

ESTUDIOS NEUROLOGICOS

XXIV

HISTOLOGIA DEL CEREBELO DEL TAPAYAXIN (PHRYNOSOMA ORBICULARE WIEG)

Por I. OCHOTERENA, del Instituto de Biología.

"Deben existir ciertas estructuras anatómicas fundamentales y análogas en el sistema nervioso central de los vertebrados, que permitan la actividad del mismo; de aquí la importancia de sorprender en algún grado de la escala animal cualquiera de esos mecanismos principales en su más sencillo estado, de manera que pueda ser fácilmente comprendido... y el hallazgo de estas líneas esenciales parece ser el tema más importante e inmediato de la anatomía cerebral."—Ludwig Edinger.

EL Tapayaxin es un reptil del orden Squamata, suborden Sauria, familia Iguanidae, género Phrynosoma y especie orbiculare Wieg (Fig. 1); esta especie es ovovivípara y sus hijuelos nacen en el mes de mayo, aun cuando se hallan en la misma época embriones (10 por lo común, a veces hasta 15) de dimensiones variables, desde 8 mm. hasta animalitos perfectamente desarrollados de 45 a 70 mm.

Este ser, tan curioso e inofensivo, siempre ha llamado la atención por su singular fisonomía.

El célebre don Francisco Hernández dice en su obra: *De Historia Plantarum Novae Hispaniae*, que "anda muy despacio, no se muda de un lugar aunque lo toquen y le tomen en la mano, tiene la cabeza durísima y horrible por causa de ciertos aguijones agudos que tiene en ella dispuestos a manera de guirnalda; parece que se huelga de que le toquen los hombres y le tomen en las manos, estándose quedo con una apacible seguridad y sosiego, por lo cual suelen llamarle los naturales "amigo del hombre"; tiene, por cierto, una cosa muy notable que a ninguno que yo sepa le acontece jamás y es que, apretando los ojos y lastimándose los, o la cabeza, o tratándolo desabridamente, echa por los ojos unas gotas de sangre y la lanza tan lejos como suele salir de una sangría cuando se hace a un hombre muy templado, la cual sale con tanto ímpetu que alcanza dos y tres pasos de distancia"... , agrega el gran naturalista que "tostado al fuego y hecho polvos y bebido en agua o vino es eficaz para el mal francés, pues evacua la causa del mal por arriba y por abajo; purga la orina, etc.; vive en los montes de tierras frías y en las huertas de México; no come nada y susténtase del viento"...

Los ejemplares que me han servido para este estudio provienen de las regio-

nes arenosas y secas vecinas a Tlalnepantla, Méx., donde fueron recolectados bondadosamente por nuestro compañero don Mario del Toro Avilés.

Desde el punto de vista que particularmente concierne a este trabajo, haremos notar lo exacto de las observaciones hechas acerca de los movimientos lentos y tardos de todo él, y particularmente de sus extremidades, que funcionan de acuerdo con el tipo estereotipado y primitivo; la poca importancia que tiene la cola en su comportamiento (no es prensil ni natatoria) y sus hábitos pausados en todo, hacen suponer desde luego que las funciones de inhibición, ajuste y coordinación de los movimientos se encuentran reducidas al mínimum y que, por tanto, su cerebello presente singular simplicidad que lo haga interesante desde el punto de vista de la neurología comparada.

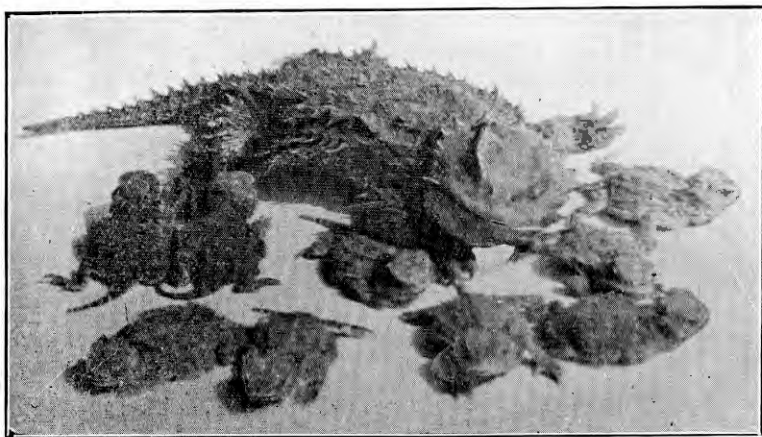


Fig. 1.—Tapayaxin hembra con sus hijuelos; el grabado los representa una cuarta parte menor de su tamaño natural.

Los estudios que con anterioridad he llevado a cabo en esta especie me han permitido acumular el abundante material necesario, y la reciente adquisición de numerosos embriones ha permitido aumentar mis colecciones; en la actualidad cuento con series completas de cortes transversales, longitudinales y horizontales impregnados por los métodos de Cajal, Golgi y Río-Hortega, o teñidas por la Hematoxilina de Mallory, la de Heidenhein, el azul de toluidina o la mezcla de eosina wasserblau.

El cerebello del reptil que estudiamos está constituido por una sola lámina cóncava hacia adentro y convexa hacia afuera, que debe referirse al *corpus cerebelli*; es acuminada en la parte cefálica y levemente recurrente y arqueada hacia los lados en la porción caudal al nivel del borde de la medula oblongada; en la cara externa y hacia la parte media posee una débil saliente que pronto se desvanece, apareciendo en seguida un surco poco marcado que señala la arquitectura bilateral del órgano; en la porción media de la cara interna existe una saliente curva que se atenúa y pierde en los bordes. (Figs. 2 y 3.)

La ontogenia y la filogenia enseñan de consuno que el cerebello pasa por un estado inicial de lámina extrorsa y que la introrsión que se advierte ya desde los crocodilianos es un fenómeno secundario; en el *Phrynosoma orbiculare* Wieg., perdura la lámina extrorsa primitiva y de esta consideración se sigue que la zona

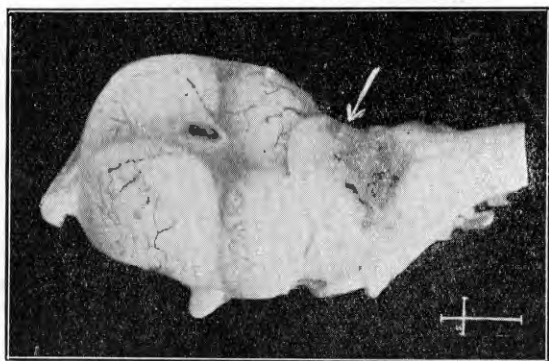


Fig. 2

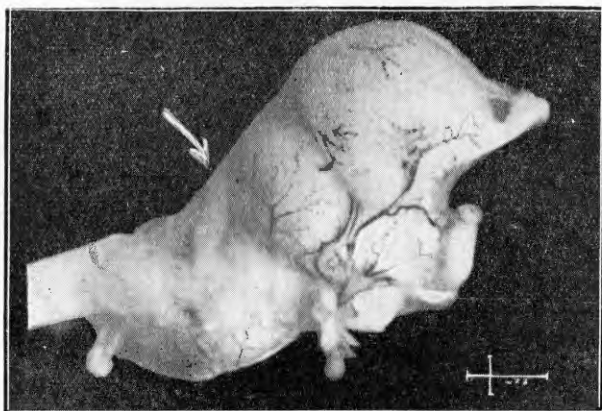


Fig. 3

Figs. 2 y 3.—Disecciones del encéfalo del Tapayaxin inyectado; la flecha señala el cerebelo. Las líneas situadas en la parte inferior marcan el tamaño natural.

de los granos y de la sustancia blanca entremezclada con ella, se hallan periféricas y que el estrato molecular, comprendiendo, como se sabe, las células de Purkinje, está vuelto hacia el mesencéfalo. (Fig. 4.)

Don Santiago Ramón y Cajal nos enseña en su incomparable *Histología del Sistema Nervioso del Hombre y de los Vertebrados* (Edición francesa, T. II, pág. 72), que “la corteza gris del cerebelo presenta en la serie animal una admirable unidad de estructura, porque a pesar de las variaciones de volumen y del aspecto macroscópico de este órgano, todos los detalles de la fina anatomía que se encuentran en los mamíferos, se encuentran exactamente en los vertebrados inferiores. Esta unidad tiene, pues, los caracteres de fijeza, de fuerza y de generalidad de una ley biológica. Tal uniformidad de textura implica la identidad de funciones del cerebelo en todos los vertebrados”...

De acuerdo con lo anteriormente transcrito, cabe estudiar, modificando un poco la clasificación de este ilustre maestro de la *Histología*: primero, las células de

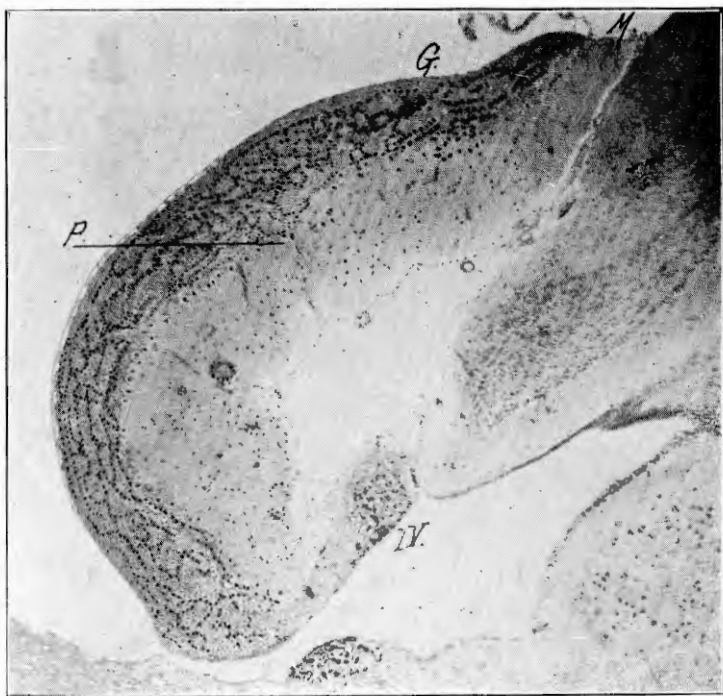


Fig. 4.—Corte parasagital del cerebelo del Tapayaxin. G., zona de los granos; M., zona molecular o plexiforme; P., células del Purkinje; IV, fibras del nervio troclear cortadas transversalmente.

Purkinje o Stratum gangliosum; segundo, la zona plexiforme; tercero, la de los granos, y cuarto, la sustancia blanca.

Las células de Purkinje están dispuestas en una capa, irregularmente, pues en algunos sitios faltan y en otros aparecen acumuladas integrando grupos de 8 ó 10; el soma es piriforme y mide por término medio 19 a 20 micras (en el hombre de 35 a 65) y su dendrita presenta una arborización, que aunque es notoriamente más simple que la de los vertebrados superiores, no por eso deja de tener un importante desarrollo, como se advierte en nuestra microfotografía (Fig. 5) tomada de una preparación impregnada por el método de Golgi; en su ramaje aparecen tenues acumulaciones de sustancia de trecho en trecho; en la base se notan antes del arranque del cilindro-eje una o dos prolongaciones protoplásmicas laterales; el carácter de estos elementos recuerda mucho las células enanas de Purkinje que, intercaladas entre las normales, se encuentran en los monos y que representa A. Jakob, en su tratado ("Das Kleinhirn, en el Handb.d.Mikr.Anat.d.Menschen, de W.v.Mollendorff. Nervensystem I. Teil.p.783), o las formas embrionarias que se presentan durante la ontogénesis del cerebelo humano. En las porciones decurrentes laterales las células de Purkinje son muy escasas y a menudo faltan.

En las preparaciones teñidas por el azul de toluidina se percibe el característico nucleolo y el armazón cromático dispuesto en forma radiada (Fig. 6). Los grumos

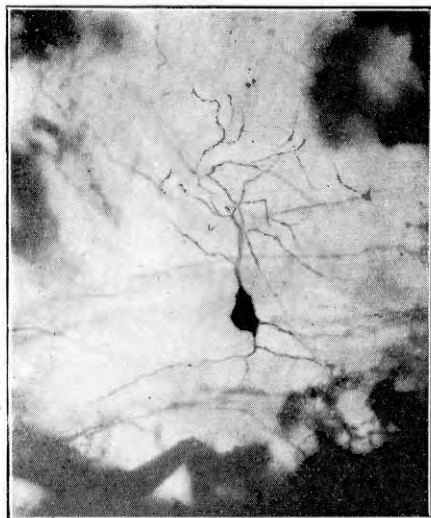


Fig. 5.—Microfotografía de una célula de Purkinje, tomada de una preparación impregnada por el método de Golgi.

de Nissl, son notablemente escasos y se encuentran orientados en sentido longitudinal; en los cortes impregnados por los métodos de Cajal el aparato neurofibrilar se halla dispuesto en igual sentido, formando estrechas mallas en el cuerpo de la célula y más amplias hacia el arranque del tallo dendrítico; el cilindro-eje se reúne

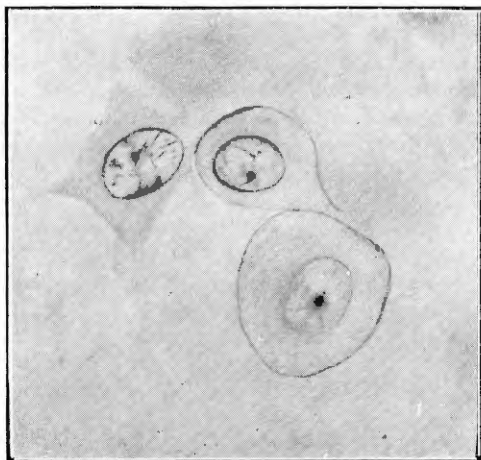


Fig. 6.—Microfotografía de tres somas de células de Purkinje; se advierte la estructura del núcleo y la disposición de los escasos grumos de Nissl. Teñido con el azul de toluidina.

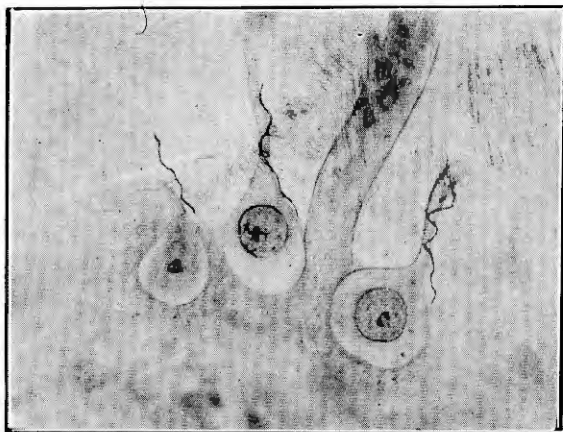


Fig. 7.—Microfotografía de tres células de Purkinje en las que se perciben porciones de las fibras trepadoras. Método de Cajal.

con otros formando hacedillos que se dirigen oblicua y lateralmente hacia la zona de los granos, dando no lejos de su origen una colateral en sentido inverso, y acaban por formar un estrato de gruesas fibras mielínicas en la porción periférica del cerebelo; este tracto aumenta de grosor a medida que se acerca a la porción basal.

Las fibras trepadoras, evidentemente cerebelipetas, penetran por ambas porciones laterales y se enredan característicamente en el cuerpo y en las dendritas de las células de Purkinje, terminando en varicosidades o en anillos múltiples. (Fig. 7).

En preparaciones teñidas con el azul de toluidina se ven, en el estrato plexiforme o molecular dos suertes de somas, unos de 8 a 10 micras, y otros de 4 a 5; los primeros corresponden a las células de cesta y los segundos a las que Cajal denomina estrelladas externas; P. Ramón Cajal y L. Edinger señalaron ya las primeras en los reptiles; las de Tapayaxin tienen un cuerpo piriforme del que se desprende un tallo que presto se ramifica y va a terminar en las cestas pericelulares, en compleja arborización de la que dan cuenta nuestras figuras 8, 9, 10 y 11; en esta formación intervienen distintas suertes de fibras, pues se entrecrizan las que

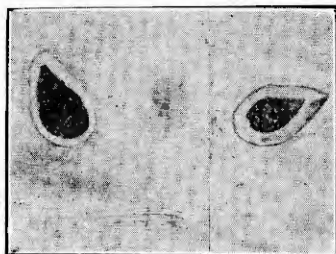


Fig. 8.—Microfotografía del soma de las células de cesta. Teñido con el azul de toluidina.



Fig. 9.—Célula de cesta. Microfotografía tomada de una preparación hecha por el método de Golgi.

tienen su origen en células vecinas e intervienen también determinados cilindro-ejes de origen espinal, que penetran lateralmente en el cerebelo.

Las pequeñas estrelladas externas poseen un soma del que se desprenden dos o tres dendritas que siguen un trayecto horizontal, el axón asciende un tanto y luego

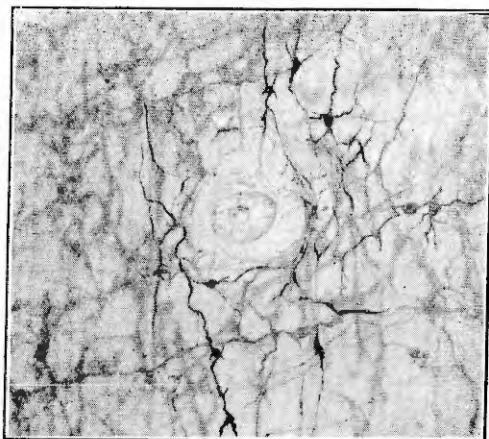


Fig. 10.—Corte transversal de una célula de Purkinje, mostrando, de acuerdo con la sección, las terminaciones que la rodean y que forman la cesta.



Fig. 11.—Dibujo sintético que muestra las células de cesta y sus terminaciones en torno de las células de Purkinje. Preparaciones hechas por los métodos de Cajal. Dibujo de Amelia Sámano B.

sigue una marcha en idéntico sentido, terminando a distintos niveles por una fina varicosidad. (Fig. 12.)

La capa de los granos se halla mezclada con las fibras; la componen de seis a

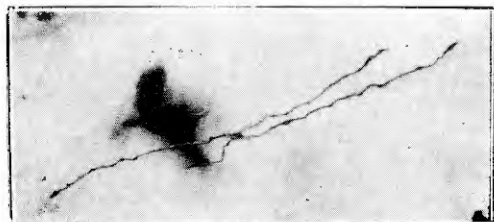


Fig. 12.—Pequeña célula estrellada de la capa plexiforme. Método de Golgi.

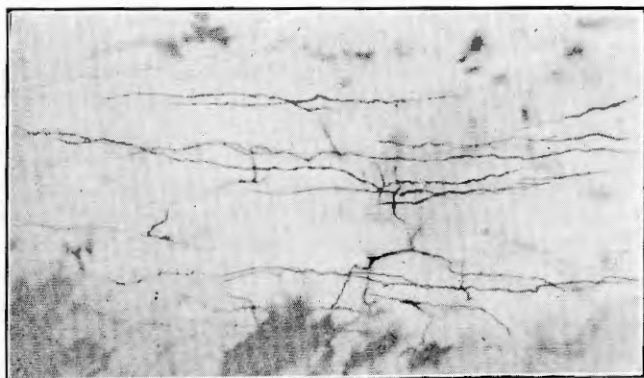


Fig. 13.—Fibras horizontales de la capa plexiforme. Método de Golgi.

siete estratos de pequeñas células de 4 micras de diámetro; los núcleos poseen un armazón cromático típicamente reticulado y sus dendritas basales, en número de 3 a 4, se ajustan en lo general al tipo clásico de estos elementos; en cuanto a su cilindro-eje, que como se sabe, es ascendente, la doble fibra que lo forma se divide en ángulo agudo cerca del soma, avanza hasta la capa molecular y entonces se dirige horizontalmente, no sin que a veces se noten pequeñas colaterales ascendentes o descendentes que terminan en una o dos varicosidades, claramente distintas en las preparaciones hechas por el método de Golgi, al cromato de plata (Fig. 13).

En el estrato que estudiamos residen, asimismo, otras células; primero, en las porciones laterales vecinas a la medula oblongada, los núcleos difusos del cerebelo formados por células ovales de diez y seis micras, en escaso número, y segundo, las

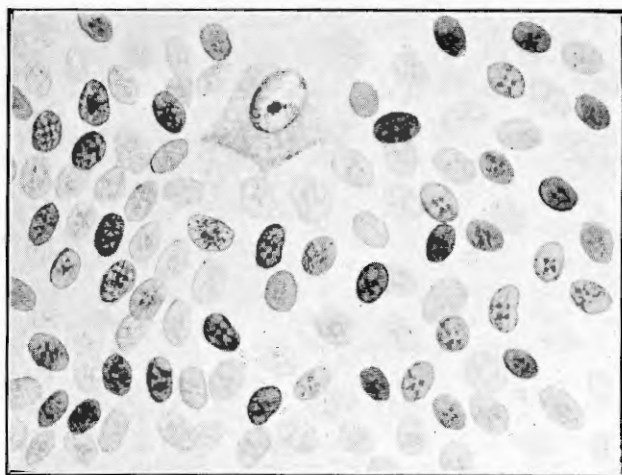


Fig. 14.—Granos del cerebelo entre los que está una célula de Purkinje. Dibujo de Francisco Motezuma. Preparación teñida por la hematoxilina de Mallory.

células de Purkinje, o cuando menos de su estirpe, dislocadas sin vestigios de degeneración; estas células son relativamente abundantes, de manera que recuerdan la disposición que se advierte en los embriones de los mamíferos, Mingazzini (citado por Clemente Estable), las vio también en plena zona granulosa en sujetos anormales. (Fig. 14.)

Las fibras musgosas, que Estable comprende con acierto en un sistema musgo-granuloso-omnicelular, tienen gruesas acumulaciones protoplásmicas de las que se desprenden verdaderos pseudópodos, como se vé en nuestra microfotografía, tomada con objetivo de inmersión de 1/12 y ocular Homal IV de Zeiss. (Fig. 15.)

Larsell ha llevado a cabo un cuidadoso y documentado estudio de los tractos cerebelosos en los reptiles y nuestros trabajos están de acuerdo con lo asentado por este sabio; tan sólo deseamos precisar ciertas modalidades específicas:

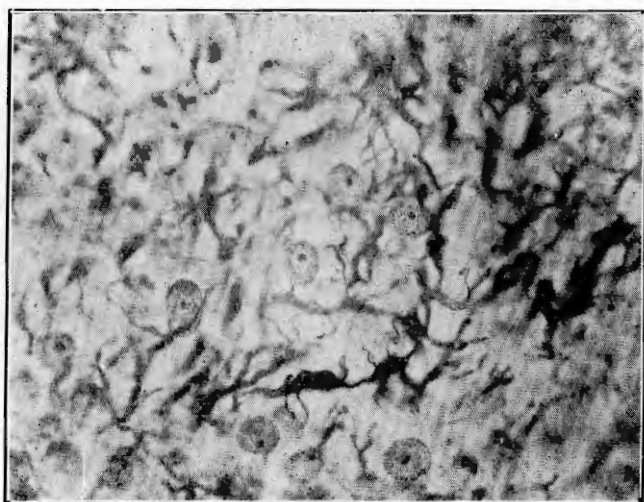


Fig. 15.—Fibras musgosas con sus características terminaciones en la zona de los granos. Microfotografía tomada con objetivos de 1/12, de una preparación impregnada por el método de Cajal.

Los tractos espino-cerebelares ventral y dorsal están bien representados; el primero llega al bulbo con el espino-tectal, del que pronto se separa; lo integran numerosos cilindro-ejes que ingresan al estrato granuloso (Figs. 16 y 17) cierto número de fibras de cada lado; formando dos grupos se decusan en la región mediada; este haz es el más voluminoso de los aferentes.

El tracto espino-cerebelar dorsal es pobre en fibras y se precisa a un lado del núcleo vestibular, en donde se encurva para ingresar al cerebelo.

El tracto vestibulo-cerebelar tiene su origen, como es sabido, en el núcleo superior del vestibular; en nuestras preparaciones (Met. Golgi) hemos percibido fibras que vienen directamente de los canales semicirculares y penetran al estrato granuloso; otras fibras van recíprocamente del cerebelo a los ganglios vestibulares. (Fig. 18.)

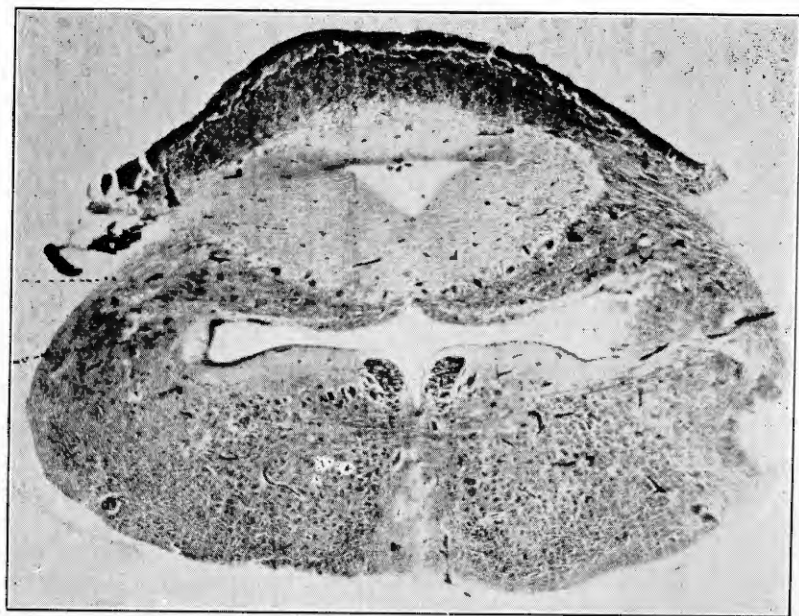


Fig. 16.—Corte transversal que muestra el ingreso, al estrato granuloso del cerebelo, de los tractos espino-cerebelares.

No hemos podido precisar en esta especie, o no existen, los tractos olivo-cerebelar y trigémino-cerebelar.

La neuroglia en este cerebelo de tipo tan simplificado, está localizada exclusivamente en la zona granulosa (Fig. 19) sin que se perciban elementos que ingresen a la capa plexiforme, salvo algunas prolongaciones de las células de Bergmann, cuyo pie radica en la porción externa y cuyo cuerpo, que mucho recuerda al de las células

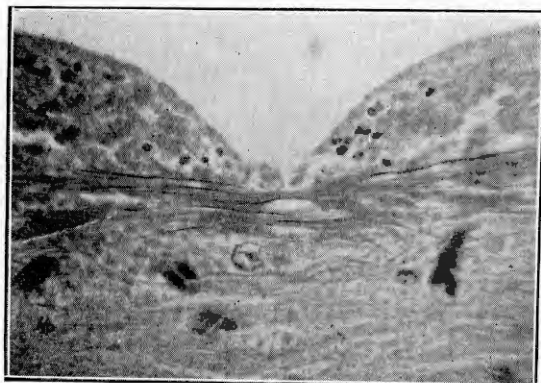


Fig. 17.—Decusación de las fibras en el estrato granuloso.

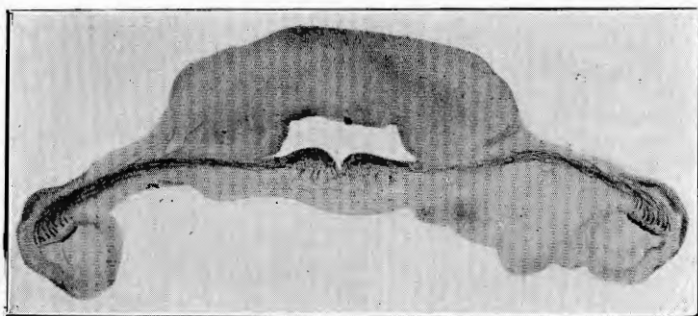


Fig. 18.—Dibujo que muestra las fibras que vienen de los canales semicirculares al estrato granuloso. Dibujo de Amelia Sámano B.

las de Müller de la retina, se halla en la zona de los granos; nuestra microfotografía (Fig. 20), tomada de una preparación hecha conforme al método de Río-Hortega (fijación en bieromato de potasio e hidrato de cloral), las muestra.

La Embriología nos enseña que el cerebelo en todos los vertebrados proviene de dos masas laterales unidas primero por una membrana que desaparece en periodos posteriores, pues su sitio es ocupado por tejido nervioso; cabe, pues, desde este punto de vista, considerar el paleocerebelo (Vermis en aves y mamíferos), como integrado por tres partes, dos de origen simétrico bilateral, **pars lateralis**, y una impar mediana **pars interposita**; por la fusión de ellas se integra el **corpus cerebelli**. La filogenia repite de impresionante manera estas etapas evolutivas; así, por ejemplo, en la especie a que se concierne este estudio se hallan capitalmente las partes la-

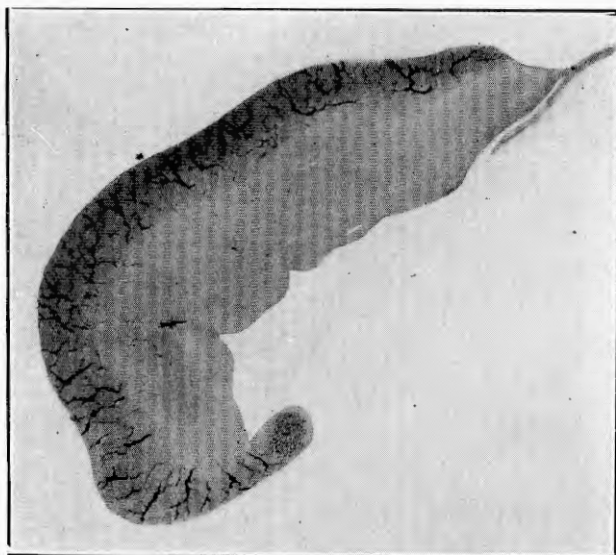


Fig. 19.—Dibujo que muestra la localización de la neuroglia en el cerebelo del Phrynosoma. Dibujo de Amelia Sámano B.

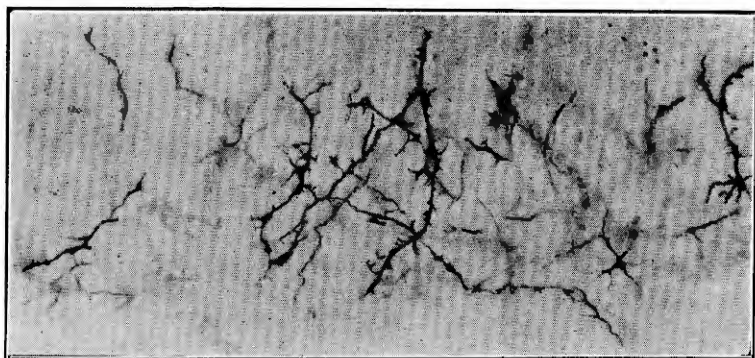


Fig. 20.—Fibras de Bergmann, de la zona granulosa del cerebelo del Tapayaxin.

terales fusionadas, pues la interposita tan sólo se perfila embriogénicamente y en el adulto apenas si se advierten vestigios de ella; con razón el eminente C. U. Ariens Kappers considera estos cerebelos con su forma laminar extrorsa como una excesiva simplificación del tipo primitivo. Conviene tener siempre presente que la forma y la textura que le es inherente no están desligadas de la función, como se colige de los estudios fundamentales de Bolk y van Rynberk, que llevan al conocimiento de que el "lobus ansiformis" que lo forman las **pars lateralis** está afecto a las funciones de coordinación, inhibición y arreglo de los movimientos de los miembros pares de uno y otro lado del cuerpo, de acuerdo con su desarrollo e importancia, y que la **pars interposita** actúa sobre los músculos segmentales, los del cuello y los de la cola, lo que explica por qué falta o está reducida a un minimum en los reptiles en que el cuello es corto y la cola poco importante, y por qué existe un desarrollo correlativo en los reptiles que poseen cuello con múltiples y rápidos movimientos, como en **Thamnophis** y **Gerrhonotus**, como lo señaló el doctor Larsell, y en los que están provistos de cola prensil o natatoria, como el crocodilo. A primera vista llama la atención que el cerebelo de ciertos peces alcance, en términos generales, un desarrollo mucho mayor que el de los reptiles; pero si se tiene en cuenta que en los primeros el desarrollo del órgano en cuestión es afectado ineludiblemente por las fibras que provienen de los órganos laterales tan bien desarrollados en dichos vertebrados acuáticos, se comprenderá que cuando estos órganos falten, como sucede desde los reptiles, el cerebelo sufrirá la correspondiente involución del **flocculus**, que en tal caso resta comunicado con los nervios que tienen su origen en el vestíbulo y por fibras eferentes con los núcleos motores del ojo.

Cabe explicar el enorme desarrollo y la gran complicación evolutiva que alcanza el cerebelo en el hombre y en otros mamíferos superiores, como una consecuencia del extraordinario número de fibras aferentes neocorticales que ingresan por las vías pónicas y del correlativo aumento de las fibras eferentes que establecen conexiones principalmente con el núcleo rojo.

BIBLIOGRAFIA

- Cajal S., Ramón.**—Histologie du Systeme Nerveux de l'Homme et des Vertébrés.—A. Maloine. París, 1909.
- Ditmars, Raymond L.**—The Reptile Book.—Doubleday. New York.—Chap. XVII.—1918.
- Edinger, Ludwig.**—Volesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane Achte Auflage.—Leipzig, 1911.
- Estable, Clemente.**—Notes sur la structure comparative de l'écorce cérébelleuse, et dérivées physiologiques possibles.—Travaux du Lab. de Rech. Biol. de l'Univ. de Madrid.—S. Ramón y Cajal.—T. XXI, págs. 169-256.
- Herrick, C. Judson.**—The cerebellum of Necturus and other urodele Amphibia.—Jour. Comp. Neurology.—Vol. 24, págs. 1-30.
- Hernandez, Francis.**—Rerum Medicarum Novae Hispaniae. Thesaurus seu Plantarum Animalum Mineralum Mexicanorum Historia ex Francis Hernandez, concriptio a Nardo Antonio Reccho. Lib. IX. De Tapayaxin Lacerto orbiculare.—No Hispaniae.—Cap. XVI, págs. 327-528.
- Kappers, C. U. A.**—1. Vergleichende Anatomy des Nervensystems der Vierfüßler u. des Menschen.—Haarlem, 1921.—2. The Evolution of the nervous system in Invertebrates, Vertebrates and Man.—Haarlem, 1929.
- Larsell, O.**—1. The cerebellum of Amblystome.—Journ. Comp. Neur.—Vol. 31, págs. 259-282.—1920.—2. The cerebellum of the frog.—Journ. Comp. Neur.—Vol. 36, págs. 89-112.—1923.—3. The development of the cerebellum in the frog. Hyla regilla in relation to the vestibular and lateral systems.—Journ. Comp. Neur.—Vol. 39, págs. 249-289.—1925.—4. The cerebellum of reptiles. Lizards and Snakes.—Journ. Comp. Neur.—Vol. 41, págs. 59-93.—1926.
- Mollendorff, V.**—Handb. d. Mikr. Ant. d. Menschen. Nervensystem.—I. Teil. Das Kleinhirn von A. Jakob.—Julius Springer.—Berlin, 1928.
- Ochoterena, Isaac.**—La corteza cerebral del Tapayaxin. Phrynosoma orbiculare Wiegman.—Rev. Mex. de Biología.—T. II, pág. 236.
- Papez, James W.**—Comparative Neurology.—Thomas Y. Crowell Co.—New York, 1929.
- Ramón y Cajal, P.**—Nuevo estudio del encéfalo de los reptiles.—Trab. del Lab. de Inves. Biol. de la Univ. de Madrid.—S. Ramón y Cajal.—T. XV, págs. 83-99.—T. XVI, pág. 309.—1918.
- Serra, Manuela.**—Nota sobre las gliofibrillas de la neuroglia de la rana.—Trab. del Lab. de Inves. Biol. de la Univ. de Madrid.—S. Ramón y Cajal.—T. XIX, págs. 217-230.—1922.
- Tilney, F.**—Genesis of cerebellar functions.—Arch. Neur. Psychiat.—Vol. 9, págs. 137-169.
- Ximenes, Francisco.**—Cuatro libros de la Naturaleza.—Por Fr. Francisco Ximenes, Religioso Lego Dominicano.—Cap. XVII.—Libro quarto, p. 261.