

piedad cuando se unen á dosis medias de extracto hipofisario; solamente el caso 1) de la experiencia V ha hecho excepción á la regla.

Por el momento, no se nos ocurre ninguna hipótesis racional que explicase estos fenómenos. Ellos, por otra parte, nos dan cuenta de hasta dónde alcanza la complejidad en el modo de acción de los diversos factores endocrinos que intervienen en el metabolismo hidrocarbonado.

Posteriormente á estos trabajos han publicado datos en el mismo sentido Garnier y Scholmann (*C. R. de la Soc. de Biol. de París*, Julio 1914).

(Trabajo del Instituto de Medicina Legal de Madrid. Profesor Maestro).



SESIÓN DEL 19 DE NOVIEMBRE DE 1915



Plan fundamental de la retina de los insectos

POR

S. R. CAJAL

I

Sabido es que el insecto, por excepción entre los invertebrados, posee un aparato visual muy diferenciado y perfecto, y comparable en principio al de los vertebrados. Probable parece que muchos de éstos (ciertos peces y batracios) gozan de potencia visual inferior á la de la libelula, el caballito del diablo ó la mosca azul. En este caso, como en otros muchos, la *masa* no es sinónimo de *excelencia*, como no son tampoco igualmente excelentes un tosco reloj de pared y una exquisita saboneta.

Ciertamente, el principio de la *visión en mosaico* (córneas y cristalinos múltiples en cada ojo) ha impuesto al aparato ocular de los articulados algunas importantes variaciones de plan arquitectónico; pero estas variaciones, acaecidas por acomodación al mecanismo físico de la formación de la imagen, han recaído casi por completo en el aparato dióptrico y en la capa de los bastones ú *ommatidias* (*retina periférica*); las demás formaciones retinianas, correspondientes á lo que los naturalistas designaron *lóbulo óptico*, coinciden esencialmente, en cuanto á su constitución anatómica, con las zonas correspondientes de la membrana visual de los vertebrados. Así lo reconocieron ya hace tiempo Kenyon y Radl, y en

época más reciente, Vigier, Cajal, Jonescu y Zawarzin. Las recientes observaciones efectuadas por el Dr. Sánchez y nosotros (1) sobre el aparato visual de gran número de insectos, corroboran la citada homología, fortaleciéndola y ampliándola con numerosos detalles anatómicos, en cuyo examen circunstanciado no podemos entrar aquí. Quien desee conocerlos menudamente consultará la extensa Monografía, en vías de impresión, destinada á *Trab. del Lab. de Investig. biol.*, tomo XIII, 1915.

Por ahora nos concretaremos á formular algunas consideraciones sobre las mencionadas concordancias anatómicas entre la retina de los articulados superiores y la de los vertebrados, y á exponer algunas hipótesis sobre la probable significación de ciertas disposiciones neuronales específicas ó notablemente desarrolladas en los insectos dotados de gran capacidad visual.

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

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

1.^a *Zona de los bastones ó corpúsculos fotosensibles.*—Esta primera estratificación engloba la llamada en los vertebrados *zona de los granos externos*, la cual, por excepción, no aparece deslindada en los insectos (figura 2, I).

2.^a *Zona limitante ó basal de la retina periférica.* — Corresponde á la *limitante externa* de los vertebrados (fig. 2, II).

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

3.^a *Capa de las células visuales intermediarias ó corpúsculos monopolares gigantes.*—Es homóloga de la de los elementos *bipolares* de los vertebrados, ó, más exactamente, de una porción de la *capa de los granos internos* (fig. 2, V).

(1) S. R. Cajal y D. Sánchez: Contribución al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. Parte I: Retina y centros ópticos. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo XIII, 1916.

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

5.^a *Zona del kiasma intermediario (kiasma externo de Berger, nervio óptico de Bellonci).*— Modélese esta capa en cordón, en forma de reloj de arena, más ó menos prolongado según los insectos examinados, y consta de gran caudal de conductores robustos ascendentes y descendentes (fig. 2, IV).

Constituye el *kiasma intermediario* una de las originalidades más sorprendentes de la retina de los articulados, pareciendo asociarse necesariamente á todo ojo de visión en mosaico.

En efecto, tan curioso entrecruzamiento se encuentra también en los crustáceos y falta en los ojos de tipo lenticular (protocordados, cefalópodos, vertebrados, ocelos de insectos y arácnidos, etc.). En los vertebrados, semejante formación—sin kiasma, naturalmente—parece corresponder á los segmentos internos ó fibras descendentes de las *células bipolares*, los cuales sólo cerca de la *fovea* se disponen en estrato especial.

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

6.^a *Capa de las células gangliónicas y amacrinas (ganglio en cuña y coronario) (fig. 2, VIII).*

7.^a *Capa plexiforme interna (fig. 2, VII).*

8.^a *Capa de las fibras ópticas ó kiasma interno (fig. 2, N O).*

Las precedentes estratificaciones corresponden á las homónimas de la retina de los vertebrados (*zona plexiforme interna, zona de las células gangliónicas y zona de las fibras del nervio óptico*). sólo que la capa de los corpúsculos gangliónicos se muestra dislocada; en vez de residir por debajo de la *plexiforme interna* como en los vertebrados, se extiende por encima de ésta, invadiendo el terreno de las células amacrinas ó espongioblastos (fig. 2, h). Por lo demás, estas emigraciones del núcleo y protoplasma somático son comunes en los mismos vertebrados, según probaron hace tiempo Dogiel, para las células gangliónicas, y Cajal, para las amacrinas y diversos tipos de bipolares.

En los esquemas de las figuras 1 y 2 ponemos enfrente, para más cómoda comparación, las capas homólogas de la retina de un vertebrado y la de un insecto (mosca), señalándolas con los mismos números. En tales imágenes se verá que ciertas cifras de la retina del insecto han alterado

su posición correlativa, y que el desplazamiento consiste en una emigración de los núcleos hacia la periferia. En dichas figuras, las células homólogas han sido marcadas por iguales letras.

Hemos dicho ya que estas curiosas emigraciones de los somas no son cosa exclusiva de los articulados y cefalópodos. En la figura 3, que copia esquemáticamente la retina de un reptil, se advierten también dislocaciones hacia fuera de los núcleos, que parecen un recuerdo filogénico, algo así como efecto de la inercia plástica de la neurona, rebelde ó recalcitrante al progreso morfológico. En este ejemplo, los elementos perezosos ó retardatarios, empeñados en mantener la forma tradicional, son las células bipolares (*bipolares dislocadas*) y las neuronas ganglionares.

No haremos aquí una comparación minuciosa de la retina del vertebrado con la de los insectos. Remitimos al lector al examen de las figuras 1 y 2, donde advertirá las notables coincidencias de morfología y posición de las tres neuronas integrantes de la cadena visual. Porque en realidad, la retina del vertebrado como la del insecto, redúcese, descartando disposiciones accesorias, á una triple empalizada neuronal, á saber: la del cono ó bastoncito, la de las células bipolares, y, en fin, la formada por los corpúsculos gangliónicos. Dos series de articulaciones emplazadas al nivel de las capas plexiforme interna y externa, vinculan entre sí estos tres pisos concéntricos de neuronas.

No deja de ser sorprendente la coincidencia estructural entre seres tan alejados filogénicamente entre sí como el vertebrado y el insecto. Naturales y lógicas fueran estas concordancias si los vertebrados procedieran de los articulados. Mas, con gran aparato de pruebas, sostienen los biólogos naturalistas que los vertebrados derivan de los gusanos, singularmente de los protocordados, sin pasar por la fase de los cefalópodos y articulados, seres que vendrían á representar ramas antiguas terminales, tempranamente desgajadas del tronco filogénico común y que vegetaron aparte, adaptándose rigurosamente al medio, refractarias á todo proceso de diferenciación progresiva. De donde resulta que la vida, al encontrarse de nuevo, con ocasión del modelamiento de los más sencillos vertebrados, con el problema visual, que había sido resuelto ya satisfactoriamente en los insectos y cefalópodos, utilizó, por extraña coincidencia, para atacarlo otra vez, precisamente los mismos resortes nerviosos y dióptricos de que se sirviera en lejanas edades para organizar el aparato óptico de aquellos invertebrados. En esta reedición hubo, sin duda, según dejamos apuntado, abandonos y correcciones. En todo caso, el principio de la *lente única* y de la *retina continua*, ya ensayado tímidamente en los insectos (ocelos) y algunos gusanos, resueltamente adoptado en los cefalópodos, fué progresivamente perfeccionado en los peces, abandonando como un callejón

sin salida el principio de las *lentes múltiples* y de las *retinas plurales*, tan fastuosamente aprovechado en el ojo de ciertos insectos (*libelula*, *agrión*, *aeschna*, etc.). Pero, repetimos, por lo que se refiere á la organización nerviosa, el plan esencial se mantuvo, con leves variantes y retoques de adaptación.

Con lo cual no pretendemos negar las grandes originalidades que la retina de los articulados ostenta por comparación con la de la de los animales superiores y aun con la de ciertos moluscos, singularmente bien dotados bajo este aspecto: los *moluscos cefalópodos*.

Una de las características más notables, compartida también por otros invertebrados, consiste en la morfología de las neuronas.

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

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

En los articulados, resulta muy probable, según significamos nosotros, fundándonos en consideraciones morfológicas, y afirmó más tarde A. Bethe, sobre la base de experimentos fisiológicos, que el soma neuronal no toma parte ó puede no intervenir en la propagación del impulso nervioso. En este caso, pues, la fórmula de la polarización dinámica, enunciada primitivamente por Van Gehuchten y Cajal, debe ser reemplazada por la nueva fórmula de la *polarización axipeta*, imaginada por nosotros (1897), y aplicable, según es sabido, á la totalidad de los vertebrados é invertebrados.

Que el soma de las neuronas de los insectos carece de función conductriz lo persuaden, aparte razones generales hace tiempo expuestas por nosotros con ocasión de la formulación del principio de la *polarización*

axipeta (1), algunos hechos de observación inconciliables ó difícilmente comprensibles con la vieja teoría de la polarización dinámica.

He aquí los más importantes:

a) La total ausencia de nidos y arborizaciones nerviosas en las zonas de granos de los insectos. Esta falta constante de impregnación es tanto más significativa, cuanto que en tales articulados el cromato de plata tiñe á menudo, de manera exclusiva, las ramificaciones nerviosas, y tanto más fácilmente cuanto más finas son.

b) La sutilidad extremada del mango, correlativa de un proceso atrófico (por economía de espacio y protoplasma), en contraste con el potente desarrollo del tallo desde el paraje en que surgen las dendritas.

c) En fin, la longitud, indiferencia de posición y orientación del mango, en contraste con la fijeza de posición y orientación espacial del tallo y de las expansiones dendríticas y nerviosas de las neuronas retinianas.

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

Tan intensa resulta en algunas neuronas retinianas esta porción fina inicial del tallo (fig. 4, B, C), que si poseyera actividad transmisora duplicaría y aun triplicaría á veces el tiempo de propagación del impulso nervioso, cuya velocidad, según resulta de las medidas de algunos fisiólogos, es en los articulados harto menos grande que en los vertebrados.

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

Modalidades morfológicas de las células retinianas. — Como indicamos en las figs. 4 y 5, se dan en la retina de los insectos tres tipos diversos de neuronas.

1. La variedad más sencilla en un todo comparable con la *célula amacrina* de los vertebrados consta de soma piriforme, largo mango y una sola arborización terminal (fig. 5, A). Semejantes elementos, señalados por nosotros en la mosca azul (*Calliphora vomitoria*), han sido confirmados por Zawarzin, que los designa *células locales*.

2. La segunda modalidad (fig. 5, B, y 4, B, C), comunísima en los invertebrados, caracterízase por exhibir, aparte del soma piriforme y del

(1) *Cajal: Las leyes de la morfología y el dinamismo de las células nerviosas. Rev. trim. microgr.*, tomo I, 1897.

mango más ó menos estirado, un largo tallo provisto, cerca de su comienzo, de ramas iniciales ó dendritas (*aparato receptor*), y hacia su cabo profundo, de un ramaje ó fronda comparable á la arborización final de los axones (*aparato de emisión* de corrientes).

3. En fin, la tercera modalidad está representada por las *células en T*, neuronas cuyo mango se divide, en ángulo recto, en dos ramas de dirección contrapuesta: una externa con la representación fisiológica de *dendrita* ó expansión axípeta; otra interna, homóloga del *axon* ó expansión somatófuga (fig. 5, C).

Notemos aquí una particularidad morfológica que no ha sido observada, que sepamos, en ningún vertebrado ó invertebrado. Las células de la segunda modalidad ofrecen en los insectos dos clases de dendritas ó apéndices de conducción axípeta: las *dendritas iniciales* ó principales que se conexionan con el ramaje de fibras sensoriales ó centripetas (dendritas sensoriales); y las *basales* ó secundarias, articuladas con fibras centrifugas, es decir, con las frondas terminales de neuronas situadas en estratos más profundos. Por ejemplo, según mostramos en la figura 4, *g*, la célula monopolar de la retina intermediaria (homóloga de la bipolar de la retina de los vertebrados) se articula en la abeja mediante las dendritas iniciales (*c*), con la extremidad inferior de los bastoncitos, y mediante las basales, con las arborizaciones de células de expansión centrifuga, situadas por debajo del kiasma externo (fig. 4, *g*). Una doble conexión semejante se repite en las células gangliónicas (tercera neurona visual), según mostramos en la figura 4, *f, h*.

Las tres mencionadas modalidades neuronales, ¿á qué neuronas de la retina de los vertebrados corresponden?

Acerca de la modalidad segunda ó principal, ninguna duda es posible. Conforme mostramos en los esquemas de las figuras 2 y 4, y se deduce de todo lo expuesto, esta variedad está representada en los vertebrados por los dos principales anillos nerviosos: el corpúsculo bipolar y el corpúsculo gangliónico. Las incertidumbres conciernen solamente á la homología y significación de los tipos 1 y 3.

Séanos lícito formular aquí algunas hipótesis. En nuestro sentir, la variedad cuyo tallo se descompone en una sola fronda ó ramaje terminal, corresponde á las células *amacrinas* ó espongioblastos de la retina de los vertebrados, células que habitan también, según reconoció v. Lenhossék, hace tiempo, en la retina de los cefalópodos. Pero en los insectos, las amacrinas (*células locales* de Zawarzin) son mucho más numerosas, habiéndolas no sólo destinadas á la *zona plexiforme interna*, sino ramificadas también en la *plexiforme externa* (*perióptico* ó *retina intermediaria*). Como es natural, la posición externa del campo de distribu-

ción ha motivado que gran número de tales elementos dirijan sus penachos hacia la periferia y merezcan la designación de neuronas de axon centrifugo. Semejantes elementos localizan el soma, según mostramos en la figura 2, *d*, *e*, y 4, *d*, en la zona de los granos internos, es decir, por encima de la capa plexiforme interna.

En cuanto á las neuronas de la tercera variedad ó células en T, nos parecen corresponder, por lo menos en parte, á algunas células de axon corto de la retina de los vertebrados, singularmente á ciertos corpúsculos no muy frecuentes, que asocian entre sí las zonas plexiforme interna y externa. Por ejemplo: en la retina de la *perca* descubrimos nosotros hace tiempo, en la zona de los granos internos, ciertas amacrinas asteriformes, provistas de expansiones ascendentes para la *capa plexiforme externa* y descendente para la *plexiforme interna* (fig. 1, *e*). Células análogas encontramos también en los batracios (véase la fig. 3, lám. II, *h*, *i*) (1). Estos elementos, representantes de un género numerosísimo en los insectos, disminuyen mucho y acaso se extinguen del todo en muchos vertebrados superiores. Posible parece que los elementos en T de la retina de los insectos se hayan convertido en las células de axon corto de los mamíferos.

En el terreno fisiológico, las amacrinas y las células congéneres de axon centrifugo de la retina de los insectos, plantean un problema muy arduo. Atendiendo á que semejantes elementos adendríticos (que parecen disposición representativa de los órganos nerviosos sensoriales) hállanse hasta en el bulbo olfatorio (granos del bulbo); que existen, además, indicios para sospechar que muchos tipos sencillos de axon corto de los vertebrados no son otra cosa que etapas morfológicas superiores de amacrinas, no estará demás hacer aquí algunas reflexiones sobre la significación fisiológica posible de tan enigmáticos elementos.

En la época en que nosotros señalamos la existencia de *fibras centrifugas* en la membrana visual de las aves y mamíferos, la cuestión de las amacrinas pareció aproximarse á la solución. Averiguado entonces el modo de terminar de las referidas fibras, todo quedaba reducido á suponer que el impulso aportado por éstas desde los centros se transmite desde luego al soma de las amacrinas, y después, corriendo á lo largo del tallo de éstas, hasta la articulación establecida en la zona plexiforme interna, entre el penacho de las bipolares y el ramaje dendrítico de las neuronas ganglionares. A mayor abundamiento, pusimos tiempos después (2) de manifiesto la existencia, en las aves, de ciertas *amacrinas de*

(1) *Cajal*: La retine des vertebrés : *La Cellule*, 1892.

(2) *Idem*: Nouvelles contributions á l'étude histologique de la retine, etc. *Journal de l'Anat. et de la Physiologie*, núm. 5, 1896.

asociación, cuyo soma y dendritas cortas iniciales entran positivamente en contacto con nidos terminales de fibras centrifugas, mientras que la fronda axónica *parece* conexionarse con el tallo de las amacrinas comunes.

Mas esta disposición (cadena neuronal formada por tres elementos: fibra centrifuga, amacrina de asociación y amacrina común) sólo se ha encontrado, de modo claro hasta hoy, en la retina aviaria. En los mamíferos, reptiles, batracios y peces, la inmensa mayoría de las amacrinas están desprovistas de relación central. Sus únicas conexiones se establecen, mediante su ramaje final, con los dos elementos integrantes de la articulación visual principal (el penacho descendente de las bipolares y el ramaje protoplásmico de las gangliónicas). Recordemos, además, entre otros casos refractarios ó difíciles para la explicación precedente, la presencia de amacrinas dislocadas, células descubiertas hace muchos años por nosotros en la zona de los corpúsculos gangliónicos (peces, batracios, reptiles, aves y mamíferos), en un terreno donde jamás se vieron arborizarse legítimas fibras centrifugas, ni expansión nerviosa de ninguna clase. En fin, en los insectos donde las amacrinas dislocadas constituyen legión formidable, todos nuestros esfuerzos para encontrar arborizaciones en contacto con el soma amacrino han fracasado.

En vista de estos hechos negativos, demasiado constantes y generales para que sean achacables á defectos de técnica, creemos que es llegada la hora de revisar la primera hipótesis formulada. En nuestro sentir, los corpúsculos amacrinos de vertebrados é invertebrados (exceptuadas las amacrinas de asociación de la retina de las aves) no forman parte de la cadena neuronal del impulso sensorial aferente, sino que representan vías accesorias ó colaterales intercaladas á las articulaciones principales, con la mira quizás de concentrar en ellas, con ocasión de la llegada de la onda sensorial, alguna forma de energía indispensable para la propagación nerviosa y, acaso, para la producción del acto perceptivo. Como la conflagración de la pólvora á la llegada de la chispa ó como la llegada de la onda sensorial á neuronas intercaladas transformaría la energía potencial almacenada en el protoplasma de tales corpúsculos en energía actual, utilizable en el trabajo de propagación y sensación.

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

Este papel de acumular algún modo de energía potencial en torno de las articulaciones de la cadena neuronal principal ó aferente, podría atribuirse también á los elementos de axon corto de los vertebrados, tan

abundantísimos en el cerebelo y corteza cerebral humana, como que superan con mucho en caudal á los elementos de axon largo. Hay indicios para pensar que, según decíamos antes, el corpúsculo de axon corto representa el término de la evolución morfológica de las amacricas. Encuéntrense células en la capa plexiforme primera del cerebro y cerebelo, en la substancia de Rolando de la médula espinal, en la retina de peces, aves y batracios (algunos tipos de corpúsculos horizontales y de células interzonales), en las cuales cuesta ímprobo trabajo diferenciar la expansión funcional, cortísima y como rudimentaria, de los apéndices dendríticos ó protoplásmicos propiamente dichos.

Ciertamente, en más de una ocasión se ha afirmado la idea de que los elementos de axon corto representarían *neuronas de asociación*. Mediante el soma y dendritas recibirían el impulso sensorial (de primera ó segunda mano), traído por arborizaciones nerviosas, y, á favor del axon, lo transmitirían al soma y tallos de células de axon largo ó de proyección más ó menos cercanas.

No negamos nosotros la realidad de este papel asociativo, que nos parece incuestionable para ciertos elementos del cerebro y cerebelo; pero dudamos de que semejante vía conectiva intercalar no tenga otra significación que la de solidarizar dinámicamente las unidades de un grupo neuronal. Entre un alambre conductor unitivo de dos estaciones telefónicas y las pilas intercaladas generadoras de corriente, y al través de las cuales circula también la energía eléctrica, se dan diferencias esenciales. Si la función principal de tales elementos consistiera en propagar pasivamente la onda recibida, repartiéndola entre varias estaciones, sin influir la cualitativa ó cuantitativamente, la significación de muchas células de axon corto parecería completamente enigmática. Es más, admitiendo pura y exclusivamente la hipótesis asociacionista, ciertas disposiciones de la retina y del sistema nervioso de los vertebrados parecen superfluas. Citemos tres ejemplos.

a) Las células horizontales de la retina. Con la hipótesis asociacionista el impulso visual recolectado por los conos y bastones de un sector retiniano sería transmitido á las células bipolares de otro sector; por donde resultarían gravemente perturbados la agudeza visual y el carácter espacial y congruencia de la imagen. Además, esta intercalación neuronal resulta innecesaria, por entrar ya directamente en contacto los conos y bastones, de un lado, con las bipolares, de otro.

b) Células de axon corto del bulbo olfatorio. Asociando al parecer los *glomérulos* de este centro, encuéntrase, según demostró Blanes (1)

(1) *Blanes Viale*: Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio. *Rev. trim. microgr.*, tomo III, 1898.

hace tiempo y hemos confirmado muchos autores, innumerables células diminutas de axon corto transversalmente dirigido. Dado el carácter *in-espacial y difuso* de la impresión odorífera, holgaba por completo un sistema asociativo transversal ó tangencial de los glomérulos, ya que en éstos existen amplias articulaciones directas entre los penachos de las células mitrales y las arborizaciones de las fibras olfatorias.

c) Corpúsculos pequeños de axon corto. Es común sorprender en el cerebro humano elementos de esta clase, cuyo cilindro-eje es tan breve y tan cortas sus ramillas nerviosas, que son superados en extensión y difusión por las dendritas. En caso tal, la intercalación de una neurona asociativa entre el aparato dendrítico de las pirámides y los axones llegados de la substancia blanca, se nos aparece como algo absolutamente superfluo; dado que las extensísimas arborizaciones nerviosas de las fibras centripetas tocan en muchos puntos el soma, tallo y copa final de las células piramidales.

En suma; atribuyendo á las células de axon corto mero papel asociativo, la inmensa mayoría de ellas se nos presentan como ruedas inútiles ó perjudiciales en el mecanismo de la propagación del impulso nervioso al través de la substancia gris.

Claro es que la concepción á que nos inclinamos no pasa de ser, hoy por hoy, una hipótesis necesitada de confirmacion. En todo caso, ínterin se esclarece el papel de los elementos amacrinos y de axon corto, tiene la ventaja de sugerir, en orden al dinamismo nervioso, ideas complementarias del asociacionismo. Ella nos lleva á sospechar que, en la organización de los centros nerviosos y vías sensoriales, con ser grande y decisiva la importancia del factor asociativo, hay algo más que se le agrega, compenetrándose íntimamente con él. Pudiera ocurrir muy bien que, al modo de las oficinas eléctricas, donde en combinación con hilos conductores funcionan también pilas, acumuladores y dinamos, los centros nerviosos y vías sensoriales de invertebrados y vertebrados encerrarán, junto á las vías y asociaciones de vías, aparatos específicos destinados á acumular energía durante la fase de reposo para cederla súbitamente al primer requerimiento de los estímulos exteriores.