

lema, in vicinatatibus *Ubrique* et in *Sierra de Dos Hermanas* et *Sierra de la Lazada* ditionis *Jerez* frequenter provenit.—

†. Aug., Octob.—(v. v.)

Ar. geogr.—Lusitania et regio mediterranea calidior.

Este árbol empieza á ser mirado con más interés por nuestros agricultores; así, en las cercanías de Zahara y de Graza-lema y en las faldas occidentales de la Sierra del Pinar, donde se halla en abundancia, se han introducido recientemente, ingertándolas sobre los pies silvestres, algunas variedades de las más estimables entre las cultivadas en la región valenciana.

LA RETINA DE LOS TELEÓSTEOS

Y

ALGUNAS OBSERVACIONES SOBRE LA DE LOS VERTEBRADOS SUPERIORES,

POR

S. RAMÓN Y CAJAL.



Sesión del 1.º de Junio de 1892.

Hace algunos meses dimos á la estampa dos opúsculos sobre la retina de los batracios, reptiles y mamíferos (1), en los que consignábamos algunos hechos nuevos revelados por nuestro método de *impregnación doble* al cromato de plata. El hecho que á nuestro juicio reviste más interés, es el concerniente al dualismo anatómico y funcional que parecen ofrecer las llamadas *células bipolares* de la zona de los granos internos. Estas células, anillo de unión entre los corpúsculos visuales (conos y bastones) por un lado, y los elementos ganglionares por otro, comprenden dos tipos distintos: células bipolares de penacho superior ascendente conexionado con los bastones, y bipolares de penacho superior aplanado relacionado con los conos.

¿Este dualismo de las bipolares constituye un hecho de estructura exclusivo de los mamíferos, ó representa una ley anatómica general á todos los vertebrados?

Para satisfacer esta pregunta, nos dimos, desde luego, á investigar la retina de las aves y batracios; pero bien pronto nos persuadimos de que no era este el terreno más apropiado á la elucidación del problema, pues en estos animales los ex-

(1) CAJAL: *Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. La retina de los batracios y reptiles*, Agosto, 1891.—*Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamíferos*. (Gac. San. de Barcelona, 10 de Diciembre, 1891.)

tremos profundos de los conos y bastones (granos externos) son muy semejantes, y correlativamente los dos tipos de bipolares asociadas á la actividad de las células visuales, gozan de propiedades tan afines que se hace difícilísimo, aunque no imposible, una correcta distinción.

Tras algunos ensayos en los reptiles y peces, hallamos por fin en los teleósteos un excelente objeto de estudio. No sólo se distinguen netamente las dos especies de bipolares, sino que la divergencia de caracteres entre ambas es mucho mayor que en los mamíferos, acompañándose de circunstancias que alejan toda posibilidad de error y arrojan viva luz sobre la conexión de los elementos retinianos.

Prueban también estas indagaciones la doctrina de la independencia anatómica de las células nerviosas, doctrina que defendimos ya hace cuatro años para la retina de las aves y la totalidad de los centros nerviosos de los vertebrados, y que actualmente aceptan sabios tan distinguidos como Kölliker, His, Waldeyer, Retzius, van Gehuchten, von Lenhossék, etc. A nuestro modo de ver, los autores que recientemente (Tartuferi y Dogiel) han descrito redes en la retina, ó han cedido demasiado á las apariencias, ó dejádose influir con excesivo imperio por los prejuicios de escuela.

Las dificultades con que hemos tropezado para proporcionarnos material de estudio, nos ha obligado á trabajar en un corto número de especies, casi todas de la familia de los ciprínidos (*Cyprinus carpio*, *Tinca vulgaris*, *Barbus fluviatilis*, etc.) y de la de los pércidos (*Perca fluviatilis*, *Box salpa*). Pensamos, no obstante, en vista de las mínimas diferencias encontradas en la retina de estas especies, que la de los demás teleósteos se ajustará al mismo plan de construcción.

Muchos son los autores que han estudiado la retina de los teleósteos. Los primeros y mayores progresos débense á M. Schültze (1) y W. Müller (2), que trabajaron de preferencia con los métodos de la disociación y ácido ósmico. Posterior-

(1) M. SCHÜLTZE: *Archiv. f. mikroskopische Anatomie*, Bd. II, pág. 200, 1866, y su artículo *Retina*, del *Handbuch der Gewebelehre von Stricker*, Bd. II, 1872.

(2) W. MÜLLER: *Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans des Wirbelthiere.*—*Beitr. zum. Anat. u. Physiol. als Festgabe Carl Ludwig.*—sum 14 October 1874, gewidmet von seinen Schülern II, Heft., 1875.

mente, aprovechando los mismos ó parecidos recursos, aportaron datos interesantes Reich (1), Hannover (2), Denissenko (3), Retzius (4) y más especialmente Krause (5), que ha examinado cuidadosamente, y en varias épocas, un gran número de familias de peces.

Como es natural, las indagaciones realizadas en otras clases de vertebrados han arrojado mucha luz, no sólo sobre la textura de la retina en general, sino sobre la de los peces en particular. Entre los autores cuyos trabajos han resuelto cuestiones generales importantes ó han facilitado el camino de ulteriores investigaciones, es preciso citar á Kölliker (6), Schwalbe (7), Hoffmann (8), Landolt (9), Ranvier (10), Schiefferdecker (11), Kuhnt (12), Borysiekiewicz (13) y, sobre todo, á Tartuferi (14) y Dogiel (15).

Habiéndose estudiado solamente hasta hoy la retina de los teleósteos con los métodos antiguos (disociación, fijación en ácido ósmico, induración en ácido crómico ó bicromatos, coloraciones al carmín ó anilinas, etc.), incapaces, como es sabido, de presentar con claridad suficiente otra cosa que los núcleos

(1) REICH: *Hoffmann-Schwalbe's Jahresberichte der Anatomie u. Physiol.*, t. 1873, u. f. 1873.

(2) HANNOVER: *La rétine de l'homme et des vertébrés*. 1876.

(3) DENISSENKO: *Arch. f. Mikroskop. Anatomie*, Bd. XIX, 1881.

(4) G. RETZIUS: *Biologischen Untersuchungen. Jahrgang*, I, 1881, 1882.

(5) W. KRAUSE: *Die Retina*, II. *Die Retina der Fische. International Monatschrift. f. Anat. u. Histol.* Bd. III, 1886.

(6) KÖLLIKER: *Handbuch der Gewebelehre des Menschen. v. Auflage*, 1867.

(7) SCHWALBE: *Handbuch von Gräfe und Sämisch y su Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane*, 1887.

(8) HOFFMAN: *Zur Anatomie der Retina. (Niederländisches Arch. f. Zool. Bd. III, 1876.)*

(9) LANDOLT: *Beitrag zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton. (Arch. f. mik. Anat., Bd. VII, 1871.)*

(10) RANVIER: *Traité technique d'histologie*, 1876.

(11) SCHIEFFERDECKER: *Studien zur vergleichenden Histologie der Retina. (Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVIII.)*

(12) KUHN: *Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut. (Jenaische Zeitschrift, Bd. XXIV, 1889)*

(13) BORYSIEKIEWICZ: *Untersuchungen über den feineren Bau der Netzhaut, Wien*, 1887.

(14) TARTUFERI: *Sull anatomia della retina. (Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., 1857.)*

(15) DOGIEL: *Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden. Reptilien, Vögel und Säugethiere. (Anat. Anzeiger, 1888).*—*Ueber nervöse Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. (Anat. Anzeiger, Mai, 1888).*—*Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. (Arch. f. mik. Anat., Bd. XXVIII, 1891.)*

y algunas espesas expansiones protoplásmicas, hemos creído que cabría realizar algún progreso, aprovechando en dichos peces los dos métodos modernos de Golgi y de Ehrlich; pues si bien Dogiel ha estudiado ya con el azul de metileno (método de Ehrlich) la retina de los ganoides, ni los resultados obtenidos abarcan todos los elementos retinianos, ni cabría generalizarlos, sin previa confirmación, á la retina de un orden distinto de peces, como son los teleósteos.

En la nomenclatura y división de las capas retinianas nos atendremos principalmente á Schwalbe. Comenzaremos de fuera adentro, y prescindiremos de la zona de las células epiteliales ó pigmentarias, sobre la cual no hemos hecho ninguna observación particular.

CAPA DE LOS BASTONES Y CONOS. Los conos y bastones son, como es sabido, de gran longitud en los peces. El método de Ehrlich no los tiñe, excepción hecha de los corpúsculos semi-elipsoides que aparecen coloreados en azul intenso. La reacción del cromato de plata se obtiene alguna vez, pero de un modo incompleto. En general, se impregna sólo el artículo interno de los conos y bastones. El del bastón es finísimo y varicoso, semejando una fibra nerviosa, y presentando por lo común, al nivel del núcleo de los conos, una varicosidad espesa. El artículo interno de los conos es robustísimo y posee, encima mismo de la membrana limitante, un ensanchamiento para el núcleo (fig. 1.^a a).

GRANOS EXTERNOS. Esta capa se compone de las fibras de los conos (sin sus granos) y de las fibras y granos de los bastoncitos.

La fibra del bastón es fina y varicosa y ofrece á distintas alturas, un núcleo esférico, triangular ú ovoideo que el cromato argéntico reserva. Ocurrida la dilatación nuclear, la fibra acaba por una esfera libre y exenta de expansiones, situada en el plano más interno de la zona de los granos (fig. 1.^a c). La reunión de todos estos abultamientos terminales constituye una faja pálida y granulosa en las preparaciones al carmín que podría llamarse zona de las esférulas, ó de los pies de los bastoncitos. Semejante disposición recuerda completamente la que presentan las fibras de los bastones de los mamíferos y aves nocturnas, y establece una separación correcta entre la retina de los teleósteos y la de los batracios y aves.

La fibra del cono es mucho más espesa y recta que la del bastón y se termina, según la disposición clásica há tiempo descrita por Schültze, es decir, á favor de un espesamiento cónico de base plana, y guarnecida en su contorno de finas expansiones varicosas, radiadas, libremente terminadas en la zona reticular externa.

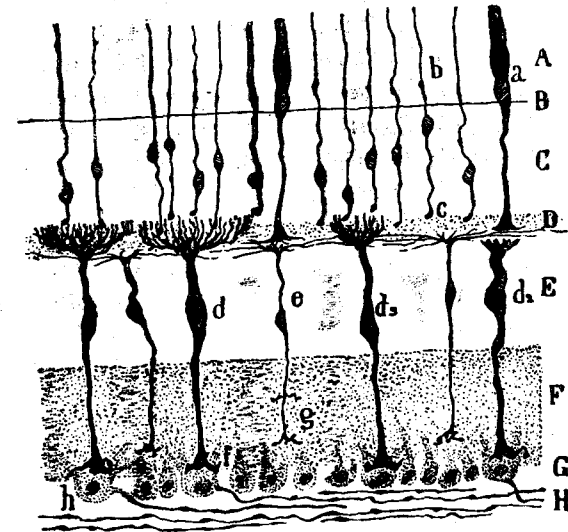


Figura 1.^a—Corte transversal de la retina del *Cyprinus carpio*. A, capa de los conos y bastones; B, limitante externa; C, granos externos; E, granos internos; D, reticular externa; F, reticular interna; G, capa de las células ganglionares; H, capa de las fibras del nervio óptico; a, cono; b, bastón; d, bipolar gigante; e, bipolar delgada.

Es de advertir que la base ó pie del cono desciende mucho más que la esférula de los bastones, tocando generalmente el límite externo de la zona de los granos internos.

Las células subepiteliales descritas por Dogiel en los ganoides, es decir, ciertos elementos colocados por encima de la reticular y correspondientes á las células compensadoras de Krause y á los elementos concéntricos externos de sostén de Schiefferdecker, no han sido teñidos en nuestras preparaciones de los teleósteos. En cambio, como veremos más adelante, se nos han mostrado muy correctamente en los reptiles.

CAPA RETICULAR EXTERNA. Plexo intrincado resultante del entrecruzamiento de expansiones celulares de las regiones co-

lindantes, puede distinguirse en dos estratos: *profundo*, donde se alinean los pies de los conos y las expansiones de las bipolares de cono; y *superficial*, donde se encuentran muchas esférulas de bastón y prolongaciones ascendentes de las bipolares gigantes.

CAPA DE LOS GRANOS INTERNOS. En los peces aparece este estrato más complicado que en los demás vertebrados, pues en vez de las tres subcapas que suelen describirse en los mamíferos, aves y reptiles, es preciso distinguir por lo menos cinco hileras de corpúsculos.

Fila primera, ó de las células subreticulares externas.—Estos elementos, llamados *neuroglícos concéntricos intermedios*, por Schiefferdecker, corresponden á la *membrana fenestrata* de W. Krause, y constituyen una hilera apretada situada debajo de la capa reticular externa.

El azul de metilo no tiñe estas células; pero el cromato de plata las impregna de negro intenso, revelándolas como masas espesas, cuadriláteras ó irregulares, de cuya cara externa parten expansiones cortas y verticales que se pierden en la zona reticular superpuesta. De sus bordes suelen surgir algunos apéndices horizontales, uno de los que, por lo largo, ofrece semejanza con un cilindro-eje. La cara inferior no emite ninguna expansión.

Aun cuando los contactos íntimos que entre estos elementos se establecen no consienten un estudio preciso del comportamiento de las expansiones laterales, creemos que no se anastomosan entre sí, como han supuesto Krause y Schiefferdecker, sino que toda expansión concluye siempre por abocar y terminar libremente en la zona reticular superpuesta (fig. 2.^a a).

Como es natural, entre los bordes de estas células quedan espacios para el paso de otros elementos, espacios vistos y tomados por Krause por perforaciones de una membrana granulosa continua.

Fila segunda, ó células subreticulares internas.—Se alinean estos corpúsculos debajo de los precedentes de cuyas propiedades morfológicas participan, salvo que son menos numerosos, más irregulares y poseen expansiones ascendentes más largas terminadas en la zona reticular externa á favor de elegantes ramitos digitiformes (fig. 2.^a b). Estos ramitos cruzan verticalmente la capa reticular, y se ponen en relación de

contacto con las esférulas terminales de las fibras de los bastoncitos. Entre los tallos más espesos de que parten los finos hilos mencionados, resultan huecos de forma variable donde se albergan los elementos de la fila subreticular externa. Algunas veces hemos visto partir de un lado del cuerpo celular un filamento largo horizontal con todas las apariencias de cilindro-eje.

Las células subreticulares internas fueron descubiertas por Krause que supuso se anastomosaban entre sí para constituir una especie de membrana con agujeros (*membrana perforata*) análoga á la situada en la zona reticular externa (*membrana fenestrata*). Schiefferdecker incluye esta hilera de subreticulares en su sistema de células de sostén con la designación de *elementos concéntricos internos*.

Fila tercera, células fusiformes horizontales (figura 2.^a c).—Se trata de corpúsculos larguísimos, robustos, paralelamente dirigidos á la retina, que recorren en una extensión que no bajará de 1 mm.

El cuerpo celular afecta forma en huso ó semilunar de convexidad inferior. De cada extremo celular brota una expansión espesa, de contorno grueso, á veces sucesivamente dilatada y angostada. Pero lo más característico de esta prolongación es que, tras un curso varia-

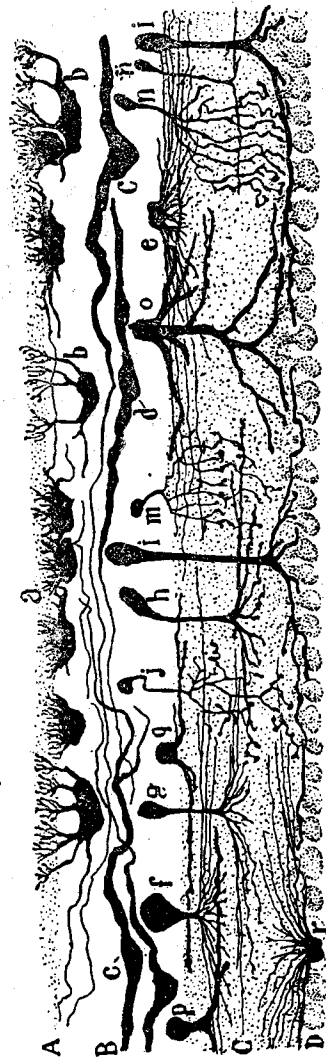


Figura 2.^a—Corte transversal de la retina del *Cyprinus carpio*. A, capa reticular externa; B, granos internos; C, reticular interna; D, capa ganglionar; a, células subreticulares externas; b, subreticulares internas; c, células fusiformes; d, e, g, q, h, i, etc., espongoblastos estratificados; m, n, j, espongoblastos difusos; r, célula ganglionar.

ble y sin emitir ramificaciones, se adelgaza rápidamente para formar una fibrilla fina, limpia de contorno, larguísima, extendida entre las hileras de subreticulares, y con tendencia á ascender hasta la zona reticular externa donde parece terminar. Semejante fibra posee todas las propiedades de los cilindros ejes. Ignoramos si las dos expansiones se comportan lo mismo, afectando la finura de prolongaciones funcionales, por cuanto no hemos logrado aún observarlas por entero; generalmente una de ellas aparecía siempre seccionada.

En ocasiones, uno de los brazos protoplasmáticos presentaba de repente un espesamiento, análogo al cuerpo celular: diríase se trataba de un corpúsculo provisto de dos núcleos distantes. Alguna vez hemos creído notar también, en vez de dos, tres expansiones divergentes.

Los mencionados elementos fusiformes se disponen en una zona plexiforme, cuyos espesos tallos protoplasmáticos corren casi paralelos á la retina. Schiefferdecker, que ha descrito esta zona, y visto sin duda en preparaciones por disociación, una parte de las gruesas expansiones celulares, piensa que los elementos de donde brotan carecen de núcleo, representando una variedad de corpúsculos neuróglícos (*Kernlosen concentrischen Zellen*). Á nuestro juicio, Schiefferdecker no ha logrado tener el núcleo, ó no ha visto íntegro el cuerpo celular, pues en algunos preparados obtenidos con el método de Golgi, nosotros hemos percibido en el espesor del protoplasma ennegrecido, un paraje reservado en claro, que no puede ser otra cosa que el núcleo celular.

En ninguna célula de las tres hileras que acabamos de describir hemos alcanzado á ver cilindro-eje descendente.

Fila cuarta, ó de las células bipolares.—Como ya expusimos más atrás, poseen los teleósteos dos especies de bipolares: *gigantes ó para bastones; pequeñas ó para conos*. Ambas especies se impregnan bien por el azul de metileno y cromato de plata.

Bipolares gigantes (fig. 1.^a d).—Poseen un cuerpo robusto, fusiforme, situado por encima de los espongioblastos y prolongado en dos espesas fibras: *ascendente y descendente*.

La *ascendente* sube rectamente á la zona reticular externa y, al abordar el límite inferior de ésta, se dilata en un espléndido penacho de fibras granulosas, varicosas, ascendentes y acabadas, en la parte más externa de la capa reticular, por abulta-

mientos redondeados. Entre estos hilitos ascendentes quedan huecos redondeados ó irregulares, donde se alojan las esferulas de los bastones, resultando que un penacho de bipolar puede enlazarse con un número considerable de bastoncitos (figura 1.^a).

El *tallo descendente* es también muy recio, se incurva más ó menos á su paso por los espongioblastos, cruza, sin ramificarse, toda la zona reticular interna, y termina á beneficio de un pie cónico, espeso, de base anfractuosa, apoyada en la cara superior del cuerpo de los elementos ganglionares. Á menudo, del contorno del espesamiento cónico brotan recios y cortos ramos, que se adaptan á las depresiones y escotaduras del cuerpo de las células multipolares (fig. 1.^a f, h) ó á las de los tallos ascendentes principales.

Casi todas las expansiones descendentes acaban á igual profundidad y del mismo modo; pero no puede determinarse siempre la especie de elementos ganglionares á que se enlazan, por causa de no presentarse nunca simultáneamente teñidos los dos factores de la articulación nerviosa.

Existe una variedad más delgada de las bipolares gigantes. El penacho superior, provisto de hebras ascendentes, es más reducido, siendo también menos voluminoso el cono ó pie de terminación de la expansión descendente (fig. 1 d₃).

Bipolares delgadas ó para conos (fig. 1.^a e).—Habitan en el mismo estrato que las precedentes, entremezclándose también, en parte, á los corpúsculos de las zonas inmediatas. El cuerpo celular, ovoideo ó fusiforme, tiene escasa cantidad de protoplasma, por lo que el cromato de plata le tiñe de pardo claro. Igualmente que en las bipolares gigantes, las delgadas presentan dos expansiones: *ascendente y descendente*.

La *ascendente* es fina, más ó menos flexuosa, y alcanza la zona reticular externa, en cuyo plano inferior constituye una elegante irradiación aplanada de hebras delicadísimas, de longitud notable, que tocan exclusivamente las bases de los pies de los conos. La delgadez y longitud extremas de tales ramitas, y la no tendencia á remontarse hasta la zona de las esferulas de los bastones, distingue perfectamente la *bipolar para cono ó delgada* de la *bipolar gigante ó para bastón*, cualquiera que sea, por otra parte, el espesor de los elementos comparados.

La *expansión descendente* es igualmente fina, cruza flexuosamente la hilera de espongioblastos, y termina en pisos distintos de la zona reticular interna, generalmente en el penúltimo, mediante una arborización corta, grosera, varicosa y perfectamente libre (fig. 1.^a g).

En ocasiones, á semejanza de lo que sucede en las aves y reptiles, el tallo descendente abandona ramas colaterales cortas y nudosas, para algún otro piso de la zona molecular interna.

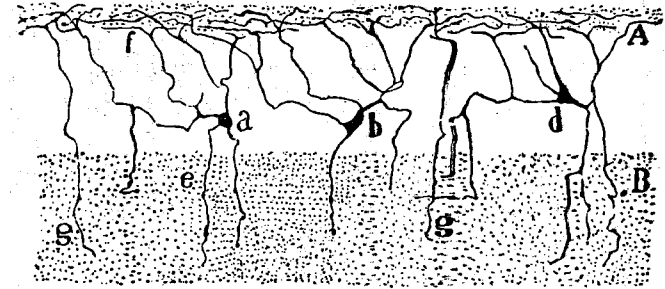
También existen variedades de bipolares para cono. La variación estriba en la extensión del ramaje ó penacho del tallo ascendente, el cual, unas veces es tan corto que sólo toca cuatro ó seis conos; y otras tan largo, que puede articularse con 20 ó 30. Por lo común, el centro del penacho corresponde y ajusta al pie de un cono.

De lo expuesto resulta, que el movimiento específico aportado por los conos y bastones puede concentrarse más ó menos en su tránsito por las bipolares, según sea la magnitud de la arborización ascendente de estas.

Células estrelladas pequeñas (fig. 3.^a).—Encima ó en el mismo espesor de la zona de los espongioblastos, hemos hallado unos corpúsculos especiales, que en nuestro sentir no pueden asimilarse á ninguna de las formas descritas por Tartuferi en los mamíferos y por Dogiel en los ganoides, batracios, reptiles y mamíferos.

Se trata de células pequeñas, triangulares, ovoideas, ó semilunares, de cuyo cuerpo brotan numerosas y delgadísimas expansiones. Las principales son *ascendentes*, *descendentes* y *horizontales*. Las *primeras* exhiben la delgadez y tersura propia de cilindros-ejes, y se remontan por entre las dos series de células subreticulares á la zona reticular externa, donde acaban por arborizaciones libres y finísimas y varicosas (fig. 3.^a f). Las *descendentes*, en número de dos, tres ó más, semejan por su espesor y rugosidad prolongaciones protoplásmicas, y se terminan, tras curso ya vertical, ya oblicuo, en distinto plano de la zona reticular interna. Las *horizontales* circulan entre las subreticulares profundas y corpúsculos fusiformes gigantes, suministrando en su trayecto varias hebras finas, ascendentes y acabadas, como las fibrillas directas ascendentes, en la zona reticular externa. El plexo formado con las ramificaciones de

las hebras ascendentes es aplanado, y parece ponerse en relación con los pies de los conos. Las últimas fibrillas acaban libremente y mediante una varicosidad.



Corte de la retina de un percido (*Bass salpa*).

Fig. 3.^a—Células estrelladas pequeñas de la capa de los granos internos: a, b, c, diversos tipos de tales elementos; e, expansiones descendentes; f, arborizaciones, en la zona reticular externa, de las ramillas ascendentes; g, fibras especiales que parecen proceder del mismo espesor de la capa reticular interna; A, zona reticular externa; B, zona reticular interna.

Fila quinta ó espongioblastos.—Hállanse en los teleostianos todos los tipos descritos por nosotros en los reptiles, batracios y mamíferos. Como ha hecho notar primeramente Dogiel (1), y confirmamos nosotros en la retina de las aves (2), estas células corresponden á dos clases: 1.^a, células nerviosas propiamente dichas, pues que, al igual que las de los centros nerviosos, poseen cilindro-eje y expansiones protoplásmicas; y 2.^a, células con una ó varias expansiones exclusivamente protoplásmicas (espongioblastos propiamente dichos).

A. Variedad nerviosa.—Se trata de corpúsculos voluminosos, ovoideos ó semilunares, yacentes encima de la capa reticular interna, á cuyo piso más externo envían varias ramas protoplásmicas horizontales. La expansión nerviosa es descendente, cruza la reticular interna y se continúa verosímilmente con una fibra del nervio óptico.

(1) DOGIEL: *Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoides, Reptilien, Vögel et Säugethiere.* (Anat. Anz., 1888.)

(2) CAJAL: *Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux.* (Anatom. Anz., 1889, n. 4.)

B. Variedad no nerviosa.—Según la disposición de la arborización protoplásmica, se distinguen estos elementos en *estratificados y difusos*.

Los *difusos* son aquellos cuyas expansiones protoplasmáticas se esparcen por todo ó una gran parte del espesor de la capa reticular interna. Entre ellos se observan dos familias: 1.^a, *Espongioblasto pequeño*; representa al que en la retina de las aves describimos con el nombre de *neurogliforme*, y es un corpúsculo menudo, piriforme, de tallo descendente, que no tarda en descomponerse en numerosas ramitas fuertemente varicosas y flexuosas, que llegan hasta cerca del límite inferior de la zona reticular interna (fig. 2.^a j, m). La extensión y forma de la arborización son variables, pero la disposición varicosa y no estratificada de las ramitas terminales constituye un carácter constante; 2.^a, *Espongioblasto difuso gigante*; de notable tamaño (fig. 2.^a o), con un cuerpo ovoidal, que ocupa gran parte de la zona de los granos; este corpúsculo se distingue por los espesos tallos que surgen de su porción inferior, los cuales se dicotomizan repetidamente en todo el espesor de la capa reticular, cubriendo de ramillas grande extensión de terreno.

Espongioblastos estratificados.—Así pueden designarse aquellos cuya arborización final se destina exclusivamente á un piso ó capa de la zona reticular interna. Estos estratos, que representan solamente niveles de ramificación aplanada de espongioblastos y células ganglionares, son en la retina de los teleostianos en número de cuatro. Con arreglo al nivel donde se dilata la mencionada arborización, pueden distinguirse los espongioblastos en estratificados del 1.^o, 2.^o, 3.^o y 4.^o piso.

Estratificados del 1.^{er} piso.—Hemos hallado dos tipos principales: una célula robusta, cuadrilátera ó mitral, de cuyo contorno brotaban ramas espesas y divergentes (fig. 2.^a q); y otra, cuadrilátera también y algo más pequeña, de cuya periferia surgían en número infinito y en forma irradiada, finísimos, varicosos y larguísimos hilos (fig. 2.^a e). En ambos tipos las últimas ramas se disponían en radiación aplanada, exclusivamente circunscrita al cuarto externo del espesor de la zona reticular interna.

Estratificados del 2.^o piso.—Existen dos tipos, ambos piriformes: el uno con una arborización estrellada y plana de hebras finísimas y notablemente largas (fig. 2.^a f); el otro con una

arborización pobre, de ramas espesas é irregulares (fig. 2.^a p).

Estratificados del 3.^{er} piso.—También piriformes, pero de tallo más largo que los precedentes, puesto que han de extender la arborización final á mayor profundidad. Las variedades principales son tres: 1.^a, espongioblasto terminado en el piso 3.^o por una arborización aplanada, de hilos finos, divergentes y no ramificados (fig. 2.^a g); 2.^a, espongioblasto de arborización corta, de ramas gruesas y flexuosas (fig. 2.^a h); 3.^a, espongioblasto de talla gigante, con un ramaje horizontal pobre, pero muy espeso. Algunas veces se ven variantes del tipo primero, caracterizadas por no presentar sino dos ramitos terminales (ñ).

Estratificados del 4.^o piso.—Véanse también los dos tipos citados: 1.^o, espongioblastos de arborización terminal filamentosas y muy larga; 2.^o, espongioblastos de arborización grosera, flexuosa y corta (fig. 2.^a i).

A veces, en vez de cuatro parecen existir cinco pisos de arborización, como es cosa normal en los réptiles y aves.

Sintetizando la disposición de los espongioblastos, cabe afirmar: 1.^o, que casi todas estas células poseen forma en pera con un solo vástago descendente que se resuelve, al nivel de uno de los cuatro pisos principales de la zona reticular interna, en una arborización plana de ramas divergentes; 2.^o, que cada piso contiene dos especies de arborizaciones: unas estrelladas, de fibras finísimas, largas, no ramificadas y semejantes á cilindros-ejes; otras irregularmente estelares, de ramas gruesas, flexuosas, cortas, repetidamente divididas y semejantes á expansiones protoplasmáticas.

CAPA DE LAS CÉLULAS GANGLIONARES. Los elementos de esta zona, todos nerviosos, pues poseen un cilindro-eje descendente continuado con una fibra del nervio óptico, corresponden á las mismas variedades descritas en la retina de los otros vertebrados. Cabe distinguir también: células *estratificadas* y células *difusas*, subdividiéndose las *estratificadas* en *uni* y *multi*-*estratificadas*.

Las *células ganglionares estratificadas*, constituyen, del mismo modo que los espongioblastos, arborizaciones protoplásmicas aplanadas, destinadas ya á un solo piso, ya á varios pisos de la zona reticular ó molecular interna; por cuya disposición cabrá distinguirlas en especies, según el piso donde la ramificación se termine.

Células del 4.º piso.—Hállanse diversas formas, generalmente alargadas en sentido paralelo á la retina. De sus extremos arrancan gruesas expansiones que bordean por dentro la zona reticular interna y se extienden, ramificándose, á grandísima distancia. El plexo así constituido se relaciona con el formado á beneficio del entrecruzamiento de los ramajes horizontales de los espongioblastos del piso 4.º (figura 4.ª, B).

Células del 3.º piso.—Las hay de pequeña talla, piriformes y con un solo tallo finísimo ascendente, y se encuentran también otras algo mayores, semilunares ó cuadriláteras, provistas de varios ramos ascendentes. En todo caso, estos tallos, arribados á la estratificación 3.ª de la zona reticular, se resuelven en un ramaje fino, varicoso, sumamente flexuoso y apretado (fig. 4, F).

Células del piso 2.º—De mayor talla que las precedentes y de ordinario multipolares, extienden sus ramas ascendentes y divergentes por el piso 2.º, donde se disponen en extensa arborización horizontal de hilos varicosos y largos. Como variedades de este tipo se cuentan: células gruesas de tallos robustos y arborización final espesa; y células de tallos finos y de ramificación terminal delicada y pálida.

Células del piso 1.º—Corresponden exactamente á los corpúsculos de igual nombre de las aves y reptiles. Dos tipos suelen hallarse: multipolares pequeñas con brazos ascendentes finos que constituyen, dividiéndose y subdividiéndose, un

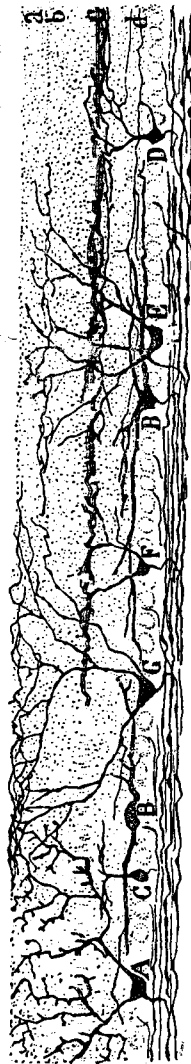


Fig. 4.ª.—Principales células ganglionares de la retina del *Cyprinus carpio*. A, célula ganglionar con arborización difusa; B, célula cuya arborización se extiende por el 4.º piso; C, F, células que envían sus ramajes al 3.º piso; E, célula cuya arborización es poliestratificada.

plexo apretado en la parte externa de la zona reticular interna (fig. 4.ª G); multipolares gigantes, de forma comunmente semilunar, provistas de dos gruesos tallos que, llegados al límite externo de la citada capa, se dilatan en una arborización laxa de ramos espesos y ásperos.

Células multiestratificadas.—A semejanza de lo que ocurre en todos los vertebrados, posee la retina de los teleostianos elementos ovoideos semilunares ó estrellados, de talla variable cuyas expansiones ascendentes forman una primera arborización aplanada al nivel del piso 3.º de la cual brotan delgadas ramitas verticales ú oblicuas que se dilatan en otra más fina y varicosa alojada en el espesor del piso 2.º (fig. 4.ª E).

Células no estratificadas.—No es raro percibir algunos elementos multipolares, cuyos dos ó tres brazos protoplasmáticos se extienden oblicuamente por la zona reticular, ramificándose repetidamente sin alinearse nunca en pisos determinados. Una variedad de este tipo celular se distinguía por el aspecto espinoso de sus últimas ramitas. (Fig. 4.ª A.)

CAPA DE LAS FIBRAS DEL NERVIÓ ÓPTICO. Se distinguen en espesas, medianas y delgadas. Todas son varicosas, corren en fascículos irradiados del nervio óptico, y separados por los tallos de las fibras de Müller. El azul de metilo demuestra que cada hacecillo posee uno ó dos cilindros-ejes espesos asociados á un número extraordinario de fibras medianas y delgadas.

Una buena parte de los cilindro-ejes acaba en las células de la capa ganglionar, cosa fácil de notar con el método de Ehrlich, en las vistas de plano de la retina; pero otra porción de ellas penetra en la zona reticular interna, terminando de un modo desconocido. Algunas fibras nos han parecido continuarse con filamentos que ascendían á través de los granos internos, y se arborizaban libremente en la capa reticular externa. No hemos logrado ver hasta hoy aquellos filamentos que, según nuestras descripciones en la retina de las aves y mamíferos, forman arborizaciones varicosas entre los esplongioblastos.

CÉLULAS DE MÜLLER. Son esencialmente idénticas á las de la retina de los batracios y mamíferos. Se caracterizan particularmente por lo grosero y robusto de las expansiones emitidas al nivel de los granos internos, por el tamaño considerable del

núcleo, y por lo delicado y fino de las mortajas destinadas a los granos externos.

Para terminar nuestro estudio sobre la retina, haremos mención sucinta de algunas nuevas observaciones recaídas en los reptiles, batracios, aves y mamíferos. Estos datos completan nuestras anteriores monografías y constituirán la base de un trabajo de conjunto que disponemos para más adelante.

Reptiles.

CAPA DE LOS GRANOS EXTERNOS. Contiene tres clases de elementos: *conos ordinarios* ó derechos, *conos oblicuos* y *células bipolares dislocadas* (basales externas de Ranvier).

El cuerpo del cono derecho contiene un núcleo ovoideo, que yace, ya cerca de la limitante, ya en medio de la zona de los granos. La fibra descendente, fina y recta, termina en la capa reticular externa, mediante un ensanchamiento cónico, guardado de filamentos acabados libremente a corta distancia de su arranque. (Fig. 5.^a a, b.)

El cuerpo de los conos oblicuos posee el núcleo junto a la limitante; su fibra descendente, fina y larga, se inclina hacia un lado, terminando por una intumescencia cónica situada casi horizontalmente en la zona reticular. También emite esta prominencia basilar, finas ramillas, las cuales ocupan de ordinario un plano más profundo, dentro de la zona citada, que las precedentes de los conos rectos.

Los elementos bipolares dislocados, fueron ya vistos por Ranvier (células *basales externas* de este autor), y por Hoffmann y Schieffedecker (células *concéntricas externas*); pero sus verdaderas propiedades sólo son revelables por los métodos modernos. (Fig. 5.^a d, e.)

Hállanse estas células situadas entre los granos externos, generalmente más cerca de la capa reticular que de la limitante. La parte alta del cuerpo es unas veces redondeada y lisa, otras emite un filamento rematado a beneficio de un espesamiento, al nivel de la limitante externa ó algo más abajo. De la parte inferior procede un tallo espeso, que cruza verticalmente la zona de los granos internos y acaba en la parte baja de la reticular interna por una arborización libre y apla-

nada. Al pasar dicho tallo por la zona reticular externa, provee a esta de algunas ramitas protoplásmicas.

Semejantes elementos, numerosos en los reptiles, más escasos en los batracios y mamíferos, ausentes en las aves, poseen, como acabamos de ver, las mismas propiedades que las *células subepiteliales* halladas por Dogiel en los ganoides.

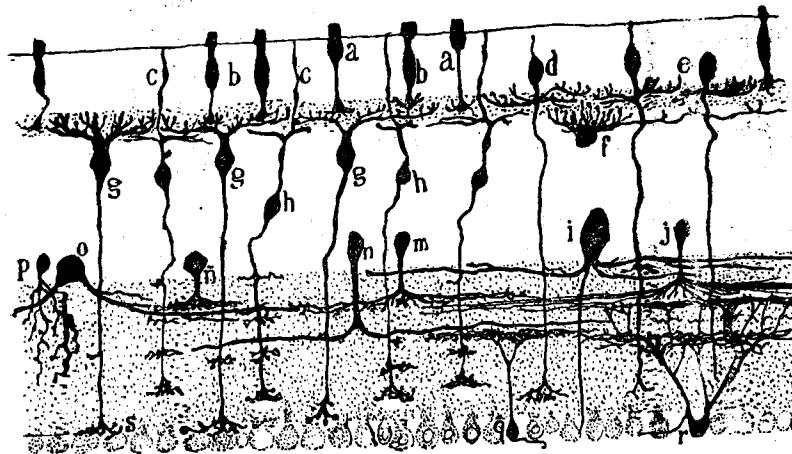


Fig. 5.^a—Corte transversal de la retina del lagarto (*Lacerta viridis*).—a, b, conos rectos; c, maza de Landolt; d, e, bipolares dislocados; g, bipolares externas ó gigantes; h, bipolares ordinarias ó delgadas; i, esongioblasto nervioso; j, esongioblasto de arborización estrellada y fina; m, esongioblasto de ramificación flexuosa; n, esongioblasto de ramas gruesas; o, esongioblasto mitral; q, célula nerviosa uni-estratificada; r, célula ganglionar poliestratificada; p, esongioblasto difuso.

CAPA DE LOS GRANOS INTERNOS. 1. *Subreticulares*.—Hemos hallado dos tipos: 1.º, uno en forma de brocha provisto de expansiones protoplásmicas ascendentes cortas y libres, y de un cilindro-eje horizontal terminado probablemente en el espesor mismo de la zona reticular externa mediante una arborización independiente; 2.º, otro, situado más inferiormente, de forma estrellada y cuya expansión nerviosa no hemos podido perseguir más que en escasa distancia.

2. *Células bipolares*.—Hemos encontrado dos variedades: 1.º células gruesas, de penacho ascendente y rico, sin maza de Landolt, y colocadas en la parte más externa de la zona de los granos internos, (fig. 5.^a, g); 2.º, células delgadas, de penacho superior horizontal y pobre en fibras, provisto de maza de

Landolt, y situadas en gran número en la porción más interna de dicha zona. (Fig. 5.^a, h.)

El tallo descendente, tanto de las grandes como de las pequeñas, acaba por una arborización libre, al nivel de uno de los varios pisos de la zona reticular interna. A más de la arborización final, el tallo descendente suele suministrar ramificaciones colaterales para los plexos superpuestos. (Fig. 5.)

CAPA RETICULAR INTERNA. En ella hay, por lo menos, cinco pisos superpuestos de arborizaciones; cada piso parece componerse: 1.º, de un plano superior, formado por las ramificaciones terminales de tres especies de espongioblastos, á saber: los de fibras finas y largas, los de fibras cortas y flexuosas, los de ramas espesas y groseras; 2.º, de un plano inferior constituido por las arborizaciones aplanadas de dos especies de células ganglionares: las uniestratificadas y las poliestratificadas. El examen detallado de todas estas especies de corpúsculos exigiría mucho espacio, y tendrá efecto en un trabajo especial.

Batracios.

CAPA DE LOS BASTONES Y CONOS. Hemos llegado á impregnar las dos especies de bastones: los verdes (bastones en maza de Schwalbe), y los rojos ú ordinarios.

Los *bastones en maza* nos han presentado los núcleos, unas veces, junto á la limitante (bastones de pedículo cónico); otras en medio de la capa de los granos (bastones de pedículo cilíndrico y fino).

CAPA DE LOS GRANOS EXTERNOS. Una gran parte, y acaso todos los bastones en maza, poseen una fibra descendente oblicua, que acaba en la parte inferior de la zona reticular externa por un pie echado, uno de cuyos lados emite finas expansiones. Los granos pertenecientes á los bastones ordinarios acaban por un pie cónico orlado de finas hebras basílares. En los *conos* hemos comprobado la descripción clásica.

Células bipolares dislocadas.—Poseen las propiedades que acabamos de exponer en las de los reptiles. Solamente hay que añadir que en la rana son más pequeñas y próximas á la zona reticular externa.

GRANOS INTERNOS. En la *rana* y *bufo* hemos acertado á en-

contrar también los dos tipos de bipolares: *grandes* con penacho ascendente, extenso y sin maza de Landolt; *pequeñas* con maza de Landolt, y provistas de un ramaje externo mucho más pobre. Los penachos inferiores de las bipolares, tanto grandes como pequeñas, suministran arborizaciones colaterales para diversos pisos de la reticular externa.

Aves.

CAPA DE LOS GRANOS EXTERNOS. Además de los conos y bastones ordinarios se observan en las aves: *conos oblicuos*, es decir, fibras de cono que, sufriendo una inclinación debajo de su grano, marchan casi horizontalmente por la capa reticular externa, terminando en un espesamiento largo, erizado de expansiones finas. Entre las fibras oblicuas de cono, hay algunas cuyo pie cónico es semiesférico, y yace debajo de la reticular externa, en plena capa de los granos internos.

Bajo el punto de vista del plano en que terminan los pies de las células visuales, pueden distinguirse tres zonas superpuestas en la capa reticular: 1.^a, *externa*, formada por los filamentos de los pies de los bastones; 2.^a, *media*, constituida por los filamentos de los conos rectos; 3.^a, *interna*, formada por los apéndices de los conos oblicuos. En cada plano de estos parecen concurrir especialmente ciertas bipolares. En los *conos gemelos*, las dos fibras descendentes no van á igual plano: una envía su pie al plano medio ó superficial, mientras la otra lo remite al más profundo.

CAPA DE LOS GRANOS INTERNOS. *Las células subreticulares pequeñas* en forma de brocha, nos han presentado un cilindro-eje horizontal que, á una distancia variable, termina en la misma zona reticular externa, á beneficio de una arborización aplanada, poco extensa y de ramas varicosas y espinosas.

También *las bipolares* exhiben las dos especies ya citadas en los batracios y reptiles.

En la capa de los espongioblastos hemos hallado casi las mismas especies referidas de la retina de los peces y reptiles.

Mamíferos.

El descubrimiento más importante que hemos hecho en la retina de los mamíferos (buey, carnero, perro, etc.), es la existencia al nivel de la zona reticular externa de numerosos cilindros-ejes horizontales, espesos, larguísimos, terminados por una arborización aplanada y libre, de enorme extensión (acaso la más extensa que ofrecen los centros nerviosos). Las ramillas de estas arborizaciones son varicosísimas y están erizadas de espinas ascendentes que suben hasta las esférulas de los bastones, terminando por una varicosidad.

Estas notabilísimas arborizaciones libres se continúan con un cilindro-eje horizontal larguísimo, que recorre una extensión superior á un milímetro. Después de muchas y porfiadísimas investigaciones, al objeto de averiguar la procedencia de tales expansiones nerviosas, hemos logrado demostrar que no son otra cosa que la prolongación de la expansión funcional de las grandes células estrelladas de Tartuferi y Dogiel. Por consiguiente, los cilindros-ejes de estas, que según este último sabio descenderían á la capa de fibras del nervio óptico, quedarían en la misma zona reticular externa para dar origen á las mencionadas arborizaciones.

De nuestros estudios resulta que á la zona reticular externa envían ramificaciones protoplasmáticas las siguientes especies celulares:

1.^a *Corpúsculos estrellados, de forma aplanada*, horizontalmente dispuestos, cuyas expansiones protoplasmáticas se dividen y subdividen repetidamente. El cilindro-eje fino marcha horizontalmente y termina, á una distancia no muy larga, en la misma zona reticular, por ramitas libres, varicosas y poco abundantes. Durante su trayecto horizontal emite algunas colaterales igualmente terminadas, mediante ramificaciones varicosas é independientes.

2.^a *Corpúsculos estrellados gigantes*.—Estas células son estrelladas, más escasas de expansiones que las precedentes, y abultan notablemente hacia abajo, llegando á veces el cuerpo protoplasmático hasta la zona de los espongioblastos. Las expansiones protoplasmáticas se caracterizan por terminar, tras

curso generalmente breve, inmediatamente debajo de las esférulas de los bastoncitos, á favor de unos penachos de apéndices cortos, varicosos y digitiformes. El cilindro-eje, robusto y horizontal, camina algo apartado de la zona reticular externa, y se termina á grandísima distancia, á beneficio de las antes citadas y extensísimas arborizaciones libres.

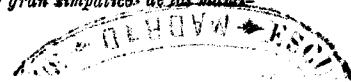
3.^a *Células estrelladas gigantes con expansión descendente*.—Corresponden á los elementos estrellados grandes, descritos por Tartuferi y Dogiel en la retina de los mamíferos. Son enteramente iguales á las anteriores, salvo que envían además una ó varias expansiones protoplasmáticas descendentes que se arborizan horizontalmente en uno ó varios pisos de la zona reticular interna.

4.^a *Células bipolares gigantes*.—Son corpúsculos completamente iguales á las bipolares que nosotros llamamos *de cono*, por tener el penacho ascendente aplanado y conexionarse más especialmente con los pies de los conos; pero difieren de ellas por presentar el penacho superior tan robusto y tan ampliamente arborizado, que llena casi igual territorio de la zona reticular externa que cualquiera de los corpúsculos estrellados horizontales antes citados. Carecen de cilindro-eje, pudiendo, como en las células bipolares, reputarse por expansión funcional el tallo descendente.

5.^a *Las dos especies de bipolares*, que ya describimos en uno de nuestros trabajos sobre la retina (1), á saber: bipolares con penacho ascendente conexionado con los bastones; bipolares con penacho horizontal y aplastado, relacionado con los pies de los conos.

ZONA RETICULAR INTERNA. En esta zona habíase señalado la existencia de núcleos y células de caracteres enigmáticos, que unos reputaban nerviosas y otros neuróglícas. Nuestras observaciones demuestran que los tales elementos (cuya forma es ovoidea, en huso ó triangular) representan verdaderos espongioblastos, por cuanto carecen de cilindro-eje, y sus expansiones, sucesivamente ramificadas y de enorme longitud, caminan horizontalmente en el espesor de la zona reticular interna, coadyuvando á la formación de los plexos concéntricos de los

(1) RAMÓN Y CAJAL: *Notas preventivas sobre la retina y gran simpática de los mamíferos*, 1891.



espongioblastos ordinarios. Las expansiones llegan á tener gran finura á fuerza de dividirse y se terminan libremente en los susodichos plexos.

Las zonas de la capa reticular interna donde se alinean las arborizaciones de los espongioblastos y células ganglionares, son también en número de 5, hallándose en los mamíferos casi todos los tipos de estos corpúsculos que exhiben los peces, reptiles y aves. Cada zona comprende dos substratos: el superior, formado de ramas de espongioblastos; el inferior, constituido de arborizaciones finales de células ganglionares.

Las expansiones descendentes de las bipolares entrelazan su penacho varicoso en cada uno de estos plexos ó pisos de la capa reticular interna; de suerte que hay bipolares que terminan en el primer plexo, otras en el segundo, y así sucesivamente en todos las demás.

CAPA DE LAS FIBRAS DEL NERVIÓ ÓPTICO. Finalmente, habiendo llegado á teñir muy extensa y netamente la capa de fibras del nervio óptico, hemos comprobado dos hechos: que ninguna fibra suministra colaterales para las capas reticulares; y que entre los cilindros-ejes, existen, como se había conjeturado por algunos (y en todas las regiones de la retina) numerosas células de neuroglia. Habitan estas en todos los planos de la capa de fibras ópticas, y hasta en la de células ganglionares. En general, sus expansiones numerosas y largas, marchan en el sentido de los cilindros-ejes; pero las hay de trayecto distinto y hasta de curso ascendente. Algunas se distribuyen y ramifican en el espesor del estrato reticular interno.

RESUMEN GENERAL.

Aun cuando no consideramos concluidas nuestras observaciones, creemos poder dar como seguras las siguientes conclusiones generales.

1. Los conos y bastones se terminan en todos los vertebrados al nivel de la zona reticular externa por extremidades libres más ó menos abultadas.

2. Los conos acaban siempre, cualquiera que sea el vertebrado que se estudie, á favor de una dilatación cónica de base inferior, guarnecida de filamentos colaterales; pero no así el bastoncito, que se termina en los mamíferos, aves nocturnas y teleósteos, mediante una pequeña esfera libre, y en los batracios y aves diurnas mediante un cono erizado de filamentos; de suerte que en estos últimos seres apenas difiere la disposición terminal de las fibras de conos y bastones.

3. En las cuatro clases de vertebrados el pie inferior de la fibra de bastón se alinea en un plano más periférico de la zona reticular externa que el pie correspondiente de la fibra de cono.

4. Puede darse como segura para los teleósteos y mamíferos, y como probable para las demás clases de vertebrados, la existencia de dos especies de bipolares: unas destinadas á recoger la excitación producida en los bastones; otras consagradas á conducir el movimiento suscitado en los conos. Estos dos caminos de conducción continúan individualizados hasta el sensorio, por cuanto los pies de cada especie de bipolares establecen contactos con el cuerpo ó ramajes protoplasmáticos de diversa clase de células ganglionares. Semejante doctrina se armoniza con el concepto fisiológico, que atribuye á los bastones una actividad especial, la *sensibilidad luminosa bruta*; y á los conos otra también exclusiva: la *sensibilidad al color*.

5. La transmisión entre los distintos elementos que de atrás adelante debe recorrer la excitación luminosa, se realiza

por contactos ó articulaciones. No existen en la retina anastomosis intercelulares, ni en las fibras de Müller ni en los elementos nerviosos.

6. Las articulaciones ó empalmes nerviosos retinianos son dos: 1.º, entre los pies de conos y bastones y penachos externos de las células bipolares; 2.º, entre el penacho interno de estas y el cuerpo ó ramas de los corpúsculos de la capa ganglionar.

7. Las células subreticulares parecen representar elementos de asociación de conos y bastones entre sí.

8. Los espongioblastos, cuyo ramaje terminal se adosa á la arborización protoplasmática de las células de la capa ganglionar, semejan elementos ó claves de asociación de estas últimas. No obstante, su peculiarísima forma y disposición, acaso esté en relación con actividades específicas actualmente indeterminables.

9. En los principales tipos de espongioblastos, bipolares y células ganglionares, existe constantemente variedad de tamaños, que acaso haga relación con el número mayor ó menor de elementos cuya actividad deban recolectar. Por lo cual, y dado que las células ganglionares más robustas y de más extenso ramaje son las que se articulan con las mayores bipolares, y estas á su vez con los más voluminosos hacecillos de conos ó bastones, resulta verosímil la suposición de que el espesor de cada fibra del nervio óptico guarda proporción con el número de unidades de movimiento visual transmitidas al sensorio.

10. El movimiento específico engendrado en cada cono ó bastón (unidad de movimiento visual) no marcha, pues, aislado hasta los centros, sino que se junta con otros en el conductor común de las células bipolares, y más tarde en el cilindro-eje de las ganglionares, para difundirse nuevamente sobre muchas células de los lóbulos ópticos (1). Por lo demás, esta difusión del movimiento nervioso ha sido ya señalada para los centros por Golgi, y para la retina por Tartuferi. †

11. La estructura mencionada se refiere, de manera especial, á la zona retiniana alejada de la foseta central; y explica

(1) Véase nuestro trabajo: Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine des nerfs optiques. (*Intern. Monatschrift f. Anat. u. Physiol.* 1891. T. VIII.)

satisfactoriamente la indeterminación de las impresiones recibidas por aquella. En cambio, la exquisita acuidad visual de la foseta retiniana puede concebirse bien, suponiendo (y nuestras observaciones, aunque incompletas aún, abonan este dictamen) que cada pie de fibra de cono se relaciona solamente con un penacho ascendente de bipolar, gracias á la pequeñez y pobreza de ramificaciones de éste; de suerte que cada bipolar conduce exclusivamente una unidad de movimiento visual.