

QL
495
C3
ENT.

Obsequio de los autores.

**Contribución al conocimiento de los centros nerviosos
de los insectos**

POR

S. R. CAJAL

Y

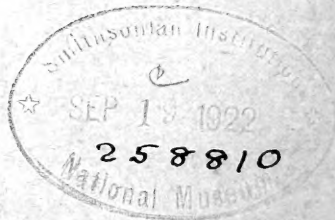
D. SÁNCHEZ

Profesor de Histología en la Universidad
de Madrid.

Ayudante del Laboratorio de Investigaciones
biológicas y Profesor auxiliar de la Facultad
de Ciencias.

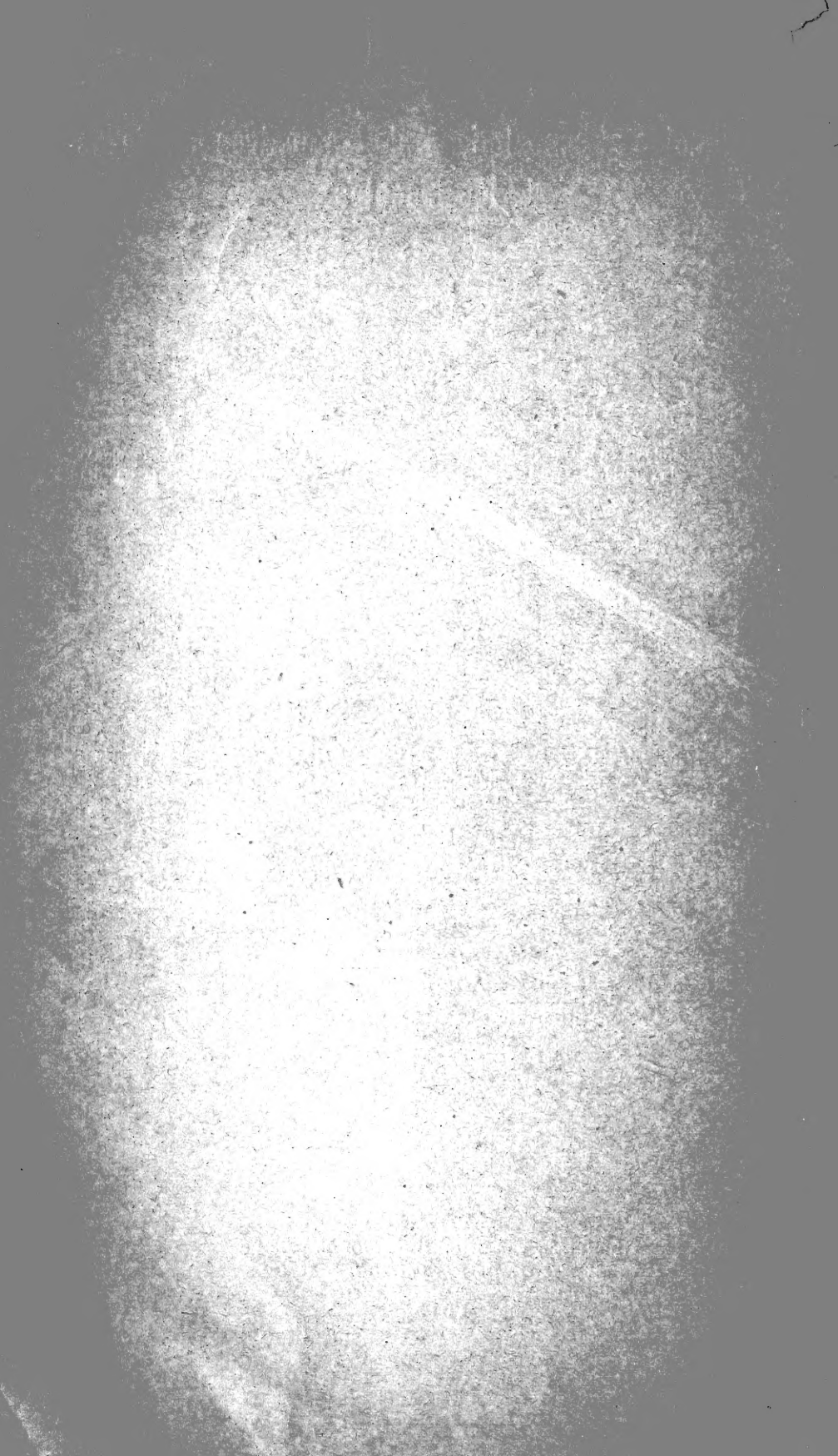
*L.C. Cds. Dnd.
8-8-63*

Extraído del tomo XIII, 1915, de los "Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas de la Universidad de Madrid,,



MADRID
IMPRENTA DE HIJOS DE NICOLÁS MOYA
Garcilaso, 6, y Carretas, 8.

1915



495
C3
ENT



Contribución al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos

POR

S. R. CAJAL

Profesor de Histología en la Universidad de Madrid

Y EL

DR. DOMINGO SÁNCHEZ

Ayudante del Laboratorio de Investigaciones biológicas y Profesor auxiliar de la Facultad de Ciencias.

PARTE I

Retina y centros ópticos.

Sorprende la poca atención que, durante los dos últimos decenios, tan copiosos en bibliografía neurológica, se ha concedido al sistema nervioso de los articulados y particularmente al de los insectos.

Poseen estos animales un sistema nervioso extraordinariamente complejo y diferenciado, y de una finura constructiva que raya en los límites de lo ultra-microscópico. Comparados los ganglios visuales y cerebroides de una abeja, ó de un caballito del diablo, con los de un pez ó de un anfibio, experimentase una sorpresa extraordinaria. La excelencia de la máquina psíquica no aumenta con la jerarquía zoológica; antes bien, se reconoce que, en los peces y anfibios, los centros nerviosos han sufrido inesperada simplificación. Ciertamente, la substancia gris ha crecido considerablemente en masa; pero cuando se compara su estructura con la del cerebro de los ápidos ó libelulidos, se nos aparece como algo excesivamente grosero, basto y rudimentario. Es como si pretendiéramos igualar el mérito de tosco reloj de pared con el de una saboneta, maravilla de finura, delicadeza y precisión. Como siempre, el genio de la vida, al construir sus obras portentosas, brilla en lo pequeño mucho mas aún que en lo grande.

Se dirá que toda comparación entre el sistema nervioso de un vertebrado y el de un invertebrado es ociosa, porque se trata de cosas harto diferentes. Sepáranse aquéllos, no sólo por diferencias de masa y de es-

estructura, sino por contrastes de plan fundamental. Existen ciertamente diferencias importantes, singularmente en lo tocante á la morfología macroscópica, tamaño y topografía de los centros; pero importa no exagerar tales contrastes. Un examen minucioso de los centros de los insectos pone de manifiesto, según hicieron ya notar Kenyon y Radl, grandes analogías de organización histológica entre los centros visuales y olfativos de estos animales y los correspondientes de los vertebrados inferiores. Al proclamar estas analogías esenciales, llega Radl á afirmar que toda función nerviosa específica, sensorial ó motriz, se asocia en vertebrados é invertebrados al mismo *substractum* histológico. Y los hechos, según veremos más adelante, confirman esta doctrina.

Resulta, pues, que al establecer la vida en sus obras maravillosas, las primeras coordinaciones nerviosas entre las superficies de recepción de las energías exteriores y las reacciones motrices defensivas directas ó indirectas, adoptó ya una fórmula estructural, de que sin duda se ha apartado después en mil detalles importantes, pero conservando en lo posible la norma fundamental y las líneas generales.

Sentadas estas premisas, ¿será demasiado ambicioso esperar que, por lo menos con relación á ciertos centros sensoriales ó á determinados mecanismos de reacción nerviosa, los invertebrados, y sobre todo los insectos, ofrezcan algún criterio interpretativo del sistema nervioso complicadísimo de los vertebrados superiores? ¿No es de presumir también que el conocimiento de la organización histológica del *protocerebro* de los articulados arroge alguna luz sobre el mecanismo de los actos psíquicos elementales y permita conjeturar cuál sea el *substractum* del instinto, esto es, las condiciones anatómicas, en cuya virtud la excitación sensorial provoca automáticamente una serie coordinada de reacciones motrices de carácter utilitario? Habrá mucho de ilusorio y prematuro en tales esperanzas. Confesamos, empero, que ellas nos han sostenido en el largo y abrumador análisis que, según verá el lector, hemos consagrado á los centros nerviosos de los insectos superiores.

Aun sin satisfacer tan altos anhelos, y limitándonos al terreno puramente histológico, esperan todavía solución definitiva muchos problemas interesantes. ¿Cuál es el plan anatómico de la retina del insecto? ¿Encuéntrense en ésta, como se ha supuesto, las tres neuronas sucesivas, características de la membrana visual del vertebrado? Entre las teorías fisiológicas imaginadas para explicar la visión de los articulados, ¿cuál es la que mejor armoniza con los datos histológicos? ¿Existe en estos animales un órgano homólogo del lóbulo óptico de los peces, reptiles y batracios? ¿Qué papel desempeña en la conducción, si es que desempeña alguno, el soma neuronal? ¿Existe en los insectos algo comparable á las

células de axon corto de los centros nerviosos de los vertebrados? La ley del contacto interneuronal, ¿sufre excepciones en dichos articulados? Las fibras centrifugas, halladas por uno de nosotros en la retina y otros centros nerviosos de los vertebrados, fibras que parecen, por varios indicios, desempeñar importante papel en el acto de la atención sensorial, ¿tienen también representación en los invertebrados? Puesto que en los axones centrales de los insectos falta la mielina, ¿qué es lo que aísla las corrientes al través de la *Punksubstanz*? En fin, ¿qué significación fisiológica otorgamos á esos extraños *kiasmas intra-retinianos*, característicos del aparato visual de los insectos?

A alguna de estas cuestiones, singularmente á las relativas al plan estructural de la retina de los insectos y á sus homologías con la de los vertebrados y cefalópodos, han respondido luminosamente diversos sabios. Entre los cultivadores de los antiguos métodos histológicos, á cuyo cargo ha corrido la tarea ingrata de reconocer y deslindar los ganglios y vías nerviosas, y conjeturar, en primera aproximación, su fisiologismo, debemos citar á J. Müller, Grénacher, Exner, Viallanes, Hickson, Ciaccio, Parker, Crevatin, Bellonci, Cucatti, Hesse, Berger, etc. Y entre los modernos, especialmente preocupados de la averiguación del plan estructural de la retina y cerebro de los insectos, y que han tenido la fortuna de servirse de métodos de coloración selectiva, la justicia obliga á poner en primera línea á Kenyon, el ilustre naturalista americano, que empleó por primera vez eficazmente en tan difícil empresa el método de Golgi. Siguiendo sus huellas, y deseosos de perfeccionar y completar la obra del iniciador, aplicaron después al tema todos los recursos de la técnica actual, Vigier, Cajal, Jonescu y Zawarzin. De sus valiosos encuentros hablaremos oportunamente.

MATERIAL DE TRABAJO Y MÉTODOS DE INVESTIGACIÓN

Nuestras exploraciones histológicas han recaído en numerosas familias de insectos. Entre los *Himenópteros*, los mejores resultados (método de Golgi) se han obtenido en la abeja (*Apis mellifica* L.). Entre los *Dípteros*, se nos han mostrado, según veremos luego, singularmente propicios, la mosca azul (*Calliphora vomitoria*, L.), y el tábano (*Tabanus bovinus*, L.). Casi tan expresivas preparaciones se han conseguido en ciertos voluminosos neurópteros, como el *Agrion*, la *Aeschna*, el *Anax*, y en fin, la *Libelula*. Por último, muy instructivos cortes nos ha proporcionado también un *lepidóptero* (*Sphinx*) y tres tipos de ortópteros: un *acridido* (*Gomphocerus bigotatus*, L.), la *Locusta viridissima*, L., y el grillo vulgar.

Hagamos notar que nuestros estudios han recaído casi exclusivamente en insectos adultos, á excepción de los *acrididos*, para cuya exploración nos hemos servido de individuos jóvenes.

En cuanto á los métodos de coloración, hemos apelado principalmente á tres: al de la *hematoxilina de Heidenhain* y variantes; *al del nitrato de plata reducido* (una de sus fórmulas: fijación en alcohol, nitrato de plata al 5 por 100, etc.); y, en fin, al *proceder de Golgi*, con las modificaciones de Cajal (doble impregnación) y de Kenyon (fijación en la mezcla de formol y bicromato, etc.). Por desgracia, el método de Ehrlich, de que ha hecho uso Zawarzin en las larvas de *Aeschna*, no es aplicable al insecto adulto. Al menos, en nuestras manos ha fracasado siempre.

Por una singularidad inexplicable del quimismo del tejido nervioso, hay insectos en donde la reacciónromo-argéntica resulta mucho más constante y fina que en otros. En ciertas especies, es casi imposible obtener un corte medianamente instructivo. En cambio, en el *tábano* y en la *mosca azul*, lógranse á menudo preparaciones espléndidas, superiores todavía en belleza de reacción y número de elementos simultáneamente teñidos, á las mejores conseguidas en los vertebrados. Como es natural, á estas afortunadas coloraciones nos referiremos de preferencia en las siguientes descripciones.

La fórmula de Kenyon, ya nombrada, da por lo común depósitos argénticos algo más bastos que la mezcla osmio-bicrómica, salvo algunos casos en que, ignoramos por qué causa, la impregnación compite en finura con las más perfectas reacciones del proceder rápido de Golgi. En todo caso, la técnica aconsejada por Kenyon deberá preferirse cuando sea necesario colorear el cuerpo de las células, coloración que muy rara vez se logrará, fijando en la mezcla osmio-bicrómica, aun asociada al proceder de *doble impregnación*.

Cuando usamos la mezcla bicromato-formólica, la asociamos á la doble impregnación. Los tiempos de acción de los reactivos son: dos á tres días la primera fijación, cambiando diariamente el líquido; dos días el primer nitrato de plata al 0'75 por 100; otros dos la mezcla bicromato-formólica, y en fin, cuarenta y ocho horas todavía el segundo nitrato de plata á 0'75.

Es indispensable recurrir, para obtener cortes completos y regulares, á las inclusiones en parafina ó celoidina. Nosotros preferimos esta última substancia. Excusado es decir que siendo el bicromato de plata algo soluble en el alcohol de 98° y más en el de 90°, deberán abreviarse en lo posible los plazos de la operación de incluir. Tratándose de piezas tan pequeñas, bastará para que la substancia de inclusión penetre en la trama nerviosa, sumergirlas durante seis á ocho horas en alcohol absoluto, otras

tantas en una mezcla de éter y alcohol, y finalmente doce, lo más treinta y seis horas, en la solución siruposa de celoidina. El alcohol destinado á la solidificación será de graduación lo más alta posible (37 á 38°) y actuará solamente de dos á cuatro horas. En fin, la saturación de este alcohol con polvo de cromato argéntico es práctica recomendable. La inclusión hace palidecer, sin duda, algunas fibras; pero si se conduce bien, sus efectos destructores de la impregnación son apenas perceptibles.

El examen de las preparaciones exige el empleo de los objetivos de inmersión más potentes, por ejemplo, el 1'30 ó el 1'40 apocromáticos de Zeiss. Porque es preciso notar que en los insectos, los axones y sus ramificaciones en los plexos terminales de la *Pünktsubstanz* son de una delicadeza incomparable. Con ser tan opaco el precipitado argéntico, hay ramas que de puro sutiles toman un matiz rojo ó rosa perfectamente transparente. Excusado es decir que, para el análisis de los plexos nerviosos, débense escoger aquellos cortes donde aparezcan pocos elementos impregnados.

ESTUDIO HISTOLÓGICO DE LOS ÓRGANOS VISUALES. — ENUMERACIÓN DE LAS ESTACIONES NERVIOSAS ÓPTICAS. — NOMENCLATURA.

La primera cuestión á resolver cuando se trata de un aparato tan complicado como el visual de los insectos, es determinar cuáles son las cadenas neuronales comprendidas bajo la designación *retina*, y cuáles las estaciones celulares profundas susceptibles de ser homologuizadas con los centros ópticos de los vertebrados.

Sin perjuicio de justificar más adelante la siguiente división, nosotros, inspirándonos en las ideas de Kenyon y, sobre todo, de Zawarzin, comenzaremos por distinguir en el aparato visual del insecto dos órganos principales, bien separados anatómica y fisiológicamente: la *retina* ó aparato visual receptor y el *lóbulo óptico* ó centro visual perceptor (*ganglio visual* 3.º de Zawarzin, *cuerpo ovoideo*, etc.).

Consta la *retina* ó aparato receptor de tres formaciones gangliónicas concéntricas, separadas por ciertas fajas de fibras ópticas entrecruzadas llamadas *kiasmas*. Estas tres masas celulares sucesivas son homólogas, según veremos más adelante, de ciertas zonas concéntricas de la retina de los vertebrados, y han recibido de los autores nombres muy variados. Nosotros las distinguiremos atendiendo á su situación en la ruta de la impresión visual: *retina superficial*, *retina intermediaria* y *retina profunda* (véase la fig. 1).

En la enumeración de los estratos integrantes de cada formación

usaremos, cuando ello sea posible, la nomenclatura consagrada por los histólogos para la descripción de la retina de los vertebrados. En efecto, notorio es que existen, conforme probaron hace tiempo Lenhossék, Kopsch, Kenyon, Cajal y recientemente confirma Zawarzin, profundas analogías entre la retina de insectos, crustáceos y cefalópodos, de un lado, y la de los vertebrados, de otro. Tales semejanzas refiérense no sólo al número y situación correlativa de los estratos, sino á la forma esencial y modo de conexión de las neuronas y fibras constitutivas de la membrana visual. No parece, pues, temerario designar cada zona retiniana de los insectos con el nombre de la correspondiente de los peces, reptiles y aves, acompañando, claro está, en cada caso, para evitar equívocos, la nomenclatura algo arbitraria usada habitualmente por algunos naturalistas (Viallanes, Cucatti, Hickson, Bellonci, Berger, etc.).

Retina periférica. — Prescindiendo del aparato dióptico, que no estudia-remos ahora, esta importante formación retiniana comprende las zonas siguientes :

1.^a *Zona de los bastones ó corpúsculos fotosensibles.* — Según haremos notar más adelante, esta primera estratificación engloba la llamada en los vertebrados *zona de los granos externos*, la cual, por excepción, no aparece deslindada de los insectos (fig. 1, B).

2.^a *Zona limitante ó basal de la retina periférica.* — Corresponde á la *limitante externa* de los vertebrados.

Retina intermediaria. — Corresponde al ganglio designado por los autores *periopticon* (Hickson), *lámina ganglionar externa* (Viallanes), *primer ganglio óptico* (Kenyon, Zawarzin, etc.). Consta de las siguientes capas :

1.^a *Capa de las células visuales intermediarias ó corpúsculos monopolares gigantes* (fig. 4, A). — Es homóloga de la de los elementos *bipolares* de los vertebrados, ó, más exactamente, de una porción de la *capa de los granos internos*.

2.^a *Capa plexiforme externa (neuromatidias* de Viallanes, *zona plexiforme* del *perioptico*). — Representa, como en los vertebrados, la estación de enlace ó articulación entre la expansión descendente de los bastones y el penacho dendrítico (aquí lateral y no externo) de las *células visuales intermediarias* (fig. 4, B).

3.^a *Zona del kiasma intermediario (kiasma externo* de Berger, *ner- vicio óptico* de Bellonci, etc.). — Esta capa se modela en cordón, más ó menos largo y grueso, según los insectos examinados, y consta de gran número de conductores ascendentes y descendentes.

Constituye el *kiasma intermediario* una de las originalidades de la retina de los articulados. En efecto; en los vertebrados, la expansión pro-

funda de las bipolares ó células ópticas intermediarias no constituye piso especial, salvo en un sector inmediato á la *fovea* central (ciertas aves y reptiles).

Retina profunda. — Forma un órgano voluminoso, de sección semilunar y tan perfectamente separado de la retina intermediaria, que se justifica, en cierto modo, el nombre de *lóbulo óptico* con que lo designan algunos

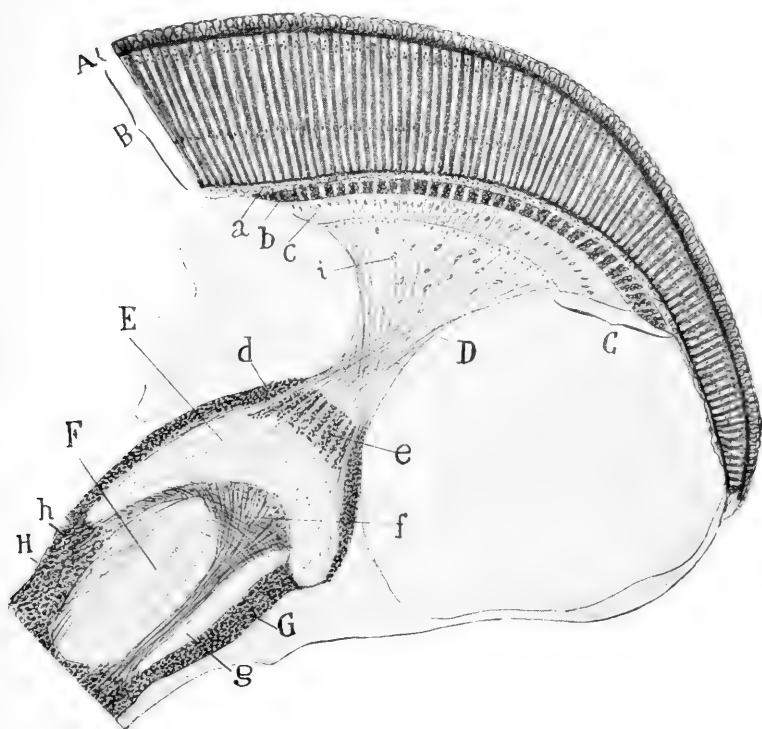


Fig. 1. — Corte horizontal de la retina y lóbulo óptico de la mosca azul. — A, corneolas y conos cristalinos; B, zona de los rabdomas (retina periférica); G, retina intermediaria (perióptico); D, kiasma externo; E, retina profunda ó epióptico; F, lóbulo óptico; f, kiasma interno.

naturalistas. Se le atribuyen también los nombres de *epi-óptico* (Hickson), *cuerpo estratificado* (Bellonci), *capa medular interna*, y en fin, el de zona de los *corpúsculos gangliónicos* ó de la *tercera neurona visual*. Mas en los insectos, el orden de estos estratos hállase alterado en el sentido de que las *células gangliónicas*, que en los vertebrados residen bajo la *capa plexiforme interna*, en aquellos animales yace por encima, reproduciendo una disposición hallada sólo excepcionalmente, según probaron Dogiel y uno de nosotros, en la retina de los reptiles y aves (fig. 1, E).

Todos los citados componentes concéntranse en dos zonas sumamente espesas:

1.^a *Capa de las células gangliónicas y amacrias (corona ganglionar y cuña de Viallanes, etc., capa de los granos internos de Zawarzin, etc.)* (fig. 1, *e, d*).

2.^a *Capa plexiforme interna (zona medular externa de Viallanes)*.

En el presente estudio nos ocuparemos sucesivamente de los siguientes temas: 1.º, organización nerviosa de la retina; 2.º, elementos neuróglícos de la misma; 3.º, conexión general de las células y marcha probable del impulso nervioso.

Morfología general de las neuronas de los insectos. Existencia de tres tipos celulares diferentes. — Antes de entrar en el análisis minucioso de cada estrato retiniano, importa adelantar al lector algunas nociones generales sobre la morfología de las células nerviosas de los articulados y sobre la probable significación fisiológica de sus expansiones.

Morfológicamente la neurona del articulado, como la de los vermes, desvía de las del vertebrado. Según descubrió Retzius para los *crustáceos*, *moluscos* y *vermes*, Lenhossék para el *lumbricus*, y Kenyon para los insectos, dicho corpúsculo afecta comunmente forma en pera, con una sola expansión ramificada. De esta robusta prolongación, penetrante en la *Punksubstanz* ó plexos de conexión intercelular, brotan dos órdenes de apéndices: unos *iniciales*, ramificados, terminados inmediatamente en la referida substancia y que poseen los rasgos morfológicos y fisiológicos de las *dendritas*; otros *terminales*, distribuidos en otros centros nerviosos ó en territorios alejados de un mismo centro, ó en fin, en tejidos musculares y epiteliales. Estas últimas proyecciones considéranse homólogas, según dictamen de muchos sabios, de las ramificaciones nerviosas propiamente dichas.

Con razón, Retzius, Lenhossék y Kenyon prestan á los apéndices iniciales el carácter de *aparato de absorción de corrientes (conducción axípeta)*, según la expresión de Cajal); mientras que atribuyen á las *ramificaciones nerviosas alejadas* el papel de *aparato de emisión* ó de distribución de las corrientes recibidas (*conducción somatófuga* de Cajal).

En los articulados, resulta muy probable, según significó uno de nosotros, fundándose en consideraciones morfológicas, y afirmó más tarde A. Bethe, sobre la base de experimentos fisiológicos, que el soma neuronal no toma parte ó puede no intervenir en la propagación del impulso nervioso. En este caso, pues, la fórmula de la polarización dinámica, enunciada primitivamente por Van Gehuchten y Cajal, debe ser reemplazada por la nueva fórmula de la *polarización axípeta*, imaginada por

este último autor, y aplicable, según es sabido, á la totalidad de los vertebrados é invertebrados.

La disposición monopolar de las neuronas característica de vermes, moluscos y crustáceos, se exagera, en cierto modo, en los insectos, en el sentido de que los apéndices de conducción axípeta ó aferente brotan, en ocasiones, á extraordinaria distancia del soma, creándose de este modo largo y fino pedículo intercalar, extraño quizás á la propagación de la onda nerviosa.

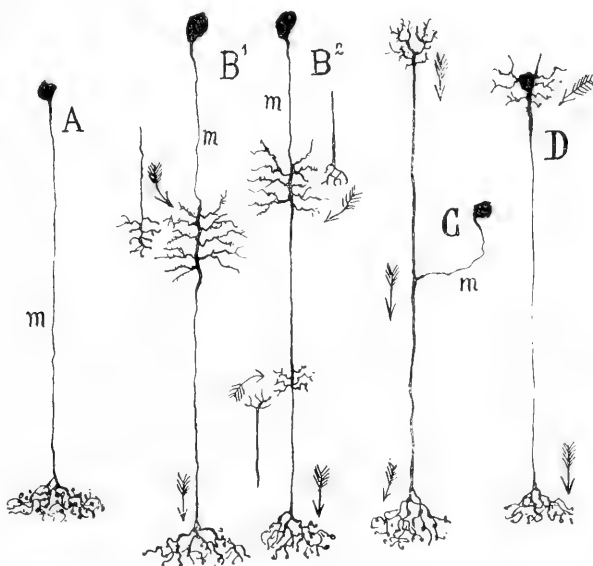


Fig. 2.—Esquema de los diversos tipos neuronales del sistema nervioso de los insectos.—A, tipo primero ó célula amacrina; B¹ y B², tipo tercero ó corpúsculo provisto de dos clases de apéndices; C, tipo segundo ó corpúsculo en T; D, neurona con dendritas somáticas rudimentarias.

Este largo trozo expansional de los corpúsculos monopolares de los insectos reside, en su mayor parte, dentro de los conglomerados corticales de somas nerviosos, y no ha recibido nombre especial. Provisionalmente, y para no prejuzgar su fisiologismo, nosotros le designaremos *mango neuronal* ó *segmento intercalar indiferente* (fig. 2, *m*).

No todas las neuronas de los insectos obedecen estrictamente al mismo plan morfológico y dinámico. Como ya reconocieron Retzius y Lenhossék en muchos invertebrados, confirmaron más tarde Cajal y Zawarzin en los insectos, y hemos comprobado nosotros, existen células piriformes, cuya expansión, rápidamente descompuesta en penacho terminal, contiene, al parecer, un sola especie de apéndices. Otro rasgo importante de este penacho terminal es el de distribuirse exclusivamente en la

zona plexiforme cerca de la cual reside el soma celular. Semejantes corpúsculos, primeramente señalados por Cajal en los muscudos con el nombre de *espongioblastos* ó *células amacrinas*, han sido designados por Zawarzin *elementos locales*, atendiendo á su carácter de conexionarse exclusivamente con el centro nervioso de que es anejo el cuerpo neuronal (fig. 2, A).

De los elementos provistos de larga prolongación portadora de dos órdenes de expansiones, á saber: dendríticas ó iniciales á nerviosas ó terminales, debemos de diferenciar dos categorías: a) Corpúsculos cuyo mango se divide en forma de T, generando una expansión aferente (dendrita) y otra eferente (axon), distribuidas, respectivamente, en centros diferentes ó regiones apartadas de un mismo órgano nervioso; b) Corpúsculos cuyo mango no se bifurca, sino que manteniendo su individualidad, emite *apéndices iniciales* (dendritas) destinados á un centro, y *apéndices finales* (ramas nerviosas) repartidos en otro. Estos elementos corresponden á las células nerviosas largas ó perforantes de Zawarzin y á la mayoría de las neuronas descritas en los invertebrados por Retzius, Lenhossék, Deineka, etc.

En suma, para evitar circunloquios, designaremos en adelante, mediante números de orden, estas tres modalidades de neuronas. Así, la de tallo indiviso y arborizado en un solo centro ó zona retiniana, será designada *tipo I*; la dividida en T, ó sea en expansión aferente y eferente, se llamará *tipo II*, y, en fin, recibirá el nombre de *tipo III* la portadora de larga expansión perforante, provista de dos clases de apéndices: los dendríticos ó iniciales destinados á un centro y los nerviosos ó terminales consagrados á otro. Este orden nos parece marcar el sentido de la complicación morfológica y fisiológica de las neuronas de los insectos.

El *tipo III* ofrece, según veremos más adelante, numerosas variantes de disposición. Una de las más comunes es la presentada en el esquema de la figura 2, B², donde se advierte que el tallo exhibe dos categorías de dendritas: iniciales para conexionarse con fibras centrípetas, basales para establecer contacto con fibras centrífugas.

La neurona multipolar, tipo corriente en los vertebrados, es rarísima en los insectos. Alguna vez, sin embargo, se descubren células cuyas dendritas iniciales parecen haberse dislocado desde el tallo al soma, cuyo protoplasma muéstrase también más abundante que de ordinario. En la fig. 2, D reproducimos esta variedad celular excepcional, representativa de la transición entre el tipo morfológico neuronal de los invertebrados y el de los vertebrados. Por lo demás, la multipolaridad no es un fenómeno raro en el sistema nervioso de los invertebrados, según probaron las investigaciones de Retzius, Lenhossék, Wolf, Bethe, Apathy, Deineka, Goldschmidt, etc.

CAPÍTULO I

ESTUDIO DE LOS FACTORES NEURONALES DE LA RETINA

Retina periférica y retina intermediaria.

RETINA PERIFÉRICA Ó RECEPTRIZ.—Remitimos al lector que no tenga antecedentes acerca de este importante factor retiniano, á los estudios magistrales efectuados por Grenacher, Exner, Ciaccio, Hesse, Crevatin, Vigier, Zimmer, Kirchoffer, Dietrich, Hesse, etc., y á la nota, publicada por uno de nosotros, acerca de las omatidias de la mosca. Aquí sólo daremos cuenta de algunos detalles morfológicos recolectados por los métodos de impregnación argéntica en las retínulas de ciertos insectos.

1.^a *Zona de los bastones ó células fotosensibles.*—Nuestras observaciones en los dípteros confirman lo sabido acerca del número y disposición de las células visuales de cada omatidia, así como de sus listones interiores ó *rabdomas*. Omitimos igualmente el estudio de la forma y estructura de los corpúsculos pigmentarios intercalares.

Sólo añadiremos aquí dos detalles objetivos: uno sobre la forma del corpúsculo visual en algunos insectos y otro sobre la configuración de las células pigmentarias.

Notorio es que, en los *muscidos*, el corpúsculo visual integrante de las retínulas, ofrece gran robustez, posee una sección prismática, y mantiene sus dimensiones, con ligeras variantes, hasta la zona basal. El cromato de plata les presta color negro intenso, impregnándose de ordinario en la totalidad de su cuerpo y comprobándose que, al nivel de la basal, su diámetro decrece bruscamente para constituir la fibra ó apéndice visual descendente.

En los *libelulidos*, la mayoría de los corpúsculos visuales muestra un diámetro mucho menor que en los muscidos y ápidos, y la impregnación cromo-argéntica, más fácil también, permite apreciar con toda claridad la presencia de un núcleo en el itinerario de cada fibra. En el vértice de la cámara obscura rudimentaria, es decir, por debajo de las *células cristalinas* (corpúsculos de Semper), cada listón interior ó *rabdoma* acaba, mediante ligero abultamiento (fig. 3, *b*), en forma de pico de sonda: y hacia la parte profunda de la retina periférica, el cabo inferior del corpúsculo visual exhibe un detalle interesante: cerca de la basal emite, en ángulo agudo, cierta expansión en forma de gancho, descendente y bruscamente terminada (fig. 3, *d*). Esta especie de expansión frustrada presenta caracteres algo diversos en otras especies de insectos.

Las tráqueas radiadas y los corpúsculos pigmentarios intercalados á las omatidias, son factores bien conocidos de la retina periférica. Su color natural, pardo ó rojizo, los denuncia fácilmente en los preparados comunes. Por lo común rechazan el cromato de plata. Por excepción, sin embargo, en los muscudos, los corpúsculos pigmentarios radiados se tiñen á veces casi íntegramente por el método de Golgi; compruébese entonces que son fibras largas, radiadas, extendidas por casi todo el espesor de la retina periférica. Durante su curso presentan espesamientos y expansiones de aspecto reticulado, y hacia adentro acaban mediante un bulbo ó maza, casi siempre simple, en ocasiones bifurcada y apoyada sobre la basal.

En cuanto á la *membrana basal* subyacente á la zona de las omatidias, ningún detalle nuevo podemos aportar.

RETINA INTERMEDIARIA

Correspondiente en totalidad á la *capa plexiforme externa*, y parcialmente á la zona de los granos internos (*piso* de los elementos bipolares) de la retina de los vertebrados, constituye la *retina intermedia* una faja espesa, cóncava y concéntrica á la empalizada de los bastones. Su grosor, extensión, radio de corvadura y aspecto estructural, varían mucho en cada familia de insectos, á veces en cada especie. Puede afirmarse que, después de la *retina periférica*, la estación visual segunda es la que presenta mayores desviaciones de forma y estructura en los articulados. Conforme

dejamos expuesto, el órgano que nos ocupa encierra, de fuera á dentro, las siguientes capas: 1.^a, *fenestrada ó de los kiasmas visuales múltiples*; 2.^a, *de las células monopolares ó elementos visuales intermedios*; 3.^a, *plexiforme externa ó de los cartuchos ópticos*; 4.^a, *capa del kiasma intermedio*, mal llamado *nervio óptico*.

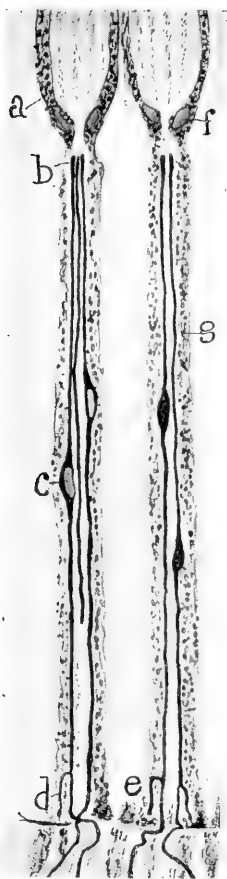


Fig. 3. — Retínulas de la libélula impregnadas por el cromato de plata. — *a*, células pigmentarias limitantes de la cámara oscura elemental; *b*, cabo ensanchado de las células visuales; *c*, núcleo de éstas; *d*, *e*, gancho libre inferior; *g*, pigmento.

1.^a ZONA LACUNARIA Ó FENESTRADA. — Llamada así por el gran número de huecos traqueales que ofrece, exhibe un espesor muy variable según los insectos (figs. 5 y 6).

En ella se observa, aparte la neuroglia, las gruesas tráqueas concéntricas y el relleno copioso, en ciertos insectos (*Agrion*, *Anax*, *Libelula*, *Sphinx*, etc.), de elementos pigmentarios (fig. 8, B), una importante disposición nerviosa: los *kiasmas locales*, generados por la prolongación descendente de las células visuales, kiasmas bien estudiados por Vigier y confirmados por uno de nosotros en la mosca azul, mediante el proceder del nitrato de plata reducido. Los cruces se inician por inclinación de las fibras en la porción inferior de esta zona; pero no se completan hasta el espesor de la siguiente ó de los *granos*, donde acaban de verificarse las decusaciones parciales (figs. 13 y 14).

La exactitud de la descripción dada por los citados autores ha sido reconocida por nosotros en diversos insectos, singularmente en la abeja y en la *Calliphora*. Los mejores preparados obtiéndose, sin embargo, en este último animal, donde, como Cajal hizo notar, el nitrato de plata reducido impregna, á veces, las prolongaciones visuales con suficiente vigor, para que sea posible perseguirlas cómodamente en todo su trayecto (fig. 13). También algunos preparados del método de Golgi resultan notablemente expresivos, según mostramos en la figura 14.

Conforme puede verse en las figuras 13 y 14, de los siete elementos integrantes de cada omatidia, sólo uno ó dos á lo más, prosiguen en línea recta su dirección originaria, asaltando, por tanto, al *cartucho óptico* ó *neuromatidia* situado enfrente. Los demás bastoncitos divergen en todas las direcciones, se entrecruzan entre sí y, llegados que son á la *zona plexiforme*, tórnanse radiales para incorporarse, al fin, á los *cartuchos ópticos* emplazados en territorios más ó menos apartados. En ocasiones hemos logrado sorprender con certeza, en un solo corte, la penetración de los elementos de una omatidia en tres, y hasta en cuatro cartuchos inmediatos.

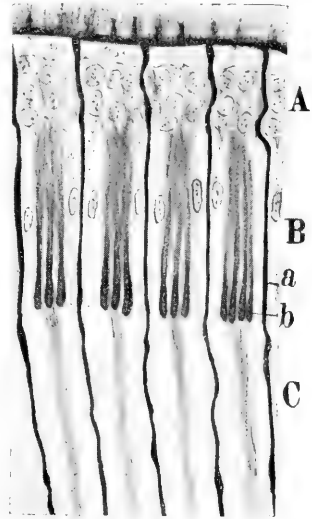


Fig. 4. — Corte de un sector de la retina intermediaria de la mosca azul. (Nitrato de plata reducido). — A, zona de las células monopolares; B, capa plexiforme externa; C, región del kiasma; a, fibra visual larga; b, bastones ordinarios.

Acerca de la significación fisiológica de tan importante disposición, poco en armonía con la teoría de Exner sobre la visión de los dípteros, trataremos oportunamente. Notemos solamente, ahora, que uno de los siete corpúsculos visuales integrantes de la retícula no interviene en la composición de los cartuchos ópticos. Como demostró Cajal y aparece claramente en la figura 4, *a*, que tomamos del trabajo de este autor, dicha fibra, después de correr en sentido radial al través de la capa lacunaria, cruza la *retina intermedia* por entre los cartuchos ópticos, y gana, en fin, la *retina profunda*. A veces son dos fibras visuales de este género las que se prolongan sin detenerse hasta el *epióptico*. Más adelante insistiremos acerca de tan interesantes fibras visuales.

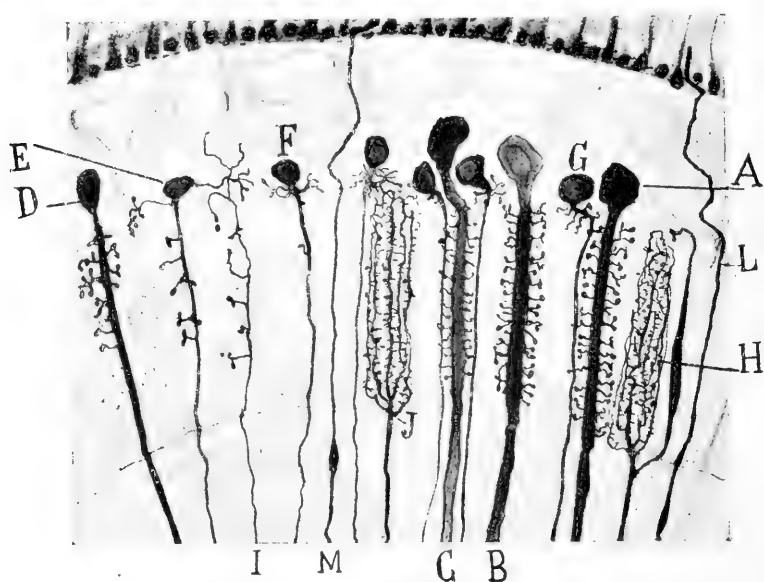


Fig. 5. — Diversos tipos de monopolares grandes y pequeños de la *retina intermedia* de la mosca azul. — A, B, monopolares colosales; C, otra acompañada de dos monopolares pequeñas; D, monopolar pequeña, pobre en dendritas; E, F, monopolares con dendritas somáticas; H, bolsa nerviosa; L, M, fibras visuales largas; I, fibra centrifuga.

2.^a CAPA DE LOS CORPÚSCULOS MONOPOLARES Ó DE LAS NEURONAS ÓPTICAS INTERMEDIARIAS. — Esta importante zona, donde reside, conforme han probado Kenyon, Vigier, Cajal y Zawarzin, la segunda neurona visual, comprende, á más de la neuroglia, dos importantes factores: las *neuronas* y ciertos *plexos nerviosos centrifugos*. Entre las neuronas conviene diferenciar el *corpúsculo monopolar gigante* y el *corpúsculo monopolar diminuto*, del cual, según veremos luego, se observan algunas variedades.

Célula monopolar gigante. — Mencionada por los antiguos observadores, singularmente por Kenyon, que la representó de un modo harto esquemático, mejor estudiada después por Vigier, que precisó la forma real de sus apéndices aferentes, confirmada, en fin, por uno de nosotros en la mosca azul, ha sido objeto recientemente, por parte de Zawarzin, de un detallado análisis en las larvas de *Aeschna* impregnadas por el método de Ehrlich. En las figuras 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 y 12 mostramos la disposición morfológica de este importante elemento en diversos insectos, en cada uno de los cuales, sin perjuicio de sus rasgos esenciales, presenta también algunas particularidades específicas.

En la *mosca azul*, donde se obtienen mediante el cromato argéntico excelentes impregnaciones, el soma de la citada neurona es piriforme, á veces poliédrico, y muy voluminoso; su tallo descendente ofrece gran

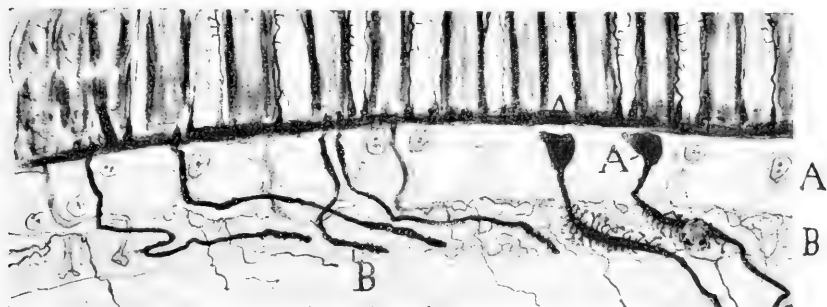


Fig. 6. — Retina intermedia del tábano. — A, monopulares colosales; B, bastones cortos oblicuamente dirigidos.

robustez y exhibe, según advirtieron Vigier y Cajal, multitud de apéndices cortos, verrugosos, nacidos en ángulo recto ó casi recto, y acabados mediante abultamiento redondeado (fig. 5, A y C).

Aparte la forma, el proceder del nitrato de plata reducido revela en el soma de las células que estudiamos un retículo neurofibrillar, perfectamente definido, con trabéculas finas y espacios intercalares poligonales relativamente amplios. Hacia el tallo, concéntrase las neurofibrillas que adquieren orientación paralela, palideciendo sucesivamente conforme descienden á la zona plexiforme. Por lo demás, el citado armazón sólo se percibe bien en ciertos *muscidos* (*Calliphora vomitoria*, etc.) y en los más voluminosos corpúsculos monopulares (fig. 13, A).

Parecida disposición morfológica exhiben dichas células en el *tábano*, donde, sin embargo, hay que anotar una singularidad (fig. 6, A). Como consecuencia de la angostura de la zona lacunaria, el soma suele tocar en la basal, mientras que la expansión central se dobla é inclina tanto que

afecta, en ocasiones, dirección casi tangencial. En cuanto á los apéndices, son cortos y groseros, decrecen progresivamente en longitud y nacen, en gran parte, al nivel de la porción más externa de la citada prolongación.

En la *abeja* se repite la morfología antes expuesta; pero la arborización colateral ó dendrítica del corpúsculo monopolar se complica un tanto, aunque sin llegar á la extensión señalada por Zawarzin en las larvas de *Aeschna*. Según mostramos en la figura 7, B, C, D, del soma nace un mango delgado, á menudo flexuoso, que, en cuanto aborda la zona plexiforme, se espesa rápidamente para formar el tallo y generar el aparato dendrítico.

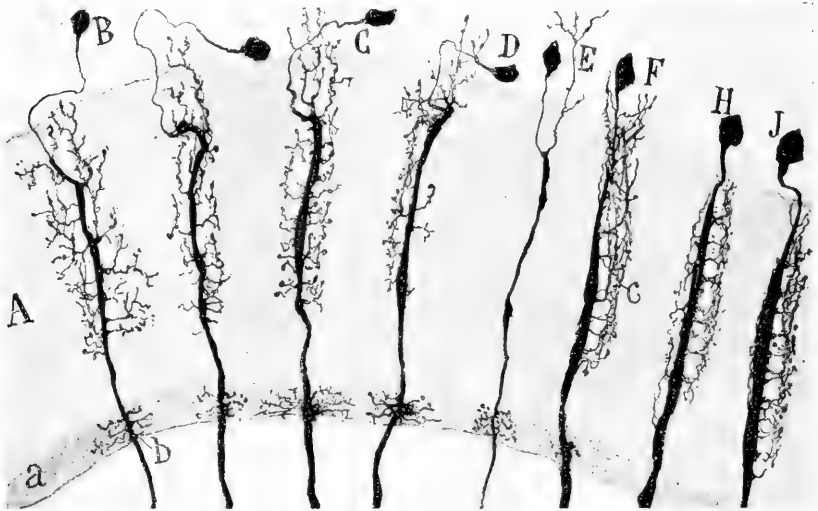


Fig. 7.—Diversos tipos de monopolares grandes copiados en varios cortes de la retina de la abeja.—*b*, penacho basal; *c*, concentración laminar de las dendritas para formar cesta peribacilar.

La disposición de las ramas es algo variable en cada segmento del tallo; en el piso más superior de la zona susodicha los apéndices son largos, ramificados y á menudo recurrentes, distribuyéndose entre los somas contiguos; más abajo, además de ramitas breves, transversales, emite apéndices más gruesos, á su vez descompuestos en proyecciones transversales, dirigidas, á menudo, en sentido radial; en fin, hacia el cuarto inferior de la zona que nos ocupa cesan del todo los ramúsculos dendríticos para reaparecer vigorosos en la frontera misma de la formación plexiforme, donde extienden complicado mechón ó corona de hilos transversales divergentes (fig. 7, *b*). Este mechón terminal falta en ocasiones. Es relativamente común que los apéndices principales ó superiores

res broten de un lado sólo del tallo y formen á corta distancia algo así como un plano plexiforme longitudinal y apretado (fig. 7, D y F). Las figuras 7, 15 y 19, correspondientes á la retina de la abeja, dan idea de las varias disposiciones que, dentro del tipo general, pueden presentarse.

Repárense, sobre todo, las variantes D, B y C (fig. 7) en que el mango neuronal aparece delgadísimo, traza revueltas más ó menos complicadas antes de abordar la zona plexiforme y transformarse en tallo radial. A veces, tan fino resulta este segmento inicial, que pudiera confundirse con

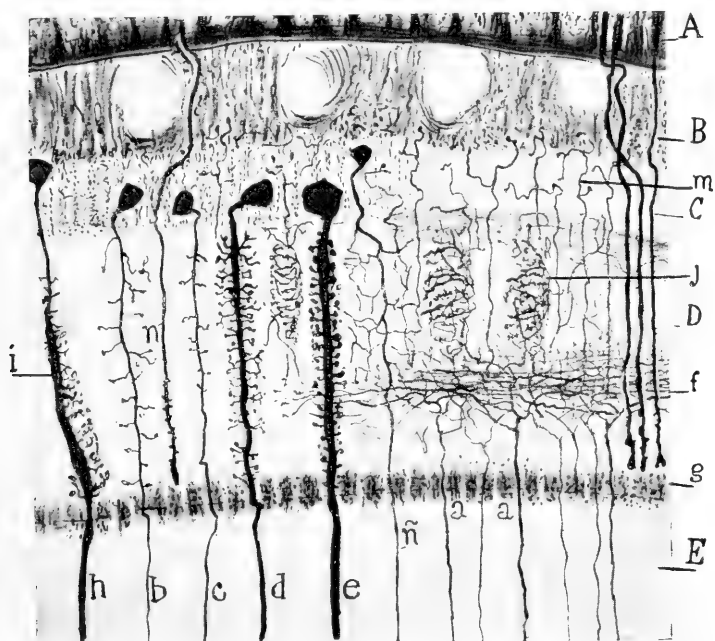


Fig. 8.—Retina intermedia de la *Libelula*.—A, retina periférica; B, zona fenestrada salpicada de células de pigmento; C, zona de los corpúsculos monopolares; D, capa plexiforme externa; E, región del kiasma; a, fibras centrifugas para el plexo nervioso intermedio; j, cestas nerviosas; e, d, h, diversos tipos de monopolares grandes; b, c, ñ, monopolares pequeñas; g, capa limitante de elementos pigmentarios.

una colateral recurrente. En fin, el trozo inferior intercalar desprovisto de apéndices varía mucho en extensión, disposición que se relaciona con la longitud, asimismo variable, de las fibras visuales terminadas en la zona plexiforme externa.

En los *acrididos* (*Gomphocerus biguttatus*?) el cuerpo de la célula yace, con frecuencia, á gran distancia del paraje de la zona plexiforme, á donde envía el tallo, con lo que el mango se modela en larga y flexuosa fibra tangencial (fig. 9, a). Al espesarse para convertirse en tallo, nótase

cómo aumenta progresivamente en diámetro al compás de la emisión sucesiva de sus dendritas, las cuales son robustas, largas y prolijamente divididas. En ciertos casos, muéstranse recurrentes, al modo de las dibujadas por Zawarzin en las larvas de *Aeschna*. Puede ocurrir que sean tantos los apéndices recurrentes distribuidos entre los granos, y tan fino el segmento original del axon, que cueste trabajo averiguar cuál sea el mango ó segmento inicial continuado con el soma. En el *Gomphocerus* falta, por lo demás, el pincel inferior limitante; lo mismo sucede en la mosca azul.

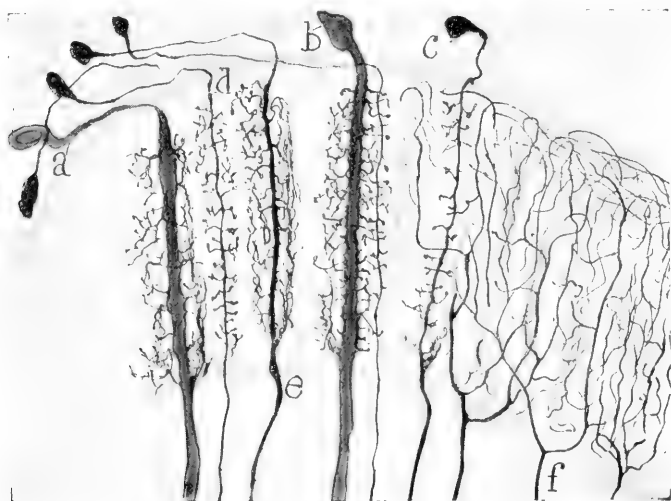


Fig. 9. — Retina intermedia de un ortóptero.—*a, b*, monopolares colosales; *c, d*, monopolares pequeñas; *f*, fibras centrifugas.

En la *Libelula*, según mostramos en la figura 8, *e, h*, la disposición es muy semejante á la de la mosca. Nótese, en efecto, que los apéndices del tallo son gruesos, cortos y acaban mediante finas intumescencias.

En fin, en los lepidópteros (*Sphinx*, etc.) la configuración general se aproxima mucho á la ofrecida por el *Gomphocerus*. También los apéndices dendríticos muéstranse largos, flexuosos, ramificados, brotando, á menudo, de ramas iniciales cortas y relativamente robustas (fig. 11, A, B).

Acerca de la terminación del tallo en la *retina profunda*, hablaremos más adelante. Anticiparemos desde luego, de acuerdo con la opinión de Kenyon, Vigier, Cajal y Zawarzin, que, cualquiera que sea la especie de insecto explorado, dicho tallo desciende en sentido radial, desnudo de apéndices, y después de entrar en la composición del *kiasma intermedio*, se termina, en fin, en el primer piso de conexión de la *retina pro-*

funda ó epióptico, á favor de maza cónica, colosal, erizada de breves y verrugosas proyecciones (fig. 15, C, *f*).

Monopolares pequeñas. — Los autores que han empleado en los últimos años los métodos de Golgi y Ehrlich no parecen haber encontrado en la zona que nos ocupa más que la neurona gigante que acabamos de exponer. Sólo Cajal y Zawarzin admiten la existencia de otro tipo celular de más pequeña talla, cuya expansión se perdería, no saben cómo, en el espesor de la capa plexiforme. No habiendo dichos autores logrado

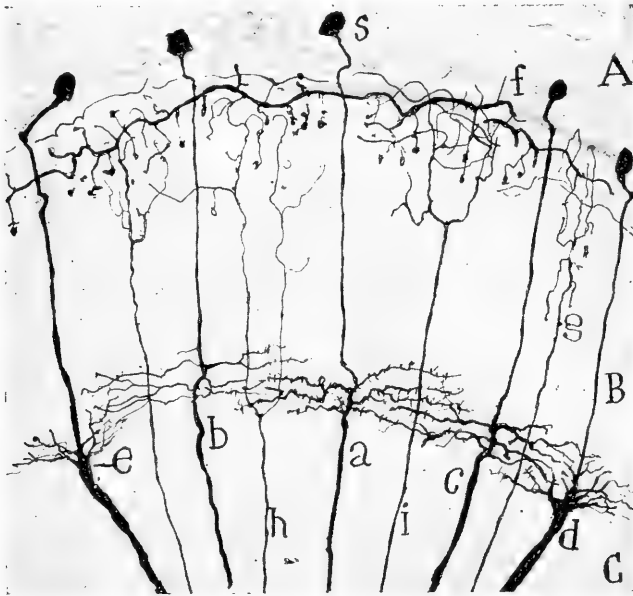


Fig. 10. — Diversos tipos de células monopolares pequeñas de la retina de la abeja. — A, capa de las células monopolares; B, zona plexiforme externa; C, región del quiasma; *a, b, c*, monopolares pequeñas con penacho basal; *d, e*, otra variedad fuertemente espesada por debajo de la ramificación basal; *h, i, g*, fibras centrifugas.

perseguir suficientemente el tallo, les fué imposible decidir si tales pequeños elementos constituyen una variedad de legítimas neuronas monopolares ó si representan más bien una categoría de *corpúsculos locales* (células amacrinas ó del *primer tipo*), es decir, provistas de arborizaciones cortas, distribuidas en la zona que estudiamos.

Nuestras recientes investigaciones en los *muscidos*, *himenópteros*, *neurópteros* y *lepidópteros* disipan las dudas precedentes y demuestran la existencia de interesantes variedades de *monopolares del tipo pequeño ó mediano*. Señalemos, desde luego, las modalidades observadas en la abeja.

A) *Corpúsculo monopolar provisto de penacho inferior ó limitante.* Situado de ordinario por debajo de la célula monopolar gigante (hay excepciones), caracterízase no sólo por la tenuidad notable del tallo, sino porque al cruzar éste casi toda la capa plexiforme externa, no emite apéndices cortos. Por excepción, sin embargo, suministra á la frontera de dicha capa (*plexo limitante inferior*) apéndices horizontales ramificados en partes recurrentes (fig. 10, *e* y *d*). Cruzada la zona plexiforme, adquiere el tallo notable espesor y se incorpora al *kiasma intermediario* para terminar, en fin, en la *retina profunda*. Este brusco espesamiento del tallo en la región kiasmática constituye el rasgo típico de esta variedad neuronal, cuya terminación en la retina profunda no hemos logrado precisar.

B) *Corpúsculo monopolar diminuto.*—Reside en la misma frontera de la *zona plexiforme* y emite delicado y liso tallo vertical, el cual cruza también la región del kiasma para ingresar en el epióptico. Caracterízase esta célula por ofrecer en el límite profundo de la *capa plexiforme externa*, una elegante brocha circular de ramas horizontales, largas, espinosas, repetidamente ramificadas, constitutivas de una faja ó plexo nervioso concéntrico. Atendiendo á la longitud y aspecto de estos apéndices aferentes, distingúense dos subvariedades: monopolares provistas de largas y lisas dendritas horizontales (fig. 10, *b*); y monopolares con apéndices horizontales también muy prolongados pero más espesos y de aspecto espinoso (fig. 10, *a*).

C) *Corpúsculo monopolar terminado mediante largo penacho descendente en la retina profunda.*—De soma más robusto que las modalidades precedentes, y de mango fino que se espesa sucesivamente al descender en la *zona plexiforme externa*, caracterízase este tipo por la escasez y cortedad de sus dendritas y por ofrecer, durante su tránsito por la mitad inferior de dicha capa, un espesamiento fusiforme colosal, desnudo de ramas colaterales. Pero el rasgo más interesante consiste en que su tallo, una vez salvada la zona plexiforme externa y el *kiasma*, se descompone en la retina profunda en extensa y difusa arborización descendente, comparable á la fronda de un sauce llorón y extendida por todos los pisos del epióptico (fig. 15, B). De tan singular arborización nos ocuparemos con ocasión del estudio estructural de este último centro.

En los *muscidos* obsérvanse también algunos elementos monopolares finos, sólo en parte coincidentes con los descritos en la abeja; porque, según dejamos dicho más atrás, la composición de la retina intermedia desvía bastante en las diversas familias de insectos.

He aquí algunas especies neuronales diferenciadas en la *Calliphora*:

a) *Corpúsculo pequeño marginal*, con soma algo aplastado en sentido axial y provisto de fino tallo descendente. Sobria esta expansión en apéndices dendríticos, éstos muéstranse tan sólo en la mitad ó dos tercios periféricos de la capa plexiforme.

Algunos corpúsculos de este tipo exhiben también largas expansiones iniciales, que prestan al cuerpo celular aspecto francamente multipolar (figura 5, E). Como transición entre este tipo fino, pobre en dendritas y el *corpúsculo monopolar gigante*, más atrás descrito, puede considerarse el reproducido en la figura 5, D; en él faltan los apéndices tangenciales ó iniciales, pero en cambio emite mayor caudal de apéndices colaterales cortos.

b) *Corpúsculo tangencial pequeño*, de tallo completamente exento de apéndices cortos, aunque provisto de ramas marginales, relativamente largas, á veces parcialmente recurrentes, que se distribuyen en la frontera de la zona plexiforme externa y entre los demás elementos monopulares (fig. 5, F, G). Algunos elementos de este tipo representan, por la posición inicial de sus apéndices aferentes, una perfecta transición entre el corpúsculo monopolar típico de los invertebrados y el multipolar de los vertebrados. A él aludimos especialmente en el esquema de la figura 2, D.

Tipos monopulares pequeños han sido asimismo hallados en la *libellula*. Notemos en la figura 8, c, cierta variedad monopolar fina, cuyo delgado tallo radical emite escasas y largas ramas; y otro (fig. 8, b) también diminuto, provisto de apéndices algo más breves y abundantes. La célula marcada en la figura 8 con *n*, distinguíase, en cambio, por exhibir apéndices colaterales muy largos y ramificados.

Es muy posible que pertenezcan también á estas variedades de neuronas monopulares de talla exigua, algunos corpúsculos pequeños hallados en los lepidópteros (*Sphinx*), aunque no completamente impregnados (figura 11).

En fin, en los neurópteros los tipos celulares que estudiamos son abundantes. El material explorado no ha sido, empero, suficiente para precisar lo bastante sus caracteres morfológicos y conectivos. Nos limitaremos, por ahora, á enumerar cierta modalidad especial observada en el caballito del diablo (*Agrion*, *Anax*, etc.), que tiene su análogo en los muscudos. Trátase de un elemento monopolar, esférico ó irregular de contorno, emplazado muy periféricamente en la zona de los granos internos. De su polo inferior surge el mango que, convertido en tallo, cruza emitiendo escasas ó ninguna proyecciones para el citado estrato plexiforme; y del contorno del cuerpo brotan dos, tres ó más apéndices divergentes que se reparten entre los somas de las neuronas congéneres para ge-

nerar un plexo intercelular complicado (fig. 12, A). Este plexo limitase hacia afuera en la frontera superior de los gruesos corpúsculos monopolares. Los tallos descendentes de estas células están exentos de apéndices en la zona plexiforme ó los poseen rudimentarios. Semejantes neuronas de expansión lisa dan la impresión perfecta de una neurona de vertebrado con dendritas y axon.

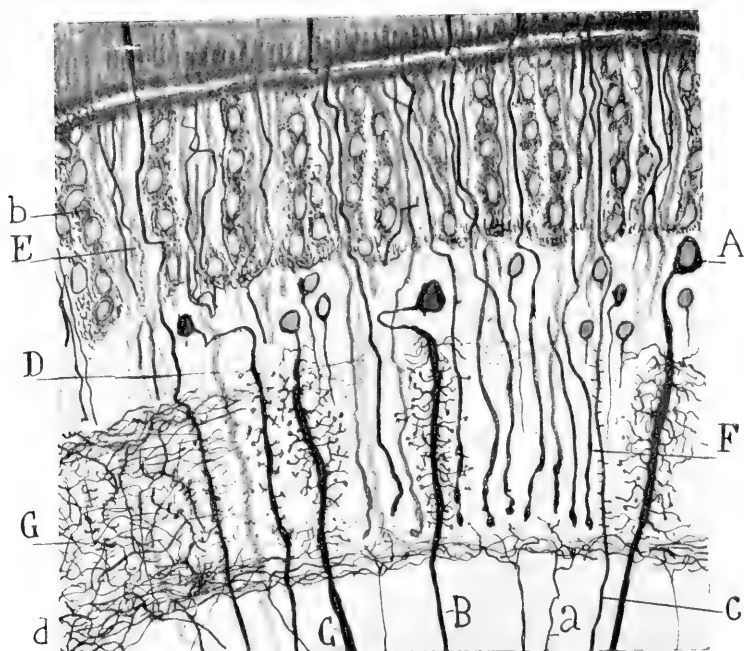


Fig. 11.—Retina intermedia de un lepidóptero (*Sphinx*).— A, B, C, tipos de células monopolares grandes; D, monopolar pequeña; E, paquete de bastones; G, plexo nervioso de la zona plexiforme externa; b, células pigmentarias; d, plexo nervioso limitante inferior; c, bastón ó fibra visual larga.

Plexos nerviosos centrífugos.—En diversos insectos, singularmente en los muscudos y libelulidos, encuéntrase, según demostró en la mosca azul uno de nosotros, determinado plexo nervioso intersticial, constituido por fibras finas y varicosas, situadas entre los somas de los elementos monopolares. En la *Libelula*, donde este plexo es singularmente rico, apréciase fácilmente que sus fibras provienen de la zona plexiforme vecina, representando en último término conductores centrífugos llegados de la *retina profunda*. Es muy posible que los últimos ramúsculos ascendentes de este plexo, terminados mediante varicosidades libres en los límites de la zona lacunaria, entren en conexión con aquellos apéndices dendríticos, antes descriptos, que brotan directamente del soma neuronal (fig. 8, m).

Es notable, en todo caso, la circunstancia de que sólo en las retinas cuyo *perióptico* contiene un plexo nervioso intersomático, aparezcan neuronas con dendritas brotadas del cuerpo celular. El *Agrion* es un buen ejemplo de esto (fig. 12, *b*). Acerca del plexo nervioso intestinal de la mosca azul, consúltese la figura 17, *a*, donde se ha reproducido de un modo especial. Nótese que los ramos ascendentes varicosos más altos llegan á la *zona fenestrada*, donde se conexionan con los somas de las células más altas.

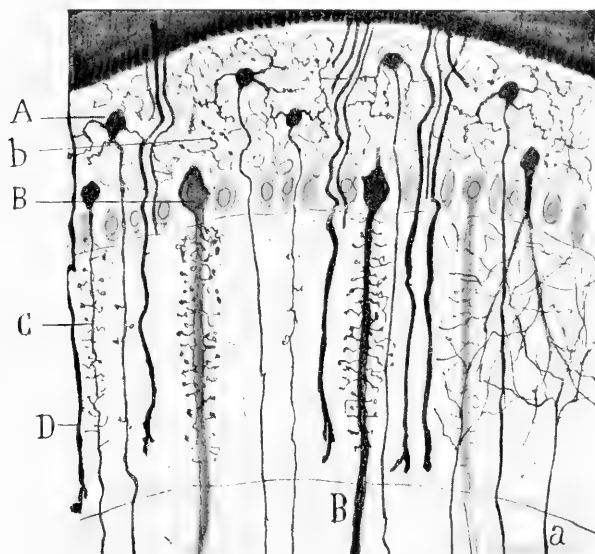


Fig. 12.—Corte de la retina intermediaria del *Agrion*.—A, singulares elementos multipolares de la zona de los granos; B, monopolares colosales; C, monopolares pequeñas; D, bastones cortos; *a*, fibra centrifuga; *b*, plexo intersticial de la zona de los granos ó neuronas monopolares. (Figura compuesta con las células de varios cortes sucesivos).

3.^a ZONA PLEXIFORME EXTERNA (*plexo del perióptico, substancia medular del primer ganglio óptico, etc.*).—Constituye, según dejamos dicho, la estación de empalme ó articulación entre las células visuales ó bastones (primera neurona óptica) y los corpúsculos monopolares (segunda neurona visual). El espesor y longitud de esta faja concéntrica de *Punktsubstanz* varía mucho, según las familias de insectos examinadas. Delgadísima y sumamente extensa en el tábano, se espesa notablemente en los himenópteros y libelulidos, y ofreciendo, aun en los preparados comunes, lineamientos concéntricos, reveladores de que su estructura dista mucho de ser homogénea.

En la constitución histológica de la *zona plexiforme externa* entran los siguientes factores, excluida la neuroglia:

a) La prolongación descendente, ya descrita, de los elementos monopulares; b) la porción terminal de las fibras visuales cortas; c) el trayecto de los bastones ó fibras visuales largas; d) plexos nerviosos terminales centrifugos, es decir, continuados con conductores llegados de ganglios más profundamente emplazados.

Porción terminal de las fibras visuales cortas.—Dejamos apuntado ya que en los muscudos, de los siete rabdomas integrantes de la ommatidia, cinco ó seis acaban en la *zona plexiforme externa*, repartidos verosimilmente en cinco ó seis paquetes ó cartuchos ópticos.

Acerca de la constitución de estos cartuchos ó paquetes (*neuromatidias* de Viallanes) ya uno de nosotros demostró en los muscudos que consta de una fibra central gruesa, representada por la expansión descendente de una *neurona monopolar* colosal, y de seis, siete ó más bastones cortos situados en torno de ella.

Un estudio atento del *perióptico* de los muscudos en los buenos preparados del nitrato de plata reducido, nos ha permitido reconocer que el número de elementos integrantes de cada paquete óptico ó neuromatidia varía bastante en los diversos radios de dicho centro. En el sector retiniano antero-interno, que recoge impresiones del frente espacial del insecto y en donde las retículas son notablemente largas, los cartuchos ópticos (de ordinario delgados y prolongados también) contienen axialmente un solo corpúsculo monopolar colosal (amén de algunos finos tallos de monopulares diminutas), asociado á escaso caudal de bastones. Por el contrario, en los sectores intermedios y posteriores de la retina, los cartuchos ópticos, más breves y espesos que los anteriores, encierran, no sólo mayor contingente de fibras visuales cortas, sino dos ó más células monopulares gigantes, además de buen número de monopulares diminutas.

Semejante contraste de disposición es interesante, pudiendo compararse, en principio, con el ofrecido por las áreas periférica y foveal de la retina del hombre. En efecto, lo característico de la foseta ó región de la máxima acuidad visual de los vertebrados consiste en que una sola célula bipolar sirve de cauce individual para la impresión recogida por un solo cono; diversamente de lo ocurrido en otras regiones retinianas, donde la bipolar entra en conexión simultánea con los pies terminales de varios conos.

En los insectos, el sector antero-interno de la retina intermediaria, donde sobre una bipolar concurren relativamente pocas células visuales, sería homólogo de la *fovea*; mientras que el resto de la membrana visual, donde las vías de conducción se complican y amplían mediante la articulación combinada de muchos bastones, con dos ó tres monopulares

gigantes, representaría el territorio retiniano periférico ó paraje de la visión indistinta de los vertebrados.

Desde este aspecto sería muy interesante comparar entre sí las retinas de muchas especies de insectos para ver si, como hace presumir la teoría, se da una relación constante entre la simplicidad constructiva de los cartuchos ópticos y la acuidad visual experimentalmente comprobada.

La conexión interneuronal dentro de cada cartucho prodúcese por contacto múltiple, de acuerdo con la ley conectiva demostrada por Cajal

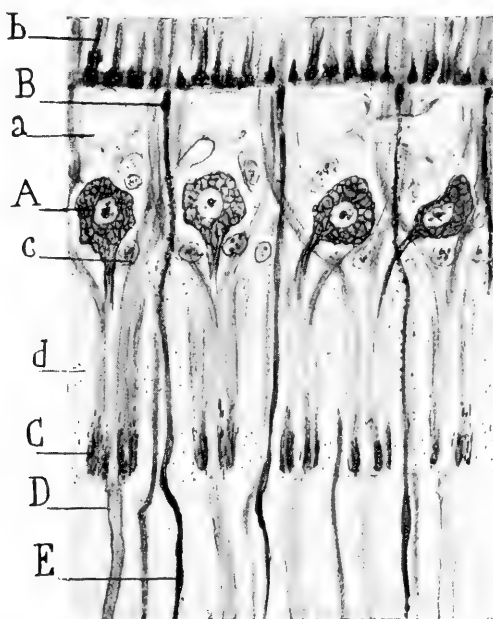


Fig 13.—Retina intermediaria de la *Calliphora vomitoria* coloreada por el nitrato de plata reducido.— A, monopolar gigante; B, fibra visual larga; C, manojos de bastones cortos rodeando la monopolar colosal; D, tallo de ésta; a, hueco traqueal; d, célula de sostén.

y comprobada por v. Gehuchten, Kölliker, Retzius, v. Lenhossék, etc., en el sistema nervioso de los vertebrados. Como señaló primeramente Vigier en este caso particular, los cortos apéndices del tallo de las monopulares grandes penetran radialmente entre las junturas de la corona de fibras visuales, poniéndose en contacto íntimo con la superficie de éstas y sobre muchos puntos á la vez. Merced á tan curiosa articulación, la excitación recogida por un grupo de rabdomas residentes en vecinas retículas se concentra y resume en una sola neurona (ó en un corto número de ellas) del *perióptico*. Acerca del incuestionable valor teórico de semejante disposición trataremos más adelante.

En cuanto á la terminación de los cortos bastones, tiene lugar, según demostraron Kenyon, Vigier y confirmaron Cajal, Jonescu y Zawarzin, en la porción inferior de la *zona plexiforme externa*.

La *forma y conexiones* del cabo final varía algo, según los animales estudiados.

En los *muscidos*, encuéntrase una disposición, relativamente sencilla, señalada primeramentê por Vigier y Cajal, y que nosotros hemos comprobado en varias especies de dípteros. La figura 14, *a, b*, donde copiamos los cortos bastones de la mosca azul, permite ver que la terminación tiene

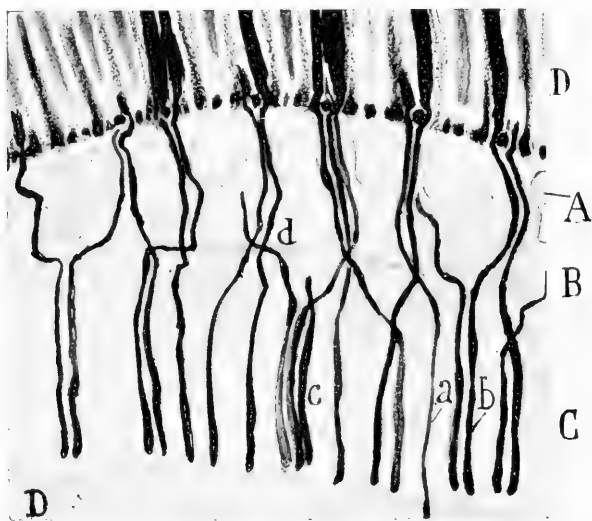


Fig. 14.—Terminación de los bastones ó fibras visuales cortas en la retina de la mosca azul. Método de Golgi. — *a*, bastón largo; *b*, bastón corto; *c*, haz de bastones integrantes del cartucho óptico; *d*, kiasma de los bastones cortos.

lugar en la frontera inferior de la *zona plexiforme externa*, á favor de un cabo redondo precedido de ligero espesamiento, á modo de pico de sonda. No es raro sorprender en el tábano (fig. 6, B) cierto festoneamiento irregular del segmento final que, alguna vez, aparece como lobulado. De acuerdo con Cajal, admitimos en este segmento una composición química algo especial, ya que se tiñe en rojo ó café claro y, á veces, intensamente, en los preparados del nitrato de plata reducido. En otras ocasiones, conforme se aprecia en la figura 13, C, preséntase menos distinto, exhibiendo series de gránulos negros.

La *misma conformación terminal* en pico de sonda, reconócese en algunos lepidópteros (fig. 11, F), y libelulidos (fig. 8, D). En la *libelula depressa*, sin embargo, la porción inferior de las fibras visuales exhibe

ciertas asperezas de contorno que, en ocasiones, toman aspecto de dentellones. No es raro tampoco percibir una disposición varicosa y aun ramificaca en el *Agrion* (fig. 12).

Aunque, de ordinario, las fibras visuales cortas poseen diámetro semejante, hay insectos (libelula) en que, además de los bastones finos destacan otros, notablemente espesos, cuyo grosor disminuye de fuera á dentro, hasta tocar el límite inferior de la zona plexiforme. En alguna de estas fibras robustas nos ha parecido observar cierta concavidad lateral y una como arborización varicosa de breve extensión; pero este ramaje colateral pudiera ser pura apariencia, causada por la impregnación parcial, simultánea con los bastones, de ciertas cestas nerviosas de que luego trataremos.

La disposición terminal de las fibras visuales cortas en la retina de la *abeja* discrepa un tanto de la referida en los muscudos y libelulidos. Conforme observó bien Keyon, aunque dibujó y describió harto esquemáticamente, cada fibra visual corta acaba por un penacho ó borla de ramas gruesas y flexuosas. Según puede apreciarse en la figura 15, A, estas ramas terminales son casi paralelas, afectan espesor y longitud desiguales, y dejan pequeños resquicios longitudinales donde se insinúan quizás las ramas dendríticas ó espinas colaterales de las monopares gigantes. La riqueza de los apéndices del penacho final y la forma de los mismos varía bastante según las fibras visuales examinadas. De ordinario, el ramaje es tanto más rudimentario cuanto menos descende en la zona plexiforme (fig. 19, c, B).

Atendiendo á la posición de este penacho, cabe diferenciar dos grupos de fibras visuales: *bastones largos* (fig. 15, A), cuyo penacho yace en el cuarto inferior de la capa plexiforme, sin descender, no obstante, hasta la faja nerviosa ó plexo limitante inferior (véase más adelante); y *bastones cortos*, cuyo penacho, relativamente sencillo, reside á diversas alturas del tercio medio de la zona plexiforme (fig. 19, B).

Estas diferencias de longitud de las fibras visuales terminadas en la retina intermediaria se relacionan con la variable extensión de las dendritas piriformes de las monopares grandes. Muy probablemente los bastones más cortos entran en contacto con las células monopares provistas de series breves de apéndices celulípetos (fig. 19, A); mientras que los bastones cuyo penacho descende mucho, se ponen en contacto con las monopares de aparato dendrítico prolongado hasta la vecindad del plexo nervioso susodicho (compárense las figuras 15, 17 y 19).

Un hecho interesante sobre el cual insistiremos más adelante, á causa de su gran valor interpretativo, es el siguiente: puesto que ningún penacho terminal de fibras visuales llega hasta la frontera inferior de la

zona plexiforme, donde se extienden los pinceles ó borlas horizontales (figura 10, D, C) de los corpúsculos monopolares grandes y pequeños, es preciso admitir que estos pinceles dendríticos recogen exclusivamente corrientes aportadas por fibras centrifugas. De donde se infiere que los corpúsculos monopolares poseen dos órdenes de dendritas: *iniciales* ó cortas, destinadas á recoger impulsos visuales ó centrípetos, é *inferiores*, de ordinario más extensas, consagradas á recibir impulsos cerebra-

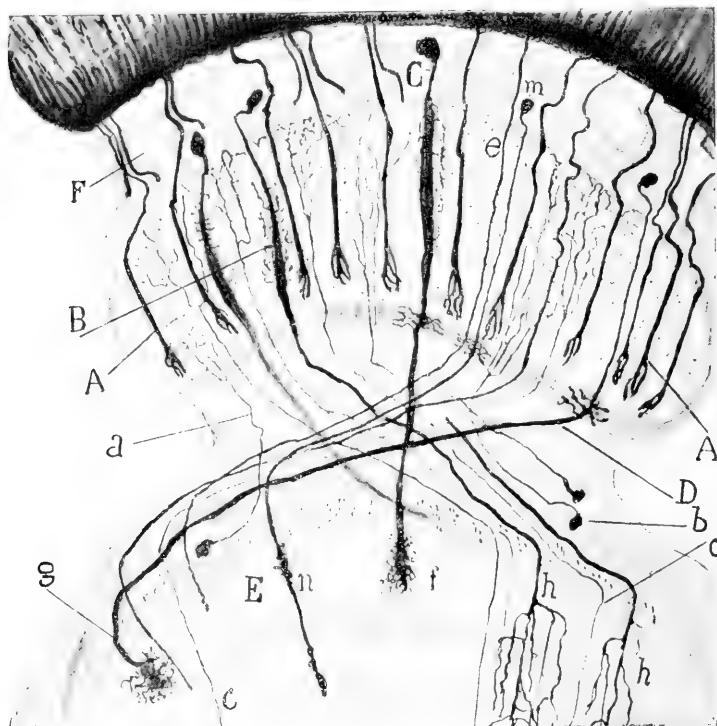


Fig. 15.—Corte horizontal de la retina de la abeja.—A, bastones cortos acabados por un pincel de apéndices; B, C, monopolares grandes; E, retina profunda; a, fibras visuales largas; b, corpúsculos generadores de fibras centrifugas ascendentes. (Figura compuesta con células halladas en cortes sucesivos).

les ó centrifugos. Más adelante veremos hasta qué punto esta disposición se repite en los ganglios visuales profundos y puede servir de clave para la averiguación de las conexiones interneuronales y marcha de las corrientes. Sin perjuicio de volver sobre este importante punto, declaremos desde luego que, en los insectos, la inmensa mayoría de las neuronas integrantes de la cadena visual recibe la influencia de conductores nacidos en estaciones profundas, y están provistas, á este efecto, de un aparato dendrítico especial.

Fibras visuales largas. — Estas singulares prolongaciones descendentes de las retínlulas, descubiertas por Cajal en los *muscidos*, preséntanse también en la abeja y en otros insectos, según puede verse en la figura 15, *e*, y 17, A, en donde se han copiado rigurosamente las fibras de este género más completamente impregnadas. El rasgo característico de tales elementos consiste en que cruzan, sin ramificarse, las zonas *fenestrada*, *granular* y *plexiforme de la retina intermediaria*; pasan por entre los cartuchos ópticos, sin tomar parte en su construcción, colocándose constantemente, según manifestó uno de nosotros y corroboran los cortes del nitrato de plata reducido (fig. 13, B, E), entre los cuerpos de ciertas células neuróglícas; ganan después la región del kiasma intermedio, donde se entrecruzan á semejanza de los axones de los corpúsculos monopolares del perióptico; y, en fin, desembocan en el espesor de la retina profunda ó ganglio visual segundo, mediante una arborización especial tuberosa y espesa.

En ciertas regiones del perióptico de la *Calliphora*, las fibras visuales largas nacidas de una ommatidia son dos, las cuales marchan juntas durante su curso al través de la capa plexiforme externa, para separarse en cuanto abordan el kiasma intermediario (fig. 13, E). Con ocasión de la descripción de la zona *plexiforme interna (epiúptico)*, detallaremos el modo de terminación de estas curiosas expansiones visuales.

Según dejamos dicho con relación á los muscidos (mosca azul, tábano, etc.), las fibras visuales largas son lisas, salvo tal ó cual hinchazón local, de origen adaptativo. Pero en la abeja (fig. 15, *e*) ostentan, al cruzar por la capa plexiforme externa, algunas espinas colaterales cortas, nunca ramificadas.

Conforme reveló uno de nosotros, la persecución de las fibras visuales largas en dirección de su origen, permite reconocer que emanan de una retínlula, continuándose verosímilmente con el *rabdoma* central. Nótese en la figura 13 cómo este rabdoma se continúa, al llegar á la zona fenestrada, con una fibra visual más delgada que la formada por sus compañeras de ommatidia; además, á diferencia de éstas, que se tiñen en pardo claro por el nitrato de plata reducido, aquélla muestra tonalidad más oscura, ofreciendo siempre, al asaltar el estrato lacunario, cierta mancha negra granulosa (fig. 13, A) perfectamente característica; en fin, otro rasgo, ya mencionado, consiste en la rectitud de su itinerario, resultando, por tanto, ajena á la construcción de los pequeños kiasmas de la retina intermediaria.

La existencia de las *fibras visuales largas* ha sido puesta en tela de juicio por Zawarzin, quien afirma no haberlas encontrado en las larvas de *Aeschna*. En su sentir, la admisión de tales conductores descansa en

los efectos falaces de impregnaciones incompletas del método de Golgi.

No pretendemos nosotros que esta categoría de fibras visuales exista en todos los insectos. Acaso falten en los libelulidos; al menos el cromato de plata no nos ha permitido observarlas ni en la *Libelula* ni en el *Agrion*, hasta hoy. En cambio, en los lepidópteros hemos encontrado ciertas fibras largas perforantes (fig. 11, *c*) que, aun sin haber sido seguidas en sentido retrógrado hasta el interior de las retínulas, dan, atendidos el comportamiento de su porción inferior y la situación, escasez y cortedad de sus espinas, la impresión de que representan bastones largos (fig. 11). Pero, repetimos, conocidas las notables variantes estructurales concernientes al número y morfología de las neuronas retinianas en las diversas familias de insectos, no nos extrañaría que las referidas fibras fueran una disposición característica de *muscidos*, *himenópteros* y acaso de *lepidópteros*. En todo caso, su presencia en la mosca azul y la abeja resulta incuestionable. Como el asunto reviste cierto interés teórico, no estará demás consignar aquí brevemente los argumentos probatorios de la objetividad de las expansiones visuales largas.

1.º En la *Calliphora*, donde el nitrato de plata reducido tiñe, á veces, intensamente dichas fibras (fijación en formol, seguida del alcohol amoniacal, etc.), cabe perseguirlas cómodamente, desde el centro de una retínula, hasta su terminación en el *epiódptico* ó capa plexiforme interna.

2.º En los buenos preparados del método de Golgi destacan, limpias de precipitados y perfectamente aisladas en todo su trayecto, ciertas expansiones que emergiendo, según mostramos en la figura 5, L, M, de las omatidias, cruzan las capas de granos externos y plexiforme externa, para incorporarse al *kiasma óptico intermediario*, á cuya formación cooperan en unión de las fibras descendentes de los corpúsculos monopolares.

3.º La confusión entre una fibra visual corta y otra larga, posible en rigor en la mosca cuando se trata de impregnaciones incompletas, resulta muy difícil en la abeja, en donde, según acabamos de decir, todo bastón ordinario cesa mediante una borla ó pincel libre en el confin de la capa plexiforme externa.

Ahora bien; fibras visuales delgadas arribadas de una omatidia, desprovistas de abultamiento nuclear durante todo su curso al través de la zona fenestrada y granulosa; que además pasan sin detenerse hasta la región del kiasma; que no emiten, en fin, dendritas para la zona plexiforme, ni ostentan esas típicas é inconfundibles borlas ó pinceles terminales característicos de los bastones cortos, ¿qué pueden ser sino las prolongaciones inferiores larguísimas de las células visuales?

4.º Notemos además que las preparaciones en donde se muestran, des-

nudos y bien teñidos, los bastones largos, son precisamente aquellas en que se logra fina y completa impregnación de los apéndices de las células monopolares, así como de las borlas terminales de las fibras visuales cortas.

Arborizaciones de fibras centrifugas. — Hace tiempo que uno de nosotros llamó la atención de los autores acerca de la existencia, en la capa plexiforme y de los granos externos, de arborizaciones terminales generadas por fibras arribadas de los ganglios profundos. Estas fibras, calificadas por Cajal de *centrifugas*, por analogía con las halladas en la retina de las aves y con las descubiertas también por v. Lenhossék en la de los cefalópodos, fueron confirmadas por Zawarzin en las larvas de *Aeschna*, donde constituyen plexos complicados extendidos por todo el espesor de la zona plexiforme externa.

Separa este último autor dos clases de fibras: unas, de espesor variable, tienen su célula de origen en los granos del epioptico (*corona granular*); su tallo ascendería, á través del kiasma, en sentido contrario de las expansiones de las neuronas de la retina intermediaria, y, llegadas á la zona plexiforme externa, se descompondrían en numerosas ramas flexuosas, de curso preferentemente tangencial.

El otro tipo de fibra centrifuga tendría el soma progenitor en el protocerebrón, emitiendo un tallo que, tras de correr tangencialmente por delante y fuera de los ganglios ópticos, costearía la capa de los granos del epioptico, tornándose luego transversal bordeando el lado profundo de la capa plexiforme externa y, en fin, suministraría, para el espesor de ésta, gran número de ramas colaterales y terminales.

Esta última variedad de fibras centrifugas larguísimas no aparece en nuestras preparaciones de la abeja, tábano y mosca azul. En cambio, de la variedad primera, es decir, de las fibras centrifugas radiadas, cuyas células de origen residen en el intervalo entre la zona plexiforme externa y la interna, encuéntrase abundantes é interesantes variedades.

Enumeremos desde luego las observadas en los muscudos, singularmente en la *Calliphora*, donde cabe reconocer fácilmente los siguientes tipos:

a) *Centrifugas cortas en forma de pincel* (fig. 16). — Proceden del corto tallo ascendente de ciertas neuronas voluminosas, piriformes, emplazadas en pleno kiasma y á cierta distancia de la zona plexiforme que nos ocupa. Como reproducimos en la figura 16, a, cada tallo se descompone en tres ó más ramas ascendentes, casi rectilíneas, que se remontan, sin ramificarse apenas, hasta el límite superior de dicho estrato plexiforme, para descomponerse en penachos de ramitas secundarias, flexuosas y á menudo descendentes.

b) *Centrífugas largas sobriamente ramificadas*.—Trátase de conductores relativamente espesos, llegados de regiones profundas, los cuales cruzan, sin dividirse, la capa plexiforme externa, en cuyo confín superior generan un penacho de ramos cortos, recios y varicosos (fig. 16, *d*). Por debajo de la citada capa, en los tallos progenitores, exhiben á veces un espesamiento fusiforme, simulador de un cuerpo neuronal. Esta tumefacción, que se repite de vez en cuando en otras modalidades de centrífugas, parécenos fenómeno eventual debido á una alteración *post-mortem* del protoplasma ó á deformaciones por efectos mecánicos.

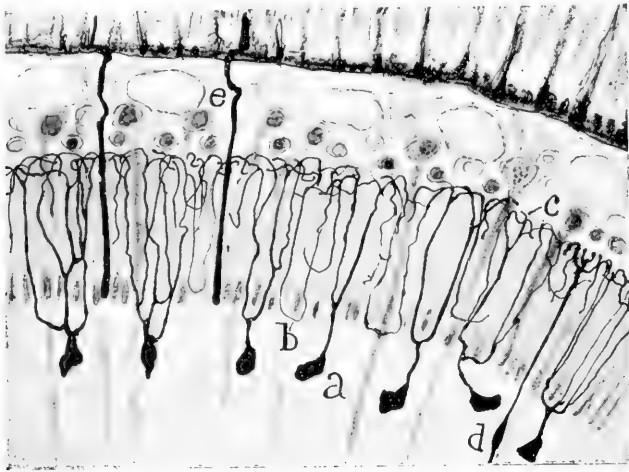


Fig. 16. — Células generadoras de plexos de la zona plexiforme externa en la mosca azul.

c) *Centrífugas largas terminadas mediante arborización en forma de cesta longitudinal ó bolsillo de malla* (fig. 17, D, C).—Estas curiosísimas *bolsas nerviosas* representan una de las disposiciones más interesantes de los centros ópticos de muscoides y libelulidos. En la mosca azul, donde las bolsas aparecen con admirable claridad, la fibra generadora de las mismas llega de muy lejos al través del kiasma intermediario; es robusta y aborda en línea recta la zona plexiforme ó externa, en cuya frontera se descompone, constituyendo un haz de filamentos ascendentes notablemente espinosos y verrugosos. Tales verrugas ó eminencias colaterales alíneanse en sentido transversal (fig. 17). A veces, la proximidad de las ramas ascendentes es tal, que el cromato argéntico incrusta los espacios intercalados, generando algo así como una membrana ó costura tubuliforme. Pero lo más interesante de estas escobas ó bolsas nerviosas es su íntima conexión con *los cartuchos ópticos*. En efecto, un

análisis topográfico escrupuloso de las susodichas cestas, revela que están extendidas inmediatamente por fuera de las neuromatidias, individualizando y sujetando en paquetes compactos los elementos todos contenidos en cada una de ellas. Parece, pues, indudable que los cortos bastones ó fibras visuales consignadas á uno ó varios corpúsculos monopolares gigantes de la retina intermediaria reciben, mediante las referidas *bolsas nerviosas*, impulsos generados en centros ópticos profundos.

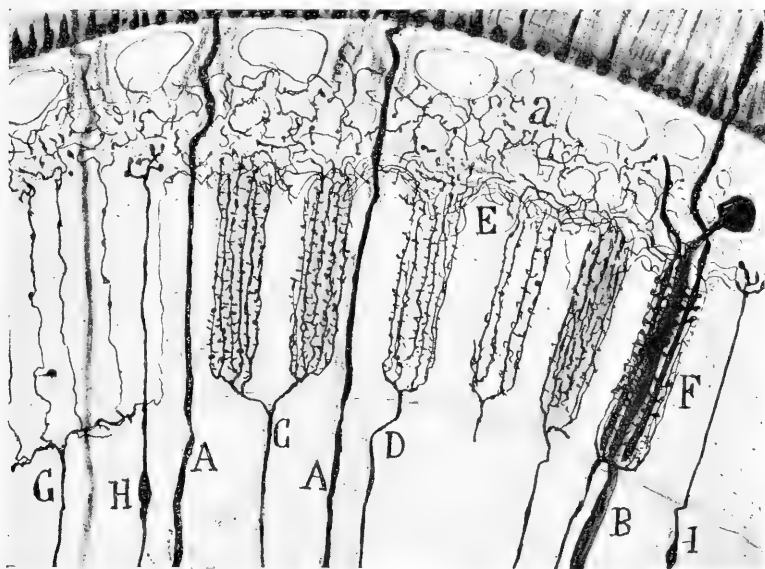


Fig. 17. — Plexos nerviosos de la retina intermediaria de la mosca azul. — A, fibras visuales largas; B, tallo de monopolar colosal; C, D, fibras centrífugas acabadas en *bolsas nerviosas*; E, comunicaciones fibrilares externas entre bolsas contiguas; H, I, otro tipo de fibra centrífuga sobriamente ramificado en la frontera externa de la zona plexiforme; G, otra variedad de centrífuga; a, plexo nervioso situado entre los somas de las monopolares; F, cartucho óptico.

Hacia lo alto, las *bolsas nerviosas* se desagregan, cesando por completo en el estrato de los granos; sus últimos ramillos parecen dispersarse libremente en el tercio externo de la zona plexiforme. Casos hay, según mostramos en la figura 17, E, en que algunas proyecciones terminales pasan exteriormente desde una cesta al cabo superior de una vecina, creando algo así como un plexo horizontal de unión. En fin, algunas veces se sorprenden fibras centrífugas, generando por división dos cestas contiguas (fig. 17, C).

En un principio, creímos que las *bolsas nerviosas* constituían una disposición específica de la mosca azul. Pero no tardamos en encontrarla

también en el tábano, la libelula y la abeja. Posible es que se halle asimismo en otras especies de insectos.

En el tábano, conforme reproducimos en la figura 18, *b*, las *bolsas nerviosas* suelen ser oblicuas, casi horizontales, á causa de la inclinación exagerada de las neuronas monopolares y de su séquito de bastones cortos (fig. 18). En la libelula, ofrecen las cestas más regularidad, echándose de ver que no se extienden á todo el espesor de la zona plexiforme externa, sino á la mitad exterior de la misma, á partir del plano del plexo nervioso intermediario (fig. 8, J).

En la abeja, las *bolsas nerviosas* son menos complicadas que en la mosca azul y la libelula. En la figura 19, *d, c*, donde reproducimos alguno de estos plexos peribacilares se echa de ver que residen tan sólo en la mitad externa de la zona plexiforme, constando de fibras descendentes portadoras de numerosos apéndices transversales, cortos y tuberosos.

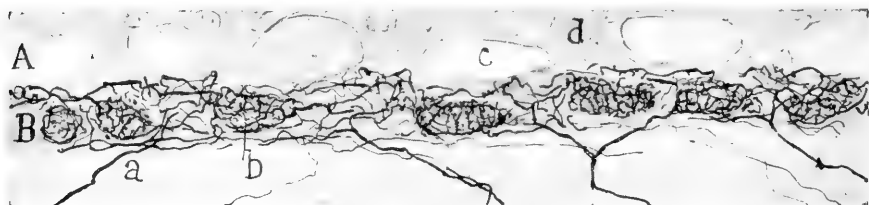


Fig. 18. — Bolsas nerviosas en la zona plexiforme externa rudimentaria del tábano.

Cestas tan sencillas hay que se componen exclusivamente de dos filamentos varicosos descendentes (fig. 19, C). En general, la bolsa en cuestión se termina interiormente por una especie de cucurucho, donde se concentran algunas ramitas fuertemente varicosas. Hacia afuera, los filamentos productores de la bolsa parecen continuados con conductores del plexo marginal externo.

Aspecto general de los plexos nerviosos de la retina intermediaria de la abeja.

Dejamos descritos individualmente y con especial alusión á la mosca azul, algunos tipos bien acusados de fibras centrifugas. Digamos algo ahora de la disposición de conjunto ofrecida por las ramificaciones finales de estas y otras muchas fibras centrifugas, cuyo origen no siempre es dable determinar. Y escogeremos como ejemplo la retina de la abeja, donde la zona plexiforme del perióptico alcanza extraordinaria complicación.

Comencemos por afirmar que la citada capa plexiforme contiene en los ápodos un plexo nervioso continuo con dos condensaciones tangenciales, externa é interna, condensaciones tan pródigas de arborizaciones terminales, que resulta á veces imposible perseguir estas últimas hasta

sus tallos aferentes. Atendiendo, pues, á su topografía, serán dichos complejos fibrilares designados de fuera adentro: *plexo tangencial externo*, *tangencial interno* y *plexo intermediario*. En general, cada uno de estos plexos constituye en la abeja territorio de concurrencia y distribución de centrifugas especiales, aun cuando no falten arborizaciones difusas comprensivas de todo el espesor de la zona plexiforme.

Dejamos dicho que la determinación del origen de los conductores integrantes de cada plexo resulta con frecuencia empresa inaccesible; he aquí, empero, algún resultado obtenido.

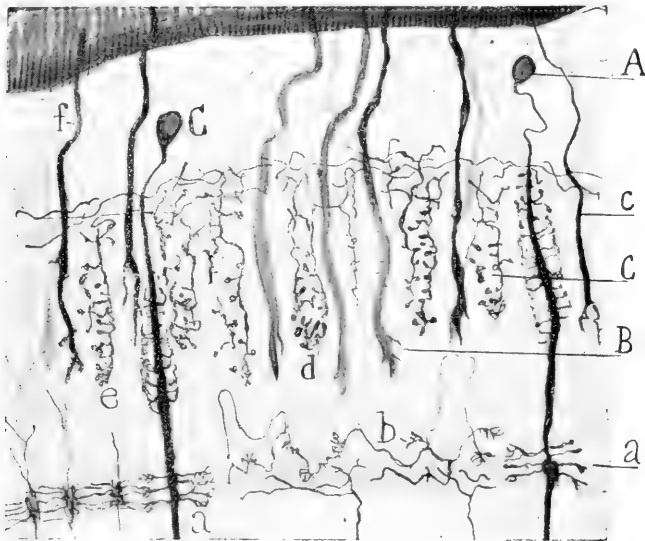


Fig. 19. — Bolsas nerviosas en la retina intermediaria de la abeja.—A, C, células monopolares; B, c, f, bastones terminados en el tercio medio de la zona plexiforme; e, d, bolsas nerviosas; a, penacho de apéndices de una monopolar en contacto con las centrifugas del plexo limitante inferior; b, varicosidades y rosáceas de algunas fibras de este plexo.

a) *Centrifugas ascendentes para el plexo tangencial externo*.—Suelen ser las más robustas de todas las fibras de este género; vienen de más allá de la región del kiasma; cruzan sin ramificarse los plexos inferior é intermediario, y un poco antes, en ocasiones á regular distancia del superior, generan dos ó más ramas ascendentes rápidamente convertidas en horizontales ó tangenciales (fig. 20, c). Estas proyecciones tangenciales corren transversalmente durante mucha extensión, se dividen y subdividen repetidamente y se ponen, al parecer, en contacto con el tallo de las células monopolares. Algunos ramúsculos secundarios adquieren, según mostramos en la figura 20, f, curso ascendente, terminándose mediante cabos varicosos y flexuosos entre los somas de los corpúsculos citados.

Acerca del origen de estas fibras no podemos emitir un parecer seguro. Considerando, sin embargo, que muchas de ellas pueden perseguirse hasta la *retina profunda (epi*óptica), dentro de cuya capa plexiforme descienden, resulta verosímil que sus células de origen residan en los conglomerados nucleares que rodean el lóbulo óptico. De esta presumible procedencia trataremos más adelante, al describir las fibras ascendentes del segundo ganglio visual.

b) *Fibras terminadas en el plexo tangencial inferior.*— Más delgadas que las precedentes, llegan asimismo de muy lejos en sentido radial,

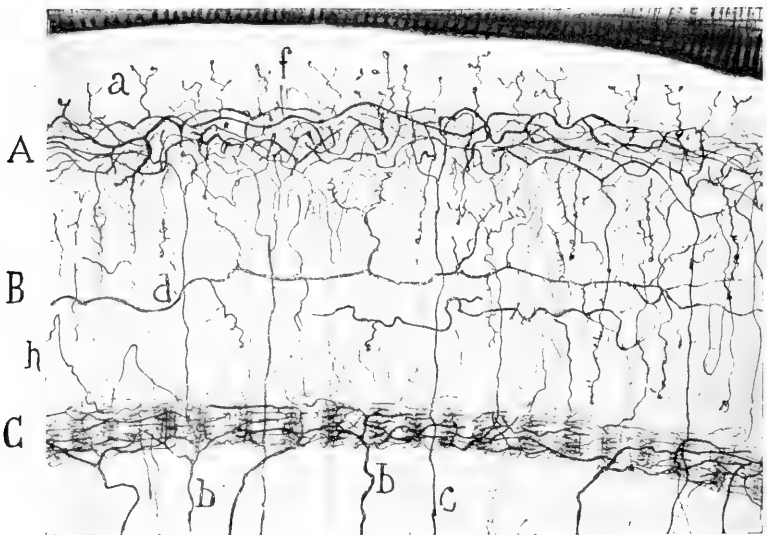


Fig. 20.—Corte frontal de la retina intermediaria de la abeja destinada á mostrar los plexos nerviosos.—A, plexo limitante externo; B, plexo intermediario; C, plexo limitante interno; a, ramas acabadas en la capa de los corpúsculos monopolares; b, centrifugas para el plexo inferior; c, centrifugas para el plexo externo.

y arribadas al límite inferior de la capa plexiforme se bifurcan (fig. 20, b) para engendrar, mediante sucesivas divisiones, un plexo denso de hebras horizontales larguísimas. La complejidad de este plexo apréciase bien en los cortes tangenciales ú oblicuos, donde, según reproducimos en la figura 20, C, las fibras se orientan en todas direcciones, pero sobre todo de arriba á abajo. Salpicando el macizo fibrilar, aparecen ciertos espacios redondeados por donde descienden los tallos de las monopolares gigantes con su cohorte de monopolares pequeñas.

Aunque el plexo tangencial que estudiamos parece limitarse al cuarto ó quinto inferior de la zona plexiforme, no es raro sorprender fibras en asa que invaden la región intermediaria y son fácilmente confun-

dibles con las centrífugas finas destinadas á este territorio intercalar.

En fin, por debajo del plexo tangencial inferior, es decir, más allá de la frontera de la zona plexiforme, sorpréndense, en ocasiones, ciertas fibras gruesas, serpenteantes, concéntricas, sumamente largas, las cuales emiten con cierta regularidad ramas cortas ascendentes terminadas en el plexo tangencial inferior mediante una varicosidad.

No olvidemos la conexión, antes mentada, entre las arborizaciones del plexo tangencial inferior y el penacho dendrítico ó borla terminal de las monopolares gigantes (fig. 19, B, *a*). Ignoramos si á este nivel contraen también alguna relación las referidas fibras nerviosas con las prolongaciones visuales largas ó perforantes. En todo caso, el análisis cuidadoso de estas últimas fibras en la abeja revela que, en su cruce por el plexo referido, vienen precisamente á ocupar los puntos nodales, es decir, los intersticios de los paquetes de células monopolares del perióptico. Naturalmente, á los mismos territorios intercalares afluyen las fibras centrífugas.

c) Centrífugas para el plexo intermediario.—En su mayoría, trátase de axones delgados, los más finos de cuantos integran la formación plexiforme del perióptico, los cuales emanan, en gran parte al menos, según se aprecia en la figura 15, *b*, de ciertos pequeños granos residentes junto á la zona plexiforme interna (retina profunda). Los mangos de estos corpúsculos remóntanse á lo largo del *kiasma intermediario* y, á diversas alturas de la capa plexiforme externa, se resuelven en una arborización sobria, de ramas ascendentes y descendentes, frecuentemente flexuosas y acabadas por varicosidades.

Con frecuencia se observan ciertas ramas que, remontándose desde luego hasta el límite superior de la zona plexiforme, describen allí un arco y bajan después, ramificándose, hasta los límites del plexo tangencial inferior. El conjunto de estas arborizaciones forma un sistema de hebras serpenteantes, extendido en el espacio comprendido entre los dos plexos limitantes, aunque sin concretarse estrictamente á dicho territorio intercalar, ya que contribuyen también á la producción del plexo exterior. Es muy posible que de estas ramas descendentes dependan las *bolsas nerviosas* descritas anteriormente (fig. 20, B).

Además de estas fibras finas radiales hemos encontrado también ciertos conductores recios, de curso transversal serpenteante, que se extiende por casi toda la anchura de la capa plexiforme, á la cual suministran numerosas ramas ascendentes y descendentes, en su mayoría distribuídas en el piso nervioso intermediario (fig. 20, *d*). Acerca del origen de estas fibras horizontales gruesas no hemos logrado adquirir noción precisa.

Los plexos nerviosos precedentemente descritos en la abeja, obsérvan-

se, con más ó menos riqueza de fibras, en todos los insectos. Su complicación crece, por lo común, con el espesor de la capa plexiforme. Acerca de su disposición, no entraremos aquí en un examen comparativo minucioso, que por otra parte resultaría harto incompleto á causa del escaso número de especies exploradas. Citaremos tan sólo alguna particularidad hallada en la libelula.

Lo más característico del *perióptico* de este animal consiste, según mostramos en la figura 8, *f*, en el notable desarrollo del *plexo nervioso intermediario* que se ofrece, en algunos parajes retinianos, perfectamente deslindado del resto de la formación plexiforme. Por abajo, le abordan recios conductores centrífugos, cuyas ramas primarias, concéntricamente extendidas, emiten numerosos ramúsculos ascendentes, varicosos, acabados en planos diversos de la mitad periférica de la zona que estudiamos (fig. 8, *a*).

A un examen superficial, diríase que en la libelula las *bolsas nerviosas* reciben del citado plexo intermediario, fibras aferentes. Este hecho, sin embargo, no aparece claro en nuestros preparados. Pudiera resultar tal apariencia del contacto eventual entre las citadas cestas y los ramos ascendentes emanados del susodicho plexo; tanto más, cuanto que en la mosca azul aquéllas se hallan en continuación de conductores aferentes especiales.

Notemos que en los libelulidos, muéstrase muy pobre ó acaso no se impregna bien el plexo limitante inferior, tan robusto y complicado en la abeja. Por encima y debajo de la formación fibrilar intermediaria, percíbense solamente ramificaciones nerviosas dispersas y en gran parte radiales. Las más altas prolónganse hasta la capa de los corpúsculos monopolares, generando allí el plexo laxo intercalar, ya mencionado más atrás. Por lo demás, la faja correspondiente á dicho plexo aparece señalada por una formación de células pigmentarias dispuestas en red en torno de los paquetes de fibras visuales descendentes (fig. 8, *g*).

En fin, en los *ortópteros* y *lepidópteros* abundan también las fibras centrífugas y los plexos terminales, según puede verse en las figuras 9, *f* y 11, *G*, donde sólo parcialmente se han reproducido.

4.º ZONA DEL KIASMA EXTERNO Ó DE LAS PROLONGACIONES DESCENDENTES DE LA SEGUNDA NEURONA VISUAL. — El conjunto de las expansiones profundas de los varios tipos de monopolares, las fibras procedentes de las fibras visuales largas y la totalidad de los conductores centrífugos, antes descriptos, reúnen en cordón nervioso de dirección transversal, de variable longitud según los insectos examinados, y comparable en configuración á un reloj de arena. Mediante tan poderosa corriente nerviosa, júntase la *retina intermediaria* ó *perióptico* con la *retina profunda* ó

*epi*óptico. Salvo algunos elementos de arborización centrífuga corta, descritos en la mosca y situados cerca de la zona plexiforme interna (figura 16, a) y ciertos escasos núcleos gigantes diseminados acá y allá y pertenecientes á corpúsculos neuróglícos, el *kiasma intermediario* carece de células. En su construcción entran principalmente: las fibras nerviosas ya citadas, proyecciones de tráqueas y un determinado plexo ó ganga como esponjosa continuada, según veremos más adelante, con las células de la *glia*.

Según es notorio, la zona que estudiamos encierra una decusación ó *kiasma intra-retiniano*, curiosísima disposición específica de los articulados y desconocida en los vertebrados y cefalópodos. Como haremos notar oportunamente, la significación fisiológica de este kiasma constituye, hoy por hoy, enigma inaccesible.

No describiremos detalladamente este cruce óptico fundamental, bien estudiado por los autores, singularmente por Radl, que ha tratado de esclarecer su significación en los articulados. Al final de este trabajo haremos algunas consideraciones sobre el asunto. Bástenos por ahora recordar algunos hechos esenciales acerca de su constitución y disposición en los *muscidos*, *ápidos* y *libelulidos*.

1.º El kiasma intra-retiniano á que aludimos, llamado comunmente *externo*, cuando debiera calificarse de *intermediario*, resulta de la decusación, según un eje ó línea vertical, de los conductores emanados de las regiones interna y externa de la *retina periférica* ó aparato visual receptor. Por consiguiente, merced á dicho entrecruzamiento, los impulsos nerviosos surgidos en el área externa ó lateral del ojo asaltan el lado anterior del epióptico, y los brotados del sector interno se terminarán en el contorno postero-externo del citado centro. En cuanto á las fibras llegadas de las regiones intermediarias del ojo, no se cruzan, sino que marchan casi en línea recta hacia el territorio simétrico de la retina profunda. No existe, pues, *decusación supero-inferior*, circunstancia que debe tenerse muy en cuenta en toda tentativa de interpretación fisiológica de la visión de los insectos.

2.º Por consecuencia del cruce y de la posición y orientación del epióptico, los citados conductores ópticos alcanzan desigual longitud. Como hace notar Radl, los más largos son los emanados del sector lateral ó externo del ojo, los más cortos los procedentes del central, y los intermedios en extensión, los surgidos del área antero-interna.

3.º En el mencionado cruce participan todos los tipos de expansiones celulares (monopolares grandes y pequeñas del perióptico), así como fibras nerviosas centripetas y centrifugas, que relacionan la retina intermediaria con la profunda (fibras visuales largas, conductores centrífu-

gos, etc.). Sólo algunos tallos centrifugos cortos, cuyo soma de origen reside en la formación nuclear del epióptico, escapan á esta regla. Se exceptúan también, según dejamos apuntado más atrás, los ramajes breves ascendentes de los elementos situados á corta distancia de la retina intermediaria (mosca azul, etc.).

4.º Mientras circulan por el kiasma, los conductores gruesos llegados de la *retina intermediaria*, y muy singularmente las expansiones de las *monopolares colosales*, aparecen protegidos por una cubierta especial, colorable en amarillo, pardo ó rojo por el cromato de plata, la cual cesa bruscamente al nivel de la capa plexiforme interna (retina profunda). Merced á esta robusta vaina, que en el tábano suele impregnarse simultáneamente en todas ó en casi todas las fibras, cabe seguir muy cómodamente la marcha de éstas al través del kiasma, comprobándose, según dejamos notado, que no existe decusación vertical.

5.º En fin, las fibras kiasmáticas, una vez producido el cruce, reúnen-se en manojos radiados, paralelos, y así dispuestas, atraviesan la zona de los granos del epióptico y los primeros pisos de la capa plexiforme interna para dispersarse parcialmente en su espesor.

CAPÍTULO II

Retina profunda (epiόptico).

Constituye este segmento de las vías visuales un ganglio considerable, de *sección* horizontal semilunar, con una concavidad profunda dirigida al nervio óptico ó *kiasma interno*, y una convexidad exterior por donde penetran los haces, un poco divergentes, del *kiasma intermediario*. Las secciones frontales y horizontales de la retina profunda permiten distinguir en ella dos grandes estratos: la *formación externa* ó de los *granos internos* y la *zona plexiforme interna*. Como ocurre de ordinario en los centros nerviosos de los insectos, la masa de los granos encierra el conjunto de los somas neuronales y mangos de las fibras descendentes arborizadas en la zona plexiforme subyacente, zona que representa genuinamente la *Punktsubstanz de Leydig* ó *substancia medular* de ciertos autores. Ambas capas son, pues, partes solidarias y continuas, como que constituyen segmentos sucesivos de las mismas neuronas.

Dejamos dicho ya que, mientras la estratificación de los granos corresponde á la *zona de las células gangliónicas* de la retina de los vertebrados, la *plexiforme* aneja es homóloga de la molecular ó *plexiforme interna* de estos animales. Se da, pues, en los insectos, una curiosa inversión topográfica de estas dos formaciones retinianas.

1.^a ZONA DE LAS CÉLULAS GANGLIONARES Y AMACRINAS (*Zona de los granos del epióptico*). — Situada por fuera del estrato plexiforme, extiéndose en forma de casquete muy espeso hacia el sector externo por donde llegan los principales contingentes de fibras ópticas, tornándose sucesivamente más delgada hacia las regiones anterior y posterior. Diversos autores, singularmente Viallanes, distinguen en la zona que estudiamos tres territorios: la *cuña* ó región central externa, especie de área triangular limitada por gruesas fibras aferentes; y la *corona*, es decir, el resto de la formación granular que se extiende en dos casquetes por delante y detrás de la cuña. Semejante diferenciación entraña solamente valor topográfico; luego veremos que toda la extensión de la formación de los granos consta esencialmente de los mismos elementos nerviosos y neuróglícos.

Atendiendo al comportamiento de sus expansiones, las neuronas de la zona de los granos pueden agruparse en tres categorías ó tipos morfológicos: a) *Células monopolares larguísimas ó perforantes*, homólogas de las *ganglionares* de la retina de los vertebrados; b) *Células de expansiones cortas ó intrafocales*, homólogas de las *amacrinas* ó espongioblastos de Müller, y en fin, c) *Células de expansión centrifuga ó recurrente*, sin análogas evidentes en la membrana visual de los animales superiores.

El examen de las conexiones y modo de terminación de estos elementos, exige como estudio previo el de las arborizaciones finales de los elementos llegados de la retina externa é intermediaria; vamos, pues, á comenzar la descripción de éstas, no sin exponer antes algunos datos acerca de la gran formación plexiforme del epióptico.

Pisos de articulación de la zona plexiforme interna. — Antes de estudiar los numerosos elementos, cuyas arborizaciones se reparten en la gran zona *plexiforme interna* de la *retina profunda*, es de todo punto preciso dar alguna idea de esta formación y de sus diversos pisos concéntricos de articulación neuronal. Para facilitar las referencias, damos en la figura 21 un esquema del número y aspecto dominante ó más característico de estos estratos secundarios.

Todos los autores han advertido en la *capa plexiforme interna* rayas ó bandas concéntricas correspondientes á los planos de articulación de la zona homóloga de los vertebrados. Se las descubre bien en los cortes teñidos en hematoxilina y anilinas, y mejor aún en los preparados del nitrato de plata reducido. El número de estos pisos concéntricos resulta, empero, difícil de fijar con exactitud, porque varía según los insectos estudiados y en relación con el método empleado. Hasta que tengamos un conocimiento perfecto de la organización del epióptico, será difícil

evitar cierta arbitrariedad en la numeración y nomenclatura de sus pisos y en la atribución de sus características estructurales.

Uno de nosotros reconoció hace tiempo en el epióptico de la mosca azul cuatro estratos concéntricos plexiformes, separados por tres bandas

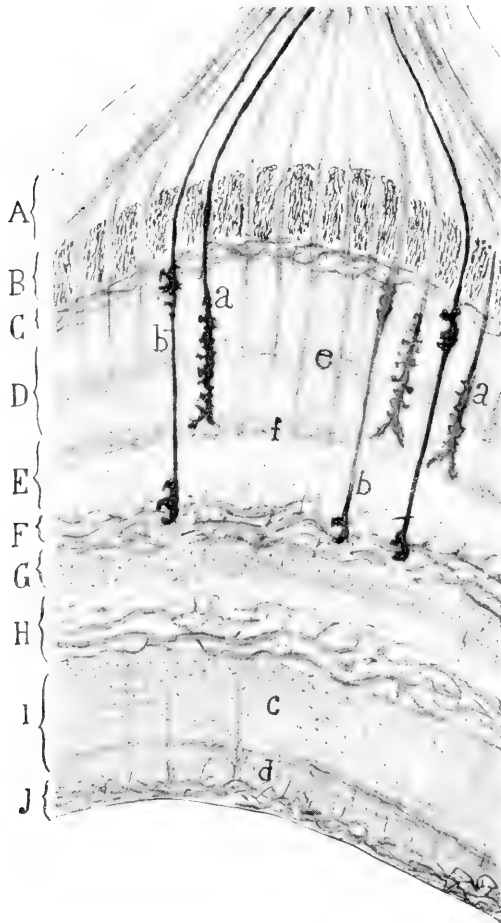


Fig. 21. — Pisos de conexión de la formación plexiforme de la retina profunda del tábano. Esquema en que se han combinado aspectos de las preparaciones del nitrato de plata reducido y algunas revelaciones del método de Golgi. — A, formación granular; B, capa de las fibras tangenciales finas; C, primera lámina de fibras serpenteantes; D, primer plexo nervioso difuso; E, segundo plexo nervioso difuso; F, segunda lámina de fibras serpenteantes ó central; H, tercera lámina de fibras serpenteantes; G, tercer plexo difuso; I, cuarto plexo difuso; J, cuarta lámina de fibras serpenteantes; a, pie de una monopolar colosal; b, pie de una fibra visual larga.

claras compuestas de fibras ó plexos circunferenciales. Zawarzin diferencia en las *larvas* de *Aeschna*, donde la estratigrafía es algo diversa que en los muscudos, tres zonas principales y algunas accesorias. Las más

gruesas serían la *primera* y la *tercera*. En ellas engloba este autor, tanto los plexos difusos constituídos por las articulaciones establecidas entre fibras visuales y corpúsculos gangliónicos y amacrinas, como los arcos concéntricos de fibras serpenteantes llegadas del contorno ó borde del epióptico.

Estimamos ventajoso para la claridad expositiva multiplicar la cifra de estratos secundarios y distinguir las bandas constituídas por fibras gruesas circunferenciales de las producidas por plexos densos y finos. Además, este caudal estratigráfico se complica positivamente conforme se cala más hondo en el análisis estructural. Así, el primitivo número de 7 bandas, señalado por uno de nosotros en la retina de la mosca, se ha convertido en 9, contingente que no consideramos definitivo. Sobre que en cada especie de insecto el variable caudal celular de la zona de los granos del *epiόptico* y de la *retina intermediaria* exige, según ocurre también en la retina de los vertebrados, un número variable de pisos de articulación (á fin de proporcionar á cada elemento conexión separada), las consabidas bandas aumentan ó disminuyen según el sector retiniano explorado. Notemos, sin embargo, que la máxima complicación estratigráfica corresponde al sector central ó intermediario de la retina profunda.

He aquí, de todos modos, el número de zonas secundarias más claramente reconocibles en el tábano y en la mosca azul, y, con algunas variantes, confirmables también en la abeja y libelulidos.

Distinguimos, desde luego, dos órdenes de *pisos ó bandas*: las formadas por largas, robustas y serpenteantes fibras circunferenciales, serán denominadas *láminas de fibras serpenteantes*, ó simplemente *plexos serpenteantes*; otras, de ordinario más gruesas, de aspecto denso, finamente granuloso, y producidas por el íntimo entrecruzamiento de penachos varicosos nacidos de finos conductores radiales, reciben el nombre de *plexos difusos*. Unos y otros serán distinguidos por números ordinales. Enumerémoslos ahora de fuera adentro.

1. *Capa fibrilar tangencial* (fig. 21, B).—Situada debajo de los granos, consta de fibras finas tangenciales, en gran parte continuadas con mangos de células amacrinas.

2. *Primera lámina de fibras recias serpenteantes*.—Estos conductores provienen, en gran parte, de las células colosales, situadas entre el epióptico y el lóbuló óptico (fig. 21, C).

3. *Primer plexo difuso externo ó zona de los pies terminales de las monopolares gigantes* (D).—Variable en espesor, según los insectos, comprende desde la primera lámina de fibras serpenteantes hasta el remate profundo de dichas mazas visuales. En el tábano, según se ad-

vierte en la figura 21, *e*, exhibe este estrato cierta banda intercalar, de que trataremos oportunamente.

4. *Segundo plexo difuso*.—Se extiende inferiormente hasta el pie de las fibras visuales largas (fig. 21, E), y ofrece, en el tábano aspecto claro, sembrado de vacuolas.

5. *Segunda lámina de fibras serpenteantes* (F).—Consta de los más robustos tallos llegados circunferencialmente de las neuronas post-epi-ópticas. En los preparados comunes esta zona presenta grandes huecos claros que corresponden á la sección de fibras circunferenciales colosales y á la silueta de los gruesos y tuberosos pies de las fibras visuales largas.

6. *Tercer plexo nervioso difuso ó plexo central* (G).—A este estrato vienen á parar el ramaje aplanado de ciertas amacrinas de largo tallo.

7. *Tercera lámina de fibras serpenteantes* (fig. 21, H).—A ella concurren los más robustos troncos de neuronas post-epi-ópticas circunferenciales. A la sección de tan enormes tallos, conjuntamente con la de ciertas anchas tráqueas y haces neuróglícos ascendentes, debe esta banda el aspecto claro y groseramente fenestrado ofrecido en las preparaciones comunes, y la frecuente ausencia de impregnación en los cortes del método de Golgi.

8. *Cuarto plexo difuso ó plexo nervioso profundo* (I).—Constituye el paraje de reunión del penacho ascendente de numerosas fibras centrífugas y el descendente de largas células del tipo I. En él se diferencia: una parte externa ó principal (*c*), y una banda inferior ó limitante (*d*).

9. *En fin, lámina cuarta de fibras serpenteantes*.—Semejante á la zona 7.^a, pero mucho más delgada, confina esta capa con el *kiasma profundo*, del cual suele estar separada por una formación neuróglíca de que más adelante hablaremos (fig. 21, J).

El esquema adjunto y la enumeración precedente, refiérense, particularmente, al tábano. Acerca de las modificaciones estratigráficas que se presentan en otros insectos trataremos oportunamente.

Señaladas las principales bandas de la zona plexiforme interna, expongamos ahora los factores integrantes de su compleja urdimbre.

1. **Arborizaciones terminales de las fibras llegadas de la retina intermediaria y externa**.—Se da por averiguado, desde las investigaciones de Kenyon, que las únicas células de la *retina intermediaria ó peri-óptica*, terminadas en la *zona plexiforme interna*, son los corpúsculos monopolares colosales de aquella formación retiniana, los cuales, según demostró Vigier, y confirmó uno de nosotros, acaban en el plexo externo difuso del epi-óptico, mediante cierto robusto pie ó excrecencia cónica de contornos vellosos y como deshilachados (fig. 24).

El hecho es positivo, y de él hemos tratado ya sumariamente con oca-

sión de la descripción de la *retina intermediaria*. Pero este centro retiniano alberga también, según dejamos consignado, otros muchos elementos de expansión descendente central, terminada en el *epiódptico* ó *retina profunda*. Y ocurre preguntar, ¿dónde y cómo se arborizan y acaban todos estos corpúsculos monopolares del periódptico? Ardua cuestión que hemos estudiado cuidadosamente en el tábano, mosca azul y abeja, y sobre la cual sólo para un corto número de modalidades neuronales, podemos formular respuesta categórica.

He aquí, de todas maneras, las fibras descendentes bajadas de la *retina intermediaria*, y terminadas en diferentes pisos de la zona plexiforme interna ó *retina profunda*.

Pies colosales de las neuronas monopolares gigantes (figs. 22 y 23).

—Han sido bien descritos por Kenyon en la abeja, por Vigier y Cajal en la mosca y por Zawarzin en las larvas de *Aeschna*. Nuestras recientes observaciones confirman plenamente lo expuesto por dichos autores. Aquí nos limitaremos solamente á comunicar algunos detalles tocantes á las diferencias de morfología ofrecidas por las mencionadas mazas en diversas especies de insectos:

En la *mosca azul* la maza ó arborización de la monopolar gigante, es robustísima y reside en el espesor del primer plexo difuso, por debajo de la zona serpenteante núm. 1 (fig. 24, A). Como hizo notar Cajal, dicha maza afecta la forma de un cono espeso de base inferior erizada de excrecencias y de apéndices granuloso cortos y extraordinariamente próximos (fig. 24). En los cortes frontales, la maza preséntase de ordinario más angosta que en los horizontales, circunstancia reveladora de que tales arborizaciones se aplanan más ó menos en sentido anteroposterior. En fin, jamás estas mazas se tocan entre sí; constituyen una empalizada regular, entre cuyos espacios intercalares, de amplitud constante, residen otros elementos.

En el tábano, la disposición de las mazas colosales es muy interesante. Son muy robustas, se aplanan en sentido anteroposterior, exhiben, según mostramos en la figura 22, A, bordes profundamente festoneados, descienden más profundamente que en la mosca, y acaban, en fin, mediante una bifurcación muy característica. Según aparece en la figura 22, D, los dentellones digitiformes, no comienzan en cuanto la fibra traspasa la *lámina serpenteante* inicial, sino algo más abajo, en pleno *plexo difuso primero*. A semejanza de la mosca, las citadas mazas están perfectamente separadas; entre ellas quedan huecos para otros factores constructivos. Esta observación es muy cómoda en el tábano, donde á veces se logra descubrir, al lado de algunos pies coloreados en negro por el cromato de plata, todos los restantes sin excepción teñidos de gris obscuro granuloso por el ácido ósmico. En estos curiosos preparados, compruébase bien

que los pies afectan forma de cintas aplanadas en sentido fronto-caudal, y dispuestos en series paralelas perfectamente regulares. Semejante regularidad, comparable al mosaico de un pavimento, obsérvase también en las secciones transversales ó tangenciales.

En la *abeja*, las mazas en que se terminan las monopolares colosales ostentan rasgos algo especiales. Llama desde luego la atención el hecho de que tales arborizaciones se disponen en dos y á veces tres filas su-

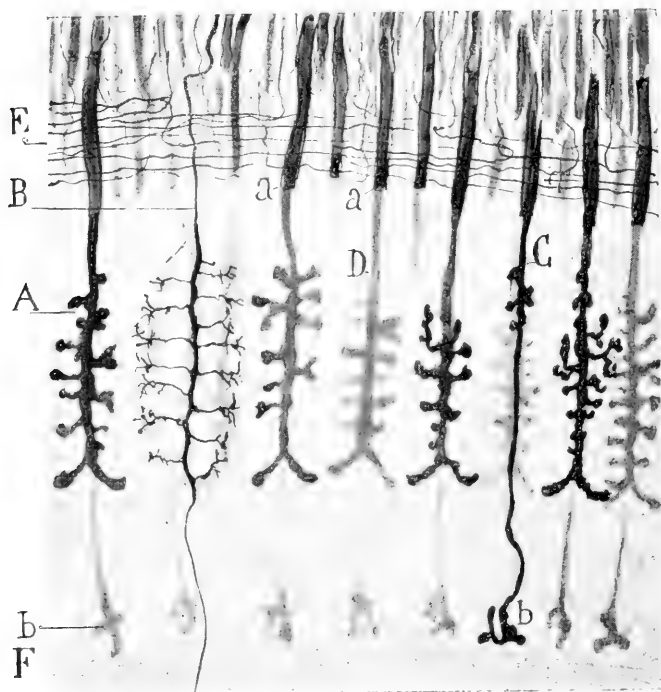


Fig. 22. — Corte frontal de la retina profunda del tábano. — A, arborización, vista de plano, de una monopolar colosal; B, tallo de un corpúsculo ganglionar; D, una arborización teñida solamente en gris por el ácido ósmico; C, fibra visual larga; E, zona de las fibras finas tangenciales; F, tercer piso plexiforme difuso; a, terminación de la vaina que acompaña á las fibras visuales; b, piso de las fibras visuales largas.

perpuestas, en vez de la hilera única de los muscudos. Las mazas de la serie exterior continúanse con un tallo muy robusto, se localizan en la mitad superficial del primer plexo difuso, y se caracterizan por exhibir multitud de apéndices fungiformes, verrugosos, espesos y exentos de hilos finos terminales (fig. 23, A, B, C). En cuanto á las mazas de la serie profunda (fig. 24, F), residen en la mitad inferior del citado plexo, afectan forma cónica, se extienden más que las precedentes en sentido radial, y

sobre todo, ofrecen la particularidad de que de los apéndices verrugosos, más ó menos transversalmente dirigidos, surgen unas como raicillas ó finos filamentos divergentes (fig. 23, *a*). Aun cuando no tanto como en el tábano, también las mazas de la abeja son aplanadas, mostrando su máxima anchura en las secciones rigurosamente frontales. En la figura 23, la sección era algo oblicua, y por tanto, las arborizaciones no presentan la angostura característica de los mismos elementos en los cortes estrictamente horizontales.

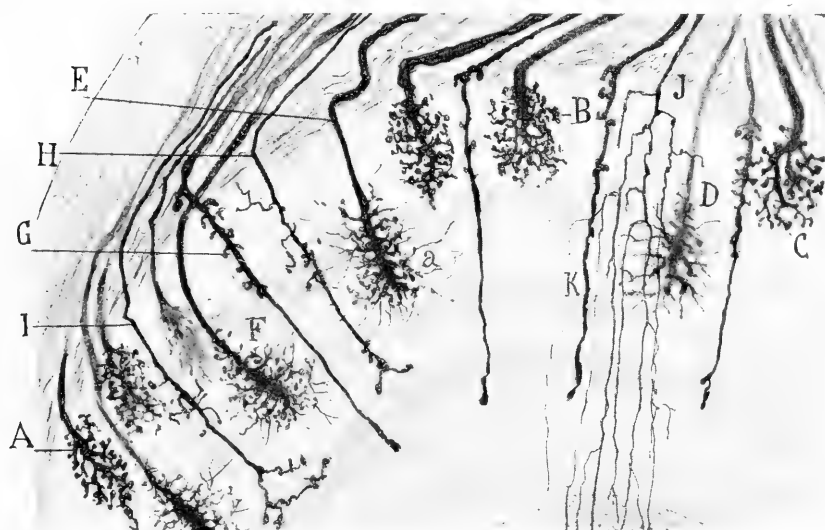


Fig. 23. — Corte algo oblicuo de la retina profunda de la abeja. Diversas especies de fibras llegadas de la retina intermedia ó perióptica. — A, B, C, arborizaciones groseras del primer piso; D, E, F, arborizaciones del segundo piso; H, G, K, J, fibras visuales largas; J, arborización descendente en forma de pincel.

En fin, mazas visuales gruesas con caracteres algo especiales, encuéntrase también en los ortópteros y lepidópteros. No hemos hecho de ellas, sin embargo, por falta de buenas preparaciones, un estudio suficiente.

Fibras visuales largas. — Descubiertas por uno de nosotros en la mosca azul, hémoslas confirmado después en el tábano y en la abeja. Verosímelmente, y á juzgar por algunas preparaciones algo incompletas obtenidas en los ortópteros y lepidópteros, su existencia es bastante general.

En el *tábano* compruébase, como señaló Cajal en la mosca, que se continúan con fibras visuales relativamente delgadas. Una vez dentro del epióptico cruzan radialmente los primeros plexos del mismo, acompañando íntimamente á las mazas de las monoplares colosales. Esta adhe-

sión es tan estrecha, que en las preparaciones en donde ambas arborizaciones aparecen teñidas por el ácido ósmico en gris (fig. 22, D), diríase que la fibra visual larga constituye una rama axial del ramaje de la citada monopolar. Continúa después el tallo en línea recta y desnudo de apéndices hasta la segunda lámina de fibras serpenteantes, en cuyo espesor acaba mediante un pie robusto erizado de excrescencias gruesas y verrugosas (fig. 22, b). Muy comunmente, la arborización aparece dividida, mediante una escotadura semicircular, en dos lóbulos. Esta escotadura parece encajar en los gruesos troncos circunferenciales que surcan la citada lámina.

Al cruzar la primera lámina de conductores serpenteantes, el tallo de estas fibras muestra un espesamiento fusiforme, del cual brotan expansiones tuberosas cortas, fungiformes, extendidas preferentemente en sentido frontal (fig. 22, C). Razonable es presumir que tales excrescencias entren en contacto con los conductores tangenciales de la citada lámina. A veces, los citados apéndices son notablemente cortos y aun pueden faltar, apareciendo toda la arborización representada por la tumefacción fusiforme de contorno áspero del tallo visual.

La disposición de las citadas fibras en la *mosca azul* aparece copiada en la figura 24, E. Adviértase la abundancia de las fibras, su disposición en empalizada regular, la escotadura típica del pie lobulado y las excrescencias colaterales para la primera lámina serpenteante (b). Un dato interesante hay que añadir á la primera descripción dada por uno de nosotros:

Además de la empalizada principal formada por tales fibras visuales, existe otra, acabada en plano más superficial, mediante un pie erizado de finas tuberosidades, pero desprovisto de la característica escotadura. En ciertos casos nos ha parecido percibir dos hileras de estas fibras accesorias (fig. 24, C).

En la *abeja*, repítase la típica disposición de estas fibras visuales largas. Aprécianse, sin embargo, algunas diferencias con los muscidos. En realidad, según hacemos ver en la figura 23, preséntanse dos modalidades algo diversas. Una de ellas (fig. 23, H, I), se caracteriza por ofrecer una arborización final relativamente extensa, al nivel de la lámina segunda de fibras serpenteantes, y otra colateral, situada en el espesor del plexo difuso primero. La otra variedad caracterízase por ofrecer un pie indiviso, simplemente espesado ó sobriamente dividido, y una arborización colateral tuberosa de apéndices cortos que, iniciándose en la primera lámina serpenteante, se extienden hasta muy adentro del primer plexo difuso (fig. 23, G, K). De ordinario, los primeros apéndices son los más largos; los demás no pasan de dentellones nacidos de un segmento espesado del tallo visual.

Acabamos de ver cuán constante y abundante es la presencia de estas fibras visuales en la retina de la abeja, tábano y mosca azul. Ahora procede preguntar: ¿De qué neuronas periféricas emanan estos conductores?

La cuestión es muy ardua en la abeja y en el tábano, pero más sencilla en la mosca azul, donde uno de nosotros, fundándose en las revelaciones del método del nitrato de plata reducido, probó que las citadas fibras no tienen sus células de origen en la *retina intermediaria*, sino que representan la prolongación terminal de los bastones ó células visuales largas. Sin ser tan expresivos como en la mosca azul, los preparados de la abeja y del tábano no se oponen á esta conexión. Queda, sin embargo, con relación á la abeja una duda. De los dos tipos de fibras visuales

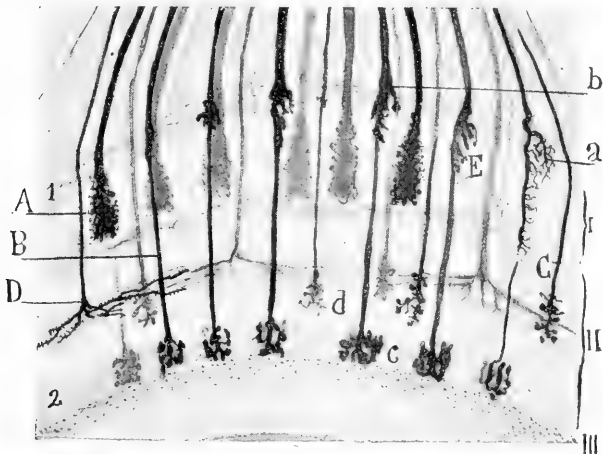


Fig. 24. — Corte de la retina profunda de la mosca azul. Diversos tipos de pies visuales. — A, prolongaciones de las monoplares colosales; B, C, los dos pisos de arborización de las fibras visuales largas; D, fibras terminadas en un plano especial de la zona plexiforme segunda, mediante largas y divergentes radiaciones; a, b, diversos tipos de arborización colateral de las fibras visuales largas; d, c, penacho final de las dos empalizadas de estos últimos conductores; I, lámina primera de fibras serpenteantes; 2, lámina segunda; I, primer plexo difuso; II, segundo plexo difuso; III, plexo intermediario.

delgadas llegadas de la retina intermediaria, ¿cuál es el continuado directamente con las células de las retínulas? Procediendo por exclusión, nosotros nos inclináramos á atribuir este origen á las arborizaciones de la primera variedad, ya que las de la segunda nos han parecido continuarse en algún caso con ciertos corpúsculos finos de la retina intermediaria, exentos de espinas colaterales, aunque provistos de robusto penacho tangencial extendido en el límite inferior de la zona plexiforme del perióptico (*capa plexiforme externa*). La cuestión exige, de todos modos, nuevas observaciones.

Fibras robustas arborizadas difusamente en casi todo el espesor del epióptico. — Estas interesantes fibras son muy abundantes en la abeja, el tábano y la mosca azul. En la figura 25, A mostramos la arborización final tal como aparece en el tábano, donde alcanzan inusitada riqueza. Repárese que, una vez llegadas á la primera lámina serpenteante, ó algo

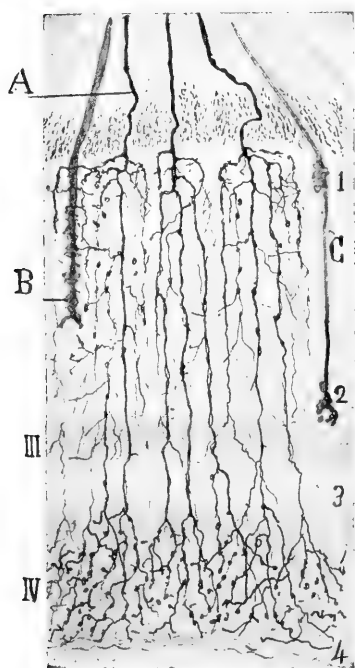


Fig. 25. — Corte de la retina profunda del tábano. Aspecto de la arborización, en forma de sauce llorón, procedente de conductores llegados de la retina intermedia (A); B, pie de las monopolares colosales; C, fibras visuales largas; 1 y 2, láminas de fibras serpenteantes primera y segunda; III y IV, plexos difusos tercero y cuarto.

el tábano y la mosca azul, bajo la forma de fibras radiales recias que cruzan indivisas los plexos serpenteante inicial y difuso primero, para descomponerse súbitamente en el centro del *plexo difuso segundo* en una elegante ramificación aplanada, de apéndices radiales larguísimos, espinosos y repetidamente divididos. Fómase de esta suerte una estría nerviosa continua en toda la corteza del epióptico, según mostramos en la figura 24, D, que divide la zona plexiforme segunda en dos comparti-

más abajo, se descomponen en una especie de cascada de apéndices descendentes varicosos, delgados, que recorren, emitiendo ramillas finas, todos los estratos de la retina profunda. Aun cuando el carácter dilatado y difuso excluye toda localización especial, nos ha parecido que las ramitas colaterales se concentran especialmente en el plexo nervioso primero y las terminales en el cuarto ó profundo. No es raro encontrar ramas iniciales que marchan durante largas distancias en sentido tangencial para descender al fin y comportarse como sus congéneres.

En el tábano y en la mosca no hemos conseguido determinar cuál sea la célula perióptica de origen de tales conductores; pero en la abeja hemos sorprendido varias veces su continuación con aquellos corpúsculos monopolares de soma fusiforme, robusto y pobre en colaterales, descritos más atrás (fig. 15, *h*).

Fibras robustas terminales mediante ramas horizontales en el plexo difuso segundo. — Estos conductores aparecen muy á menudo en

mentos concéntricos. Por entre sus ramas divergentes pasan las expansiones de las fibras visuales largas. Estimamos probable que en este plexo circunferencial entren también arborizaciones de otras procedencias.

Acerca de la célula de origen de este singular tipo de arborización, abrigamos todavía dudas. En el tábano y en la mosca el tallo progenitor, sumamente robusto, puede perseguirse en sentido radial largo trecho, alcanzando hasta las fronteras del kiasma ó más allá; mas en ningún caso se consigue determinar la neurona de que emana. Parécenos probable que esta célula resida en la retina intermediaria; pero tampoco nos sorprendería el encontrarla algún día en la corteza de los granos del epióptico, representada por algún soma de gran tamaño. Por lo demás, la existencia de neuronas notablemente robustas en esta parte de la retina profunda, es hecho corriente.

Descriptas las fibras llegadas al epióptico de los ganglios visuales externos, vamos á entrar ahora en el estudio de los elementos yacentes en la zona de los granos internos y los cuales toman parte en la construcción de la *zona plexiforme interna*.

2. **Células ganglionares** (3.^a neurona óptica). — Descubiertas por Kenyon, que dió detalles acerca de su forma, han sido bien descriptas recientemente por Zawarzin, que las ha demostrado en las larvas de *Aeschna*, tanto por el método de Ehrlich como por el de Golgi. También uno de nosotros las sorprendió en la retina de la mosca azul (1), reconociendo la existencia, dentro del epióptico, de ciertas fibras radiales que, desde el kiasma profundo, se extienden hasta el espesor de la zona de los granos, después de formar dos ó más plexos horizontales en diversos pisos del estrato plexiforme interno; pero no habiendo logrado precisar, á causa de lo laberíntico del trayecto, el enlace del mango con el grano ó soma ganglionar, no pudo establecer de manera positiva la verdadera significación fisiológica de los referidos conductores.

Zawarzin, más afortunado en sus exploraciones en las larvas de *Aeschna*, ha conseguido presentar la totalidad del corpúsculo ganglionar, corroborando con ello la opinión, durante muchos años no confirmada, de Kenyon, para quien la célula en cuestión (que describió de modo muy esquemático é incompleto) representaría la tercera neurona visual, correspondiendo, por tanto, al corpúsculo ganglionar de la retina de los vertebrados.

Los nuevos estudios emprendidos por nosotros en la mosca azul, el tábano, la abeja, la libelula, etc., nos han permitido completar la fragmentaria descripción dada por Cajal en 1909 y añadir á los importantes

(1) *Cajal*: Nota sobre la estructura de la retina de la mosca. *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas*, tomo VII, 1909.

estudios de Zawarzin algunos detalles y precisiones. Como mostramos en las figuras 26, 27 y 28, la disposición de las referidas células varía algo según los insectos estudiados.

Teniendo en cuenta el modo de terminación en el ganglio óptico ó tercer centro visual de la expansión larga ó perforante, Zawarzin distingue dos variedades gangliónicas. La primera variedad consta de células que, después de cruzar la capa plexiforme interna, á la cual abandona apéndices colaterales, y de participar ulteriormente en la construcción del kiasma interno, acaba en la porción dorsal del lóbulo óptico á favor de arborización única. La otra variedad se caracteriza por ofrecer más larga expansión descendente, la cual, traspasado el citado kiasma, suministraría ramas escalonadas, primeramente á la región plexiforme de dicho lóbulo y después á un pequeño foco especial situado al lado y por delante del tercer ganglio visual. Al nivel de la decusación susodicha, el autor ruso dibuja también, á semejanza de Kenyon y de Radl, un entrecruzamiento, en cuya virtud las células gangliónicas, habitantes en la porción dorsal de la retina profunda, se terminarían en el lado externo del lóbulo óptico; mientras que las yacentes en el lado frontal se arborizarían en el extremo interno de dicho centro.

Las dos especies de ganglionares señaladas por Zawarzin en las larvas de *Aeschna* las hemos confirmado en principio en el *Agrion* y en la *Libellula*. Mas en otros insectos, singularmente en los muscidos, aparecen variantes de disposición, particularmente en el número de los pisos de dendritas y comportamiento final del axon, que merecen particular descripción. Es casi seguro que estas diferencias entre los muscidos y libelulidos dependen de la especial organización del lóbulo óptico. Según puede verse en numerosas figuras (1, *f* y 29, C), el nervio óptico ó formación kiasmática profunda que en los libelulidos y ápidos reside por detrás del lóbulo óptico, en los muscidos está emplazada en el espesor mismo de este ganglio, en cierto espacio triangular abierto hacia afuera, especie de rendija que divide el foco en dos masas plexiformes unidas hacia adentro, pero muy separadas hacia afuera. Estudiemos ahora sucesivamente en algunas especies de insectos las principales modalidades de células gangliónicas.

Muscidos. — En la mosca azul y el tábano, donde hemos obtenido las mejores impregnaciones, el método de Golgi permite diferenciar las siguientes especies de células gangliónicas:

A) *Célula cuyo aparato dendrítico aferente reside en el piso primero de la zona plexiforme interna*.—Trátase en general de neuronas de soma robusto (fig. 26, A, B). Supera, desde luego, al de los demás elementos de la zona de los granos, en donde ocupa por lo común una

posición superficial. Del cuerpo emerge delgado y flexuoso mango, que llegado al límite exterior del estrato plexiforme se hace tangencial, trazando por tanto una gran revuelta de longitud variable. En la mosca azul (fig. 29, *a*) este escalón descrito por el mango es poco extenso y falta á menudo; pero en el tábano, la marcha tangencial sobre la zona plexiforme alcanza tal longitud, que impide de ordinario, aun en los cortes más gruesos, perseguir completamente el curso de la fibra. Estos esca-

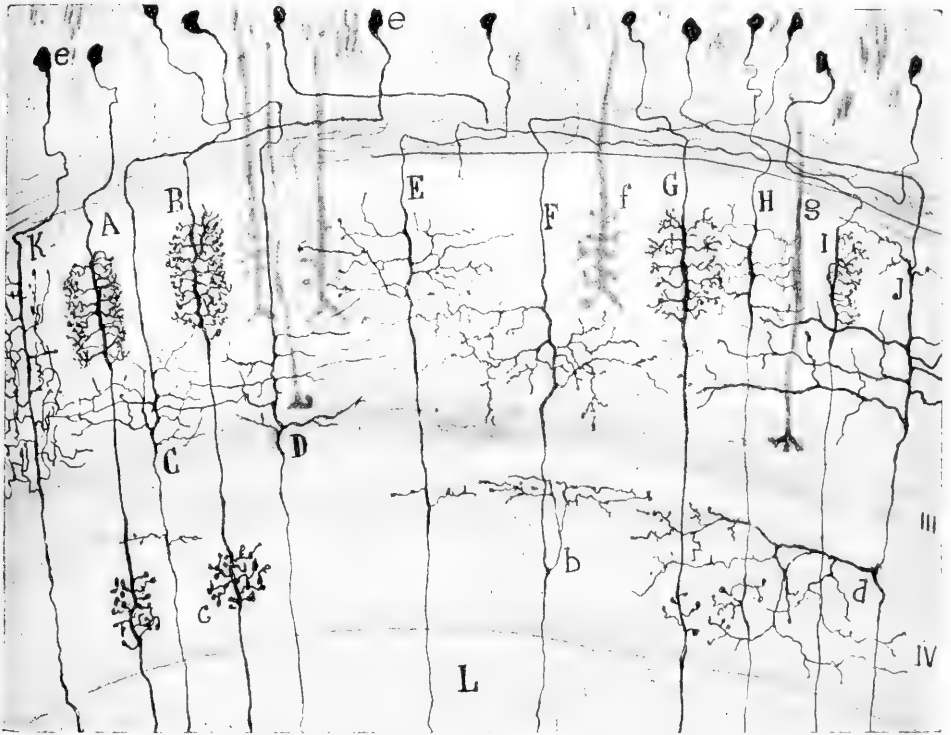


Fig. 26.—Corte frontal de la retina profunda del tábano, donde se observan diversos tipos de células ganglionares. — A, B, G, tipos de dendritas próximas y prontamente terminadas; H, E, modalidades de arborización inicial difusa; J, modalidad gigante; C, D, F, ganglionares cuyas dendritas se distribuyen por el segundo plexo nervioso; e, somas; c, arborización basal; f, pie de una visual corta; g, visual larga.

lones fibrilares dispuestos paralelamente constituyen, según se aprecia en la figura 26, una zona especial fibrilar situada entre la corona granular y la substancia plexiforme de la retina profunda. Sin embargo, aun en el tábano y en la abeja se encuentran mangos relativamente rectilíneos perfectamente perseguibles en todo su trayecto; éstos son los particularmente reproducidos en las figuras adjuntas.

La dirección dominante de estos escalones es la vertical ó frontal vertical. A causa de ello, las secciones horizontales presentan los mangos cortados de través, mientras que las frontales las exhiben á lo largo. Estos son naturalmente los cortes más á propósito para la persecución provechosa de las fibras: en ellas se reconoce fácilmente (fig. 26), que tras un trayecto tangencial rectilíneo y de extensión variable, el mango aborda por fin el estrato plexiforme para tomar dirección francamente radial. En fin, para terminar con la descripción de esta corona de fibras tangenciales, añadamos aún que todas ellas aparecen divididas en paquetes verticales separados por series regulares de fibras centrípetas (expansiones de las células monopares de la *retina intermediaria*, etc.).

La modalidad celular á que aludimos, ofrece la importante propiedad de *entrar en conexión con los pies terminales de los corpúsculos monopares gigantes del perióptico*. A este efecto, el citado mango, una vez llegado al primer piso ó plexo de la zona plexiforme, tórñase notablemente grueso y emite, en ángulo recto ó casi recto, numerosas ramas horizontales, flexuosas, varicosas, terminadas á corta distancia y dispuestas en plano vertical. Merced á este aplanamiento, la arborización colateral, que recuerda, por su figura, las barbas de una pluma (figura 26, A, B), sólo se presenta bien dilatada en los cortes frontales.

Añadamos algunos detalles acerca de estas ramas. Consignemos desde luego que, aunque lo general es que broten de ambos lados del tallo, no son raros los casos en que el ramaje aparece exclusivamente monolateral (fig. 26, I). Hacia su término, dichas proyecciones suelen acabar mediante penachos finos varicosos, cuyos filamentos integrantes adquieren en gran parte dirección radial, produciendo una especie de plexo laminar denso. Por lo demás, la extensión de las ramas principales, así como el número y espesor de las mismas, sufren algunas variantes, que podrán verse en las figuras 26 y 27.

Pero el hecho más interesante acerca de tales arborizaciones consiste en que, tanto en su altura como en su morfología general, orientación, modo de ramificación, etc., reproducen los atributos de los pies tuberosos de los corpúsculos monopares gigantes. Semejante concordancia apréciase con toda evidencia en el tábano, donde á menudo obtiéndose á la vez, en un mismo corte, impregnación en negro, mediante el cromato de plata, de algunos corpúsculos gangliónicos, y la coloración en gris, mediante el ácido ósmico, de los pies tuberosos de los monopares colosales de la retina intermediaria. La comparación de las figuras 22 y 26, permitirá al lector apreciar hasta qué punto se corresponden ambos órdenes de ramificaciones.

Hemos estudiado muy minuciosamente la forma de relación establecida

entre el pie de las monoplares colosales y la ramificación colateral inicial de estas gangliónicas, y el resultado de numerosas confrontaciones entre ambos factores de articulación, impregnados en un solo corte y á muy corta distancia, ha sido persuadirnos de que la conexión se establece por superposición, es decir, yuxtaponiéndose las colaterales dendríticas y sus ramúsculos secundarios al tallo y dentellones penniformes del pie de la fibra visual. La extensión bastante mayor de dichas colaterales, con relación á los dentellones de los pies colosales, induce á pensar que la conexión no es estrictamente individual, sino que, en muchos casos, quizás en la inmensa mayoría, una ganglionar se relaciona con dos pies visuales (fig. 22, B).

Dendritas basales é intermediarias.—La articulación referida representa la puerta de entrada del impulso visual en la célula ganglionar; pero no faltan nunca otras arborizaciones destinadas á recoger impulsos centrales.

Una de estas arborizaciones, que llamaremos *ramaje basal*, se localiza en el plexo nervioso profundo. A este efecto, el tallo neuronal, notablemente adelgazado por debajo de la precedente ramificación, cruza, sin dividirse, todos los pisos centrales de la formación plexiforme interna; llegado al plexo profundo ó plexo difuso 4.º, recobra parcialmente su espesor y emite, en ángulos variados, dos ó más ramas relativamente cortas y fuertemente varicosas. Este penacho, más ó menos rico y extenso, según puede verse en las figuras 26, *c* y 27, *b* puede dilatarse por planos diversos del plexo profundo, pero suele preferir el tercio externo, paraje donde se concentran ramificaciones de fibras centrifugas y penachos de células amacrinas.

En fin, algunas células gangliónicas de esta variedad muestran claramente en la mosca, según puede verse en la figura 29, *d*, una arborización dendrítica intermediaria, cuyas ramas se distribuyen en la segunda zona plexiforme (porción inferior).

b) *Células gangliónicas cuyo aparato aferente está situado en el plexo difuso segundo del epióptico.*—Estos corpúsculos, que han sido bien observados en el tábano y en la mosca azul, coinciden en atributos morfológicos generales con el tipo precedentemente descrito. A su semejanza poseen, pues, dos ramajes dendríticos, uno inferior para el plexo difuso cuarto ó profundo (fig. 26, C), y otro superficial destinado á recoger impulsos visuales. Pero, á diferencia del tipo anterior, esta última arborización colateral no se dilata al nivel del plexo primero, es decir, en el plano de las ramificaciones de las mazas visuales colosales, sino más abajo en el plexo segundo, es decir, á la altura en que se alinean las fibras visuales largas. Por lo demás, las ramas de esta arborización,

ofrecen más extensión que en la célula precedente, poniéndose, al parecer, en contacto y en sentido transversal con muchos tallos de corpúsculos visuales. Esta conexión dista, sin embargo, de estar tan seguramente establecida como la centripeta de la primera modalidad ganglionar.

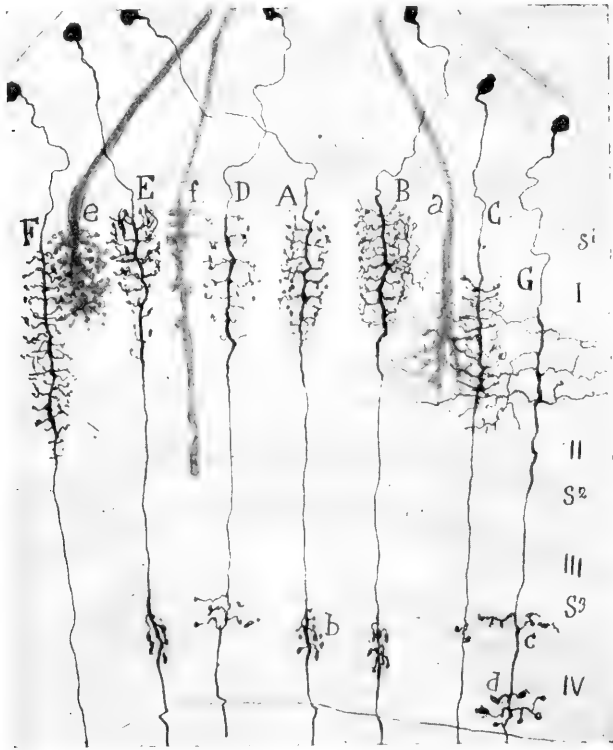


Fig. 27. — Corte de la retina profunda de la abeja. Diversos tipos de células ganglionares. — A, B, tipos de arborización concreta; G, variedad de ramificación difusa; e, pie de una monopolar colosal; f, fibra visual larga; b, c, d, arborizaciones basales. Los números romanos señalan los plexos nerviosos difusos; S¹, lámina serpenteante primera; S², serpenteante segunda, etc.

c) *Células gangliónicas provistas de arborización colateral difusa y de gran extensión.* — Concuerdan en sus rasgos culminantes con la morfológica de los precedentes elementos, salvo que las dendritas iniciales, sumamente robustas, emiten larguísima, lisas y recias proyecciones distribuidas, al parecer, sin orden por el espesor de los primeros plexos nerviosos difusos.

Atendiendo á la extensión, robustez y número de ramas, distingúense muchas variedades de este tipo celular, según verá el lector examinando

las figuras 26, 27 y 28. Repárese, sobre todo, que el conjunto de la proyección colateral se dilata también en un plano frontal (hay excepciones), y que el espacio radial ocupado por las ramas y ramúsculos no se concreta á un plexo concéntrico determinado. De ordinario, no obstante, se las ve preferir el espesor del plexo segundo (fig. 26, E, F), zona de paso de las

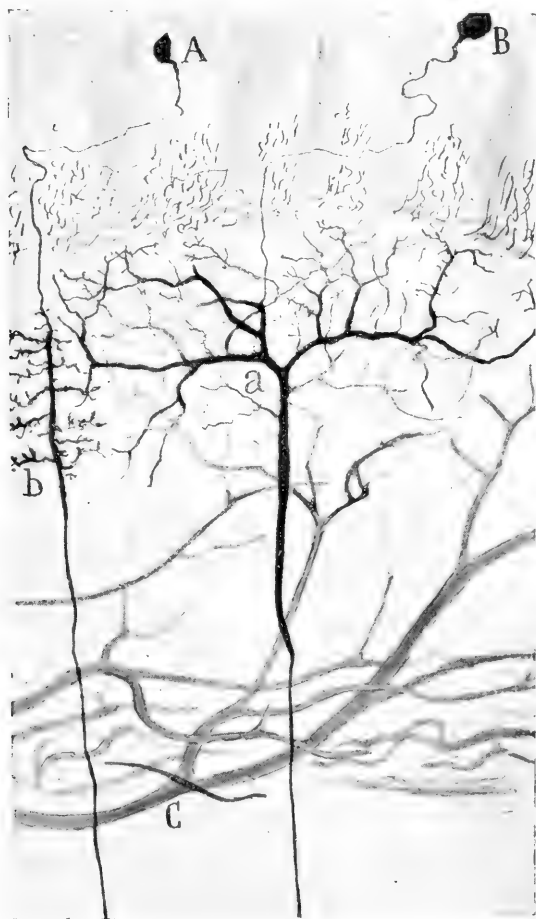


Fig. 28.— B, ganglionario gigante del epióptico del tábano; A, gangliónica común; a, gruesas dendritas de la ganglionario gigante; C, robustas ramas llegadas de la tercera lámina de conductores horizontales serpenteantes.

fibras visuales profundas. ¿Es que en tal paraje contraen, mediante contacto crucial, relaciones con estos conductores aferentes? De todos modos, fuera necesario reconocer que semejante relación, caso de ser cierta, no es exclusiva, dado que los ramajes difusos de algunos elementos ganglió-

nicos de este tipo concéntranse especialmente en el plexo difuso primero.

d) *Ganglionares gigantes de arborización muy extensa*.— Pudieran estimarse como una variedad de la especie anterior, pues que entre ambas se dan todas las transiciones. En la figura 28, B damos copia de uno de estos corpúsculos enormes tomados del tábano. Nótese la robustez inusitada del tallo y la longitud notabilísima de las dendritas, algunas de las cuales afectan dirección recurrente, tendiendo á concentrarse cerca de la frontera del epióptico. En la célula reproducida en la figura 26, J, menos pujante que la copiada en la figura 28, el ramaje en cuestión se dilataba en zonas relativamente profundas, conexionándose quizás con los tallos de las fibras visuales largas.

Singularmente desarrollada aparece también la arborización dendrítica basal, que ostenta similar carácter de extremada latitud distributiva. En el corpúsculo copiado en la figura 30, A, la rama principal generadora de este plexo profundo mostraba mayor diámetro que el tallo mismo, cubriendo de proyecciones descendentes todo el espesor del plexo difuso cuarto del epióptico.

e) *Ganglionares de arborización circunscrita, pero larga en sentido radial*. — Como mostramos en la figura 26, k, en algunas células las dendritas, no muy largas, comprenden desde la primera zona plexiforme difusa hasta la de los pies de las fibras visuales largas inclusive. El conjunto forma una especie de bolsa, donde hacia afuera aparecen contenidas una ó más arborizaciones de monoplares colosales, y hacia adentro, el pie verrugoso de una fibra visual larga, en torno del cual el plexo nervioso se presenta singularmente fino y enredado. Parece probable, á juzgar por la extensión y forma de los huecos de este plexo longitudinal, que mediante él la ganglionar entra en conexión con los dos órdenes de fibras visuales gruesas llegadas de los ganglios ópticos periféricos.

Terminación de las células gangliónicas en el lóbulo óptico. — De este punto, extremadamente interesante, trataremos después al analizar la estructura del lóbulo óptico. Bástenos por ahora anticipar que en los muscoides (á que se refiere principalmente la actual descripción), dicha fibra desciende radialmente á la *región del kiasma interno ó nervio óptico*, corre en sentido axial por entre las dos porciones del lóbulo óptico y, en planos diferentes para cada conductor, se bifurca generando una rama anterior delgada destinada al *foco laminar*, y otra posterior robusta distribuída por el *foco ovóideo* (fig. 29, a, b). Ambas ramas acaban, mediante arborizaciones libres, en los dos citados territorios de substancia gris, sin traspasar nunca sus fronteras. Algunas fibras, según haremos notar oportunamente, carecen de división, acodándose simple-

mente para ingresar en cualquiera de los renombrados ganglios centrales.

La precedente descripción corresponde al tábano, donde las células gangliónicas ofrecen arborizaciones singularmente robustas y, por tanto, cómodas para el estudio. Pero, como puede apreciarse en la figura 30, las mismas propiedades se reconocen esencialmente en los elementos homólogos de la mosca azul. Sin embargo, como las mazas visuales

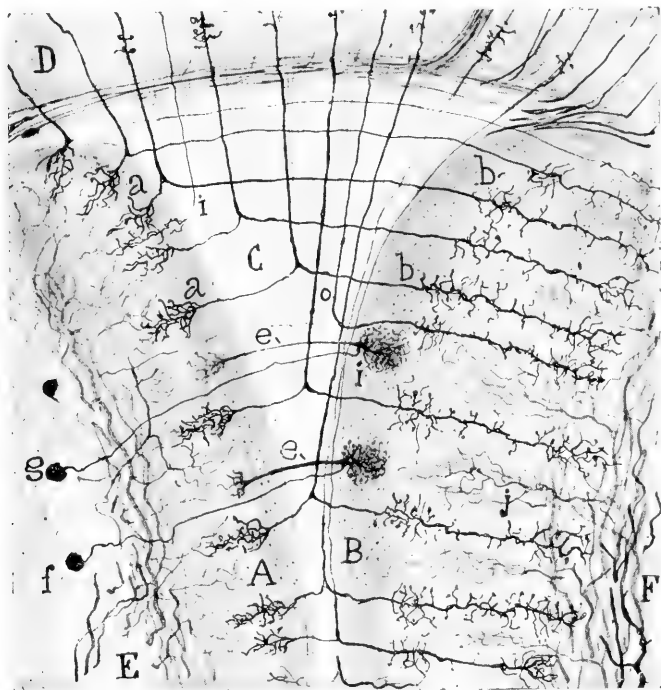


Fig. 29.— Figura semiesquemática destinada á mostrar la terminación de las fibras gangliónicas (tercera neurona visual) en el lóbulo óptico del tábano. — A, B, segmentos ventral y dorsal del lóbulo óptico; D, retina profunda; C, kiasma interno; *a*, ramas ópticas para el foco laminar; *b*, rama gruesa para el foco principal.

colosales exhiben en este díptero formas algo diversas que en el tábano, se dan naturalmente diferencias morfológicas. En la figura 30 presentamos algunas de las variedades gangliónicas más comunmente observadas en la mosca.

La modalidad primera es abundantísima, caracterizándose por ramaje basal sobrio (fig. 30, *a*) y cierta ramificación inicial, situada al nivel del plexo primero, es decir, en el territorio de terminación de las monopolares colosales. Nótese, desde luego, la relativa pobreza de estas dendritas

iniciales, la sencillez de sus proyecciones secundarias y lo flexuoso y recurrente de estas últimas, que parecen reservar un espacio amplio donde reside sin duda la maza visual.

La modalidad segunda carece á menudo (si hemos de juzgar por nuestros preparados) de ramaje dendrítico basal. En cambio, aparecen bien deslindadas dos ramificaciones colaterales: una laxa, con grandes ramas

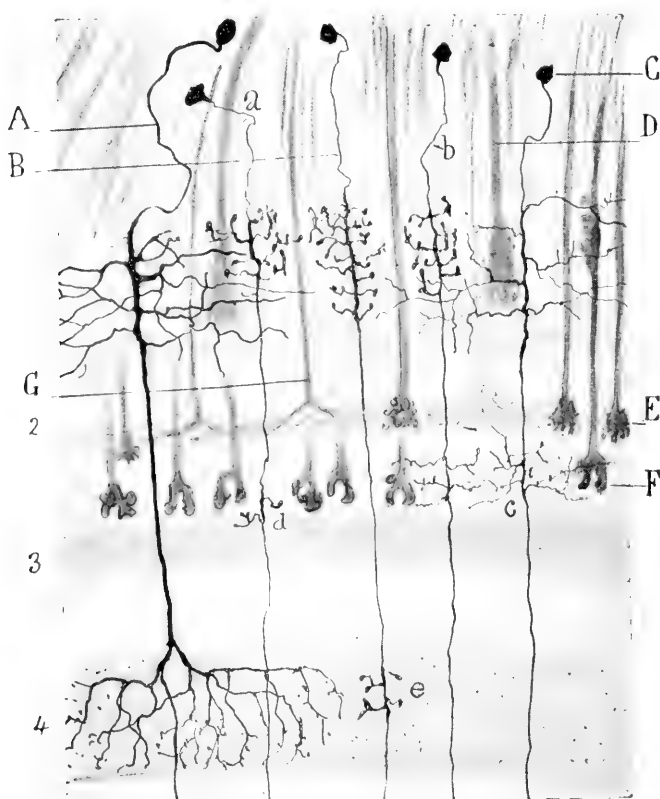


Fig. 30. — Corte de la retina profunda de la mosca. — A, gangliónica gigante; B, tipo de arborización concreta; C, tipo de arborización difusa; D, pie de una monopolar colosal; E, F, pies de fibras visuales largas; G, recias fibras arborizadas en un plexo nervioso especial situado en el espesor del plexo difuso segundo.

curvilíneas, distribuidas en el plexo difuso primero y en relación con los pies visuales colosales; otra, menos abundante, á veces rudimentaria (figura 30, *d*, *c*), extendida al nivel de la lámina tercera de fibras serpenteantes, y conexionada al parecer con los tallos de las fibras visuales largas. Algunas ramas pueden, empero, prolongarse hasta los plexos limítrofes difuso segundo y tercero ó central.

Aunque no alcancen talla tan aventajada como en el tábano, no faltan tampoco en la mosca las modalidades ganglionares, portadoras de amplio y extenso aparato dendrítico (fig. 30, C). Asimismo se sorprende, de vez en cuando, la variedad gigante de que damos un ejemplo en la figura 30, A.

Los tipos gangliónicos más comunmente observados en la abeja aparecen reproducidos en la figura 27. En nuestros preparados domina la primera variedad, esto es, la de *arborización dendrítica corta y penniforme* (fig. 27, A, B). Advuértase la abundancia de sus ramas, los finos penachos en que se resuelven y el aplanamiento del ramaje total, en concordancia con la forma y orientación que dejamos descrita del pie de las monoplares colosales con quienes se relacionan. Teniendo en cuenta que en la abeja existen dos series por lo menos de mazas visuales grandes, no sorprenderá que se encuentren también correlativamente dos variedades ganglionares, diferenciadas entre sí por ofrecer el aparato dendrítico inicial desplegado en un piso diverso. Ciertas células de largo ramaje penniforme, como las copiadas en *F*, figura 27, pudieran muy bien contraer relación de contacto con dos series de mazas. Por lo demás, acerca de la riqueza y longitud relativa de las ramas dendríticas, se dan en la abeja muchas variedades. (Compárense las células *A*, *B* y *C* de la figura 27).

Las ganglionares de *arborización dendrítica difusa*, y como desorientada, no faltan en la abeja. El corpúsculo de esta variedad, reproducido en la figura 27, C, parecía conexionarse especialmente con la segunda empalizada de pies visuales colosales. En la misma figura 27, *c*, *d*, se echa de ver que, al cruzar por el plexo difuso cuarto, el largo tallo descendente emite dos planos de colaterales basales.

3. **Células amacrinas ó corpúsculos del tipo I.** — Señaladas por uno de nosotros en la *retina intermediaria* de la mosca azul, han sido descritas más minuciosamente y completamente por Zawarzin, que las designa con el nombre de *células locales*. Habitan en todas las regiones de la cuña y corona granular del epioptico, afectan forma de pera y, en fin, ofrecen un fino tallo descendente penetrante en la zona plexiforme interna. Lo característico de tales elementos estriba en que la citada expansión no traspasa los límites de la capa mencionada, en cuyos diversos plexos concéntricos se termina mediante un penacho de apéndices flexuosos y notablemente varicosos. Tan arrosariadas suelen mostrarse las ramas integrantes de la fronda final, y tan sutiles aparecen á veces los puentes fibrilares intercalados á las varicosidades que, á un examen superficial, tomaríase el ramaje entero como montón informe de gránulos. Por cierto que semejante disposición obsérvase también, según demostró uno de

nosotros hace tiempo, en las pequeñas amacrinas de la retina de las aves, reptiles y batracios, singularmente en un corpúsculo dislocado yacente en el plano mismo de las células gangliónicas (*amacrinas inferiores ó dislocadas*).

Atendiendo á la topografía y configuración de la fronda terminal, Cajal distinguía, en el trabajo tantas veces citado, dos variedades de células del tipo I: amacrina destinada á ramificarse en el plexo difuso primero, y amacrina cuyo penacho se extiende por el espesor del segundo. Fijándose en la figura de la arborización, diferencia también un corpúsculo de ramaje aplanado en sentido circunferencial, y otro de penacho estirado en sentido radial. En fin, mencionemos todavía que dicho autor estimó verosímil la existencia de amacrinas, cuya arborización final se expande en los plexos difusos tercero y cuarto del epióptico, suposición corroborada por Zawarzin, á quien, por otra parte, debemos la descripción de las amacrinas de ramaje pluriestratificado.

Nuestras recientes exploraciones en la retina de la mosca, tábano y abeja, confirman las observaciones ya antiguas de Cajal, así como las del sabio ruso aludido, y añaden algunos detalles descriptivos y topográficos.

Aunque la morfología del ramaje terminal ofrece numerosas diferencias, y pudiera servir de base para una diferenciación de las amacrinas, parecenos más cómodo distinguirlas por el piso de la zona plexiforme interna á que suministran la arborización terminal. Con todo eso, no estará demás anticipar que dicho penacho puede afectar una de estas tres disposiciones: *a)* de ramaje aplanado extendido circunferencialmente y en un todo semejante al de las células homólogas de la retina de los vertebrados; *b)* de ramaje prolongado en sentido radial; *c)* de ramaje recurrente también estirado en esta misma dirección; *d)* en fin, de ramaje múltiple ó dividido en pisos superpuestos.

Prescindiendo, por ahora, de la forma y considerando tan sólo, según dejamos dicho, el piso de la formación plexiforme de la retina profunda, en donde se dilata el referido penacho terminal, he aquí las principales variedades de amacrinas reconocibles en la mosca azul y el tábano.

1.^a *Amacrina distribuída por el espesor de la lámina primera de fibras serpenteantes*. — Según mostramos en la figura 31, A, y en la figura 32, a, trátase de un corpúsculo de soma diminuto, situado no muy superficial en el seno de la formación granular, y cuyo mango sutil y flexuoso se dobla casi siempre al abordar la zona plexiforme, para tornarse circunferencial y acabar á poco trecho mediante una arborización de ramas varicosas y flexuosas en el espesor de la primera lámina de conductores serpenteantes (fig. 31, A).

2.^a *Amacrinas distribuídas en el plexo difuso primero.*—En el tábano diferéncianse perfectamente dos variedades: una de penacho descendente, extenso, granuloso, que parece aplicarse íntimamente á todo el trayecto radial del pie de las monopolares colosales, envolviendo sus dentellones en un plexo de apéndices flexuosos; y otra de penacho aplanado circunscrito á cierto piso ó banda especial del plexo difuso primero.

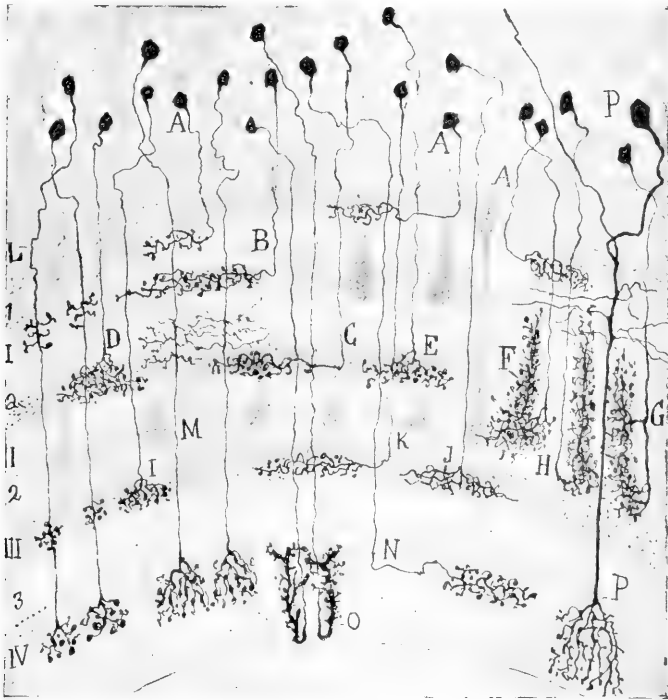


Fig. 31.—Células del I tipo ó amacrinas de la retina profunda de la *Calliphora*; en esta figura se han reunido los elementos encontrados en varios cortes.—A, células cuyo penacho se extiende por la primera lámina serpenteante; B, células cuyo penacho se distribuye en el espesor del plexo difuso primero; C, D, E, otras para una estria secundaria que divide el plexo difuso segundo en dos subzonas; J, K, I, amacrinas para el plexo difuso tercero; N, amacrina doblada para el plexo difuso cuarto; L, M, amacrinas bi y triestratificadas; F, G, O, amacrinas retrogradas.

En la mosca, donde esta última variedad se impregna á menudo, reconócese que en muchos casos la ramificación aplanada pende de un tallo fino doblado en ángulo recto (fig. 31, B).

3.^a *Amacrina para el plexo difuso segundo.*—Las hay *directas*; quiero decir, que marchan por la vía más corta á su territorio de distribución, produciendo una arborización densa y algo aplanada (fig. 31, E), y *dobladas en ángulo*, esto es, cuyo tallo, según ha mostrado en los li-

beluidos Zawarzin, después de un trayecto radial se torna horizontal para desplegarse, á variable distancia del acodamiento, en ramaje aplonado y más ó menos extenso (fig. 31, G).

4.^a *Amacrinas cuyo penacho se dilata en el plexo difuso tercero.* — Diferéncianse también en directas y dobladas, de que damos copia en la figura 31, J, K. Hagamos notar que, en la mosca y tábano, el mencionado plexo difuso constituye el territorio de concurrencia y encuentro de gran número de amacrinas. En las buenas impregnaciones, los ramajes finales, conforme se aprecia en la figura 32, B, se aproximan tanto que se tocan, generando un plexo tupido y continuo de ramúsculos finos y varicosos.

5.^a *Amacrinas cuyo penacho se extiende por el plexo difuso cuarto ó profundo.* — Se exhiben igualmente las dos mentadas modalidades: la de penacho directo, que en el caso actual se distribuye en la mitad superficial del plexo aludido; y la de tallo doblado y ramaje horizontal, de que damos copia en la figura 31, N.

Además de las castas de amacrinas enumeradas, clasificables sobre la base del paradero del ramaje final, encuéntranse en el tábano y CALLIPHORA otros corpúsculos del tipo I, que no entran fácilmente en la ordenación precedente, por ostentar algún atributo original y saliente, ora tocante á la dirección del tallo, ora en relación con la complicación de la arborización de éste, ó con la morfología del soma. Entran especialmente aquí estos tres tipos de amacrinas: el de fronda recurrente, el de penachos múltiples escalonados y, en fin, el de cuerpo celular provisto de dendritas.

6.^a *Amacrinas de penacho recurrente.* — Estas curiosas células, de que ofrecemos algunos ejemplos, tomados de la mosca azul, en la figura 31, F, G, H, llaman la atención por la particularidad de que el mango, después de recorrer radialmente varios pisos de la formación plexiforme interna, se dobla bruscamente, retrogradando para descomponerse en un ramaje final denso y alargado. A causa de su complicación, apretamiento y figura, recuerda semejante arborización al *boa* con que se adornan las señoras, ó una guirnalda de flores. Este ramaje cilíndrico puede abarcar diversos pisos del epióptico, pero se extiende predilectamente, según copiamos en I, H y G, al través del piso segundo y buena parte del primero. Del codo ó revuelta del mango suelen proceder ramas destinadas á la lámina segunda de fibras serpenteantes, territorio de terminación, según es sabido, de los pies de los conductores visuales largos.

Como interesante variedad del *tipo recurrente* puede estimarse cierta amacrina de mango larguísimo, arborizado en todo el espesor del plexo difuso cuarto ó profundo (figs. 31, O y 33, A), en cuyo límite inferior,

paraje de la inflexión del tallo, ofrece una especie de gruesa maza cónica, erizada de apéndices verrugosos (fig. 33, *a*). Al remontarse en sentido radial, la arborización se extiende hasta la frontera exterior del citado plexo, donde constituye un penacho varicoso terminal.

Esta última modalidad de amacrina recurrente la hemos encontrado solamente hasta ahora en la mosca azul y el tábano. En algunos elementos de la *Calliphora* adviértese, además del ramaje final tan característico, una arborización colateral para la porción profunda del primer ple-

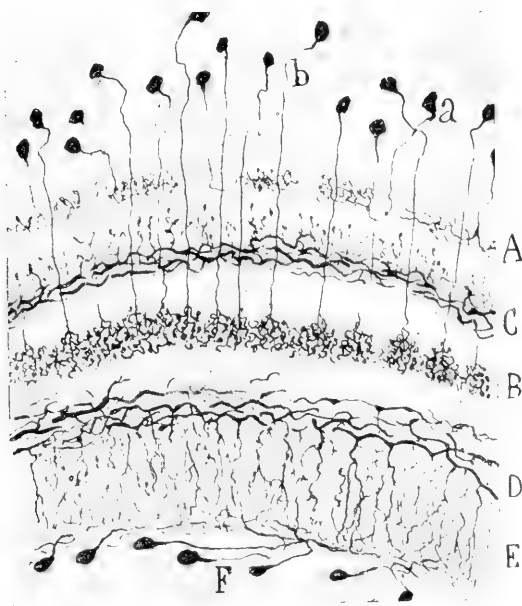


Fig. 32.—Corte horizontal de la retina profunda de la mosca azul.—*a*, amacrinas para la lámina primera de fibras serpenteantes; *B*, serie de penachos terminales de amacrinas en el plexo difuso III; *C*, fibras serpenteantes en el espesor del plexo difuso II; *D*, fibras serpenteantes de la lámina tercera; *E*, plexo difuso IV; *F*, granos profundos (figura combinada con los elementos de tres cortes sucesivos).

xo nervioso difuso (fig. 33, *A*). Como más adelante haremos notar, el pie de tan curiosas células entra en íntimo contacto con el penacho final de ciertas fibras centrífugas nacidas en los ganglios del lóbulo óptico (figura 33, *b*). Ambos elementos, esto es, las centrífugas citadas y los conos terminales de las amacrinas aludidas, forman en la retina de la mosca una empalizada continua y regular de que, en obsequio á la claridad, sólo se han representado en la figura 33 unos pocos ejemplos.

7.^a *Amacrinas biestratificadas*.—Acabamos de mencionar tipos neuronales recurrentes con más de un piso de arborización. Pero en el tá-

bano, la mosca y la abeja existen además, como ya señaló Zawarzin en los neurópteros, amacrinas de tallo recto, ramificado en más de un estrato de la formación plexiforme interna. Una de las variedades más comunes es la reproducida en la figura 31, M, donde se aprecian dos penachos: uno terminal, para la mitad externa del plexo difuso cuarto, y otro colateral, para la porción superficial del plexo segundo. Como va-

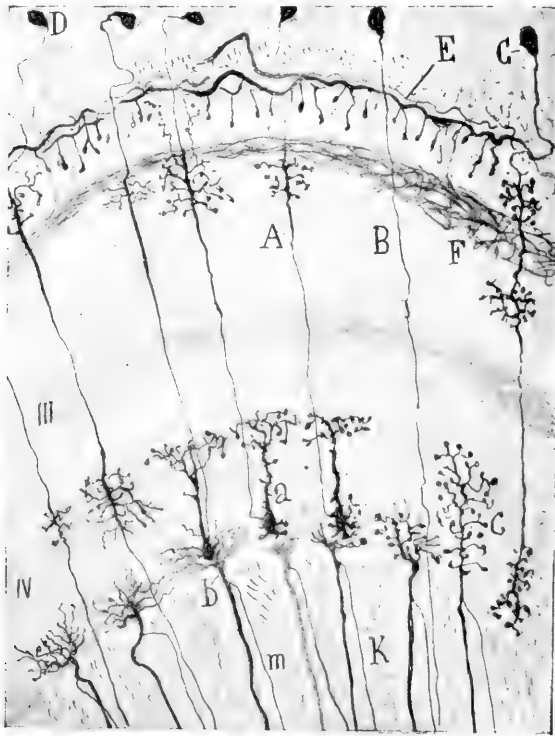


Fig. 33.—Corte de la retina profunda y región del kiasma interno de la *Calliphora*.— A, amacrina de penacho retrógrado; B, amacrina perforante; C, amacrina triestratificada; D, célula ganglionar; K, E, fibras serpenteantes superficiales; F, lámina de fibras horizontales en el espesor del plexo difuso III; K, región del kiasma profundo; b, centrifuga para el plexo difuso IV; m, mango retrógrado de esta fibra.

riante del caso anterior, puede estimarse otra modalidad menos frecuente, caracterizada porque la ramificación colateral se localiza en el plexo difuso primero.

8.^a *Amacrinas triestratificadas*.—Un curioso ejemplar de esta especie encuéntrase frecuentemente en los muscidos. Según mostramos en la figura 31, L, esta célula emite, desde luego, ramas para la porción superficial del plexo primero; luego, otras extendidas por el tercero ó por el

segundo (fig. 33, C), y, en fin, un penacho basal formado de gruesos y cortos apéndices verrugosos que se desparraman por el espesor del cuarto.

Las *amacrinas triestratificadas* han sido ya mencionadas por Zawarzin. Sin embargo, su descripción y figuras no se corresponden perfectamente con las nuestras, lo que debe depender de haber estudiado cada cual objetos diferentes.

9.^a *Amacrinas cuyo soma ofrece cortas dendritas además de la expansión principal.*— La inmensa mayoría de los elementos integrantes de la formación granular exhibe, según es bien sabido, la forma típica en pera con una sola expansión fina descendente. Sin embargo, rebuscando entre los granos del epióptico del tábano y de la abeja, sorprendese, de vez en cuando, alguno cuyo soma, ordinariamente más grueso que el de las amacrinas comunes, ofrece una ó más cortas dendritas.

En la abeja, según mostramos en la figura 34, las células de este género poseen solamente una expansión celulípeta (*a, b, c*), ya corta, ya larga, y á menudo dirigida hacia la periferia de la corona granular, donde acaba mediante diminuta arborización varicosa compuesta de dos breves ramúsculos. A veces, tales ramúsculos, limitantes de un espacio oval ó circular, se tocan por sus extremos, pareciendo generar un anillo (*c*).

Ignoramos las conexiones de estos cortos apéndices. Puesto que el macizo granular carece de arborizaciones nerviosas terminales, cabría conjeturar que el arquito final de la referida dendrita abraza quizás alguna fibra óptica llegada del kiasma y arborizada en la zona plexiforme interna; acaso entra en conexión con el tallo de algún tipo especial de fibra centrifuga distribuída en la retina intermediaria.

En el tábano, donde hemos sorprendido asimismo esta modalidad celular, el aparato dendrítico suele ser múltiple y notablemente corto. El número de apéndices, que por su brevedad semejan á veces espinas, oscila entre dos y cuatro (fig. 35, *h, g*).

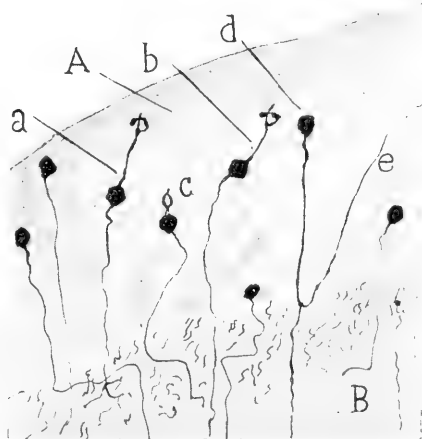


Fig. 34.— Granos del epióptico de la abeja.— *a, b, c*, células provistas de una dendrita; *d*, elementos que emiten una fibra centrifuga para la retina intermediaria; B, primera zona plexiforme de la retina profunda.

Acabamos de considerar como amacrinas los elementos provistos de dendritas somáticas. Importa, sin embargo, notar que tal supuesto no pasa de ser mera posibilidad. En realidad, el mango de dichas células, invariablemente penetrado en los plexos del epioptico, no pudo perseguirse nunca hasta determinar su paradero. La delgadez del tallo durante su tránsito por los primeros pisos de la zona plexiforme interna y la falta de dendritas en este trayecto inicial, sugieren la idea de que se trata de una amacrina; pero estos datos son muy falibles. Por tanto, la neurona en cuestión, lo mismo podría representar una legítima amacrina

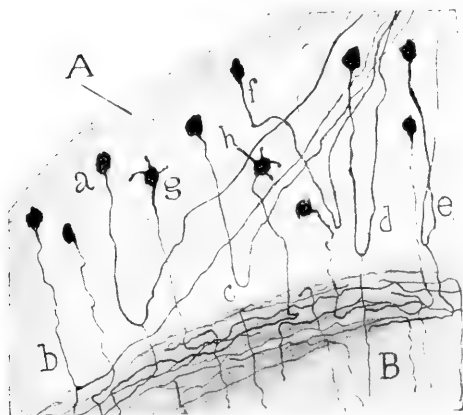


Fig. 35.—Corona granular del epioptico del tábano, donde se ven algunas células provistas de dendritas (*h, g*), y ciertos elementos de mango dividido, generador de fibra ascendente (*d, e*), destinada al perioptico; B, plexo difuso primero; A, macizo de granos.

que una célula de tipo ganglionar. Punto es este, pues, necesitado de nuevas observaciones.

10. *Amacrinas perforantes*.—Así calificamos provisionalmente ciertos corpúsculos cuyo mango atraviesa toda la retina profunda sin emitir ninguna colateral (figura 33, B) ni terminal, para perderse al fin en los haces de conductores radiales del kiasma profundo. Es de sospechar que este tallo entre en relación con el lóbulo óptico; pero ignoramos dónde y cómo se efectúa esta terminación.

4. **Granos generadores de fibras centrífugas**.—Dejamos mencionado ya, con ocasión de la descripción de las fibras centrífugas de la retina intermedia, la existencia dentro de la formación granular del epioptico de ciertos corpúsculos, cuyo mango, en vez de descender para acabar en los pisos de la retina profunda, gana el kiasma externo inversamente de la marcha de los impulsos ópticos. Detallemos ahora un poco más las propiedades morfológicas de esta interesante modalidad neuronal, ya expuesta en sus líneas generales por Jonescu y mejor estudiada por Zawarzin.

En nuestros preparados de la abeja, del tábano y de la mosca azul, los granos productores de fibras centrífugas para la retina intermedia son bastante abundantes. Un examen cuidadoso del itinerario y ramificaciones del tallo ascendente permite distinguir claramente dos categorías

celulares muy diferentes, á saber: el corpúsculo de expansión centrífuga indivisa, y el elemento cuyo mango se bifurca en T, generando una prolongación descendente terminada en la retina profunda, y otra ascendente, prolongada hasta la retina intermediaria.

a) La primera modalidad ha sido bien estudiada por Jonescu y Zawarzin, el cual afirma que en las larvas de *Aeschna*, la expansión ascendente extiende su ramificación terminal por la porción superficial de la zona *plexiforme externa* del perióptico. Esta disposición ha sido confirmada por nosotros en la abeja, conforme hemos reproducido en la figura 15, b, donde se advierte que la arborización final, sin perjuicio de condensarse de preferencia en el plexo tangencial externo de la citada zona plexiforme, emite también proyecciones consignadas al plexo intermediario.

En el tábano y en la mosca no falta esta modalidad celular. Sin embargo, lo enorme de la distancia mediante entre la retina profunda y la intermediaria, no permite perseguir suficientemente el tallo para sorprender su paradero. Según mostramos en la figura 35, c, f, correspondiente al tábano, dicha expansión, después de descender cierto trecho, traza un arco, para dirigirse hacia fuera y perderse en el macizo de fibras kiasmáticas.

b) La segunda modalidad, es decir, la neurona cuyo mango se bifurca, generando una rama ascendente y otra descendente, ha sido observada, algo imperfectamente, por Radl y Jonescu, aunque negada por Zawarzin, para quien la rama descendente constituiría mera apariencia, ocasionada por el examen de impregnaciones confusas.

Nuestras observaciones eliminan por completo las dudas de Zawarzin y confirman el encuentro de Radl y de Jonescu, relativo á la existencia real de neuronas cuya expansión se divide en T, en la misma zona de los granos ó en la frontera misma de la formación flexiforme. Semejantes elementos son comunísimos en la abeja y en el tábano, según puede apreciarse en las figuras 34, d, y 35, a, e, d, donde se echa de ver que el mango desciende cierto trecho antes de sobrevenir la división, y que de las dos ramas, la ascendente, que parece continuación del mango, es la más robusta. Pero donde el estudio de tales elementos resulta más cómodo y fructuoso, es en la mosca azul. Aquí las células en T son numerosísimas, poseen un soma robusto, habitante casi siempre en la región marginal de la corona granular y ganglio cuneiforme, donde constituyen una especie de empalizada regular; en fin, nada es más fácil que seguir el curso de la expansión descendente, cuyo paradero parece haber escapado á la atención de los autores.

En las figuras 36, A y 37, C, reproducimos esta modalidad celular, interesante por más de un concepto. Notemos que el mango de tales ele-

mentos es largo y flexuoso, marchando en variedad de direcciones, en razón de la posición del soma. Normal casi al eje del epióptico en los corpúsculos residentes en la corona granular, resulta muy agudo en el centro del foco cuneiforme. En cuanto á la división, sobreviene casi siempre en las fronteras de la capa plexiforme interna, y á veces en el espesor de ésta, en pleno arranque de la ramificación destinada al epióptico.

La *rama descendente* sumérgese axialmente en la formación plexiforme subyacente, y al nivel del plexo difuso primero, y justamente sobre la maza terminal de los corpúsculos monopoles del perióptico, se resuelve bruscamente en un césped ó zarzal densísimo, formado por finas, rizadas

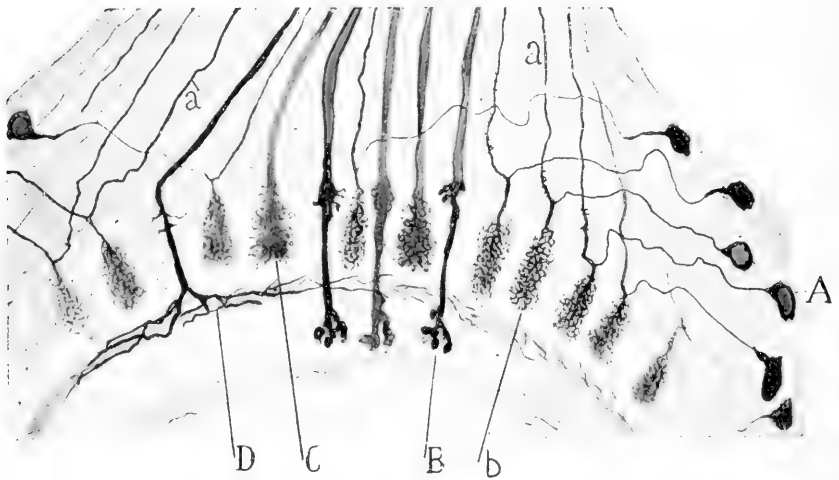


Fig. 36. — Corte horizontal del epióptico de la *Calliphora*. — A, gruesas células cuyo mango se divide en T; a, rama periférica ó centrífuga; b, arborización esponjosa central; C, penacho terminal de las monopoles colosales; B, piés de las fibras visuales largas; D, fibras terminadas en amplios penachos radiados horizontales en una subzona del plexo difuso segundo.

y varicosas ramitas (fig. 36, b). La disposición general de semejante ramaje es la de un cono de base inferior y de longitud y tamaño próximamente iguales al formado por las monopoles colosales. Tan delicadas, densas y varicosas son sus proyecciones, que, á primera vista, tomaríase la original arborización como un montón de finas granulaciones coloreadas en rojo por el cromato argéntico.

El conjunto de estas frondas cónicas constituye, en el espesor del plexo difuso primero, una elegantísima empalizada, perfectamente continua, como puede advertirse en parte en la figura 37, C, y de un modo más completo en la figura 36.

La *rama ascendente* dirígese resueltamente hacia fuera, exhibe en

su camino algunos finos dentellones (fig. 36, *a*) y, en fin, aborda el kiasma, entre cuyas fibras se pierde. La analogía de espesor de esta expansión periférica con el tallo generador de las cestas ó *bolsas nerviosas* situadas en torno de los cartuchos ópticos de la retina intermediaria, sugiere la conjetura de una continuidad entre estos dos órdenes de fibras. Sin embargo, el criterio del tamaño de los conductores resulta harto falible en los insectos, donde ocurren, á menudo, espesamientos de trayecto casi independientes del diámetro del soma y del mango. Este punto, pues, exige más penetrantes investigaciones.

Gruesas células en T con larga expansión descendente. — Además del tipo anterior, encuéntrase, en la mosca azul, un elemento más robusto, de soma asimismo tangencial, cuya gruesa expansión descendente acaba en el plexo cuarto mediante riquísima arborización de ramos flexuosos y varicosos concentrados en brocha (fig. 37, E). En su camino, esta expansión emite algunas colaterales extendidas en los varios planos del plexo primero. En cuanto á la rama ascendente, sube resueltamente al perióptico, donde acaba de manera desconocida. Este curioso corpúsculo ha sido reproducido en las figuras 37, E y 31, P.

5. **Fibras centrifugas profundas.** — Así calificamos diversos tipos de conductores ascendentes que cruzan radialmente todas las capas de la retina profunda, donde se ramifican, y cuyas células de origen residen, ya en torno del *lóbulo óptico* ó tercer ganglio visual, ya en el ángulo formado por la unión de éste con la zona plexiforme interna. Varios son los tipos de fibras centrifugas productoras de ramas destinadas á la retina profunda. Todas ellas pueden agruparse en estas dos categorías: a) *fibras perforantes*, que cruzan la totalidad del epióptico para terminarse en la retina intermediaria; b) *fibras no perforantes*, esto es, centrifugas exclusivamente ramificadas en el espesor mismo de este ganglio.

A) *Fibras centrifugas perforantes.* — Nuestras recientes investigaciones en la abeja y, sobre todo, en el tábano y la mosca azul, revelan las tres siguientes especies, bien caracterizadas, de esta categoría neuronal:

a) *Células de mango arciforme* (figs. 37, A y 38, C).— El soma, relativamente voluminoso, reside en el ángulo situado entre la retina profunda y la *porción laminar* del lóbulo óptico (*tercer ganglio visual*), de ordinario en posición bastante superficial y cercana al epióptico (fig. 37, B). El mango, sumamente fino, corre primeramente hacia adelante, en sentido transversal, ganando la región del kiasma interno (fig. 37, K) y, á diversas distancias para cada conductor, tuerce bruscamente hacia afuera; cruza después, sin emitir rama ninguna, los dos tercios internos de la retina profunda y, algo más acá del plexo difuso primero, se bifurca, ó mejor dicho, se inserta en grueso tallo radial. Este robusto tallo posee dos

prolongaciones: *interna* ó profunda que, bajando al través del epióptico, acaba mediante arborización en forma de brocha, dilatada al nivel del plexo difuso profundo (fig. 37, *a*); y *externa*, la cual, después de atravesar los pisos superficiales de la zona plexiforme interna, gana en espesor y se aventura, en fin, en el kiasma externo para terminarse de modo desconocido en la retina intermediaria. Al abordar esta última expansión el ter-

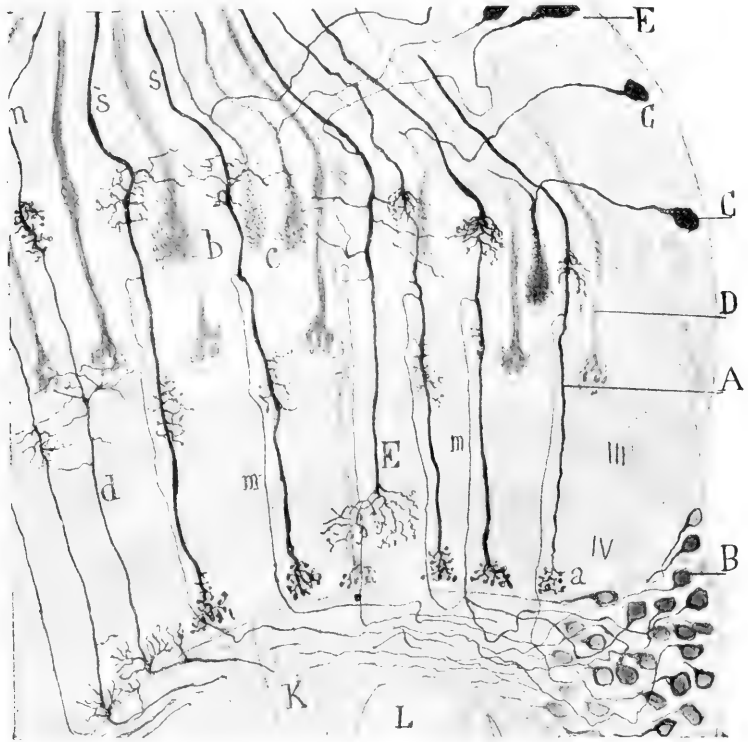


Fig. 37. — Corte horizontal de la retina profunda de la *Calliphora*. — A, centrífugas profundas de mango arciforme; B, ganglio profundo donde reside el soma de estas células; C, célula en T; D, fibra visual larga; *b*, maza colosal visual; E, elemento dividido en T, con robusta expansión centrífuga ascendente para la retina intermediaria; K, kiasma profundo; L, lóbulo óptico (foco laminar); *m*, mango arciforme.

cio externo del primer plexo difuso, emite cierta arborización corta, de ramas radiadas y descendentes, que recuerdan algo la disposición del varillaje de un paraguas (fig. 38, C). En el espacio ó nido que tales apéndices reservan parece encajarse la porción inicial de las mazas terminales de las monopolares colosales de la retina intermediaria. Sin embargo, en algunos elementos semejante disposición en cesta ó cucurucho no aparece tan evidente. En fin, añadamos que, además del penacho final destina-

do al plexo difuso cuarto, la expansión descendente provee de ramas colaterales al plexo difuso tercero, y en parte á la lámina serpenteante segunda (fig. 37).

Los singulares elementos que acabamos de exponer son muy abundantes en la mosca azul, donde se disponen en empalizada continua y regular, que recuerda por su aspecto el de las células en arco, señaladas hace tiempo por nosotros en el lóbulo óptico de las aves. En la abeja y en el tábano no las hemos encontrado todavía. Acaso estén representadas por otros tipos de corpúsculos centrifugos. En este último insecto obsérvanse ciertas centrifugas bastanté parecidas á las de la mosca, salvo que, según puede verse en la figura 40, C, *c*, no existe mango arciforme. Por lo demás, caracterízanse también por ofrecer un soma residente detrás del epióptico y un tallo provisto de dos arborizaciones, la externa, de apéndices recurrentes, y otra colateral destinada para el plexo difuso segundo. En cambio, la ramificación basal para el plexo difuso cuarto falta ó se muestra rudimentaria (fig. 40).

b) *Células de mango simplemente doblado y exento de bifurcación* (figura 38, B).—Muy comunes en la *Calliphora*, donde especialmente las hemos estudiado. A semejanza de los corpúsculos de mango arciforme, el soma piriforme yace en el macizo granular posterior del lóbulo óptico, en el ángulo mediante entre el foco laminar y el contorno vecino del epióptico (fig. 38, A); pero discrepa de ellos en que el mango fino y transversal, durante su tránsito por la región del kiasma interno, se continúa directamente, es decir, sin división en T, con un tallo radial ascendente que, después de cruzar todo el epióptico, sube al kiasma interno para terminarse en la retina intermediaria. En su itinerario al través de la gran formación plexiforme de la retina profunda, suministra dos clases de ramas: unas basales extendidas en arborización aplanada al nivel de la lámina serpenteante cuarta (fig. 38, *a*), y otras externas, varicosas, que abrazan los pies terminales de las fibras visuales largas, á las que reservan una especie de nido sobrio en apéndices. A menudo, según mostramos en la figura 38, *b*, el tallo describe un escalón por debajo de los citados pies, y exhibe un espesamiento triangular.

En la mosca azul, este tipo de células generadoras de fibras centrifugas perforantes es abundantísimo; sus arborizaciones basales forman una estría varicosa extendida por toda la frontera profunda del epióptico. La figura 38 que reproduce un corte, en donde tales elementos mostrábanse casi exclusivamente impregnados, revela bien esta disposición. En el tábano y en la abeja no hemos logrado reconocer esta variedad de fibras centrifugas con toda claridad.

c) *Fibras centrifugas de paso*.—Entre los conductores finos de direc-

ción radial que cruzan el epióptico, existen algunos rectos, sumamente delicados que, viniendo de ganglios profundos (lóbulo óptico, etc.), abordan la retina intermediaria sin haber suministrado rama alguna para la profunda (fig. 15, *c*). Ignoramos cuál sea el origen de estas fibras, que se presentan relativamente abundantes en la abeja. En cuanto á su terminación superior, sólo en un caso logramos observar que, después de atravesar

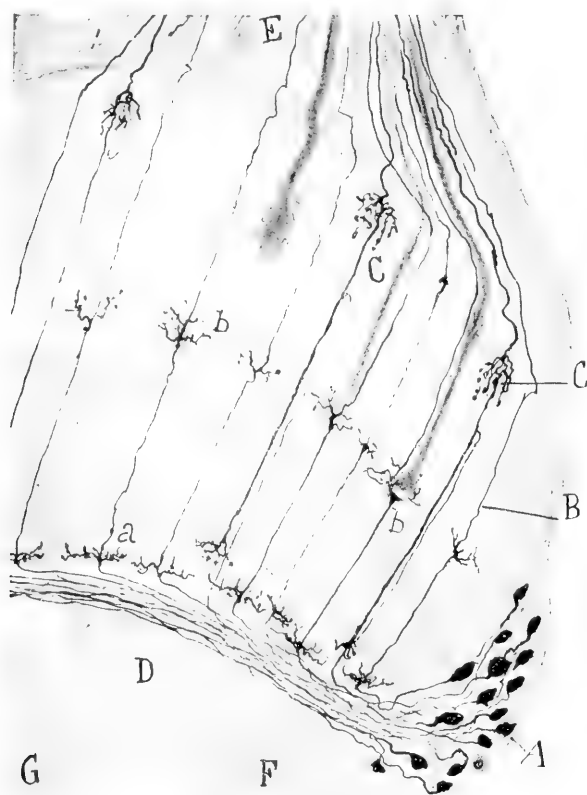


Fig. 38.—Corte de la retina profunda de la *Calliphora vomitoria*.—A, ganglio donde reside el soma de las fibras centrifugas; B, una fibra centrifuga de mango doblado; C, otra con mango arciforme; *a*, arborización para la lámina serpenteante cuarta; *b*, ramificación en conexión probable con el pie de las fibras visuales largas; D, kiasma profundo; F, foco laminar del lóbulo óptico.

todo el kiasma externo, se arborizan en el tercio externo de la formación plexiforme de la retina intermediaria. Véanse en la figura 15 ciertas fibras finas ascendentes marcadas con una *c*.

B) *Células cuyas fibras centrifugas se terminan exclusivamente en la zona plexiforme interna de la retina profunda*.—Esta clase de conductores, ausentes en los vertebrados, son numerosos en los insectos,

arborizándose en diversos pisos de dicha formación plexiforme, de preferencia al nivel de las mazas finales de las fibras visuales, y en el plexo difuso cuarto, territorio donde, según es sabido, se alinean las ramificaciones basales de los corpúsculos gangliónicos. Por la región del epióptico en que tales fibras tienen su remate, la posición del soma y dirección del mango distingúense algunas modalidades de esta variedad neuronal. Su homologización, empero, en las diversas especies de insectos, resulta á veces muy ardua. Con todo eso, hay una variedad que reproduce casi los mismos atributos en la abeja, mosca y el tábano: es la variedad de mango recurrente y de tallo biestratificado. Por ella vamos á comenzar la descripción. Luego señalaremos algunas familias de fibras centrífugas solamente observadas — sin duda por deficiencias de material de estudio ó defectos de impregnación — en algunos de dichos articulados.

a) *Centrífugas con mango retrógrado y dos arborizaciones, una para el plexo difuso cuarto de la retina profunda y otra para el lóbulo óptico* (figs. 39, *f* y 33, *b*).—Estos originalísimos elementos, que hemos logrado impregnar por entero en la mosca y tábano, tienen el soma muy alejado del epióptico, en esa muralla de granos limitante del segmento laminar del lóbulo óptico (fig. 39, E). Según mostramos en la figura 39, *a*, de esta región celular parte un mango delicado, flexuoso, que atraviesa primeramente, y casi en sentido perpendicular, el foco laminar, se incorpora después á la formación kiasmática profunda, donde se dobla para adquirir dirección radial, pero contrapuesta á la de las fibras continuadas con los corpúsculos gangliónicos; y en cuanto asalta, en fin, la frontera inferior del epióptico (*cuarta lámina de fibras serpenteantes*), insértase en ángulo agudo en recio tallo radial. El tallo conductor así formado extiéndese desde el foco laminar hasta el epióptico, generando dos penachos terminales: el *externo* ó principal, rico en fibras sucesivamente divididas y notablemente enmarañadas (*b*), abarca parte ó todo el espesor del plexo difuso cuarto de la retina profunda; el *interno* ó retrógrado, aborda el mencionado foco laminar y en un piso superficial del mismo (fig. 39, *c*), se termina mediante un penacho de sobrios ramúsculos, breves, relativamente espesos y notablemente varicosos (*c*).

La precedente descripción se refiere sobre todo al tábano. En la mosca el citado elemento de mango retrógrado compórtase de igual manera, según mostramos parcialmente en la figura 33, *b*. En este articulado es fácil reconocer que la extensión del ramaje para la retina profunda, no es siempre el mismo. En unos conductores (fig. 33, *c*), la fronda comprende todo el espesor del plexo difuso cuarto, pareciendo que busca predilectamente entrar en contacto con la ramificación basal de las neuronas gangliónicas. En otros, el penacho muéstrase más aplanado en

sentido radial, circunscribiéndose al tercio inferior del mencionado plexo y relacionándose verosímilmente con el pie cónico de ciertas amacri-
nas de ramaje retrógrado (fig. 33, *b*).

Las cosas pasan algo diversamente en la abeja donde, sin embargo, se reconoce fácilmente la existencia de este tipo de centrifugas. Según mostramos en la figura 41, *a*, el tallo exhibe, igualmente, dos penachos:

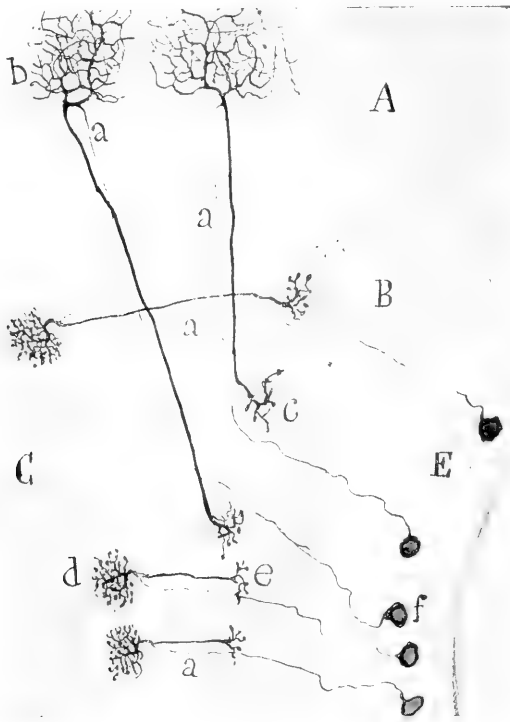


Fig. 39.—Curiosos elementos generadores de tallos bipeñachados en el lóbulo óptico del tábano. Corte horizontal. Para dar claridad á la figura, sólo se han reproducido algo esquemáticamente cinco neuronas. — A, retina profunda; B, foco laminar del lóbulo óptico; C, foco principal del mismo; E, macizo de granos donde reside el soma celular; *a*, mango; *b*, penacho para el epióptico; *c*, penacho para el foco laminar.

uno extenso de ramas finas y enmarañadas para el epióptico (*d*), y otro pequeño de fibras cortas, recias y varicosas para el lóbulo óptico. Pero como en este insecto falta el foco laminar, y el macizo de granos del citado lóbulo reside más cerca del penacho periférico, el mango modifica correlativamente su longitud y orientación. Por consiguiente, en vez de ser casi paralelo al tallo, forma con él un ángulo casi recto, para continuarse con el soma, que reside por detrás del lóbulo óptico y en el ángulo formado entre la convexidad de éste y la frontera posterior del epi-

óptico. Por lo demás, la inserción del mango en el tallo verificase también muy cerca del arranque del penacho periférico, á veces del penacho mismo. Hacia su origen, dicha fibra describe á menudo un pequeño arco (figura 41, *e*).

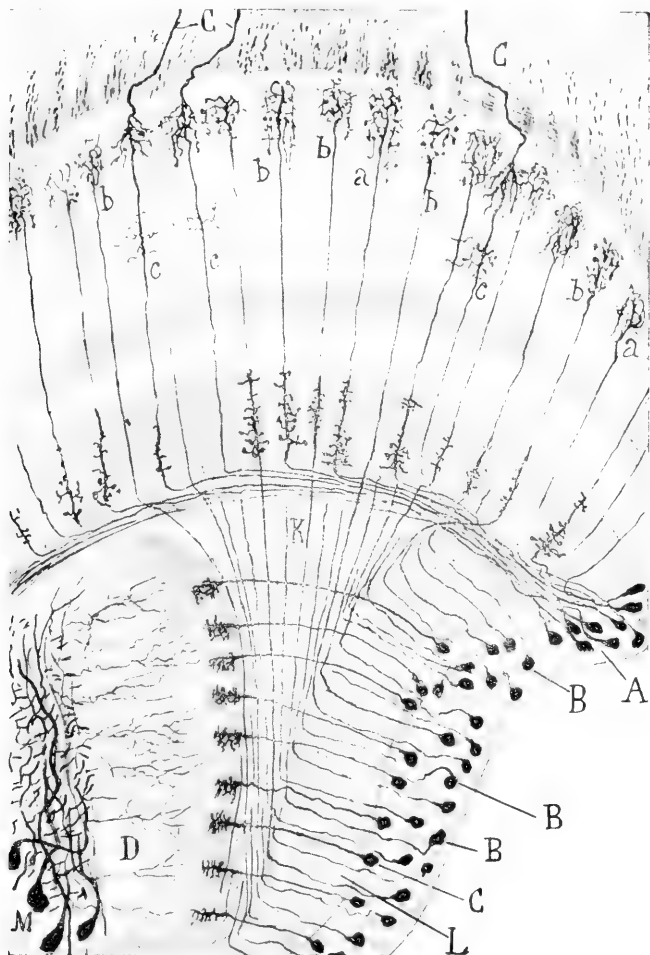


Fig. 40.— Sección horizontal de la retina profunda y lóbulo óptico del tábano.— A, acúmulo de neuronas generadoras de fibras centrifugas arborizadas en el epioptico (*a, c*); B, corteza granular del lóbulo óptico donde residen los somas de centrifugas acabadas en el plexo primero difuso de la zona plexiforme interna (*b*); C, centrifugas largas ó perforantes para la retina intermediaria y cuyo soma reside en el ganglio angular A; D, ganglio ovoideo del lóbulo óptico; L, foco laminar; K, kiasma profundo.

b) Células cuyo mango genera un tallo ramificado en el espesor del plexo difuso primero.—Tales elementos, que sólo hemos visto bien im-

pregnados en la retina del tábano, aparecen dibujados un poco esquemáticamente en la figura 40. Atendiendo á la posición del soma y á la dirección del mango, distingúense dos variedades:

Corpúsculo de mango radial. — El soma reside en el muro granular del lóbulo óptico, por detrás del foco laminar, emitiendo un mango que se comporta en posición y dirección como en la variedad antes descrita con el nombre de *célula de mango retrógrado* (fig. 40, B). Llegado á la región del kiasma profundo, tórnase radial, cruza después casi todo el espesor de la zona plexiforme interna de la retina profunda, y en fin, se resuelve al nivel del primer plexo difuso en una arborización complicada, varicosa y de ramas predilectamente incurvadas y descendentes (figura 40, b). A su paso por el plexo difuso cuarto emite varios apéndices digiformes, á modo de gruesos dentellones, que se extienden á casi todo el espesor de dicho plexo.

La otra variedad posee un soma emplazado mucho más afuera que la modalidad precedente, en el contorno posterior mismo del epióptico, entre éste y el muro de granos del foco laminar. El mango marcha en sentido transversal al abanico del kiasma profundo, bordeando la frontera interior del epióptico, para, en radios diferentes para cada célula, convertirse en tallo radial ascendente (fig. 40, A, c), arborizado en los plexos difusos primero y cuarto. Los ramajes colaterales y terminales recuerdan los correspondientes del tipo precedente; nos ha parecido, sin embargo, que en la presente variedad el penacho final es algo más rico y abarca en sentido radial mayor distancia.

Hasta aquí la descripción de las *fibras centrífugas* del epióptico, cuyo origen y terminación ha sido dable establecer claramente en preparaciones irreprochables. Pero nuestros cortes de la retina del tábano y de la mosca encierran también á menudo otros tipos de fibras que no encajan completamente en el cuadro descriptivo precedente, y cuyo carácter de centrífugas cortas ó no perforantes aparece incierto ó sólo nos consta de manera insuficiente.

He aquí algunas de estas variedades, tomadas en su mayor parte de la retina del tábano:

c) *Fibras centrífugas terminadas mediante arborizaciones libres en el plexo difuso segundo* (fig. 42, a). — Señaladas por uno de nosotros en la retina de la mosca con el nombre de *fibras monoestratificadas ó discretas*, trátase de conductores largos radiados llegados de los ganglios profundos, y terminados á favor de un penacho aplanado, en el espesor del plexo difuso tercero, justamente en el paraje donde se alinea el penacho de ciertas amacrinas. Tipos semejantes á éste describe y dibuja Zawarzin en las larvas de *Aeschna*. En la letra E de la lámina 1.^a del

trabajo de este sabio, aparece una reproducción, muy esquemática, de una fronda terminal de los citados conductores.

Acerca del origen de estas fibras centrifugas, nuestros preparados no son terminantes. Sospechamos, empero, que el mango brota de los macizos granulares que rodean el lóbulo óptico.

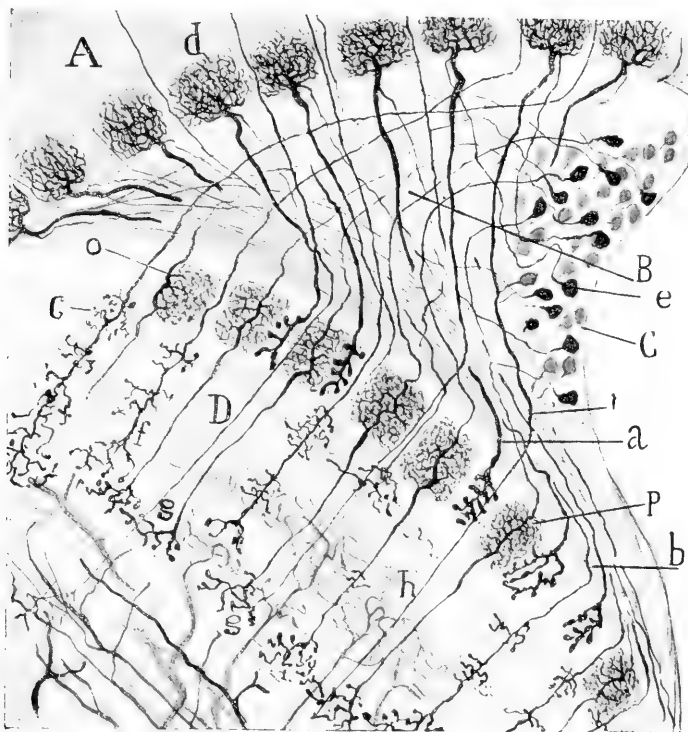


Fig. 41.— Sección horizontal de la región del kiasma y lóbulo óptico de la abeja.— A, epi-óptico; B, kiasma; C, aglomeración neuronal del lóbulo óptico; D, porción plexiforme del lóbulo óptico; a, fibras ópticas gruesas destinadas al primer plexo difuso; b, c, f, fibras visuales poliestratificadas; d, penacho externo de las neuronas de mango retrógrado; e, soma de estas células; r, expansión para el lóbulo óptico de estos mismos elementos; o, p, arborizaciones superficiales algodonosas de las amacrinas del lóbulo óptico; g, penacho profundo de estos elementos.

d) *Centrifugas en T, con rama periférica para el plexo difuso primero y central para el lóbulo óptico* (fig. 42, b). — Aseméjase al tipo de mango retrógrado más atrás descrito, del que difieren porque el mango, en vez de marchar en sentido radial y desplegado en abanico por el kiasma profundo, camina transversalmente, como si brotara de las neuronas situadas entre el foco laminar y el peri-óptico (la continuación con el soma no ha sido vista). Además, la rama ascendente se descompone en complicado penacho fibrilar al nivel, no del último, sino del pri-

mer plexo nervioso difuso del perióptico, después de haber emitido colaterales para el plexo difuso tercero. Esta variedad de centrífuga ha sido solamente observada en la retina del tábano.

e) *Manojos arciformes perforantes*.— En la retina profunda del tábano encuéntrase, á veces completamente impregnados, ciertos haces compactos de curso arciforme, que cruzan, describiendo un lazo muy abierto, casi todo el espesor de la formación plexiforme interna. Conforme mostramos en la figura 43, estas fibras tienen sus células de origen en el ángulo mediante entre el foco laminar y el epióptico, y no suministran rama ninguna ni durante su trayecto inicial transversal, ni durante su curso arciforme. Las ramificaciones comienzan cuando, retrogradando los mangos hasta la frontera del kiasma profundo, tórnase nuevamente ascendentes. Pero nuestras pesquisas no nos han permitido descubrir la totalidad del enorme itinerario de tales conductores, que, sólo por conjetura, incluimos en el género de las centrífugas no perforantes ó destinadas exclusivamente al epióptico. Esta singular disposición arciforme que sólo hemos sorprendido en el tábano, representa quizás algún error de trayecto ocurrido durante la ontogenia y comparable á esos estravíos notados por uno de nosotros en el curso del desarrollo de las radicales motrices de las aves y mamíferos.

f) *Centrífugas multiestratificadas ó difusas*.— De cuando en cuando, descúbrese en la mosca y el tábano fibras centrífugas, cuyo ramaje terminal se despliega en diversos pisos del epióptico (fig. 42, c), colaborando sobre todo en la formación de los plexos difusos primero (mitad interna) y segundo. Acerca del origen de estas fibras, ya señaladas hace tiempo por uno de nosotros en la *Calliphora*, carecemos de noticias seguras. Por lo demás, Zawarzin señala también en la *Aeschna* la presencia de estas centrífugas de ramaje poliestratificado, dando de ellas buenas figuras.

En el tábano, el tipo más frecuente de estos conductores, ya observado por Cajal, llega de los ganglios profundos cruzando en sentido radial el kiasma interno, formando una arborización de ramas horizontales al nivel del plexo difuso cuarto. De estas ramas iniciales gruesas parten hebras perforantes que engendran ramificaciones concéntricas extendidas por los plexos difusos segundo y tercero. En la mosca puede faltar el piso profundo de arborización.

g) *Fibras centrífugas cortas ó amacrinas inferiores*.— Así calificamos los conductores continuados con granos profundos ó neuronas residentes inmediatamente por dentro del epióptico, entre éste y el kiasma profundo, en un territorio que Zawarzin designa zona de los *granos internos*.

Estos corpúsculos, escasos en el tábano, algo más numerosos en la

mosca azul, son muy numerosos en los libelulidos; afectan forma de pera, y su mango, dirigido primeramente en sentido transversal (figura 32, F), dóblase bruscamente para asaltar radialmente el epióptico y ramificarse en su espesor.

En nuestros preparados sorpréndese algunas de las ramas que este tallo suministra al plexo difuso cuarto; mas, por desgracia, no ha sido posible perseguir la totalidad de aquél, ni fijar por ende definitivamente los parajes de su arborización. Ignoramos, pues, si se trata de fibras realmente cortas destinadas al epióptico ó si, como describe Zawarzin en la *Aeschna*, sus tallos no paran hasta la retina intermediaria.



Fig. 42. — Corte de la retina profunda del tábano. Algunas fibras centrifugas destinadas á la retina profunda y de origen indeterminado. — A, zona plexiforme cuarta de esta retina; B, foco laminar del lóbulo óptico; C, región del kiasma profundo.

Todavía pueden verse en la figura 42 otros tipos de centrifugas de soma incierto, por ejemplo: los marcados con *d* y *e*, arborizados respectivamente en los plexos difusos superficiales. Con todo eso, y aunque las arborizaciones citadas poseen carácter terminal y sugieren la idea de que el soma yace en las formaciones de granos envoltentes del lóbulo óptico, resulta difícil eliminar enteramente la posibilidad de que dichos tallos correspondan á corpúsculos gangliónicos especiales (¿neurona visual?), cuyo mango finísimo no se hubiera impregnado.

Acaso presume el lector que el estudio prolijo y fastidioso que acabamos de hacer de las fibras centrifugas del epióptico ha agotado la materia. Al contrario, lo consideramos hartó imperfecto y fragmentario. Por indicios deducidos de impregnaciones incompletas, nos inclinamos á pensar que existen otras categorías de centrifugas, las cuales se han sus-traído parcial ó totalmente á la observación. No nos sorprendería que cada plexo importante de la retina profunda sea territorio terminal de

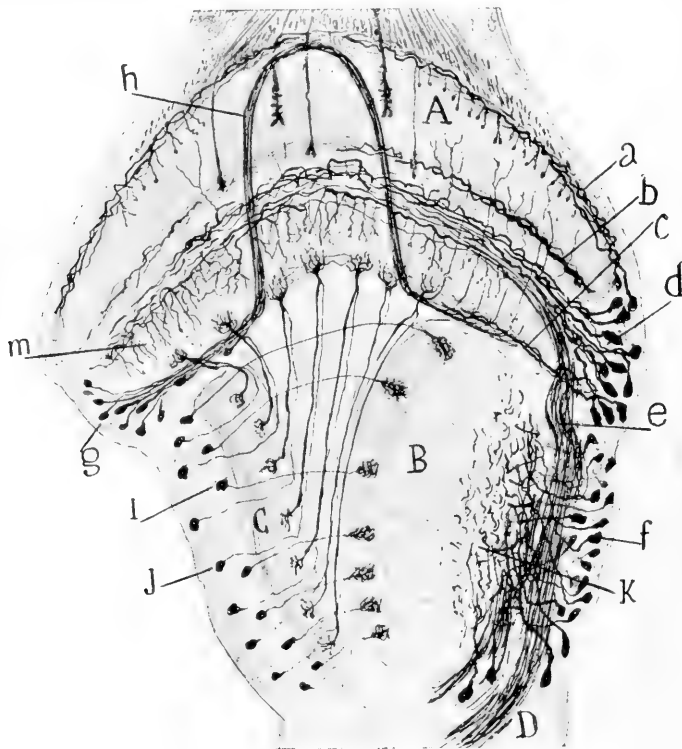


Fig. 43. — Corte horizontal de la retina y lóbuló óptico del tábano. Aumento menor que en las figuras anteriores. En este grabado se han dibujado algo esquemáticamente elementos encontrados en varios cortes sucesivos. — A, capa plexiforme interna de la retina profunda; B, foco principal ú ovoideo del lóbuló óptico; C, foco accesorio ó laminar; D, vía central llegada del protocerebrón; a, b, c, plexos laminares ó serpenteantes; d, foco angular anterior; e, foco angular posterior; f, h, cordón arciforme de fibras centrifugas; g, J, soma de las centrifugas de mango retrógrado; I, amacrinas del lóbuló óptico.

alguna variedad de tales conductores, los cuales, dicho sea de pasada, constituyen una de las características más notables de la retina de los insectos. En la abeja y los libelulidos, donde nuestras observaciones han sido muy deficientes, una exploración cuidadosa y paciente aportaría, sin duda, no pocos hechos nuevos.

Acerca de la cuantía y disposición de las fibras centrifugas terminadas en la retina profunda, traen pocas noticias los neurólogos entomologistas. Kenyon parece haberlas desconocido por completo. Cajal las señaló en varias zonas del epióptico, pero sin fijar la posición del soma de donde emanan. Sólo Zawarzin, después de confirmar la existencia de estos conductores, consigna detalles acerca de la posición del cuerpo celular, singularmente con referencia á las *fibras centrifugas largas ó perforantes*, provistas de colaterales para el epióptico. Interesante es su descripción de las *centrifugas en T* y las de *tallo retrógrado ó recurrente*. El soma de estas y otras centrifugas residiría, según Zawarzin, en la llamada por él *capa de los granos internos*, es decir, en una banda celular situada entre la concavidad de la capa plexiforme interna y el kiasma profundo.

Pero el histólogo ruso no describe los tipos acaso más interesantes de centrifugas, v. gr., las de *mango arciforme*, las de *mango retrógrado*, las *arborizadas en el plexo primero*, las *residentes en el foco laminar*, etc. Acaso en los libelulidos estas especies de fibras ofrezcan atributos lo bastante diversos para dificultar la homología. Con todo eso, en la pl. 1 Rz¹ y en la figura 2, pl. IV del trabajo del citado investigador, se reproducen modalidades de centrifugas que recuerdan algo nuestro tipo de *mango retrógrado*, puesto que, á la manera de esta variedad celular, exhiben cierto tallo radial acabado mediante dos arborizaciones: una para el epióptico (tercio inferior de la zona plexiforme), y otra destinada al ganglio visual tercero ó lóbulo óptico. Mas la posición del soma y la disposición del cabo profundo del tallo, que en las larvas de *Aeschna* cruza completamente el foco principal del lóbulo óptico para terminar en otro ganglio más pequeño (en vez de arborizarse como en los muscúos y libelulidos en la zona superficial de dicho lóbulo) estorban la perfecta identificación entre ambos elementos.

También dudosa, desde el punto de vista de la homología, hallamos cierta singular centrifuga que Zawarzin llama de *fibra retrógrada* y que reproduce en la lámina I, Rz y en la figura 11 del texto. El soma de esta célula reside por debajo del epióptico, emitiendo para la última zona de la formación plexiforme un complicado penacho de fibras granulosas, formado el cual describe el tallo un arco, descendiendo después al través del kiasma interno para arborizarse en los ganglios ópticos profundos. Acaso se trata aquí de nuestra célula de *mango retrógrado*, cuyo soma residiría, en los libelulidos, inmediatamente por dentro y detrás del epióptico, algo semejantemente á lo ocurrido en la abeja, en donde, según mostramos en la figura 41, *e*, el soma habita más cerca del epióptico y el mango posee dirección menos retrógrada que en los muscúos, surgiendo á veces de la arborización misma destinada al epióptico. De todos modos, y aun admitida la semejanza, la citada *célula en arco* de la larva de *Aeschna* no coincide exactamente con la de *mango retrógrado*, cuyo tallo, según puede verse en la figura 43, *J* y *a*, en lugar de producir dentro del lóbulo óptico los dos pisos de arborización dibujados por el histólogo ruso, ostenta uno sólo, formado de ramas gruesas y varicosas. Además, el ramaje para el epióptico se localiza, según el sabio ruso, en el plexo intermedio, y no en el profundo, como ocurre con nuestra célula (figs. 41, *d* y 39, *b*).

Por lo demás, Zawarzin dibuja también centrifugas cuya célula de origen no ha podido establecer. Citemos las arborizadas respectivamente en el plexo intermedio (nuestro plexo difuso tercero) y en el plexo tercero (nuestro plexo

cuarto) del epióptico y el tallo, de las cuales parece continuado con conductores llegados de ganglios profundos, acaso del protocerebrón (véase la lámina I, E y E¹, y la figura 10, e², de la lámina III del trabajo de este autor). De algunas de ellas conjetura que pudieran representar la rama periférica de sus células de tallo en T. Por lo demás, fibras centrifugas distribuídas en los plexos tercero y cuarto del epióptico, mostramos nosotros también en la figura 42, a y J.

7. Robustas centrifugas circunferenciales ó serpenteantes.—Para terminar el examen de los factores nerviosos constructivos de la retina nerviosa, debemos decir algo acerca de los robustos conductores arciformes extendidos concéntricamente por toda la extensión de este órgano, y concentrados en aquellas estrías ó zonas especiales que hemos denominado, para separarlas de los demás plexos nerviosos, *láminas de fibras serpenteantes*.

Fué Kenyon el primero que mencionó en el epióptico de la abeja la existencia de recias fibras arciformes llegadas de muy lejos, de focos del *protocerebrón*, y terminadas por ramos flexuosos. Este contingente de conductores larguísimos fué también esquemáticamente presentado por Haller, y nosotros lo hemos comprobado en el tábano y en la mosca; mas, conforme Cajal hizo notar primeramente, además de este grupo de fibras largas ó cerebrales, las susodichas láminas encierran gran número de expansiones gruesas, flexuosas, nacidas de ciertas células piriformes, de talla relativamente grande, situadas en el borde anterior de la retina profunda, entre ésta y el foco principal del lóbulo óptico. En la figura 43, d, a, b, c, que copia, un poco esquemáticamente, un corte horizontal de los ganglios visuales del tábano bovino teñidos por el cromato de plata de Golgi, se distingue claramente dicha pléyade de voluminosas neuronas, bien deslindadas de los pequeños corpúsculos vecinos, y cuyo grueso mango puede seguirse hasta las láminas circunferenciales, y muy especialmente hacia la robusta lámina tercera.

Estas neuronas, llamadas por Cajal *amacrinas gigantes ó circunferenciales*, han sido confirmadas por Zawarzin, quien añade un dato morfológico interesante. En sentir del sabio ruso, las células de que se originan pertenecerían al tipo morfológico segundo, es decir, que son portadoras de un largo mango dividido en T. Habría, pues, dos ramas contrapuestas: el robusto tronco serpenteante destinado á los plexos del epióptico, ya señalado por Cajal, y la expansión profunda ó central que, bordeando el lado anterior del lóbulo óptico ó tercer ganglio visual, constituiría, con otros semejantes, importante vía nerviosa, prolongada hasta el ganglio periesofágico.

Pero Zawarzin admite, además, la participación en los susodichos ple-

xos de ciertos elementos pequeños, emplazados en un macizo celular, continuación de la corona granular de la retina profunda. La expansión de estas diminutas neuronas se comportaría de dos maneras diferentes: en ciertos elementos, penetrarían directamente (sin dividirse en T), en los plexos circunferenciales, donde se continuarían con los más sutiles conductores de éstos; en otras células, el mango se bifurcaría en T, una de cuyas ramas se comportaría como el tallo de la célula precedente, mientras que la otra rama formaría con sus compañeras un haz comisural destinado al segmento central del lóbulo óptico.

En fin, el mencionado observador admite también, de acuerdo con Kenyon, cierta corriente nerviosa profunda, cuyas células de origen residirían en algún ganglio, todavía indeterminado, del protocerebrón.

En cuanto á la constitución de los plexos circunferenciales mismos, diferencia en ella dos órdenes de fibras: finas, lisas, poco ramificadas y emanadas de los pequeños elementos vecinos del foco angular; recias, varicosas, dicotomizadas en su camino y provistas, según señaló uno de nosotros, de numerosas colaterales brotadas en ángulo casi recto, y acabadas mediante recia varicosidad.

Por desgracia, nuestras observaciones, si confirman lo más esencial de las descripciones de Cajal y Zawarzin, no permiten resolver el problema del origen y terminación de la mayoría de las fibras constitutivas de los plexos horizontales. Lo han estorbado, de una parte, la rareza con que en nuestros preparados se sorprende la continuación de los mangos con sus neuronas de origen, y de otra, la casi imposibilidad de seguir, dada la forma curvilínea de los plexos y el itinerario variado y serpenteante de sus elementos, el total itinerario de cada conductor.

Hemos debido limitarnos, pues, á confirmar los siguientes supuestos:

1.º Existencia de los cuatro plexos circunferenciales señalados por Cajal y Zawarzin, con variantes de espesor y de posición, según los insectos estudiados. Así en la *Calliphora* hemos sorprendido por debajo de la zona plexiforme primera un plexo especial de fibras circunferenciales que no hemos encontrado claramente diferenciado en la abeja ni en el tábano (figura 32, C).

2.º De acuerdo con Cajal, hemos advertido que las expansiones emanadas de las gruesas neuronas del foco angular (fig. 43, *d*), son robustísimas, marchan serpenteantes, se dicotomizan á menudo en su camino y, sobre todo, emiten en ángulo recto una infinidad de colaterales cortas, notablemente varicosas y acabadas por una esférula, en el espesor de los plexos difusos inmediatos, en cuya constitución colaboran de manera principal. Según mostramos en la figura 44, *h*, los ramos emanados de la lámina *serpenteante inferior*, ó cuarta, son ascendentes, extendiéndose

hasta el límite superior del plexo difuso cuarto (fig. 44); las brotadas de la lámina *serpenteante primera*, afectan, al contrario, curso descendente, acabando en el espesor del plexo difuso primero (figs. 33, E y 43, *a*); las emanadas de la lámina *serpenteante tercera* (plano profundo), siguen camino descendente, arborizándose de modo complicadísimo en todo el espesor del plexo difuso cuarto, según reproducimos en D, figura 32 en *m* y fig. 43, al revés de las nacidas del plano superficial de estas láminas, que suelen ser ascendentes y sumamente largas y repetidamente ramificadas; en fin, los robustos ramos de la lámina *serpenteante segunda*, dirígenese hacia afuera, cubriendo con sus proyecciones secundarias y terciarias casi todo el espesor de los *plexos difusos primero y segundo* (fig. 43, *b*). En la figura 28, C, mostramos algunas ramas ascendentes de tan colosales conductores del tábano, los más robustos que integran las láminas de fibras serpenteantes. Añadamos aún, la existencia en la *Calliphora* de un plexo de fibras serpenteantes, cuyos ramúsculos de marcha ascendente, según dibujamos en C, figura 32, llenan de proyecciones varicosas buena parte del *plexo difuso primero*. Recordemos que al nivel de dicha lámina accesoria de la mosca, acaban numerosas fibras robustas, al parecer llegadas de la retina intermediaria (fig. 24, D).

3.º En confirmación de la aserción de Zawarzin, nuestras preparaciones revelan la participación en los plexos circunferenciales de los dos órdenes de neuronas; *pequeñas*, próximas al ganglio coronario; *grandes* ó alejadas de él y habitantes en un acúmulo especial, reproducido en la figura 43, *d*, y que ya señaló Cajal. Para evitar en adelante perifrasis, llamaremos á este foco *ganglio angular anterior*. Pero á pesar de nuestros reiterados ensayos de impregnación, no hemos logrado teñir hasta ahora aquella rama interna ó posterior que, según el sabio ruso, se dirigiría al protocerebrón (células grandes) ó al lóbulo óptico (algunas neuronas pequeñas). No negamos, empero, la realidad de la división en T; declaramos solamente no haber tenido la suerte de observarla, como tampoco la observó Cajal.

4.º De acuerdo con la descripción esquemática de Kenyon y Haller y confirmada por Zawarzin, hemos sorprendido con toda claridad la penetración en los plexos del epióptico, singularmente en el tercero, de una copiosa vía de finos conductores llegados del protocerebrón. En la figura 43, *e*, aparece impregnada esta corriente nerviosa, compuesta quizás de fibras centrifugas que bordean el lado anterior (*i*) del lóbulo óptico, más allá del cual parece dividirse en dos haces.

5.º Es imposible diferenciar, una vez incorporadas á las láminas serpenteantes del epióptico, las varias especies de conductores que las integran, ni precisar, por consiguiente, el modo especial de terminación de

cada uno de ellos. De un modo general cabe, sin embargo, conjeturar que todas, ó la mayoría de las fibras recias acabadas mediante innumerables ramitas radiales y varicosas, pertenecen á las gruesas neuronas del foco angular anterior (*d*); mientras que las finas, desprovistas de proyecciones penniformes, procederían, ora de la vía central centrifuga de Kenyon (*e*), ora de las pequeñas neuronas post-coronarias señaladas por Zawarzin.

Expuestas estas observaciones generales acerca de los plexos circunferenciales de fibras serpenteantes, mencionemos ahora sumariamente algunos hechos, en parte independientes, en parte relacionados con el modo de terminar de sus conductores, y observados eventualmente en la retina profunda del tábano y de la abeja.

Consignemos primero la existencia, entre las fibras integrantes del plexo serpenteante tercero (plano inferior) de numerosas fibras finas, larguísimas, poco ó nada ramificadas durante su itinerario circunferencial, y las cuales acaban en radios diversos del *plexo difuso cuarto*, mediante extensa y complicada arborización terminal. En la figura 44, *g* y *f*, se han reproducido dos fibras de este género pertenecientes á la retina de la abeja. Ambas recorrían largo trayecto antes de resolverse en el ramaje final. Esta misma figura ofrece otra fibra perteneciente al plano más superficial de la lámina serpenteante tercera, cuya arborización terminal parecía concentrarse en el límite inferior del plexo difuso tercero. También en el tábano hemos hallado estas fibras, como mostramos en la figura 45, *e*. Estas singulares fibras terminales, que por su delgadez relativa recuerdan los conductores de la vía central de Kenyon, ¿representan el segmento final de conductores centrifugos llegados del protocerebrón? Por plausible que parezca esta hipótesis, sólo con grandes reservas puede aceptarse, vista la imposibilidad de perseguir el tallo productor de dichas arborizaciones hasta el lóbulo óptico.

Otra curiosa disposición terminal aparece reproducida en la figura 44, tomada de la abeja. Desde cierto plano de fibras circunferenciales que nos han parecido coincidir con el *plexo difuso tercero*, nacen, bien por ramificación, bien por acodamiento, dos variedades de proyecciones ascendentes. Las unas, que llamaremos *conductores en forma de ramo ó ramiformes*, se remontan sin dividirse hasta el plexo difuso primero, donde se resuelven en elegante penacho ó *bouquet* terminal de apéndices cortos y varicosos, en un todo semejantes á la arborización de una placa motriz (fig. 44, *b*); las otras, brotadas en ángulo recto de conductores circunferenciales, generan arborizaciones delgadas y extensas que rellenan de proyecciones divergentes buena parte del plexo difuso primero y la totalidad del segundo (fig. 44, *c*).

En fin, el tercer hecho interesante se ofrece en la figura 45, C, y pertenece á la retina profunda del tábano. Desde un plano de fibras complicadas situadas al nivel del plexo difuso tercero, se alzan en ángulo casi recto paquetes de hebras fuertemente varicosas, las cuales, tomando

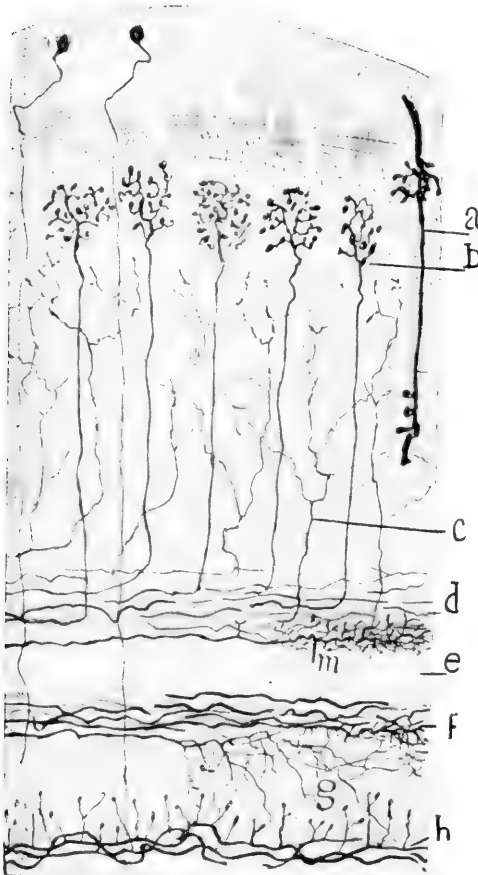


Fig. 44. — Corte del epióptico de la abeja. — *a*, fibra visual larga; *b*, arborización terminal de fibras venidas del plexo difuso tercero; *h*, lámina serpenteante IV; *f*, lámina serpenteante III; *m*, ramificación terminal de una fibra fina horizontal; *g*, arborización terminal de un conductor de la lámina serpenteante III.

dirección radial, reúnen en pinceles ó arborizaciones trepadoras sumamente apretadas. El manajo ó pincel así formado posee dos ensanchamientos: uno situado por encima de los pies de las fibras visuales largas; otro emplazado inmediatamente por debajo de la lámina serpenteante primera. Algunos plexos trepadores, notablemente adelgazados, remóntanse hasta lo alto de la capa de las *fibras finas tangenciales*, constituyendo, en torno de ciertos conductos, una especie de estuche granuloso (*a*).

En fin, hacia el centro del pincel trepador, muéstranse acúmulos de recias varicosidades (fig. 45, C), que semejan cabos de apéndices terminales sumamente apretados. En aquellos parajes es donde la imprégnación fué algo incompleta, reconócese que en cada plexo trepador se incorporan cuatro ó más hebras ascen-

tes; mas cuando, según mostramos en C, la imprégnación resulta completa, es imposible reconocer el número de fibras integrantes del plexo, ni menos seguir — tal es su intrincamiento —, el itinerario individual de cada una.

¿En torno de qué elementos se aplican íntimamente los mencionados plexos trepadores? Una comparación cuidadosa entre la forma y posición de estos plexos, la figura y emplazamiento real de las diversas fibras descendidas de la zona de los granos ó de la retina intermediaria, nos ha persuadido de que las citadas arborizaciones trepadoras rodean exclusivamente el tallo de las células gangliónicas (*a*), á lo largo del cual se re-

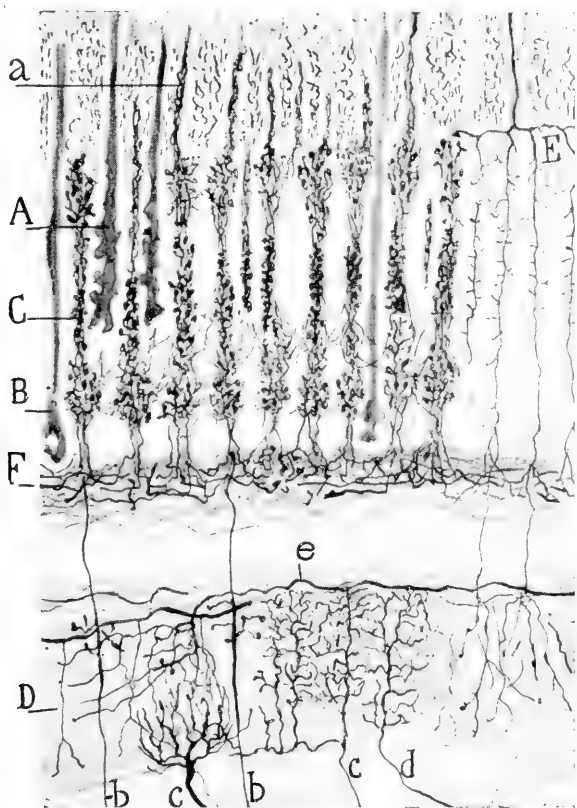


Fig. 45.—Corte horizontal del epióptico del tábano.—A, pie de las monopulares grandes llegadas de la retina intermediaria; B, fibras visuales largas; C, plexos trepadores situados al parecer en torno de los tallos de las neuronas gangliónicas (*b*); D, plexo difuso IV; F, plexo difuso III.

montan hasta por encima del paraje de emergencia de sus dendritas iniciales. Pudiera ocurrir también que este contacto no fuera individual, por lo menos en lo relativo á la porción profunda de este tallo, sino que se efectuase entre un haz de trepadoras y un manojito de ellas. Que ni las fibras visuales largas ni menos las neuronas monopulares gigantes de la retina intermediaria, son las rodeadas por las citadas arborizaciones

centrifugas, lo prueba la observación patente en la figura 45, A, B, de que, cuando tales recios conductores aparecen impregnados, alójense precisamente en los espacios medianos entre los consabidos plexos trepadores.

Los plexos horizontales sumariamente descritos encuéntrase también, pero con variantes importantes, en cuanto á su número y situación, en los libelulidos. No entra en nuestro propósito describirlos aquí minuciosamente, sino llamar la atención sobre un hecho recientemente observado en el epióptico de la *libelula*.

Cuando se examinan cortes horizontales bien impregnados de la retina profunda de este insecto, obsérvanse, además de los plexos de fibras serpenteantes ya señalados, ciertas láminas de fibras finas, rectas ó casi rectas y comparables á las fibrillas paralelas de la capa molecular del cerebelo. Estas hebras,

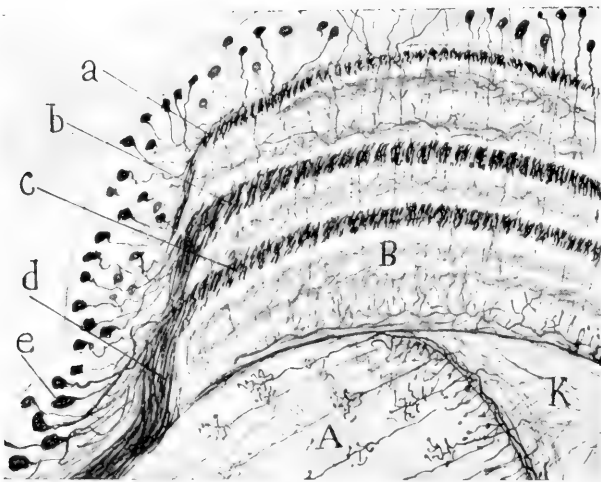


Fig. 46. — Corte horizontal de la retina profunda y comienzo del lóbulo óptico de la libelula. — A, lóbulo óptico; B, plexos profundos del epióptico; K, kiasma; a, primera capa de fibras de origen protocerebral; b y c, segunda y tercera lámina de estas fibras; d, haz de fibras llegadas del protocerebrón y continuadas con las referidas láminas.

poco ramificadas, corren en cada lámina, reunidas en haces compactos, durante larguísimas distancias; y su dirección es tal, que en los cortes horizontales aparecen cortadas de través, presentándose á lo largo en los frontales y tangenciales (fig. 46, a, b, c). Cuando las secciones resultan algo oblicuas, suele notarse que cada estrato fibrilar se espesa progresivamente hacia adelante y abajo, advirtiéndose, además, que sus fibras representan, en buena parte, la continuación de la gran corriente nerviosa arribada al protocerebrón por delante del lóbulo óptico. El número de láminas de esta clase en la *libelula* es de tres, cuya situación apréciase en la figura 46. Notemos que la primera lámina, la más delgada de todas, coincide con la *zona de fibras finas tangenciales* (a), y la segunda y la tercera, notablemente espesas y riquísimas en

hebras, ocupan las regiones centrales del epióptico, formando pisos, que nos han parecido corresponder encima y debajo, respectivamente, del *plexo difuso tercero* ó intermediario (fig. 46, b y c).

Estas láminas de fibras finas, que no deben confundirse con las zonas de *gruesas fibras serpenteantes*, sorpréndese asimismo en los muscidos, donde la disposición aparece notablemente simplificada, como que, verosíblemente, se reduce á una sola zona. Semejante lámina única coincide en el tábano con la capa limitante de fibras tangenciales (fig. 21, B), y en la mosca (*musca vomitoria*) con cierta capa fibrilar muy delgada, situada en el espesor del *plexo difuso segundo*, á no mucha distancia del pie de las *monopolares colosales* (figura 33, F). A estas zonas de los muscidos concurren, además, fibras de otras procedencias; sin embargo, nos parecen dominar decisivamente las finas, llegadas del protocerebrón.

En la abeja hemos encontrado también las citadas fibras finas, las cuales constituyen en las regiones centrales del epióptico dos zonas muy próximas, semejantes á las dos capas profundas señaladas en la libelula. Los cortes frontales enseñan que los conductores integrantes de estas láminas fibrilares marchan paralelamente y en sentido casi vertical; compréndese bien por qué en las secciones horizontales se presentan cortadas de través. Cada fibra es perseguible durante largas distancias, sin que se sorprenda la emisión de ninguna colateral.

En cuanto al modo de terminación de los referidos conductores, nada sabemos con referencia á los muscidos y libelulidos; sin embargo, en la abeja las hemos visto acabar á menudo mediante extensas y ricas arborizaciones libres, varicosas, aplanadas, que apenas rebasan el plano mismo de las láminas correspondientes. Estos ramajes extensos, de donde surgen ramúsculos radiales, aparecen escalonados de abajo arriba: los últimos confinan casi con el borde supero-posterior del epióptico.

Aunque fragmentaria, la precedente observación denota que las fibras gruesas ó serpenteantes emanadas del *ganglio angular frontal* (células grandes), marchan y se distribuyen por regiones de la retina profunda diferentes que las ocupadas por los conductores finos de origen central, siquiera ambos contingentes fibrilares penetren en el referido ganglio por las mismas ó muy próximas puertas de entrada.

CAPÍTULO III

Kiasma interno y lóbulo óptico.

Hasta aquí, cuanto llevamos expuesto en páginas anteriores concierne á la *retina* propiamente dicha. Mas por debajo del *epióptico*, ó retina profunda, encuéntrase en los insectos dos órganos cuya homología, harto discutida, con alguna seguridad sólo en estos últimos años ha podido ser fijada: uno de ellos es cierta área triangular compuesta de fibras de paso en parte entrecruzadas, llamada *kiasma interno*; el otro, una masa gangliónica de sección ovoidea, irregular, cuya estructura recuerda la

del epióptico. Atendiendo á su posición y conexiones, nosotros, de acuerdo con Zawarzin, identificaremos este ganglio con el *lóbulo óptico* de los vertebrados inferiores. En la microfotografía copiada en la figura 47, C y D, aparecen claramente estos importantes segmentos del aparato visual de la abeja.

KIASMA INTERNO Ó NERVIÓ ÓPTICO DE LOS INSECTOS. — Este órgano fibrilar, señalado ya por los histólogos que trabajaron con los métodos comunes, ha sido considerado por Wiallanes, Haller, Kenyon y Radl y

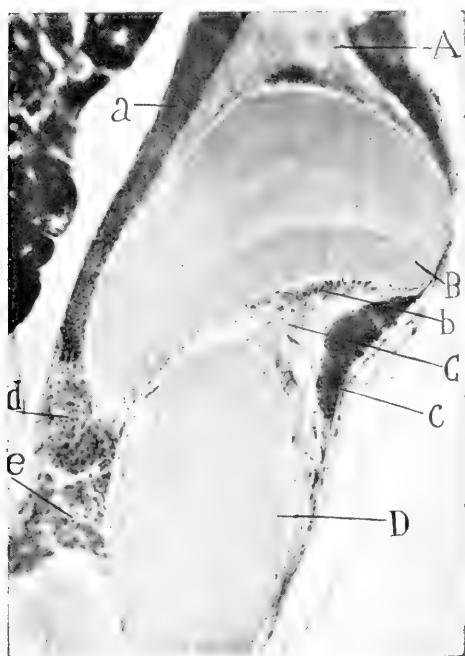


Fig. 47. — Corte horizontal del epióptico y lóbulo óptico de la abeja. Microfotografía. Coloración por la hematoxilina. — A, kiasma externo; B, epióptico ó retina profunda; C, kiasma interno; D, lóbulo óptico; a, corona granular del epióptico; b, granos internos; c, granos del lóbulo óptico; d, foco angular de células grandes.

recientemente Zawarzin, como un verdadero kiasma situado en el camino de cada vía óptica monocular. A su nivel se entrecruzarían las fibras visuales generadas por los corpúsculos ganglionares ó tercera neurona óptica, de tal modo, que los conductores llegados de los sectores más posteriores del epióptico vendrían á terminar en las regiones más externas del lóbulo óptico y, al revés, tendrían su paradero en los territorios internos de éste los conductores nacidos en los sectores anteriores de aquél. Créase de esta suerte una verdadera decusación que no destruye el cruce primero de las vías visuales, como podría á primera vista creerse,

sino que mantiene en otra forma la inversión á causa del ángulo que con el epióptico forma el eje del mencionado lóbulo.

Para Kenyon y otros autores, en la citada decusación intervendrían todas ó la mayoría de las fibras constitutivas de la región del kiasma. Cajal, señalando por primera vez en este órgano la existencia de conductores centrifugos desplegados en abanico, puso en duda este aserto. En fin, Zawarzin limita la decusación á las neuronas ópticas de tercer orden

corroborando el no entrecruzamiento de las fibras centrifugas largas y de otros conductores que pasan por el macizo fibrilar del kiasma.

En el capítulo anterior, y con ocasión del estudio de la expansión perforante de la tercera neurona visual, hemos dicho ya algo de la referida decusación. Añadamos aquí solamente algunos pormenores (fig. 49, C).

Declaremos, desde luego, la generalidad de esta disposición. Muscudos, lepidópteros, ortópteros, himenópteros, neurópteros, etc., la presentan constantemente y de la misma manera, excluidas ciertas variantes accesorias relativas á la forma general y topografía del territorio kias-

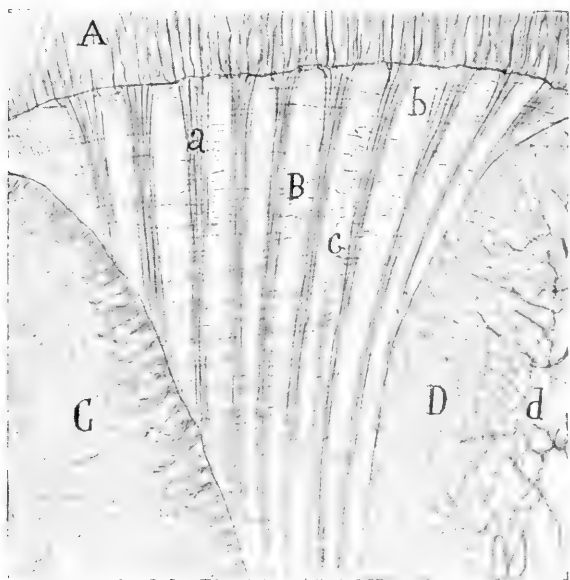


Fig. 48. — Corte horizontal de la región kiasmática del tábano y focos del lóbulo óptico. Coloración por el nitrato de plata reducido. — A, epióptico; B, kiasma interno; C, foco ovoide; D, foco laminar; a, haces de fibras radiales.

mático. En todo caso, y de acuerdo con Radl y Zawarzin, el cruce susodicho se verifica exclusivamente según un plano vertical, análogamente á lo ocurrido en el kiasma externo. Naturalmente, las fibras intermedias ó de posición central, no se decusan. Por lo demás, la no decusación de los diversos tipos de centrifugas, que llegando de los focos angulares ó del lóbulo óptico asaltan la retina profunda, aparece clarísima en muchas de nuestras figuras, singularmente en las 39, a y 40, k.

Importa notar también que la región del kiasma es punto de tránsito de numerosas fibras de paso, ascendentes, transversales y oblicuas, extrañas á la vía óptica principal, y que aunque crucen á ésta según diversas di-

recciones, no se decusan entre sí. Esta heterogeneidad de la formación kiasmática preséntase, no sólo en los preparados del método de Golgi, sino en los del nitrato de plata reducido. En efecto, un corte horizontal de los ganglios ópticos de los muscoides, revela en el kiasma una especie de enrejado regular, donde haces de dimensión y de dirección constante se cruzan casi en ángulo recto (fig. 48, B).

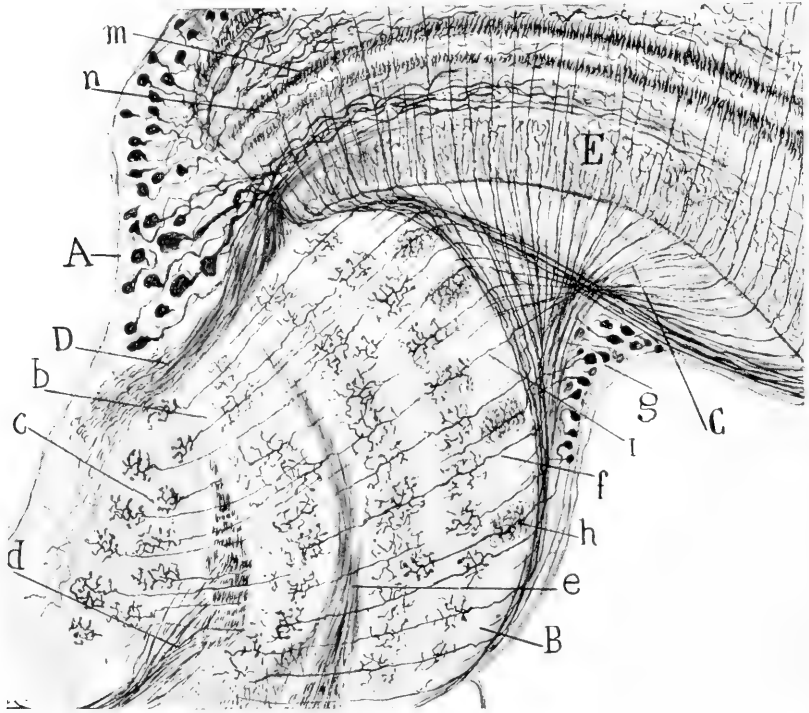


Fig. 49. — Corte horizontal semiesquemático del lóbulo óptico y kiasma interno de la *libelula*. — A, zona de los granos frontales y foco angular; B, lóbulo óptico (primer segmento); C, kiasma interno; E, plexo difuso profundo del epióptico; *f*, *i*, fibras visuales multiestratificadas; *h*, penachos algodonosos de las amacrinas destinados al lóbulo óptico; *g*, acúmulo granular dorsal.

Según mostramos en la figura 52, los fascículos radiales corresponden en parte á los conductores visuales de tercer orden y en parte á las fibras centrifugas largas (véase la figura 40, K); mientras que los manojos transversales (fig. 38, A) pertenecen tanto á las centrifugas nacidas en el *foco angular posterior*, como á ciertos corpúsculos en T, de marcha transversal, que enlazan los dos segmentos del lóbulo óptico (fig. 52, *e*). El mencionado enrejado no se muestra tan evidente y regular en la abeja

y la libelula; pero, en todo caso se confirma también la existencia de sistemas de fibras de orientación diferente (fig. 49, C y g).

Según puede verse en la figura 40, C, en el territorio kiasmático se encuentran: *a*, mangos de dirección casi transversal, ó mejor arciforme, pertenecientes á ciertas amacrinas destinadas al lóbulo óptico (fig. 43, l); *b*, mangos oblicuos de fuera á dentro y de atrás á adelante, continuados con fibras centrifugas bipenachadas (figs. 43, j, 33, m y 39, a); *c*, los tallos radiales no cruzados de estos mismos conductores; *d*, y, en fin, los axones ó prolongaciones largas de la tercera neurona visual, decusadas según un plano vertical (fig. 49, C).

A esta breve reseña de los componentes de la formación kiasmática es preciso añadir dos factores más, apreciables ya en los preparados comunes, según puede verse en la microfotografía de la figura 47: *a*) una serie de pequeños elementos, dispuestos por debajo del epióptico en faja más ó menos coherente (*granos internos* de Zawarzin) de que, según dijimos más atrás, emanan fibras centrifugas para la retina profunda; *b*) y ciertos núcleos gruesos de forma elipsoide esparcidos con irregularidad por la región que nos ocupa y correspondientes á células de neuroglia ó epitelicas. De estos últimos corpúsculos, que se alinean en el contorno del epióptico y lóbulo óptico, trataremos más adelante.

LÓBULO ÓPTICO Ó TERCER GANGLIO VISUAL

Cuando se explora un corte horizontal del aparato visual de un insecto cualquiera, descúbrese, por debajo de la retina profunda, una robusta masa nerviosa de aspecto molecular ó plexiforme, rodeada, á semejanza del epióptico, de macizos ó cortezas de granos. Esta importante formación que Zawarzin compara con el *lóbulo óptico* de los vertebrados inferiores (homología que aceptamos plenamente), ha recibido nombres diversos: *opticum*, según Hinkson; *cueroo estratificado interno* (Bellonci); *masa medular interna* (Viallanes); *cueroo ovoideo* (Cucatti); *ganglio óptico III* (Zawarzin). Puesto que por su posición, estructura y conexiones representa este centro el lóbulo óptico de peces y aves (anillo cuarto de la cadena neuronal visual), creemos que la designación más natural es la sugerida por la homología, esto es, la de *lóbulo óptico*. En él hay que considerar la *corteza ó formación granular* donde reside el conjunto de los somas neuronales y la *formación principal ó plexiforme* (*substancia medular* de los autores) de aspecto estratificado.

Estudiadas en los preparados comunes, ambas *formaciones*, la *granular* y la *plexiforme*, varían bastante en extensión y figura, según las

especies estudiadas. A fin de evitar prolijidades descriptivas, escogere-

mos solamente tres especies de insectos, en quienes se ofrecen bien acentuadas ciertas variantes de disposición del lóbulo óptico: la mosca azul, la abeja y la libelula.

En la abeja, como describieron Kenyon y Haller, la *formación plexiforme* es robusta, ovoidea, al parecer única, con un cabo redondeado externo en contacto casi con el epióptico y un extremo interno confinante con el protocerebrón. Dos corrientes fibrilares ó de conductores arrancan de ella: una interior ó intersticial, delgada, que se ensancha sucesivamente hacia atrás para convertirse en importante vía central y que llamaremos *pedúnculo central*, y otra vía nerviosa tangencial más robusta, situada por delante de dicha formación plexiforme, en la cual penetra al modo de los vasos en el hileo del riñón, y que designaremos *pedúnculo anterior* ó *vía nerviosa del hileo*. En cuanto á la corteza granular, exhibe, según aparece en la figura 50, A, dos formaciones ó aglomeraciones principales: *a*) Una de ellas es *frontal*, muy voluminosa y consta de dos focos perfectamente deslindados: cierto ganglio de gruesas neuronas, al cual hemos aludido más atrás, y cuyas expansiones generan buena parte de los plexos circunferenciales del epióptico (fig. 50, P), y otro más internamente emplazado, compuesto de neuronas pequeñas y medianas, cu-



Fig. 50. — Secciones horizontales de los ganglios ópticos profundos de diversos insectos. — A, abeja; B, tábano; C, libelula; e, epióptico; o, lóbulo óptico; k, kiasma; a, ganglio angular caudal; c, ganglio angular frontal; P, foco anterior de gruesas neuronas; L, segmento laminar de los muscidos; d, foco neuronal interno. Los números de orden marcan los segmentos del lóbulo óptico.

yas expansiones se distribuyen, según veremos luego, por el lóbulo óp-

tico (*b*). En fin, en la abeja se distingue también una aglomeración *angular anterior* (fig. 50, C) continuada al parecer con la corona granular del epióptico. *b*) La formación *dorsal* reside por detrás y á cierta distancia de la masa plexiforme de que está separada por la prolongación del macizo fibrilar kiasmático. De sección triangular en los cortes horizontales (figura 50, *a*), preséntase prolongada en los frontales y tangenciales, notándose que rodea en gran parte el lóbulo óptico. Todas las neuronas de este foco son pequeñas, perteneciendo en gran parte, si no exclusivamente, al tipo de los llamados *amacrinos* para el lóbulo óptico y á los corpúsculos centrífugos de mango retrógrado, distribuídos en este ganglio y en la retina profunda.

En la *mosca azul*, tábano, ciertos lepidópteros (1), etc., según dejamos apuntado más atrás, el lóbulo óptico afecta una disposición algo especial. Una robusta vía nerviosa axial, prolongación de la formación kiasmática interna, divide la formación plexiforme en dos focos: *frontal* ó principal, muy voluminoso, que denominaremos, á ejemplo de Cajal, *ganglio ovoideo* (fig. 50, *o*) y *dorsal* ó accesorio delgado, á que daremos el nombre de *ganglio laminar* (L). Divergentes hacia afuera ambos ganglios, se aproximan hacia adentro, aunque sin llegar nunca á confundirse del todo. La comparación de la estructura y conexiones de esta faja plexiforme dorsal de los muscudos con los diversos estratos concéntricos del lóbulo óptico de la abeja y libelulidos, sugiere la idea de que el *foco laminar* no es otra cosa que una formación plexiforme superficial ó dorsal del lóbulo óptico de los himenópteros y libelulidos, que se ha separado de las zonas profundas para dar fácil acceso y rumbo directo al sistema caudaloso de las centrífugas largas destinadas al epióptico, así como á las fibras visuales (axones de la tercera neurona visual) (2). Acerca de las consecuencias de tan notable variación topográfica, susceptible de esclarecer, ciertas disposiciones terminales de amacrinas y fibras visuales, insistiremos más adelante.

(1) El doble foco del lóbulo óptico ha sido bien representado en los lepidópteros (*sphinx*) por Crevatin, y en los muscudos por Radl.

(2) No damos, sin embargo, esta homología como concluyente. Hay hechos estructurales que le son favorables; pero existen otros con quienes difícilmente se armoniza. Uno de ellos es la forma de distribución en los libelulidos y ápidos de ciertas amacrinas de penacho algodonoso, reproducidas en la figura 41, *o*, y de que luego daremos noticia más detallada. Si fuera lícito erigir en criterio infalible, para fundamentar la homología de ciertos focos, la conexión con ellos de determinados tipos neuronales, dicho *ganglio laminar* correspondería, no á los primeros estratos del lóbulo óptico de la abeja y libelula, sino al *segmento pequeño* ó profundo del lóbulo óptico de estos insectos (*tercer segmento* de Zawarzin), el cual se habría dislocado en los muscudos, corriéndose desde la región dorsal á la frontal. Véase en la figura 50³ la posición respectiva de tales masas plexiformes en la abeja, el tábano y la libelula.

En cuanto á las *cortezas granulares* de los muscidos, coinciden en sus líneas generales con las de la abeja. Como en ésta, aparece en la región dorsal un robusto acúmulo nuclear, que llamaremos también *foco dorsal*, pero aquí el acúmulo no es triangular y ni se limita á una área angosta, sino que se extiende de fuera adentro, en forma de muro, llegando hasta cerca del protocerebrón (fig. 50, B). Por delante del foco ovoideo, y á cierta distancia del hileo de éste aparece la formación compacta de las *neuronas frontales*, bien deslindadas, así por su posición como por su inferior volumen, del ganglio *angular anterior*, singularmente bien diferenciado de los muscidos. En fin, hacia atrás, entre las fronteras del lóbulo óptico y protocerebrón, distínguese todavía cierta faja curvilínea de pequeños granos (fig. 50, d), á que daremos el nombre de *ganglio interno*. Mencionemos aún, para ser completos, los dos *focos angulares*, situados entre el epióptico y las formaciones granulares que rodean el lóbulo óptico: la pléyade *angular anterior*, consta de gruesas neuronas penetrantes en los plexos serpenteantes del epióptico (fig. 50, p); la pléyade *angular posterior*, formada de pequeñas células, constituye, según dijimos más atrás, importante manantial de fibras centrífugas ramificadas en la retina intermedia y profunda (fig. 50, a).

En los *libelulidos*, como Zawarzin ha descrito bien, el lóbulo óptico preséntase dividido en tres formaciones plexiformes concéntricas, separadas por planos de fibras nerviosas (fig. 50, C). Tales masas plexiformes, cuya amplitud y espesor disminuyen progresivamente de atrás adelante, serán designadas, á ejemplo de dicho sabio, *segmentos* primero, segundo y tercero. En cuanto al *cuarto ganglio*, dibujado y descrito por Zawarzin como anejo del lóbulo óptico, hállase por dentro de este centro, abrazando los cabos internos de los segmentos primero y segundo. La ausencia en él de estructura estratificada, su situación junto al protocerebrón y la no recepción de fibras ópticas de tercer orden (nosotros al menos no las hemos visto, y el mismo Zawarzin afirma no haber podido sorprenderlas), hacen muy dudosa su naturaleza visual. Por lo demás, las tres zonas ó regiones concéntricas del lóbulo óptico fueron observadas hace tiempo por los naturalistas histólogos, singularmente por Viallanes.

En los libelulidos, cada segmento recibe corrientes de fibras nerviosas de origen central. Las dos principales, crecientes hacia adentro, separan, como se ve en la figura 50, C, los tres segmentos del lóbulo óptico.

En lo relativo á las formaciones granulares, la libélula exhibe, á semejanza de la abeja, un importante conglomerado *dorsal* (fig. 50, C, a), y otro *frontal*, de que procede principalmente la corriente nerviosa destinada á los plexos serpenteantes del epióptico (p, c). A causa de esta conexión preferente, pudiera dicho foco identificarse, en principio, con el

angular anterior de los muscudos. En cambio, como en la abeja, falta un genuino *ganglio angular posterior*. Excusado es decir que el foco angular frontal encierra también en los libelulidos, como señala Zawarzin, una pléyade de neuronas gigantes (figs. 49, A y 46, e).

Hasta aquí nos referimos á las apariencias mostradas por los cortes horizontales del lóbulo óptico. Claro es que la verdadera figura de sus masas plexiformes y pléyades neuronales, exige el examen comparativo de las secciones horizontales con las frontales y axiales (verticales fronto-caudales). No es nuestro ánimo profundizar en un estudio que ha sido ya hecho magistralmente por muchos entomólogos, singularmente por Viallanes, Bellonci, Haller, Jonescu, Binet, etc. Nuestro propósito se contrae, por ahora, á marcar la topografía de los sistemas de neuronas y de plexos del lóbulo óptico, á fin de referir á ellos las fibras y células reveladas por el método de Golgi.

Mencionaremos solamente que el lóbulo óptico revela en los cortes frontales notable desarrollo y una orientación concéntrica al epióptico, que las secciones horizontales no hacen sospechar. Nótese, por ejemplo, en la figura 51, C, copiada del tábano, cómo el *ganglio ovoideo* exhibe forma arrionada, muy

prolongada en sentido vertical, trazando un arco que se ajusta perfectamente á la concavidad de la retina profunda. En semejantes preparaciones, apréciase mejor la importancia de la gran vía central ó *pedúnculo del híleo* (fig. 51, F), más atrás mencionada, y la verdadera posición y extensión de los focos neuronales *frontal* y *dorsal*, los cuales abrazan buena parte del contorno del citado pedúnculo.

Zonas ó pisos de la formación plexiforme del lóbulo óptico.—Como todos los autores han reconocido, la masa plexiforme de este lóbulo aparece surcada concéntricamente, mediante bandas concéntricas, de aspecto finamente granugiento, que para Radl constituirían la caracteris-

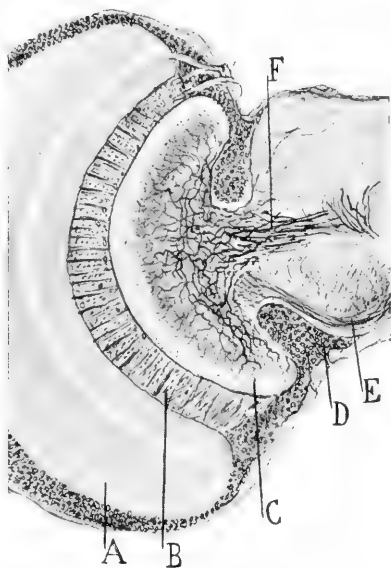


Fig. 51. — Corte frontal de la retina profunda y lóbulo óptico del tábano. — A, retina profunda; B, región kiasmática cortada de través; C, foco ovoideo del lóbulo óptico; D, masa granular ventral del lóbulo óptico; E, masa granular dorsal; F, pedúnculo anterior ó vía nerviosa del híleo.

tica anatómica de los centros visuales en la serie animal, y que recuerdan bastante los estratos plexiformes del lóbulo óptico de peces y batracios, tan minuciosamente descritos por P. Ramón.

En los muscidos, y con relación al ganglio principal ú ovoideo, aparecen de atrás adelante las siguientes capas ó pisos plexiformes: 1.º, *lámina tangencial* ó de las fibras serpenteantes; 2.º, *primer plexo nervioso difuso* ó capa de los penachos algodonosos (arborización de las células en T); 3.º, *segundo plexo nervioso difuso*; 4.º, *segunda lámina de fibras serpenteantes*; 5.º, *tercer plexo nervioso difuso* ó principal; 6.º, *plexo de las gruesas fibras nerviosas*. Por lo que toca al ganglio laminar, reconócese cuatro pisos: 1.º, *tangencial ó de las fibras serpenteantes limitantes*; 2.º, *primer plexo nervioso difuso*; 3.º, *segundo plexo difuso*; 4.º, *zona de las gruesas fibras nerviosas*.

En la abeja, los pisos del lóbulo óptico son muy numerosos, y no es fácil diferenciarlos claramente entre sí. En general, nos ha parecido que la formación plexiforme del lóbulo óptico de estos insectos representa la suma ó integración, con algunas variantes, de los pisos componentes en los muscidos del foco laminar y del ovoideo. Así, en los ápidos reconócese: 1.º, *un plexo tangencial ó de fibras serpenteantes*; 2.º, *el primer plexo nervioso difuso*; 3.º, *segundo plexo nervioso difuso*; 4.º, *segunda lámina de fibras serpenteantes*; 5.º, *tercer plexo nervioso difuso*, dividido en dos substratos externo é interno; 6.º, *tercera lámina de fibras serpenteantes*; 7.º, *cuarto plexo nervioso difuso*; 8.º, en fin, *plexo de gruesas fibras nerviosas*.

En fin, en la libelula repítese la serie de tales estratos, con algunas diferencias. Una de las más notables nos parece ser que la *zona 7.ª*, ó de *gruesas fibras nerviosas*, aparece representada por los grandes macizos de conductores que separan entre sí los tres grandes segmentos ganglionares.

En el estudio á que vamos á someter el lóbulo óptico, trataremos de tres puntos principales: 1.º, terminación de las fibras visuales ó conductores llegados de la retina profunda (*neuronas visuales* de tercer orden); 2.º, disposición terminal de las *amacrinas (tipo I)* y de los corpúsculos en T (tipo III), yacientes en las formaciones granulares anejas al lóbulo óptico, y 3.º, arborizaciones finales de las vías aferentes llegadas del protocerebrón (*pedúnculos* del lóbulo óptico).

Terminación de las fibras visuales ó axones de los corpúsculos ganglionares.

Por haber tratado ya, aunque parcamente, de este asunto, con ocasión del estudio de las células gangliónicas, seremos breves ahora, limitándonos á añadir algunos detalles descriptivos y á señalar las diferencias que en punto á la disposición de las arborizaciones ópticas ofrecen algunos

tipos de insectos. Comencemos por las fibras visuales de los muscoides.

Distingamos desde luego, á ejemplo de Zawarzin, estos conductores en *poliestratificados* y *monoestratificados*.

Fibras visuales poliestratificadas. — La segmentación del lóbulo óptico en dos focos apartados, ofrecida por los *muscoides*, ha exigido en estas fibras visuales aferentes una modificación adaptativa de carácter específico, pues falta en los libelulidos, los ápidos, ortópteros, etc.

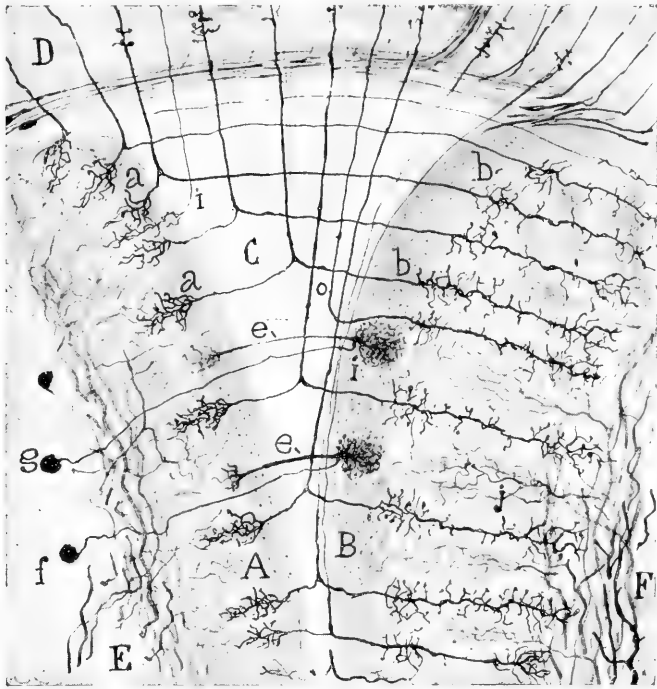


Fig. 52. — Figura semiesquemática destinada á mostrar la terminación de las fibras gangliónicas (tercera neurona visual) en el lóbulo óptico del tábano. — A, B, segmentos ventral y dorsal del lóbulo óptico; D, retina profunda; C, quiasma interno; a, ramas ópticas para el foco laminar; b, rama gruesa para el foco principal.

Para no dejar sin conexión visual la faja plexiforme desprendida (*foco laminar*), los aludidos axones ofrecen cierta bifurcación en rama fina destinada al foco accesorio y rama gruesa distribuida por el ovoideo ó principal. Pero según mostramos en las figuras 52 y 54, encuéntrase también conductores ópticos, de ordinario más delgados que sus congéneres, en los cuales falta esta división, acodándose simplemente para perderse, respectivamente, unos en el foco laminar, otros en el ovoideo (figuras 52, *i* y 54, *f*, *o*). Nos ha parecido que la inmensa mayoría de estas

fibras no bifurcadas pertenecen, como veremos más adelante, al tipo *monoestratificado*.

En la figura 52 mostramos esquemáticamente la disposición general de la arborización con los cruces resultantes de la división preterminal de las fibras. En todos los insectos estudiados por nosotros (abeja, libelula, saltamonte, sphinx, etc.), los conductores ópticos llegados de los sectores anteriores del epióptico se terminan invariablemente en los cabos externos del lóbulo óptico; los arribados de los sectores posteriores se arborizan en los cabos internos; en fin, á las regiones intermediarias se destinan las fibras ópticas llegadas del sector central de la retina profunda.

A primera vista parece esta disposición de los muscidos diferente de la descrita por Kenyon, Radl, Jonescu y Zawarzin en diversas especies de insectos. Mas á poco que se reflexione se echa de ver que, en principio, la organización del kiasma interno de los muscidos coincide con la de los ápidos y libelulidos, ortópteros, hemípteros, etc., etc. En efecto, para reducir esta decusación á la tan conocida de estos articulados, no hay sino prescindir de la rama fina ó dorsal, destinada al foco laminar. Convertida de este modo la otra rama en terminal, reconócese entonces que, al modo de la abeja, el cruce se opera entre las fibras ópticas destinadas á las regiones internas y las distribuidas en las regiones internas del lóbulo óptico.

De las dos ramas, la *fina*, destinada al foco laminar, se descompone en un penacho terminal poco extenso, frecuentemente subdividido en dos pisos de arborización: uno superficial, relativamente denso y amplio, y otro profundo, más laxo y angosto. Estas arborizaciones se sitúan, las más superficiales, en la faja ó plexo difuso primero del citado foco, y las profundas, en el plexo difuso segundo, reservando siempre un limbo superficial para la ramificación de otros conductores (figs. 52 y 53).

La *rama principal*, consagrada, según dejamos dicho, al foco ovoideo, cruza sin dividirse el estrato plexiforme superficial de éste, continúa después su marcha, trazando ligeras flexuosidades, al través de los pisos sucesivos, y acaban, en fin, en el plexo cuarto y último mediante un penacho complicado de ramas varicosas y relativamente cortas. Durante su trayecto intralobular, la fibra emite numerosas colaterales cortas, espinosas, de curso complicado y en gran parte horizontales, que se disponen en plexos concéntricos. Conforme mostramos en la figura 52, *b*, estos pisos de ramificación, no siempre bien diferenciados, son en número de tres: uno superficial, relativamente pobre en elementos; otro medio, más abundante en proyecciones flexuosas y varicosas y, en fin, el profundo, el más grueso de todos, es donde se congregan las robustas frondas terminales.

Según mostramos en la figura 53, A, perteneciente al tábano, los conductores ópticos de que nos ocupamos, descienden del epióptico reunidos en fascículos axiales compactos, cuyo cruce, en grandes masas, denuncia clarísimamente aun á pequeños aumentos la decusación característica del kiasma interno. Semejante fasciculación mantiénesse hasta en las ramas terminales, las cuales cruzan en manojillos la corteza de ambos focos del lóbulo óptico. En cuanto á las arborizaciones en que se descomponen las fibras de cada hacecillo, ocupan lugares muy próximos, diversificándose de fuera á dentro y entrecruzándose algunos de sus ramúsculos extremos.

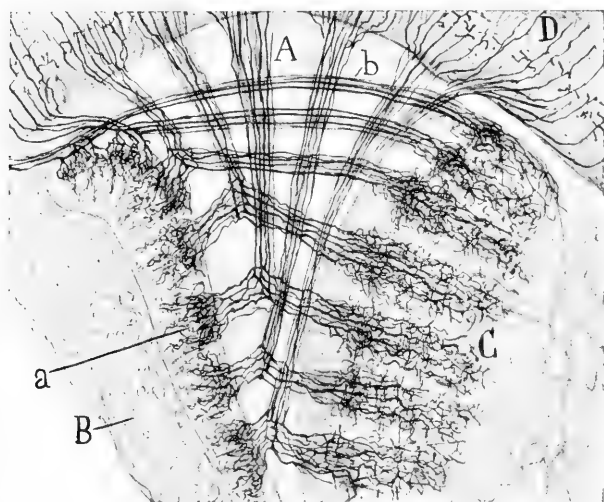


Fig. 53. — Corte horizontal de la región del kiasma interno y lóbulo óptico del tábano. — A, haces de fibras ópticas (tallos); b, fascículos de ramas para el foco ovoideo; a, arborizaciones destinadas al foco laminar; D, epióptico; D, granos del foco laminar; C, foco ovoideo.

En fin, notemos todavía un detalle interesante, observable, sobre todo, en la retina del tábano. Las citadas arborizaciones se concentran en planos verticales ó frontales, apretándose en sentido antero-posterior, como las hojas de un libro. De ahí que en los cortes horizontales (figs. 52 y 53) la fronda terminal no aparezca bien; sólo en los cortes oblicuos y frontales despliega toda su riqueza.

Fibras monoestratificadas.—Son, por lo común, más delgadas que las poliestratificadas y proceden casi siempre, según dejamos dicho, de tallos no divididos dentro de la corriente kiasmática. En el tábano y en la mosca, según mostramos respectivamente en las figuras 54, o, f y 55, a, f, las arborizaciones finales de tales conductores afectan forma de penachos

poco extensos, muy varicosos, localizados en varios pisos concéntricos del foco ovoideo, territorios donde se distribuyen también fibras ascendentes de origen central. Bajo este aspecto, cabría clasificar las susodichas fibras visuales en: *a*, conductores aferentes ramificados en el espesor del primer plexo difuso (fig. 55, *a*, *c*); *b*, conductores arborizados en el segundo plexo difuso (fig. 54, *r*); *c*, conductores distribuidos en el plano de las fibras horizontales (fig. 54, *t*) ó algo por encima de las mismas;

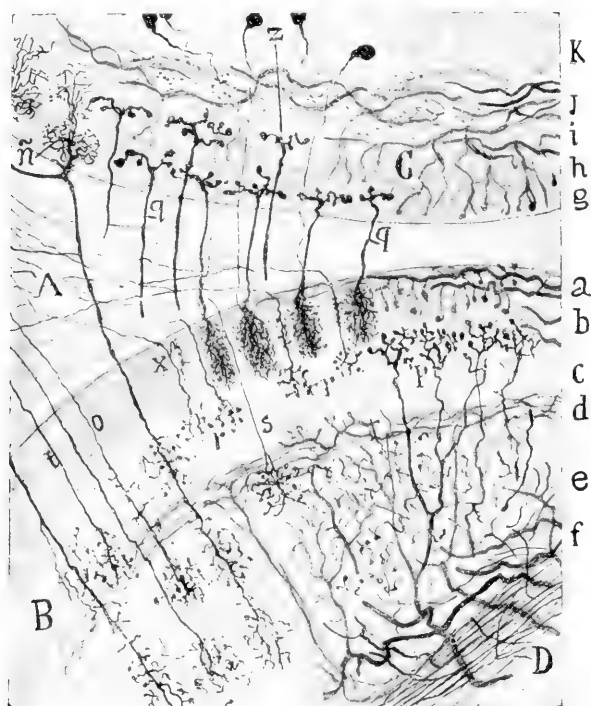


Fig. 54. — Corte horizontal de los dos segmentos del lóbulo óptico de la retina del tábano. — A, kiasma interno; B, foco ovoideo; C, foco laminar; *x*, *t*, *o*, *s*, *r*, diversos tipos de fibras visuales monoestratificadas; *ñ*, fibra visual bifurcada con el penacho destinada al foco laminar; *q*, amacrinas bipenachadas ó de mango retrógrado.

y *d*, conductores ramificados en niveles algo diversos del plexo tercero (fig. 54, *o* y *s*). De ordinario, tales ramajes abarcan tanto mayor extensión cuanto más profunda es la zona del ganglio oval en que se despliegan, aunque acerca de esto existen algunas excepciones. Por lo común, las *fibras monoestratificadas* mantienen su individualidad hasta su penacho terminal; con todo eso, se encuentran á veces disposiciones de transición, esto es, conductores finos consignados al segundo ó tercer

plexo difuso, los cuales emiten una ó dos tenues ramillas, ora para el primer plexo difuso (fig. 54, *x*), ora para el segundo.

Especial mención merecen las fibras visuales destinadas al *primer plexo nervioso difuso*. Su arborización discrepa notablemente de las consagradas á otros plexos. En efecto, según mostramos en la figura 55, *a*, el penacho terminal muéstrase aplanado, en sentido frontocaudal, y consta de ramas recias, cortas, varicosas, nacidas en ángulo recto ó casi recto, al modo de las barbas de una pluma, y acabadas á poco trecho mediante recia varicosidad. En nuestros preparados del tábano, diferéncianse dos variedades de conductores: finos, con rudimentarios y delicados apéndices terminales (fig. 55, *c, d*), y recios, con sobrio ramaje digitiforme (fig. 55, *a, b*). También en la mosca azul se presentan estos curiosos ramajes visuales, afectando parecidos atributos.

Sin embargo, nos ha parecido que las ramas digitiformes son más escasas y gruesas que en el tábano.

En sus líneas generales, las fibras ópticas de tercer orden compórtanse también en los *libelulidos* y *ápidos* como en los *muscidos*. Distingúense asimismo, como Zawarzin describe para las larvas de *Aeschna*, los dos géneros de conductores: los *monoestratificados* y los *pluriestratificados*.

En las figuras 49 y 57 copiamos las fibras visuales halladas por nosotros en el lóbulo óptico de la *Libelula depressa*. El conjunto de las arborizaciones, singularmente de las multiestratificadas, se ha reproducido en la figura 49, *f*; mientras que en la figura 57, *a, b* presentamos

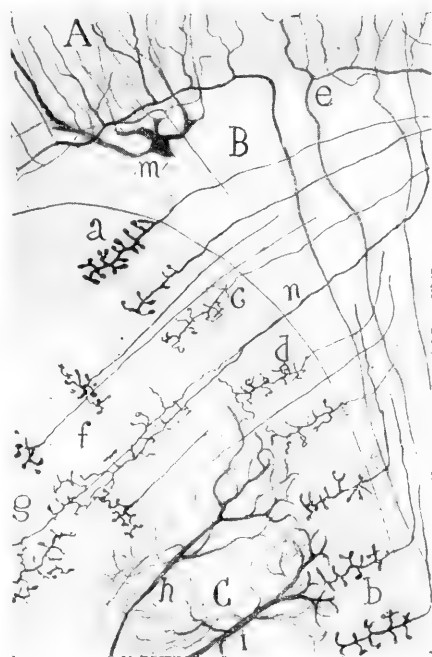


Fig. 55. — Corte axial del kiasma y lóbulo óptico (toco ovoideo) del tábano. — A, epiódptico; B, región del kiasma interno; C, foco ovoideo; *a, b*, penachos visuales gruesos para el primer plexo difuso; *c, d*, penachos visuales finos para la misma capa; *f, n*, fibras visuales destinadas á pisos profundos; *h*, fibras centrifugas llegadas del protocerebrón; *e*, fibras centrifugas que ingresan en la última lámina de fibras serpenteantes del epiódptico; *m*, célula multipolar de significación enigmática.

aisladamente algunos conductores monoestratificados y biestratificados.

Repárase (fig. 57, *a*) la existencia de fibras monoestratificadas, cuyo penacho se distribuye en planos diversos del *plexo difuso segundo* (*segmento primero* del lóbulo óptico); homoestratificadas, destinadas al *tercer plexo difuso* (*b*) (*segmento segundo* del lóbulo óptico) y, en fin, monoestratificadas, larguísimas ó perforantes, las cuales, después de cruzar los dos segmentos primero y segundo del lóbulo óptico, se terminan, mediante un penacho pequeño y fuertemente varicoso, en el espesor del *ganglio ó segmento tercero* (fig. 49, *c*). Cada segmento ó plexo difuso muestra dos pisos de frondas terminales, particularidad claramente apreciable

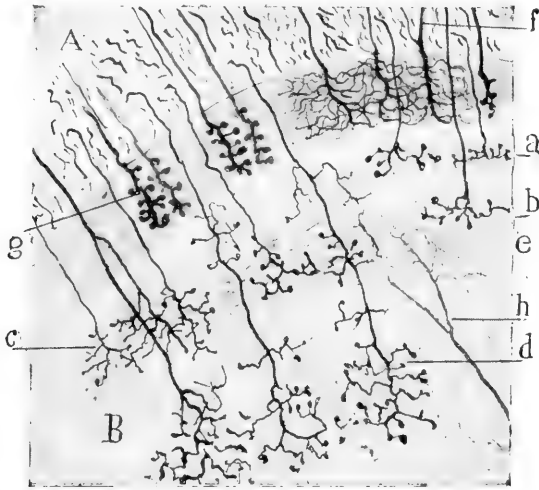


Fig. 56. — Corte frontal del lóbulo óptico de la mosca azul. — A, kiasma; B, lóbulo óptico; *a*, *b*, *c*, fibras ópticas monoestratificadas; *e*, plexo de fibras concéntricas; *d*, fibras ópticas pluriestratificadas; *g*, fibras ópticas gruesas destinadas al primer plexo difuso; *f*, tallo de las células asociativas intrafaciales.

con relación al segundo y al tercero (fig. 57). Las monoestratificadas para el plexo difuso primero no han atraído en nuestros preparados el cromato de plata. Tampoco Zawarzin parece haberlas visto en las larvas de *Aeschna*. Dibuja, sin embargo, este autor ciertos penachos terminados en el primer plexo difuso del lóbulo óptico (fig. 7, *f*, *e*, lám. V) que recuerdan bastante las susodichas arborizaciones ópticas digitiformes; mas de la lectura del texto resulta que no se trata de fibras visuales, sino de la rama profunda de ciertas células en T ó de mango retrógrado, residentes en la zona de los granos internos.

En cuanto á las fibras *pluriestratificadas*, nos han parecido menos numerosas que en el tábano y la mosca azul. Sus atributos, ya señalados

por Zawarzin para las larvas de *Aeschna*, se reconocen claramente en la figura 49, *f*, donde reproducimos varios conductores de este género encontrados en la *Libelula depressa*. Nótese que, por lo común, tales fibras ostentan tres ramajes: uno frecuentemente terminal, distribuido en el *segundo segmento* del lóbulo óptico, y dos colaterales extendidos por pisos concéntricos del *segmento primero* (*zona plexiforme segunda*) Ignoramos si se dan también fibras visuales con frondas terminales consignadas al *segmento tercero*, y colaterales destinadas á los otros. En algún caso nos ha parecido sorprenderlas en la libelula; pero, de ordinario, la enorme distancia recorrida por las fibras al cruzar los tres segmentos gangliónicos impiden perseguirlas lo bastante para diferenciarlas con seguridad de las monoestratificadas, destinadas, según dejamos dicho, al mismo territorio.

En cuanto á la *abeja*, la disposición de las fibras ópticas se asemeja bastante á la de la libelula. Conforme mostramos en la figura 58, dominan también en este insecto los conductores monoestratificados, de los cuales, entre los homólogos de los precedentemente descritos, destacan los arborizados en el *plexo difuso segundo* (*d*), los ramificados en la mitad externa del *plexo difuso tercero* (*t*) y mitad profunda del mismo (*n̄*); en fin, los consagrados al *plexo difuso cuarto*, correspondiente, por lo menos en parte, al *tercer segmento gangliónico* de la libelula (*h*).

Las fibras *multiestratificadas* de la abeja pueden verse en la figura 59, *c* y *f*. Las encontradas hasta hoy por nosotros son relativamente cortas, esto es, que no se prolongaban como en la libelula hasta el espesor del *plexo difuso cuarto*, limitándose á los diversos pisos del tercero.

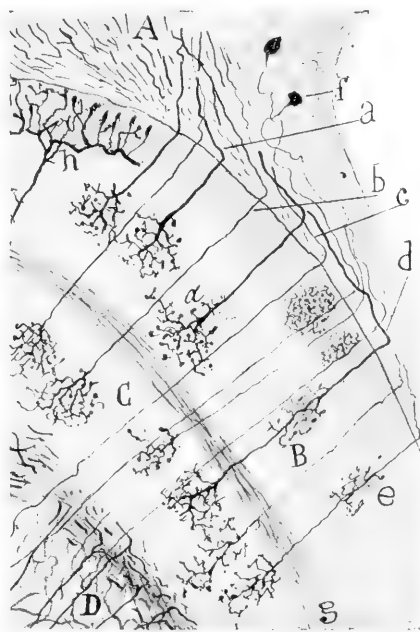


Fig. 57.—Trozo de un corte horizontal del kiasma y lóbulo óptico de la libelula. — *a*, fibras ópticas ramificadas en el segundo plexo difuso; *e*, fibras ópticas arborizadas en el segundo segmento del lóbulo; *g*, faja de fibras nerviosas concéntricas; *A*, kiasma; *B*, primer segmento del lóbulo óptico; *C*, segundo segmento; *D*, tercer segmento.

Añadamos todavía la existencia en la abeja de un tipo de fibra visual, muy común en el tábano y no encontrado hasta ahora en la libelula. Aludimos á un conductor relativamente abundante, terminado mediante sobrio penacho de proyecciones cortas, varicosas, en el espesor del *plexo difuso primero* (figs. 58, *e* y 59, *a*), es decir, en el territorio donde se congregan las frondas algodonosas ó esponjosas de ciertas amacrinas. Comparando semejante ramificación en las secciones frontales y horizontales, se echa de ver su aplanamiento en sentido fronto-caudal. Por lo

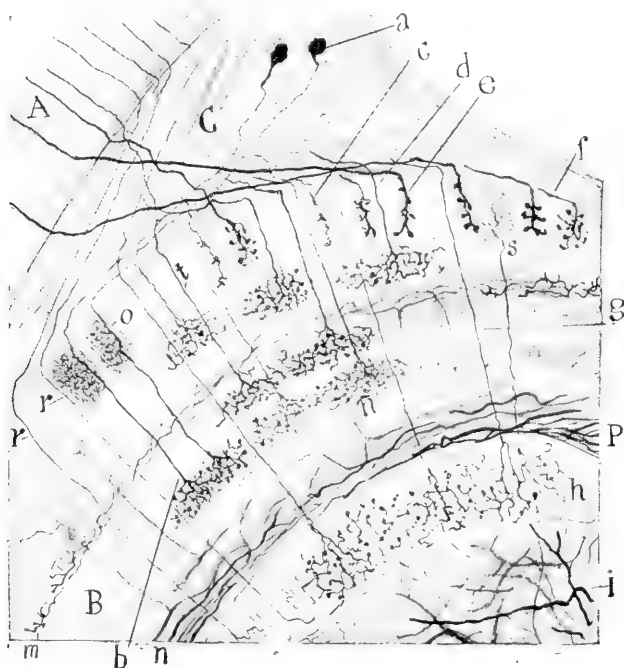


Fig. 58.—Corte horizontal del lóbulo óptico de la abeja.—A, retina profunda; B, lóbulo óptico; *a, b*, amacrinas biestratificadas; *c*, fibras ópticas finas para el primer plexo; *e, f*, fibras ópticas gruesas para el mismo; *d*, fibra óptica destinada al segundo plexo; *t, ñ, h*, otras arborizadas en plexos profundos.

que toca á su dimensión, distingüense dos variedades de estos conductores: *fibra fina* (*c*) acabada en pobrísima y sutil ramificación de breves y enmarañados apéndices; y *fibra gruesa*, cuyo penacho exhibe ramúsculos más robustos acabados en excrescencias (fig. 58, *e*).

Perseguidos hacia su origen, los tallos generadores de tales arborizaciones, se les ve atravesar la región kiasmática, decusándose con las demás fibras visuales y penetran después, según radios diversos, en la *retina profunda*. Una vez allí, suministran algunas colaterales cortas y

fuertemente varicosas al *plexo difuso cuarto* del epióptico (fig. 60, B) y marchan sin ramificarse hasta el nivel de los gruesos pies terminales de las *células monopolares colosales*, habitantes en la retina intermediaria, en cuyo nivel despliegan, según aparece en la figura 60, A, su ramaje aférente ó dendrítico. Estimamos probable que, en los ápidos, los referidos conductores gangliónicos ó visuales (fibras ópticas de tercer orden) en-

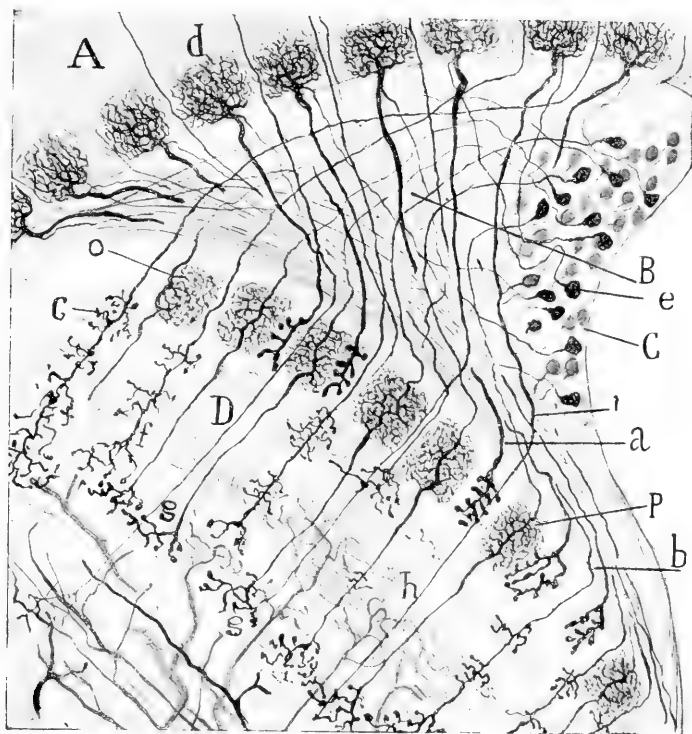


Fig. 59. — Sección horizontal de la región del kiasma y lóbulo óptico de la abeja. — A, epióptico; B, kiasma; C, aglomeración neuronal del lóbulo óptico; D, porción plexiforme del lóbulo óptico; a, fibras ópticas gruesas destinadas al primer plexo difuso; b, c, f, fibras visuales poliestratificadas; d, penacho externo de las neuronas de mango retrógrado; e, soma de estas células; r, expansión para el lóbulo óptico de estos mismos elementos; o, p, arborizaciones superficiales algodonosas de las amacrinas del lóbulo óptico; g, penacho profundo de estos elementos.

tren en conexión exclusiva con los mencionados pies. En pro de esta relación hablan la perfecta coincidencia de posición y de amplitud de ambas clases de arborizaciones; de donde vendría á resultar cierta armonía y paralelismo conectivo entre ambos anillos neuronales sucesivos, ya que las neuronas visuales de la retina intermediaria, cuyos pies se esplayan por el primer plexo difuso del epióptico (plano más superficial), entrarían

en articulación con las células gangliónicas (*fibras visuales de tercer orden*), cuyos pies ó penachos terminales se localizan también en el lóbulo óptico, á la altura del primer plexo difuso de éste.

Las fibras visuales monoestratificadas fueron señaladas y dibujadas primeramente por Cajal. Ciertamente Kenyon nos habla ya de fibras ópticas arborizadas en la *masa medular interna* ó tercer ganglio visual; pero ni su descripción sucinta, ni el esquema que la acompaña, permiten decidir qué clase de conductores aferentes observó realmente el histólogo americano. Las fibras particularmente estudiadas y copiadas por Cajal son las ramificadas en el *plexo difuso primero* (véase la figura 11 del trabajo de este autor) y las arborizadas en el *tercero*. A Zawarzin debemos, en cambio, la descripción de las fibras ópticas multiestratificadas, de que da buenas representaciones, con relación á las larvas de *Aeschna*. Este autor fijó, además, con precisión (cosa que no alcanzó Cajal por lo incompleto de sus impregnaciones) la posición del soma celular (corpúsculo gangliónico del epióptico ó tercera neurona visual) de que provienen tales conductores centripetos.

Fibras arborizadas en el lóbulo óptico procedentes de corpúsculos residentes en las cortezas granulares anejas. — Nuestras investigaciones, todavía incompletas, recaídas en la mosca azul, tábano, abeja y libelula revelan la presencia de varios tipos celulares que pudieran designarse, con arreglo al criterio de Zawarzin, *células locales*, ó, á ejemplo de Cajal, *corpúsculos amacrinos* ó del tipo primero. Una variedad existe, sin embargo, perteneciente al *tipo tercero* (célula con mango dividido en T) que no entra fácilmente en esta categoría neuronal, por mantener conexiones con dos centros á la vez: el lóbulo óptico y el epióptico ó retina profunda. Las modalidades neuronales aludidas serán distinguidas con los nombres siguientes, un poco arbitrarios: 1.º, *células comisurales ó de asociación intrafocal* (neuronas de mango retrógrado); 2.º, *células centrifugas de asociación interfocal*; 3.º, *amacrinas dorsales destinadas al foco ovoideo* (muscidos); 4.º, *amacrinas grandes ó ventrales arborizadas en el mismo ganglio*.

Los precedentes tipos han sido reconocidos, sobre todo en el tábano y mosca azul; sin embargo, aunque mostrando variantes de importancia, tres de ellos, por lo menos, nos parecen representar factor general de la construcción del lóbulo óptico.

Células comisurales ó de asociación intrafocal. — Estos elementos que constituyen una de las formas más elegantes y numerosas del lóbulo óptico, se disponen en los muscidos de modo diferente que en los libelulidos y ápidos.

En el tábano y la mosca azul, donde se muestran frecuentemente muy bien impregnados, afectan la forma de un corpúsculo en T, ó del tipo

tercero, con dos expansiones, una de ellas arborizada en el foco laminar, mientras que la otra lo hace en el ganglio ovoideo y principal. Detalles de este interesantísimo tipo neuronal pueden verse en las figuras 29, *c* y 39, *e*. Repárese que el soma menudo reside en el macizo granular dorsal, es decir, detrás del *ganglio laminar*; de este soma parte sutilísimo y flexuoso mango, que cruza transversalmente el citado muro granular, la porción plexiforme del foco laminar, y en fin, la prolongación del sistema kiasmático, para insertarse en ángulo muy agudo en el recio tallo comisural de que brotan los penachos polares. La citada inserción efectúase muy cerca del ramaje destinado al foco ovoideo, á veces en pleno penacho terminal (fig. 54, *q*).

De las dos frondas finales, la destinada al foco oval es tupida y tan riquísima en sutiles ramúsculos, que cuesta á veces trabajo discernirlas (figura 39, *d*). Cuando su impregnación resulta completa, el conjunto del ramaje aseméjase á un copo de algodón ó á un montón de granulaciones rojizas, á causa de ser los apéndices, no sólo sutilísimos, flexuosos y enmarañados, sino notablemente varicosos. Un análisis cuidadoso de esta especie de matorral nervioso en los cortes frontales (que ofrecen las frondas cortadas transversalmente), revela en él algunos huecos circulares, á veces uno solo, frecuentemente dos ó tres (siempre uno mayor que los demás), donde parecen alojarse ciertas robustas fibras serpenteantes de que más adelante hablaremos. En fin, estas mismas secciones enseñan que los susodichos ramajes hállanse tan próximos, que se tocan á menudo, reservando solamente algunos pocos resquicios para el paso de las fibras visuales largas y el despliegue del penacho de las destinadas al primer plexo difuso.

En cuanto al penacho terminado en el *foco laminar*, muéstrase harto más pobre en ramillas; en cambio, ofrecen éstas mayor grosor y miden exigua longitud. El conjunto constituye una fronda aplanada, compuesta por apéndices varicosos terminados mediante cierto espesamiento. No todos los penachos se despliegan en el mismo plano; en general dispónense en dos pisos: uno dorsal ó posterior, coincidente con el *plexo difuso segundo* del foco laminar, donde se congregan los tallos más largos (figura 54, *z*), y otro profundo ó ventral, correspondiente al *plexo difuso primero* (fig. 54, *q*).

La abundancia de las células que nos ocupan es, según dejamos dicho, considerable en el tábano y la mosca azul. Sus tallos componen una empalizada transversal regular, extendida desde los cabos externos á los internos de ambos segmentos del lóbulo óptico, empalizada que cruza en ángulo recto el sistema de fibras centrífugas largas axiales (véase la figura 39), así como los tallos de los más extensos conductores visuales.

Naturalmente, conforme nos alejamos de los extremos externos de dichos focos, el tallo bipenachado se abrevia sucesivamente, así como el fino mango retrógrado.

Las curiosas neuronas de mango retrógrado que acabamos de referir, ¿existen también en los libelulidos y en los ápidos? En un principio creíamos que semejantes elementos eran cosa exclusiva de los muscidos (y acaso de los lepidópteros); mas el examen de las figuras dadas por Zawarzin de los *corpúsculos locales* del lóbulo óptico (*tercer ganglio visual*) de las larvas de *Aeschna*, y la pesquisa escrupulosa emprendida recientemente por nosotros en los correspondientes centros de la abeja y la libelula, nos han persuadido de que las consabidas neuronas representan un elemento general y constante de la organización del lóbulo óptico. Claro es que en los ápidos y libelulidos, donde la distribución de los focos del lóbulo óptico discrepa con relación á los dípteros, la morfología celular desvía también notablemente. No se trata ya de una célula en T, sino de un corpúsculo monopolar del tipo primero. Semejante homología, que no deja de ofrecer en algunos insectos serias dificultades, fúndase, sobre todo, en la concordancia estructural y topográfica del penacho algodonoso (rasgo característico de tales elementos) y en la analogía de situación del soma en ambos géneros de articulados.

Como mostramos en las figuras 59, *p* y 58, *o*, en la abeja el soma reside en el foco granular dorsal y su expansión única ó mango, después de trazar una revuelta de concavidad externa y posterior, aborda el lóbulo óptico, en cuyo espesor genera dos penachos concéntricos distantes; el *inicial* ó algodonoso localízase en el espesor del *plexo difuso primero*, cuyos confines marca, caracterizándose por la proyección de infinidad de finas y apretadas colaterales, repetidamente divididas y excepcionalmente varicosas; el *terminal*, pobre en apéndices recios, varicosos y cortos, se dilata aplanado al nivel del *segundo plexo difuso* del citado ganglio (*g*).

En fin, en la libelula reconócese disposición parecida á la de la abeja, salvo que el penacho inicial algodonoso (fig. 49, *h*) suele ser casi constantemente monolateral, constando de apéndices finos pero menos numerosos y apretados. En cuanto al penacho profundo, se compone asimismo de ramas gruesas y cortas, localizadas en el *segmento tercero*, hasta el cual no siempre es dable perseguir cómodamente el tallo.

Dejamos insinuado que ya Zawarzin ha debido observar también este tipo celular en las larvas de *Aeschna*, por tantos títulos afine de la libelula y de la abeja. En efecto, examinando atentamente las figuras y el texto dados por este sabio, persuádese uno de que ciertas células, que llama *locales externas* (reproducidas en la *lám. V*, fig. 7, *l₂*, y *lám. VI*, figura 1, *lf*), pertenecen á dicha especie neuronal, puesto que, al modo

de las descritas hace un momento en la abeja y libelula, se caracterizan por exhibir un penacho *inicial* algodonoso para el primer segmento del lóbulo óptico, y otro *terminal*, sobrio en apéndices, destinado al tercero. La identificación, que estimamos muy probable, fuera incontestable y definitiva si el histólogo ruso no dibujara el fleco algodonoso demasiado pequeño y no lo situara demasiado profundo (lo pinta por debajo del primer plexo difuso).

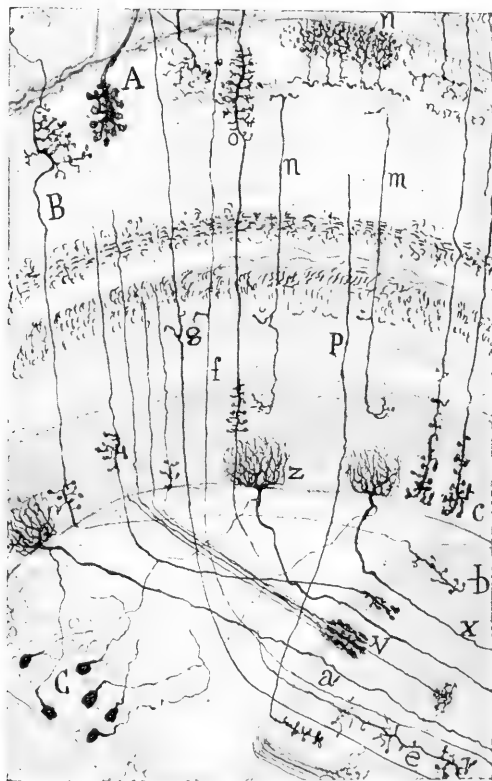


Fig. 60.—Sección horizontal del epióptico, kiasma interno y lóbulo óptico de la abeja. Figura semiesquemática. — A, pie de las monopolares colosales de la retina intermediaria; B, célula ganglionica continuada con una arborización visual para el primer plexo difuso del lóbulo óptico (*b*); C, macizo neuronal del lóbulo óptico; *z*, penacho externo de las neuronas de mango retrógrado; *f*, fibra perforante larguísima; *m*, *n*, singulares fibras en asa; *f*, *g*, fibras perforantes que emiten una rama vertical para las regiones celulares del epióptico; *e*, fibra visual poliestratificada; *c*, amacrinas para el epióptico; *p*, fibra visual gruesa para el primer plexo difuso del lóbulo óptico; *n*, arborizaciones rosaliformes para la primera zona del epióptico, originadas de fibras verticales.

Células de asociación interfocal ó centrifugas de mango retrógrado.

—De estos curiosos elementos, generadores de una variedad *sui generis* de fibras centrifugas consagradas al epióptico, hemos tratado ya con

ocasión de la descripción de la *retina profunda*. Recordemos solamente ahora que, en la mosca azul y tábano, tales elementos constan de un *soma* residente en el *macizo ó muro granular dorsal* del lóbulo óptico, desde donde parte larguísimo mango que, cruzando primeramente el foco laminar y torciendo después hacia afuera dentro del kiasma, insértase en ángulo agudo sobre recio tallo radial (fig. 39, *a*). Este tallo acaba, según dijimos más atrás, mediante dos arborizaciones: la *extensa*, modelada en pincel ó penacho denso, hállase destinada al *plexo difuso cuarto* del epióptico; la *interna* ó retrógrada, aplanada y pobre en ramillas cortas y varicosas, distribúyese por el espesor del foco laminar (fig. 39, *c* y 62, *C*).

Las precedentes neuronas, que asocian el *lóbulo óptico* con el *epióp-tico*, disponiéndose en empalizada continua y regular en la región kiasmática de los dípteros, encuéntrase también, con atributos fundamentalmente análogos, en los libelulidos y ápidos. En efecto, en estos insectos (y verosímilmente y, á juzgar por algunas preparaciones incompletas, también en los hemípteros y ortópteros) sorpréndense á menudo neuronas de mango retrógrado, cuyo soma pequeño habita en el *foco granular dorsal* del lóbulo óptico (equivalente al *muro granular dorsal* de los muscidos) y cuyo tallo, orientado á lo largo del kiasma y en sentido de fuera á dentro, es portador de dos penachos terminales: el *externo* ó grueso, destinado al epióptico, en cuyo *plexo difuso cuarto* se extiende en forma de tupidísima brocha de ramúsculos ascendentes; y el *interno*, consignado al espesor del lóbulo óptico. Acerca del modo de terminación en la abeja y libelula de este último penacho, nuestras preparaciones no son, por desgracia, decisivas. En ellas cabe seguir bien el referido tallo al través del primero y segundo plexo del citado lóbulo, mas la concurrencia de fibras de otras procedencias impide determinar con precisión el paraje donde se dilata el ramaje final (fig. 59, *r* y 60, *s*, *x*).

Un tipo que recuerda algo al precedente ha sido descrito por Zawarzin en las larvas de *Aeschna*. A semejante elemento hemos aludido ya en el capítulo anterior. Recordemos aquí solamente que ciertas células llamadas por este autor *corpúsculos de prolongación retrógrada* (cuyo soma reside entre los granos internos), discrepan de la variedad señalada por nosotros en los muscidos y tabánidos, en que la prolongación interna del tallo, después de suministrar varios pisos de ramas colaterales al *primer segmento* del lóbulo óptico, cambian bruscamente de dirección al nivel de cierta capa de fibras concéntricas, para arborizarse al fin en el *ganglio cuarto*, cuya naturaleza óptica nos parece, según dijimos ya, algo dudosa. (Véase la lánina I *R s*, del trabajo de dicho sabio).

Con lo cual no pretendemos negar la existencia de vías de conexión entre el citado foco cuarto de los libelulidos y la masa principal del ló-

bulo óptico. En diversas ocasiones hemos sorprendido en la libelula fibras nerviosas que, después de marchar paralelas por la lámina fibrilar separatoria de los segmentos primero y segundo de este lóbulos, se ramifican en el *ganglio ním. 4*, donde engendran un plexo terminal sumamente tupido (fig. 64, *a*); pero no habiendo sorprendido nunca el trayecto total de tales conductores centripetos, ignoramos si, conforme sostiene Zavarzin, representan en los libelulidos la terminación interna del tallo de

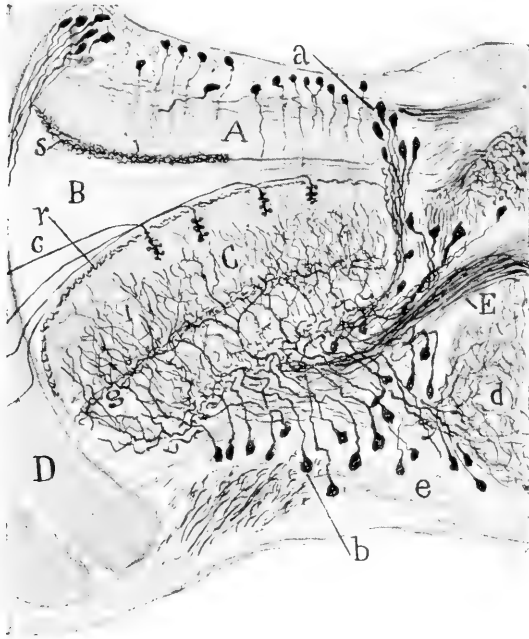


Fig. 61. — Sección horizontal del lóbulos óptico de la mosca azul. — A, foco laminar; B, kiasma; C, foco ovoideo; D, retina profunda; *a*, corpúsculos dorsales cuya expansión penetra en el foco ovoideo; *b*, células frontales ó anteriores destinadas á los plexos del ganglio oval; *s*, plexo tangencial del foco laminar; *r*, plexo tangencial del foco ovoideo.

las células centrifugas en T ó si pertenecen á otros tipos corpusculares del lóbulos óptico. La cuestión es tanto más difícil de resolver, cuanto que las susodichas fibras perforantes cambian varias veces de plano durante su larguísimo itinerario (cortes horizontales) y aparecen constantemente cortadas en alguna parte de éste.

Fibras perforantes largas llegadas del epióptico.—En diversas ocasiones hemos observado en la abeja ciertas fibras finas larguísimas que cruzan todo el espesor de la retina profunda y la casi totalidad del lóbulos óptico, para terminar de modo desconocido en éste ó acaso en focos del

protocerebrón. Estos singulares conductores, que copiamos en la figura 60, *f*, *g*, ofrecen la particularidad de emitir una rama vertical, relativamente espesa al cruzar por las zonas centrales de la retina profunda; y, en fin, el tallo, llegado al plano más anterior y profundo del lóbulo óptico, dóblase á menudo, sustrayéndose á la observación (fig. 58, *r*). Imposible determinar, dado lo imperfecto de las impregnaciones y lo prolongado del trayecto, si se trata aquí de algún tipo especial de elementos destinados á relacionar el epióptico con el lóbulo óptico, ó más bien de alguna variedad excepcional de fibras visuales arborizadas en varios focos, etc.

Células amacrinas dorsales para el foco ovoideo. — Hasta ahora estos elementos, pertenecientes genuinamente al *tipo morfológico* I, hémoslos sorprendido solamente en el tábano, donde, según mostramos en las figuras 40, C y 62, I, constituyen una empalizada regular de fibras antero-posteriores, extendidas desde el muro granular dorsal hasta el *plexo difuso primero* del ganglio ovoideo. Habita á menudo el soma en el espesor de este muro, entremezclado con los cuerpos de las células asociativas intrafocales. Su mango, relativamente grueso, cruza en ángulo casi recto el *foco laminar* y la corriente kiasmática axial, para terminarse en el espesor del *plexo difuso primero* del ganglio oval, á favor de una arborización pequeña, densa, aplanada en sentido frontal y compuesta de apéndices cortos, finos y varicosos. Estos penachos parecen intercalarse á los algodonosos de los corpúsculos asociativos más atrás descritos. Por lo demás, los referidos elementos fueron hace tiempo señalados por uno de nosotros en el *foco ovoideo* de la mosca azul.

En la abeja y libelula no se nos ha impregnado este corpúsculo. Tampoco Zawarzin lo describe en las larvas de *Aeschna*. En cambio, señala cierto tipo de *célula local* de tallo bifurcado, una de cuyas ramas se arborizaría en el segmento primero del lóbulo óptico, mientras que la otra, doblándose hacia atrás, se terminaría en el *cuarto segmento óptico* de este autor. Semejante variedad no aparece claramente en nuestros preparados de la abeja y libelula. ¿Pertenece á ella las fibras ramificadas en el segmento cuarto del lóbulo óptico, reproducidas en la figura 64, 4? Imposible decidirlo por ahora.

Células amacrinas grandes ó ventrales. — En diversas figuras, singularmente en la 40, M y en la 61, *b*, reproducimos ciertos corpúsculos piriformes, de talla variable, aunque dominando la voluminosa, y habitantes en la masa granular anterior y ventral del lóbulo óptico. Estos elementos yacen en los muscudos en planos diferentes del acúmulo susodicho, por debajo de la vía ó pedúnculo anterior del lóbulo ovoideo y en el hueco existente entre este pedúnculo y la vía dorsal (fig. 61).

Después de seguir dirección antero-posterior ú oblicua de dentro afuera y de adelante atrás, los robustos tallos á que dichas neuronas dan nacimiento, penetran en el plexo profundo ó de gruesos conductores del lóbulo óptico, donde, según mostramos en la figura 62, *k*, tuercen en ángulo casi recto, para convertirse en verticales. Prodúcese de esta suerte

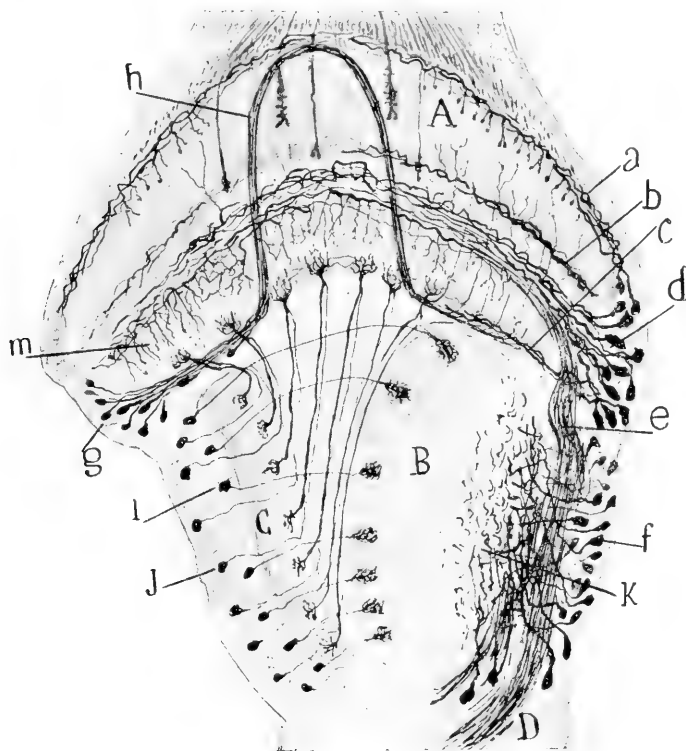


Fig. 62. — Corte horizontal de la retina y lóbulo óptico del tábano. Aumento menor que en las figuras anteriores. En este grabado se han dibujado algo esquemáticamente elementos encontrados en varios cortes sucesivos. — A, capa plexiforme interna de la retina profunda; B, foco principal ú ovoideo del lóbulo óptico; C, foco accesorio ó laminar; D, vía central llegada del protocerebrón; *a, b, c*, plexos laminares ó serpenteantes; *d*, foco angular anterior; *g*, foco angular posterior; *h*, cordón arciforme de fibras centrifugas; *i*, soma de las centrifugas de mango retrógrado; *J*, amacrinas del lóbulo óptico.

en el piso más anterior del foco ovoideo un macizo de recias fibras tangenciales, de las cuales, por vía de proyección en variados ángulos, emana un sistema complicado de ramos que cubren de sus proyecciones secundarias y terciarias buena parte de los plexos difuso segundo y tercero. La circunstancia ya mentada del cambio de dirección del tallo en las fronteras anteriores del lóbulo óptico, impide, por lo común, el perseguir-

miento fructífero de cada tronco, desde su origen en la célula ó *grano frontal*, hasta sus últimas raicillas terminales y, por consiguiente, el deslinde de estas arborizaciones de las pertenecientes á las fibras centrifugas llegadas de los focos del protocerebrón.

No todas las neuronas colaboradoras de esta corriente fronto-dorsal de ramificaciones para el foco ovoideo residen por delante del lóbulo óptico. Según mostramos en la figura 61, *a*, á la misma categoría de conductores parecen corresponder los tallos de ciertos granos situados en la región interna del *muro neuronal dorsal*, tallos que, reunidos en manojó arciforme, abordan el citado ganglio después de rodearle por dentro. En fin, ciertos corpúsculos todavía más grandes, pertenecientes á la que hemos designado *pléyade granular interna* (fig. 61), dan indicios de comportarse del mismo modo, incorporándose al parecer al ganglio ovoideo con el grueso cordón protocerebral postero-superior.

En la abeja y libelulidos este sistema de amacrinas existe también. Y con frecuencia los tallos neuronales ramificados en el confín inferior del tercer segmento del lóbulo alcanzan dimensiones colosales. Mas acerca de su comportamiento, nuestros preparados no presentan imágenes suficientemente demostrativas. Lo veda, sobre todo, la circunstancia de que la mayoría de estos tallos gigantes constituyen, entre los segmentos del lóbulo, planos de fibras casi verticales que es imposible perseguir en las secciones horizontales. En la libelula, sobre todo, estos robustos conductores generan cierto macizo fibrilar espeso, emplazado entre el foco tercero y segundo, al que concurren también fibras de otras procedencias.

Las noticias que los autores nos dan acerca de las células habitantes en los macizos granulares frontal y caudal del lóbulo óptico, resultan difícilmente comparables con nuestras descripciones.

Así Kenyon dibuja un tipo de corpúsculo cuyo soma yacente, ora detrás, ora delante de dicho lóbulo (cerca del epióptico), emite largo tallo perforante, el cual, después de emitir colaterales cortas para la porción externa del ganglio que estudiamos, perfora sus pisos plexiformes para ingresar, al fin, en cierto cordón (*¿pedúnculo anterior?*) y terminarse, mediante arborizaciones libres, en un foco especial del protocerebrón (*cuero óptico*). A favor de sus apéndices iniciales ó dendríticos, las referidas neuronas entrarían en contacto con los ramajes finales de las fibras ópticas. Vendrían, pues, á representar la cuarta neurona de la cadena visual. Ignoramos á qué elementos de los descritos por nosotros puedan corresponder estas células, cuya verdadera morfología juzgamos indeterminable, dado el carácter acentuadamente esquemático con que Kenyon nos la presenta.

Por su parte, Haller, en diversas figuras, exageradamente esquemáticas y simplistas, y acerca de cuyo objetivismo duda, con razón, Zawarzin, reproduce con relación á la abeja dos tipos de elementos, que recuerdan algo los figura-

dos por Kenyon. Los tallos de tales células, después de emitir ramas para el lóbulo óptico, ingresan respectivamente en ciertas vías comisurales (anterior y posterior), mediante las cuales entraría el lóbulo óptico en conexión con diversos focos del protocerebrón.

De los elementos del lóbulo óptico señalados por Zawarzin hemos tratado ya. Aquí mencionaremos solamente que este autor ha encontrado también (larvas de *Aeschna*) en el macizo granular anterior ciertas *neuronas locales*, cuyos tallos, después de rodear el segmento tercero del lóbulo óptico, se incorporarían al plano de fibras existente entre éste y el segundo segmento. Llegadas á esta corriente fibrilar, se dividirían en T, una de cuyas ramas se arborizaría complicadamente en el espesor del segmento primero, en tanto que la otra adquiriría curso recurrente marchando hacia el protocerebrón. Los ramajes producidos por las ramas destinadas á dicho segmento del tercer ganglio visual, generarían cuatro tipos complicadísimos de arborización, en cuya reseña circunstanciada no podemos entrar aquí. Estos elementos no se han teñido en nuestros cortes.

En fin, Zawarzin señala todavía la existencia de cierto cordón comisural, situado por delante del lóbulo óptico y en parte confundido con la vía central de Kenyon, y por cuyo intermedio se pondría en comunicación la retina profunda con el tercer ganglio visual ó lóbulo óptico. El cordón de que habla el histólogo ruso existe positivamente, y hemos podido sorprenderlo en los preparados del nitrato de plata reducido; pero, lo mismo que él, no hemos logrado determinar el origen ni el paradero de sus conductores. A la verdad, nuestros preparados del método de Golgi (fórmula de Kenyon) dejan bastante que desear á este respecto. Por lo demás, el haz citado puede verse en la figura 67, F, donde no es posible precisar el modo de determinación.

Fibras centrifugas llegadas del protocerebrón y arborizadas en el lóbulo óptico.—A la manera de la retina profunda, el ganglio visual que nos ocupa hállase enlazado, mediante vías nerviosas importantes, con focos del protocerebrón.

El número de estas corrientes ó cordones de unión; los focos en que comienzan ó rematan; el carácter comisural ó incomisural de las mismas son cuestiones desgraciadamente no resueltas todavía. A este respecto los autores consultados, tales como Viallanes, Cuccati, Kenyon, Haller, Radl, etc., nos ofrecen conjeturas, más ó menos plausibles, pero no opiniones basadas en observaciones precisas y en el empleo de métodos de impregnación selectiva de las fibras nerviosas. Tampoco nosotros podemos, desgraciadamente, avanzar más en este estudio. En el análisis que en el próximo año pensamos consagrar al protocerebrón, trataremos detenidamente de las citadas vías nerviosas si, conforme esperamos, logramos completar, con suficiente número de preparaciones demostrativas, las hasta hoy recolectadas sobre el tema.

Por ahora, recordaremos que las vías de enlace del protocerebrón con el lóbulo óptico son numerosas. Kenyon las fija, para la abeja, en nú-

mero de cinco, dos de las cuales contendrían fibras comisurales. Viallanes señala también varias, singularmente dos: una *posterior*, de carácter comisural, emergida, al parecer, del segmento primero del lóbulo óptico y prolongada hasta el foco homónimo del lado opuesto; y otra *anterior* muy robusta (*cordón de las fibras ópticas*), nacida del segmento tercero, la cual mantendría conexión con cierto foco superficial del protocerebrón, designado *tubérculo óptico*. Estas dos vías han sido, *mutatis mutandis*, confirmadas por Haller y otros histólogos. En fin, Zawarzin las reconoce también sin describirlas circunstanciadamente, haciéndolas derivar, prin-

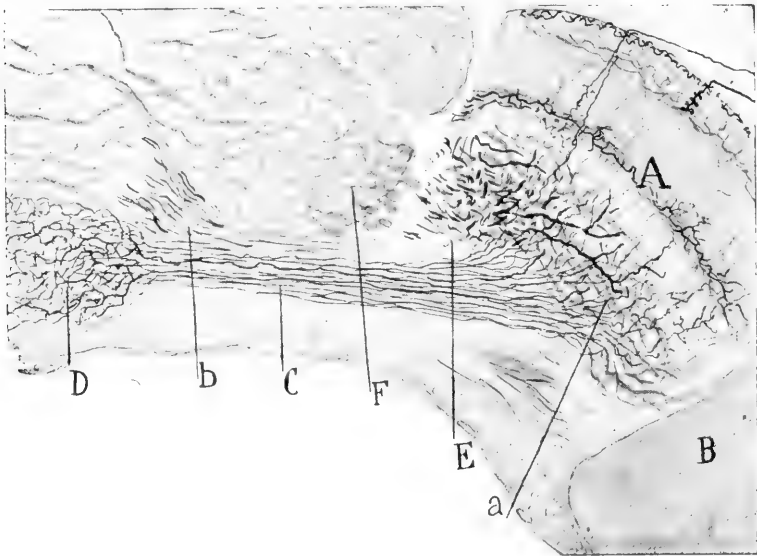


Fig. 63. — Corte horizontal del lóbulo óptico y órganos contiguos del protocerebrón del tábano.—A, foco ovoideo; B, epióptico; D, tubérculo óptico de Viallanes; C, cordón anterior ó pedúnculo del hileo; b, corriente posterior y oblicua desprendida de este cordón; a, paraje en que las fibras del cordón mencionado se hacen verticales.

cialmente, de robustas células en T, situadas en las cortezas anterior y posterior, respectivamente, de los vecinos territorios del protocerebrón. La rama anterior de dichos tallos se arborizaría bajo la forma de rama-
jes aplanados concéntricos, tanto en los tres segmentos del lóbulo óptico como en el foco interno ó cuarto segmento; mientras que la rama interna se perdería en los focos del protocerebrón.

En nuestros preparados del nitrato de plata reducido y de la hematoxilina, etc., aparecen estas y otras varias corrientes fibrilares, cuya descripción detallada reservamos para un trabajo ulterior. Mentaremos solamente ahora las tres principales vías comunes á la abeja, libelula y tábano, bien descritas por Kenyon:

1.^a *El cordón anterior ó pedúnculo del hileo (tracto óptico anterior*, de Kenyon), vía robusta que desde la porción más ventral é inferior del lóbulo óptico se extiende hasta la corteza anterior del protocerebrón, territorio de residencia del *tubérculo óptico* de Viallanes (*cuero óptico*, de Kenyon); 2.^a, *el cordón supero-posterior (tracto supero-posterior*, de Kenyon), extendido desde el lado interno y posterior del citado ganglio, hasta diversos focos todavía indeterminados del protocerebrón; 3.^a, en fin, el *cordón inferior ó comisural*, situado en plano más bajo que los precedentes (*comisura óptica superior*, de Kenyon), el cual se dirige hacia adentro por las regiones intermediarias del protocerebrón, incorporándose á una robusta corriente transversal que alcanza el rafe. Los referidos cordones sufren variaciones de caudal fibrilar, situación y dirección en los diversos insectos estudiados, lo que hace difícil en ocasiones la determinación de las homologías. Añadamos todavía que en los muscoides existe, además, cierto manojito especial de origen central, destinado á la zona más posterior del *foco laminar*, amén de otros manojos de menor importancia.

a) *Cordón anterior ó pedúnculo del hileo*. — El modo de origen de este cordón varía algo según los insectos estudiados.

En la mosca y tábano preséntase compacto, naciendo, por convergencia de varios fascículos, del lado anterior del *foco oval* del lóbulo óptico. Llegado al protocerebrón, quíebrase en dos robustas corrientes: una interna, que se hace oblicua y transversal (fig. 63, *b*), y otra anterior ó superficial, prolongada hasta el *tubérculo óptico* (fig. 63, C, D). Parecida disposición obsérvase en la abeja, donde este cordón brota igualmente del lado anterior del segmento frontal de dicho lóbulo óptico. En la libélula, nótese que la mayoría de las fibras integrantes del cordón anterior despréndense del recio plano fibrilar vertical intercalado entre el segmento tercero y segundo del lóbulo óptico. Notemos, además, conforme mostramos en la figura 64, B, que muchos conductores, antes de abordar el *tubérculo óptico* de Viallanes, emiten en ángulo recto finas colaterales para un pequeño foco de sección horizontal semilunar, situado no lejos del citado tubérculo.

El cordón que nos ocupa contiene fibras *centrifugas* y *centrípetas*.

Las *centrípetas*, cuya célula de origen no hemos podido determinar (¿son acaso los corpúsculos de tallo perforante señalado por Kenyon en las cortezas granulares del lóbulo óptico?), acaban en gran parte ramificándose en el tubérculo óptico, según demostró hace tiempo el histólogo americano. Estas arborizaciones aparecen muy claramente en nuestras preparaciones del tábano y de la abeja, constituyendo un plexo tupido y

complicado, donde vienen á perderse ramas aferentes de neuronas situadas en la corteza subyacente.

Por lo demás, si en nuestros preparados no es posible determinar la posición del soma de las fibras centrípetas, descúbrese indicios de que éste debe hallarse muy lejos, quizás más allá de la retina profunda. En efecto, con relativa frecuencia se advierten en la libelula, abeja y tábano, fibras larguísimas llegadas del espesor del opióptico, donde parecen

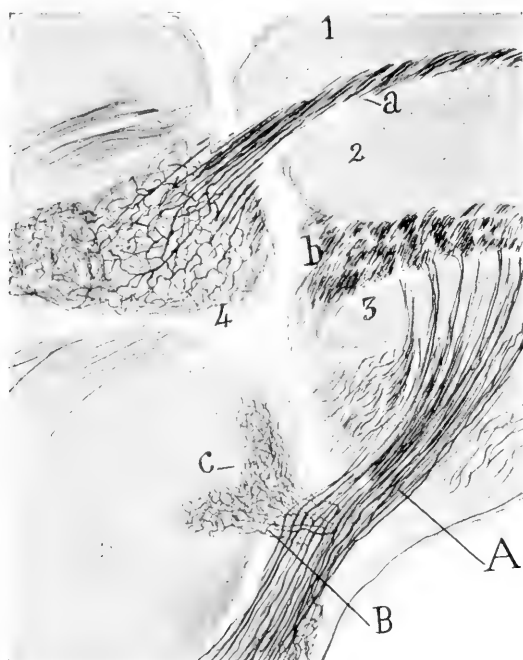


Fig. 64. — Corte horizontal del lóbulo óptico de la libelula. — A, pedúnculo del lóbulo óptico (cordón anterior); B, colaterales de este cordón; a, corriente fibrilar separatoria de los segmentos 1 y 2; b, corriente fibrilar separatoria de los segmentos 2 y 3 del lóbulo óptico; 4, foco cuarto.

emitir tal cual colateral, las cuales cruzan el kiasma y todo el lóbulo óptico para perderse en el origen de la corriente que nos ocupa. En la figura 58, *r* y en la 60, *f*, *g*, se han copiado algunos de estos conductores perforantes.

En cuanto á las *fibras centríugas*, su procedencia en el protocerebrón continúa enigmática, no obstante las investigaciones de Kenyon y Zawarzin. Aun el modo de terminación en los diversos pisos del lóbulo óptico ofrece dificultades de observación á causa de que, antes de descomponerse en los ramajes finales, sus tallos generadores se dicotomizan

en el segmento más anterior del lóbulo óptico y los ramos primeros toman dirección varia y, en gran parte, vertical. Por este motivo las secciones horizontales muestran la mayoría de las ramas iniciales seccionadas de través (fig. 63, a). Sólo, pues, con cierta probabilidad cabe afirmar que las fibras de curso antero-posterior, cuyas proyecciones complicadas mostramos en las figuras 63 y 67, C, pertenecen á conductores del *cordón anterior*.

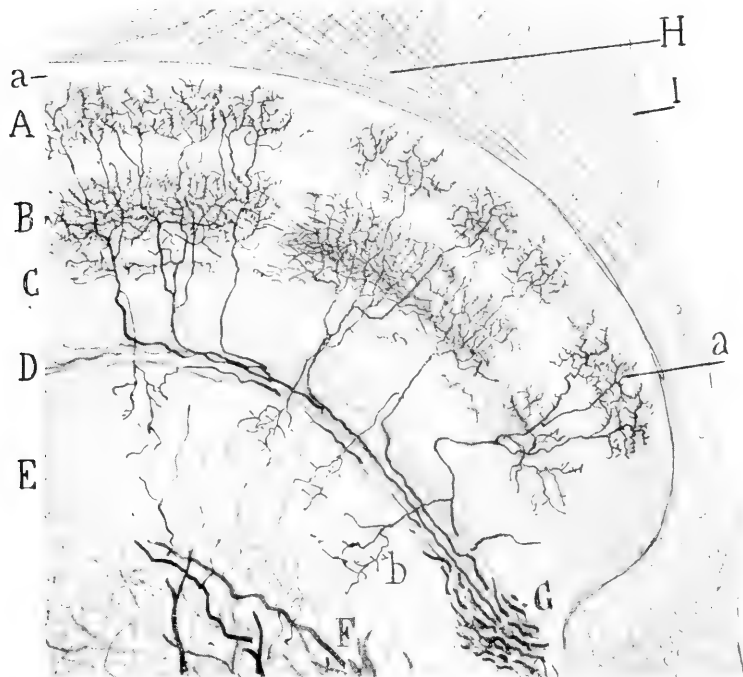


Fig. 65. — Corte horizontal del lóbulo óptico de la abeja. Arborización terminal de fibras centrifugas. — A, arborizaciones para el plexo difuso primero; B, arborizaciones para el plexo segundo y tercero; C, capa de fibras horizontales; D, colaterales recurrentes; E, kiasma; F, macizo granular posterior del lóbulo óptico.

b) *Cordón postero-superior*. — En la abeja y la libelula brota esta corriente nerviosa, según observaron ya varios autores, del contorno interno del lóbulo óptico, particularmente del plano de fibras frontales emplazado en el punto de unión del primero con el segundo segmento de este ganglio. Llegado al protocerebrón, bifúrcase generando dos vías concéntricas que divergen al principio, circulando después en planos diferentes de aquél. Explorado dicho cordón en la mosca azul y tábano, échase de ver que su nacimiento no está en el contorno interno, sino en la porción más interna de la cara anterior del foco ovoideo, donde con-

curre también el abanico fibrilar del *pedúnculo del hileo ó cordón anterior*. Al modo del cordón anterior, resulta asimismo de la convergencia de varios robustos hacecillos desprendidos, al parecer, de toda la cara frontal del ganglio.

Consta principalmente el *cordón postero-superior* de *fibras centrífugas*, aunque no deja de encerrar también, por lo menos en la libelula, *conductores centrípetos*.

Las *fibras centrífugas* imprégnanse muy bien en la abeja, donde se las ve desplegarse en ricas y elegantes arborizaciones, conforme mostramos en la figura 65, *a*. Nótese que sus tallos progenitores emergen del plano fibrilar, en gran parte vertical, residente entre el primero y el segundo segmento del lóbulo óptico; después, tórnanse sucesivamente radiales, y, en fin, se descomponen en un penacho complejo, donde pueden distinguirse tres pisos de ramajes concéntricos: el primero, ó terminal, muy rico en apéndices espinosos, se dilata por el *plexo difuso primero* (fig. 65, *a*); el segundo, muy denso y enmarañado y con indicios de estratificación secundaria, abarca el nivel del *plexo difuso segundo*; en fin, el tercero, el más delgado de todos, reside en este mismo plexo, pero en un plano más profundo ó frontal. Añadamos aún (C) que de la porción radial del tallo suele nacer una colateral retrógrada (fig. 65, *b*) que surte de ramificaciones el plano superficial del *plexo difuso tercero*.

Las referidas *fibras centrífugas* encuéntranse también en la libelula, donde forman primeramente dos capas de fibras concéntricas: una, situada entre el primero y el segundo segmento (fig. 66, C), y la otra, entre éste y el tercero (fig. 66, *m*). Las fibras constitutivas de la *capa primera ó superficial* tuercen, según radios diversos para conductor, para tornarse radiales y arborizarse de modo complicado en el espesor del *primer plexo difuso*, no sin haber suministrado antes á los plexos inferiores del primer segmento dos estratos de ramificaciones colaterales intrincadas y notablemente espinosas (fig. 66, *a, b, d*). En cuanto á las llegadas de la *segunda lámina fibrilar concéntrica*, acaban igualmente mediante enmarañado penacho final en el *plexo difuso primero*, después de emitir dos extensas arborizaciones colaterales: una, distribuída en la región central del segundo segmento, y otra destinada á las zonas intermediarias del primero (fig. 66, *g*).

Arborizaciones análogas, aunque un tanto complicadas, obsérvanse asimismo en el lóbulo óptico de la retina del tábano y de la mosca azul. Las figuras 54, *e, p*, y 55, *c*, nos dispensan de entrar aquí en pormenores descriptivos. Repárese solamente que los parajes principales de arborización son en el tábano los plexos difusos segundo y tercero. Nótese, además que, al nivel del segundo, el ramaje general afecta figura de *ramas*

ó de *bouquets* terminales de elegante aspecto. Los tallos, que en los díteros llegan á su campo de distribución, no por dentro, sino por delante, en sentido radial, dicotomízanse repetidamente durante su trayecto inicial y exhiben á menudo ramas retrógradas para los plexos difusos más profundos (fig. 55, C).

Además de las fibras descritas, de vez en cuando se encuentran otras que parecen cruzar por completo las capas posteriores del lóbuló óptico y ganar, finalmente, el epióptico, donde acaban (ó comienzan) de mane-

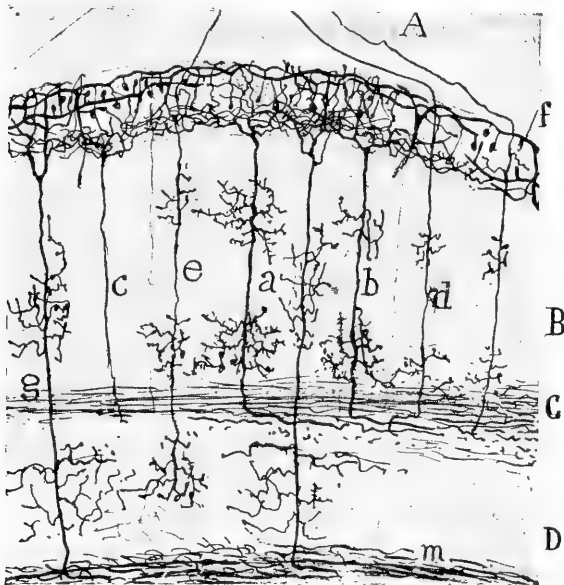


Fig. 66. — Sección horizontal de los segmentos primero y segundo del lóbuló óptico de la libelula. — A, región del kiasma interno; B y D, segmentos primero y segundo del citado lóbuló; *a, b*, fibras centrifugas llegadas de la primera capa fibrilar; *g*, centrifugas desprendidas de la segunda lámina fibrilar; *e*, fibra visual estratificada; *d*, centrifugas que ascienden hasta el epióptico.

ra desconocida. En la figura 57, *c*, correspondiente á la libelula, aparecen dos de estos conductores perforantes, que hemos hallado también en la abeja.

Por lo que toca á las *fibras centripetas*, nuestros estudios son muy incompletos. En los muscoides y libelulidos hemos observado axones, al parecer desprendidos del *cordón supero-posterior*, que se arborizan complicadamente en un extenso foco del *protocerebrón*; pero no hemos conseguido reconocer claramente la posición del soma de origen, ni decidir, por tanto, si emanan de ganglios visuales periféricos ó si arran-

can de las cortezas granulares vecinas del cordón que nos ocupa. Cabe, pues, en lo posible, que algunos de tales conductores representen ramas internas de esos tallos en T, descritos por Zawarzin en las células de las regiones inmediatas del protocerebrón, ó acaso la terminación de aquellas largas fibras perforantes señaladas en el epióptico (fig. 60, g).

Cordón inferior ó comisural. — Brota, en la abeja, del cabo interno del lóbulo óptico, de una región vecina del *cordón supero-posterior*. No así en los muscudos, en donde se origina del lado interno y anterior ó frontal del mismo ganglio, constituyendo al principio tronco común con este último cordón.

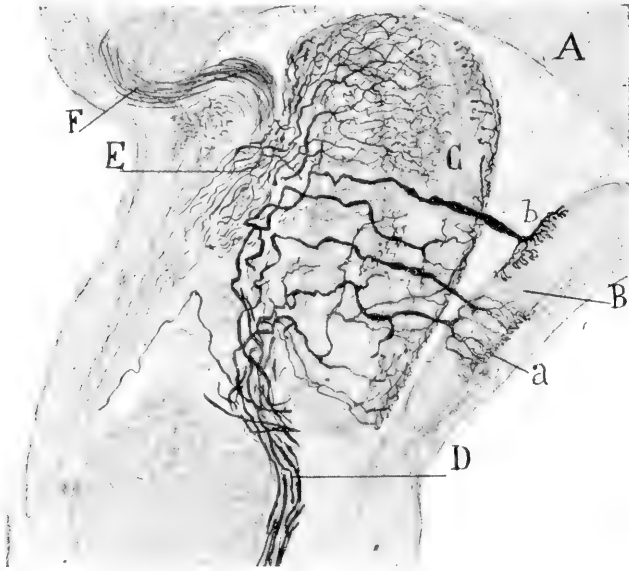


Fig. 67. — Sección horizontal del lóbulo óptico y porciones vecinas del protocerebrón del tábano. — A, epióptico; B, foco laminar; C, foco ovoideo; D, cordón comisural; E, arranque del pedúnculo del hileo; F, haz que se dirige á la retina profunda; a y b, arborizaciones finales de fibras centrifugas colosales.

En los ápidos y libelulidos no hemos podido diferenciar, por lo que toca al modo de su terminación, los componentes de la vía comisural. En cambio, en el tábano y mosca azul cabe seguir, si no todos, algunos de los axones que la integran, según reproducimos un poco esquemáticamente en la figura 67, D. Trátase de robustísimos conductores que abordan el foco ovoideo por el lado anterior interno, en cuyo plano cambian de dirección, tornándose más ó menos verticales. Después de un curso tangencial variable, las robustas ramas primarias citadas conviértense en radiales, atravesando todos los plexos del referido foco y aumen-

tando progresivamente en espesor; cruzan después la corriente del *kiasma interno* y abordan, por fin, el *foco laminar*, en cuyo espesor rematan, desplegándose en dos ó más pisos de arborización intrincadísimos.

Conforme mostramos en la figura 67, ciertos penachos finales acaban en el plexo superficial del foco laminar mediante extensa brocha de apéndices varicosos (*b*); otros concentran sus apéndices en el plexo profundo ó se descomponen en dos pisos concéntricos de ramificaciones (*a*). Como rasgo peculiar de los referidos tallos, deben citarse sus espesamientos lo-

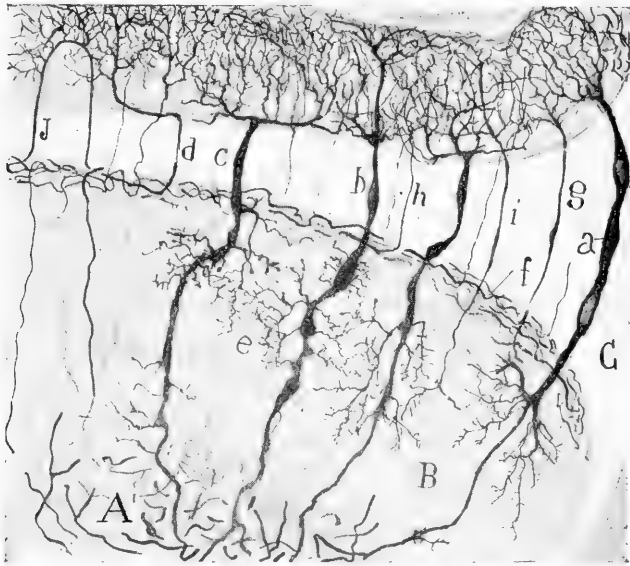


Fig. 68. — Robustas fibras centrífugas distribuidas en los dos focos del lóbulo óptico del tábano. — A, capa de gruesas fibras del foco ovoideo; C, kiasma; B, foco ovoideo; *a, b, c*, fibras colosales de contornos desiguales y dilataciones pseudonucleares.

cales, á veces de colosal dimensión, imitando las dilataciones nucleares, y las angulosidades desconcertantes de su contorno, que recuerdan algo los golfos del contorno de las neuronas multipolares.

Durante su camino, los susodichos ramos primarios emiten numerosas colaterales: ya al nivel del *plexo difuso último* (plexo anterior ó de fibras gruesas) suelen suministrar tal cual ramúsculo varicoso; más espesas, constantes y numerosas son las colaterales arborizadas en el *plexo difuso segundo* (fig. 68, *e*), entre las cuales figuran á veces proyecciones gruesas de curso retrógrado; á la altura de la lámina limitante ó fibrilar del *foco oval*, si no de todos, al menos de algunos tallos, brotan proyecciones de curso concéntrico, en gran parte vertical, que complican el

plexo serpenteante superficial (véase más adelante); en fin, de estas mismas ramas tangenciales (fig. 68, *d, h*) nacen después en ángulo recto multitud de colaterales delgadas, que saltan de un borde á otro del kiasma interno para incorporarse al denso plexo producido en el foco laminar por el penacho terminal de los tallos primarios (fig. 68). Variadísimas disposiciones afectan en el tábano todas estas ramas asociativas interfocales, extendidas, según dejamos dicho, desde la *lámina serpenteante superficial* del foco oval á los diversos pisos del *laminar*. En la figura 68, *d*, aparecen algunas de las disposiciones más comunes, entre otras, la de una fibra (J) que, después de trazar un arco dentro del ganglio laminar, al que abandona numerosas colaterales, se reincorpora al plexo serpenteante tangencial del foco ovoideo.

Por lo que acabamos de ver, las fibras centrífugas llegadas del *cordón comisural* en los tabánidos producen arborizaciones difusas de enorme extensión. Mediante ellas actúan conjuntamente sobre el foco oval y laminar conductores nacidos de focos todavía indeterminados del protocerebrón. Imposible nos ha sido fijar hasta ahora el paraje preciso de contacto de estas fibras con los conductores ópticos terminados en el ganglio visual tercero. Por lo demás, ignoramos á qué categorías de conductores de los ápidos y libelulidos corresponde esta curiosa categoría de axones centrífugos del tábano.

Plexos ó láminas de fibras serpenteantes del lóbulo óptico.—A la manera de la *retina profunda*, contiene también el *lóbulo óptico* láminas concéntricas compuestas de fibras serpenteantes intercaladas á los plexos difusos descritos en los tres segmentos de este centro. Descubiertos en los muscudos por Cajal, los plexos serpenteantes concéntricos han sido confirmados, y más completamente observados por Zawarzin, en las larvas de *Aeschna*. Según este sabio, ciertas colosales fibras que, por el cabo interno del lóbulo óptico, abordarían las susodichas láminas, representarían la porción terminal de las ramas externas de aquellas neuronas gigantes del protocerebrón, citadas más atrás, y cuyo tallo inicial se bifurcaría en forma de T. Mantiene, pues, el histólogo ruso en este punto la misma opinión (procedencia de ramas de tallos en T) defendida por él con relación al origen de las fibras serpenteantes concéntricas de la *retina profunda* ó *epióptico*.

En el tábano y mosca azul es donde mejor se nos han presentado las láminas de fibras serpenteantes. En nuestros preparados distínguense fácilmente: dos en el foco laminar, la *tangencial* y la *profunda*; y tres en el *foco ovoideo*, la *tangencial*, la *intermediaria* y la *tercera* ó *profunda*.

Lámina serpenteante profunda del foco laminar. — Descrita hace

tiempo por Cajal, consta de robustos conductores flexuosos, repetidamente dicotomizados, yacientes entre el muro granular posterior y el plexo difuso segundo. Algunos troncos serpenteantes yacen, sin embargo, como se ve en la figura 69, *h*, en plano más superficial, de preferencia entre el plexo difuso primero y el segundo. Conforme se advierte en la figura 69, de cada una de estas fibras, que corren paralelamente á la dirección del foco laminar, brotan en ángulo recto infinidad de colaterales cortas, las cuales, cruzando normal ú oblicuamente los dos citados plexos difusos, acaban en la porción más superficial del primero mediante un penacho de ramúsculos cortos y varicosos (fig. 69, *a*). El conjunto de

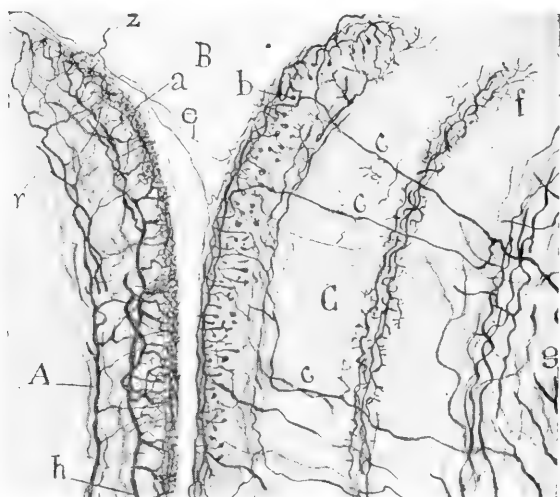


Fig. 69. — Corte horizontal de las dos porciones del lóbulo óptico del tábano. — A, fibras serpenteantes profundas del foco laminar; *a*, lámina ó plexo superficial de este ganglio; C, foco ovoideo; *b*, capa tangencial de éste; *f*, lámina intermediaria de fibras serpenteantes.

estos penachos constituye en las fronteras del foco laminar una empalizada ó franja regular de apéndices varicosos que adquiere en muchos puntos, por la concurrencia y ramificación de arborizaciones de otras procedencias, carácter de plexo condensado y complejo. Hacia afuera, es decir, hacia el epióptico, los troncos de la lámina serpenteante profunda se adelgazan sucesivamente á causa de las muchas dicotomías, acabando por fin mediante arborización semejante á las formadas por las colaterales en el cabo externo del foco que nos ocupa (*r*).

Lámina tangencial del foco laminar. — Acabamos de decir que en ella se concentran las franjas y ramúsculos finales de los robustos tallos del plexo serpenteante profundo, donde abundan las fibras de curso fle-

xuoso; pero esta delgada zona limitante contiene también conductores finos especiales, es decir, no continuados con el sistema de fibras profundas. En la figura 61, *s*, hemos reproducido una parte de este complicado plexo que aparece aislado, con mallas angostísimas y trabéculos erizados de finos apéndices. Acerca de la procedencia de los tallos progenitores, nada seguro podemos afirmar. En un caso sorprendimos la llegada hasta él, donde parecía ramificarse en sentido tangencial, de un axon fino descendido del epióptico (fig. 69, *z*).

Lámina tangencial serpenteante del foco ovoideo. — Señalada y dibujada por Cajal, que conjeturó el origen cerebral de sus conductores, trátase de un plexo aplanado muy complejo, donde concurren, por lo menos, cuatro clases de fibras: *a*) Los tallos serpenteantes tangenciales, vistos por uno de nosotros y confirmados por Zawarzin en las larvas de *Aeschna*, los cuales marchan de dentro afuera acabando mediante ramas terminales en el cabo externo del foco ovoideo, á cuyo plexo primero difuso envían antes infinidad de colaterales breves, varicosas, nacidas en ángulo recto y finadas por intumescencia olivar (fig. 69, *b* y 54, *a*). El conjunto de estas colaterales genera una franja de cordoncitos casi paralelos, de aspecto muy elegante en la mosca azul, algo menos regular y vistosa en el tábano. *b*) Fibras finas serpenteantes de dirección dominante vertical, poco ramificadas, dispuestas en delgada lámina limitante, y cuya procedencia puede atribuirse con cierta verosimilitud á ciertas fibras delgadas bajadas del epióptico (figs. 69, *e* y 61, *r*) y dicotomizadas en el plano de dicha formación laminar. Trataríase, pues, en este caso, no de fibras de origen cerebral, sino de conductores retinianos, acaso de alguna especie poco estudiada de conductores visuales. *c*) Arborizaciones terminales aplanadas de fibras centrífugas ascendentes que atraviesan radialmente todo el foco ovoideo (fig. 69, *c*). *d*) En fin, ramificaciones tangenciales de aquellas fibras centrífugas colosales, de que hemos tratado más atrás (figura 68, *f*), que proveen de ramas, tanto al *foco laminar* como al *ovoido*.

Lámina intermedia de fibras serpenteantes del foco ovoideo. — En diversos grabados, singularmente en la figura 60, *f*, hemos reproducido un plexo de fibras flexuosas, dicotomizadas repetidamente, cubiertas de apéndices espinosos, que marchan de dentro afuera en sentido concéntrico, apretándose en lámina apretada, situada por debajo del plexo difuso segundo, entre éste el tercero. Acerca de la procedencia de este sistema de fibras, cuyo espesor disminuye de dentro afuera, no podemos emitir opinión segura. Probable parece, empero, dada su dirección y el aspecto de sus ramificaciones, que provengan del protocerebrón.

Lámina profunda. — Reside en la periferia anterior del foco ovoideo

y consta de recios tallos serpenteantes en continuación, al parecer, con las expansiones de gruesas neuronas frontales.

Las láminas serpenteantes que acabamos de exponer se encuentran también (salvo las relativas naturalmente al foco laminar) en los ápidos y libelulidos. En nuestras preparaciones encuéntrase tres principales: a) La *tangencial ó posterior*, cuyas colaterales se ramifican prolijamente en el espesor del plexo difuso primero, formando, como en el tábano, complicada empalizada (fig. 66, *f*). En la libelula adviértese que el espesor mismo de la lámina tangencial contiene colaterales emanadas de centrifugas perforantes acabadas en borlas ascendentes (fig. 57, *h*). b) La *lámina serpenteante intermediaria*, situada en la abeja conforme mostramos en la figura 58, *m*, entre el plexo difuso primero y el segundo. c) La *lámina serpenteante profunda*, menos bien limitada que las anteriores, emplazada en la abeja por debajo del plexo difuso segundo, no lejos del plano de fibras centrifugas, cuyos conductores se entremezclan en parte (fig. 58, *n*).

CAPÍTULO IV

Neuroglia de la retina de los insectos.

La disposición real de la neuroglia de los centros nerviosos y retina de los insectos ha sido objeto de escasas investigaciones. En sus estudios del protocerebrón y ganglios visuales, apenas mencionan incidentalmente la presencia de una *glia* intercalar Kenyon y los antiguos histólogos, ante todo preocupados con la tarea de diferenciar los focos nerviosos y averiguar los rasgos estructurales y morfológicos de las neuronas.

Sólo en un trabajo relativamente antiguo de Haller (1905) encontramos algunas nociones, desgraciadamente muy hipotéticas, acerca del tema. Describe este autor, en torno de los ganglios de la abeja, cierta cubierta exterior de la cual parten tractos y filamentos que, penetrando entre los somas de las capas de granos, y anastomosándose entre sí, generarían una red continua de mallas redondeadas. Dentro de los huecos así formados, residiría el cuerpo de una célula nerviosa. Al nivel de los puntos nodales del citado retículo, habitarían los núcleos neuróglícos. Esta red continua y difusa desaparecería, faltaría ó afectaría mayor delicadeza al nivel de la *substancia medular* (zonas plexiformes), advirtiéndose á menudo una especie de membrana separatoria entre el retículo de anchas mallas, característico de las formaciones de granos, y el de huecos angostos, peculiar de la *substancia puntiforme* de Leydig. Además, habiendo aplicado Haller al argumento el método de Weigert para la neu-

roglia, ha creído reconocer, dentro de las referidas trabéculas gliomatosas, verdaderas fibrillas, conforme probaron ya Joseph para el *Chötópodos* y Mack para el *Sipunculus*. Al modo de las hebras descritas por Weigert en los centros nerviosos de los vertebrados, tales filamentos serían independientes, es decir, no anastomosados. En suma; inspirándose en las doctrinas de Weigert y Held, acerca del pretendido *syncytium* gliomatoso de la substancia gris de los centros de los vertebrados, dicho sabio admite, entre las células y fibras nerviosas de los insectos, un retículo continuo, con núcleos en los puntos nodales y cierto sistema anejo de hebras específicas emancipadas, residente en los macizos granulares.

Imagen bien diversa de la neuroglia nos da Cajal en su breve nota de 1909, concerniente á la retina de la mosca. En vez del *syncytium* de Held, la *glia* constaría en los insectos de corpúsculos ramificados independientes. Aunque consignando pocos detalles, distingue ya dicho autor dos tipos de *glia*: la *epitelial*, que encuentra tanto en el epióptico como en la retina intermediaria, y la *neuroglia* genuina, representada por elementos provistos de varias expansiones, de que brotan apéndices colaterales vellosos ó algodonosos, comparables en principio á las proyecciones penniformes de los astrocitos de la substancia gris de los vertebrados. No afirma, empero, rotunda y categóricamente Cajal el carácter gliomatoso de estos últimos corpúsculos. «Nos inclinamos — afirma — á considerar tales células como de sostén, aunque sobre su verdadera naturaleza no sea lícito formular todavía dictamen definitivo».

En cuanto á Zawarzin, nada nos comunica sobre el armazón neuróglíco y epitelial de los focos ópticos, tan importante en los insectos, limitándose á declarar que los somas neuronales están separados por un sistema de tabiques de aspecto estriado, fácilmente impregnables por el cromato de plata. Esta es, por otra parte, la sola *glia*, que es reproducida por el autor ruso, pareciendo no haber encontrado ni astrocitos radiados ni corpúsculos epitélicos (véase la figura 4, lámina III, s, g, del trabajo de dicho sabio).

Y, sin embargo, todo hace pensar, aparte los encuentros de Haller y Cajal, que en los insectos debe existir una neuroglia bien diferenciada. La presencia de la *glia* es tanto más probable cuanto que, animales de organización más sencilla, como los vermes, la poseen, según demostraron hace tiempo las investigaciones de Röhde, de Apathy, Livanow y Sánchez en los *hirudíneos*, y las de Cajal, De Boule y Schneider en el *lumbricus*. De Boule señala en el *lumbricus* legítimos astrocitos. Acerca de la neuroglia de los moluscos, dan noticias numerosos autores. Recordemos, desde luego, á M. v. Lenhossék, que describió en la retina de los *cefalópodos* (*Eledone*) ciertos corpúsculos alargados erizados de apéndice

ces algodonosos, que muy acertadamente comparó con las *fibras de Müller* del órgano homólogo de los vertebrados. En los moluscos *gasterópodos* y otros, han señalado también la presencia de glia asteriforme Röhde, Navias, Havet, Bochenek, Holmgren, Legendre, etc. En fin, en el *anfioxus*, cuya médula espinal ostenta rasgos de organización tan primitivos, se encuentran legítimas células de sostén de tipo epitelial y hasta un sistema complejo de *fibrillas de Weigert*, según puso de manifiesto E. Müller á favor de un método especial, derivado del de Weigert.

A priori, pues, la *glia* de los insectos debe admitirse como hecho real y necesario; y objetivamente diversos autores la han demostrado, aunque no con detalles suficientes.

En cuanto á su origen, difieren los pareceres. Domina, sin embargo, la opinión de que, al igual de las neuronas de los insectos, los corpúsculos gliomatosos de que se acompañan derivan del ectodermo. Brauer sostiene, empero, que en la constitución de la *glia* intervendrían, además de corpúsculos de abolengo ectodérmico, células de progenie mesodérmica, las cuales penetrarían por inmigración en los ganglios de la doble cadena primitiva, multiplicándose y modelándose después para transformarse al fin en elementos estrellados; dictamen defendido también, como es sabido, para la *glia* de los vertebrados por algunos neurólogos.

Las dudas existentes en la actualidad acerca de la disposición real de la neuroglia de los insectos, y el valor fisiológico que actualmente se atribuye á la *glia* después de los trabajos de Fieant, Eisath, Nageotte y Achúcarro, nos han conducido á examinar el tema con particular atención. Por ahora, sin embargo, nos hemos limitado á precisar los caracteres morfológicos de las células neuróglicas, tarea en que sólo el método de Golgi puede asistirnos eficazmente, dejando para ulteriores investigaciones los estudios acerca de la estructura.

De nuestras observaciones en la abeja, libelula y tábano, animales donde mejores impregnaciones hemos recogido, resulta que en los insectos se dan, como en los vertebrados, dos tipos neuróglicos bien acusados: la *célula epitelial*, comparable á la ependimal de los peces; y la *célula neuróglica* propiamente dicha, homóloga, por su disposición y morfología, del corpúsculo en araña de la substancia gris de los vertebrados.

1. **Células epiteliales.** — Rebelde casi siempre á la impregnación argéntica en la abeja, tábano y mosca azul, tiñese, en cambio, en la libelula, á la cual se refiere la figura 70, A, a. Su forma es prismática ó cilindroide, su talla gigantesca, radiada la dirección, disponiéndose en empalizada, más ó menos regular, en torno de los centros. El soma, dilatado en base de cono, constituye con sus compañeros una típica *membrana basal*, en un todo comparable con las capas de este nombre, señaladas

en la retina, cerebelo y médula espinal de los vertebrados. Por debajo de esta *basal* reside el núcleo y comienza el robusto tallo, al principio indiviso, el cual, tras variable recorrido, acaba bruscamente á favor de bifurcación en ramas gruesas, desiguales y acintadas, ó mediante un penacho de apéndices groseros y divergentes. Por lo común, el remate de estos apéndices muéstrase más ó menos dilatado, con excrecencias laminares y como lanceoladas (*a*). El conjunto del grosero penacho terminal recuerda algo el rameado del asta del ciervo. En ciertos preparados estas ramas exhiben un aspecto estriado como si resultaran de la asociación de fibrillas muy próximas (fig. 70, K).

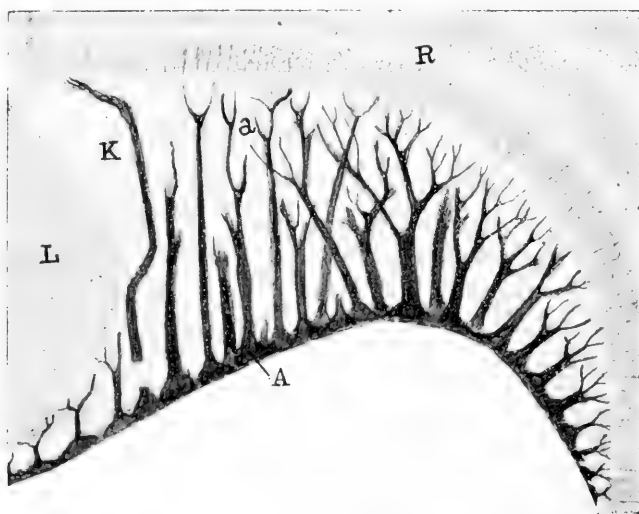


Fig. 70.—Células epiteliales periféricas del kiasma interno de la libelula.—A, cuerpos celulares; R, retina profunda; K, kiasma; L, lóbulo óptico; *a*, penachos terminales.

En ningún caso penetran tales apéndices en el espesor de la *substantia punctiforme* de Leydig, hasta cuyas fronteras llegan: el territorio de distribución hállase representado por los kiasmas y los macizos de granos del epioptico y tercer ganglio visual.

Por adaptación á la estructura y dimensión de la trama nerviosa á que se asocian, modifican las células epiteliales su forma y longitud. Cortas y rápidamente resueltas en penacho terminal al nivel de los poco espesos macizos granulares, alcanzan gran longitud en las formaciones más robustas de este género y, sobre todo, al nivel del kiasma interno, donde, según sabemos, se congregan numerosas fibras de tránsito.

Aunque sólo el método de Golgi da imágenes claras de la morfología del corpúsculo epitelial, es dable, empero, reconocerlo también en los

cortes del protocerebrón y ganglios ópticos coloreados por los métodos comunes. En efecto, examinando atentamente con el 1'30 de Zeiss la cubierta envolvente de los centros nerviosos, distínguese, además de la capa basal y de los núcleos correspondientes (fig. 71, F, E), cierta prolongación cónica, grosera, radiada, de curso vario, que se pierde entre los somas de las cortezas neuronales. En ocasiones, sobre todo cuando se explora la capa limitante de las formaciones granulares (abeja, tábano), las imágenes producen la impresión de que, del lado profundo de la célula, brotan no una, sino varias prolongaciones. En estas regiones, el núcleo, más robusto que el de los granos, destaca bien por la riqueza de sus granulaciones cromáticas.

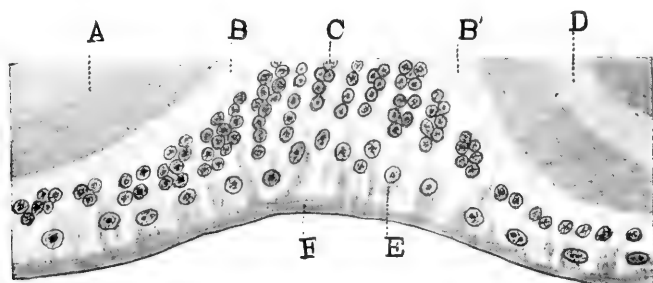


Fig. 71. — Aspecto de los elementos epiteliales en los preparados comunes. Región kiasmática. — A, lóbulo óptico; D, epióptico; C, granos de la región kiasmática; E, célula epitelial; F, capa basal.

Es imposible dejar de homologuizar la empalizada epitelial periférica de los insectos con las células del epéndimo de los vertebrados y del anfibio. Ambas clases de células poseen forma radiada y constituyen empalizada; sus somas, dilatados en cono, se alinean, formando capa continua guarnecida de basal. La diferencia estriba solamente en que, mientras en los vertebrados el epitelio rodea cierto conducto central, creado por invaginación del ectodermo, en los insectos, donde semejante repliegue no tuvo lugar durante la época embrionaria, el epitelio reside en la periferia.

Fuera muy instructivo é interesante estudiar las vicisitudes ontogénicas, en cuya virtud las células ectodérmicas del insecto han venido á formar la empalizada epitelial periférica. Por desgracia, los embriólogos que se han consagrado á explorar el desarrollo del sistema nervioso de los insectos (Hatschek, Kowalewsky, Viallanes, Patten, Heider, Henneguy, Heymons, Grassi, Wheeler, etc.) no dan detalles acerca de estas metamorfosis. Y los esquemas de Heider y Wheeler, si nos ilustran algo acerca del origen de las neuronas (fases *germinal*, de *ganglioblasto*, etc.), dejan en la sombra el desarrollo del corpúsculo neuróglico y epitelial.

En todo caso, enseñan algo importante que importa recoger, porque armoniza bastante bien con la disposición antes referida, á saber: que ontogénicamente, el sistema nervioso del insecto resulta, no del repliegamiento hacia el *celoma* del *ectodermo* (estilo de los vertebrados), sino de la *delaminación* de esta hoja, ó en otros términos, de la caída de la capa profunda de la porción espesada de dicha lámina. Presupuesto tal mecanismo evolutivo, que ha sido también reconocido en otros articulados, nada más fácil de comprender que la ausencia en los invertebrados de una cavidad endodermal, é imaginar el modo cómo los elementos más profundos del ectodermo llegaron á constituir, en torno de los *ganglioblastos* de Wheeler, una empalizada envolvente. De todas maneras, los detalles de semejante evolución son todavía desconocidos. Sólo el método de Golgi, aplicado á las fases más tempranas de la ontogenia, podría quizás esclarecer este punto importante.

Células neuróglícas. — Así designamos ciertos elementos voluminosos, de dirección radiada, situados, por lo común, en las fronteras de las formaciones plexiformes de los ganglios cerebrales, y caracterizados por exhibir expansiones recubiertas de una infinidad de ramúsculos flexuosos, irregularizados por crestas y golfos menudísimos. El conjunto del ramaje exhibe aspecto bastante semejante al de las expansiones neuróglícas de la substancia gris de los vertebrados, con la diferencia de que los apéndices penniformes son mucho más finos y granulados y dejan entre sí espacios harto más angostos (figs. 72 y 73).

Los núcleos de estos corpúsculos son bien perceptibles en los cortes coloreados por los métodos comunes (hematoxilinas, anilinas, etc.). Distingúense de los neuronales por su mayor tamaño, su forma frecuentemente elipsóidea ó triangular, y la riqueza excepcional de su red cromática. En el epióptico y lóbulo óptico de la abeja, del tábano, mosca, etc., nada más fácil que diferenciar los susodichos elementos de las vecinas neuronas, á causa de la abundancia del protoplasma y de la posición frecuentemente tangencial del núcleo, que parece costear el límite de las formaciones plexiformes. Pero, naturalmente, el estudio preciso de la morfología del soma y expansiones, sólo en los preparados de Golgi puede realizarse.

El soma de los elementos neuróglícos es frecuentemente piriforme y reside constantemente en las fronteras de las masas plexiformes (*Punksubstanz*), á las cuales envían sus prolongaciones. Todas esas hileras marginales de núcleos que se dibujan, en los cortes teñidos por la hematoxilina, en la vecindad de la substancia puntiforme, pertenecen á los referidos elementos. En algunos casos, el cuerpo celular mismo preséntase erizado de espinas y hasta puede ostentar tal cual prolongación

radial gruesa, dirigida hacia la periferia; mas tales apéndices basales son cortos, groseros y suelen carecer de la borra especial ó revestimiento algodonoso característico del ramaje destinado á las formaciones plexiformes.

Del soma parten habitualmente una ó varias expansiones recias, lisas, que se dividen sobriamente al penetrar en la substancia puntiforme. Células hay de figura francamente estrellada, por arrancar de la porción del soma orientada hacia la citada substancia, dos, tres y hasta cuatro prolongaciones más ó menos paralelas. Cuando estas expansiones se insi-



Fig. 72. — Célula neuróglia del lóbuló óptico de la abeja.



Fig. 73. — Célula neuróglia del epióptico del tábano.

núan en los plexos de conexión, cúbrese rápidamente del mentado vello colateral; mas al atravesar aquellas regiones donde se congregan robustas fibras de paso (ciertas capas de *fibras serpenteantes*, etc.), la borra colateral desaparece ó se rarefacta. En fin, cada rama acaba, dentro de las formaciones plexiformes, por un copo de ramitas cortas, fuertemente varicosas, del mismo tipo que los tantas veces citados apéndices velloosos ó algodonosos, si bien más laxamente dispuestos (fig. 72, *b*).

La forma, tamaño y orientación de los corpúsculos neuróglia varían un tanto según los focos nerviosos á que se asocian. Referiremos aquí brevemente las modificaciones de adaptación que se encuentran en cada segmento retiniano.

Neuroglia de la retina intermedia. — Si hemos de juzgar por las hileras regulares de núcleos neuróglícos observables dentro y en las fronteras de la formación plexiforme (preparados comunes), la *glia* de este segmento visual debe ser muy importante. Ya uno de nosotros descubrió hace tiempo en el mencionado centro (mosca) cierta fila regular de corpúsculos cilindroides terminados en la vecindad de los granos mediante penachos de hebras divergentes. De vez en cuando, vense también en la abeja troncos mutilados de células quizás pertenecientes á esta especie, así como cierta trama intercalar como fibrosa. Mas, por desgra-

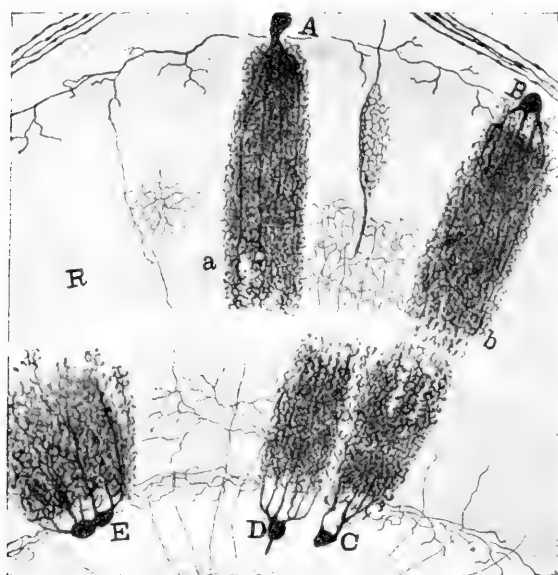


Fig. 74. — Neuroglia de la retina profunda del tábano. — A, B, células radiadas externas; C, D, E, células radiadas internas; a, b, ramitas terminales.

cia, nuestras impregnaciones son tan incompletas que nada positivo podemos añadir á la antigua descripción de Cajal. Exige, pues, este punto más detenidas investigaciones.

Neuroglia de la retina profunda. — Por fortuna, nuestros preparados muéstranse aquí harto más expresivos, permitiendo la diferenciación de varios tipos de elementos, á saber: los *radiados externos* de la retina profunda (fig. 74, A), los *radiados internos* de la misma (E) y los *elementos coronarios* ó constitutivos de la trama fibrilar intercalados á los somas del epióptico.

Los *radiados externos* tiñense bien en el tábano, al cual se refiere la figura 74, A, B; con casi iguales atributos aparecen en la abeja y mosca

azul. De un soma piriforme ó semiésférico parten uno, dos ó más brazos paralelos, productores de un plexo esponjoso, extendido, por lo común, hasta la zona tercera serpenteante ó algo más allá. La reunión de estos ramajes terminales constituye una urdimbre continua difundida por todas las capas externas (*plexos difusos primero, segundo y tercero*) de la retina profunda. Sus apéndices más profundos tocan á los llegados de los elementos radiados internos (fig. 74, *a, b*). La especie de esponja así for-

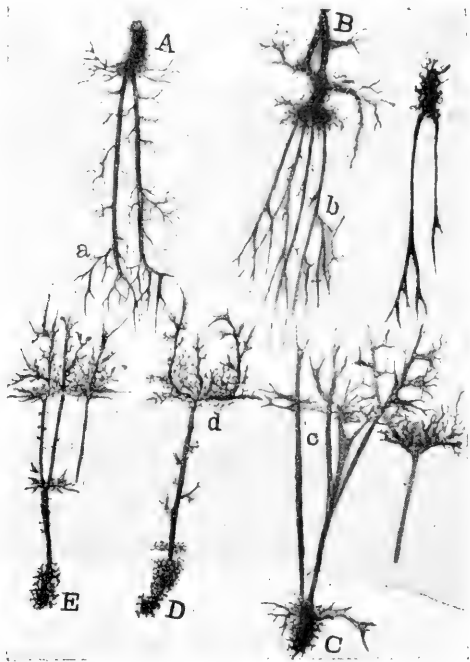


Fig. 75. — Células epiteliales dislocadas ó neuroglia desprovista de filamentos algodonosos. Epióptico del tábano.

mada ofrece estratos claros ó bandas de menos densidad, al nivel de las cuales se alinean y articulan las neuronas del epióptico. Esta particularidad preséntase claramente en la figura 76.

Como variante de este tipo gliomatoso reproducimos en la figura 75, A, B ciertas células caracterizadas por la pobreza ó la total ausencia de vello algodonoso. Las ramas radiales corren ligeramente divergentes hasta descomponerse en un grupo de cabos ensanchados que recuerdan el remate de una escoba. Como se ve en la figura 75, el número de estas ramas descendentes, que no pasan más allá del plexo serpenteante tercero, varía en los diversos elementos. Notemos el cabo puntiagudo de los

apéndices finales y ciertos ensanchamientos membraniformes situados al nivel de las dicotomías. En fin, el soma preséntase á menudo recubierto de vello, y de su lado superficial parte tal cual proyección tuberosa circulante entre los granos (fig. 75, A, B).

Acaso estos elementos desnudos representan, más que corpúsculos neuróglícos, células *epiteliales dislocadas* ó emigradas. Al menos, la analogía muy acentuada de sus sendos penachos terminales autoriza esta asimilación.

Los *elementos radiados internos* ostentan atributos muy semejantes á los *externos*, salvo la posición del soma, radicante en pleno kiasma interno, cerca de la frontera de la retina profunda. En la figura 76, A, B, presentamos dos células de este género tomadas del epióptico de la abeja; mientras que en la figura 74, D, C, mostramos los elementos congéneres del tábano. Repárese la existencia de un corpúsculo de soma piriforme ó alargado relativamente pequeño, y la de otro provisto de soma transversal y guarnecido de varios tallos ascendentes radiados (fig. 74, E). Esta última modalidad fué ya reconocida y dibujada por Cajal en la retina de la mosca azul. De ordinario, el plexo esponjoso creado por las referidas células cesa en el límite inferior de la lámina serpenteante tercera; algunas ramas, sin embargo, pueden remontarse más y entrar en contacto con las emanadas de la *glia* radiada externa. En fin, es común notar cierto aspecto estratificado de los plexos algodonosos, esto es, unas claras de apéndices relativamente flojos y zonas más oscuras de filamentos más densos. En la figura 76, A, correspondiente á la abeja, aparece bien esta disposición.

Como *elemento epitelial dislocado*, semejante al descrito más atrás, cabe también estimar ciertas células radiadas, robustas, desprovistas de vello algodonoso ó portadoras de escasos apéndices de este género, cuyos tallos acaban mediante un penacho de ramas divergentes, aplanadas, con dilataciones triangulares en los puntos divisorios y en las porciones preterminales de las mismas. El conjunto de tan singular ramaje (que recuerda el asta del ciervo) extiéndese por la lámina tercera de fibras serpenteantes; algunos apéndices ganan, sin embargo, el plexo difuso tercero, y aún pueden remontarse más arriba (fig. 75, C, D, E).

Los *elementos neuróglícos coronarios* imprégnanse de modo que dificultan la determinación de su morfología. En el tábano, donde la trama separatoria del soma neuronal tiñese á menudo, obtiéndose una imagen semejante á la descrita y dibujada por Zawarzin, esto es, cierto sistema continuo de tabiques compuestos al parecer de dos cosas: una materia amorfa coloreable en pardo claro por el cromato de plata, y ciertos hacillos de sutiles hebras tingibles en rojo obscuro, y, al parecer, inclui-

das en la ganga amorfa anterior. Semejantes fibrillas corresponden ve-rosímilmente á los filamentos intersticiales que Haller coloreó en la abeja por el método de Weigert para la *glia* (fig. 77, A, B).

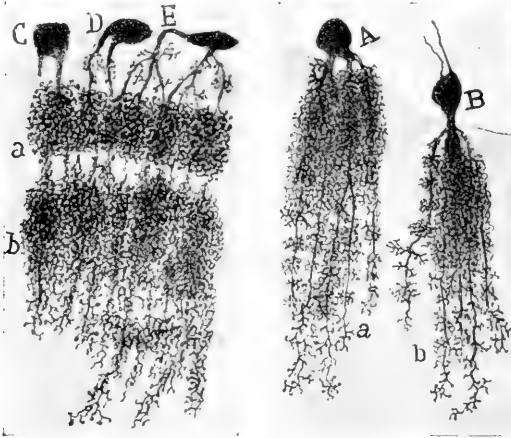


Fig. 76. — Algunas células neuróglícas de la abeja. — A, B, corpúsculos radiados internos del epióptico; C, D, E, corpúsculos posteriores del lóbulo óptico.

Mas cuando se trata de averiguar las conexiones que los citados tabiques fibrilares contraen con las células de la *glia*, surgen las dudas. Las hebras mencionadas ¿residen dentro del protoplasma de corpúsculos epitélicos marginales especiales, ó se trata más bien de formaciones libres,

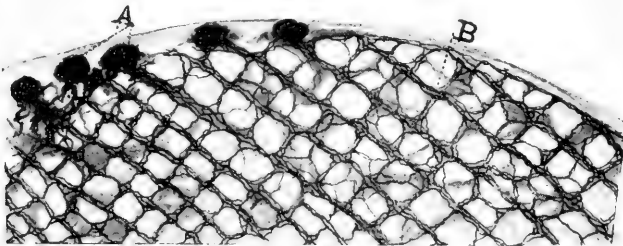


Fig. 77. — Trama alveolar fibrosa de la zona de los granos (ganglio coronario) del epióptico del tábano. — A, cuerpos celulares; B, tabiques intersomáticos con fibrillas.

es decir, de esas fibrillas consideradas por Weigert como organitos independientes y emancipados? Y si, inspirados por la disposición gliomatosa de los vertebrados (véanse los últimos trabajos de Achúcarro y Cajal acerca de este punto), aceptamos la primera opinión, ¿en qué parte del epióptico yace el soma cuyas expansiones ofrecen la susodicha diferenciación fibrilar?

En el tábano nos ha parecido que el sistema intergranular de tabiques es dependencia de ciertas células marginales, semejantes en tamaño y forma general á las epiteliales (fig. 77, A). Del cabo interno de tales corpúsculos emergerían uno ó varios tallos cuyas sucesivas ramificaciones producirían, al entrecruzarse, la aludida disposición alveolar. Mas las impregnaciones de tales elementos son algo confusas, no eliminando enteramente la posibilidad de que, por azares del depósito metálico, se hayan conglutinado y como fundido en masa continua algunas células epitelícas (tipo común) y el sistema alveolar intersomático.

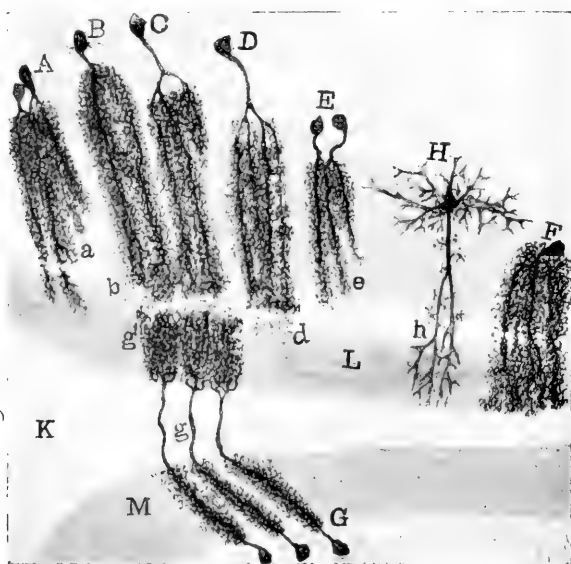


Fig. 78.—Células neuróglícas del lóbulo óptico del tábano. — A, B, C, D, E, F, células anteriores distribuidas por el foco ovoideo; G, células posteriores distribuidas por ambos ganglios; K, kiasma interno.

Neuroglia del lóbulo óptico. — Discrepa un tanto la disposición de ésta en los dípteros de la de los himenópteros y neurópteros.

En todo caso, los insectos examinados exhiben siempre dos series marginales de células neuróglícas: la serie *anterior* ó frontal, y la *posterior* ó caudal. Por ejemplo, en la abeja, según aparece en la figura 76, C, D, la *serie caudal* ó *posterior* consta de células piriformes, fusiformes, ó estrelladas, cuya zona reside entre el kiasma y la zona limitante del lóbulo óptico. Del lado anterior del cuerpo celular brotan uno, dos ó más tallos, los cuales, cruzada la zona tangencial, generan varios pisos de plexos algodonosos sumamente densos. Al nivel de los planos de fibras de paso, el plexo se rarefacta y aun puede faltar (fig. 76, a). Los detalles de las ve-

llosidades que en la abeja cubren cada tallo, han sido reproducidos en la figura 72. Encuéntanse dos modalidades algo diversas: una, profusa en tallos productores de plexos complicados; la otra, más pobre en ramos primarios y secundarios y quizá, en este caso, menos completamente impregnada. En el tábano y en la mosca, la serie de las células frontales suele formar plexos solamente para los dos tercios anteriores del foco ovoideo; el tercio dorsal es territorio terminal de los elementos dorsales (fig. 78, G).

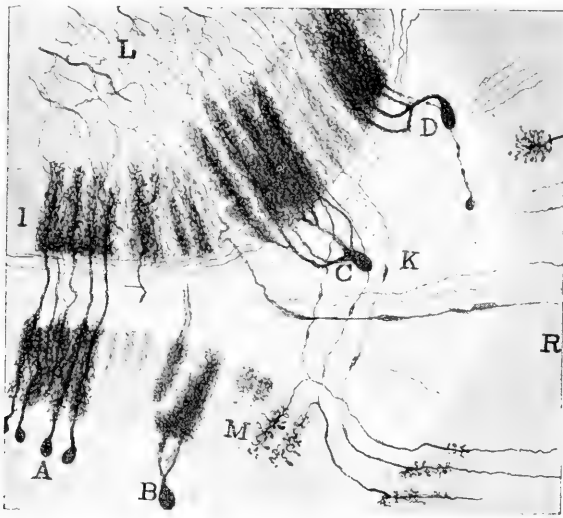


Fig. 79.—Células neuróglícas del lóbulo óptico de la mosca azul. — A, células destinadas a los dos focos de este lóbulo; C, D, elementos neuróglícos dorsales ramificados exclusivamente en el foco ovoideo; K, kiasma; R, epióptico; L, ganglio ovoideo; M, foco laminar.

Pero en el tábano y mosca azul, por consecuencia de la segmentación del lóbulo óptico, la disposición neuróglíca se complica. Además de los corpúsculos *frontales* y *dorsales*, cuya disposición se asemeja a la de los congéneres citados de la abeja, encuéntrese cierta elegante empalizada de elementos dorsales, piriformes, provistos de una ó dos expansiones, que cubren de ramúsculos algodonosos, tanto el *foco laminar* como el *ovoideo*. En la figura 78, G, donde han sido representados estos elementos, échase de ver que los tallos, de acuerdo con la regla enunciada más atrás, muéstranse desnudos mientras circulan por la región kiasmática, recubriéndose de espeso bello á la altura de las formaciones plexiformes. Las arborizaciones de la porción terminal de los citados tallos perforantes limitanse de ordinario á las zonas del tercio externo del men-

cionado foco. En la figura 79, A, B, mostramos estos mismos elementos tomados del lóbulo óptico de la mosca azul.

Aparte estos curiosos corpúsculos perforantes ó bivenachados, el tábano y la mosca azul ostentan determinada formación especial de *glia* frontal alineada en el confin posterior del foco ovoideo (fig. 79, C, D). Los somas de tales elementos, tanto más robustos cuanto más laterales, emiten uno ó varios troncos que cubren de vello complicado las zonas correspondientes á los dos tercios dorsales del mismo.

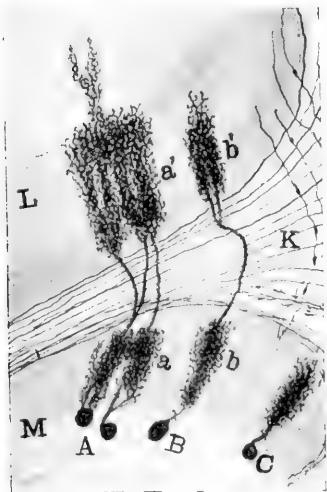


Fig. 80. — Algunos elementos neuróglícos dorsales bivenachados del lóbulo óptico del tábano. — K, kiasma interno; L, lóbulo interno.

En fin, en el tábano, el foco ovoideo ofrece también, aunque más raramente que el epióptico, aquel tipo neuróglíco que hemos llamado *célula epitelial dislocada*. Como aparece en la figura 78, H, estos corpúsculos exhiben un soma cubierto de apéndices espinosos destinados á la región de los granos y una escoba de vergas ligeramente divergentes que se prolongan hasta la cara anterior del foco ovoideo, es decir, de la frontera del kiasma interior.

En conclusión: la neuroglia de las zonas plexiformes de la retina de los insectos concuerda fundamentalmente con la hallada por Lenhossék en los cefalópodos y, sobre todo, con el *astrocito* de la substancia gris de los vertebrados. Al modo de éste, genera también un fieltro apretadísimo de apéndices colaterales interpuestas á todas las ramificaciones dendríticas y nerviosas, y destinado, verosíblemente, á evitar la filtración colateral de las corrientes, es decir, la creación accidental de *cortos circuitos* en aquellos parajes en que los apéndices neuronales no deben entrar en articulación comunicativa. La diferencia morfológica que separa la neuroglia de los insectos de la de los vertebrados superiores, estriba en la orientación radial de los tallos y en la enorme longitud de los mismos; pero esta orientación dominante, explicable por la ontogenia, encuéntrase también, según es bien sabido desde los trabajos ya antiguos de Cajal, Retzius, P. Ramón, Cl. Sala, Van Gehuchten, Athias y otros, en la médula espinal y centros ópticos de los vertebrados inferiores.

La hipótesis de la *función aisladora* de la *glia*, sugerida hace tiempo

por P. Ramón y uno de nosotros, considerada como idea plausible por v. Lenhossék, no excluye el dictamen de los modernos autores (Fieandt, Eisath, Nageotte, Mawas, Achúcarro, Cajal, etc.), quienes atribuyen á la neuroglia de la substancia gris un papel fisiológico semejante al desempeñado por las glándulas de secreción interna. Hasta qué punto esta concepción sea aplicable á la *glia* de los articulados, es cuestión que intentaremos dilucidar ulteriormente, aplicando, al efecto, los nuevos métodos reveladores de la textura del protoplasma neuróglico.

CAPÍTULO V

Algunas consideraciones generales y conclusión.

Del largo y fatigoso análisis anatómico que acabamos de hacer de los ganglios ópticos de los insectos, despréndense varias conclusiones de orden homológico, morfológico y fisiológico, que vamos á exponer sumariamente.

1. **Homología de la retina de los insectos con la de los vertebrados y cefalópodos.**—Poco diremos de esta homología entre los tres tipos de retina de organización superior que conocemos, porque ha sido recientemente interpretada por Zawarzin, con cuyas conclusiones estamos completamente de acuerdo. Por otra parte, esta labor comparativa fué ya realizada hace tiempo por Lenhossék (comparación de la retina de los cefalópodos con la de los vertebrados) y por Cajal (comparación de la retina de los muscudos con la de los cefalópodos y la de los vertebrados).

Inútil es manifestar (ello se deduce de todo lo expuesto) que nuestro trabajo actual corrobora completamente las interpretaciones dadas por v. Lenhossék, Kenyon, Cajal y Zawarzin acerca del carácter retiniano de lo que comunmente designan los naturalistas en los articulados con el nombre de *lóbulo óptico*. Asimismo coincidimos con Zawarzin, según dejamos expuesto, en estimar el tercer ganglio visual de los insectos (*masa medular interna*, de Viallannes) como un *centro visual primario*, comparable en principio con el *lóbulo óptico* ó *tubérculo cuadrigémino anterior* de los vertebrados. Consignadas ya en el capítulo I, y con ocasión de la enunciación de los estratos retinianos, las homologías particulares de cada capa, fuera redundancia reproducirlas ahora.

Limitarémonos tan sólo á hacer notar que las diferencias macroscópicas (formas exteriores de los segmentos retinianos) y microscópicas (formas neuronales, series de articulación, etc.), que separan la retina de los articulados de la de los vertebrados, obedecen, según ha sugerido uno

de nosotros en reciente comunicación (1), á dos exigencias primordiales: Una de ellas, de significación fisiológica enigmática, consiste en el establecimiento de dos kiasmas intra-retinianos sucesivos, con que el órgano visual receptor afecta organización segmentaria; la otra, de valor fisiológico más accesible, consiste en la dislocación, por motivos tróficos, del soma neuronal. Digamos algo acerca de este principio recientemente formulado por uno de nosotros:

En sentir de Cajal, en los vertebrados (salvo excepciones), el núcleo y el soma escogen como lugar estratégico para cumplir lo más económica y eficientemente sus funciones, el centro dinámico del protoplasma, es decir, el punto en que las corrientes celulípetas se reflejan para convertirse en celulípetas. La coincidencia topográfica de las dos principales actividades del soma (*actividad trófica y capacidad conductriz*) es posible, porque adscripto al cuerpo celular existe constantemente en los vertebrados uno ó varios capilares sanguíneos encargados de la alimentación *in situ* del núcleo y demás factores tróficos del protoplasma. Mas en los invertebrados dotados de ganglios de gran volumen, los capilares intranerviosos no han aparecido todavía. Por consiguiente, la masa neuronal se nutre por imbibición en el seno de extensa cavidad linfática, desagüadero general de los grandes vasos.

Acomodándose, pues, á esta situación periférica de la fuente circulatoria, el soma necesita, si ha de cumplir con sus actividades tróficas, emigrar hacia la gran laguna nutritiva, abandonando aquella posición estratégica ocupada en los invertebrados más inferiores, cuando la centralización ganglionar se había apenas iniciado (morfología bipolar y multipolar común en las *planarias*, *colenterados*, etc.). De todo ello resultó una disociación topográfica de las dos mencionadas funciones.

La actividad *trófica* concentróse en el soma emigrado, que perdió por compensación su actividad propagatriz; mientras que las dendritas y axon conservaron y perfeccionaron el oficio *conductor*. En fin, para no estorbar el establecimiento de vías nerviosas en los lugares adecuados y mantener la necesaria unión entre el segmento conductor y el segmento trófico, creose un largo mango, de posición y dirección indiferentes, capaz de propagar el impulso trófico, pero refractario á la conducción del impulso nervioso. Como pruebas de indicio de esta interpretación, aduce Cajal, entre otros, tres hechos singularmente expresivos:

- a) En aquellos invertebrados donde existen ya capilares intranerviosos (retina de los cefalópodos, etc.), las formas multipolares abundan.
- b) Cuando en los invertebrados las neuronas no viven centralizadas, sino

(1) *Cajal*: Significación fisiológica de la morfología de las neuronas de los invertebrados. *Sociedad Española de Biología*. Sesión de Diciembre de 1915.

diseminadas ó reunidas en pequeños grupos, bañándose libremente en el plasma ambiente (*células sensitivas* de moluscos y vermes, *corpúsculos simpáticos del hirudo*, etc.), la forma adoptada es la bipolar (forma ideal de la neurona) ó multipolar, con el núcleo situado en el punto de confluencia de las expansiones celulípetas y celulífugas. c) En fin, en el *anfioxus*, cuya médula espinal carece aún de capilares, las neuronas afectan disposición piriforme, yaciendo en la superficie de la rendija ependimal, bañado el soma por el plasma ambiente en comunicación con el circulante por los intersticios del mesodermo.

Aplicando esta concepción á la explicación de la estructura de la retina de los insectos, muchas disposiciones morfológicas difíciles acaban por justificarse teleológicamente. Compréndese el por qué utilitario de la segmentación retiniana, la posición periférica de los somas, la longitud desmedida de los mangos, la posición insólita de las dendritas, etc. Es más, á la luz de este principio, la lejana analogía percibida entre la retina del insecto y la del vertebrado acentúase notablemente, perdiendo todo lo que, á primera vista, pudiera parecer artificioso y forzado. En efecto, si, á ejemplo de Cajal, del órgano visual del insecto descontamos el hecho fatal de la dislocación del soma, por exigencias nutritivas; si imaginamos que, á semejanza del vertebrado, la retina cuenta con abundante provisión de capilares, y los núcleos neuronales consiguen ocupar libremente su puesto estratégico, la analogía entre ambos aparatos visuales conviértese casi en identidad.

En la figura 81 damos un esquema donde se aprecia hasta qué punto el principio de la emigración trófica del núcleo ha alterado — sin variación esencial del orden y posición de las vías nerviosas y articulación de los tres anillos neuronales — la fisonomía estratigráfica de la retina de los insectos. Al lado de esta figura dibujamos la retina ideal de este animal, es decir, lo que fuera este órgano si el desarrollo de capilares propios hubiera consentido que el soma y núcleo ocuparan dentro de la célula su lugar adecuado (fig. 82).

Confrontando esta retina ideal del insecto con la de los vertebrados (figuras 82 y 83), todas las dudas se disipan *in continenti*, imponiéndose imperiosamente las homologías esenciales sugeridas por Kenyon, Cajal y Zawarzin. Y todavía se acentuaría el parecido si se hubiera prescindido de los dos cruces intra-retinianos, que constituyen una de las originalidades más notables de la retina de los articulados.

La concordancia podría extenderse hasta las vías intra-retinianas transversales ó asociativas si, como ha sugerido uno de nosotros (1), cu-

(1) *Cajal*: El plan fundamental de la retina de los insectos. *Sociedad Española de Biología*. Sesión de Noviembre de 1915.

piera homologuizar las células centrifugas breves emplazadas por debajo de la retina intermedia con las *neuronas horizontales* de la retina de los vertebrados (figs. 83 y 82, *d*).

Con todo lo cual no pretendemos afirmar que la retina de los insectos deje de ofrecer algunos rasgos de organización originales, específicos ó poco ó nada representados en los vertebrados. Aludimos, sobre todo, á

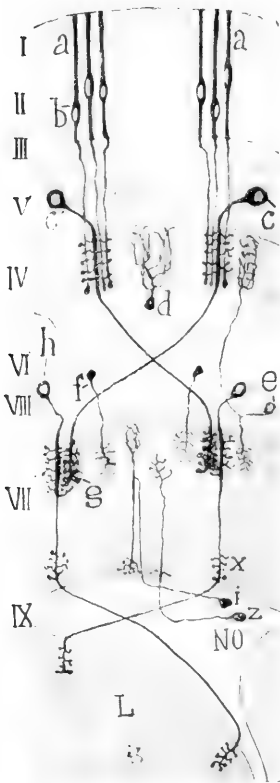


Fig. 81. — Esquema de las tres empalizadas neuronales de la retina de un insecto. Los somas aparecen en su posición natural. — *a*, bastoncito; *b*, núcleo del bastón; *c*, segunda neurona visual; *h*, tercera neurona visual; NO, nervio óptico; L, lóbulo óptico.

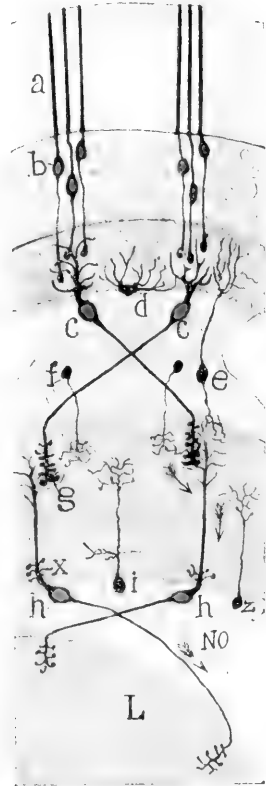


Fig. 82. — Esquema de las tres empalizadas neuronales de la retina de un insecto. Para que la comparación con la retina de los vertebrados sea más fácil se ha rectificado la posición de los núcleos, emplazándolos en los parajes donde habitan en los vertebrados. Las letras marcan los mismos elementos que en la figura precedente.

la abundancia extraordinaria de *células de expansión centrifuga*, situadas, ora por debajo de la retina profunda, ora entre ésta y la intermedia, y cuyos penachos finales se asocian á la construcción de las zonas

plexiformes, articulándose especialmente, según dejamos consignado más atrás, con un sistema especial de dendritas (expansiones axípetas basales) de la segunda y tercera neurona visual (fig. 81, *s, i*).

Otra peculiaridad de la retina de los insectos consiste en la presencia de *neuronas de asociación interzonal*, esto es, de esas células del *tipo tercero*, cuyo mango, dividido en T, extiende una rama para la retina profunda y otra para la intermedia (fig. 81, *e*). Sin embargo, explorando las monografías consagradas por Cajal al análisis de la retina de los vertebrados, se sorprenden células que, sin grande esfuerzo, pudieran asimilarse á las centrifugas interzonales (fig. 83, *e*). Por ejemplo: en la retina de la *perca* señala ciertas amacrinas asteriformes, provistas de expansiones ascendentes para la *capa plexiforme externa* y descendente para la *plexiforme interna*. Células análogas encuentra Cajal también en los batracios y mamíferos (fig. 3, lám. II, *h, i*). Estos elementos, representantes de un género numerosísimo en los insectos, disminuyen mucho y acaso se extinguen del todo en muchos vertebrados superiores. Posible parece que los elementos en T de la retina de los insectos se hayan convertido en las células de axon corto de la de los mamíferos, como insinúa recientemente uno de nosotros. En todo caso, los pocos corpúsculos algo semejantes á dichos elementos de expansión bifurcada (atendiendo á la distribución de sus expansiones) hallados por Cajal en los mamíferos, ofrecen ya manifiesta diferenciación axónica (véase la lámina V, fig. 2, *g*, del trabajo de conjunto de este autor en *La Cellule*, 1892).

No dejan de ser sorprendentes, desde el punto de vista de la teoría de la descendencia, tan singulares concordancias estructurales entre la retina de los articulados y cefalópodos y la de los vertebrados. Naturales

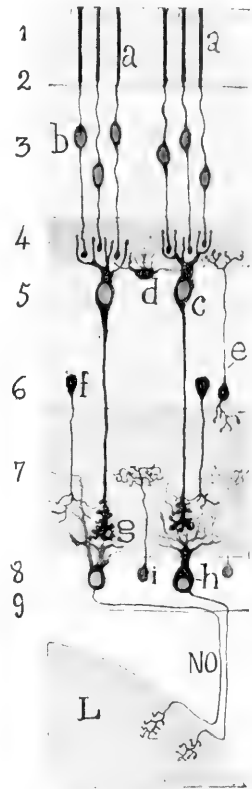


Fig. 83.—Esquema de las principales capas y anillos neuronales de la retina de los vertebrados. Compárese con la retina de los insectos representada en las figuras 81 y 82. Los números señalan las mismas zonas retinianas; NO, nervio óptico; L, lóbulo óptico; *a*, bastoncitos; *b*, núcleo del bastoncito; *d*, célula horizontal; *c*, corpúsculo bipolar; *f*, amacrina ordinaria; *i*, amacrina dislocada.

y lógicas fueran si éstos dimanaran filogénica, histogénica y anatómicamente de las primeras. Mas, con gran aparato de pruebas, sostienen los biólogos naturalistas que los vertebrados derivan de los gusanos, singularmente de los protocordados, sin pasar por la fase de los cefalópodos y articulados, seres que vendrían á representar ramas antiguas terminales, tempranamente desgajadas del tronco filogénico común, y que vegetaron aparte, adaptándose rigurosamente al medio, refractarias á todo proceso de diferenciación progresiva. De donde resulta que la vida, al encontrarse de nuevo, con ocasión del modelamiento de los más sencillos vertebrados, con el problema visual, que había sido resuelto ya satisfactoriamente en los insectos y cefalópodos, utiliza, por extraña coincidencia, para atacarlo otra vez, precisamente los mismos resortes nerviosos y dióptricos de que se sirviera en lejanas edades para organizar el aparato óptico de aquellos invertebrados. En esta reedición hubo, sin duda, abandonos y correcciones; pero semejantes mudanzas de plan refiérense, sobre todo, al aparato dióptrico y al número y disposición de las células epiteliales foto-receptoras específicas. El principio de la *lente única* y de la *retina continua*, ya ensayado tímidamente en los insectos, arácnidos y algunos gusanos, resueltamente adoptado en los cefalópodos, fué progresivamente perfeccionado en los peces, quedando abandonado como un callejón sin salida el principio de las *lentes múltiples* y de las *retinas plurales*, tan fastuosamente aprovechado en el ojo de ciertos insectos (*libelula*, *agríón*, *aeschna*, etc.). Pero, repetimos, por lo que se refiere á la organización nerviosa, el plan esencial se mantuvo con leves variantes y retoques de adaptación.

2. **Polarización dinámica de las neuronas visuales de los insectos.** — De acuerdo con las sugerencias ya antiguas de Retzius, v. Lenhossék, Kenyon y, en tiempos más posteriores, de Bethe, Zawarzin y otros, es preciso considerar las *expansiones iniciales* del tallo único de las neuronas de los articulados y gusanos como la representación del aparato dendrítico del anfióxus, cefalópodos y vertebrados, y la *arborización final del tallo* como la ramificación nerviosa propiamente dicha. En consonancia con el principio de la *polarización axípeta*, afirmado hace tiempo por uno de nosotros, las expansiones dendríticas ó iniciales recogerían el impulso nervioso aferente, conduciéndole hacia el tallo; en tanto que la arborización final de éste lo transmitiría al aparato celulípeto de otra neurona. El *soma* nervioso, pues, de los invertebrados sería ajeno á la conducción, salvo aquellos casos en que, según observó G. Retzius (algunos crustáceos y moluscos), existan arborizaciones pericelulares al nivel de los macizos corticales de cuerpos neuronales.

Que, por lo menos en los insectos, el soma y el mango no conducen ni

poco ni mucho, lo persuaden, según hace notar uno de nosotros (1), tres hechos de observación importantes: *a*) Consiste el primero en la total ausencia de nidos y arborizaciones nerviosas en las zonas de granos de los insectos. Esta falta constante de impregnación es tanto más significativa, cuanto que en tales articulados el cromato de plata tiñe á menudo, de manera exclusiva, las ramificaciones nerviosas, y tanto más fácilmente cuanto más finas son. *b*) El segundo hecho, especialmente apreciable en las células retinianas, refiérese á la sutilidad extremada del mango, correlativa de un proceso atrófico (por economía de espacio y protoplasma), en contraste con el potente desarrollo del tallo desde el paraje en que surgen las dendritas. *c*) En fin, la longitud, indiferencia de posición y orientación del mango, hablan también en pro de su inadaptación á la función conductriz.

En el curso de este trabajo hemos tenido ocasión de notar, con relación á ciertas neuronas visuales (II y III) y á determinados corpúsculos centrífugos (entre otras las neuronas en T con mango retrógrado), mangos tan extremadamente largos que, de poseer capacidad transmisora, habrían de duplicar y aun triplicar el tiempo de propagación del impulso nervioso, impulso cuya velocidad, según se infiere de las medidas de algunos fisiólogos, resulta en los invertebrados harto menos rápida que en los animales superiores.

Ocioso fuera insistir aquí sobre el valor interpretativo de la fórmula de la polarización axípeta sugerida por Cajal. De ella haremos uso al tratar luego del camino probable que sigue el impulso óptico al través de la retina. Recordaremos ahora solamente un hecho ya considerado más atrás: que en los insectos el aparato dendrítico ó de conducción axípeta suele complicarse por la adición de un orden especial de expansiones *basales*, dispuestas *ex profeso* para recolectar los impulsos llegados de los centros. Resultan, por tanto, en el tallo, conforme mostramos en el esquema de la figura 84, cuatro clases de expansiones sucesivas, dos aferentes y dos eferentes: *a*) Las *expansiones aferentes sensoriales ó centrípetas*, correspondientes á las dendritas comunes de los vertebrados. *b*) Las *expansiones basales ó dendritas centrífugas* dispuestas para recoger las descargas llegadas de los centros. *c*) Las *colaterales nerviosas iniciales* de conducción axífuga. *d*) Y, en fin, la *arborización ó penacho axónico terminal*, propagador del impulso recolectado en los diversos apéndices axípetos, hasta el aparato dendrítico inicial de otras neuronas.

Este plan morfológico-dinámico nos ha parecido bastante general en

(1) *Sociedad Española de Biología*. Sesión de Noviembre de 1915.

la retina del insecto. Sin embargo, no tenemos datos de observación suficiente para extenderlo á todos los ganglios del *proto*, *trito* y *deuto*-*cerebrón*.

En el terreno dinámico, las *amacrinas* de los insectos (*células locales* de Zawarzin), plantean un problema sumamente arduo. Estos corpúsculos, descubiertos en la retina de los vertebrados, y abundantísimos en todas las especies de insectos estudiados por nosotros, aparecen también en la retina de los cefalópodos, según hicieron notar hace tiempo v. Lenhossék y Kopsch.

En la época en que Cajal señaló la existencia de *fibras centrífugas* en la membrana visual de las aves y mamíferos, la cuestión de las amacrinas pareció aproximarse á la solución. Averiguado entonces el modo de terminar de las referidas fibras, todo quedaba reducido á suponer que el impulso aportado por éstas desde los centros se transmite desde luego al soma de las amacrinas, y después, corriendo á lo largo del tallo de éstas, hasta la articulación establecida en la zona plexiforme interna, entre el penacho de las bipolares y el ramaje dendrítico de las neuronas ganglionares. Sin oponerse en principio á semejante interpretación de la marcha de la corriente en las amacrinas, v. Lenhossék, confirmador en los cefalópodos de las fibras centrífugas, insinúa la posibilidad de que la corriente aferente traída por éstas de los centros se propague, no directamente al soma de dichas células, sino desde unos apéndices del ramaje terminal

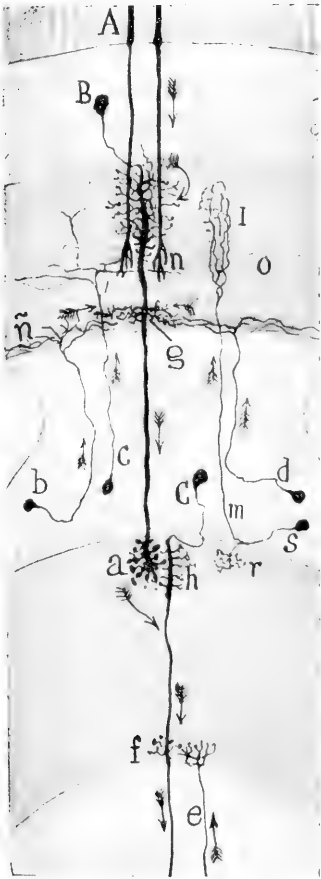


Fig. 84. — Esquema destinado á mostrar la marcha probable de las corrientes en la retina de la abeja. — A, bastoncitos; B, segunda neurona visual (monopolar gigante); C, corpúsculo gangliónico (tercera neurona visual); b, c, centrífugas cortas; m, s, célula en T ó de conexión interzonal; f, g, dendritas basales destinadas á articularse con fibras centrífugas.

de las mismas á otros apéndices arborizados en igual ó vecino radio. Semejante interpretación postula la idea de que (á la manera de lo ocu-

rrido en los articulados con relación á los corpúsculos monopolares) el impulso nervioso sería recogido, no por el soma, sino por ciertas expansiones de la célula amacrina.

Inútil fuera disimular la dificultad que en el estado actual de la ciencia entraña la interpretación fisiológica de las amacrinas. Para formular una hipótesis racional y plausible, nos faltan nociones precisas del mecanismo de producción y propagación del impulso nervioso y de las condiciones que pueden aumentar, derivar ó inhibir la energía de la corriente.

Ni siquiera puede servirnos de guía para nuestra interpretación fisiológica el plan de organización de la retina, el cual, á despecho del análisis porfiado de estos dos últimos decenios, reserva todavía grandes incógnitas. Preciso es confesar que el obstáculo á toda iniciativa teórica brota tanto de las lagunas de la observación histológica como de nuestra ignorancia acerca de la naturaleza real del movimiento nervioso.

Ciertamente, Cajal descubrió hace tiempo en las aves ciertas amacrinas (*amacrinas de asociación*), cuyo soma y dendritas iniciales se halla positivamente en contacto con nidos terminales de fibras centrifugas. Pero fuera de las aves, una conexión segura de este género no ha podido descubrirse. Recordemos, entre otros casos refractarios ó difíciles á la teoría, las *amacrinas dislocadas* residentes en la capa de los elementos gangliónicos (peces, batracios, reptiles, aves y mamíferos), en un terreno donde Cajal jamás consiguió sorprender el paradero de fibras arborizadas (fig. 83, *i*). Y aunque Marengi mencionó hace tiempo (1901) en esta zona de la retina de los mamíferos, colaterales brotados de los axones de los corpúsculos gangliónicos; estas colaterales iniciales (que deben ser cosa excepcionalísima, pues sólo Marengi las señala) podrían tener por misión, al modo de las demás colaterales iniciales, asociar en un todo dinámico las neuronas de una pléyade ganglionar, sin tener conexión ninguna en este caso con el soma de las citadas amacrinas. En fin, en los insectos todos los esfuerzos hechos por nosotros para hallar en torno del soma ó tallo de las amacrinas arborizaciones especiales centrifugas ó centrípetas, han fracasado.

En vista de este hecho negativo, y estimando poco probable la conjetura ya mencionada de Lenhossék (pues la asociación mediante ramas cortas entre neuronas próximas parece superflua), recientemente uno de nosotros ha formulado la hipótesis de que los corpúsculos amacrininos de vertebrados é invertebrados (exceptuadas las amacrinas de asociación de la retina de las aves) no forman parte de la cadena neuronal del impulso sensorial aferente, sino que representan vías accesorias ó colaterales intercaladas á las articulaciones principales, con la mira quizás de concentrar en ellas, con ocasión del paso de la onda sensorial, alguna

forma de energía indispensable para la propagación nerviosa y, acaso, para la producción del acto perceptivo mismo. Como la conflagración de la pólvora á la llegada de la chispa, el arribo de la onda sensorial á neuronas intercaladas transformaría la energía potencial almacenada en el protoplasma de tales corpúsculos en energía actual, utilizable en el trabajo de propagación y sensación.

A fin de solidarizarse con las vías sensoriales anejas y verter en ellas sus reservas dinámicas, la arborización terminal de las amacrinas—único segmento dotado, al parecer, de capacidad conductriz—se interpondría entre la arborización nerviosa de un anillo neuronal y la dendrítica inicial del anillo subsiguiente.

Claro está que la mencionada hipótesis—vaga é improbable en el estado actual de la ciencia—sólo indirectamente, por el examen comparativo de los hechos histológicos, pudiera recibir algún apoyo.

Hoy por hoy posee no más, á juicio de Cajal, el valor de una *concepción de tanteo ó de trabajo*, como diría Weissman. Ella nos lleva en todo caso á sospechar que, en la organización de los centros nerviosos y vías sensoriales, con ser grande y decisiva la importancia del factor asociativo, hay algo más que se le agrega, compenetrándose íntimamente con él. Pudiera ocurrir muy bien que, al modo de las oficinas eléctricas, donde, al lado de hilos conductores, funcionan también pilas, acumuladores y dinamos, los centros nerviosos y vías sensoriales de invertebrados y vertebrados encerraran, junto á las vías y asociaciones de vías, aparatos específicos destinados á acumular energía durante la fase de reposo para cederla súbitamente al primer requerimiento de los estímulos exteriores.

Es muy posible, como insinúa también Cajal, que en los vertebrados superiores tales reservas dinamógenas estén localizadas en las neuronas de axon corto, cuyo papel asociativo parece cosa accesoria y frecuentemente superflua.

Otro problema fisiológico, sobre el cual carecemos asimismo de datos suficientes, es el relativo á las *fibras centrifugas* cortas y largas. Si el soma ó el aparato *dendrítico* de los elementos generadores de tales conductores residiera en el cerebro, ó entraran en articulación con determinadas neuronas centrales, cabría conjeturar, como se ha imaginado para las fibras homónimas de la retina de las aves, que los susodichos conductores centrifugos promueven alguna acción sobre las articulaciones retinianas, comparable en principio con lo que los psicólogos designan *atención sensorial expectante*. Mas es el caso que la mayoría de las centrifugas terminadas en el epióptico y retina intermediaria, así como las constitutivas de plexos concéntricos serpenteantes, carecen, al pare-

cer, de aparato aferente y poseen un soma desprovisto de cestas nerviosas terminales.

En medio de esta incertidumbre, la opinión más simpática y acaso la más verosímil, consiste en estimarlas como una variedad de células amacrinas de tallo ascendente ó centrífugo. Por lo demás, las *amacrinas dislocadas* ó situadas por debajo de la capa plexiforme interna fueron ya señaladas por Cajal en muchos vertebrados (1). A ejemplo de este autor, cabría también suponer que las células gigantes productoras de ciertos plexos serpenteantes del epióptico, corresponden á las amacrinas gigantes de los vertebrados.

En fin, aquellas fibras *centrífugas largas*, procedentes del protocerebrón y terminadas, tanto en el lóbulo óptico como en la retina profunda, son las que mejor recuerdan los conductores centrífugos de la retina de las aves. Si cupiera atribuir al insecto el ejercicio de la atención sensorial, á esta clase de fibras habría que vincularla. Por cierto que las citadas fibras finas de origen protocerebral y acabadas en diversos planos de la retina profunda (*zona plexiforme interna*), existen también en grandísimo número en los batracios, según observó uno de nosotros hace mucho tiempo (1891). La rareza con que tales conductores finos se impregnan, ha relegado al terreno de las disposiciones raras ó eventuales un hecho, que constituye quizá disposición constante y esencial de la retina de los vertebrados inferiores. Como en los insectos, también los batracios contienen fibras de origen al parecer central, acabadas en la zona plexiforme interna. Resulta, pues, que la existencia de fibras ligadas con el nervio óptico y repartidas en las zonas plexiformes, no es disposición absolutamente privativa de los insectos.

3. **Esquema de la conducción sensorial.**—Después de las precedentes consideraciones, nada más fácil que comprender la marcha y propagación del impulso nervioso generado en los bastoncitos ó células foto-receptoras, al través de la retina. A este propósito, hemos dibujado dos grandes esquemas: uno, correspondiente á la retina de la abeja; otro, correspondiente á la de la mosca azul (láminas I y II). (Véase también la figura 84 intercalada en el texto).

Para no complicar excesivamente el diseño, sólo reproducimos unos cuantos elementos de entre los integrantes de la cadena neuronal principal (fig. 84).

Según mostramos en las referidas láminas y figura 84, el impulso es recogido primeramente por la célula foto-receptiva ó bastoncito, y condu-

(1) Cajal: *Pequeñas comunicaciones*, etc. III. La retina de los batracios y reptiles, Agosto de 1891. Véase también: La retine des vertebrés, *La Cellule*, lámina II, figura 4, g, 1892.

cido á la zona plexiforme de la retina intermediaria. Aquí sale al encuentro de la prolongación profunda de dicha célula la arborización colateral inicial de las monopolares grandes y medianas del perióptico, la cual propaga, en sentido axípeto, la onda nerviosa hasta los estratos superficiales de la retina profunda. En fin, mediante la articulación establecida entre el pie ó penacho terminal de estas últimas neuronas y el aparato dendrítico inicial de las células gangliónicas (*tercera neurona visual*), la corriente es transmitida á una de las diversas zonas de la formación plexiforme del lóbulo óptico (lám. I, fig. c).

En la organización de los tres anillos neuronales conductores del impulso visual principal, la naturaleza parece haber obedecido á dos principios: 1.º El establecimiento de pisos concéntricos de articulación (una de las características señaladas por Radl en los focos visuales de los invertebrados) á fin de separar é individualizar mejor los cauces de conducción visual. 2.º La organización en el epióptico de toda una serie de vías aferentes de progresiva amplitud y difusión. Recordemos, por ejemplo, con relación á la abeja, la extensión tan diferente del penacho nervioso terminal de las células monopolares grandes y medianas: en unas, la arborización es tan breve, que posiblemente entra en contacto con una sola ganglionar (*monopolares gigantes* distribuídas en el *primer plexo difuso*); en otras, alcanza tal amplitud que pudiera conexionarse con un grupo de elementos gangliónicos (ganglionares de arborización terminal difusa, extendida por los *plexo difusos primero y segundo*, etc.).

En fin, recordemos un factor poco estudiado aún desde el punto de vista de las conexiones: aludimos á las *fibras visuales largas*, cuyo pie robusto se termina en el plexo difuso segundo, y que acaso se conexas con un género especial de células gangliónicas (lámina II, F, O, L).

Llegada la onda visual al lóbulo óptico, es recogida por las arborizaciones centrífugas venidas del protocerebrón (lám. II, V, C, L). Difícil es determinar cuáles son los penachos centrífugos afectos especialmente á los conductores ópticos monoestratificados (pies visuales terminados en el primer plexo difuso, en el segundo, etc., del lóbulo óptico) y cuáles son los particularmente consignados á las arborizaciones ópticas llamadas poliestratificadas. Sólo conjeturalmente y sin la precisión y seguridad deseables, representamos tales articulaciones en nuestros esquemas.

La organización anatómica de las vías visuales emergentes del lóbulo óptico acusa un hecho digno de atención. Hasta este centro, las fibras ópticas marchan en series ordenadas, con relaciones de espacio y dirección rigurosamente predeterminadas y constantes en todos los insectos, relaciones, que, si al nivel de los kiasmas se invierten, no se desarreglan nunca. Mas desde el lóbulo óptico en adelante, las conexiones recíprocas

de los conductores representantes de determinados puntos del espacio, parecen desvanecerse. Diríase que, al nivel de la cuarta neurona visual, los cauces se dispersan para constituir en adelante simples vías reflejas sin carácter espacial. Semejante desorden sugiere la idea de que, en los insectos, al modo de los peces y batracios, el lóbulo óptico representa el centro de la percepción visual. Turbada la representación espacial de los impulsos visuales, los focos del protocerebrón, enlazados con cordones ópticos, resultarían incapaces de crear imágenes propiamente dichas; en cambio, regirían y combinarían los movimientos reaccionales de huida, defensa y alimentación del animal, así como las series coordinadas de actos instintivos.

Hasta aquí la marcha de la corriente en la vía *visual directa ó principal*. Pero en los esquemas aludidos hemos reproducido también las *vías indirectas ó colaterales*, representadas por las células amacrinas, los elementos centrífugos y los corpúsculos en T. Acerca del enlace de todos estos elementos con la corriente óptica principal, reina todavía no poca incertidumbre. Excusado es decir, por consiguiente, que las conexiones dibujadas en ambas láminas y en las figuras 84, *s* y 81, *e*, del texto deben estimarse en buena parte como interpretaciones *hipotéticas*.

Dejamos consignado que las *centrífugas* ramificadas en la retina intermediaria pertenecen en su mayoría al orden de las células amacrinas, y pueden estimarse como elementos dinámógenos anejos á la primera articulación visual. Importa ahora fijar, en lo posible, el segmento neuronal sobre que extienden sus frondas terminales.

Como puede apreciarse en la figura 84 y en la lámina I, semejantes articulaciones revisten siempre carácter colectivo, aunque con gradaciones de amplitud de los cauces. Según es sabido, ciertas centrífugas para el perióptico dilatan su arborización sobre uno ó dos cartuchos ópticos (arborizaciones en *cesta nerviosa* de la mosca, abeja, etc.) (fig. 84, I). En cambio, la mayoría de ellas se resuelven en ramificaciones extensísimas y difusas que tocan transversalmente gran número de cartuchos (figura 84, *c*), y acaso también el contorno de algunas monopulares. Parece probable, dada la forma y orientación de las arborizaciones, que la principal conexión se establece entre las ramillas de éstas y el lado exterior de los bastoncitos.

Recordemos, además, que en la abeja, conforme aparece en el esquema primero, se da un tipo especial de centrífugas cuyo extenso ramaje ascendente terminal se conexiona evidentemente no con los bastones, sino con las dendritas basales tanto de las monopulares gruesas como de las delgadas (segunda neurona visual) (fig. 84, *b*, *d*). En fin, desde el punto de vista dinámico, estas centrífugas, al tenor de las amacrinas, verterían

en los cartuchos ópticos ó en las células gangliónicas alguna forma de energía indispensable para la intensa propagación del impulso visivo.

Tal podría ser también la misión de las células centrífugas en T, relacionadas conjuntamente, según dijimos más atrás, con la retina profunda mediante la rama central, y con la intermediaria mediante la periférica. Aquí la corriente desembocaría simultáneamente en las articulaciones establecidas, de un lado, entre la primera y la segunda neurona visual; y de otro, entre la segunda y tercera. En la mosca, parece probable que tales elementos entren respectivamente en contacto con los cartuchos ópticos (cestas nerviosas) y con el pie, groseramente ramificado, de las monopolaes gigantes.

Sin embargo, la precedente hipótesis con relación á las células centrífugas en T no nos deja plenamente satisfechos. Otras conjeturas fisiológicas son posibles y hasta plausibles. La rama externa, comparable en posición y orientación á una dendrita, ¿no representaría quizás un aparato receptor del impulso óptico? A su vez la rama interna, interpretable como un cilindro-eje, ¿no podría transmitir la impresión recolectada á alguna neurona especial del epióptico? En tal supuesto, fuera preciso escudriñar en la retina profunda algún tipo especial de neurona ganglionar capaz de servir de cauce individual al impulso recolectado por las referidas células. Mas como hasta hoy no hemos logrado descubrir este cauce (nos ha parecido, al contrario, que la rama interna se conexas con el pie de las ganglionares gigantes colectoras de otros impulsos visuales), la cuestión debe quedar indecisa en espera de nuevas investigaciones. He aquí por qué en las láminas I y II las células en T no tienen marcado el sentido de la corriente. En cambio, en la figura 84, s del texto ha sido indicado en el supuesto de que la energía acumulada en el soma derive hacia las dos expansiones.

Las mismas dudas entraña la interpretación fisiológica de las demás células en T, situadas entre la retina profunda y el lóbulo óptico, generadoras de ramas terminadas, ora en entrambos focos, ora en pisos diferentes del epióptico. En las láminas I y II, c, a, e, aparecen dibujadas con sus conexiones probables, mas sin referencias acerca del sentido de la corriente. En la mosca y tábano, donde tales elementos han sido perfectamente teñidos, parece advertirse que la rama periférica de las células en cayado (y de otras células centrífugas) se relaciona con el pie de las monopolaes colosales, mientras que la central entraría en contacto, al nivel del *último plexo difuso* de la retina profunda, con ciertas fibras en T (*centrífugas del mango retrógrado* del lóbulo óptico) (lám. II, c, a, e).

De las *amacrinas del epióptico* hemos consignado ya que cabría estimarlas, de acuerdo con una sugestión de Cajal, como células acumulado-

ras de energía. Pero resulta difícil determinar el segmento neuronal al que llevan la descarga. De la analogía morfológica y topográfica entre ciertas arborizaciones de amacrinas y los pies de las células visuales gangliónicas (segunda neurona) cabe inferir, empero, que las amacrinas actúan sobre arborizaciones finales de los referidos corpúsculos ganglió-

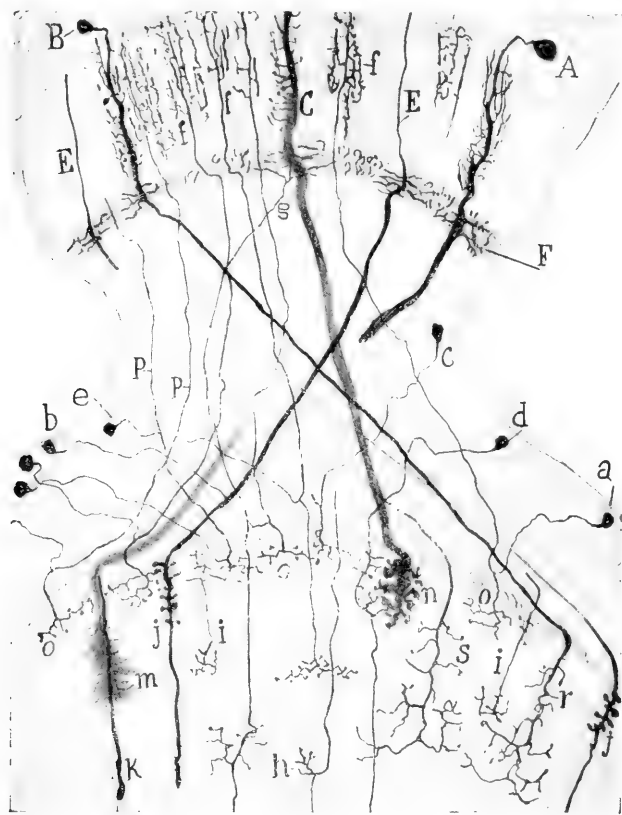


Fig. 85.—Algunos elementos de la retina de la abeja. Sección horizontal. — A, C, monopolares colosales terminadas mediante pie dentellado y grosero (*n*); B, monopolares acabadas á favor de ramaje difuso; E, monopolares continuadas con fibras descendentes (K, J); *a*, *b*, células en T; *e*, célula en T, cuyo penacho descendente acaba en plano más profundo que los elementos congéneres; *h*, fibras centrifugas largas terminadas en la retina intermedia.

nicos. Semejante supuesto, un poco aventurado, adquiriría mayor consistencia si no fuera porque se dan amacrinas cuya arborización se explyea por pisos del epióptico donde no se han observado todavía, con certeza, pies ó arborizaciones terminales de fibras visuales.

¿Qué papel desempeñan esas células en T, tan abundantes en los difte-ros, y cuyas dos expansiones asaltan, respectivamente, pisos distantes

de la retina profunda, y á veces se alargan (expansión periférica) hasta la intermediaria? (lám. II, *c*, *p*, *a*). Pudieran estimarse, á ejemplo de las amacrinas, como un sistema complicado de elementos condensadores de energía. Hay, sin embargo, en los muscidos, donde tales elementos adoptan diversas modalidades, indicios denotadores de que dichos elementos constituyen una vía óptica accesoria ó complementaria, cuyos anillos neuronales podrían estar representados por: *a*, algún tipo de fibra visual; *b*, el corpúsculo en cayado ó sus análogos (véase, por ejemplo, el representado en la figura 33, caracterizado por exhibir fronda terminal recurrente); *c*, y en fin, la célula en T ó de *mango retrógrado* del lóbulo óptico, la cual, según sabemos, emite una rama externa arborizada en el *plexo difuso último* del epióptico y otra interna acabada en el laminar. En el esquema de la lámina II aparece como posible este modo de enlace. La cuestión, con todo eso, dista mucho de estar esclarecida.

No intentaremos aquí precisar las articulaciones que en el lóbulo óptico se ofrecen entre los penachos terminales de las fibras gangliónicas (tercera neurona óptica) y las arborizaciones finales de las amacrinas y demás corpúsculos del tercer ganglio visual. En las láminas I y II nos hemos limitado á presentar algunas arborizaciones de tales conductores situándolas en los planos ó pisos donde concurren otros elementos. Precisar las verdaderas articulaciones de todo este *complexus* de neuronas, es decir, averiguar por dónde reciben la influencia de las fibras serpenteantes, así como la de los conductores centrífugos del protocerebrón, constituye actualmente una tarea difícilísima, que es preciso reservar para otra ocasión.

Addenda. — En el curso de este largo trabajo, cuya redacción ha exigido varios meses, el examen de nuevos preparados de la abeja ha aportado todavía algunos pormenores no señalados en los capítulos correspondientes del texto. En la figura 85 reproducimos algunos de estos pequeños encuentros. Consideramos como de cierto interés la observación en la abeja, del modo de terminar de las expansiones de las células en T, residentes, según es sabido, en el *ganglio coronario* del epióptico. Según mostramos en *a* y *b*, la expansión periférica ha podido seguirse hasta la retina intermediaria, donde se continúa con cestas nerviosas recurrentes; mientras que la rama interna se resuelve en una arborización delicada, aplanada en sentido circunferencial, limitada al piso superficial del *primer plexo difuso* y en contacto probable con el grosero penacho terminal de las monopolares colosales (fig. 85, *o*).

En estas mismas preparaciones descúbreanse, aunque con más rareza, otras células del mismo tipo, cuya rama interna se arboriza en plano más

profundo del epióptico (*plexo difuso segundo*) (fig. 85, *e*) que el elemento precedente.

En fin, aparte la obtención de impregnaciones completas y más expresivas de ciertos elementos monopoles ya descritos y caracterizados por ofrecer amplio penacho difundido por los *plexos difusos primero y segundo* de la retina profunda (fig. 85, *s, r*), se nos han aparecido también fibras centrífugas larguísimas, terminadas en la retina intermedia, y cuyo tallo, después de emitir colaterales para las regiones profundas del epióptico, se prolongan hasta el lóbulo óptico, donde tienen quizás su célula de origen (fig. 85, *g*).

BIBLIOGRAFÍA

- Achúcarro (N.)*: Contribución al estudio gliotectónico de la corteza cerebral. El asta de Ammon y la fascia dentata. *Trab. del Lab. de inv. biol.*, tomo XII, 1914.
- Notas sobre la estructura y funciones de la neuroglia, y, en particular, de la neuroglia de la corteza cerebral humana. *Ibid.*, tomo IX, 1913.
- Bellonci (G.)*: Nuove ricerche sulla struttura del ganglio ottico della Squilla mantis. *Accad. delle Scienze*. Bologna, 1882.
- Intorno al Ganglio ottico degli Artropodi superiori. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. III, 1886.
- Beiger (E.)*: Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden *Arbeit. d. Institut.* Wien. Bd. I, 1878.
- Berlese (A.)*: Gli Insetti. Loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'Uomo. Milano, 1909.
- Bethe (A.)*: Das Centralnervensystem von Carcinus maenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. I Teil. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. L, 1897.
- Boule (L.)*: L'impregnation des elements nerveux du Lumbric par le nitrate d'argent. *Le Nevraxe*, vol. IX, 1908.
- Recherches sur le systeme nerveux central normal du Lumbric. *Le Nevraxe*, vol. X, 1909.
- Brauer (F.)*: Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren. *Verhdl. Zool.-bot. Ver. Wien.* Bd. IV, 1854.
- Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* und Betrachtung über die sogenannte Hypermetamorphose Fabre's. *Verhdl. Zool.-bot. Ges. Wien.* Bd. XIX, 1869.
- Beitrag zur Kenntnis der Verswandlung der Mantispiden Gattung *Symphrasis* Hg. *Zool. Anz.* Bd. X, 1887.
- Carrière (J.)*: Die Sehorgan der Tiere. München und Leipzig, 1885.
- Ciaccio*: De l'oeil des Dipteres. *Jour. de Zool.*, tomo V, 1876.
- Sopra il figuramento e struttura delle Faccette della cornea e sopra i mezzi refrattivi degli occhi compositi delle Muscidae. *Real Accad. delle Scienze dell Istit. di Bologna*, 29 Aprile 1888.

- Crevatin*: Dell'intima struttura degli occhi delli Sphingi. Ricerche fatte nel Lab. di Anat. norm. della R. Università di Roma, etc., vol. V, fascicolo 1, 1895.
- Cucati*: Ueber die Organisation des Gehirns des *Somomya erythrocephala*. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 46, 1888.
- Dietl (M.)*: Die Organisation des Arthropodengehirns. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 27, 1876.
- Dietrich (W.)*: Die Facettenaugen der Dipteren. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 92, 1909.
- Dogiel (A. S.)*: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugetiere. *Anat. Anz.* Bd. III, 1881.
- Escherich (Dr. K.)*: Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 71, 1902.
- Exner*: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien, 1891.
- Flügel (Dr. J. H. L.)*: Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insecten-Ordnungen. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 30, Supplem., 1878.
- Franz*: Das Sehorgan, im Lehrbuch der vergleichend. *Mikr. Anat. der Wirbeltiere*. Herausg. v. A. Oppel. Bd. VII, 1913.
- Grenacher (H.)*: Klin. Monatsblätter f. Augenheilk. 1897.
— Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen, 1879.
- Haller (B.)*: Über der allgemeinen Bauplan des Tracheaten-syncerebrums. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 65, 1904.
- Heider (K.)*: Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*, L. Jena, 1889.
- Hemmeguy (L. F.)*: Les insectes. Morphologie. Réproduction. Embriogenie. Paris, 1904.
- Hemmeguy (L. F.) et Binet (A.)*: Structure du système nerveux larvaire du *Stratiomys strigosa*. *C. R. Acad. de Sc.*, tomo CXIV, et *Ann. Soc. entom.*, tomo LXI, 1892.
- Hesse (R.)*: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. *Zitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 70, 1901, und Bd. 72, 1902.
- Hickson (S. J.)*: The eye and optic tract of insects. *Quart. Journ. of Micr. Soc.*, ser. 2, vol. XXV, 1885.
- Janet*: Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Limoges, 1905.
- Jonescu*: Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. 45, 1909.
- Kenyon (F. C.)*: The brain of the bee. *Journ. Comp. Neurol.*, vol. VI, 1896.
— The optic lobes of the Bee's brain in the light of recent neurological Methods. *Amer. Naturalist*, vol. XXXI, 1897.
- Kopsch*: Das Augenganglion der Cephalopoden. *Anat. Anz.* Bd. 11, número 12, 1895.
— Mitteilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. *Inern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. 16, 1899.
- Kowalski (J.)*: Contribution a l'étude des neurofibrilles chez le Lumbric. *La Cellule*, vol. XXV, 1909.

- Kowalski (J.):* De l'impregnation par la methode de l'argent reduit de Cajal des neurofibrilles du Lumbricus consecutivement a l'action du froid. *Proc. Verb. Soc. des Sc. Phys. et Natur. de Bordeaux*, 1907.
- Leydig:* Zum feineren Bau der Arthropoden. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1885.
- Lenhossek (M. von):* Zur Kenntniss der Netzhaut der Cephalopoden. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 58, 1894.
- Histologische Untersuchungen am Schlappen der Cephalopoden. *Arch. f. micr. Anat.* Bd. 47, 1896.
- Monti (Rina):* Sul sistema nervoso degli Insetti. *Atti R. Accad. dei Fisiocritici in Siena*, 1907.
- Sur les relations mutuelles entre les elements dans le système nerveux central des Insectes. *Arch. d'Anat. micr.*, tome XV, fascs. 2^e et 3^e.
- Parker (G. H.):* The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. *Mitteilungen Zool. Stat. Neapel.* Bd. 12, 1897.
- Patten (W.):* Eyes of Molluscs and Artropod. *Mitteilungen Zool. Stat. Neapel.* Bd. VI, 1886.
- Phillips (E. J.):* The Structure and Developement of the compound eye of the Bee. *Amer. Natur.*, vol. XXXVIII, 1904.
- Structure and Developement of the compound eye of the Honey Bee. *Proc. Acad. N. Sc. Phyladelphia*, vol. LVII, 1905.
- Rabl-Ruckhard:* Studien über das Insekten. *Arch. f. Anat. u. Physiol*, 1875.
- Radl (E.):* Ueber den Bau und die Bedeutung der Nervenkreuzungen im *Tractus opticus* der Arthropoden. *Sitzungsberichte der Kön. böhmischen Gesellsch. d. Wissensch. Math. natur. Classe.* Prag, 1899.
- Über spezifische Strukturen der nervösen Centralorgane. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 72, 1902.
- Neue Lehre vom Centralnervensystem. Leipzig, 1912.
- Ramón y Cajal (S.):* La retina des vertébrés. *La Cellule*, tomo IX, 1893.
- Neuroglia y neurofibrillas del Lumbricus. *Trab. del Lab. de invest. biol.*, tomo III, 1904.
- Nota sobre la estructura de la retina de la mosca (*Musca vomitoria L.*). *Trab. del Lab. de invest. biol.*, tomo VII, 1909.
- Nota sobre la retina de los múscidos. *Bol. de la R. Soc. de Hist. Nat.*, Enero de 1910.
- Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés, trad. p. le Dr. L. Azoulay. París, 1911.
- Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas. *Rev. trim. microgr.*, núm. 1, Marzo de 1897.
- Sobre un nuevo proceder de impregnación de la neuroglia y sus resultados en los centros nerviosos del hombre y animales. *Trab. del Lab. de inv. biol.*, tomo XI, 1913.
- Contribución al conocimiento de la neuroglia del cerebro humano. *Ibid.*, tomo XI, 1913.
- Roule (Dr. Louis):* L'Embriologie comparée. París, 1894.
- Sánchez (D.):* El sistema nervioso de los hirudíneos. *Trab. del Lab. de invest. biol.*, tomo VII, 1909, y tomo X, 1912.
- El método de Cajal en el sistema nervioso de los invertebrados. *Asoc. Esp. para el Prog. de las Ciencias. Congreso de Zaragoza*, sesión del 28 de Octubre de 1910.
- Schröder (Chr.):* Handbuch der Entomologie, 2 Lief. Jena, 1912.

- Serres (M.)*: Memoires sur les yeux composés et les yeux lisses des Insects. Montpellier, 1883.
- Sicherer (O. v.)*: Die Entwicklung des Arthropodenauges. *München, Sitzgsb. Ges. Morph.*, 1908.
- Viallanes (H.)*: Recherches sur l'histologie des insects et sur les phenomènes histologiques qui accompagnent le developpement postembryonnaire de ces animaux. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 6^e serie, tome XIV, 1882.
- Le ganglion optique de la Libellule. *Ibid.*, 6^e serie, tome XVIII, art. 4, 1885.
 - Le cerveau de la Guêpe. 7^e serie, tome IX, 1886.
 - Le cerveau du Criquet, etc. *Ibid.*, 7^e serie, tome IV, 1888.
 - Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. *Ibid.*, 2^e serie, tome XIV, 1893.
- Vigier*: Sur la présence d'un appareil d'accomodation dans les yeux composés des Insects. *Comp. rend. Acad. Sc.*, tome CXXXVIII, 1904.
- Sur les terminaisons photoréceptrices dans les yeux composés des Muscides. *Ibid.*, tome CXLV, 1907.
 - Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux composés des Insects, en particulier chez les Muscides. *Ibid.*, tome CXLV, 1907.
 - Sur l'existence réelle et le rôle des appendices piriformes des neurones. La neurone périoptique des Diptères. *Comp. rend. de la Soc. de Biologie*, tome LXIV, 1908.
- Wheeler (W. M.)*: Neuroblasts in the Artropodenembryo. *Journ. Morph. Boston*, vol. IV, 1891.
- Zawarzin (A.)*: Histologische Studien über Insekten. I: Das Herz der Aeschna-Larven. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 97, 1911.
- Histologische Studien über Insekten. IV: Die optischen Ganglien der Aeschna-Larven. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 108, 1914.
- Zavrel (J.)*: Die Augen einiger Dipterenlarven und Puppen. *Zool. Anz.* Bd. 31, 1907.



EXPLICACIÓN DE LAS LÁMINAS

INDICACIONES GENERALES

- I.—Retina periférica ó capa de los bastones.
- II.—Retina intermediaria ó perióptico.
- III.—Retina profunda ó epióptico.
- IV.—Lóbulo óptico.
- V.—Segmento laminar del lóbulo óptico.
- Cae*: Células de asociación extrafocal.
- Cb*: Cuerpo de bastón.
- Cg, Cg', Cg'', etc.*: Célula gangliónica ó tercera neurona visual.
- Cga*: Corteza ganglionar anterior.
- Cgp*: Corteza ganglionar posterior.
- Cm, Cm', Cm'', etc.*: Célula monopolar ó segunda neurona visual.
- Cmr, Cmr'*: Células de mango retrógrado.
- Epb*: Expansión periférica de bastón.
- Fag*: Foco anterior de gruesas células.
- Fap*: Foco anterior de pequeñas células.
- Foc*: Fibras ópticas cortas.
- F, O, L*: Fibras ópticas largas.
- Gac*: Ganglio angular caudal.
- Gc*: Ganglio cuneiforme.
- Ke*: Kiasma externo.
- Ki*: Kiasma interno.
- Tcg, Tcg', Tcg'', etc.*: Terminaciones de células gangliónicas en el lóbulo óptico.
- Tcm, Tcm', Tcm'', etc.*: Terminaciones de células monopolares.
- T/c*: Terminaciones de fibras ópticas cortas.
- V, C, L*: Vía cerebral para el lóbulo óptico.
- V, C, R*: Vía cerebral para la retina profunda.
- Zf*: Zona fenestrada del perióptico.
- Zg*: Zona de los granos del perióptico.

LÁMINA I

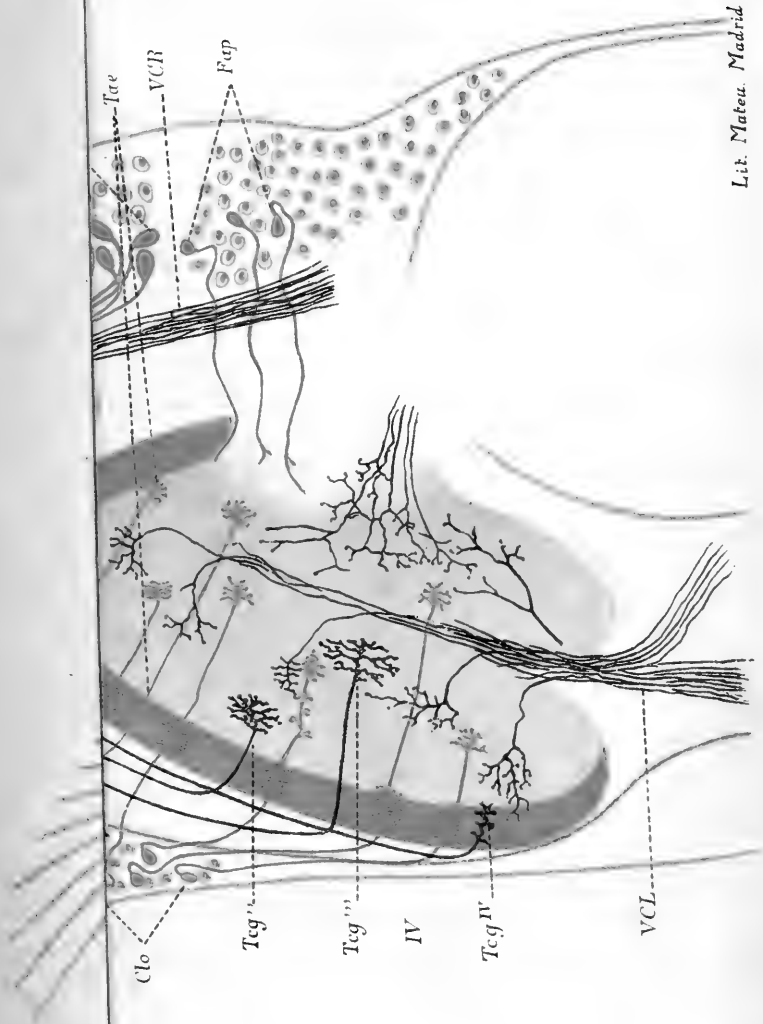
ESQUEMA DE LA RETINA Y CENTROS ÓPTICOS DE LA ABEJA

- Acf*: Amacrina centrípeta de terminación difusa en la retina intermediaria.
Acf': Amacrina centrípeta de terminación localizada en la zona profunda de la retina intermediaria.
Agb: Amacrina biestratificada en la retina profunda.
Agm, Agm': Amacrinas monoestratificadas en la retina profunda.
Agt, Agt': Amacrinas triestratificadas en la retina profunda.
C: Cestita formada en la retina intermediaria por la terminación de la rama periférica de una célula (*Cmr'*) de mango retrógrado.
C': Cestita semejante á la anterior, cuya relación con la fibra de origen no se distingue.
Ocb: Célula centrífuga biestratificada en la retina profunda.
Ccm: Célula centrífuga monoestratificada en la retina profunda.
Clo: Células del ganglio angular caudal, cuya expansión se dirige al lóbulo óptico, donde termina.
Cm: Monopolar gigante no cruzada.
Cm': Monopolar cruzada con arborización terminal difusa.
Cm', Cm'', Cm^{IV}: Monopolares cruzadas con arborización terminal localizada.
Cmr: Célula de mango retrógrado, cuya rama periférica termina por arborización difusa en la retina intermediaria.
Cmr': Célula de mango retrógrado, cuya arborización terminal forma una cestita (*C*) en la retina intermediaria.
Tae: Terminación en el lóbulo óptico de la arborización profunda de una célula (*Cae*) de asociación extrafocal.
Tcm': Terminación por arborización difusa de una célula monopolar gigante cruzada (*Cm'*).
Tcr: Terminación retiniana de la rama periférica de células de asociación extrafocal (*Cae*).

LÁMINA II

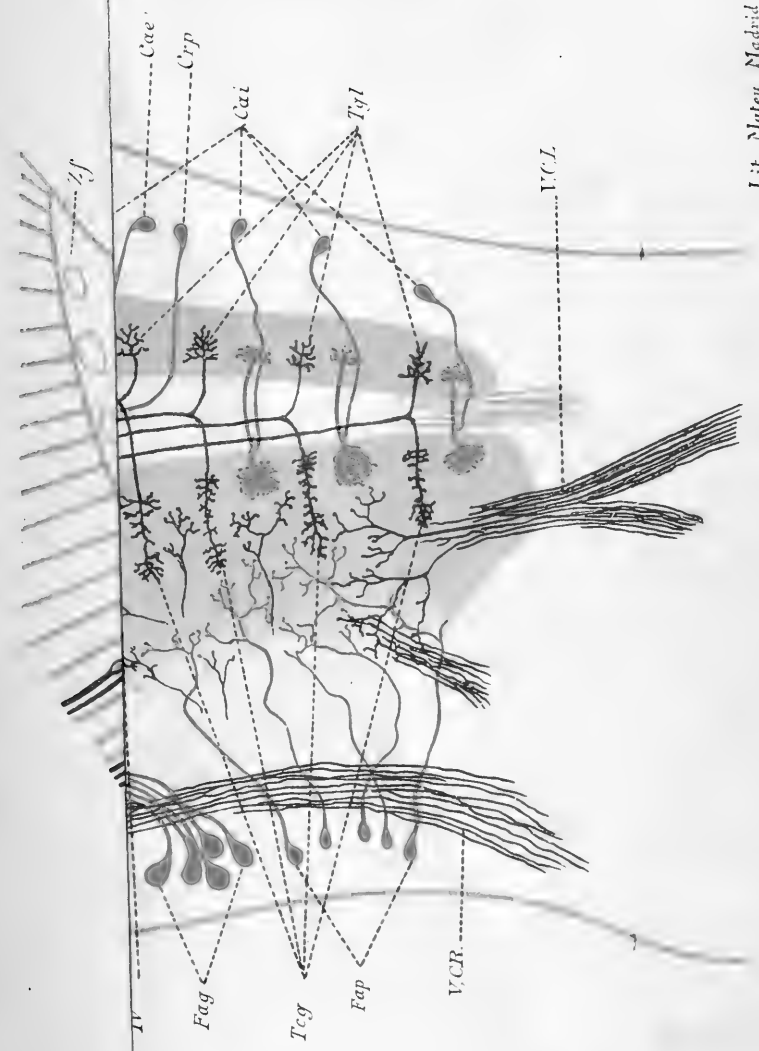
ESQUEMA DE LA RETINA Y CENTROS ÓPTICOS DE LA MOSCA AZUL

- Acg'*: Arborizaciones de una célula gangliónica colosal en la retina profunda.
- Apc*: Amacrina de arborización terminal localizada en el plexo difuso cuarto.
- App*: Amacrina de arborización terminal localizada en el plexo difuso primero.
- Apr*: Amacrina de penacho recurrente periférico.
- Aps*: Amacrina de arborización terminal localizada en el plexo difuso segundo.
- Apt*: Amacrina de arborización terminal localizada en el plexo difuso tercero.
- Arp*: Amacrina de arborización terminal retrógrada profunda.
- Asp*: Amacrina de arborización terminal localizada en el plexo difuso primero.
- Cai*: Células de asociación interfocal.
- Cc*: Célula centrífuga corta.
- Cg, Cg', Cg'', Cg'''*: Células gangliónicas con dos ramas terminales, una para el lóbulo óptico y otra para el segmento laminar del mismo.
- Cg^{IV}*: Células gangliónicas con una sola rama terminal destinada al primer plexo difuso del lóbulo óptico.
- Cmp, Cmp', Cmp''*: Células monopolares pequeñas.
- Cpa, Cpa'*: Centrífugas profundas arciformes.
- Crp*: Célula centrífuga para la retina profunda.
- Fcl*: Fibra centrífuga larga que termina en la frontera externa de la retina intermedia.
- Fph*: Fibra centripeta terminada por amplio penacho horizontal en el segundo plexo difuso de la retina profunda.
- Lsp*: Lámina serpenteante primera del epióptico.
- Lss*: Lámina serpenteante segunda del epióptico.
- Lst*: Lámina serpenteante tercera del epióptico.
- Pdc*: Plexo difuso cuarto del epióptico.
- Pdp*: Plexo difuso primero del epióptico.
- Pds*: Plexo difuso segundo del epióptico.
- Pdt*: Plexo difuso tercero del epióptico.
- Tcd*: Terminación centripeta difusa en la retina profunda.
- Tcg^{IV}*: Terminación en el primer plexo difuso del lóbulo óptico de la expansión no bifurcada de ciertas células gangliónicas (*Cg^{IV}*).
- Tcm, Tem'*: Terminaciones de monopolares gigantes.
- Tfl, Tfl', Tfl''*: Terminaciones de fibras ópticas largas.
- Tgl*: Terminaciones de células gangliónicas en el foco laminar del lóbulo óptico.
- Tpr*: Terminación en la retina intermedia de la expansión periférica de una célula de mango retrógrado de la corteza ganglionar anterior.
- Tpr'*: Terminación en la retina intermedia de la expansión periférica de una célula de mango retrógrado de la corteza ganglionar posterior.

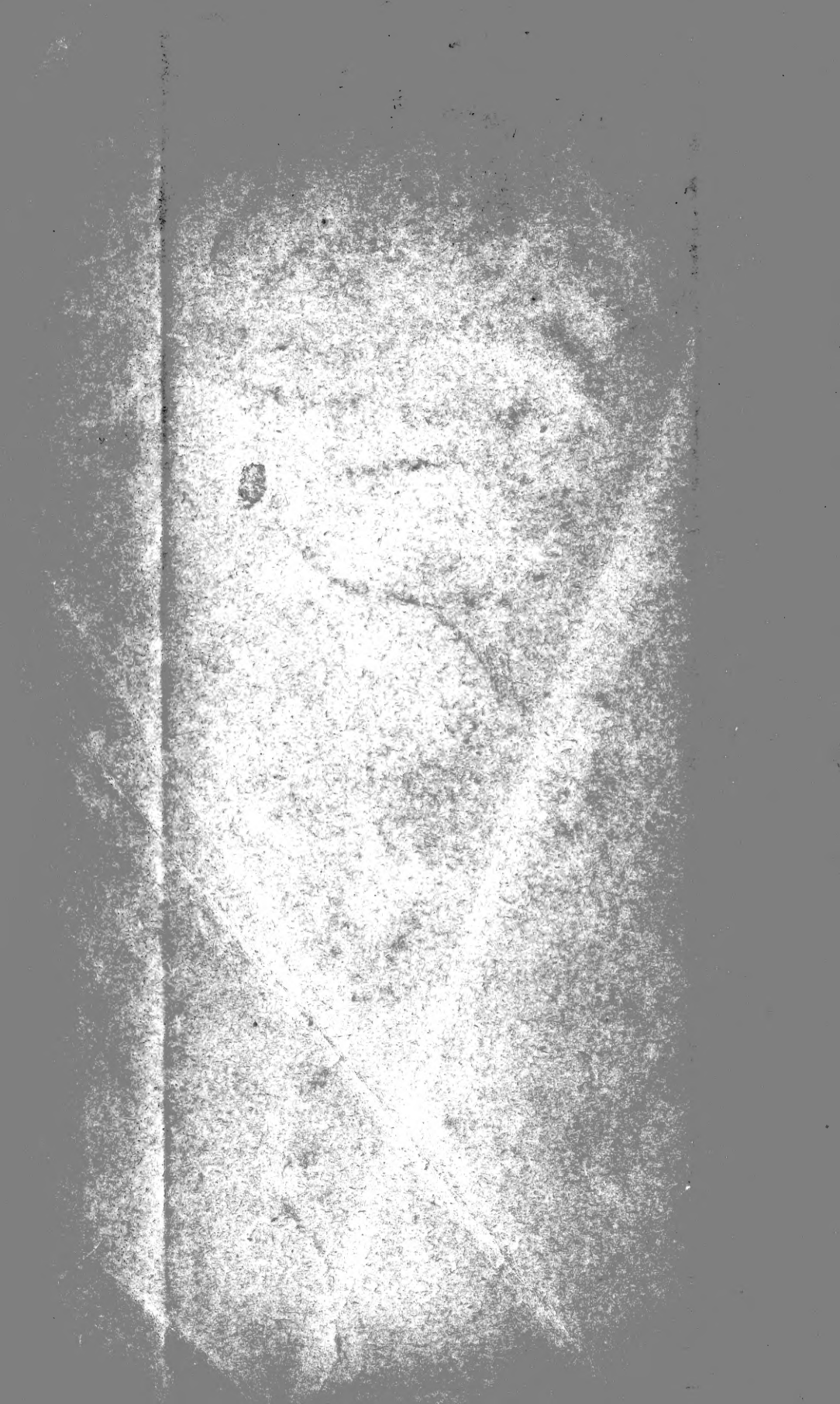


Lib. Mateu. Madrid

Cajal y D. Sánchez dib







Gaylord Bros.
Makers
Syracuse, N. Y.

QL Cajal, S. R.
495 Contribucion al conoci-
C3 miento de los centros ner-
Ent. viosos de los insectos.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00814 5500