



Vías nerviosas: neuronas y neurofibrillas

por

Matilde V. Villa

Profesora Normal

Contacto / correspondence: *vixit*

con notas editoriales de **Mariela Szirko**

Electroneurobiología Vol. 4 (3), agosto 1997, pp. 1-56; URL

<<http://electroneubio.secyt.gov.ar/index2.htm>>

Originariamente publicado en la revista *El Libro*, Vol. 1, pp. 524-547 y 638-649, 1907 y Vol. 2, pp. 75-85, 1908.

Copyright © 1997 *Electroneurobiología*. Este trabajo es un artículo de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with the article's full citation and URL (above).

SUMARIO:

- ¿Qué se entiende por neurón?**
- Comunicación de los neurones**
 - Concepciones antiguas**
 - Teoría de Gerlach**
 - Teoría de Golgi**
 - Concepciones nuevas**
- Críticas acerca de estas teorías**
 - Objeciones antiguas**
 - Objeciones nuevas.**

Noticia preliminar, por Mariela Szirko. Hace noventa años la revista del profesorado argentino (vol. 1, pp. 524) brindaba esta noticia: *"En el siguiente número de "El Libro" se publicará la segunda parte de éste importante trabajo en que se resume todo cuanto se ha escrito sobre los neurones y neurofibrillas, temas de palpitante actualidad."* El valor de esta obra de una de las alumnas de Christofredo Jakob radica en que revela y marca las aspiraciones docentes argentinas. Se inserta en la misma línea que la obra apenas posterior de Jakob (1915-1918), *Tratado de Biología General y Especial para el uso de la enseñanza elemental, secundaria y superior en la República Argentina* (vols. I –Kraft, Buenos Aires, 1915, pp. 1-650– y II, Fascículos I-IV, 1917-1918, pp. 651-854: Kraft, Buenos Aires, y *Revista del Jardín Zoológico*, separatae), de la que hace muy poco se han destruído con saña unos seis mil ejemplares conservados como nuevos y aún útiles. Útil contraste este; revés que estimula, gotícula de una catarata que cuanto más aplasta más fuerte remueve y alza al topar con el fondo de piedra. Por si alguna imprecisión cupiera acerca de las aspiraciones que mueven la pluma de Matilde Villa y su entorno, y para renovarlas por si alguna vez perdiéramos de vista la roca y nos sonrojara vocearlas, transcribo, de otra nota publicada por la misma revista cerca de su trabajo, algunas líneas al azar: "Y lo que tú serás, Argentina, yo lo vislumbro. Para ti el porvenir amplio. Risueño, como es amplia tu dilatada pampa, como risueñas son tus provincias ribereñas; para ti la vida exuberante fastuosa,

como exuberante es tu naturaleza y fastuosa la majestad andina. Para ti el mañana alegre, placentero; ya que en tu regazo habrán cristalizado todos los ensueños, todas las esperanzas, los amores todos de todas las razas que aquí llegan ansiosas de cooperar a tu crecimiento y desarrollo. Bendita, bendita tú, Argentina, que vas dando vida real y poco a poco a un colosal ensueño, el de la fraternidad universal, ya que bajo tu bandera blanca como la alegría y azul como la risueña bóveda celeste, se estrechan amorosamente las manos, así los nacidos en la poética Italia como los que vieran la luz en la nebulosa Albión, así los hijos de la republicana Francia como los del imperio germánico: así los que aún ven envuelto su cerebro con las brumas de la ignorancia como los que sienten agitarse en su mente los hervores de fecundante idea. Para ti, el amor idólatra de tus hijos; para ti, Argentina, los nobilísimos amores de los extranjeros en tu suelo radicados." Por esos anhelos que corporiza, este trabajo – que preserva aquí su ortografía original, para recordarnos de qué época procede – nunca perderá su valor histórico. Continuará siempre exhibiendo los ideales de una patria que, entre otros elementos, ha de hacerse vigorosa por sus propósitos, como aquel ya manifiesto en 1907 de llevar la explicación de temas científicos *de palpante actualidad* a los estudiantes del ciclo secundario, la mayoría de entre doce y diecisiete años de edad. Pero si no se le piden peras al olmo, en este caso si no se espera que la presente sinopsis nos hable de neuroquímica, expresión de genes o microbiofísica, este artículo no se conforma incluso con eso. Es tal la pertinencia de las observaciones comentadas y la profundidad conceptual de su síntesis que aún ofrece utilidad docente y abundante materia para la reflexión técnica, obligando por ejemplo a confrontar si el hecho de tener que describir al tejido nervioso como carente de sustancia intercelular tiene por causa su función, o su historia evolutiva, o nuestra idea de la sustancia intercelular como algo tangible que excluye las conformaciones electroneurobiológicas de campo.¹

¹ Cf. Ávila, Alicia, y Crocco, Mario (1996), *Sensing: A New Fundamental Action of Nature* (Folia Neurobiológica Argentina, vol. X: Institute for Advanced Study, Buenos Aires), Chapter 1.5, pp. 432-490: The Three Encaptical Functions Physically Accomplished by Sense-interacting Parenchymæ (Secciones: §1.5.1: Scale anomaly of the sensed foam's galvanic skeleton, p. 432; §1.5.2: Function 1 — Shaping the structures of the neurocognitive

NEURONES Y NEUROFIBRILLAS — I

La ciencia, como dice Burdach, no es una simple acumulación de hechos aislados e invariables, sino por el contrario es un *conjunto* de hechos, que día á día va aumentando de extensión por los nuevos hechos que van surgiendo y que es necesario agregarlos a los que nos son ya conocidos.

Estos hechos nuevos vienen a menudo a llenar las lagunas que existen en el terreno científico ó bien a variar el curso de nuestras ideas y, por lo tanto, la dirección de nuestros estudios.

Tal cosa acontece en todas las ciencias; pero su influencia es aún más determinante en las ciencias nuevas que están en vías de formación, verbigracia: la Psicología.

En efecto, esta ciencia de vastísimos horizontes es aún nueva para nosotros, y sus variados estudios son todavía objeto de delicadas y admirables investigaciones.

Entre los estudios que abarca dicha ciencia uno de los más interesantes es el estudio del sistema nervioso.

Veamos algunas consideraciones acerca de este estudio:

El hombre, considerado anatómicamente, no es más que el conjunto de un sinnúmero de células de naturaleza distinta según sean las funciones que están llamadas á desempeñar.

Estas células sufren las transformaciones necesarias según las funciones que desempeñan; y luego se unen las que pertene-

contents; p. 435; Conative imagining in mnesic evocation, p. 438; §1.5.2.1: Field skeleton of the introspected condensed matter, p. 449; §1.5.2.2: Contents and operations of the field skeleton, p. 451). Véase también Crocco, Mario y Contreras, Norberto(1986), "El esqueleto de campos electromagnéticos del tejido neurocognitivo: un nuevo concepto del órgano cerebral", *La Semana Médica* 168 (4), enero 26; Crocco, Mario (1984), *Cómo el tejido neurocognitivo genera fenómenos psicológicos* (Cát. Anatomía y Fisiol. Sistema Nervioso, Carrera de Psicología, Univ. de Buenos Aires).

cen á una misma categoría, formando así aglomeraciones en la sustancia intercelular, ó bien, por fusión, constituyen masas ó complejos más ó menos considerables, denominados tejidos.

Estos tejidos varían entre sí, ya sea por la naturaleza de las células que los forman ó ya por la sustancia intercelular; de ahí la necesidad de agruparlos en distintas categorías: á la primera categoría pertenecen los tejidos formados por células simples y por sustancia intercelular líquida y abundante; á la segunda categoría pertenecen los tejidos cuyas células han sufrido una transformación parcial y cuya sustancia intercelular es más ó menos sólida, y á la tercera categoría pertenecen los tejidos cuyas células han sufrido ya una transformación total y que carecen de sustancia intercelular.

A esta última categoría pertenece el tejido muscular y el tejido nervioso.

Este último tejido es el encargado de recibir las impresiones para transformarlas luego en sensibilidad ó movimiento y viene a ser, por lo tanto, el agente principal de nuestros actos voluntarios. Consta de dos elementos esenciales: las fibras y las células nerviosas.

La célula nerviosa con sus diferentes prolongaciones desde el doble punto de vista. anatómico y funcional forma un todo continuo, un todo indivisible, una verdadera unidad nerviosa á la cual Waldeyer denomina neurón.

Este término de neurón es considerado hoy como término clásico y, como nos hemos de ocupar continuamente de él, consideramos necesario definir primero qué es lo que se entiende por neurón: «El neurón no es más que una célula nerviosa con todas las prolongaciones que emanan de ellas».

Luego, si no es más que una célula nerviosa, distinguiremos en todo neurón tres partes esenciales: primero una parte central (que no es más que la célula propiamente dicha) que se denomina cuerpo celular, el cual comprende el núcleo con sus correspondientes nucleolos; segundo: una parte periférica constituida por

las prolongaciones protoplasmáticas y sus diversas ramificaciones; tercera: una segunda parte periférica constituida por las prolongaciones cilindroejes cualquiera que sea su extensión, como la función que desempeñe, pudiendo hallarse en un estado completo de desnudez ó bien revestido exteriormente de una capa de mielina, y pudiendo formar parte del sistema nervioso central ó del sistema nervioso periférico.

Veamos ahora cuáles son las relaciones de los diversos neuronas en los centros nerviosos.

Comunicaciones de los Neuronas

Tanto las fibras como las células nerviosas deben ser consideradas no como elementos libres e independientes sino, por el contrario, como elementos que se hallan recíprocamente unidos para constituir ese todo continuo, ese todo indivisible, esa unidad nerviosa denominada neurón.

En cuanto á la estructura de los centros nerviosos podemos decir que nos hallamos en un nuevo día, puesto que la fórmula anteriormente dada, de que el sistema nervioso se compone de elementos esenciales, como ser las fibras y las células nerviosas, podemos sustituirla por una expresión mucho más simple y al mismo tiempo más exacta: «que el sistema nervioso no es más que el conjunto de un gran número de neuronas.»

Estos neuronas se diferencian muchísimo entre sí, no solo por lo que se refiere á su significación fisiológica sino también a su disposición anatómica, variando para cada uno de ellos según sea su función.

Es pues necesario, para poder luego interpretar mejor los fenómenos complejos en los cuales el eje cerebroespinal es el asiento, conocer muy bien las relaciones recíprocas de los diferentes neuronas.

Esta cuestión de importancia capital ha permanecido durante mucho tiempo sumida en la más completa oscuridad: pero en

estos últimos años gracias a la aplicación de diversos métodos técnicos, ha podido ser resuelta de una manera más ó menos satisfactoria.

A este objeto examinaremos sucesivamente las concepciones antiguas y las concepciones nuevas que se tienen acerca del neurón.

Concepciones antiguas

Las concepciones que denominamos antiguas se basan en este hecho anatómico (completamente hipotético, puesto que nunca se ha comprobado), que las células nerviosas se anastomosan entre sí en el espesor de la sustancia gris.

Este hecho ha inspirado un sinnúmero de teorías de las cuales dos se consideran como esenciales y se las conoce con el nombre de los histólogos que las concibieron: como ser Gerlach y Golgi; de ahí sus nombres de «Teoría de Gerlach» y «Teoría de Golgi».

Teoría de Gerlach

En 1871 Gerlach emite la primera teoría de conjunto acerca de la agrupación recíproca de los elementos nerviosos.

Según Gerlach, las prolongaciones protoplasmáticas de las células nerviosas, juntamente con sus divisiones y subdivisiones, se transforman sucesivamente en un gran número de fibrillas muy finas y delicadas que se anastomosan entre ellas primeramente, y luego con las prolongaciones similares de las células nerviosas vecinas. De este modo resulta la formación de una red difusa y continua en toda la extensión de la sustancia gris, para cuya formación concurren toda las prolongaciones protoplasmáticas de las células nerviosas.

Esta red denominada «red de Gerlach» sirve para ligar las células nerviosas que las constituyen, y así se explican las accio-

nes diversas que ejercen unas células sobre otras, ya sea en el estado fisiológico normal como en el estado patológico.

Pero esto no es todo: sobre cierto punto de la red en cuestión se ve surgir una cierta cantidad de fibrillas que se dirigen todas a un punto común: allí convergen, y, al unirse, forman un corto tronco nervioso que algo más lejos se rodea de mielina y toma el aspecto de un cilindro-eje.

Existen, pues, según la concepción de Gerlach, dos clases de cilindro-ejes, ó lo que es lo mismo dos órdenes de fibras nerviosas: unas, las fibras ordinarias, que son universalmente admitidas y que provienen, por la prolongación de Deiters, de la célula nerviosa misma; y otras, que tendrían su origen en la red de Gerlach, y por lo tanto, emanarían, como la misma red, de las prolongaciones dendríticas.

En el trabajo de Gerlach por primera vez se expresa formalmente esta idea de *red nerviosa continua* que, a simple vista, parece lógica; de ahí que en un principio fue considerada como un *postulatum* necesario.

En efecto, esta idea de continuidad en las unidades superiores del sistema nervioso es muy seductora: puesto que es más fácil concebirla en esta forma que en aquella que supone que un órgano caracterizado por la *unidad de acción* esté compuesto de una serie de elementos discontinuos.

Es por esto que se explica, sin duda, el gran numero de partidarios que ha tenido la teoría de una *red continua*: sin embargo, es una teoría sin base, simplemente ideada para satisfacer el espíritu científico, pues está fundada en el examen de cortes tratados por el cloruro de oro, de cortes coloreados al carmín y luego disociados.

Estos métodos no permiten comprobar en la sustancia gris otra cosa que un desorden completo de prolongaciones celulares, pero en aquella época esto bastaba y la idea de que el sistema nervioso estuviera compuesto de elementos discontinuos hubiera sido absurda.

La red ínterprotoplasmática de Gerlach no ha resistido á las observaciones hechas por parte de Max Schultze y de Heule con ayuda de otros métodos técnicos: de ahí que hoy día no despierte sino un simple interés histórico.

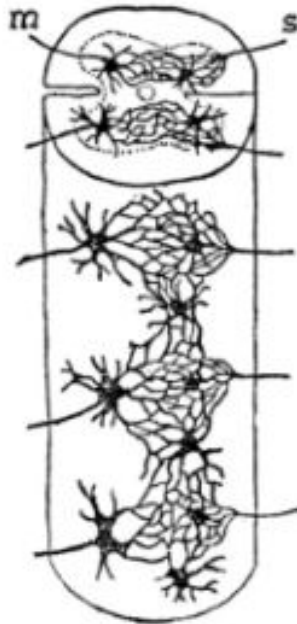


FIG. 1 – Esquema de la teoría de Gerlach según Cajal. La figura representa un trozo de la médula espinal: la sustancia gris, cuyos límites están determinados por líneas punteadas, está ocupada por una red difusa formada por las prolongaciones dendríticas de todas las células nerviosas; á esta red llegan las fibras de las raíces sensitivas *S*; de las células del cuerno anterior de la sustancia gris parten en forma de cilindro-ejes las fibras de las raíces motrices *m*. Para completar este esquema hay que suponer que parten de la red difusa fibras que se dirigen hacia el cerebro para llevar a ese órgano las impresiones sensitivas y que, por otra parte, salen de esa misma red fibras que vienen del cerebro para llevar a la médula las órdenes de los movimientos.

Teoría de Golgi

Poco tiempo después, en 1873, Camilo Golgi hizo un descubrimiento que debía revolucionar la histología del sistema nervioso.

Habiendo sumergido Golgi en una solución de nitrato de plata fragmentos de tejido nervioso fijados por bicromato de potasa,

vio que ciertas células nerviosas se coloreaban de negro y que al mismo tiempo se producía un depósito del mismo color en la solución. Este depósito invadía las más finas expansiones de las células, alterando así el color amarillo claro del fondo del corte y hacía resaltar esos elementos – ofreciendo pues, ellos, un aspecto hasta entonces desconocido.

De los métodos de coloración y de disociación, hasta entonces empleados, ninguno había permitido comprobar la riqueza y la extensión considerable de las arborizaciones que emanan de las células nerviosas.

La Fig. N° 3 representa una preparación de León Azoulay, una célula nerviosa de la corteza cerebral del hombre coloreada por el método de Golgi: se ve claramente cuán rica es la célula en prolongaciones protoplasmáticas ó dendríticas, cuyas ramas están erizadas de espinas ó apéndices periformes (más tarde nos ocuparemos de la función que, se suponía, efectuaban esas espinas.)

De la base de la célula se ve partir el cilindro-eje, prolongación más bien delgada, de calibre uniforme, que emite finas ramitas colaterales: como este cilindro-eje es el encargado de transmitir las excitaciones motrices voluntarias a la médula espinal, se comprende que su extensión será considerable comparada con el volumen [*sic*] del cuerpo celular.

Comparando ahora esta figura con aquellas que se obtenían antes con la ayuda de la disociación y la coloración del carmín, se comprenderá cuál habrá sido la sorpresa y perplejidad de los histólogos cuando apareció el método de Golgi.

Pero esta sorpresa se desvaneció cuando Pablo Ehrlich en 1886 descubrió el método de coloración de los tejidos nerviosos por el azul de metileno, el cual daba los mismos resultados que el método de Golgi; de ahí pues que fué necesario admitir que la impregnación del cromato de plata responde á la realidad ó, al menos, muy aproximadamente.

La importancia de este método está en que si bien es cierto que no da más que siluetas, éstas sin embargo, son exactas; por

esta razón, histólogos, en su mayoría alemanes, se han sublevado contra este método «unilateral», contra esta técnica que no permite el conocimiento del contenido de las células. A esto puede responderse que más de una técnica es «unilateral», es decir, que se propone el estudio de una sola parte y no del conjunto para hacerlo de una manera más precisa: además el estudio de un punto tan complejo como lo es sistema nervioso no puede hacerse de otro modo que por la colaboración de un gran número de métodos.

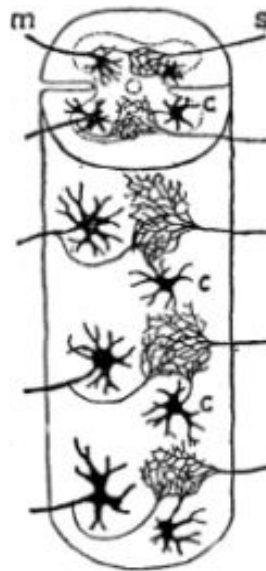


FIG. 2 – Esquema de la teoría de Golgi según Ramón y Cajal; *S*, fibras de las raíces sensitivas; *m*, fibra de las raíces motrices; *CC* células del tipo II cuyos cilindros-ejes terminan en arborizaciones muy ricas; del anastómosis de las ramificaciones de esos cilindros-ejes con las raíces posteriores y el de las colaterales de los cilindros-ejes de las células de los cuernos anteriores resulta una red de cilindros-ejes difusa.

Indudablemente, el desarrollo científico en esta materia se hizo de una manera lógica; si el método de Golgi tuvo durante cierto tiempo tal preponderancia que conmoviera a algunos, fue porque antes de estudiar los detalles del interior de las células nerviosas; debía desmezclarse la forma de sus elementos y sus límites interiores.

En efecto, todos los descubrimientos objetivos hechos por Golgi son de suma importancia: marcan en la histología del sistema nervioso un progreso capital.



FIG. 3 – Célula de la corteza cerebral del hombre (célula del tipo I de Golgi coloreada por el método de Golgi, dibujo de Azoulay, según sus preparaciones). *c*, cuerpo celular; *a*, rama protoplasmática; *pp*, ramificaciones protoplasmáticas ó dendríticas formando penachos; *dd*, dendríticas de la base; *cy*, cilindro eje; *col*, colaterales del cilindro-eje. Véase las espinas que erizan las dendríticas.

Golgi puso de manifiesto los tres hechos siguientes:

1° Las expansiones protoplasmáticas no se anastomosan entre si; se terminan libremente.

Esto importa la negación completa de la red Gerlach.

2° Todas las células nerviosas, sin excepción, poseen un cilindro eje.

3° Los cilindro-ejes están ramificados y por consiguiente hay que distinguir, en las células que las originan, tipos.

a) Células en las que el cilindro-eje *largo* no emite más que finas ramas colaterales, contribuyendo á formar la sustancia blanca: estas células se denominan células del tipo 1° de Golgi.

b) Células en que el cilindro-eje *corto* se transforma a poca distancia de la célula en ramificaciones sucesivas, formando una rica arborización destinada a permanecer en una región poco extendida de la sustancia gris que le rodea: estas células se denominan células del tipo II de Golgi; figura N° 4.

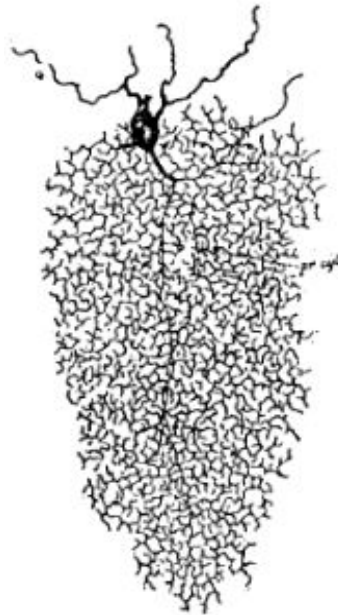


FIG. 4 – Célula de cilindro-eje corto (célula del tipo II de Golgi) de la corteza del cerebelo de un gatito, coloreada por el método de Golgi, según Van Gehuchten: prolongación cilindro-eje *pr cyl.* Las ramificaciones de esa prolongación forman una arborización de una riqueza extrema.

Estas conclusiones son hechos positivos de gran valor, pero Golgi, al querer agruparlas en una teoría de estructura general, no pudo separarse del ambiente que le rodeaba: la red de Gerlach que acababa de ser demolida fue de nuevo reconstruida con la ayuda de los elementos descubiertos: los cilindro-ejes cortos y los colaterales de los cilindro-ejes largos. Supone Golgi que esas ramificaciones se anastomosan para constituir una red nerviosa continua como la de Gerlach, pero formadas por prolongaciones cilindro-ejes y no protoplasmáticas.

Como vemos, la teoría de Golgi presenta gran analogía con la teoría de Gerlach, pues en ambas es una red anastomótica lo que une a las células entre sí, y no podía ser de otra manera pues la idea de continuidad necesaria de la red nerviosa estaba arraigada profundamente en el espíritu de los hombres científicos de aquella época.

Su diferenciación consiste en que para Gerlach esta red estaría formada exclusivamente por las prolongaciones protoplasmáticas, mientras que para Golgi por las fibrillas desprendidas de las prolongaciones cilindro-ejes: siendo una red interprotoplasmática en el primer caso e intercilindro-eje en el segundo. Esta teoría, como la de Gerlach, está actualmente abandonada.

Concepciones nuevas

En 1888, Ramón y Cajal substituía el procedimiento lento de coloración empleado por Golgi por el procedimiento rápido que se denomina procedimiento de la doble ó triple impregnación.

Después de perfeccionar el método, utilizando preferentemente los sujetos jóvenes lo aplica sucesivamente al estudio de la médula, del cerebro, del bulbo olfatorio, de los centros ópticos, del gran simpático, etc.

Con la ayuda de este método pudo ver que no existe ni la red de Golgi ni la de Gerlach; descubre que las extremidades de los cilindro-ejes son libres, estableciendo así la unidad anatómica del neurón.

Según Cajal, las extremidades libres se ponen en comunicación por contigüidad; no con prolongaciones similares, sino con prolongaciones protoplasmáticas ó con el cuerpo mismo de otras células nerviosas (figura numero 5).

De estudios hechos de los diversos órganos nerviosos y, especialmente, del cerebro y retina llega Cajal á deducir que la corriente nerviosa es centrífuga en los cilindro-ejes, y pasando esta corriente nerviosa de neurón a neurón, se efectúa del cilindro-eje a las prolongaciones protoplasmáticas o al cuerpo celular.

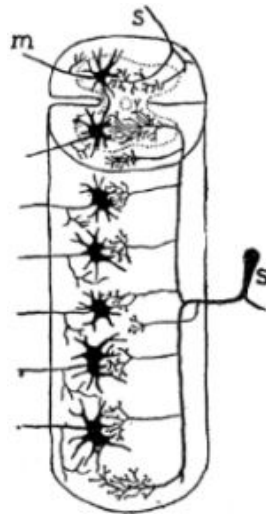


FIG. 5 – Esquema de la teoría del neurón según Ramón y Cajal. *S*, *S'*, fibra de las raíces sensitivas y célula de los ganglios raquídeos de donde las fibras de ésta categoría emanan; la célula *S'* es unipolar, pero su única prolongación se bifurca inmediatamente y da origen a una fibra que se dirige a la periferia (nervio periférico sensitivo) y a una fibra que se dirige hacia la médula (raíz posterior ó sensitiva). Cuando llega a la médula la fibra radicular se bifurca, y da una rama ascendente y una rama descendente: cada una de esas ramas dan aún colaterales que se ponen en comunicación por “contigüidad” con las células de la médula. Para mayor simplicidad se ha imaginado que las células motrices de donde parten las fibras de las raíces motrices son la *m* como lo indica la figura.

Esto es lo que constituye «la teoría de la polarización dinámica de los elementos nerviosos», por la que el neurón aparece como verdadera unidad fisiológica (figura número 6).

Cajal confirma también las ideas de His sobre la evolución de la célula y del cilindro-eje: demuestra claramente cómo el cilindro-eje embrionario tiene en su extremidad un abultamiento semejante a una yema que se conoce con el nombre de cono de crecimiento y en donde tienen lugar los fenómenos nutritivos por los cuales el cilindroeje se extiende más y más: de este modo precisa la unidad embriológica del neurón.

Para poder comprender bien el valor de la demostración anatómica de Cajal, es necesario considerar las diversas conexiones de las células de Purkinje, pues es este estudio el que le dio la intuición de su teoría.

La célula de Purkinje está situada en la capa superficial de la corteza cerebelosa; su forma lo indican las figs. números 7 y 8.

Sabemos que sus prolongaciones protoplasmáticas están dispuestas en un solo plano, estando todas orientadas en el mismo sentido: todas las ramitas de estas prolongaciones se terminan libremente y en su trayecto presentan gran número de espinas colaterales.

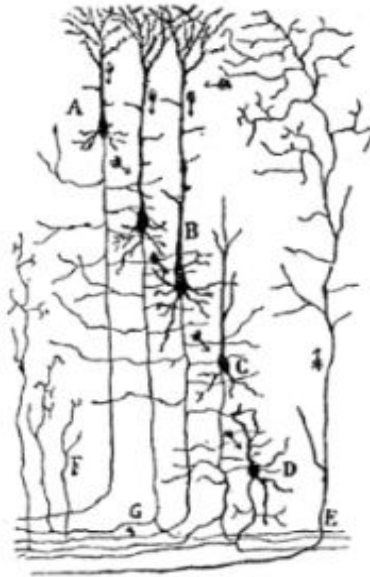


FIG. 6 – Figura semi-esquemática que indica la marcha probable de las corrientes y las conexiones entre los cilindro-ejes y ramificaciones protoplasmáticas en la corteza cerebral, según Ramón y Cajal; A, pequeña célula piramidal; B, célula grande piramidal; C y D, corpúsculos polimorfos; E, fibra terminal que viene de otros centros; F, colateral de la sustancia blanca; G, cilindro-eje bifurcado en la sustancia blanca.

El cilindro-eje desciende a la sustancia blanca y emite colaterales ascendentes, los cuales tocan en varios puntos a las ramitas de las otras células de Purkinje, viniendo pues a constituir entre esos elementos una cierta *solidaridad de acción*: es esto, pues, una conexión, si bien, es cierto, una de las menos importantes de las muchas que sostiene dicha célula.

Próximas á esta célula existen otras células estrelladas cuyo cilindro-eje sube horizontalmente en la corteza y emite numerosos colaterales descendentes.

Cajal pudo observar que esos colaterales al terminar, se ramifican y logran así formar *cestillos ó canastos terminales*, los que abrazan fuertemente el cuerpo celular de la célula de Purkinje sin que por esto se confunda: el conjunto de estas fibrillas se condensa en la parte inferior del cuerpo celular y forma así una especie de pincel, que envuelve la primera parte del cilindro-eje de la célula de Purkinje.

Por la aplicación de un nuevo método, Cajal llega a colorear las más finas expansiones de las células nerviosas denominadas neuro-fibrillas y aparecen las relaciones que sostienen dichas fibrillas con las células nerviosas: estas relaciones desconocidas hasta entonces las observa Cajal en la célula de Purkinje: luego encontramos una segunda manera ó modo de conexión.

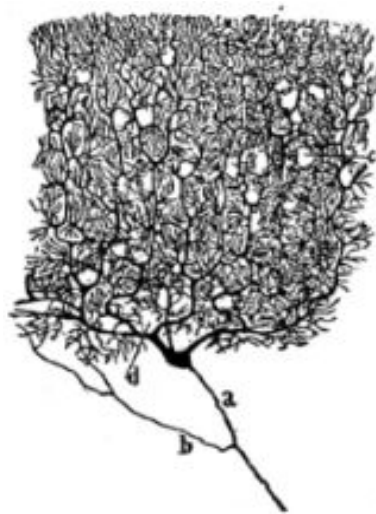


FIG. 7 – Célula de Purkinje del cerebelo humano: método de Golgi según Ramón y Cajal; *a* cilindro-eje; *b* colateral ascendente; *c* y *d* arborizaciones protoplasmáticas.

Observa también Cajal que sobre la capa de las células de Purkinje existen células redondeadas pequeñísimas á las que se les conoce con el nombre de *granos* del cerebro: estas células tienen prolongaciones protoplasmáticas cortas, en número de 3 ó 4; su prolongación cilindro-eje asciende hacia la zona molecular y se divide en "7" y viene así a constituir una fibra perpendicular a las arborizaciones de las células de Purkinje; carecen de ramitas colaterales y van a terminarse en una espesura: estas fibras,

constituyen indudablemente, las vías de unión entre los granos del cerebelo y las células de Purkinje.

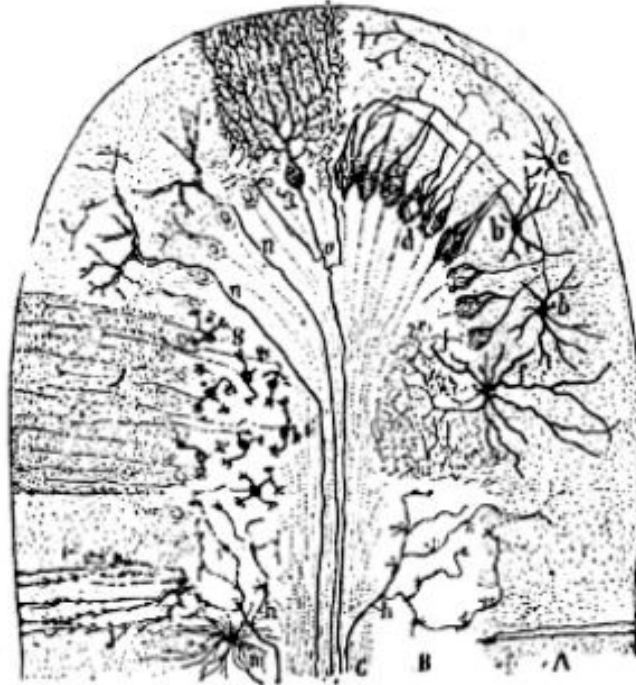


FIG. 8 – Corte transversal semi-esquemático de una circunvolución cerebelosa de mamífero. A, zona molecular; B, zona de granos; C, zona de la sustancia blanca; *a* célula de Purkinje vista de frente; *b* pequeñas células estrelladas de la zona molecular (células de cestillos terminales); *d* arborizaciones terminales descendentes que rodean á la célula de Purkinje (cestillos terminales); *e* células estrelladas superficiales; *f* grandes células estrelladas de la capa de granos (células de cilindro-ejes cortos ó células del tipo II de Golgi); *g* granos con sus cilindro-ejes bifurcados en *i*; *h* fibras mohosas; *n* fibras trepadoras; *o* colaterales ascendentes del cilindro-eje de la célula de Purkinje; *j m* células neuróticas (tejido de sostenimiento) según Ramón y Cajal.

Cajal encontró, aún, otra manera ó modo de conexión en la célula de Purkinje; en efecto, en la sustancia blanca existen fibras nerviosas recubiertas con mielina, cuya procedencia no se ha determinado todavía, las que se aplican á las ramitas nerviosas de las células de Purkinje; se les denomina fibras trepadoras, y terminan por medio de arborizaciones que se adhieren á los troncos primarios ó secundarios de los corpúsculos de Purkinje.

Todas estas conexiones pueden ser estudiadas indistintamente por el método de Golgi, de Ehrlich, Ramón y Cajal, etc., y es de estas observaciones que el histologista de Barcelona llega a las siguientes conclusiones:

1° «Las arborizaciones protoplasmáticas y el cuerpo de las células tienen por función, igual a los cilindro-ejes, la de transmitir las corrientes nerviosas, puesto que hemos visto a ciertos cilindro-ejes ramificarse y terminar libremente sobre las expansiones protoplasmáticas.»

2° «Una célula nerviosa puede sostener conexiones independientes las unas de las otras con diversos elementos, pues como hemos podido notar en las células de Purkinje, el cuerpo celular se pone en comunicación por medio de los *cestillos ó canastos terminales* con los corpúsculos estrellados de la capa molecular: la rama principal y las otras ascendentes se ponen en comunicación por medio de las ramas trepadoras con los elementos de la médula ó del cerebro y los ramúsculos protoplasmáticos terminales se ponen en contacto con los cilindro-ejes de los granos ó fibras *paralelas*.»

3° «La conexión dinámica de las células nerviosas parece que tiene lugar por el contacto entre las arborizaciones finales de los cilindro-ejes, por una parte, y por el cuerpo ó las ramificaciones protoplasmáticas de los corpúsculos ganglionares por otra parte.»

Estas conexiones que se verifican en las células de Purkinje se observan en todo el sistema nervioso, como lo han demostrado por el método de Golgi, de Cox, de Ehrlich, Cajal y sus discípulos, y en general, observadores infatigables como Held, His, Kölliker, Waldeyer, Azoulay, Lenhossek, Retzius, Van Gehuchten, etc.

Podemos, pues, afirmar que la teoría del neurón tiene un valor general para el conjunto del sistema nervioso y puede ser aplicable á todos los animales, con la restricción de que ciertos invertebrados no han podido ser estudiados aún con los métodos técnicos con que se conocen.

Criticas acerca de esta teoría

Esta teoría, como las demás, ha sido objeto de críticas y actualmente sigue siéndolo: era de esperarse, pues todo descubrimiento trae consigo, desde el momento en que se le conoce, partidarios y adversarios que, sugestionados por las bondades ó errores de la teoría, llegan a caer en extremos completamente falsos.

Efectivamente, mientras unos no ven la anatomía, la psicología y la patología del sistema nervioso más que al través del neurón, otros no solamente consideran falsa a esta teoría, sino que van aún más lejos: la consideran como perjudicial, puesto que según ellos tiene el defecto de detener todo progreso en el estudio del sistema nervioso: su satisfacción solamente sería completa si llegasen a desterrar, de la anatomía del sistema nervioso, el nombre de neurón.

Como se ve, hay indudablemente en los dos sentidos exageración, lo cual vamos demostrar.

Hemos visto que la teoría del neurón es hoy día una teoría anatómica; si hay independencia anatómica la teoría es exacta; si hay continuidad entre sus elementos es falsa.

Para encarar debidamente la cuestión, vamos a considerar esta teoría desde el punto de vista anatómico, fisiológico y embriológico.

Las primeras objeciones referentes a las comunicaciones de las prolongaciones celulares propiamente dichas pueden ser divididas en dos órdenes: las antiguas y las nuevas.

Objeciones antiguas

Desde que apareció la teoría de Ramón y Cajal, el histólogo ruso Dogiel se esforzó en demostrar que en todos los puntos en donde Ramón y Cajal sostenía que existían juxtaponiciones existían anastomosis.

En efecto, Dogiel sostuvo que por el método de Ehrlich podía poner en evidencia gran número de anastomosis en la retina.

Más tarde otros histólogos, al querer comprobar estos hechos, vieron que si existían anastomosis éstas eran muy raras y cada cual lo interpretaba a su manera.

Mas no por esto Ramón y Cajal se desalienta; por el contrario, por sus estudios y observaciones continuas llega a la conclusión de que tales anastomosis son artificiales y debidas solamente á la exposición al aire que el método de Ehrlich requiere para las preparaciones.

De ahí que estas objeciones estén ya completamente abandonadas.

Objeciones nuevas

Estas objeciones están basadas en un descubrimiento reciente: el de *las mazas terminales*.

Estas fueron vistas en 1896 por Auerbach, pero luego fueron estudiadas por Held y Bethe, y aún por Ramón y Cajal que fue el que les dio dicho nombre.

Este descubrimiento es importantísimo, pues nos indica las terminaciones pericelulares en el animal adulto, es decir, la terminación de los cilindro-ejes destinados a poner en comunicación un neurón con otro: ha demostrado, pues, que las relaciones sostenidas entre los neurones son mucho más íntimas que lo que se suponía por el estudio de los animales en el estado embrionario.

Veamos ahora las objeciones que sostiene Held.

Held considera a los pequeños órganos que recubren en gran cantidad el cuerpo celular y las prolongaciones protoplasmáticas y que reciben las últimas ramificaciones de los cilindro-ejes como el conjunto de todas las partículas elementales y las denominadas *neurosomas*: los describe como un conjunto estrellado, completamente ligados los unos a los otros por medio de finas

anastomosis quedando así constituida una red pericelular que se halla convenientemente aplicada en toda la extensión del neurón a excepción del cilindro-eje que se termina en las *mazas terminales*.

Es por medio de esta red que Held explica las relaciones entre los cilindro-ejes de las células nerviosas, relaciones completamente libres.

Held sostiene que esa misma red comunica exactamente las células nerviosas con las prolongaciones cilindro-ejes que van a reunirse con ellas.

Pero esto no es todo: hay aún una *red externa* que vendría a desempeñar un función protectora; esto es, hay una *red externa de Golgi*; cada malla de esta red contendría una *maza terminal* y las comunicaciones entre las mazas terminales se haría pasando sobre las fibras de la red de Golgi.

Tal es la teoría de Held. Donaggio había ya visto las mismas figuras con ayuda de su método, pero las interpretó de otra manera: pues pone en duda que la naturaleza de la red formada por las mazas terminales sea nerviosa. Bethe la interpretó a su vez de otro modo: para él la red de Golgi es de naturaleza nerviosa, pues supone que en ella van a terminar los cilindro-ejes y cree que es por intermedio de esa red que las neurofibrillas pasan de un neurón a otro.

Veamos ahora los resultados a que ha llegado Cajal.

Este histologista empleando un nuevo método para la colocación de las neurofibrillas pudo colorear también las mazas terminales; las figuras 9 y 10 reproducen fielmente lo que ofrecen las preparaciones; de su observación se deduce el error de la teoría de Held y de Bethe, puesto que no existe ninguna anastomosis entre esas mazas.

Estas mazas terminales así como las colaterales se aplican convenientemente sobre la membrana envolvente de las células y de sus prolongaciones protoplasmáticas, pero respetando a los cilindro-ejes.

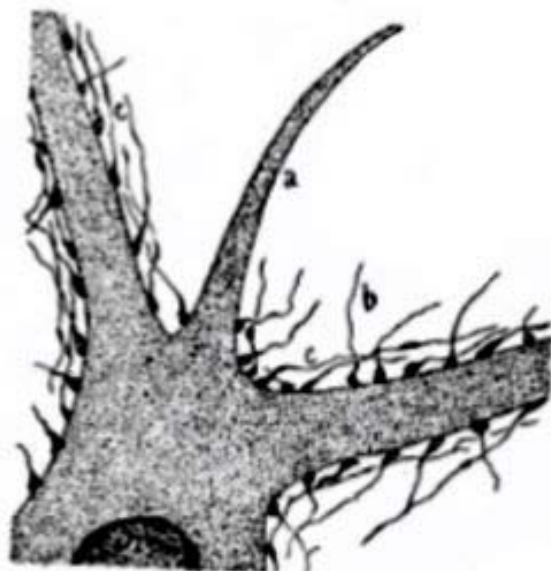


FIG. 9 – Porción de célula motriz de la médula de un conejo adulto en donde se encuentran las mazas terminales; por el método de plata reducida de Ramón y Cajal (dibujo según Ramón y Cajal); el protoplasma celular ha sido representado arbitrariamente por puntitos y el núcleo *n* por puntitos más juntos. Habiéndose hecho la preparación solamente en el centro de la célula, las mazas terminales no se ven más que de perfil. Además de las mazas terminales se ven las mazas laterales, es decir, colocadas al lado de una fibra que continúa su trayecto ulteriormente; *a* cilindro-eje que no lleva mazas mas que en su cono do origen; *b* fibras nerviosas convergentes; *c* fibras nerviosas paralelas ó fibras del nido nervioso. El aumento con que esta célula está representada puede ser avaluado en cerca de 1200 diámetros; se deduce que cada maza terminal está representada como si tuviera un volumen aproximadamente 2 mil veces mayor que la realidad.

Su estructura, generalmente alterable [ya] cuando las soluciones fijadoras son muy débiles, explica el porqué las descripciones de Held, de Bethe y de otros muchos sean equivocadas.

Held empleó el método de Bethe, para el que se necesita hacer pasajes continuos de las piezas en preparación, en soluciones ácidas y alcalinas que pueden alterar muchísimo las estructuras finas; de ahí lo erróneo de sus conclusiones.

En cambio Cajal usó fijadores excelentes tal como el nitrato de plata, de tal modo que las preparaciones por él obtenidas pueden considerarse como exactas: de la observación de estas por fuerza dedujo que no hay *continuidad de sustancia*, puesto que

cuando se colorean las mazas, se colorea también la célula permaneciendo invisibles las fibrillas y cuando éstas se colorean, las células y las mazas terminales se hacen invisibles.



FIG. 10 – Mazas terminales de la oliva superior de un conejo adulto, por el método de plata reducida de Cajal; dibujo según Ramón y Cajal. Tres células nerviosas, de las cuales una, la de la derecha [izquierda del lector. MS], es vista por su superficie; el plano dibujado pasa por el centro de otras células, lo que hace que sea visto su núcleo, y que, por el contrario, las mazas terminales no aparezcan sino en su periferia; se ven también las ramificaciones protoplasmáticas de las células vecinas.

Esta cuestión no tiene aún una solución completa; se apoya en conjeturas sucediendo lo mismo con la ya referida red anastomática pericelular cuya existencia no se halla definitivamente demostrada.

Hemos dicho que la teoría del neurón podía ser considerada para su examen crítico desde el punto de vista fisiológico.

Esta parte es de una importancia secundaria porque solamente está basada en simples deducciones.

Puede resumirse así: estando el neurón aislado constituye indudablemente una unidad fisiológica y sus conexiones diversas

demuestran que la corriente nerviosa es centrípeta en las prolongaciones protoplasmáticas y centrífuga en las cilindro-ejes.

De tal modo presentada la fisiología del sistema nervioso y en particular del neurón, parece aceptable; sin embargo, veremos más tarde que ha sido atacada por razones completamente teóricas por parte de Bethe.

Los partidarios de la teoría del neurón han llegado al extremo, como hemos dicho antes, de explicar todo por esa teoría: en efecto, Lépine y Matías Duval han querido explicar el pasaje de la actividad al reposo por movimientos amiboidales de las prolongaciones nerviosas, por medio de los cuales se acercaban éstas ó se alejaban según el estado fisiológico.

Esta teoría se apoyaba en una sola comprobación positiva: la de los movimientos amiboidales vistos por Widerthaim en las células del cerebro de un crustáceo transparente, la *Leptodora hyalina*; pero esta comprobación no fue después verificada.

Una teoría semejante, lo que es un caso curioso, fue emitida por Rückardt cuando aún se admitía la continuidad de la red nerviosa: la única diferencia es que éste admitía la formación de rupturas en esa red durante el período inactivo.

Esta teoría del sueño tuvo gran boga y fue la que inspiró gran número de trabajos: algunos experimentadores llegaron hasta sostener que existían ciertas modificaciones en las espinas de las prolongaciones protoplasmáticas cuando se erizaban y otros como Azoulay han llegado a determinar que en realidad tienen lugar alteraciones patológicas en dichas espinas.

Estas hipótesis no resisten hoy a la crítica, puesto que las relaciones que existen entre el cuerpo celular y las prolongaciones diversas que emanan de ella son mucho más íntimas de lo que se creía.

Como vemos, estas hipótesis están basadas en deducciones; de ahí el que no tengan gran valor; lo que se puede decir, es que estas teorías permiten interpretar los hechos fisiológicos

conocidos; pero en la actualidad ninguna necesidad fisiológica nos obliga a aceptarlas.

No sabemos lo que es el influjo nervioso; de modo pues, que podemos suponer que circula en una red continua, ó que se trasmite de célula a célula por el contacto íntimo que ya hemos descrito ó, por último, que se propaga por una serie de inducciones en una cadena discontinua: Todo esto puede ser verosímil.

Antes era fácil la explicación de las continuaciones ó interrupciones de las corrientes nerviosas; pero con el descubrimiento de las mazas terminales se ha obscurecido esta explicación.

Las hipótesis acerca de las propiedades fisiológicas del neurón nos llevan a considerar también sus propiedades patológicas.

Los partidarios de la teoría del neurón llegan a sostener que la anatomía patológica no se puede comprender sin la ayuda de la teoría del neurón.

Como veremos, esto es una afirmación exagerada.

Efectivamente, del examen de hechos anátomo-patológicos resulta que existe individualidad celular en los órganos del sistema nervioso como en los demás órganos, mas ninguno de esos hechos prueban que esa individualidad sea absoluta al punto de negar toda anastómosis.

Lo exacto es que el término *neurón* sirve para expresar más bien que para explicar todas estas reacciones patológicas, lo que no quiere decir que su uso sea indispensable.

Es evidente que la hipótesis del neurón sirve para precisar la *zona de degeneración* en una región determinada ó localizada del sistema nervioso: pero no siempre los límites son los de los neurones atacados, pues es necesario tener en cuenta las degeneraciones secundarias y terciarias y que existen en realidad y que obran indirectamente sobre diversos neurones que están ligados entre sí con los neurones atacados: no es, pues, necesario llegar al extremo de afirmar la individualidad absoluta de estos

órganos ó elementos nerviosos porque los mismos hechos pueden ser explicados siendo la individualidad relativa.

Supuesta la poca valía de estos asuntos, será más conveniente separarlos de la teoría del neurón desde que no hacen más que recargarla sin reportarle el mínimo elemento de demostración.

Por el contrario, la embriología ofrece a la teoría del neurón cimientos muy sólidos.

Bethe ha renovado una teoría muy interesante; la de la estructura *catenaria* o *cadena* del cilindro eje imaginada ya por Schwann.

Veamos en qué consiste: el cilindro eje nace, según Bethe, independientemente de la célula y no se une a ella sino algún tiempo después; está formado por las células de los segmentos interanulares que elaboran cada cual un trozo; los diversos trozos así formados se yuxtaponen y forman el cilindro-eje.

El neurón, según esto, es un complejo celular.

Esta idea es antigua: fue aceptada por los embriologistas que empleaban para estudiar sus diversas piezas las técnicas que no permiten ver el cilindro-eje sino los primeros bosquejos de los nervios en forma de hileras longitudinales en la célula.

En el estado adulto, el cilindro-eje ofrece un encogimiento a cada estrechez ínteranular y ese aspecto robustece aún más la teoría *cadena* ó *catenaria*.

Agrega Bethe, como hecho confirmante de su teoría, la siguiente experiencia que él efectuó en varios animales jóvenes: corta un trozo del nervio ciático y ve al poco tiempo que el trozo periférico queda aislado del trozo central y que se va llenando de tubos nerviosos jóvenes; esos tubos nerviosos, según él, se han desarrollado sobre esta parte por regeneración autógena sin la intervención de una célula nerviosa.

Se ha encontrado también en diversas investigaciones la existencia de nervios motores bien desarrollados en monstruos [anencéfalos. MS] privados de sus centros nerviosos.

Estos dos argumentos si no fueran atacables serían suficientes para sostener la teoría de Bethe: pero no es así.

El primer argumento reproduce la antigua opinión de Philippeaux y Vulpian sostenida por éstos en 1853, llegando ambos, después de gran número de experiencias, a conclusiones semejantes a las de Bethe.

El mismo Vulpian en 1874 reconoce los errores de su antigua teoría por lo que desmiente sus primeras afirmaciones.

Recientemente Munzer de Praga criticó acaloradamente la teoría de Bethe y por experiencias análogas que efectuó llegó a conclusiones distintas.

En el último Congreso Internacional de Psicología J. N Langley y H. K. Anderson igualmente han criticado la teoría de Bethe, no reconociendo como verídica la generación autógena de los nervios.

No por esto Bethe deja de sostener su teoría, pues supone que no han de ser del todo absurdas sus suposiciones cuando Van Gehuchten llega a los mismos resultados que él.

A los argumentos de Bethe, ha respondido Cajal anticipadamente con el descubrimiento de *los conos de crecimiento* de los cilindro-ejes.

Aunque ya he hablado de este descubrimiento me parece lógico hacer aquí una descripción breve de ellos para poder así comprender su importancia considerable en el funcionamiento de los elementos nerviosos.

Empleando uno de los métodos electivos se puede asistir, o, mejor dicho, seguir al cilindro-eje en las diversas fases de su evolución; y podremos de tal suerte afirmar que esta simple expan-

sión celular se desarrolla progresivamente hacia la periferia creciendo del mismo modo que una raíz ó la rama de un árbol.

En los pollos, a los 3 ó 4 días de incubación, los cilindros-ejes de las raíces anteriores, de las raíces posteriores y de la comisura anterior de la médula se terminan muy cerca de su origen por una extremidad libre a cuyos lados se notan mazas más ó menos abultadas de forma cónica, las cuales están provistas de alas ó apéndices terminales que formarán más tarde los colaterales.

Según que el embrión sea más ó menos adelantado puede verse que los cilindro-ejes brotan, llegándose así a reconstituir sobre una serie de piezas las fases sucesivas de su crecimiento.

R. G. Harrison, cirujano muy hábil, hizo en el instituto Bonn investigaciones interesantísimas sobre el desarrollo de los nervios y ha confirmado completamente las afirmaciones de His y de Cajal.

Encontró primero en las aletas de la cola de las larvas del tritón, con una longitud de 10 micrones, los conos de crecimiento en la extremidad de los cilindro-ejes sensitivos; los describe como condensaciones con pseudópodos y por el aspecto de estos conos de crecimiento le surge el mismo pensamiento que a Cajal, es decir que el crecimiento de esas fibras es el resultado de la *actividad amiboidal* del protoplasma en su extremidad.

Además, ha comprobado que estas fibras sensitivas están en un comienzo desnudas, esto es cuando se desarrollan; las células de Schwann, ó sean las células destinadas a formar la vaina de mielina y que en la hipótesis de Bethe formarían en otras el cilindro-eje por trozos, nacen de ganglios y se extienden sobre las partes periféricas fibras que quedan algún tiempo desnudas.

Finalmente, por una experiencia muy ingeniosa, suprimiendo por medio de un tijeretazo en embriones de ranas la parte existente nerviosa destinada a producir los ganglios, Harrison pudo obtener el desarrollo de los nervios motores faltando las células de Schwann; y logró transmitir el influjo nervioso a los múscu-

los, de donde se desprende que el desarrollo del cilindro-eje no tiene nada que ver con las células de Schwan (que provienen en su mayoría del ganglio raquídeo ó de las regiones vecinas) como se suponía antes.

VIAS NERVIOSAS: NEURONES Y NEUROFIBRILLAS — II

SUMARIO

-Qué se entiende por neurofibrillas

-Teorías antiguas

-Max Schultze

-Ranvier

-Nissl

-Held

-Teorías de Apathy: sus trabajos en los invertebrados

De los hechos enumerados en el capítulo anterior se deduce que, actualmente, la concepción histológica del neurón no puede ser atacada ni rechazada, siempre que se la considere dentro de los límites que le han fijado los técnicos.

La sustancia nerviosa colorada por el método de Golgi ó de Ehrlich llega precisamente hasta el límite determinado por Ramón y Cajal, sin continuarse en la sustancia similar nerviosa de las células vecinas.

Pero surge un problema, planteado recientemente y cuya solución es, por lo tanto, objeto de dudas.

En efecto, nos preguntamos ¿no hay otra sustancia nerviosa cuyos filamentos, no siendo colorables por el método de Golgi, se extiendan fuera del límite del neurón de una célula a otra, sin solución de continuidad? Y existiendo esos filamentos, ¿no desempeñarán una función capital en la fisiología nerviosa?

Esta hipótesis de las fibrillas independientes no es del todo inverosímil. Apathy y Bethe afirman que las células se comunican entre sí por medio de neurofibrillas, las que ha logrado colorar para su comprobación.

La existencia de tales fibras en el interior de las células nerviosas es para los histologistas conocida de tan antiguo como las células mismas.

En 1844 Remack afirmaba su existencia y, en 1871, Max Schultze daba una descripción de conjunto de dichas fibras, siendo considerada exacta actualmente por Bethe: Ranvier, también, las ha estudiado.

Pero el estudio preciso de ellas comenzó a hacerse después de los descubrimientos técnicos de Apathy y luego de Bethe. Estos dos autores, por medio de numerosas experiencias, sostienen que existe una red ó trayecto extracelular ó intercelular, el cual llena la laguna dejada por el método de Golgi. Establecen así una comunicación por continuidad directa entre los diversos neuronas.

Posteriormente Donaggio, Simarro y Ramón y Cajal han ideado técnicas nuevas para colorar las neurofibrillas; pero, sobre todo, Ramón y Cajal ha hecho recientemente trabajos notabilísimos sobre esta cuestión, que han proporcionado argumentos de primer orden en contra de la existencia de la porción extracelular de las redes de Apathy y Bethe.

Con esto, por consiguiente, se ha logrado reforzar la teoría del neurón, combatida a tal punto que se llegó a pensar en su «decadencia».

Pero, antes de estudiar estos trabajos de actualidad, será conveniente considerar rápidamente las opiniones de los antepasados.

Teorías antiguas

Max Schultze sostiene que la célula nerviosa está formada por fibrillas sumergidas en una sustancia interfibrilar granulosa:

estas fibrillas son excesivamente finas y atraviesan la células sin ramificarse ni anastomosarse, pasando ya de una prolongación protoplasmática a otra, ó bien, de una prolongación protoplasmática a un cilindroeje.

En una prolongación celular, las fibrillas se reúnen formando un haz que en un comienzo es único, pero que luego se divide, dando haces de más en más pequeños a las ramas nacidas por bifurcaciones sucesivas de esa prolongación; pero esas últimas ramificaciones de las fibras nerviosas no contienen más que una sola fibrilla.

Según esta disposición, las células vienen a ser simples lazos de distribución y entrecruzamiento de las fibrillas nerviosas; luego, su función es secundaria desde el punto de vista anatómico; el único elemento esencial es la fibrilla, que tiene una independencia anatómica y fisiológica completa. Cada fibrilla es, pues, una unidad que tiene una función precisa, que es la de transportar el influjo nervioso de un punto determinado a otro también determinado.

En cuanto a las diferentes fibrillas de una misma célula, pueden efectuar diferentes funciones, siendo independientes en su funcionamiento las unas de las otras.

Ranvier, por su parte, sostiene que las células nerviosas poseen una capa cortical fibrilar y que las prolongaciones ramificadas de las células están formadas de fibrillas, las cuales prolongan las del cuerpo celular.

En cuanto al cilindroeje, Ranvier afirma también que tiene una constitución fibrilar, puesto que lo considera destinado a ramificarse ulteriormente y a descomponerse en «fibrillas terminales».

Ranvier está conforme con Max Schultze en lo que se refiere a la individualidad anatómica y fisiológica de las fibrillas, pero en cuanto a la célula nerviosa, no.

En efecto, Ranvier concede a la célula una importancia fisiológica tal, que lo que para Max Schultze no era más que una sim-

ple encrucijada destinada al entrecruzamiento de las fibrillas nerviosas, para él es un órgano central del cual emana gran número de fibras nerviosas cuyo funcionamiento es trascendental.

Sostiene además Ranvier que, en todo el trayecto recorrido, las fibrillas no permanecen agrupadas en las prolongaciones de las células de donde emanan, sino que han de relacionarse con fibrillas formadas por fibras nerviosas que provienen de otras células.

Un ejemplo que comprueba a esta concepción de Ranvier, son las fibrillas del plexo de la córnea; estas fibrillas se unen a las vecinas, para formar nuevas fibras nerviosas que contienen, cada una, fibrillas de diferentes orígenes celulares.

Del mismo modo que la teoría de Bethe no es más que la teoría de Max Schultze rejuvenecida, la teoría de Apathy lo es de la teoría de Ranvier; pues fácilmente podemos establecer un paralelo entre el plexo de la córnea, según Ranvier, y la neuropilema de los ganglios de la sanguijuela, según el anatomista húngaro.

Mientras Remak, Max Schultze y Ranvier formaban esta «teoría fibrilar» acerca de la estructura de las células nerviosas, otros autores, Bütschli en particular, Nissl y sus continuadores luego, trataban de demostrar que los diversos aspectos que ofrecen las células nerviosas en su estructura responden a una «estructura reticular» del protoplasma nervioso.

Autores como Held sostienen que este protoplasma es homogéneo y que las redes ó grillas que se ven en su interior no son mas que simples coagulaciones formadas por la intensidad de los reactivos empleados en las preparaciones.

Hemos visto, ligeramente, todas las teorías emitidas sobre la estructura del protoplasma en general; nos ocuparemos ahora, primeramente, del aspecto de estas fibrillas y el papel que los autores modernos les asignan en las comunicaciones intercelulares y, por lo tanto, en la fisiología nerviosa.

Los autores de cuyas concepciones hemos hablado no han visto, por medio de los medios de preparación empleados, más que una pequeña estriación en el interior de las células, la cual les dá ese aspecto fibrilar; siendo esto debido a la diferencia de refringencia de las substancias que componen esos elementos.

Stephan Apathy, profesor de la Universidad de Koloswar, fue el primero que encontró un procedimiento técnico que permite colorar electivamente las fibrillas, dejando sin color la sustancia interfibrilar. Esto es lo que permite distinguir claramente aquello que, antes de él, apenas se podía entrever.

Aplicando este procedimiento técnico, Apathy ha podido estudiar el sistema nervioso de ciertos gusanos, especialmente el de las sanguijuelas. No pudo aplicar convenientemente sus técnicas para el estudio de los animales superiores.

Para poder comprender sus descubrimientos, vamos a hacer algunas consideraciones acerca del sistema nervioso de los gusanos.

Cuando se abre una sanguijuela por el lado ventral se ve, aplicado al intestino, un hilo delgado blanquecino, rectilíneo, que se extiende de un extremo a otro del animal; éste hilo presenta, de trecho en trecho, nudos que no son más que pequeños ganglios redondeados, de donde parten los nervios periféricos.

Las porciones del hilo comprendidas entre dos nudos toman el nombre de conectivos; un examen más detenido nos permite comprobar que el hilo es doble: luego hay dos conectivos juntos uno al otro, entre dos ganglios consecutivos.

Con un aumento poco considerable se ve que los ganglios están formados por una corona de células unipolares, cuyas prolongaciones se sumergen en una sustancia central denominada «sustancia punteada de Leydig».

Esta sustancia punteada está formada por una red de esas prolongaciones y de sus innumerables ramificaciones: de esta sustancia parten, primero, los conectivos que unen el ganglio con

el que le precede, para seguir luego con la cadena; segundo, los nervios periféricos.

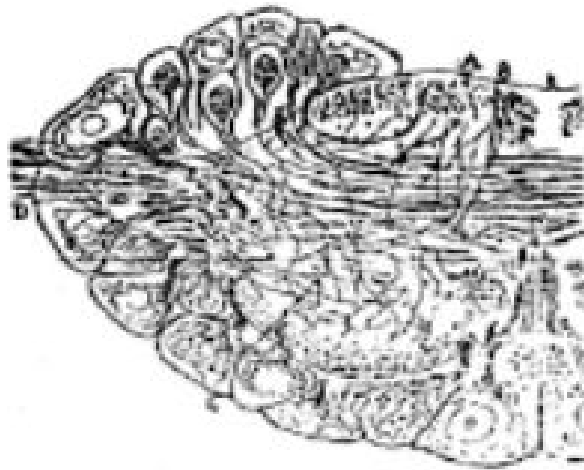


FIG: 11 – Corte transversal de un ganglio nervioso de la sanguijuela, tratado por el método de Cajal. *A*, corte de fibras longitudinales destinados a formar los conectivos que unen los ganglios entre sí; *B*, capa de cilindroejes comisurales ó motores cruzados, es decir, cilindroejes provenientes de células situadas a un lado del cuerpo y destinadas a ponerse en comunicación con células ganglionares, ó con músculos situados del lado opuesto; *C*, plexo de neurofibrillas de la sustancia punteada de Leydig, ó neuropilema ó red elemental de Apathy; *D*, nervio periférico. Las células ganglionares unipolares forman una corona alrededor de la sustancia punteada; las fibrillas de su red propia se continúan con las de la red (Apathy) ó fieltradura (Cajal) de la sustancia punteada.

Las células nerviosas de las sanguijuelas que no podían ser coloradas por el método de Golgi, han sido estudiadas por Retzius con el azul de Ehrlich. El esquema N° 11 de Cajal, que reproducimos, se refiere a los gusanos; pero, como el sistema nervioso de las sanguijuelas tiene grandes analogías con el de los gusanos, sin inconveniente, pues, podemos referir a las sanguijuelas las nociones generales adquiridas acerca de los gusanos.

En los gusanos de tierra, las células son piriformes y unipolares como en las sanguijuelas; su extremidad más delgada se extiende en una sola fibra que pronto se ramifica infinitamente.

Estas ramificaciones, en su mayoría, terminan libremente en la sustancia punteada de Leydig; sin embargo, una de ellas se extiende luego en los nervios periféricos para ir a ramificarse en los músculos.

La última ramificación es análoga a los cilindroejes de las células multipolares, mientras que las primeras representan las prolongaciones protoplasmáticas: aparentemente la última ramificación es una célula unipolar; pero no es así; por el contrario, es una célula multipolar, cuyos polos se van acercando hasta confundirse en uno solo a cierta distancia de la célula.

La Fig. N° 12 representa esquemáticamente las disposiciones que tienen los neurones en el sistema nervioso de los gusanos.

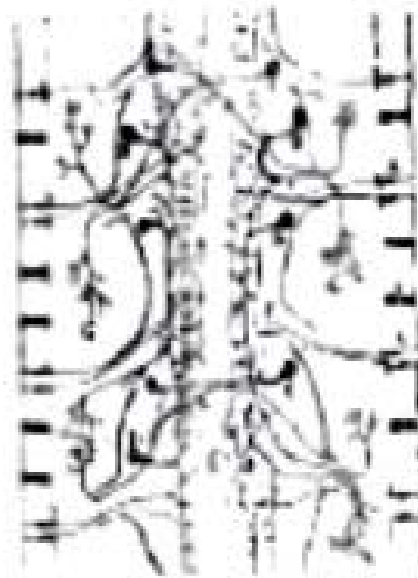


FIG. 12 – Esquema de la disposición de los neurones en el sistema nervioso de los gusanos, según Cajal. *A*, células sensitivas de la piel; *B*, células motrices directas de los ganglios centrales; *C*, células motrices cruzadas; *D*, células de asociación interganglionar; *E*, célula motriz multipolar; *G*, ramificaciones terminales de los neurones motores en los músculos.

Las impresiones del mundo exterior son transmitidas al sistema nervioso por fibras que parten de las células bipolares situa-

das en la piel; éstas células de los gusanos son semejantes a las células de los ganglios espinales de los animales superiores.

Las prolongaciones externas de las células son muy cortas, atraviesan la epidermis y se ponen así directamente en comunicación con la superficie del cuerpo; las prolongaciones internas tocan por intermedio de los nervios sensitivos a la sustancia punteada de los ganglios donde se ramifican para ponerse en relación, por contacto, con las ramificaciones protoplasmáticas de las células ganglionares.

Tal es la estructura general del sistema nervioso en los gusanos, estudiada por los métodos que permiten colorar esos elementos *finísimos* del sistema nervioso estando su interpretación acorde con la teoría del neurón.

Nos preguntamos ahora, ¿como se disponen las fibrillas nerviosas, descubiertas por Apathy, en el conjunto del sistema nervioso?

Apathy indudablemente ha descubierto hechos importantísimos, cuyas interpretaciones son a menudo discutidas; ha formulado una teoría estructural y fisiológica muy interesante, puesto que trata de rebatir ciertas concepciones reinantes, pero de consistencia efímera porque se basa en interpretaciones dudosas.

Los hechos que pueden ser considerados hasta hoy definitivamente exactos, son: que las células ganglionares y las células sensoriales contienen neurofibrillas de tamaño variable que se dividen y anastomosan en redes diversamente constituidas, según sean las células que se consideren; que se encuentran en el cuerpo celular, casi siempre, dos redes, una periférica, la otra perinuclear, que están unidas entre sí por fibras radiadas.

En la sustancia punteada de Leydig existe una rica red de fibrillas semejantes, que se hallan en continuidad con las fibrillas de las células ganglionares; a esto es a lo que Apathy llama «red elemental difusa ó neuropilema»; y, por último, que los filetes nerviosos contienen fibrillas de la misma naturaleza que parten

del neuropilema para ir a los músculos (nervios motores) ó bien, que parten de las células sensoriales para ir al neuropilema (nervios sensitivos).

La existencia de las neurofibrillas es un hecho innegable; han sido vistas por Apathy por medio de dos técnicas distintas; Bethe las ha observado empleando para ello su propio procedimiento técnico y, finalmente, Cajal las ha estudiado claramente mediante su nuevo y excelente método de plata reducida.

Por medio de estos procederés técnicos se han obtenido representaciones absolutamente iguales, operando en las sanguijuelas; pero no sucede lo mismo cuando se opera en los vertebrados, porque el aspecto de las neurofibrillas varía muchísimo según el método que se emplee.

Veamos ligeramente la teoría general anátomo-fisiológica del sistema nervioso ideada por Apathy y que se basa en estos hechos. Como las fibrillas son los elementos encargados de conducir el fluido nervioso, viene de ahí que se les denomine «neurofibrillas» ó «fibrillas conductoras». Las fibrillas que se observan en el neuropilema se denominan fibrillas primitivas y se hallan formadas por la unión de fibrillas elementales que se unen y desunen de infinitas maneras en las bifurcaciones y en las redes.

Como Apathy ha llegado a observar claramente la terminación de las fibrillas, sostiene que estas forman una red interrumpida y difusa, no solamente en el neuropilema de los ganglios, sino también en los músculos, en los órganos sensoriales y, en general, en todas las partes del cuerpo.

Esa red fibrilar se comunica con las células nerviosas de dos maneras, que son: genética y funcional.

Apathy, para explicar esto, distingue en el sistema nervioso dos categorías de células: 1º las «células nerviosas» que son las encargadas de elaborar las neurofibrillas del mismo modo que las células musculares elaboran las fibrillas contráctiles ó miofibrillas: 2º las «células ganglionares» que elaboran lo que debe ser conducido, es decir, el influjo nervioso; una tercera clase de células

debe agregarse a las células ganglionares y son las «células sensoriales», que se asientan en la periferia.

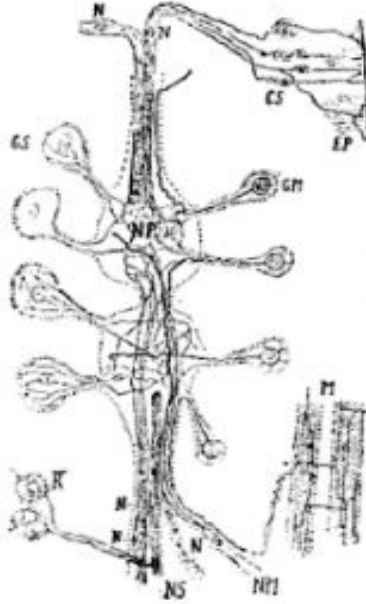


FIG. 13 – Esquema del sistema nervioso en la sanguijuela, según Apathy. *Ep*, epidermis; *Cs*, las células sensoriales bipolares; *R*, dos células de la retina, cuyas redes se comunican por anastomosis; *N*, células nerviosas, que son las células generadoras de las fibrillas; *NS*, nervio sensitivo, formado de fibrillas finas; *NP*, neuropilema, red elemental, en el centro de cada ganglio, adonde llegan todas las fibrillas, sensitivas; *GS*, células ganglionares sensitivas, en red única de fibrillas finas; *GM*, células ganglionares motrices, cuya red periférica fina y la red perinuclear gruesa están reunidas por fibrillas radiadas; *NM*, nervio motor, conteniendo las gruesas fibrillas que emanan de la red perinuclear y se colocan en el centro de la prolongación celular; *M*, músculo, con una red de neurofibrillas motrices no anastomosadas.

Compara esta disposición con la de un telégrafo, en el cual los elementos de una batería eléctrica se intercalan en el trayecto de un circuito de hilos, para producir la energía destinada a ser transportada por esos hilos; y a la circulación del fluido nervioso la compara con la circulación de la sangre.

La figura núm. 13 representa esquemáticamente esta teoría.

De la periferia, las fibrillas sensitivas finas después de haber atravesado las células sensoriales van a terminar mediante los nervios sensitivos al neuropilema de los ganglios: esas redes penetran, por una parte, en las células ganglionares completamente sensitivas y, por otra parte, en las células ganglionares motrices, para formar allí la fina red periférica; las fibrillas radiadas de las células motrices pasan de la red fina periférica a la red perinuclear más gruesa, de donde parten las voluminosas fibrillas motrices hacia los músculos, para formar allí un plexo difuso, pero no anastomosado.

Toda esta teoría se basa: primero, en una hipótesis que el mismo Apathy confiesa no haberla verificado histológicamente, la cual consiste en el nacimiento de las neurofibrillas dependiendo de las «células nerviosas»; segundo, sobre una interpretación de imágenes microscópicas que es objeto de dudas; de ahí que sea conveniente que la consideremos.

Apathy ha visto anastomosis entre las redes fibrilares en varios puntos de dos células vecinas. Según él, las redes de las células de los ganglios de la cadena ganglionar se anastomosan considerablemente por medio del neuropilema, que él considera como una red anastomótica difusa y no como una fieltradura; por lo tanto existirían anastomosamientos fibrilares directos entre las células ganglionares del plexo intestinal, entre las células de la retina, entre ciertas células sensoriales de la piel, etc.

Ramón y Cajal no ha visto anastomosis entre las células de los ganglios de la cadena ganglionar; su método colorea claramente las neurofibrillas de las sanguijuelas y permite efectuar cortes espesos, en los cuales es relativamente fácil poder seguir las fibrillas en una gran extensión; para él, el neuropilema no es una «red anastomótica» sino una simple fieltradura; ve terminaciones libres y bifurcaciones de las neurofibrillas pero nunca anastomosis.

¿Cuál de estos dos neurologistas tiene razón?

No lo sabemos aún, el tiempo lo dirá ...

Con el empleo del método de plata reducida no se ve ninguna anastomosis; sin embargo, esas preparaciones son tan completas como las que obtiene Apathy en sus trabajos: Azoulay no ha llegado a comprobar la existencia real de tales anastomosis en las células.



FIG. 14 – Dos células del plexo intestinal de una sanguijuela, según Apathy. Las líneas punteadas marcan los límites de las células y de los nervios, así como el contorno del núcleo en cada una de las dos células representadas, N° 1 y N° 2; *M*, fibra muscular a la que llega una fibrilla nerviosa. Las células ganglionares, sus prolongaciones y los nervios que de ella emanan están rodeados de una vaina común en la cual solamente se colorean las fibrillas: es imposible, según Nageotte, distinguir las neurofibrillas que pertenecen a una célula de las que pertenecen a una prolongación proveniente de otra célula ó de un nervio que pasa junto a la primera.

La Fig. 14 reproduce la complejidad extremada que existe en el interior de las células nerviosas; las células y los nervios del plexo están contenidas en una vaina común y es imposible determinar si una fibrilla penetra en una célula ó si está contenida en algunas de las prolongaciones de la superficie.

Lo que puede ser objeto de estudio fructífero son los ojos de la sanguijuela; por eso es que nos ocuparemos de estudiar la disposición de sus neurofibrillas.

Ese órgano está compuesto de células sensoriales que son muy voluminosas y que están dispuestas en una sola capa, la que se extiende alrededor de un eje ocupado por el nervio óptico, Fig.

15. Cada una de ellas posee una prolongación muy fina que va al nervio; además, contienen un vacuolo refringente (de forma irregular en la sanguijuela medicinal) limitado por un borde de pestañas, las cuales vienen a desempeñar el papel de cristalino.

De esas células, las más profundas son pequeñas y no contienen más que un vacuolo rudimentario, mientras que las más superficiales están dilatadas por un vacuolo tan grande que aparecen como vesículas de paredes muy delgadas. El conjunto de este órgano forma un cilindro colocado dentro de un estuche pigmentario.



FIG. 15- Ojo de la sanguijuela visto en un corte longitudinal; método de plata reducida; aumento de 200 diámetros. *ep*, epidermis; *p*, capa pigmentada coroides; *n*, *n*, nervio óptico en el ojo y fuera del ojo; *c, p*, células visuales profundas, pequeñas, de redes netamente separadas; *c, m*, células visuales medias, colocadas las unas contra las otras; *c, s*, células visuales superficiales, perforadas cada una por un grueso vacuolo, *v*. Las células visuales superficiales se adelantan en realidad hasta abajo de la cutícula, y si aparecen aquí un poco distantes es debido a una ligera inclinación del corte.

Las fibrillas se disponen de modo que forman una red superficial muy rica en cada célula; y de ella parte una neurofibrilla, que forma la única prolongación celular.

Apathy sostiene que existen anastomosis en las redes fibrilares de las células vecinas. Un examen superficial las hace ostensibles, pero desaparecen ante un examen profundo.

Las redes de las diferentes células son totalmente independientes entre sí. En efecto, en todos los puntos en que las disposiciones de las fibrillas son simples es fácil comprobar que tales anastomosis no existen, *v. g.* las pequeñas células del fondo del ojo; en la mayoría de los otros puntos pasa todo lo contrario: a cada paso se cree ver anastomosis, debido a que las imágenes son muy oscuras y por lo tanto difíciles de analizar.

Debemos tener en cuenta que las células retinianas son muy irregulares; tienen crestas recortadas y onduladas, producidas por presiones recíprocas de las células; además, las redes de las células vecinas están muy próximas y, como se hallan situadas en la región superficial de la célula a que pertenecen, se forma una fieltradura confusa que ofusca todo análisis, por ser las redes muy cerradas y dispuestas en superficies irregulares.

Apathy cree que puede establecerse la existencia de las anastomosis por una serie de dibujos, pero esto es dudoso; en efecto, es más difícil seguir una fibra en la serie de planos de las diversas preparaciones que por un examen directo de ellas, sobre todo si las imágenes son complicadas, como sucede a menudo.

Podemos resolver esta cuestión *disociando* algunos cortes en una solución de potasa al 40%, que no logra alterar la impregnación argéntica. Se verá que las células se separan a su gusto, sin que dejen por esto rupturas en la red; de ahí que podamos asegurar que en las redes fibrilares no existen anastomosis.

Por lo tanto no existen las disposiciones de fibrillas en redes difusas, sostenidas por Apathy y después por Bethe. La teoría de Apathy falla pues por su base; en cambio parece tener razón Cajal, al asegurar que las redes fibrilares de los diversos elementos celulares están aisladas unas de otra y no existen anastomosis interneurónicos.

VIAS NERVIOSAS: NEURONES Y NEUROFIBRILLAS – III

SUMARIO

- Teoría de Bethe.**
- Sus trabajos en los vertebrados.**
- Nuevos métodos de Cajal.**
- Teorías nuevas.**
- Funciones que desempeñan las neurofibrillas, según Bethe y Cajal.**
- Modernos descubrimientos de Cajal y su discípulo Tello.**

El eminente profesor de la universidad de Estrasburgo, Albrecht Bethe, encontró un procedimiento técnico aplicable a los animales invertebrados solamente.

Por medio de este procedimiento pudo Bethe estudiar a estos animales, principalmente a los crustáceos, y comprobar lo que ya había visto Apathy, esto es, que el neuropilema no constituye una red difusa sino una serie de departamentos distintos, cada uno de los cuales forma un centro funcional.

Además, Bethe comprueba las ideas de Max Schultze de que en los vertebrados las neurofibrillas pasan de una célula a otra. Tienen pues dos trayectos, uno intracelular y otro extracelular.

Las figuras núms. 16 y 17 corroboran las ideas de Bethe sobre las neurofibrillas de los vertebrados, es decir, que las neurofibrillas pasan de una célula a otra sin anastomosarse, de tal modo que la prolongación cilindroeje no se diferencia en nada de la prolongación protoplasmática.

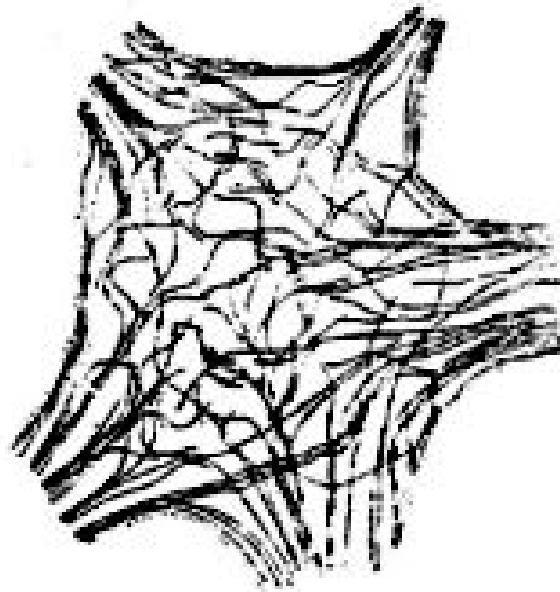


FIG. 16 – Células de los cuernos anteriores de la médula; método y dibujo de Bethe. Las fibrillas pasan sin anastomosarse de una prolongación á otra; algunas se bifurcan. Los bordes de la célula están indicados por una línea punteada.

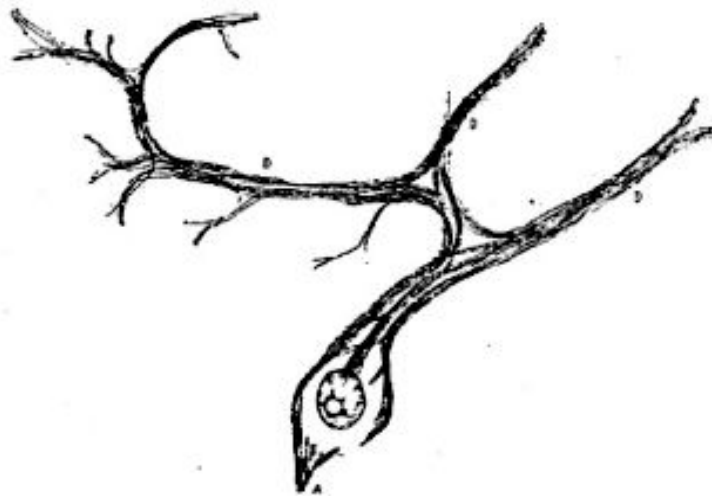


FIG. 17 – Célula de Purkinje del cerebelo colorado por el método de Bethe; dibujo del mismo; *A*, cilindroeje; *D*, *D'*, *D''*, ramificaciones dendríticas de diversas clases. Esta figura muestra cómo las fibrillas pasan ya sea de una prolongación dendrítica al cilindroeje, ó ya sea de una prolongación dendrítica a otra prolongación de la misma naturaleza sin atravesar el cuerpo celular. Los límites de las células y de sus prolongaciones están indicadas por una línea punteada.

Los nuevos métodos de Cajal muestran con gran claridad que en las células de los vertebrados existe una red fibrilar de extrema riqueza; red que varía según sea la especie celular que se considere y que se halla formada por «fibrillas primarias» que están a su vez reunidas por medio de fibrillas secundarias (figura N° 18).

El punto de mayor interés es el que se refiere a la existencia de las redes ó trayectos extracelulares ó intercelulares de las fibrillas, afirmación que importaría la negación completa del neurón. De ahí el que nos preguntemos si efectivamente existen tales redes.

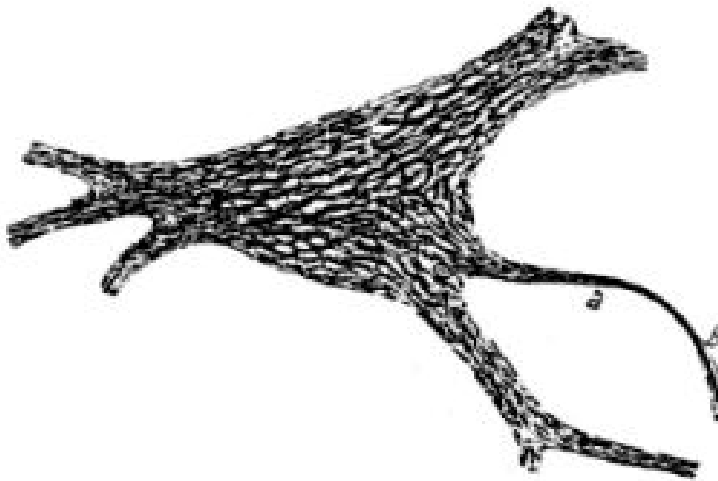


FIG. 18 – Célula motriz de la médula espinal de un conejo de 15 días; método de Cajal de plata reducida; dibujo de Cajal. *a*, cilindroeje; *b*, punto en donde comienza la vaina de mielina. Los límites del núcleo están indicados en el centro de la célula. *La red de neurofibrillas anastomosadas* forma mallas en donde se hallan los *corpúsculos de Nissl*; aquí no están colorados.

Bethe afirma su existencia, pero Cajal la niega, sosteniendo que las neurofibrillas permanecen estrictamente encerradas en los límites de los neurones.

Bethe sostiene que las fibrillas pasan de un neurón a otro por medio de la red externa de Golgi. Ya nos hemos ocupado de esta red entre cuyas mallas, según Held, se encuentran agrupaciones estrelladas.

Estas agrupaciones reciben, según Cajal, Held y Auerbach que las ha descubierto, las extremidades de las ramificaciones cilindroejes aferentes.

Bethe sostiene, además, que las extremidades cilindroejes terminan en la red de Golgi. Las fibrillas del cilindroeje pasan a través de las bovedillas de esta red y, como las fibrillas intracelulares penetran igualmente en las mismas bovedillas, se llega a establecer allí una verdadera comunicación, entre las fibrillas intracelulares y las fibrillas cilindroejes aferentes.

Las bovedillas de la red externa de Golgi contienen, por lo tanto, la porción extracelular de la red de las neurofibrillas.

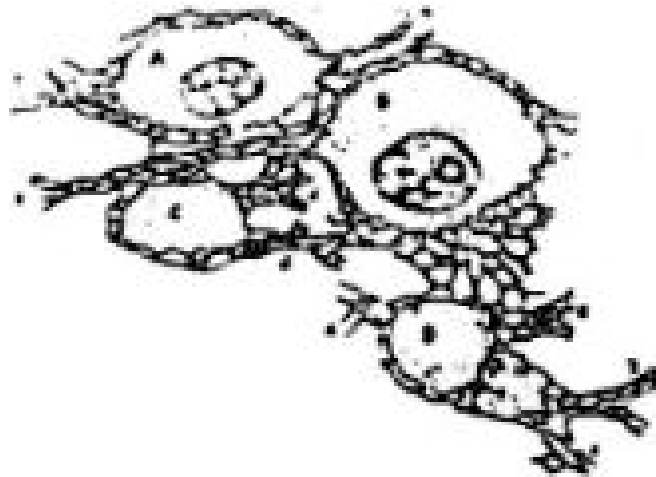


FIG. 19 – Cuatro células del núcleo olivar del conejo; método y dibujo de Bethe. *Red externa de Golgi* en la superficie de las células A B C D y de sus prolongaciones dendríticas d, d, d. Las redes de las células vecinas se anastomosan entre sí.

Ahora bien, nos preguntamos: ¿qué es esa red de Golgi? Indudablemente debemos formularnos esta cuestión, porque el ilustre profesor de Padua, Golgi, ha descubierto otra red, la «red interna» que está en la célula misma y parece superponerse a la red canalicular é intracelular de Holmgreen.

Las figuras núms. 19 y 20 muestran cómo esa red se extiende sobre la superficie de las células y de sus prolongaciones; cómo pasa de una célula á otra, constituyendo así una red difusa en toda la sustancia gris.



FIG. 20 – Ramificación terminal de una prolongación protoplasmática de una célula del cuerno anterior de la médula de buey sobre la superficie del cuerpo de otra célula de la misma naturaleza; método y dibujo de Bethe. El protoplasma de la prolongación protoplasmática está representada por una serie de puntos; el de la célula sobre la cual se terminan las prolongaciones no se halla representada. La *red de Golgi* que rodea las ramificaciones de la prolongación protoplasmática se continúa directamente con la de la célula a la cual llega esa prolongación protoplasmática.

Golgi, Donaggio, Bethe y Held han visto esta red y sostienen por lo tanto su existencia. Cajal cree que no se trata en realidad de una red, sino de un simple coágulo nervioso.

Por otra parte. los autores que sostienen la existencia de esa red le atribuyen diferentes funciones: así, unos ven en ella un aparato de sostenimiento entre las diversas células nerviosas, otros una simple red nerviosa, y Golgi vacila aún acerca de estas interpretaciones.

Sin embargo, Cajal y Held sostienen lo contrario de Bethe, puesto que demuestran claramente la terminación de los cilindroejes en las otras formaciones nerviosas.

Adviértase que si bien Bethe muestra gran confianza en sus ideas, al sostener la teoría de las comunicaciones fibrilares por medio de redes va poco a poco perdiendo su seguridad, cuando manifiesta que «algunas veces se puede ver el pasaje directo de las ramificaciones cilindroejes en la red de Golgi, sobre todo en la extremidad de las prolongaciones protoplasmáticas», y agrega que «estos casos no son del todo demostrativos».

En resumen, puede decirse que la técnica de Bethe está muy lejos de ser exacta y que, por tanto, la comunicación de los neurones en los vertebrados, por medio de neurofibrillas, descansa sobre una base falsa.

Completa estas teorías modernas del neurón la concepción reciente de Franz Nissl.

Este célebre histologista de Francfort, que ha descubierto y estudiado minuciosamente la estructura de la «sustancia cromática» en las células nerviosas, es un adversario encarnizado del neurón y ha publicado un volumen inmenso en contra de la teoría del neurón, cuya lectura es muy fatigosa aún hasta para los mismos alemanes.

Para Nissl existe una sustancia: «el gris nervioso», que es la sustancia conductriz. Esta sustancia se encuentra en el interior de las células, en donde forma fibrillas, y existe también fuera de las células constituyendo gran parte de la sustancia gris.

El gran argumento de Nissl se funda en que existe entre las células un espacio demasiado grande para que las redcillas de las prolongaciones celulares puedan llenarlo. Después de una vasta discusión de 338 páginas el autor llega a esta conclusión: «La existencia del gris nervioso, es decir, de una parte constituida en su totalidad de sustancia nerviosa y no celular de la sustancia gris, es una consecuencia, un hecho establecido, aunque la constitución histológica es aún desconocida».

Nos hemos ocupado anatómicamente de las fibras nerviosas, así como de las más recientes hipótesis fisiológicas que sobre ellas se tienen, pero no hemos averiguado aún para qué sirven esas neurofibrillas, ni cuál es su importancia funcional.

Examinemos, pues, estos dos puntos.

La fisiología de las células nerviosas es tan compleja como la de todas las otras células del organismo; *viven*, es decir, absorben, asimilan y excretan; *funcionan* (función específica muy

compleja) y, por último, *resisten* mecánicamente a las excitaciones exteriores.

¿Serán, las fibrillas nerviosas, órganos de nutrición y de sostenimiento?

¿Serán elementos encargados de la función específica?

En este último caso, ¿cumplen toda la función nerviosa, ó tienen un papel limitado, como ser el de conducir el fluido elaborado independientemente de ellas? Estas cuestiones no pueden ser resueltas todavía, porque el número de observaciones con que contamos es aún muy reducido.

Es indudable que en los diversos tramos de la escala animal los órganos encargados de la trasmisión del fluido nervioso, así como de su elaboración, varían según sea su respectivo perfeccionamiento. En efecto, los organismos unicelulares como las amibas tienen una función nerviosa rudimentaria: son sensibles a la acción de las fuerzas exteriores, sufren a menudo las impresiones recibidas, buscan las condiciones físicas más favorables a su mantenimiento y se desplazan a fin de efectuar un hecho determinado.

En los animales pluricelulares, la función nerviosa se halla desempeñada (en la edad adulta, al menos) por células especiales.

No se sabe aún si en los animales inferiores, como los celenterados, existen en sus células nerviosas órganos (diferenciados) diversos; pero lo probable es que en esos animales el protoplasma nervioso difiera sensiblemente del de los animales superiores, puesto que todavía no se ha logrado colorarlos por los medios técnicos electivos de Golgi y de Ehrlich.

Ya, en los gusanos, las neurofibrillas han aparecido y en todos los demás animales de organización superior existen, afectando disposiciones más complicadas a medida que se va ascendiendo en la escala animal.

Esto indica, pues, que las neurofibrillas se comportan como elementos fisiológicos en la elaboración perfeccionada de los actos nerviosos complicados.

Las neurofibrillas son una de las diversas estructuras del protoplasma nervioso; y del mismo modo lo son el *núcleo*, órgano excesivamente complejo que, según se supone, desempeña un papel importante en el funcionamiento nervioso, puesto que sufre modificaciones cuando la célula se halla debilitada por un trabajo prolongado; el *jugo celular*, porción transparente; un *espongoplasma* reticulado; la *sustancia cromática* que se encuentra agrupada en las mallas del retículo.

A estas formaciones podemos agregar la *red interna* de Golgi que, probablemente, está superpuesta a la red de los *canales de Holmgreen*; y la *red externa* de Golgi que, según algunos autores, es un simple coágulo ó un aparato de sostén de los elementos nerviosos, ó un medio de aislamiento ó una red que contiene la porción extra-celular de las neurofibrillas en el pasaje de un neurón a otro.

Las fibrillas nerviosas no son, pues, más que los rodajes de la máquina complicada del elemento nervioso. Sin embargo, ese rodaje es de gran importancia en la función nerviosa.

Efectivamente; planteando la cuestión desde otro punto de vista, se puede comprobar que las fibrillas no son únicamente órganos propios de las células nerviosas. Gran número de células tienen formaciones análogas y, en todas ellas, esas fibrillas desempeñan funciones muy importantes en la actividad celular.

Nos bastará citar las fibrillas musculares, lisas y estriadas, las fibrillas de las células de pestañas vibrátiles, las fibrillas de un haz conjuntivo y tendinoso, etc.

En todas estas formas celulares, las fibrillas se nos representan como productos de una elaboración protoplasmática, destinadas ora á ser el instrumento del trabajo específico de la célula que tiene movimiento, como la fibra muscular, ora á una acción de sostenimiento como el tejido neuróglíco.

De ahí que, por analogía, podemos suponer que la fibrilla nerviosa no está destinada a desempeñar funciones nutritivas, ni a consolidar a la célula en sus funciones, sino que es, por el contrario, el órgano ó al menos uno de los órganos principales de la función nerviosa.

Nos preguntamos ahora ¿es sólo una parte ó bien toda la función nerviosa la que desempeñan las neurofibrillas?

Según Apathy, el acto nervioso se descompone en dos elementos:

1º la elaboración del influjo nervioso por una especie de secreción efectuada por el protoplasma de las células ganglionares;

2º las transmisiones de este fluido por las neurofibrillas,

Las células ganglionares vienen así a constituir verdaderas pilas eléctricas, cuyo circuito está formado por la red fibrilar.

A primera vista, esta concepción es clara y nos seduce, pues se explica por la noción experimental de que un fluido nervioso recorre los nervios con cierta velocidad, circulando por los cilindroejes recubiertos exteriormente de mielina: capa aisladora, como lo es la envoltura exterior de un cable. Empero, esta teoría no reposa más que en la continuidad de la red fibrilar admitida por Apathy.

Conociendo como conocemos los elementos de convicción que ofrece la teoría de Apathy desde el punto de vista anatómico, podemos afirmar que, hasta la fecha, ningún hecho anatómico ó fisiológico ha probado que las neurofibrillas, ni la sustancia interfibrilar como suponen algunos, sean las conductoras del fluido nervioso.

Bethe tampoco establece distinciones entre la elaboración y la transmisión del influjo nervioso. Atribuye a las fibrillas la función nerviosa en «block» y por las disposiciones anatómicas que él ha observado, deduce que el resto de la célula efectúa únicamente funciones tróficas.

Para sostener esta hipótesis, Bethe se basa en las experiencias que ha realizado en los cangrejos. He aquí en qué consisten estas experiencias: cuando se toca la duodécima antena de un cangrejo, se produce el movimiento reflejo de esta antena; este movimiento tiene como centro un ganglio que se halla formado de un neuropilema central y de células unipolares periféricas. La disposición de estas células es tal que se les puede suprimir una gran parte de su contenido sin que se llegue a tocar en lo mínimo al neuropilema. Después de esta operación, el movimiento reflejo persiste durante dos días para luego desaparecer.

Bethe explica esta persistencia del movimiento reflejo admitiendo que la impresión nerviosa es conducida del órgano sensorial al órgano motor por la red anastomótica de las fibrillas del neuropilema; de donde deduce que, según toda probabilidad, la función nerviosa pertenece a las neurofibrillas, pues las células desempeñan funciones nutritivas.

Los resultados de esta experiencia se comprenden fácilmente si se admite que el neuropilema está constituido por un gran número de prolongaciones celulares que contienen fibrillas no anastomosadas.

Sabemos, en efecto, que las células unipolares poseen prolongaciones múltiples, centrípetas unas, centrífugas otras, pero que nacen todas de un mismo tronco: la ablación de los cuerpos celulares no modifica las conexiones de estas prolongaciones; se puede, pues, admitir que, en la experiencia de Bethe, la transmisión nerviosa se efectúa por la sustancia formada por las prolongaciones celulares que han permanecido enteras y guardando relaciones normales; y no solamente por las fibrillas.

En realidad, esa experiencia sólo prueba que los neurones son capaces de sobrevivir un tiempo limitado después de la ablación de una parte de la sustancia que contiene el núcleo; y que durante este tiempo subsiste la función nerviosa. Este fenómeno es semejante al que ofrecen los organismos celulares que se cortan en trozos, en los que se observa que los fragmentos que no contienen núcleos continúan viviendo y moviéndose durante un cierto tiempo, pasado el cual mueren.

Si la experiencia de Bethe no nos proporciona ninguna noción positiva acerca del funcionamiento de las neurofibrillas, en cambio Cajal y su discípulo Tello han logrado abrir un nuevo campo de investigaciones, con sus recientes descubrimientos de fisiología nerviosa.

Estos autores demuestran que la red de las neurofibrillas no es como se creía «*constante*», sino que es susceptible de sufrir modificaciones más ó menos considerables según el estado de actividad nerviosa en que se encuentre el animal en el momento de su muerte.

Fundan sus conclusiones en experiencias realizadas en culebras y lagartos, es decir, en animales sujetos al adormecimiento invernal fisiológico. Cajal ha hecho también observaciones en animales atacados de rabia parálitica. Estas experiencias consisten en lo siguiente

Cajal y Tello observaron que durante el adormecimiento invernal de esos animales las neurofibrillas de las células de la médula son poco numerosas y muy grandes (Fig. 21 A). Un día un lagarto que se quebró la cola despertó de su sueño excitándose por este accidente, y en las preparaciones que se siguieron Cajal observó, con sorpresa, que las fibrillas gruesas y poco numerosas de antes se hallaban reemplazadas por infinidad de fibrillas muy finas (Fig. 21 C).

Esta observación fue para él un descubrimiento, porque pudo establecer que el estado en que había observado al animal en un principio era el del adormecimiento causado por el frío.

Comprobó también que si se calienta al animal en una estufa, durante algunos instantes, se despierta y agita vivamente; y que si se le mata en esos momentos se notan en sus células fibrillas finas y muy numerosas.

Será éste, pues, el aspecto de las células durante la estación caliente, cuando el lagarto posee su actividad normal.

El estado intermediario entre el adormecimiento y la actividad primaveral está representado en la Fig. 21 B; se ve allí cómo

las fibrillas gigantes se disocian en fibrillas finas que se esparcen por toda la célula.

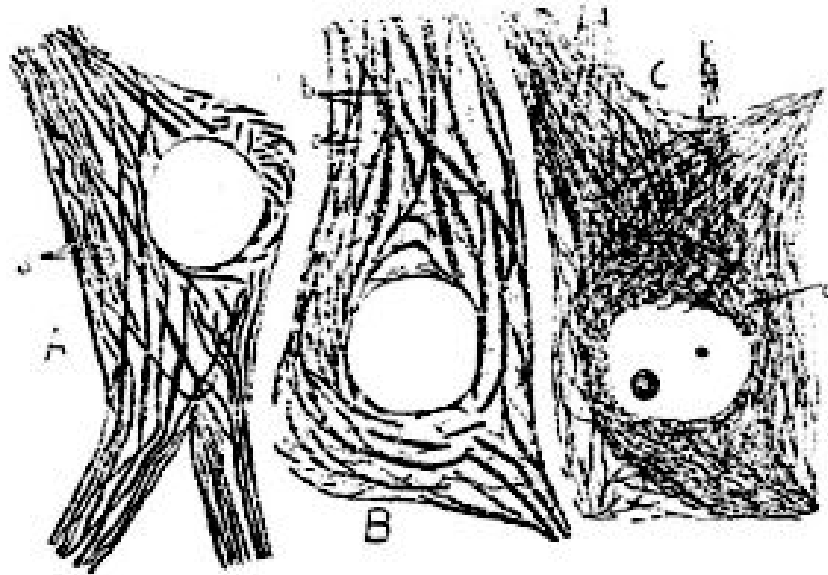


FIG. 21- Grandes células nerviosas intersticiales del bulbo del lagarto, según Tello; método de Cajal.

A.- Célula de un *lagarto adormecido por el frío*. Las fibrillas son enormes y poco numerosas, formadas en realidad por coalescencia de fibrillas finas en haces; *a*, *espesamientos* sobre el trayecto de esos haces.

B.- Célula de un *lagarto por despertarse*. Las fibrillas finas están por esparcirse; *b*, haces formados por fibrillas finas que han comenzado a separarse unas de otras; *c*, *fibrillas finas completamente desprendidas de los haces*.

C.- Célula de un *lagarto despertado*, en plena actividad. Los haces no existen ya; *todas las fibrillas finas están esparcidas*; *d*, red perinuclear.

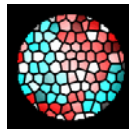
Tales son los hechos descubiertos por Cajal y Tello; son los primeros hechos positivos que se refieren al mecanismo íntimo de la célula nerviosa.

Este mecanismo no se ha explicado todavía, pero constituye una prueba evidente de que las neurofibrillas efectúan funciones muy activas en el engranaje complejo que se denomina sistema nervioso.

Hemos pasado rápidamente en revista todas las concepciones que ha sugerido el estudio de las vías nerviosas, falsas las unas y precisas las otras. Es de esperarse que la precisión de esas concepciones no será duradera y que a ellas seguirán nuevas observaciones y descubrimientos, que iluminen con luz más segura los puntos que aún oscilan en torno de esa unidad histológica sumamente complicada que se llama neurón.

MATILDE V. VILLA,
Profesora Normal.

Copyright © 1997 *Electroneurobiología*. Este trabajo original constituye un artículo de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL original (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with the article's full citation and original URL (above).



revista

Electroneurobiología

ISSN: ONLINE 1850-1826 - PRINT 0328-0446