos en íntimo contacto longitudinal, uno de los cuales es más pequeño que el compañero (cono accesorio). Como nuestras pesquisas pusieron de manifiesto, cada elemento de la pareja representa un conductor individual, pues la varicosidad ó pié de la prolongación descendente reside en plano diferente de la zona plexiforme y entra verosímilmente en relación con una

Conos gemelos.

(1) *Waelchli* : Zur Topographie der gefärbten Kugeln der Vogelnetzhaut. *Arch. f. Ophtahlm.*, Bd. XXIX, 1883.

(2) *Van Genderen Stort* : Ueber Form und Orstveränderungen der Netzhautele mente unter Einfluss von Lich, etc. *Arch. f. Ophthalm.*, Bd. XXXIII, 1887.

bipolar especial (fig. 648, *d*).

Frecuencia de las células visuales en las aves.

Según dejamos consignado más atrás, los conos son raros en las aves nocturnas ; no faltan, sin embargo, en la lechuza [(*Strix flammea* Lin.) y mochuelo [(*Strix otus* Lin.) (, animales estudiados por nosotros, comportándose como en las aves diurnas. En cambio, el bastón, sumamente abundante, se singulariza por terminar en el primer plano de la zona plexiforme, á la manera de los homólogos de los mamíferos, á favor de una varicosidad lisa (1), sin radiaciones filamentosas.

Células : 1º *en brocha.*

[**Capa de**] **células horizontales**. — Son mucho más pequeñas que en los mamíferos, constituyendo una hilera, regular. En nuestros preparados adoptan dos formas : *1.ª Forma de borla ó brocha*, muy numerosa, provisto de infinidad de apéndices ascendentes (fig. 648, *h*) y de un axon horizontal, que se termina á una distancia variable, mediante una ramificación espinosa y muy característica. *2.ª Forma estrellada* ; corpúsculo menos abundante que el precedente, de figura más aplastada y de más largas y horizontales dendritas ; su axon, seguido en los pájaros durante largos trayectos, acaba en una arborización algo más extensa que el tipo precedente (fig. 652, I, y 648, *g*). La primera forma ha sido confirmada por Ressnikoff.

2º *estrelladas.*

Sus dos tipos.

[**Capa de**] **células bipolares**. — Constituyen también dos tipos : 1.° *Tipo grueso*, rico en protoplasma, con numerosas expansiones ascendentes, pero sin maza de Landolt (fig. 650, *n*). 2.° *Tipo fino*, abundante, de figura ovoidea, protoplasma escaso, yacente en diversos planos de la zona de los granos internos ; de sus dos expansiones, la interna se termina mediante un penacho varicoso en diversos pisos de la zona plexiforme interna, no sin haber emitido antes, según descubrimos nosotros en las aves, reptiles y batracios, arborizaciones colaterales para los pisos superpuestos ; la periférica engendra un penacho horizontal repartido en la zona plexiforme externa, pero, además, conforme hicimos notar contemporáneamente Dogiel (2) y nosotros (3), emite una fibra ascendente, terminada libremente mediante una varicosidad al nivel ó un poco más allá de la membrana limitante externa. Este apéndice se conoce con el nombre de *maza de Landolt,* en honor del autor que primero lo reconoció en la retina de los batracios, y abunda mucho en la paloma y gallináceas, pero en los pájaros no hemos conseguido impregnarla (fig. 650, *m*, *o*, *p*).

Maza de Landolt.

Probable papel de los dos tipos de bipolares

Es probable que, á la manera de lo que sucede en los mamíferos, la bipolar de tipo grueso se conexione con los bastones, y la de tipo delgado con los conos.

Células estrelladas [*sin axón*]. — Entre las células bipolares, la retina de

(1) *Cajal* : *Anat. Anzeiger*, 1889.

(2) *Dogiel* : Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden. *Anat. Anzeiger*, , nos 4 u. 5, 1888. — Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. *Anat. Anzeiger*, mai, 1888. — Die Retina der Vögel. *Arch. f. mikrosk. Anat*., Bd. XLIV, 1894.

(3) *Cajal* : Estructura de la retina de las aves. *Rev. trimestr. de Histol. norm. y patol.*, nº 2, Agosto de 1888. — Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. *Anat. Anzeiger*, n° 4, 1889.

los pájaros encierra también, según hemos hecho notar en trabajo reciente (1), unos corpúsculos estrellados, ovoideos ó triangulares, sin orientación precisa y provistos de varias expansiones descendentes, relativamente cortas, y de otras ascendentes terminadas mediante ramificaciones complejas en la zona plexiforme externa. Ignoramos cuál sea la significación de estos elementos, en los cuales no hemos podido hallar expansión funcional (fig. 651, *a*, *b*).

Las tres especies de amacrinas.

[**Capa de las células**] **amacrinas**. — La capa de estos elementos contiene tres clases de neuronas : amacrinas propiamente dichas, células de axon corto ó amacrinas de asociación, [las amacrinas gigantes] y las células gangliónicas dislocadas.

Diferencias con los mamíferos.

[1º] Las *amacrinas propiamente dichas* responden á la descripción hecha más atrás, discrepando de las correspondientes de los mamíferos en su mayor abundancia, en la variedad y elegancia extraordinaria de sus tipos y en la inusitada riqueza de las arborizaciones horizontales, las cuales en las regiones más espesas de la retina se ordenan en siete pisos. En la figura 650 y 653, presentamos algunas variedades de estas células, cuya descripción detallada podrá verse en nuestro libro extenso sobre la retina. Repárense las amacrinas monoestratificadas (grandes, pequeñas, de penacho recogido y varicoso, de penacho fino, claro y extenso, etc.), las biestratificadas y las difusas. En algunos parajes hemos hallado también amacrinas triestratificadas (fig. 651, *d*).

Pisos de arborización.

Variedades celulares.

Caracteres.

[2º] *Células de axon corto ó amacrinas horizontales.* — Estos singulares elementos descubiertos por nosotros (2), afectan figura de pera y están provistas : de un penacho descendente de dendritas cortas, gruesas, muy sobriamente ramificadas, á veces representado por un solo apéndice dentellado y terminado á breve distancia ; y de un axon robusto, horizontal, [nacido de la extremidad inferior de la expansión descendente ó de una de sus dendritas], que camina ya por el espesor del piso primero, ya por la frontera superior de la plexiforme interna, y el cual, tras un itinerario larguísimo, se resuelve en una arborización horizontal tupida, instalada en el mencionado piso primero, y relacionada con un grupo de tallos de amacrinas ordinarias (fig. 652, *b*). Como veremos más adelante, las preparaciones de Ehrlich enseñan que en torno del soma y dendritas de tan interesantes elementos se dilata la arborización terminal de las fibras centrífugas (3).

Articulaciones.

Errores debidos al azul de metileno.

Las citadas células han debido ser vistas, aunque imperfectamente, por Dogiel ; pero el método usado por este autor (azul de metileno), no permite esclarecer su

Comienza cuerpo menor.

(1) *Cajal* : Nouvelles contributions á l'étude histologique de la rétine, etc. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, nº 5, 1896.

(2) *S. R. Cajal :* Sobre unos corpúsculos especiales de la retina de las aves. *Actas de la Socied. españ. de Histor. natur.,* 3 de Julio de 1895. Véase también : Nouvelles contributions a l'étude histologique de la retine. *Jour de l'Anat. et de la Physiol.,* etc., núm. 5, vol. 32, 1896.

(3) Estas células, que nosotros habíamos teñido solamente con el método de Golgi en la retina de los pájaros, las hemos impregnado también recientemente en la paloma. Sus caracteres son iguales que en los pájaros, salvo que suelen exhibir dendritas algo más largas y ramificadas.

morfología. Además, la circunstancia frecuente de colorearse estos elementos contemporáneamente con las fibras centrífugas, con quienes se relaciona, expone á cometer errores, sobre los cuales hemos llamado la atención en otro trabajo (1).

Células horizontales de axon corto de Dogiel ; su existencia improbable.

Dogiel (2) menciona en las aves la existencia de ciertas células horizontales, pequeñas y semilunares, situadas inmediatamente por fuera de la zona plexiforme, y las cuales poseerían un axon corto, fino, ramificado en igual plano de dicha capa. Carecemos de experiencia personal sobre tales elementos (en nada parecidos á los precedentes), que no se muestran ni en nuestros preparados de Ehrlich ni en los de Golgi. Nos inclinamos, empero, á suponer que el sabio ruso ha tomado por neuronas de axon corto ciertas amacrinas semilunares, hace tiempo descritas por nosotros en la retina de las aves, cuyas radiaciones múltiples y larguísimas (algunas de las cuales habrá tomado quizás por axon), se extienden por el espesor del primer piso de la zona plexiforme (fig. 653, B).

Acaba cuerpo menor.

[3º] *Amacrinas gigantes*. — Por fin, existe, con mucha abundancia, en las aves, un tipo de amacrinas gigantes cuyas expansiones primero gruesas, después más adelgazadas, se asemejan bastante a axones ; las describiremos a propósito de la retina de los reptiles.

Células ganglionares dislocadas ó células de Dogiel.

Las *células ganglionares dislocadas* [de la capa de las amacrinas] fueron descubiertas por Dogiel y confirmadas por nosotros. Tales corpúsculos, que llamaremos *células de Dogiel* en honor de su descubridor, son escasas y voluminosas, afectan forma semilunar ó mitral, y poseen dendritas y axon. Las dendritas son espesas y comunmente horizontales, distribuyéndose por el primer piso de la zona plexiforme interna ; el axon, que desciende verticalmente, sin emitir colaterales, se continúa con una fibra del nervio óptico. La circunstancia de comportarse substancialmente estas células (salvo la posición), como las células gangliónicas destinadas á la zona primera, autorizan la suposición de que los elementos de Dogiel no son otra cosa que corpúsculos gigantes de la zona novena, dislocadas de su yacimiento común, en virtud de adaptación á la ley de economía de espacio (fig. 655, A).

Capa de las células gangliónicas. — Ostenta en las aves, y singularmente en los pájaros, cantidad grandísima de neuronas, entre las cuales descuellan las estratificadas por lo vario de sus tamaños y formas y por la exquisita elegancia de los plexos horizontales en que sus dendritas se resuelven. La inspección de la fig. 655, donde reproducimos algunos de los principales tipos de esta variedad celular, nos dispensa de entrar en detalles descriptivos. Las variedades de gangliónicas mono-estratificadas son casi iguales que las de los reptiles dibujadas en las figs. 658 y 659.

Células ganglionares.

Amacrinas dislocadas.

Contiene, además, esta zona un gran número de *amacrinas dislocadas*, cuyo tallo fino ascendente engendra en el piso tercero un *bouquet* ó arborización terminal aplanado, de gran densidad y delicadeza ; sus ramos son tan varicosos que á flojos aumentos semejan montones de gránulos.

Capa de las fibras del nervio óptico. — Consta de *axones centrípetos*, la mayoría de diámetro mediano ó escaso, y de *axones centrífugos*, de ordinario

(1) *Cajal* : *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1896.

(2) *Dogiel* : Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliosen Schicht der Vogelretina. *Anat. Anzeiger*, nº 23, 1895.

más robustos y arborizados, como en los mamíferos, en la zona de las células amacrinas. En las aves, estos últimos conductores se colorean muy fácilmente, tanto por el método de Golgi como por el de Ehrlich.

Trayecto intra-retiniano.

[*Fibras centrífugas*. —] En la fig. 654 presentamos las principales variedades de fibras centrífugas de la retina de la paloma ; en la fig. 655, *a*, *b*, mostrarnos estos mismos conductores en la retina de los pájaros. Adviértase que la fibra procede de la capa de las fibras ópticas, y después de atravesar indivisa la zona plexiforme, aborda la capa de las amacrinas y se descompone en una arborización de ramos cortos, gruesos y fuertemente varicosos. Algunas veces, la fibra se bifurca en el espesor de la plexiforme interna ó más arriba, y engendra dos arborizaciones algo separadas ; no es raro tampoco notar que, antes de producir la ramificación terminal, dicho conductor camina horizontalmente un cierto trecho por debajo de las amacrinas.

Arborización terminal en nido.

Como demostramos nosotros (1) y confirmó Dogiel (2), la arborización terminal constituye á menudo un elegante nido, situado en torno del soma de una amacrina, célula que en un principio creímos pertenecía al tipo común, pero que, estudios ulteriores, permitieron suponer que corresponde á las amacrinas de asociación [; lo que es cierto, al menos, en las palomas].

Ramas terminales ascendentes y descendentes.

Variedades de arborización.

Además del nido propiamente dicho, la arborización de las fibras centrífugas emite siempre dos clases de ramas : *ascendentes*, relativamente finas y no constantes, que acaban libremente en lo alto de la zona de las amacrinas (fig. 654, *a*), é *inferiores* ó basilares, que corren horizontalmente, dando revueltas al nivel de la frontera inferior de las amacrinas. Estas dos categorías de ramas, que sólo aparecen bien desarrolladas en la paloma, se relacionan verosímilmente con las amacrinas comunes. En los pájaros y gallináceas (fig. 655, *d*, *f*), la ramificación es á menudo tan sobria que se reduce á la cesta terminal, y á veces á una simple maza con excrecencias, apoyada sobre una amacrina de asociación. A menudo, cuando las ramas son pocas y breves, se advierte que éstas se ponen en contacto con las dendritas de la amacrina de asociación (figura 655, *d*, *f*). En suma, mediante el nido terminal y las ramas accesorias, cada fibra centrífuga lleva su influencia central á un espongioblasto de asociación, así como á un grupo de amacrinas ordinarias (3).

Articulaciones de las fibras centrífugas.

Comienza cuerpo menor.

Historia.

La descripción precedente ha sido confirmada en lo substancial por Dogiel quien en reciente trabajo, abandona su antigua opinión de que nuestras fibras centrífugas no eran sino axones nacidos en la retina de ciertas células especiales. También Ressnikoff las ha confirmado en las gallináceas (4).

Otras fibras centrífugas de Dogiel ; su existencia improbable.

Además de las fibras centrífugas que acabamos de exponer, existirían, según Dogiel (5), otras, las cuales, después de cruzar la zona plexiforme interna, se

(1) *Cajal* : Nota de la traducción alemana de nuestra obra sobre la retina. Véase, Die Retina der Wirbelthiere, traducción del Dr. Richard Greef, Wiesbaden, 1894.

(2) *Dogiel* : *Anat. Anzeiger*, n°23, 1895.

(3) Recientes estudios nos han persuadido de que también en la paloma lo principal de la arborización se conexiona con las dendritas dentelladas de las amacrinas de asociación.

(4) *Ressnikoff* : Contribution à l'étude de la structure de la rétine des oiseaux (en russe), 1897.

(5) *Dogiel* : Die Retina der Vögel. *Arch. f. mikrosk. Anat*., Bd. XLIV, 1895.

bifurcarían repetidas veces por encima de ésta y engendrarían extensas y complicadas arborizaciones finas aplanadas. Hasta ahora no hemos conseguido observar esta variedad de fibras aferentes ni por el método de Ehrlich ni por el de Golgi.

Acaba cuerpo menor.

Neuroglia retiniana. — No hemos encontrado células en araña [astrocitos] en la capa de las fibras ópticas, pero sí corpúsculos ó fibras de Müller, que se diferencian de los correspondientes de los mamíferos en que alrededor de la frontera superior de la plexiforme interna se resuelven en un manojo de hebras descendentes, libres al nivel de los pisos de articulación, y ásperos en los intervalos de éstos, que se terminan por otros tantos conos en la membrana limitante interna. El conjunto de la proyección fibrilar se parece á una escoba [(fig. 217, B)].

RETINA DE LOS REPTILES

Historia.

Esta interesante retina ha sido estudiada por Schultze, Hannover, Hoffmann, Ranvier, W. Krause, etc. Los métodos modernos han sido aplicados por Dogiel en la tortuga [(*Testudo*)], y por nosotros en la lagartija [(*Lacerta muralis)*], lagarto [verde (*L. viridis*), lagarto de las cepas (*L. stirpium*), lagarto ocelado (*L. ocellata*)], culebra [(Coluber)] y camaleón [(*Chamaeleo*)].

Analogía de la retina de los reptiles y aves.

La retina de los reptiles tiene un extraordinario parecido con la de las aves, á la cual se aproxima por el número considerable de amacrinas y células gangliónicas, la copia de bipolares y la figura y constitución de las células visuales. Esta semejanza nos dispensará de entrar en muchos detalles.

Ausencia de bastones.

Esfera de grasa.

Capa de las prolongaciones receptoras de las células visuales. (Conos y bastones). — Como han reconocido muchos autores, esta capa encierra exclusivamente conos, cuya morfología y estructura recuerdan las de las aves. Entre el artículo interno y externo preséntase también una gota de grasa coloreada, que en la tortuga y el lagarto exhibe matices rojos, amarillos, verdes y azules. En otros reptiles los colores se presentan más pálidos y aun pueden faltar (fig. 656, *a*).

Conos gemelos.

También se observan *conos gemelos*, descritos por M. Schultze, Hoffmann, Ranvier. A la manera de las aves, el grano final del cono accesorio se termina en plano distinto de la capa plexiforme que el principal [(fig. 656, *b*)].

Capa de los cuerpos de las células visuales. — En ella aparecen por lo común tres series de núcleos : las dos externas pertenecen al cuerpo de los conos ; la profunda, contiene somas de bipolares dislocadas.

Cuerpo de los conos.

Los cuerpos de conos se distinguen como en las aves en rectos y oblícuos [(fig. 656, *a* y *c*)], terminándose por una masa protoplásmica de que brotan apéndices cortos conexionados con el penacho de las bipolares. El grumo final del cono oblícuo yace en plano más profundo (fig. 656, *c*).

Bipolares dislocadas.

Las *bipolares dislocadas* son las *células basales externas* de Ranvier, vistas por este autor en el gecko [(*Platidactylus*)] y por Hoffmann en la tortuga. Como mostramos en la fig. 656, *d*, trátase de verdaderas bipolares,

cuyo soma ha emigrado á la zona de los cuerpos de las células visuales ; por debajo del núcleo nace el penacho horizontal para la zona plexiforme externa ; y de lo alto emana la maza de Landolt, descubierta por Hoffmann en la tortuga y reconocida por nosotros en varias especies de reptiles.

[**Capa de las**] **células horizontales**. — Según ocurre en las aves, existen también dos clases : células en forma de brocha y con axon horizontal terminado en un penacho de ramas breves y ascendentes (fig. 656, *g*) ; células estrelladas y aplanadas de axon fino, cuya terminación no hemos observado.

[**Capa de las**] **células bipolares**. — Además de la variedad de soma dislocado ya mencionado, se presentan en los reptiles dos especies de bipolares : 1.° Ciertas células descubiertas por nosotros y provistas : de soma recio, situado por debajo de la plexiforme externa, á la cual envía un manojo de apéndices ascendentes gruesos y cortos, y de una prolongación descendente que extiende su arborización final en la proximidad de las células gangliónicas. 2.° Bipolares de cuerpo pequeño y ovoideo, armado de maza de Landolt, y cuya expansión descendente origina, mediante colaterales, según reconocimos nosotros, varios plexos horizontales emplazados en el espesor de la zona plexiforme interna (fig. 656, *e*, *f*).

Variedades.

Maza de Landolt.

[**Capa de las**] **células amacrinas**. —Tan numerosas y variadas como en las aves, clasifícanse también en monoestratificadas, biestratificadas y difusas. Entre los tipos variadísimos hallados por nosotros en la retina del lagarto [ocelado] y camaleón, merecen mencionarse : un corpúsculo gigante (1), cuyas ramas terminales, al principio gruesas, se adelgazan bruscamente, haciéndose lisas, larguísimas y rectilíneas ; y otro, cuyo penacho terminal engendra una elegante radiación de fibras horizontales de extraordinaria longitud y regularidad (fig. 657, *h*). Existen, además, en esta capa, según mostró Dogiel, células nerviosas de axon largo y de forma mitral (nuestras *células gangliónicas* dislocadas) (fig. 656, *h*).

Variedades.

Gangliónicas dislocadas.

[**Capa de las**] **células gangliónicas**. — Coinciden en sus formas, tamaño y disposición con las de las aves, salvo variantes de poca importancia. Los corpúsculos estratificados afectan en sus ramajes una gran elegancia, sobre todo ciertas células menudas que engendran plexos dendríticos cerrados, de tanta delicadeza, que hay que apelar al 1'30 apocromático de Zeiss para resolverlos bien (fig. 658, A, B, y 659, E). Son notables también las gangliónicas gigantes (fig. 659, I) y las mono-estratificadas de la zona primera (figura 659, G), bien reconocibles por la delgadez de sus ramas ascendentes y plexo terminal.

Células gangliónicas.

Amacrinas dislocadas.

También las amacrinas dislocadas son abundantes en los reptiles, en donde se comportan como en las aves (fig. 659, D, F) ; su penacho protoplásmico engendra una línea granulosa especial de la capa plexiforme interna.

Fibras de Müller. — Recuerdan las de las aves, de la que desvían sólo por presentar un haz descendente, más pobre en fibras, apareciendo éstas cubiertas de apéndices colaterales más largos y complicados (fig. 660).

[(1) Este tipo singular, del cual se diría que posee tantas expansiones nerviosas como ramas, lo hemos encontrado recientemente en gran abundancia en la retina de las aves.] [B]

RETINA DE LOS BATRACIOS

Diferencias con los otros vertebrados.

Estudiada por los histólogos antiguos, ha sido objeto de análisis detallados con los métodos modernos por Dogiel y nosotros. Las particularidades más interesantes, que distinguen esta retina de la de los demás vertebrados, atañen sobre todo á la capa de conos y bastones.

Capa de los conos y bastones. — Se compone de conos, bastones rojos y bastones verdes.

Conos.

El *cono* es muy pequeño y corto con relación á los bastones ; el artículo interno se presenta espeso, granugiento y provisto de un corpúsculo elipsoide voluminoso : el artículo externo es muy breve y fino. Entre ambos yace un glóbulo grasiento, incoloro ó ligeramente pajizo. Según dejamos más atrás expuesto, el artículo interno goza en la rana de una gran contractilidad bajo la influencia luminosa (fig. 661, *c*).

Bastones 1º rojos

Los *bastones rojos* se distinguen bien, aparte su color, debido á la púrpura visual, por el espesor notable y considerable longitud del artículo externo, coloreable en negro por el ácido ósmico, y fácilmente descomponible en placas transversales. El articulo interno [, *b*,] es cortísimo, granuloso, incoloreable por el ácido ósmico y exhibe en su cabo periférico un elipsoide truncado (semielipsoide), cuya cara plana toca al artículo externo á favor de una línea de una substancia transparente (fig. 661, *b*).

2º verdes.

Los *bastones verdes*, así llamados por estar su artículo externo impregnado de una materia colorante verde sensible á la luz, fueron descubiertos por Schwalbe, y bien descritos por Hoffmann, Krause y otros ; se reconocen por la delgadez y longitud extrema del articulo interno que da al conjunto aspecto de maza (fig. 661, *a*).

[Aplicando el método del nitrato de plata reducido y el de Bielschowsky al estudio de la retina de los batracios, Held (1) ha visto dos detalles muy interesantes. Ha encontrado, en el articulo interno de los bastones rojos y verdes de la rana, un *diplosoma*, lo que confirma el descubrimiento hecho por Fürst en la retina embrionaria. Ha encontrado además que este diplosoma da nacimiento a un filamento marginal, que corto en el interior del segmento externo del bastón, se adelgaza progresivamente y termina por perderse hacia la extremidad libre de la célula visual. Held le dio el nombre de *filamento externo del bastón* (*Stäbchenaussenfaden*). Los conos rudimentarios de la rana encerrarían igualmente diplosomas y filamentos externos. Según Held, Kolmer habría visto antes que él estos filamentos en la rana con el método de Bielschowsky.]

Diplosoma de Held en los bastones.

Filamento externo del bastón.

[**Capa de los cuerpos**] **de las células visuales**. — A semejanza de los reptiles, forman tres hileras : dos externas correspondientes á los granos de los bastones verdes y rojos, y una interna constituída por los cuerpos de los conos y células bipolares dislocadas.

Cuerpo de los conos.

A diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, el cuerpo del cono es recio

(1) *Held* : Zur weiteren Kenntnis der Nervendfüsse u. zur Struktur der Schzellen, etc. *Abhandl d. math.-physik. Klasse d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch*., Bd. XXIX, nº 2, 1904.

y se termina por una expansión ancha, de la cual brotan numerosas fibras basales ; en cambio, el cuerpo, y sobre todo el apéndice descendente de los bastones es más delgado y se termina por una intumescencia de pequeño volumen y erizada de apéndices divergentes. Esta particularidad viene en apoyo de la opinión de Steinlin (1), que diputaba los bastones de la rana homólogos de los conos de los demás vertebrados ; sin embargo, el criterio morfológico debe posponerse en este caso al funcional y, puesto que la púrpura retiniana existe en el artículo externo de las células visuales terminadas en la capa plexiforme á favor de un pié de cono, por bastones y no por conos debemos estimarlas (figura 661, *c*).

Cuerpo de los bastones.

Bastones oblícuos.

Además de los bastones rectos, hemos hallado también en la rana bastones de expansión descendente oblícua, semejantes á los [conos oblícuos] descritos en aves y reptiles (fig. 661, *b*).

Bipolares dislocadas.

Las *bipolares dislocadas* son más raras que en los reptiles, pero existen, según han demostrado muchos autores (Krause, Ranvier, Dogiel, Schiefferdecker, etc.). [Las propiedades morfológicas de estos elementos fueron bien determinadas por Dogiel (2) en los peces (ganoides).]^{B} En los batracios, donde nosotros los hemos impregnado por el cromato de plata, muestran la misma morfología que en los reptiles y aves, como puede verse en la fig. 661, *e*.

Variedades.

[**Capa de las**] **células horizontales**. — Según Dogiel, que las ha coloreado en la rana con el azul de metileno, existiría un solo tipo : el llamado por él *célula estrellada*, cuya naturaleza nerviosa no logró determinar. En nuestros preparados se distinguen dos clases de células : 1.°, elementos gruesos semiesféricos, cuyo soma emite por su cara externa un manojo de expansiones cortas terminadas por arborizaciones digitiformes ascendentes, así como un axon fino y largo, horizontal ; y 2.°, elementos estrellados de largas dendritas horizontales ; este tipo corresponde á las *horizontales externas* ó pequeñas de los mamíferos. El axon de ambas clases de células se termina en el espesor de la zona plexiforme externa por arborizaciones libres (fig. 661, I, y 662, *d*).

Variedades.

[**Capa de las**] **bipolares y amacrinas**. — Coinciden con las de igual nombre de los reptiles ; se presentan, por tanto, los dos tipos de bipolares (grueso y delgado ó sin maza y con maza), y una variedad considerable de espongioblastos, entre los que descuellan los de larguísimas radiaciones horizontales. Tampoco faltan las gangliónicas dislocadas, descubiertas por Dogiel (fig. 662, *g*).

Células estrelladas.

Es muy posible que la capa de las amacrinas contenga también ciertos elementos estrellados análogos á aquellos que en las aves y los peces emiten expansiones finas ascendentes arborizadas en la capa plexiforme externa. Las fibras que dibujamos en la fig. 661, J, abogan en favor de esta opinión.

Ganglionares.

[**Capa de**] **células gangliónicas**. — Son también muy numerosas, apareciendo las formas y tipos ya conocidos, con variantes de figura que pueden apreciarse en los grabados. Abundan particularmente las gigantes

(1) *Steinlin* : Ueber Zapfen und Stäbchen der Retina. *M. Schultze's Archiv*, Bd. IV, 1868.

(2) *Dogiel* : Ueber das Verhalten des nervösen Elemente in der Retina der Ganoïden Reptilien, Vogel und Säugethiere. *Anat. Anzeiger,* nº 4 u 5, 1888.

mono y bi-estratificadas (fig. 663, *a, e*) y las difusas (fig. 663, *b*). [Su armazón neurofibrilar ha sido estudiado por Held.]

Amacrina dislocada.

El elegante corpúsculo que hemos llamado *amacrina inferior* ó dislocada, es asimismo constante (fig. 548, *q*).

[**Fibras de Müller ó**] **células epiteliales**. — Retornan al tipo de los mamíferos, con cuya retina tiene la de los batracios muchos puntos de contacto. Así el penacho inferior [de las aves y reptiles] desaparece y la fibra se cubre, al cruzar las zonas plexiformes (fig. 664), de robustas excrecencias y apéndices ramificados.

RETINA DE LOS PECES

Historia.

Estudiada por muchos autores, y principalmente por M. Schultze (1), W. Müller (2), Reich (3), Hannover (4), Denissenko (5), Retzius (6) y W. Krause (7), ha sido explorada por los modernos métodos de impregnación por Dogiel en los ganoides (8), nosotros en los teleosteos (9), G. Retzius (10), L. Neumayer (11), y Schaper (12) en los selacios.

He aquí un resumen de nuestras observaciones en la retina de los teleosteos, cuya estructura coincide en gran parte con la demostrada por Retzius, Neumayer y Schaper en los selacios.

Capa de los bastones y conos. — Alcanza un gran desarrollo en los peces, particularmente en los teleosteos, donde se advierte, como en los mamíferos, una proporción considerable de bastones. Estos son finos y largos [(fig. 665, *b*)], mostrando un artículo interno delgadísimo y granuloso, un artículo externo más largo aún, pero de diámetro mayor, y un elipsoide intermediario de reducida dimensión. Los conos son, por lo contrario, muy espesos, colosales, y constan : de un artículo externo corto, y de un artículo interno recio y largo, una gran parte del cual se halla rellenado por un voluminosísimo elipsoide de aspecto granuloso. En nuestro sentir, la delgadez extrema del artículo interno de los bastones representa una acomodación de espacio al enorme volumen de los conos. En los selacios, semejante desproporción de diámetro entre los conos y bastones no se

Bastones.

Conos.

(1) Schultze : *Arch. f. mikrosk. Anat*., Bd. II, 1866.

(2) *W. Müller* : *Beiträge zur Anatomie und Physiologie*, als Festgabe Carl Ludwig, zum 14 Oktober 1874 ; gewidmet von seinen Schülern. H. 2, 1875.

(3) *Reich* : *Hofmann-Schwalbe´s Jahresber. der Anat. u. Physiol*., 1873 u. 1875.

(4) *Hannover* : La rétine de l'homme et des vertébrés, 1876.

(5) Denissenko : *Arch. f. mikrosk. Anat*., Bd. XIX, 1881.

(6) *G. Retzius* : *Biol. Untersuch.*, Bd. I, 1881 u. Bd. III, 1882.

(7) *W. Krause* : Die Retina : II, die Retina der Fische. *Intern. Monatssh. f. Histol. u. Anat*., Bd. III, 1886.

(8) *Dogiel* : *Anat. Anzeiger,* 1888.

(9) *Cajal* : La retina de los teleosteos, etc. *Act. d. l. Socied. españ. de Hist. natur*., t. 21, 1.° de Junio 1892.

(10) *G. Retzius* : Zur Kenntnis der Retina der Selachier. Upsala, 1896.

(11) *L. Neumayer* : Der feinere Bau der Selachier Retina. *Arch. f. mikrosk. Anat*., etc., Bd. XLVIII, 1896.

(12) *A. Schaper* : Die nervösen Elemente der Selachier-Retina in Methylenblaupräparaten. *Festsch. zum siebenzigsten Geburtstag von Carl. v. Kuppfer*, 1899.

acentúa tanto como en los teleosteos (fig, 665, A).

Conos y bastones ordinarios.

Capa de los cuerpos de las células visuales. — Alberga esta zona exclusivamente los somas y núcleos de los bastoncitos ; el excesivo número de éstos ha dislocado hacia la periferia el cuerpo del cono, cuyo núcleo yace inmediatamente por fuera de la limitante (fig. 665, a). En los selacios, sin embargo, el núcleo del cono ocupa su posición habitual (Schaper). En cuanto al comportamiento de la fibra descendente del cono y del bastón, es la misma exactamente, según reconocimos nosotros, en los teleosteos, que en los mamíferos (fig. 665, C). Retzius ha observado también esta disposición en los selacios.

Bastones de esfera terminal lisa.

Según Neumayer, además de los bastones acabados inferiormente por una esfera lisa, existirán en los plangiostomos otros bastones, de soma más espeso, cuya expansión se termina como en las aves y batracios, es decir, á favor de un pié cónico erizado de apéndices basales. Esta forma de bastón falta probablemente en los teleosteos.

Su gran desarrollo en los peces.

Capa de las células horizontales. — El espesor de esta zona y el desarrollo hipertrófico de las células que contiene (que son las más voluminosas de todo el órgano), constituyen la característica de la retina de los peces, según revelaron las investigaciones de H. Müller, Krause, Schiefferdecker y otros. En nuestros preparados, distínguense más ó menos netamente tres hileras, *externa*, *media* é *interna*.

Sus tres capas.

Células externas. — Corresponden á la *membrana fenestrata* de Krause, y á *las células concéntricas intermediarias* de Schiefferdecker, y constituyen una capa apretada, para formar la cual sus elementos se articulan por sus caras, dejando libres ciertos espacios redondeados para el paso de las bipolares. Morfológicamente, estas células representan á los corpúsculos en brocha de las aves, es decir, que poseen una cara superior erizada de cortas y digitiformes dendritas, una inferior lisa, caras laterales en contacto con los elementos vecinos, y un axon horizontal, larguísimo, que se termina probablemente, como llevamos descrito en los vertebrados superiores, ó sea, por una arborización libre. Esta morfología ha sido confirmada por Neumayer en los selacios (fig. 666, *a*).

Las *células horizontales medias* (*membrana perforata*, de Krause) han sido descritas por W. Krause, Retzius, Schwalbe, Reich, etc. Son análogas á las horizontales externas, de las que difieren solamente por afectar mayor anchura, poseer expansiones ascendentes más robustas y largas, y yacer debajo de las mismas (fig. 666, *b*).

Las *células horizontales internas* componen un estrato irregular salpicado de espacios ó vacuolas pálidas (lo que ha motivado el nombre de *stratum lacunosum* con que Krause lo designa). Según mostró primeramente Schiefferdecker, estos elementos son gruesos, fusiformes, y se estiran en brazos horizontales. En la fig. 666, *e*, *f*, *g*, reproducimos algunos de estos singulares corpúsculos ; adviértese la pobreza de expansiones (no suelen tener más de dos), lo espeso de los tallos de origen, que se adelgazan progresivamente, alcanzando enorme longitud y engendrando por encima de las células bipolares un plexo fibrilar horizontal hace tiempo visto por Schultze y Schwalbe, que no acertaron empero á interpretarlo. En fin, una de las expansiones se asemeja á un cilindro-eje, y es de creer se termine en la

capa plexiforme externa, según la manera conocida. En conclusión ; nuestras observaciones, confirmadas por Neumayer, permiten afirmar que las células horizontales de los peces, consideradas por W. Krause, Schiefferdecker y otros como corpúsculos de sostenimiento, representan células nerviosas de axon corto y horizontal. Su desarrollo colosal en los peces se relaciona quizás con la abundancia de bastones y con exigencias dinámicas de que más adelante hablaremos.

Causas de su desarrollo.

Células bipolares. — Nuestras investigaciones confirmadas por Neumayer, y en parte, también por Retzius y Schaper, probaron la existencia en los peces de dos clases de bipolares : 1.ª, las *destinadas á los bastones* que son células robustas de complicado penacho ascendente, y provistas de un tallo descendente recio, terminado en un bulbo ó arborización corta y grosera, apoyada sobre los corpúsculos gangliónicos ; 2.ª, las *destinadas á los conos*, elementos delgados provistos de penacho horizontal superior, formado de hebras finas y de penacho inferior extendido por diferentes pisos de la plexiforme interna (fig. 665, *d*, *e*).

Los dos tipos celulares.

En nuestros preparados, las bipolares de cono carecen de maza de Landolt ; acaso no existen en los teleosteos. Sin embargo, como acreditan las investigaciones de Retzius, Neumayer y Schaper, la maza de Landolt es constante en los selacios. Este último autor, que ha trabajado con el método de Ehrlich-Dogiel, distingue dos categorías de bipolares de maza : células gruesas, de ancho penacho superior y provistas de un recio cilindro protoplásmico acabado en la limitante externa ; y células menos voluminosas, armadas de una legítima maza de Landolt.

Maza de Landolt.

En los ganoides, ha visto Dogiel (1) células bipolares dislocadas, es decir, yacentes por encima de la plexiforme externa. También Retzius las ha observado en los selacios.

Bipolares desplazadas.

Células estrelladas. — Nuestras pesquisas en la retina de los peces, mostraron la existencia de ciertas células pequeñas, estrelladas, yacentes comunmente por encima de las amacrinas, y las cuales exhiben dos especies de expansiones : ascendentes ramificadas en la capa plexiforme externa donde engendran un plexo laxo; y descendentes algo más gruesas por lo general, terminadas en el espesor de la zona plexiforme interna. Semejantes elementos, que Neumayer ha confirmado en los selacios y que existen también en las aves y batracios, podrían considerarse como amacrinas destinadas á las dos capas plexiformes, dado que no parecen ostentar expansión larga ó funcional. Ciertos elementos piriformes de expansión ascendente arborizada en la plexiforme externa, hallados recientemente por Retzius en los selacios, representan quizá una variedad de estas singulares células desprovistas de apéndices descendentes.

[Capa de las] células amacrinas. — Como hicimos notar en otro trabajo, las amacrinas de los peces constituyen varias especies clasificables por el espesor del soma y expansiones y por el piso donde se extiende la ramificación final. Coincidiendo en gran parte la disposición de las amacrinas de los peces con las de los demás vertebrados, no entraremos aquí

Variedades y número pequeño de amacrinas.

(1) *Dogiel* : Die Retina des Ganoiden. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XXII, 1888. — Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina d. Ganoiden, etc. *Anat. Anzeiger*, n^{os} 4 et 5, 1888.

en minucias descriptivas. Sólo diremos que en los teleosteos se hallan menos amacrinas que en los reptiles y aves, y que sus variedades son menos numerosas, así como los pisos de arborización, ocurriendo algo así como un retorno á la retina, toscamente arquitecturada, de los mamíferos (figura 666, A, B, C). Según Dogiel, los ganoides alojan entre las amacrinas células gangliónicas dislocadas ; en los peces óseos parecen faltar. Tampoco Neumayer, Retzius y Schaper, las mencionan en los selacios.

Ganglionares desplazadas.

[Capa de las] células gangliónicas. — Recuerdan bastante bien á las de la retina de los mamíferos y batracios. Entre los corpúsculos dominantes, hállanse los tipos gigantes, el menudo mono-estratificado, el bi-estratificado, el difuso, etc. Probablemente existen también las amacrinas inferiores ó dislocadas, reconocibles por lo denso y delicado del penacho periférico. Fibras nerviosas centrífugas no hemos visto.

Ganglionares.

Amacrinas desplazadas y fibras centrífugas.

Células epitélicas. — Son semejantes á las de los mamíferos y batracios, salvo la mayor extensión de las láminas para los granos internos y la superior longitud y complicación de los apéndices de la zona plexiforme interna, á la cual llegan también apéndices como algodonosos de porciones más exteriores de la fibra de Müller.

[RETINA DE LOS PECES INFERIORES]. — En los peces más inferiores, tales como el *petromizon* [*Petromyzon*] y la mixina [*Myxine glutinosa*], la estructura retiniana aparece simplificada, y modificada en puntos esenciales. Así Greeff (1) hace notar que en el *petromizon*, la capa de fibras del nervio óptico yace por encima de la plexiforme interna. En la mixina, las investigaciones de Krause (2), y sobre todo de Retzius (3), han revelado una degradación estructural notable, ya que no existen bastones y conos bien definidos, sino células epitélicas que hacen sus veces ; también la disposición de las zonas nerviosas hállase muy alterada y simplificada.

FOSETA CENTRAL DE LA RETINA

Situación, extensión.

Según es bien sabido, posee la retina un paraje, el correspondiente al cabo posterior del eje antero-posterior del ojo, en donde la impresión retiniana alcanza el máximo de precisión y de acuidad. Este territorio aparece á la simple vista como una foseta obscura, cuyo fondo posee, según Schafer (4), una anchura de 1'1 [once décimas de milímetro]. El borde ó valladar de la *fovea* es espeso y ofrece una gran abundancia de elementos. Para dicho autor y Golding-Bird, habría además por detrás de la *fovea* una depresión, cuyo fondo correspondería á la membrana limitante externa ; depresión que sólo en parte vendría á ser compensada por la mayor longitud de los conos. Pero

Presunta foseta externa.

(1) *R. Greeff* : Die mikrosk. Anat. d. Sehnerven u. d. Netzhaut, in GREEF-SOEMISCH *Handbuch d. Augenheilkunde*, 1900.

(2) *Krause* : Die Retina II. Die Retina der Fische. *Intern. Monatsschr. f. Histol. u. Anat.*, Bd. III, 1886.

(3) *Retzius* : Das Gehirn und das Auge von Myxine, etc. *Biol. Unters.* B. F., Bd. VI, 1893.

(4) *Schafer and Golding Bird* : Observations on the structure of the central fovea of the human eye. *Intern Monatssch. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. XII, 1895.

esta foseta externa es negada por Greeff (1), Kuhnt (2) y Dimmer (3).

La foseta central en los diversos animales.

Es interesante saber qué animales poseen foseta central ó paraje de la visión distinta. Entre los mamíferos, sólo el hombre y los primates gozan de este privilegio ; el gato, el perro, el conejo, presentan en su fondo retiniano una área al nivel de la cual los conos son más finos y las zonas retinianas más ricas de células, pero carecen de una verdadera foseta. En cambio, las aves (excepto las gallináceas) la ostentan muy desarrollada, así corno muchos reptiles, entre los cuales es digno de mención, por su bien organizada *fovea*, el camaleón. Según han probado los recientes estudios de Rollin Stomaker (4), que confirman y amplían investigaciones de Müller, Schultze, W. Krause, Chievitz (5), etc. y otros, en ciertas aves (golondrina [(*Hirundo*)], halcón [(*Falco*)], etc.), existen dos fosetas, una *nasal*, correspondiente á la del hombre, y otra *temporal*, es decir, colocada en la porción externa de la retina. La primera parece servir para la visión lateral y la segunda para la visión de frente.

Mancha amarilla.

En el espesor de las paredes y alrededor de la foseta humana, muéstrase un anillo amarillento : la *mácula lutea* [ó *mancha amarilla*] de N. Müller, debida á la presencia de un pigmento amorfo de color amarillo intenso, esparcido por todas las zonas retinianas, menos las correspondientes á las células visuales (granos externos y conos). Este pigmento tiene por misión probable atenuar la intensidad química de los rayos de escasa longitud de onda, que, como se sabe, son los más fotogénicos. Bajo este aspecto puede compararse á las esferas coloreadas del cono de las aves y reptiles.

Estructura de la foseta central.

Cuando se examina un corte fino de la foseta de la retina humana, llaman la atención inmediatamente, aparte de la depresión propiamente dicha, los siguientes rasgos importantes : 1.º, los bastones faltan por completo, siendo reemplazados en el fondo y bordes de la *fovea* por conos ; 2.°, estos elementos aparecen sumamente largos y delgados, no habiendo apenas diferencia de diámetro entre el segmento externo y el interno ; 3.°, la fibra descendente del cono se alarga y oblícua, marchando inclinada desde la región foveal al borde de ésta y parajes inmediatos ; 4.°, la ausencia de bastones, y por consiguiente, de sus granos, da lugar á que los pisos inferiores de la capa de los granos ó cuerpos visuales se muestre vacía de núcleos, resaltando en tal paraje la citada prolongación de los conos, con que se forma una capa exclusivamente fibrilar (*zona fibrosa* de Henle) muy característica de la *fovea* y *mácula latea* ; 5.°, en fin, cerca del fondo de la foseta todas las zonas, á partir de la plexiforme externa, se adelgazan, y en el centro mismo desaparecen las células gangliónicas bipolares y amacrinas.

Diversas investigaciones.

La morfología y conexiones de las células de la foseta central ha sido poco estudiada, á pesar de la grande importancia teórica que tiene la investigación

(1) *Greeff* : *Loc. cit.* (Obra de conjunto sobre la retina).

(2) *Kuhnt* : Histologische Studien an der menschlichen Retina. *Archiv. f. Anat. u. Physiol.*, Anat. Abtheil, 1889.

(3) *Dimmer* : Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Macula lutea des Menschen. Leipzig u. Wien, 1894.

(4) *Rollin Stomaker* : A comparative study of the area of acute vision in vertebrates. *Journ. of Morphology*, vol. XIII, n° 3, 1893, Boston.

(5) *Chievitz* : Ueber das Vorkommer der Area centralis retina in der vier höheren Wirbelthierclassen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, 1891.

del cómo se conexionan las neuronas en una región donde cada cono transmite y recoge una impresión separada. Las investigaciones de Dogiel (1) con el azul de metileno no nos da luz alguna sobre este punto, pues no ha logrado teñir sino la capa de fibras nerviosas, demostrando que todas las partes de la *fovea*, incluso el fondo, originan los conductores del fascículo macular del nervio óptico.

Para saber á qué atenernos sobre este tan importante punto, nosotros hemos estudiado la foseta central de los pájaros y reptiles (camaleón), habiendo logrado resultados que aparecen en las figs. 667 y 668.

Foseta central : 1º de las aves ;

El primer hecho de importancia refiérese al modo de articulación de los conos con las bipolares. Las fibras descendentes de los conos no terminan en pié ancho ni existen filamentos como en las demás zonas retinianas, sino que acaban en un grano pequeño redondeado y liso. Por su parte, la bipolar de cono, en vez de terminarse en la plexiforme por un amplio penacho de radiaciones horizontales, engendra una placa cóncava ó arborización rudimentaria, que se pone exclusivamente en contacto con el pié de un cono (fig. 667, B). La dirección de estas bipolares es, desde luego, vertical ó casi vertical (fig. 667) ; pero en seguida se inclinan divergiendo hacia la periferia retiniana y recorriendo oblícuamente la capa de los espongioblastos, hasta que al abordar la plexiforme interna se hacen nuevamente verticales, para terminarse mediante la consabida arborización. En los pájaros, esta oblicuidad de las bipolares se observa en la mayor parte de la retina. Añadamos dos rasgos interesantes sobre las bipolares : su prolongación ascendente carece de maza de Landolt, y además, la expansión descendente abrevia sus colaterales á medida que nos aproximamos á la foseta, hasta desaparecer enteramente (fig. 667).

En contacto con esta ramificación entra el ramaje dendrítico de un corpúsculo ganglionar monoestratificado ; ramaje que se reduce también en extensión, aunque no en la medida en que se limita la ya citada articulación de la zona plexiforme externa. Igual reducción y simplificación se advierte en las gangliónicas bi y tri-estratificadas, según puede verse en la fig. 554, *f*.

En las aves (gorrión [(*Passer domesticus*)], jilguero [(*Fringilla carduelis*)], verderón [(*Fringilla chloris*)], golondrina [(*Hirundo*)]), los bordes de la foseta contienen, según resulta de recientes investigaciones nuestras, fibras centrífugas y células horizontales y amacrinas de asociación (*c*, *d*).

2º de los reptiles.

En el camaleón, las cosas pasan substancialmente igual, acentuándose todavía las disposiciones que aseguran la transmisión separada de cada unidad de impresión (impulso recibido por un cono), es decir, que los conos son más delgados, así como la nudosidad inferior, y exageradísima la oblicuidad de sus prolongaciones descendentes, hasta el punto de invadir una gran parte de la retina y de constituir encima de la plexiforme externa una recia zona fibrilar (fig. 668). En cambio, en las aves, esta prolongación del cono apenas desvía (fig. 667).

Un rasgo interesante nos presenta además dicho reptil. Las fibras de Müller, para mejor aislar las expansiones de los conos y evitar contactos, se

(1) *Dogiel* : Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Menschen. 1er Theil, *Arch. f. mikrosk. Anat*., Bd. XL, 1892.

bifurcan no lejos de la limitante externa, formando dos recias ramas: una que desciende verticalmente, engendrando debajo de la plexiforme externa una escoba de fibras descendentes ; otra algo más delgada, que antes de descomponerse en el penacho final corre oblicuamente por entre las expansiones descendentes de los conos, á las cuales se aplica en sentido longitudinal (fig. 668, *g*). De este modo, las fibras de los conos, así como las bipolares, poseen dos sistemas de mortajas ó de tabiques interfibrilares, cesando todo riesgo de comunicación transversal de corriente. La oblicuidad de la porción alta de la fibra de Müller ha sido confirmada por Dogiel (1) en la *mácula lutea* del hombre.

Objeto de las disposiciones histológicas de la foseta central.

Es fácil darse cuenta del objeto de todas estas disposiciones. Ellas representan adaptaciones anatómicas á dos hechos de importancia suma para la exaltación de la acuidad visual (poder definidor y diferenciador de la retina) : el adelgazamiento de los conos, y la creación, al objeto de aumentar la transparencia retiniana, de una excavación en que se suprimen ó disminuyen mucho las zonas celulares profundas. No pudiendo aprovecharse, en virtud de este último hecho, para los contactos entre los conos y bipolares y entre éstas y las gangliónicas, el territorio atrofiado de la foseta, ha sido forzoso utilizar las áreas limítrofes de la excavación ; tanto más cuanto que la articulación compleja entre bipolares, espongioblastos y gangliónicas monoestratificadas exigía, si la individualización de los cauces había de ser conservada en las zonas profundas, un espesor enorme de la capa plexiforme interna, una multiplicación de sus pisos y un aumento considerable de las neuronas del tercer anillo retiniano. Explícase llanamente, pues, la oblicuidad

de la plexiforme interna y hasta la disminución de tamaño de todos estos elementos. Y la inclinación de las fibras de conos y bipolares es tanto mayor cuanto más finos son los artículos externos de las células visuales y más honda y extensa la foseta ; previsión que se confirma *a posteriori,* comparando las fosetas profundas del hombre y camaleón con las más superficiales y angostas de algunos pájaros, en los cuales (verderón [(*Fringilla chloris*)] , gorrión [(*Passer domesticus*)], jilguero [(*Fringilla carduelis*)]), no llegan á desaparecer las zonas inferiores en el centro foveal.

HISTOGENESIS RETINIANA

Historia.

[**Evolución morfológica de los elementos retinianos**. —] El desarrollo de la retina ha sido estudiado por muchos autores, singularmente por Babuchin (2), Müller (3), Löwe (4), Ogneff (5), Bellonci (6), Koganei (7), H. Chievitz

(1) *Dogiel* : Die Neuroglia in der Retina des Menschen,. *Arch. f. mikrosk. Anat.,* Bd. XLI, 1893.

(2) *Babuchin* : Beiträge zur Entwickelung de Auges, besonders der Retina. *Würzb. naturwissensch Zeitschr.*, Bd. IV, 1863.

(3) *Müller* : Festgabe an C. Ludwig, 1874.

(4) *Löwe* : Die Histogenese der Retina. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XV, 1878.

(5) *Ogneff* : Histogenese der Retina. *Mediz. Centrabl.*, n° 35, 1881.

(6) *Bellonci* : Contribution á l'histogenèse de la couche moléculaire interne de la rétine. *Arch. ital. de Biol.*, vol. III, 1883.

(7) *Koganei* : Untersuchungen über Histiogenese der Retina. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XXIII,

(1), Falchi (2), Martin (3), Mall (4). Nosotros mismos hemos consagrado á este interesante tema dos trabajos, á los cuales remitirnos al lector que desee informes detallados sobre la cuestión (5). Aquí nos limitaremos á hacer un resumen sucinto sobre la histogenesis retiniana.

Estado fusiforme liso.

Células de Müller. — Cuando se examinan las fibras de Müller de una retina embrionaria (ratón y gato algunos días antes del nacimiento, embrión de pollo de catorce á diez y ocho días[C], etc.), aparecen dichas células de figura de huso, como Babuchin, Martin y otros han indicado, con un núcleo que yace á muy diversas alturas y dos expansiones lisas acabadas por sendas chapas en las zonas limitantes. A medida que la retina crece en espesor y comienza la diferenciación de capas, el núcleo emigra al centro (granos internos) y del contorno de las fibras de Müller brotan apéndices y expansiones (fig. 669, *d*).

Aparición de las expansiones laterales.

En el gato y perro recién nacidos, así como en el embrión de pollo de diez días, las fibras de Müller son todavía lisas ; de los trece á los catorce días en los embriones de pollo, y algunos días después del nacimiento en el gato y perro, surgen las primeras expansiones laminares colaterales que se inician al nivel de las células amacrinas y se prosiguen á lo largo de los granos internos. Sólo después aparecerán las mortajas de los granos externos y los filamentos de las capas plexiformes.

Prolongaciones descendentes de las aves y reptiles.

En fin, los últimos apéndices son los brotados de la capa externa ó limitante. El penacho terminal inferior de la fibra de Müller (retina de de las aves y reptiles) representa un fenómeno tardío, observándose una particularidad interesante, á saber : que este penacho, compuesto al principio de pocas ramas, comienza por el cabo interno (fig. 675, *r*), corriéndose progresivamente hacia á afuera, como si la fibra de Müller se rajara en sentido longitudinal. Nuestras observaciones en los mamíferos recién nacidos (fig. 670, *a*) prueban que las fibras de Müller pueden también multiplicarse tardíamente.

Estado de macizo nuclear.

Células nerviosas. — Como las investigaciones de Koganei, His, Martin y otros han probado, la retina se compone en los primeros períodos de su formación de un macizo apretado de núcleos, dispuestos sin estratificación regular. Algún tiempo antes de aparecer la capa de las fibras del nervio óptico y plexiforme interna, la retina puede dividirse en dos formaciones :

Formaciones germinal y neuroblástica.

externa ó *germinal*, habitada por los corpúsculos esferoidales ó irregulares, muchos de los cuales en vías de mitosis (*células germinales*, de His) ; é *interna*, donde se congregan los *neuroblastos*, es decir, los elementos más adelantados en evolución y caracterizados por exhibir forma de pera y una expansión única descendente. Nosotros hemos teñido estas células en fetos

---

1884.

(1) *Chievitz* : Die Area and Fovea centralis Retinae beim menschlichen Foetus. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. IV, 1887.

(2) *Falchi* : Ueber Histogenese der Retina und des Nervus opticus. *Graefe's Arch. f. Ophthalm.*, Bd. XXXIV, 2[e] Abtheil, 1886.

(3) *Martin* : Zur Entwickelung der Retina bei der Katze. *Anat. Anzeiger*, Bd. V, 1890.

(4) *Mall* : Histogenesis of the Retina in Amblystoma and Necturus. *Journ. of Morphology*, vol. VIII, nº 2, 1893.

(5) *S. R. Cajal* : La rétine des vertébrés. *La Cellule*, 1892. — Nouvelle contribution á l'étude histologique de la rétine. *Journ. d. l'Anat. et de la Physiol.*, nº 5, 1896.

de ratón, de gato, en una época en que no se hallaba todavía bien deslindada la zona plexiforme interna ; y hemos confirmado plenamente la doctrina de His (comprobada por Martin, Mall y otros), acerca del origen del nervio óptico, esto es : que la primera expansión diferenciada en los corpúsculos gangliónicos es el axon, el cual, marchando hacia la limitante interna y resbalando por encima de ella, tuerce hacia atrás, converge en la papila, y creciendo y marchando hasta el cerebro, engendra el nervio óptico.

Formación precoz de la capa de fibras ópticas.

La temprana diferenciación de las expansiones primordiales de los corpúsculos gangliónicos, las cuales preceden á las dendritas, explica el hecho ya notado por Kölliker (1) y Chiewitz (2), de que la zona de fibras ópticas se forma antes que la plexiforme interna. [Añadamos que la región papilar a donde se dirigen las fibras ópticas primordiales está situada excéntricamente, como Froriep (3) lo había notado, y como bien lo muestra la figura 671].

Capa plexiforme interna. — Resulta de la diferenciación relativamente tardía del penacho protoplásmico ascendente de las células gangliónicas y del descendente de las amacrinas. En las figs. 669, *a* y 670, *i*, mostramos las transiciones existentes entre las gangliónicas que sólo poseen tal cual expansión irregular y las que presentan un verdadero penacho. La zona plexiforme interna aparece bastante desenvuelta en los mamíferos recién nacidos, en los cuales faltan todavía los pisos de arborizaciones y las ramificaciones horizontales del cabo inferior de las bipolares.

Células ganglionares. — Investigaciones (4), realizadas con la ayuda de los métodos neurofibrilares en la retina del embrión de pollo, del 3º al 5º día de incubación, nos han permitido recoger algunos datos interesantes sobre las primeras fases recorridas por las células ganglionares. Estas fases, representadas en las figuras 672 y 673, son las siguientes :

a) *Fase apolar*. — La célula germinal, todavía vecina de la superficie exterior de la vesícula ocular, cesa de proliferar ; su protoplasma se acumula en el polo profundo, en la zona fibrilógena de Held. Allí aparecen las primeras neurofibrillas, poco numerosas, gruesas y sinuosas al principio ; a menudo incluso no existe en este punto (fig. 672, A) más que una sola neurofibrilla, dispuesta en anillo, en **S** ó en número **8**. Al fin de esta fase, el polo profundo de la célula se alarga en un apéndice descendente, que encierra una neurofibrilla ; al mismo tiempo, el cuerpo entero de la célula se desplaza hacia la superficie interna de la vesícula. Cameron (5) pretende que es el núcleo quién da nacimiento a la substancia de la que se forman las expansiones del corpúsculo nervioso. Nunca, hemos visto cosa parecida, nunca el núcleo nos ha parecido sufrir un cambio importante, capaz de hacer creer que participa en la formación de los apéndices celulares.

---

(1) *Kolliker* : Embryologie de l'homme et des vertébrés, 1882. Édition française, 1882, p. 717.

(2) *Chiewitz* : *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol*., Bd. IV, 1896.

(3) *Froriep* : *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. LXVI, 1905.

(4) *S. R. Cajal* : Genesis de las fibras nerviosas del embrión, etc. *Trabaj. d. Labor. d. Invest. biol.*, t. IV, 1906. — Nouvelles observations sur l'évolution des neuroblastes, etc. *Anat. Anzeiger*, Bd. XXXII, n^{os} 1 et 2, 1908.

(5) *Cameron* : The histogenesis of Nerve-fibres, etc. *Bull. synthétique du premier Congrès fédératif intern. d'Anat.*, Genève, 1907.

b) *Fase bipolar*. — Desde que el corpúsculo apolar se ha desplazado, se ve su protoplasma acumularse en sus dos polos externo e interno ; al mismo tiempo, una expansión radial, primero corta, luego cada vez más larga, parte de cada uno de estos polos. Neurofibrillas, en continuidad con el armazón filamentoso perinuclear, se muestran en el cuerpo.

Se puede ver en la figura 672, en **B**, los aspectos más frecuentes ofrecidos por las células ganglionares de la retina durante esta fase. Se notará que la prolongación interna ó axon primitivo es generalmente más gruesa, más obscura y más rica en fibrillas que la prolongación externa ; la disposición inversa no es, sin embargo, rara (fig. 672, B, F). Además, el modo de terminación de estas dos expansiones es diferente ; la externa, habitualmente más corta, se termina por una punta fina y pálida que va hasta la periferia de la vesícula ó un poco más allá ; la interna se termina, al contrario, del lado de la limitante interna, por una esférula ó una punta (fig. 672, *a*).

Las dos expansiones polares, que parecían poseer hasta aquí poco aproximadamente las mismas propiedades, se diferencian ahora de una manera muy neta. El axon ó expansión interna, engrosada en su extremidad por un cono de crecimiento, gana rápidamente en diámetro y en longitud a medida que los neuroblastos bipolares se aproximan a la limitante interna ; la expansión externa palidece y se acorta, al contrario (fig. 672, H) ; termina incluso por atrofiarse totalmente (fig. 673, *b*).

Llegado a la limitante interna, el cono de crecimiento interno tropieza contra ella y cambia de dirección ; se hace entonces tangencial. Bastante a menudo, se bifurca en su contacto con la limitante que le obstaculiza ; una de las ramas de esta bifurcación persistirá, será el axon óptico definitivo ; la otra se insinuará en los espacios interepiteliales y terminará por reabsorverse.

c) *Fase monopolar*. — Hemos descrito con detalles la fase monopolar a propósito de la histogenesis de la médula ; no lo volveremos a hacer. Haremos solamente notar que en la retina, esta forma es habitualmente el resultado de la atrofia de la expansión externa y del alargamiento de la expansión interna ó axon (fig. 673, F). Observaremos aún que, en el embrión de pollo del 5º y 6º días de incubación, la mayor parte de las células en fase monopolar se asientan cerca de la capa de fibras ópticas. La red neurofibrilar, muy tupida, llena completamente el cuerpo celular en lugar de ocupar solo un lado, como en el estado bipolar. La fase monopolar, durante la cual los neuroblastos presentan la forma de cuerno, había sido vista y dibujada, hace ya mucho tiempo, por His (1) ; nosotros la habíamos igualmente comprobado con la ayuda del método de Golgi, en nuestras investigaciones de la retina de los mamíferos recién nacidos (2).]

Masa de núcleos de las células visuales y de la plexiforme externa.

Desarrollo de los conos y bastones. — En los mamíferos recién nacidos (gato, ratón, perro), no existen todavía las capas de los bastones y conos, cuerpos de las células visuales y plexiforme interna, mostrándose los cuatro quintos externos de la retina compuestos de una masa de núcleos apretados, que se extiende, sin señales de extratificación, desde la zona plexiforme interna, todavía rudimentaria, hasta la membrana limitante externa. Entre las

(1) *W. His* : Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente, etc. *Internat. med. Kongress zu Berlin*, August 1890.

(2) *S. R. Cajal* : La rétine des vertébrés. *La cellule*, 1892.

células menudas, ovoideas y apretadísimas que residen no lejos de dicha limitante, destacan muchos núcleos en vías de mitosis, como revelaron ya las observaciones de Koganeï y Chiewitz (*células proliferantes*).

Neuroblastos de los conos y bastones y fases de desarrollo.

Nuestros ensayos de impregnación, por el método de Golgi, de los innumerables y menudos elementos que pueblan en los mamíferos recién nacidos la mitad externa de la retina, nos han revelado que la mayoría de los mismos representan formas jóvenes de las células visuales, las cuales pasan por las siguientes fases :

a) *Célula germinal*. — Corpúsculo esferoidal ó poliédrico situado en la vecindad de la limitarte, y el cual, por su indiferenciación y frecuentes mitosis, puede identificarse con el *corpúsculo germinal* de His.

b) Fase monopolar. — El protoplasma se estira en una fina expansión que sube hasta la limitante externa, por encima de la cual sobresale en forma de exíguo mamelón (fig. 670, *e*).

e) *Fase bipolar*. — Del polo inferior, antes liso, brota un largo apéndice que crece sucesivamente, terminándose á diversas alturas de las zonas medias, á favor de un pequeño cono irregular (figs. 670 y 674). Más tarde, cuando la zona plexiforme externa se dibuja, este grumo final se acorta, se sitúa á igual nivel en todas las células, y se modela la esférula ó pié terminal (fig. 674, *a*).

Diferenciación de conos y bastones.

Ambas clases de células, conos y bastones, evolucionan de igual modo, y en sus primeras fases es difícil distinguirlos. No obstante, durante el estado monopolar, reconócese á menudo el cono por poseer un núcleo algo más espeso y protoplasma somático más abundante (fig. 670, *g*).

Desarrollo de sus diversas partes.

Las prolongaciones externas de las células visuales, es decir, los conos y bastones propiamente dichos, representan una formación muy tardía. En el perro y gato recién nacidos, no existen aún, ó se reducen á una pequeña excrecencia que sobresale de la limitante externa. En los días siguientes al nacimiento, crecen progresivamente, hallándose casi del todo modelados en la época de la apertura de los párpados. En resumen, y de acuerdo con las ideas de Babuchin, Ogneff, Koganeï, Mall, etcétera, los conos y bastones no son otra cosa que un brote ó excrecencia del cuerpo de las células visuales (granos externos). Según estos sabios, el artículo interno formaríase antes que el externo. En cuanto al elipsoide, podría muy bien resultar, como Kostenisch afirma, de una segmentación del núcleo (conos) de la célula visual.

Diferenciación :
1º con las células visuales.

Células bipolares. — En sus fases primitivas, no es dable diferenciarlas de los corpúsculos visuales, con quienes se entremezclan y conviven. Sólo después del nacimiento hemos podido impregnarlas en los mamíferos. En el perro y el gato aparecen ya desde el cuarto día, mostrándose como elementos delgados bipolares, cuya fibra inferior se termina mediante un grumo protoplásmico en la plexiforme interna, en tanto que la externa avanza hacia la limitante. Ulteriormente, la expansión periférica se retrae, prolongándose sólo hasta la plexiforme externa ; menos en los vertebrados inferiores, en donde subsistirá el mencionado cabo terminal, constituyendo la maza de Landolt (fig. 675, *b*). En cuanto á la diferenciación de las dos clases de bipolares, sobreviene tardíamente, mostrándose muy bien en la retina del gato y perro de ocho días, como aparece en la fig. 676. Según mostramos en

2º entre bipolares para conos y bastones.

la fig. 676, que copia la retina del gato de ocho días, la bipolar de bastón destaca ya por su espesor y por exhibir un pié robusto apoyado sobre las células gangliónicas.

Células horizontales. — No las hemos logrado teñir en su fase de neuroblasto, sino mucho más adelante, cuando las dendritas han aparecido (figura 670, *i*, [a la izquierda, por encima de la plexiforme interna]). Son notables las revueltas del axon y la disposición grosera y varicosa de la arborización nerviosa final, que en algunos corpúsculos recuerda, por su cortedad, la maza ó cono de crecimiento (fig. 674, *c*).

Amacrinas. — Aparecen al mismo tiempo que las ganglionares, y en un principio poseen un tallo descendente cortísimo armado de breves y groseros apéndices. A medida que la plexiforme interna es espesa, el tallo se alarga, el penacho final se desarrolla (fig. 670 y 675) y se diferencian los diversos tipos morfológicos de amacrinas.

[**Evolución citológica de los elementos retinianos**. — Los detalles que acabamos de dar sobre la histogenesis de la retina conciernen, ante todo, a la evolución morfológica de sus elementos nerviosos y epiteliales ; hemos estudiado poco, en efecto, su evolución citológica ; resumiremos aquí un cierto número de trabajos realizados en estos últimos años que nos informarán sobre esta evolución.

Diferenciación del epitelio primitivo.

Uno de los más interesantes es el de Fürst (1) quien se ha impuesto la tarea de seguir el desarrollo retiniano en el salmón (*Salmo Salar*), con la ayuda de la hematoxilina férrica de Heidenhain. Este investigador ha encontrado así que la retina de este pez pasaría por tres fases : 1º una fase de epitelio monoestratificado, que se hace pluriestratificado por proliferación ; 2º una fase de diferenciación durante la cual se establecen las capas celulares y se modelan los elementos nerviosos ; 3º una fase de crecimiento, caracterizada por el desarrollo de expansiones celulares y la formación de los conos y bastones.

La multiplicación celular comienza en la capa germinal ó porción más externa de la retina. Sigue de tal forma que las células hijas conservan siempre un pedículo extendido hasta la superficie periférica, en tanto que su cuerpo se hunde más ó menos hacia la superficie interna de la membrana visual.

Diplosoma del pedículo celular, su papel formador.

Fürst ha señalado un hecho muy interesante. El pedículo encierra, igual que las futuras células de Müller, un diplosoma, coloreable en negro por el método de Heidenhain, dirigido perpendicularmente a la superficie retiniana y situado en la vecindad de la limitante externa. Este diplosoma representaría, según Fürst, un papel considerable en la formación de los conos y los bastones. He aquí, en efecto, lo que pasaría cuando las capas de la retina se diferencian. Los pedículos de las células visuales emitirían más allá de la limitante externa una yema en la cual penetraría el diplosoma ; el gránulo más externo de este diplosoma daría nacimiento a su vez a un filamento que llegará a ser el esbozo parcial del cono ó bastón futuro.

(1) *Fürst* : Zur Kenntnis der Histogenese u. des Wachstums der Retina. *Lund's Universitets Arsskrift*, Bd. XL, Afdeln I, nº 1. Lund., 1904.

Las investigaciones de Held (1) han probado que los diplosomas emigrados de la capa de los conos y bastones persisten en la edad adulta y producen el filamento marginal y paralelo al eje longitudinal de las células visuales, del que hemos ya hablado a propósito de la retina de los batracios.

Formación de las células visuales.

Los resultados obtenidos por Fürst en los peces han sido confirmados y completados en los mamíferos por Leboucq (2) quién se ha servido igualmente del método férrico de Heidenhain. Este sabio añade que los centrosomas encerrados en el cuerpo de las células visuales presiden la formación de los conos y bastones. He aquí, por otra parte, como este autor se figura la formación de los conos. El artículo interno sería debido a la producción pura y simple de una expansión por el cuerpo de la célula. En cuanto al artículo externo, su desarrollo sería mucho más complicado. El centrosoma ó diplosoma engendraría un tercer gránulo que emigraría en la extremidad periférica de la yema de la que habla Fürst ; este gránulo produciría a su vez un filamento que crecería hacia la periferia ; sería el futuro cono propiamente dicho. Más tarde, se formaría en este segmento un protoplasma sembrado de gránulos mitocondriales, completamente análogos a los que Benda, Meves y Heidenhain han descrito en diversas células. Esta mitocondrias, que se disponen también en cadenas, tendrían como propiedad colorearse en negro por el método de Heidenhain y tener una afinidad especial para el cristal-violeta. Meves (3) ha encontrado estas mitocondrias en las células de la vesícula ocular así como en casi todos los otros elementos celulares del embrión de pollo.

Mitocondrias.

Sincitio retiniano supuesto, pero inexistente.

Weysse y Burges (4) han puesto de nuevo en duda la individualidad de las células de la retina ; para ellos, estos elementos formarían, durante las primeras fases del desarrollo, un sincitio donde estarían todos anastosomados. Este sincitio no tiene nada de real, según nosotros ; pues, en las épocas donde Weysse y Burgess suponen células retinianas anastosomadas, hacia las 64 horas de incubación en el pollo por ejemplo, los métodos neurofibrilares muestran ya células apolares y bipolares independientes. He aquí a título de información las tres fases que estos sabios distinguen en la evolución retiniana : 1º una *fase de multiplicación* ; 2º una *fase de reorganización* ; 3º una *fase de diferenciación terminal*. Estas tres fases durarían en el embrión de pollo : la primera, del 2º al 3º día de incubación ; la segunda, del 8º al 10º y la tercera durante el resto del tiempo de incubación.]

(1) *Held* : Zur reiteren Kenntniss der Nervenendfüsse und zur Struktur der Sehzellen. *Abhandl. der math.-phys. Klasse der königl. sächs. Gesellschaft der Wissensch.*, Bd. XXIX, nº 2, 1904.

(2) *Leboucq* : Contribution à l'étude de l'histogénèse de la rétine. *Arch. d'Anat. microscopique*, t. X, fasc. 3 et 4, 1908.

(3) *Meves* : Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, etc. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. LXXII, 1908.

(4) *Weysse and Burgess* : Histogenesis of the retina. *The american Naturalist*, vol. XL, nº 477, sept. 1906.

INDUCCIONES FISIOLÓGICAS DE LA EXTRUCTURA RETINIANA

Sus tres capas de neuronas.

[**Extructura esquemática de la retina**. —] Reducida la membrana visual á su composición más esencial, puede estimarse, según dijimos más atrás, como una triple empalizada de neuronas superpuestas y articuladas por sus cabos libres, al nivel de las dos capas plexiformes.

La primera empalizada, compuesta por los conos y bastones, representa la zona sensible ó fotoquímica, cuya misión es transformar el impulso luminoso en energía nerviosa, analizando al mismo tiempo, cualitativa y cuantitativamente, las ondas de la luz. Añadamos aún que cada elemento de dicha empalizada posee *carácter espacial*, es decir, que apunta á un lugar determinado del espacio, y la corriente que en artículo [externo] se origina, provoca en cuanto llega al cerebro las acciones nerviosas que condicionan la intuición del espacio visivo.

La *segunda empalizada* de neuronas está representada por las células bipolares en sus dos categorías : *bipolares para cono* y *bipolares para bastón.*

La *tercera y última empalizada* está constituída por la serie de las células ganglionares, cuyo axon se continúa con las fibras del nervio óptico.

Estas dos últimas series de neuronas podrían calificarse de *neuronas de conducción y de refuerzo,* porque prestan verosímilmente superior tensión á las débiles ondas generadas en los conos y bastones, y las transmiten, conducen y encauzan hasta los centros ó estaciones secundarias del encéfalo (fig. 677).

Comienza cuerpo menor.

Propiedades de las células visuales y pigmento. — Todo el problema de la visión se encierra en la virtud singular que poseen los conos de los mamíferos de sufrir un choque ó conmoción bajo la influencia de la luz. En general, los fisiólogos suponen que en los artículos externos de dichas células existen substancias fotogénicas incoloras de varias especies, cuya descomposición química produce una descarga que, sacudiendo de manera y con intensidad variables los elementos visuales, dan origen á una corriente nerviosa. La exposición de las varias teorías imaginadas para explicar el mecanismo de esta impresión ó sacudida de los conos y bastones no nos ocupará aquí ; las hallará el lector en todas las obras fisiológicas modernas. Nosotros mismos (1), así como nuestro sabio compañero el Dr. Gómez Ocaña (2), hemos imaginado y publicado algunas conjeturas sobre el árduo problema á cuya solución han consagrado en estos últimos años extensas monografías, Kries, Weinland (3), Hirth (4), Parinaud (5), Charpentier (6) y Patten (7).

Conos.

Aquí nos limitaremos solamente á hacer alguna observación sobre la significación fisiológica probable de los bastones, las células pigmentarías, las esferas coloreadas

Bastones.

(1) *Cajal* : Conferencias en el Ateneo de Madrid. La retina. Enero de 1897. — [Nuestra hipótesis, basada en la teoría de las ondas estacionarias de Zenker y de Lipmann, ha sido publicada, en 1897, por el Prof. G. Ocaña.]

(2) *Gómez Ocaña* : Bosquejo de una nueva teoría de la visión. *Rev. trimestr. micrográf.*, t. II, 1897.

(3) *Weinland* : Neue Untersuchungen über die Funktionen der Netzhaut, etc. Tübingen, 1895.

(4) *G. Hirth* : La vue plastique, fonction de 1lécorce cérébrale, etc. París, 1893. — Energetische Epigenesis und Epigenetische Energieformen, etc. Münschen u. Leipzig, 1898.

(5) *Parinaud* : La visión ; étude physiologique. París, 1890.

(6) *Charpentier* : *Rev. génér. d. sciences*, nº 13, 1898.

(7) *Patten* : A basis for a theory of colour vision. *Amer. Naturalist*, vol. XXXII, 1898.

de las aves, etc.

Que los bastones parecen impresionarse por la intensidad luminosa solamente, despojada de sus notas cualitativas, es opinión ya profesada por Schultze, y defendida con leves variantes por Kries, Parinaud, etc., que halla sus mejores apoyos en los hechos anatómicos siguientes: 1.° Abundancia notable de los bastoncitos en los mamíferos y aves nocturnas (en la visión por la noche no apreciamos el color, sino el blanco y negro). 2.° Predominio de estas células en los batracios y peces que suelen morar en aguas profundas, á donde llega la luz muy atenuada. 3.° Escasez de los bastones en las aves diurnas y su falta en los reptiles, animales que no ven ó ven muy poco de noche. 4.° Existencia en el artículo externo de una substancia fuertemente coloreada y fotogénica (si esta materia tuviera alguna influencia en la impresión cromática, no sería coloreada).

Longitud de los bastones.

En cuanto á la longitud del bastón (equivalente del espesor de capa sensible), se relaciona verosímilmente con la sensibilidad á la luz incolora. Los largos bastones de peces y batracios parecen revelarnos que estos animales, por compensación de su pobreza en conos y, por tanto, de su imperfecta visión de los colores, gozan de exquisita sensibilidad á la luz acromática.

Púrpura retiniana. Motivo de su color.

Créese que la púrpura visual, ó fotoestesina, es la materia sensible cuya, descomposición, bajo la influencia de la luz, produce el desprendimiento de alguna energía (calorífica, mecánica ó eléctrica) capaz de sacudir el artículo interno del bastón y de originar una corriente nerviosa. No habiendo en los bastones más que una substancia fotogénica, como ocurre en la placa fotográfica, compréndese fácilmente que la impresión en ellos nacida sólo provoque en el sensorio una sensación de mera luminosidad (el blanco y negro de la fotografía).

Lo que no se ha comprendido aún es por qué la púrpura visual es roja, cuando dada su finalidad funcional podría carecer de color. ¿No sería lícito presumir que la naturaleza ha adoptado una substancia de tinte antifotogénico, para evitar los malos efectos de la reflexión de la luz en la cámara ocular? Siendo rojos estos rayos reflejados no serían poderosos á impresionar el rojo visual de las áreas retinianas contrapuestas. En las aves, donde no hay fotoestesina (aves diurnas), estas reflexiones intraoculares son acaso evitadas por el peine ó pantalla negra antero-posterior que divide la retina en dos áreas.

Color amarillo de la mácula.

Sobre la significación de la materia colorante amarilla de la mácula lútea del hombre, existe una conjetura sugerida por diversos autores, á saber : que dicha substancia, como las pantallas amarillas usadas en la fotografía isocromática, tienen por objeto atenuar la excesiva energía fotogénica de los rayos azules y violetas, equiparando los valores de impresión de todas las ondas del expectro (es sabido, que los rayos amarillos y rojos poseen menos actividad química que los azules).

Esferas coloreadas de los conos.

Igual misión pudiera atribuirse á las bolas coloreadas de los conos de aves y reptiles (y aun la hemos defendido nosotros en otro trabajo), si no suscitara algunas dudas sobre ella la consideración del diverso color de las esferas (rojas, amarillas, anaranjadas y verdes) y la presencia de granos azules, es decir, de un color eminentemente fotogénico. La casi insensibilidad á la luz de estas pantallas coloreadas, prueba, por otra parte, que el papel que desempeñan no puede compararse al de la púrpura visual de los bastones, ó al de las substancias impresionables teóricamente admitidas por Hering y otros. Se opone también al pretendido oficio analizador del color, el matiz mismo de las esferas del cono, porque : 1.°, si un rayo de color rojo, por ejemplo, incide sobre una esfera verde, dará la impresión de negro y no de rojo, por haber sido la onda coloreada, absorbida por la pantalla cromática ; 2.°, porque repartidas las esferas de color diverso en conos más ó menos distantes, la acuidad visual, para cada tono, acusaría un descenso notable ; así, dos imágenes azules ó rojas, proyectadas en la retina de las aves, necesitarán, para dar dos percepciones cromáticamente correctas, estar separadas por una

distancia mucho mayor que en los mamíferos, con lo que resulta sin efecto útil, la delgadez extrema de los conos en la foseta central ; 3.°, en fin, en tal supuesto una imagen blanca ó gris sería descompuesta en puntos ó manchitas de colores diferentes.

Es, pues, de presumir que la substancia sensible analizadora del color resida en el artículo externo del cono y que la esfera coloreada sirva, como en la fotografía isocromática, de pantalla coloreada para atenuar ciertas radiaciones ; pero se nos escapa la razón de la policromia de estas pantallas, variables para cada animal [y dentro del mismo individuo].

Pigmento retiniano.

En cuanto al pigmento retiniano, es indudable que desempeña el papel de impedir el fenómeno óptico del halo, es decir, de la propagación lateral de las ondas luminosas al través de la zona impresionante. La sensación llamada *deslumbramiento*, que experimentamos al pasar de un cuarto obscuro á la plena luz del sol, depende verosímilmente de que el pigmento retiniano, recogido por la acción de la obscuridad en el cuerpo de las células epiteliales, necesita algún tiempo para descenderá lo largo de las expansiones y construir á cada elemento visual una cámara obscura correctora del halo.

Estos movimientos del pigmento pudieran constituir un mecanismo reflejo, como ha indicado Van Genderen [Stort]. Para Roux (J), la vía centrípeta de este reflejo sería la retina y nervio óptico, mientras que la centrífuga hallaríase constituida por nervios del tercer par (nervios ciliares) (1).

Acaba cuerpo menor.

Dirección general.

Dirección de las corrientes. — *Vía centrípeta ó principal.* — El modo de articulación de las tres filas de neuronas queda consignado ya. En cuanto á la dirección de las corrientes, fácil es inferirla con sólo recordar, que el punto de partida del impulso visivo está en el artículo externo de conos y bastoncitos. Por tanto, y con arreglo á la ley de la polarización dinámica (que en la retina representa, un postulado indeclinable), la impresión se propagará desde las células visuales á los penachos externos de los elementos bipolares, y desde los piés de éstos á los ramajes dendríticos de las células ganglionares (fig. 677).

Dirección distinta para los conos y los bastones.

Mas como existen dos especies de aparatos receptores, los conos y los bastones, las neuronas segunda y tercera constituirán dos cauces específicos de conducción : el cauce del cono se compone de éste y su prolongación inferior, de la bipolar llamada de cono, y de la gangliónica monoestratificada correspondiente ; y el cauce del bastoncito, aparece constituído por éste y su prolongación descendente, la gruesa bipolar para bastón y los robustos corpúsculos gangliónicos de la capa octava[C].

Las células gangliónicas grandes, cuyo cuerpo se relaciona con las bipolares de bastón, son acaso el punto de convergencia de ambos cauces, dado que podrían, mediante el penacho dendrítico, contraer también relaciones con las bipolares de cono. Empero, sería igualmente lícito admitir, ínterin no se determinen mejor las conexiones de aquellas células, que dicho ramaje protoplásmico entra en conexión exclusiva con algún sistema de amacrinas, acaso con las de talla considerable.

En las aves y reptiles, donde las bipolares poseen varias arborizaciones horizontales, una sola de estas células puede tener relaciones con varios corpúsculos gangliónicos, á menos que no se suponga que la pluralidad de

(1) J. *Roux* : Rêflexes rétine-rétiniens. *Arch. d'Ophtalm.*, vol. XVIII, 1898.

superficies de contacto obedece al propósito de multiplicar los contactos entre el segundo y tercer anillo neuronal. Cabría, también imaginar que las células gangliónicas mono-estratificadas constituyen con los elementos bipolares más cortos el cauce exclusivo de las impresiones analíticas ó espaciales propiamente dichas ; mientras que las gangliónicas pluri-estratificadas, relacionadas con muchas bipolares asimismo pluri-estratificadas, representan el origen de la vía refleja. En tal supuesto, presentamos en la fig. 678, A, B, los dos cauces visuales con sus posibles enlaces con las amacrinas. En la fig. 678, B, aparece el cauce de la imagen visual mental ; en A, el de los reflejos. En esta última vía, la célula gangliónica recibiría por su cuerpo, en concepto de afluente principal, el pié de una bipolar ; mientras que por sus plexos dendríticos horizontales le llegarían también corrientes accesorias de otras bipolares destinadas á enlazarse, por su penacho descendente, con células gangliónicas vecinas. Una parte de la superficie de estos plexos horizontales entraría en contacto con las amacrinas. Advirtamos que los esquemas de la fig. 678 no son hechos demostrados, sino meras posibilidades, y sólo á título de tales las damos.

Cadenas conductrices para la imagen mental y el reflejo luminoso.

Vías horizontales intrarretinianas. — No es dudoso que lo principal del impulso recolectado por la célula visual transmítese directamente al nervio óptico, á lo largo de los tres anillos neuronales precitados ; pero una parte de él debe propagarse también en sentido transversal, á favor de los corpúsculos horizontales situados por debajo de la capa plexiforme externa. Fijándonos en la disposición de las dendritas y arborización nerviosa de estas células, y teniendo en cuenta que los corpúsculos horizontales internos y gruesos faltan en las aves y reptiles, así como en la foseta central y mácula lútea del hombre, es decir, donde sólo existen los conos, es lícito conjeturar que las células horizontales externas asocian entre sí pléyades de piés de conos, y las internas ó grandes, grupos considerables de piés de bastoncitos.

Comienza cuerpo menor.

Pero ¿cabe admitir aquí una verdadera asociación transversal de corpúsculos visuales? Tratándose de un aparato sensitivo tan notablemente analítico como la retina, ¿es dable suponer que la naturaleza haya establecido una disposición que implica la destrucción del poder diferenciador de conos y bastones y capaz de desvirtuar ó suprimir en ciertos parajes el signo espacial de éstos? Por otra parte, para explicarnos la vaguedad de la visión periférica en oposición con la precisión y acuidad de la visión central ó foveal, no es preciso invocar la cuantía de las células horizontales en las regiones retinianas periféricas, ni su disminución en la mácula lútea ; porque del referido contraste funcional dan, en nuestro sentir, cuenta cabal el progresivo acortamiento de las expansiones basilares de los conos conforme nos aproximamos á la foseta, y su total desaparición en ésta, en donde, según dejamos dicho, cada pié de cono notablemente adelgazado sólo se articula con una bipolar. Además, recientes investigaciones nuestras, efectuadas en los bordes de la foseta de las aves y en la mácula lútea del hombre, parecen probar que en estos parajes las células horizontales no desaparecen sino que se achican, reduciéndose probablemente todas al tipo aplastado y pequeño, verosímilmente enlazado con los conos. Y decimos *probablemente*, porque nuestras observaciones se han efectuado en preparados tenidos en hematoxilina ó carmín, reactivos que no dan, por desgracia, datos precisos acerca de la morfología celular (1).

Papel de las células horizontales.

(1) En las aves hemos visto recientemente células de brocha hasta en las paredes de la foseta.

En resumen, en nuestro concepto las células horizontales no representan un aparato de asociación ó de dispersión de corrientes, sino más bien un depósito de energía nerviosa, destinado á reforzar la impresión y á darle la tensión necesaria para su propagación hacia los centros. En pro de este dictamen hablan las colosales células horizontales para bastones de los peces, y en general de todos los animales que moran ó pueden morar en parajes de luz debilitada y poseen una rica empalizada de bastoncitos ; lo cual no impide atribuir á las células horizontales otros oficios, por ejemplo, el de servir de intermediarias á algún sistema de corrientes centrífugas, dictamen profesado en el terreno teórico por Márquez. Para Roux, constituirían el anillo periférico de una vía refleja enlazada con las fibras centrífugas, y destinada á producir un movimiento de ajuste en las articulaciones retinianas durante la atención consciente.

Acaba cuerpo menor.

Corriente inferior ó para la plexiforme interna.

Corrientes centrífugas. — Según hemos visto ya en otros centros, y tendremos ocasión de notar más adelante, todos los focos sensitivos ó sensoriales encierran fibras centrífugas nacidas en los focos superiores. En la retina, estas fibras se arborizan, según es bien sabido, al nivel de los espongioblastos, á los cuales llevan una corriente especial bajada quizás del cerebro. La cadena consta, como se ve en la fig. 677, de tres neuronas : fibra centrífuga, célula amacrina y célula ganglionar. En las aves, donde existen las amacrinas de asociación (en los mamíferos no han sido halladas aún), la cadena se complica con un nuevo anillo, marchando las corrientes, primero, desde las fibras centrífugas al soma y dendritas cortas de los espongioblastos de asociación, después, desde la arborización nerviosa horizontal de éstos á los tallos de las amacrinas comunes y acaso también al de las bipolares, y, finalmente, desde el penacho de las amacrinas al de las células ganglionares (fig. 679, *a*, *b*, *c*).

Comienza cuerpo menor.

Opiniones diversas sobre su papel.

Esta vía motriz de la retina, ¿qué misión desempeña? Nosotros habíamos admitido que las fibras centrífugas traían del cerebro alguna acción indispensable para el fisiologismo retiniano, algo así como tensión ó energía necesaria á la buena transmisión. M. Duval y su discípulo Manouélian (1) afirman que el influjo llegado por las fibras centrífugas tiene por objeto provocar una contracción en las ramificaciones de las bipolares y de las gangliónicas, con lo cual aumentaría el ajuste y contacto de la articulación interneuronal y las corrientes centrífugas pasarían con mayor facilidad. En los cefalópodos, donde Lenhossék (2) ha confirmado las fibras centrífugas, supone este sabio que algunas de ellas pudieran representar conductores aferentes ó sensitivos.

No faltan autores, como Roux (3), Radziwittowicz (4), que consideran dichas fibras centrífugas como los conductores de la atención expectante, cuya misión es avivar por impulso central, en los parajes sensibles del organismo, la intensidad de la impresión ; opinión que no contradice, antes armoniza bien con la referida hipótesis del insigne profesor Duval.

Corriente superior ó para la plexiforme externa ; su existencia teórica.

Si la articulación interneuronal inferior posee fibras centrífugas, es razonable suponerlas también en la articulación superior ó capa plexiforme externa. A decir

(1) *M. Duval* : Les neurones et l'amiboïdisme nerveux. La théorie histologique du *sommeil*. *Rev. de l'École d'Anthropol.*, t. X, 1900.

(2) *Lenhossék* : Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XLVII, 1896.

(3) *Roux* : *Arch. d'Ophtalm.*, t. XVIII, 1896.

(4) *Radziwittowicz* : *Neurol. Centralbl.*, n° 13, 1901.

verdad, hasta hoy no se han encontrado conductores directos arborizados en dicha zona y llegados del nervio óptico; pero como hemos expuesto más atrás, existen en diversos vertebrados y hasta en los mamíferos, ciertas células residentes entre las amacrinas, y cuyo axon ó prolongación ascendente se reparte y termina en la zona plexiforme externa. Nada impide, pues, imaginar que ciertas fibras centrífugas ó las mismas destinadas á los espongioblastos, entran en conexión con el soma y penacho inferior de tales elementos, á lo largo de los cuales la corriente se remontaría hasta la zona plexiforme externa, actuando sobre la articulación establecida entre los conos y bastones de una parte, y las células bipolares y horizontales de otra. En la fig. 679, f, g, aparecen esquematizadas ambas vías centrifugas, en la suposición de que las mismas centrífugas se conexionan con las dos especies de células intercalares.

Acaba cuerpo menor.

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

[A] En la *Textura del Sistema Nervioso del Hombre y de los Vertebrados*: *Granos externos*.

[B] Texto no incluido en la *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés.*

[C] En la *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés* dice *capa novena*.

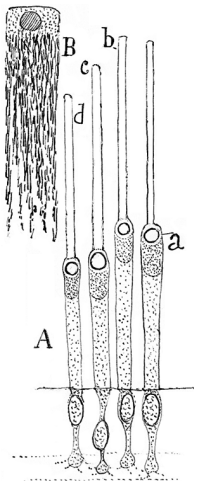


Fig. 646. — Conos de la retina del palomo. [Disociación en estado fresco. (Figura semi-esquemática)]. — A, artículos internos de los conos ; B, célula pigmentaria ; *a*, esfera coloreada. — *b*, *c*, *d*, artículos externos de los conos].

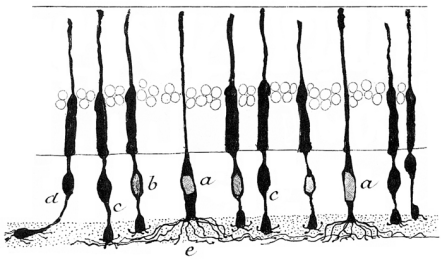


Fig. 647. — Conos y bastones de la retina de un pájaro. [Método de Golgi]. — *a*, bastoncitos ; *b*, *c*, conos rectos ; *d*, cono oblícuo.

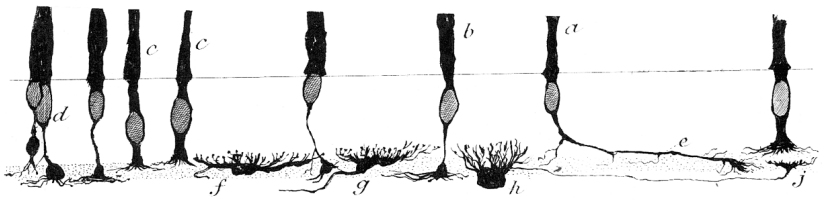


Fig. 648. — Cuerpos de conos y bastones de la gallina. [Método de Golgi]. — *a,* cono oblicuo ; *b,* cono recto ; *c*, bastones ; *d,* conos gemelos ; *f*, *g*, *h*, células horizontales.

Fig. 649. — Célula horizontal (en brocha) vista de plano (gallina). [Método de Golgi]. — *a*, dendritas ; *b*, axon; *e*, arborización horizontal.

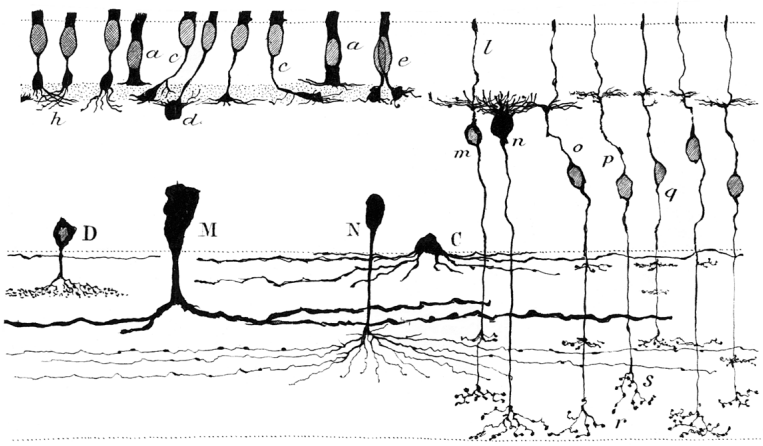


Fig. 650. — Retina del pollo. [Método de Golgi]. — *a,* bastón ; *c*, cono oblícuo ; *d*, cono de pié dislocado ; e, cono gemelo ; *m*, bipolar de maza ; *n*, bipolar gruesa sin maza ; *l*, maza de Landolt ; *s*, penacho terminal de las bipolares ; M, N, D, C, tipos de amacrinas.

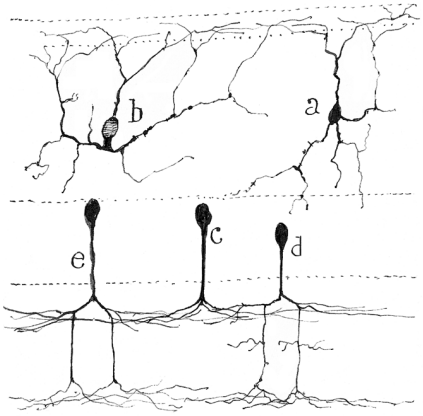


Fig. 651. — Retina de un pájaro. [Método de Golgi]. — *a, b,* células estrelladas de la zona de las bipolares ; *c*, amacrina mono-estratificada ; *e*, bi-estratificada ; *d*, tri-estratificada.

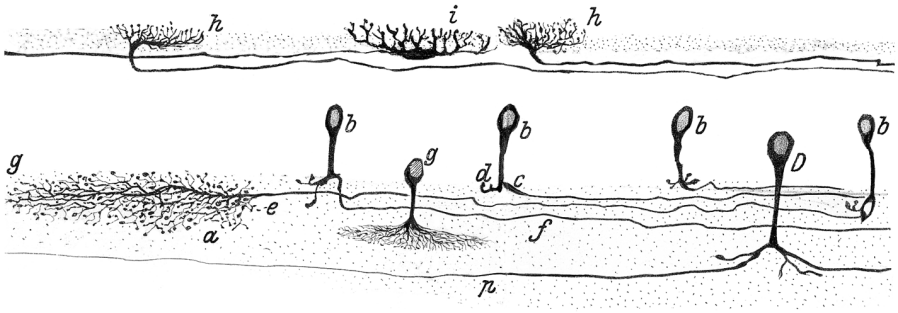


Fig. 652. — Retina de un pájaro (verderón[, *Ligurinus chloris,* L.). Método de Golgi]. — *b*, amacrinas de axon corto ó de asociación ; *d,* dendritas ; *c, f,* axon horizontal ; *e*, arborización final ; *i,* célula horizontal aplanada ; *h,* arborización nerviosa de éstas ; *g*, *n*, amacrinas.

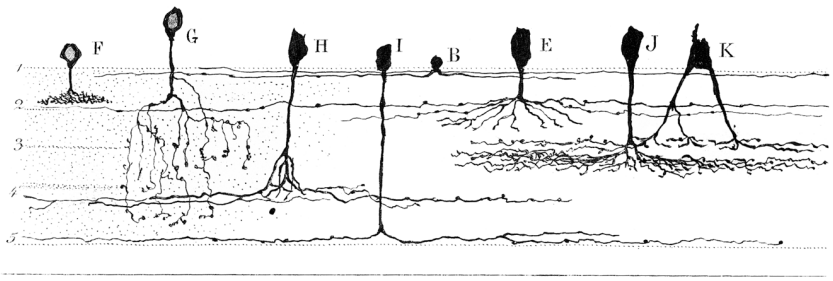


Fig. 653. — Diversos tipos de células amacrinas de la retina de las aves. [Método de Golgi].

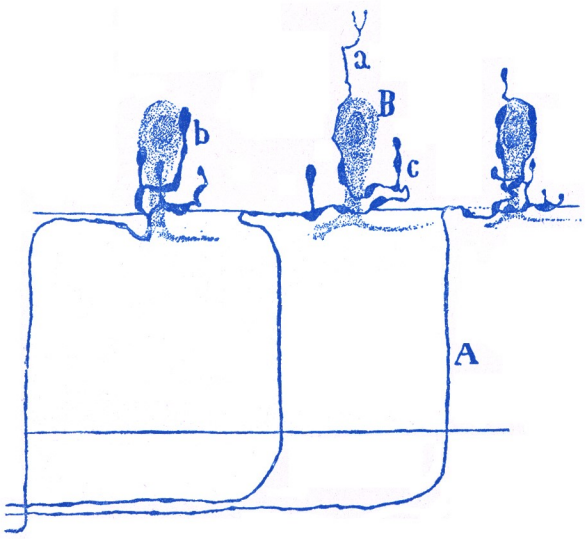


Fig. 654. — Fibras centrífugas de la retina del palomo. Coloración por el método de Ehrlich-Bethe. — A, fibra nerviosa ; B, célula rodeada por la arborización ; *a, b, c,* ramitas varicosas terminales.

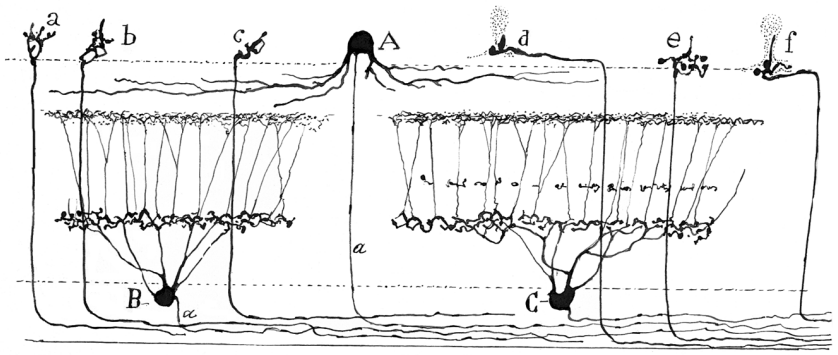


Fig. 655. — Retina del gorrión [(*Passer domesticus*). Método de Golgi]. — A, célula ganglionar dislocada ; B, C, ganglionar bi y tri-estratificada ; *a*, *b*, *c*, fibras centrífugas ; *d, f,* arborizaciones centrífugas muy simples.

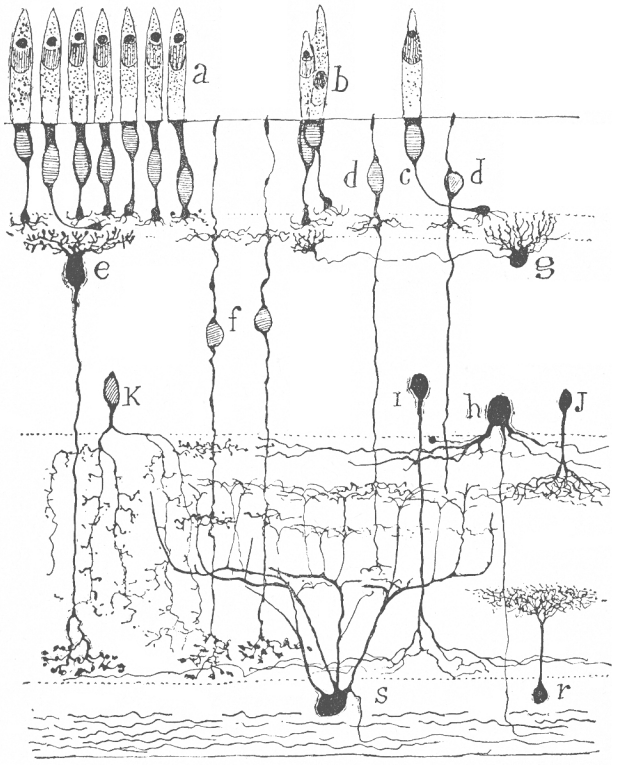


Fig. 656. — Corte [perpendicular y semi-esquemático] de la retina del lagarto [verde (*Lacerta viridis*). Método de Golgi]. — *a,* conos ; *b,* conos gemelos ; *c*, cono oblicuo ; *d,* bipolar dislocada ; *e,* bipolar gruesa ; *f,* bipolar con maza [de Landolt] ; *g*, [célula] horizontal ; *h,* célula de Dogiel [ó ganglionar dislocada] ; *i, j, k* amacrinas ; *r,* amacrina dislocada.; s, ganglionares .

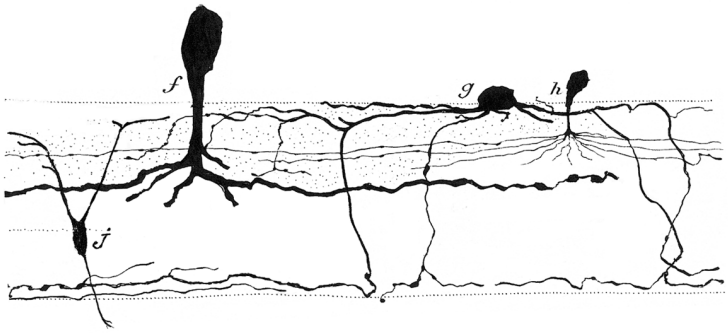
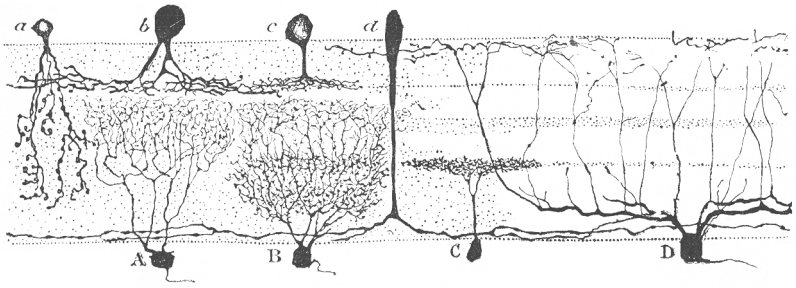


Fig. 657. — Tipos de células amacrinas del lagarto [ocelado (*Lacerta ocellata*). Método de Golgi. — *f*, célula amacrina grande ; *g*, otro tipo de amacrina ; *h*, amacrina con expansiones muy finas y muy largas ;] *j*, célula gangliónica dislocada.



658. — Variedades de células amacrinas y gangliónicas del lagarto [ocelado (*Lacerta ocellata*). Método de Golgi.

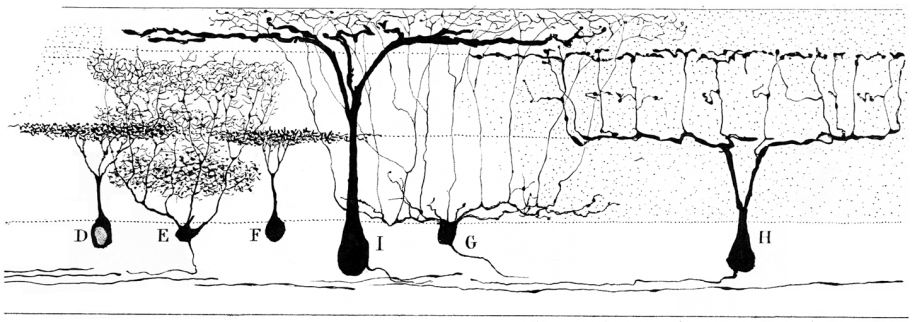


Fig. 659. — Tipos de células gangliónicas mono estratificadas, bi-estratificadas [y pluri-estratificadas] de la retina del lagarto [ocelado (*Lacerta ocellata*). Método de Golgi.] . — D, F, amacrinas dislocadas.

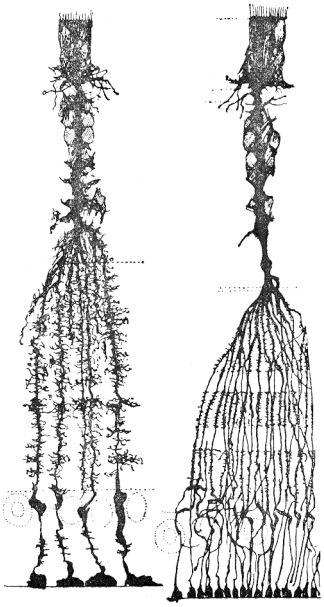


Fig. 660. — Células de Müller. [Método de Golgi]. La de la derecha pertenece á las aves, la de la izquierda á los reptiles.

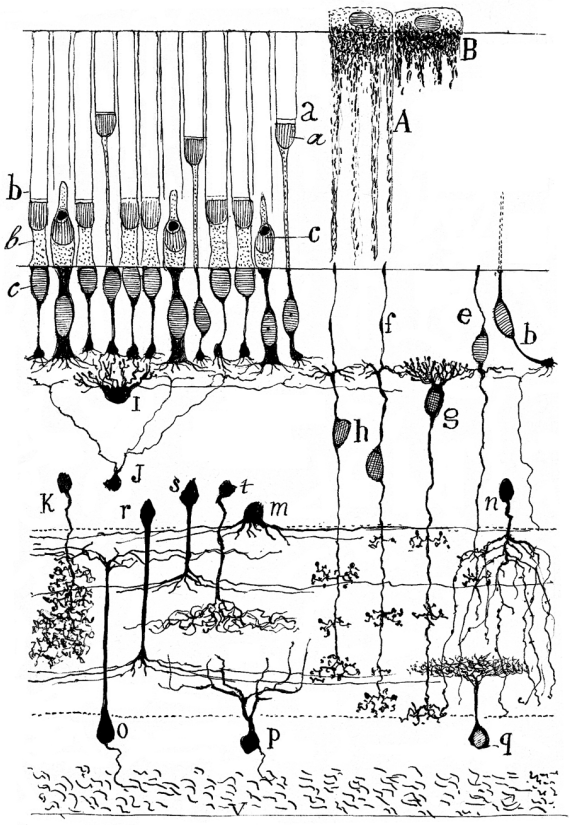


Fig. 661. — Retina de la rana.[Rana esculenta]. Figura semi-esquemática [según el método de Golgi]. — A, célula epitelial con el pigmento relajado ; B, retraído ; a, bastones verdes ; b, bastones rojos ; c, conos ; a, elipsoide ; [b, segmento interno de los bastones] ; c, cuerpo del bastón ; [b, bastón oblícuo] ; e, bipolar dislocada ; f, maza de Landolt ; [g, bipolar gruesa sin maza ; h, bipolar delgada con maza ; I, célula horizontal ; J, célula estrellada (?)] ; [k,]m, n, [diversos tipos de] amacrinas ; o, p, células gangliónicas ; q, amacrina dislocada. ; [r, s, t, células amacrinas normales de diversos tipos].

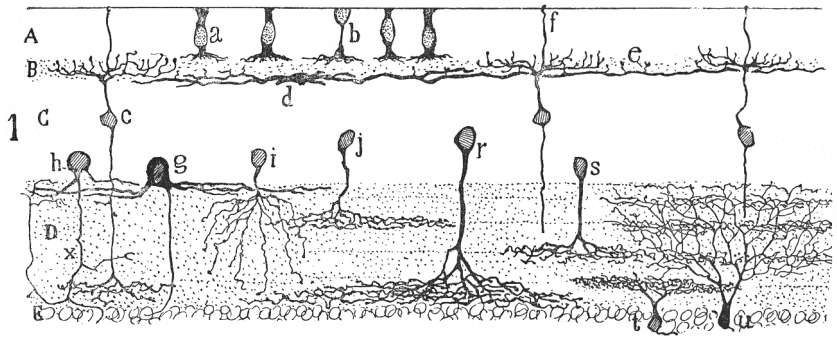


Fig. 662. — Retina de la rana [(*Rana esculenta*). Método de Golgi] . — A, capa de los cuerpos de las células visuales; B, plexiforme externa ; C, capa de las bipolares ; D, plexiforme interna ; *a*, cuerpo de cono ; *b*, cuerpo de bastón ; *d*, célula horizontal externa ; *g*, célula de Dogiel ; *h, i, j, r, s,* tipos de amacrinas.

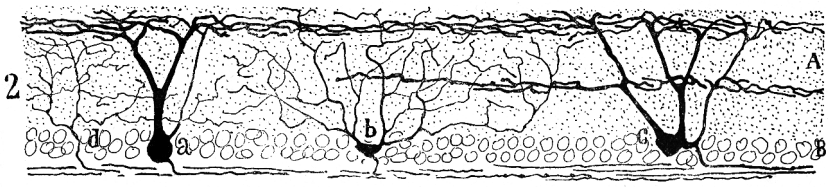


Fig. 663. — Tipos de células gangliónicas de la retina de la rana [(*Rana esculenta*). Método de Golgi.]

Fig. 664. — Célula epitelial [ó fibra de Müller] de la retina de la rana (*Rana esculenta*). Método de Golgi.

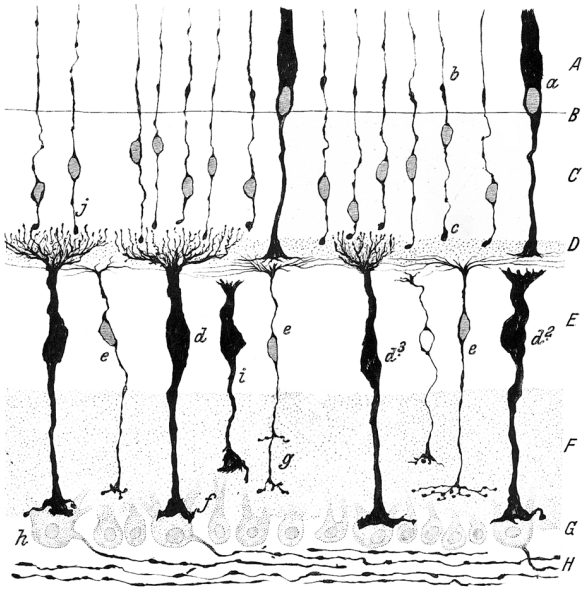


Fig. 665. — Corte [vertical] de la retina del barbo común (*Barbus fluviatilis Agass*). Método de Golgi. — A, capa de conos y bastones ; B, limitante externa ; D, plexiforme externa [; E, capa de las bipolares; F, plexiforme interna ; G, capa de las células ganglionares] ; *a*, cono ; *b*, bastón ; *c*, esfera terminal del bastón ; *d*, bipolares para bastón ; e, bipolares para cono; *h, células* gangliónicas ; *i*, bipolar para bastón ; *j*, articulación de una bipolar con un bastón.

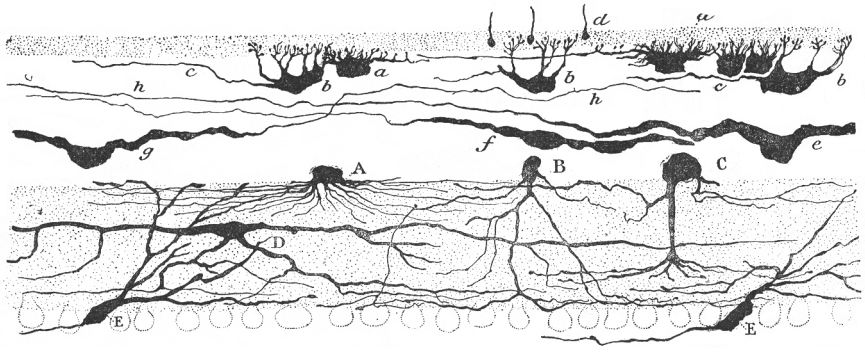


Fig. 666. — Corte de la retina de un teleosteo. Método de Golgi. — *a*, *b*, células horizontales externas y medias ; *c*, cilindro-eje ; *d*, esferas de los bastones ; *e, f, g*, grandes horizontales profundas ; A, B, C, amacrinas ; D, amacrina intersticial ; E, células gangliónicas.

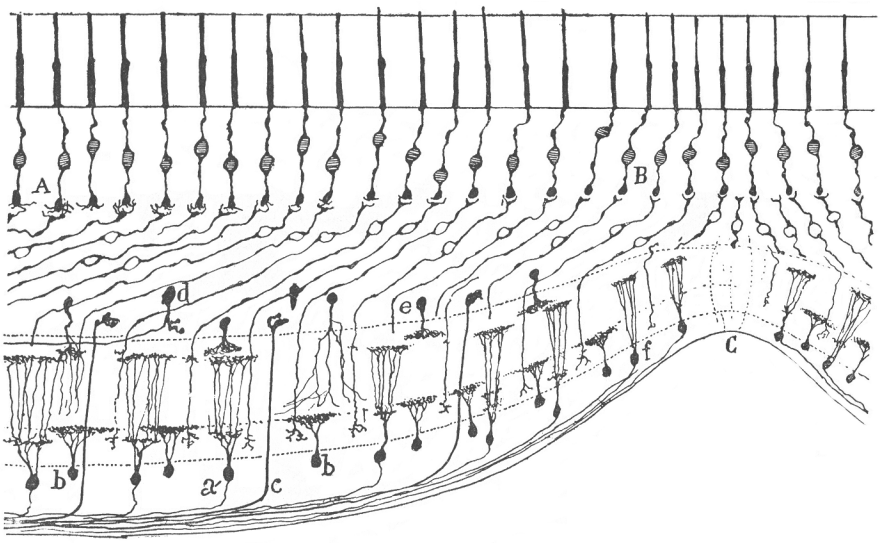


Fig. 667. — Corte de la retina de un pájaro (verderón, [*Fringila chloris L.*]). Método de Golgi. — Aspecto de la foseta central. — [A, cuerpo de los conos alrededor de la foseta ;] B, cuerpos de los conos [en la foseta] ; C, fondo de la foseta ; *a*, célula gangliónica bi-estratificada ; *b,* amacrina dislocada ; *c*, fibra centrifuga ; *d,* amacrina de asociación ; [*e*, amacrinas ; *f*, ganglionar].

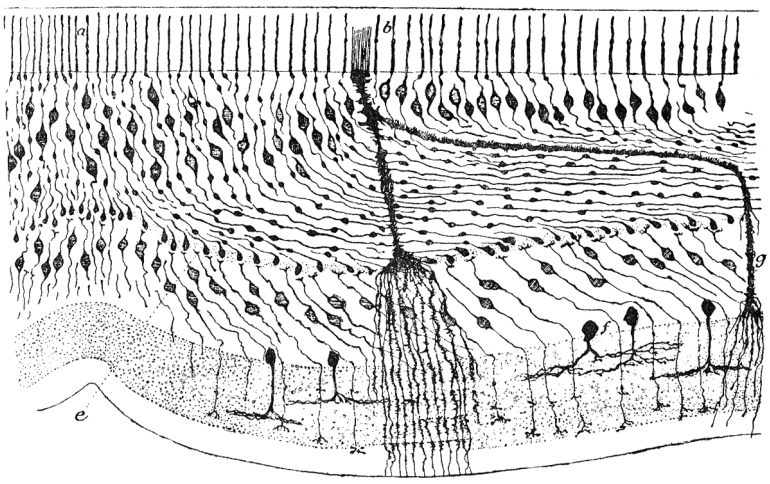


Fig. 668. — Foseta central del camaleón [(*Chamaeleo vulgaris*)]. Método de Golgi. — *a*, conos finos del centro foveal ; *b*, conos algo más gruesos de la región periférica foveal; *e*, bipolares ; *g*, célula de Müller con sus dos grandes ramas.

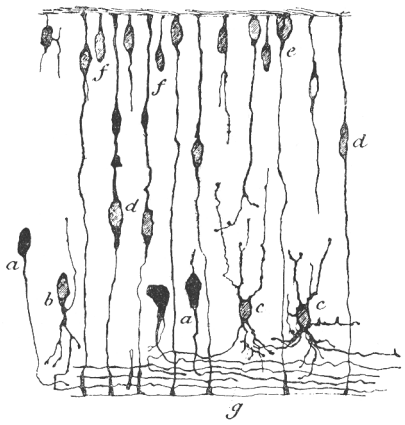


Fig. 669. — Retina de un feto de ratón casi de término. Método de Golgi. — *a*, fase de neuroblasto de un corpúsculo ganglionar ; *b*, *c*, células con dendritas rudimentarias ; *d*, células epiteliales embrionarias ; *e*, célula epitelial en vía de división ; *f*, células visuales embrionarias.

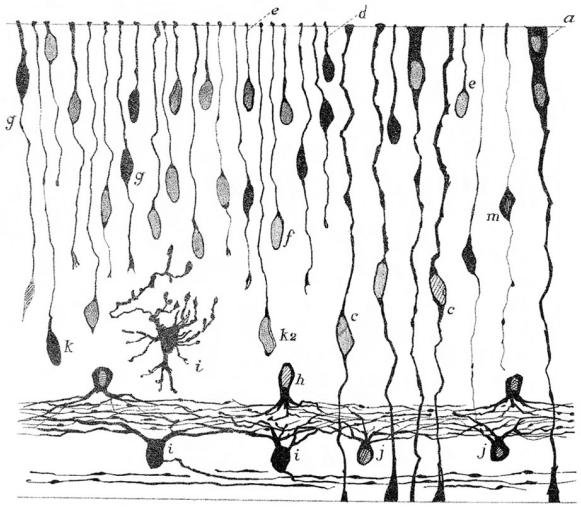


Fig. 670. — Corte de la retina del gato recién nacido. [Método de Golgi]. — *a*, célula epitelial con dos núcleos ; *e*, cuerpo del bastoncito en fase monopolar ; *g*, cono en fase bipolar ; *m*, ¿bipolar?; [*i* (por encima de la plexiforme, a la izquierda)], célula horizontal ; *h*, amacrinas ; *i* [(abajo)], célula ganglionica.

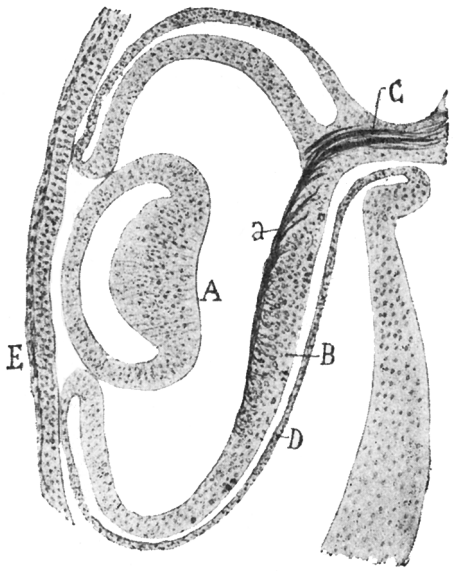


Fig. 671. — Corte del ojo de un embrión de pollo a las 80 horas de incubación. Método del nitrato de plata reducido. — A, cristalino ; B, fondo retiniano de donde parten las fibras ópticas ; C, esbozo del nervio óptico ; D, capa de pigmento ; E, córnea ; *a*, capa de fibras ópticas de la retina.

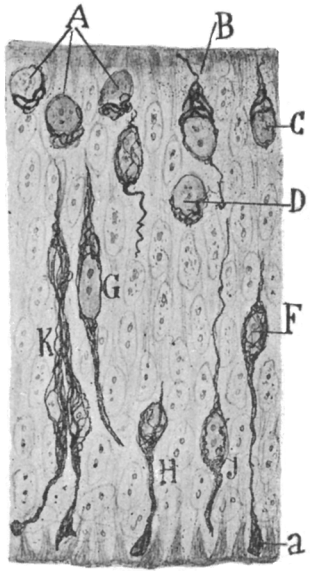


Fig. 672. — Retina de un embrión de pollo al segundo día y medio de incubación. Método de nitrato de plata reducido. — A, neuroblastos en fase apolar ; B, neuroblastos en fase bipolar ; C, neuroblastos provistos de una expansión distal ; F, G, J, neuroblastos bipolares más desarrollados ; H, neuroblasto cuyo apéndice externo está en vía de reabsorción ; K, neuroblastos cuya unión simula anastomosis ; *a*, cono de crecimiento.

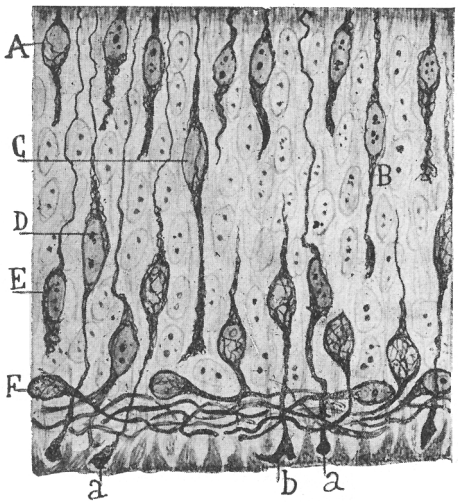


Fig. 673. — Retina del embrión de pollo al 4º día de incubación. Método del nitrato de plata reducido. — A, B, C, fases diversas de las células bipolares ; D, corpúsculo bipolar cuyo axón provisto de un cono de crecimiento toca la membrana limitante interna ; F, neuroblasto de His ; *a*, *b*, conos de crecimiento.

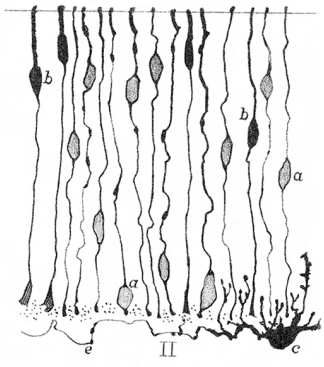


Fig. 674.— Corte de la capa de los cuerpos visuales del gato de cuatro días. Método de Golgi. — *a*, cuerpo del bastón ; *b*, cuerpo del cono ; *c*, célula horizontal embrionaria ; *e*, su cilindroeje.

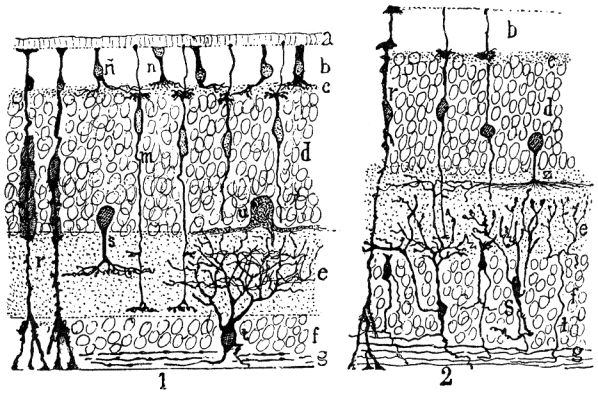


Fig. 675. — Cortes de la retina del embrión de pollo en fases diversas de la evolución. Método de Golgi. — *a*, capa de los segmentos externos de conos y bastones ; *b*, capa de los cuerpos de las células visuales ; *c*, plexiforme externa ; *d*, capa de las bipolares ; *e*, capa plexiforme interna ; *f*, capa de las células ganglionares ; *g*, capa de las fibras ópticas ; *m*, bipolares ; *n*, *ñ*, cuerpos de bastones y conos ; *r*, fibras de Müller ; *s*, amacrinas ; *t*, célula ganglionar bi-estratificada ; *u*, célula horizontal ; *z*, amacrina de expansiones finas y largas. — La figura 2, a la derecha, responde a una fase más precoz del desarrollo.

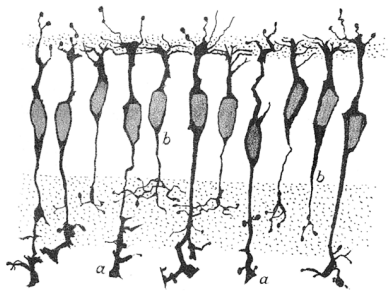


Fig. 676. — Células bipolares para bastón y para cono de la retina del gato de ocho días. Método de Golgi. — *a*, bipolar para bastón ; *b*, bipolar para cono.

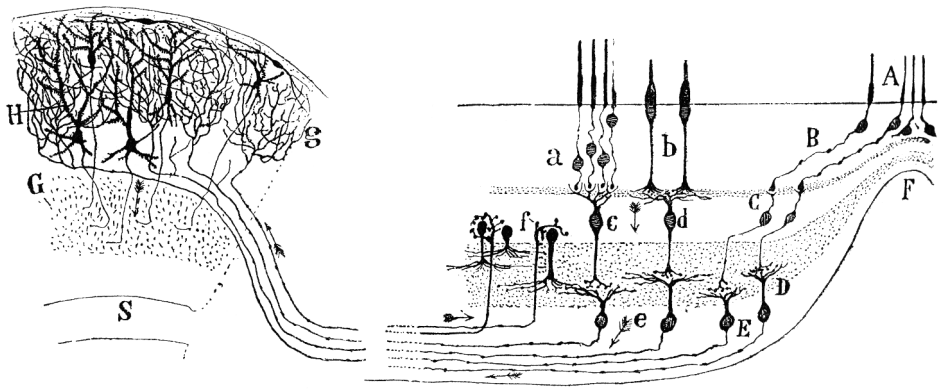


Fig. 677. — Esquema de la retina, del tubérculo cuadrigémino [anterior y de sus conexiones]. — A, conos de la foseta central de la retina ; *a* y *b*, bastones y conos de las regiones anteriores ; *c* y *d*, bipolares ; *e*, gangliónicas ; *g*, arborizaciones ópticas de la corteza del tubérculo cuadrigémino ; *f*, fibras centrífugas. [Las flechas indican el sentido de las corrientes].

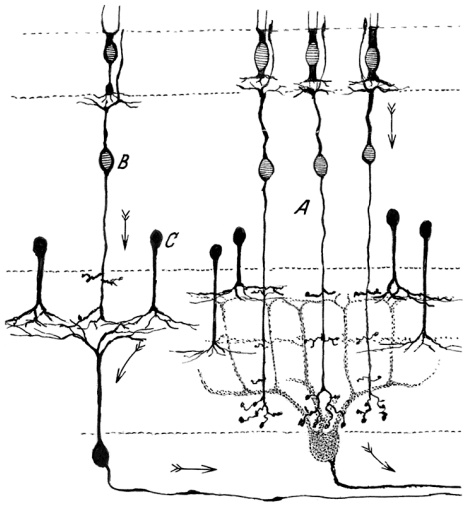


Fig. 678. — Los dos cauces posibles, individual y colectivo, de la retina de las aves. — A, cauce difuso para los reflejos ; B, Cauce individualizado para la imagen mental. [Las flechas indican el sentido de las corrientes].

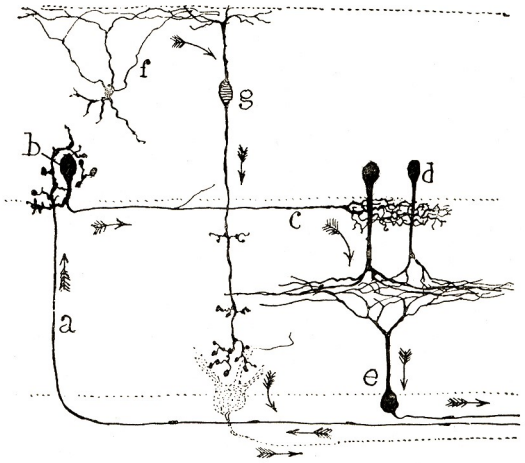


Fig. 679. — Esquema destinado á mostrar la marcha de la corriente en las fibras centrífugas y amacrinas de las aves. [(seguir las flechas). — *a*, fibra centrífuga ; *b*, su arborización alrededor de un espongioblasto de asociación ; *c*, cilindro-eje corto de este espongioblasto ; *d*, amacrinas ordinarias articuladas con la arborización axil de la amacrina de asociación ; *e*, célula ganglionar ; *f*, célula estrellada de la capa de las bipolares ; *g*, bipolar ; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, constituyen el circuito de la vía centrífuga inferior ; *a*, *f*, *g*, y la ganglionar difuminada forman, por otra parte, el de la vía centrífuga superior.