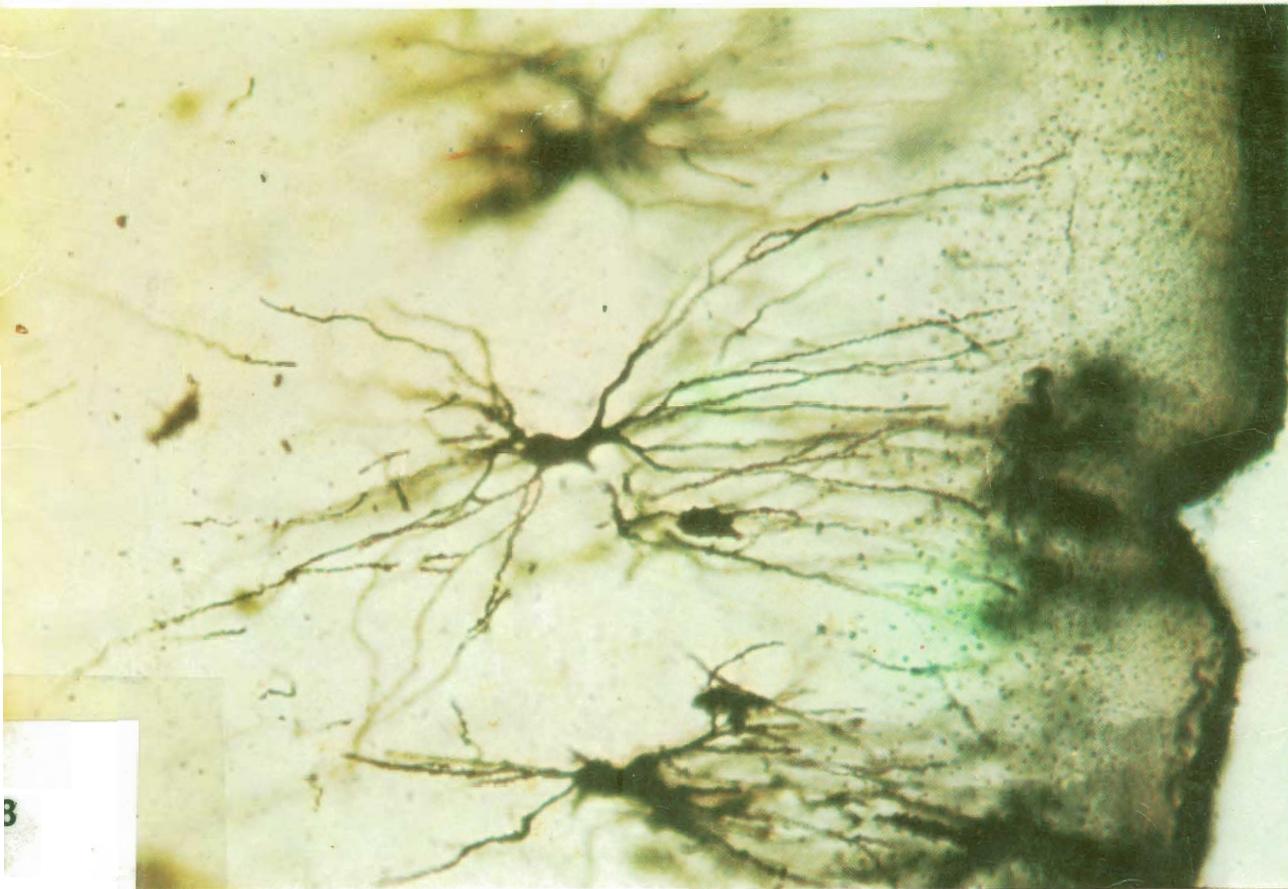


JOSE REGIDOR GARCIA

TIPOLOGIA NEURONAL Y ORGANIZACION DE LA CORTEZA CEREBRAL DE *LACERTA GALLOTI* (Dum. y Bib.) ESTUDIO CON LOS METODOS DE GOLGI



EXCELENTISIMA MANCOMUNIDAD DE CABILDOS
PLAN CULTURAL

Colección: CIENCIAS APLICADAS

Serie: BIOLOGIA

681998

TIPOLOGIA NEURONAL Y ORGANIZACION DE LA CORTEZA
CEREBRAL DE *LACERTA GALLOWI* (Dum. y Bib.). ESTUDIO
CON LOS METODOS DE GOLGI

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento al profesor don Carlos López García, con cuya dedicación y consejo he contado en todo momento y a quien debo la realización de este trabajo.

Asimismo, deseo hacer extensivo mi agradecimiento al profesor don Fernando Marín Girón por su incondicional apoyo y al profesor don Fernando Lozano Cabo por la fe depositada en mi trabajo.

Quedo agradecido a mis compañeros de Departamento por el constante intercambio de ideas mantenido con ellos durante estos años de trabajo y que me han sido de suma utilidad en la elaboración de la presente memoria.

Este trabajo se ha realizado en parte gracias a una ayuda económica del Excelentísimo Cabildo Insular de Gran Canaria.

A Angela, mi mujer, y a mi hija, con quienes mis trabajos toman sentido.

A mis padres, con cuya confianza he contado siempre.

JOSE REGIDOR GARCIA

TIPOLOGIA NEURONAL Y ORGANIZACION DE LA CORTEZA CEREBRAL DE *LACERTA GALLOTI* (Dum. y Bib.) ESTUDIO CON LOS METODOS DE GOLGI



EXCELENTISIMA MANCOMUNIDAD DE CABILDOS
PLAN CULTURAL

1 9 7 7



© EXCMA. MANCOMUNIDAD DE CABILDOS
PLAN CULTURAL - LAS PALMAS, 1978

PRINTED IN SPAIN
IMPRESO EN ESPAÑA

I. S. B. N.: 84-500-2710-1

Depósito Legal: M. 20124 - 1978

Artes Gráficas Clavileño, S. A.—Pantoja, 20.—Madrid-2

I N T R O D U C C I O N

Resumen histórico

La organización y estructura del palio de los reptiles ha sido un tema relativamente poco tratado por los investigadores en Neurohistología. Las primeras referencias que sobre él tenemos datan de finales del siglo pasado y principios del actual, debidas a autores tales como Spitzka (1880), Brill (1890), Edinger (1896-99), Pedro Ramón y Cajal (1894-96, 1917-18), Elliot Smith (1903), Herrick (1910), Crosby (1917), los cuales contribuyeron con sus estudios no sólo al conocimiento descriptivo de la corteza cerebral de los reptiles, sino que también abordaron toda una serie de problemas derivados de sus características estructurales, sobre todo en lo concerniente a la interpretación funcional de las diferentes áreas corticales y sus relaciones evolutivas con las de aves y mamíferos, temas que aún hoy están en discusión.

Modernamente, autores como Goldby (1934-57), Minelli (1966), Northcutt (1967), Ebbesson y Voneida (1969) han realizado nuevos estudios sobre la organización cortical de los reptiles, revisando los conocimientos que habían sobre el tema y profundizando en determinados aspectos oscuros de su organización. Sin embargo, y con el desarrollo de la histología cuantitativa, Platel y col. (1969-72) emprenden el estudio cuantitativo de la corteza cerebral de reptiles en un intento de obtener un conocimiento más preciso de su estructura y organización. En esta línea, Molowny et al. (1972-73) y Martín Trujillo et al. (1972-74) realizan en reptiles Squamata el cálculo de los volúmenes ocupados por las áreas corticales y su densidad celular entre otras, con el fin de estimar el número de células nerviosas presentes en la corteza de reptiles, etapa imprescindible para lograr un conocimiento exacto de la organización de su corteza cerebral, al tiempo que trabajando en varias especies de reptiles poder conocer las variaciones tanto cualitativas como cuantitativas existentes entre ellos.

En todos los estudios reseñados los diversos autores coinciden en poner de manifiesto tres características fundamentales de la organización cortical de los reptiles. Tales particularidades son:

1.^a Que el palio de los reptiles se presenta perfectamente organizado, encontrándose una alternancia de estratos celulares y zonas de articulación dentrítica debidas a las sucesivas migraciones celulares —que en su desarrollo embrionario— se producen desde el epéndimo hacia la membrana glial limitante externa de los hemisferios, con la que se diferencia claramente del palio de los anfibios, en el que prácticamente no hay estratificación y cuyas células se encuentran cercanas al ventrículo como una continuación del epitelio endimario.

2.^a Su volumen relativo es superior al de los anfibios, sobre los que presentan, como ya hemos visto, una superioridad estructural notable.

3.^a A pesar de suponer un claro avance evolutivo, el palio de los reptiles se nos presenta como una estructura simple —más aún si lo comparamos con la de los mamíferos— no sólo a nivel de su organización, sino también al número de células que posee.

Estructura de la corteza cerebral de reptiles

Desde los primeros estudios sobre la corteza cerebral de reptiles se distinguieron tres grandes zonas o centros de agrupación celular, que se denominaron:

- Cortex medial o arquipalio, a la situada medialmente entre los dos hemisferios.
- Cortex dorsal o general, a la que ocupa la mayor parte de la superficie dorsal de los hemisferios.
- Cortex lateral o paleopalio, situado lateralmente en los hemisferios.

Sin embargo, la nomenclatura de estas áreas, así como sus delimitaciones precisas, muestran claras discrepancias entre los diversos autores (Platel, 1969). Modernamente se aboga por una unificación de la nomenclatura atendiendo a las características topográficas de las áreas corticales (Goldby y Gamble, 1957; Ebbesson y Voncida, 1969; Platel, Beckers y Nieuwenhuys, 1972). En esa línea, Molowny, López y Marín, 1972, asignan la denominación de “cortex medialis, cortex dorsalis y cortex lateralis” a las tres grandes áreas corticales de tres especies de reptiles Squamata: *Lacerta galloti*, *Chalcides* sp. y *Tarentola mauritanica*, terminología que hemos seguido en el presente trabajo. A esta división general de la corteza habrá que añadirse las subdivisiones que pueden ponerse de manifiesto en cada clase de reptiles, surgidas en el estudio de sus poblaciones celulares, y que en el caso de *Lacerta galloti* son:

- Cortex medialis, con una pars medialis (región M_1) y una pars dorsalis (región M_2).
- Cortex dorsalis, con una pars medialis (región D_1), una pars intermedia (región D_2) y una lateralis (región D_3).
- Cortex lateralis, con una pars de dorsalis (región L_1) y otra ventralis (región L_2).

De todas ellas, la pars dorsalis del cortex medial o región M_2 , correspondiente a la zona piramidal curvilínea de P. Ramón y Cajal y propia de los reptiles Squamata, se nos presenta desde el punto de vista de su posición, densidad neuronal y tipos neuronales que la pueblan más que como una subdivisión del cortex medial, como un área con entidad propia a pesar de ser una prolongación de la pars medialis, y como tal la hemos considerado. (Molowny et al., 1972-73; Martín Trujillo, 1972; Regidor et al., 1974.)

Si consideramos la corteza cerebral como el conjunto de la masa nerviosa que envuelve medial y dorsalmente los ventrículos telencefálicos, se puede apreciar en ella una estratificación en la que alternan capas de fibras nerviosas y de cuerpos celulares, estratificación que como hemos indicado es un índice evolutivo que separa claramente a los reptiles de los anfibios.

Aunque todos los autores han descrito estos estratos, no existe una coincidencia de criterios en el número de capas existente. Así, Pedro Ramón y Cajal (1917) describe cinco capas en la iguana; Minelli (1966) describe seis en *Lacerta muralis*, mientras Ebbesson y Voneida (1969), en su estudio sobre *Tupinambis nigropunctatus*, simplifican la cuestión considerando sólo tres grandes capas. Molowny et al. (1972), en *Lacerta galloti*, *Chalcides* sp. y *Tarentola mauritanica*, distinguen seis capas que, describiéndolas desde la más externa a la más interna, son:

- Capa I.—De fibras tangenciales que corren transversalmente y paralelas a la superficie del hemisferio.
- Capa II.—O plexiforme externa, en la que se localizan las ramificaciones dendríticas apicales de las neuronas situadas en el estrato siguiente, derivaciones de las fibras horizontales que corren paralelas al eje de simetría antero-posterior del cerebro. Además pueden encontrarse algunas células pequeñas dispersas.
- Capa III.—O estrato granular donde se localizan los somas neuronales que forman la zona cortical propiamente dicha. Estos somas se encuentran más o menos empaquetados en una o varias capas, siendo atravesada solamente por algunas fibras perpendiculares al estrato.

- Capa IV.—O plexiforme interna, correspondiendo a la zona de articulación de las dendritas basales de las neuronas del estrato granular y también la mayor parte de sus axones. Se aprecian mayor cantidad de células dispersas que en la capa II.
- Capa V.—De fibras paralelas a la pared endimaria, formada por la reunión de los axones procedentes de las neuronas de la capa III. También aparecen algunas células probablemente de naturaleza glial.
- Capa VI.—Capa de células endimarias o epéndimo propiamente dicho, formado por un estrato simple de células adosadas que separan la masa nerviosa de la luz del ventrículo.

Este esquema general responde perfectamente al que se puede observar en el cortex medial, y puede aplicarse también al cortex dorso-medial y al cortex dorsal. No así al cortex lateral, que no presenta un esquema de estratificación definido, estando formado por pequeñas agrupaciones o colonias neuronales semejantes a las que existen en los núcleos del estriado.

Interpretación funcional y homologías de las áreas corticales de reptiles con las de mamíferos

Si hasta el momento habíamos encontrado discrepancias entre los autores en relación con la nomenclatura de las áreas corticales de reptiles, la disparidad es aún mayor cuando se trata de dar una interpretación funcional a dichas áreas, y establecer sus homologías con las de los mamíferos, surgiendo contradicciones que desafortunadamente no sólo afectan a la terminología. Así, el cortex medial fue asociado desde un principio al asta de Ammon (Spitzka, 1880) y a la *fascia dentata* (Brill, 1890; Herrick, 1921), aunque Pedro Ramón y Cajal (1917) lo considera como un centro complejo en el que coexisten formando una unidad estructural el asta de Ammon y la *fascia dentata*. En general, se ha asimilado esta área al hipocampo de mamíferos (Crosby, 1917; Ariens Kappers, 1921; Goldby, 1937; Goldby y Gamble, 1957, etc.), siendo considerada por todos ellos como un centro olfatorio terciario. Sin embargo, Molowny, López y Marín (1972) ponen en duda esta afirmación al interpretar el gran desarrollo que tiene el cortex medial y dorso-medial en *Tarentola mauritanica*, considerando que es ilógico que un animal microsmático tenga hipertrofiados sus centros olfatorios, indicando la posibilidad de que ambas áreas puedan pertenecer a un primitivo sistema límbico con conexiones con los centros talámicos y del estriado, apoyados además

en que es en el cortex dorso-medial donde se intenta localizar las conexiones tálamo-corticales de reptiles (Lohman, 1971).

El cortex dorso-medial o región M_2 es una formación típica de los reptiles *Squamata*, en los que se presenta bien definida al contrario que en *Quelonia* y *Crocodylia* en los que prácticamente no existe. El significado evolutivo y funcional de esta área no está claro en la bibliografía examinada. Algunos autores, P. Ramón y Cajal (1917-18), Minelli (1966), la consideran como esbozo del neocortex de reptiles, mientras otros la consideran homóloga de la *fascia dentata* o del cortex amónico de mamíferos. No obstante, el empleo de técnicas de detección de metales pesados en terminales sinápticos nos presenta la capa plexiforme externa de esta región altamente rica en cinc (Ketselegers, 1969; Molowny, López, 1975), a diferencia del cortex medial que es negativo. Esto parece favorecer la idea de su parentesco con la formación hipocámpica y la *fascia dentata*. A pesar de ello, esta área es, según Beckers et al. (1972), el principal punto de controversia que surge en el estudio de la corteza cerebral de los reptiles.

El cortex dorsal ha sido también motivo de controversia a la vez que es una de las áreas que más han llamado al atención de los investigadores, siendo objeto de numerosas interpretaciones contradictorias, encuadrándose incluso en la formación del hipocampo (Rose, 1923). En general, parece representar una zona de convergencia polisensorial de estímulos somato-sensitivos, auditivos y visuales, cuya localización superficial es imprecisa (Kruger y Berkowith, 1960; More y Tschiri, 1962; Kruger, 1969). Beckers et al. (1972) encuentran una correlación entre la subdivisión lateral del cortex dorsal y el sistema visual, interpretando la pars intermedia (región D_2) como zona de convergencia de estímulos somato-sensoriales y acústicos. Por otra parte, Northcutt (1967) señala cómo el componente dorso-lateral pierde sus funciones motoras y se desarrolla en relación funcional con el estriado dorsal, formando un complejo que parece intervenir en la integración y análisis de importantes modalidades sensoriales. Para Northcutt, esta característica separa a los reptiles actuales (excepto las tortugas) y a las aves —línea de los *Sauropsidos*— de la línea de los *Theropsidos* (reptiles ancestrales, tortugas y mamíferos), donde el componente dorso-lateral del cortex dorsal conserva sus funciones motoras, desarrollándose como un sistema específico sensorial y motor (neocortex de Quelonios y Mamíferos).

El cortex lateral es, por su parte, el que menos discusiones ha presentado, siendo reconocida por la mayoría de los autores su relación con la proyección de fibras olfatorias (Herrick, 1933; Goldby, 1934-37; Goldby y Gamble, 1957; Northcutt, 1967, etc.) y considerándosele homólogo del cortex piriforme de mamíferos. Northcutt (1967) lo reconoce como un centro olfatorio secundario, sugiriendo

que es homólogo del área olfativa periamigdalár de aves y del cortex piriforme de mamíferos. La relación de esta región cortical con la percepción de impulsos olfativos está perfectamente demostrada (Kruger y Berkowitz, 1960; Orrego y Lisenby, 1962, etc.), hasta el punto que en los reptiles microsmáticos está muy poco desarrollada. Así, en *Anolis* un reptil altamente microsmático prácticamente no existe, y en *Tarentola mauritanica* es el área que menor superficie y volumen relativo ocupa comparado con el que presenta en *Lacerta galloti* y *Chalcides* sp. (Molowny et al., 1972). Discordante con el resto de los autores, Filimonoff (1964), estudiando comparativamente el cerebro de reptiles con determinados estadios embrionarios del cerebro de mamíferos, concluye que el neocortex de reptiles está representado por el cortex lateral, aunque no pueda homologarse con las regiones neocorticales de mamíferos.

En cualquier caso, hemos de considerar el cerebro de los actuales reptiles como el resultado de un largo proceso evolutivo distinto del experimentado por los mamíferos, por lo que si en el estudio de las poblaciones neuronales, de las conexiones entre los diversos centros, etcétera, nos ponen en situación de establecer homologías con áreas cerebrales de mamíferos, es evidente que no podemos considerar tales zonas como precursoras de sus homólogos en mamíferos.

Tipología neuronal

Como es sabido, la neurona es un tipo celular cuya morfología es extremadamente peculiar y compleja, diferenciándose claramente del resto de los elementos celulares del organismo. Esta complejidad se acrecienta debido a las variaciones que presentan unas neuronas con respecto a otras, siendo normal que en un determinado centro nervioso coexistan diversos tipos neuronales diferentes entre sí no sólo morfológicamente, sino también funcionalmente. Por ello resulta evidente que si deseamos obtener un conocimiento del tejido nervioso lo más cercano a la realidad, tengamos necesariamente que estudiar la morfología de los diferentes tipos neuronales. Para poder realizar este estudio hemos de emplear técnicas histológicas especiales que nos dan imágenes completas de las neuronas, ya que los métodos convencionales de tinción sólo son capaces de ofrecernos aspectos parciales de su estructura. Aunque se han desarrollado varios métodos encaminados a obtener imágenes de las neuronas en su totalidad, son sin duda los métodos de impregnación metálica o métodos de Golgi, en sus diversas variantes, los que mejores resultados han dado hasta el momento.

Si bien existe una extensa bibliografía sobre la morfología de las neuronas del encéfalo en los diversos mamíferos, no podemos decir

lo mismo en lo referente a los reptiles. No obstante, la morfología dendrítica de las neuronas corticales de reptiles se conoce desde trabajos ya antiguos (Pedro Ramón y Cajal, 1984-96, 1917-18; Crosby, 1917), autores, sobre todo el primero, que sentaron las bases en este tipo de estudio. Más recientemente, Minelli, 1966; Northcutt, 1967; Ebbesson y Voneida, 1969, han vuelto a ocuparse del tema aunque sin aportar conocimientos realmente nuevos a los primitivos datos de P. Ramón y Cajal. No obstante, en todos ellos es notoria la ausencia de un estudio cuantitativo capaz de poder ofrecernos una tipología neuronal basada en la correlación existen entre las neuronas, según características tales como número de dendritas, tamaño del soma, número de espinas dendríticas, etc., y por otra parte, saber el número de neuronas de cada tipo que existe en una determinada población neuronal. La razón de esta falta de datos cuantitativos la hemos de buscar sin duda en las propias técnicas de Golgi. Aunque actualmente se sabe que las técnicas de Golgi dan imágenes fidedignas de la morfología neuronal (Ramón Moliner, 1968; Valverde, 1970; Chan Palay, 1973; Blackstad, 1973-1975; Stean, 1974), las dificultades que supone su uso disuaden en muchos casos de emplearlas. Indudablemente, los métodos de impregnación metálica son verdaderamente difíciles de poner a punto y aún en ese momento la constancia de los resultados es más bien baja. Por otra parte, el número de neuronas bien impregnadas es relativamente escaso, suponiendo aproximadamente el 2 por 100 de la población real (Van der Loos, 1965; Smit y Colon, 1969), lo cual ha llevado a considerar la influencia del azar en la impregnación y si realmente existe o no una selectividad por determinados tipos celulares que aparecerían en mayor proporción que otros, los cuales podrían en ciertos casos no detectarse (Sholl, 1956; Ramón Moliner, 1961-1970; Smit y Colon, 1969; Pasternak, 1975). Poderse definir en este sentido es extremadamente complicado, ya que la cantidad de agentes que inciden sobre el cerebro en su largo período de incubación durante el proceso de impregnación, tales como pH del medio, temperatura, proporción de los reactivos, estado fisiológico previo del cerebro, reacciones con el tejido nervioso, etc., han impedido a aquellos que se han preocupado en conocer el mecanismo de la impregnación metálica llegar a resultados definitivos. A todo esto, hemos de añadir la dificultad que supone el análisis de la estructura tridimensional de la neurona, lo que ha supuesto el desarrollo de diversas técnicas de estudio, que intentan resolverlo. Desde un principio, las imágenes neuronales obtenidas se representan mediante dibujo sobre un plano. Esta operación se realiza normalmente con el dispositivo de cámara clara, con lo que se obtienen proyecciones bastante reales y todas a la misma escala de las imágenes originales. Los primeros estudios cuantitativos de las imágenes así obtenidas se

deben a Sholl (1948-1956), quien las proyectaba sobre una plantilla de círculos concéntricos equidistantes 20 micras, quedando el soma neuronal inscrito en el círculo central. El método de análisis consistía en estudiar los valores que adquirirían los diferentes parámetros neuronales (número de ramas dendríticas; número de puntos de ramificación; número de entrecruzamientos de ramas, etc.) en cada corona circular, pudiendo de esta manera obtener una correlación numérica entre todas las neuronas de la muestra, con lo que lograba establecer una tipología neuronal por coincidencia de parámetros, al tiempo que se definían las características estructurales de cada tipo. Este método de análisis ha sido empleado por numerosos autores, aunque con ligeras variantes entre ellos. Sin embargo, y aunque se ha intentado corregir sus deficiencias principalmente debidas a trabajar con la proyección en un plano de una estructura tridimensional, la posibilidad de conseguir un conocimiento absoluto de la morfología neuronal mediante su uso es prácticamente nula (Berry et al., 1972), aunque sigue siendo perfectamente válido en estudios comparativos. Una interesante variante sobre el método de Sholl ha sido la presentada por Valverde y Ruiz Marcos (1970), consistente en proyectar la neurona sobre papel cuadriculado, colocando en cada cuadrado el valor que tomaba el parámetro que se estudiaba. Se obtenían así varias matrices numéricas (una para cada parámetro de estudio) representativas de la neurona analizada. Cada fila de la matriz era llevada a una tarjeta de computador, obteniéndose tarjetas perforadas representativas de la neurona. Este método, aunque presenta los mismos puntos de discusión que el de Sholl, ofrece por contra una representación más racional de la neurona y mayores facilidades para el cálculo. Si bien existen otros métodos de estudio, resulta evidente que los únicos que solucionarían el problema del análisis de la morfología neuronal serían aquellos que prescindieran de la proyección bidimensional y trabajaran sobre la estructura tridimensional real, modelos que actualmente se encuentran en desarrollo (Van der Loos, 1963; Berry et al., 1972; Wann et al., 1973; Bartels et al., 1974).

Movidos por el indudable interés que presenta el análisis de la morfología de las neuronas corticales de reptiles, realizamos en estrecha colaboración con otros miembros del Departamento de Morfología y Fisiología Animal un primer estudio cuantitativo de las neuronas corticales de *Lacerta galloti*, estableciendo no sólo una tipología neuronal basada en el análisis cuantitativo de las imágenes neuronales proyectadas, sino que además obteníamos una primera estimación de la distribución de estos tipos neuronales en las áreas corticales de *Lacerta galloti* (Regidor, Martín Trujillo, López García, Marín Girón, 1974, y Martín Trujillo, Regidor, López García, 1975). En estos primeros trabajos se nos presentó la enorme dificultad que su-

pone el obtener una muestra de neuronas representativa de la población real conseguida a través de preparados de Golgi, dadas las características de estos métodos anteriormente citadas. Para resolver este problema procuramos ajustar los datos obtenidos en el muestreo realizado en los preparados de Golgi (muestra Golgi) con los obtenidos en un muestreo sistemático sobre preparados de Nissl (muestra Nissl) perfectamente representativos de la población neuronal real, empleando para establecer la correlación entre ambas muestras parámetros comunes, tales como las dimensiones del soma. Ajustada de esta manera la muestra Golgi, y conocido el número de células nerviosas existentes en las áreas corticales de *Lacerta galloti*, pudimos hacer una estimación aproximada del número de neuronas de cada tipo presentes en cada una de las áreas corticales, datos que por primera vez aparecían en la bibliografía. Sin embargo, el ajuste de la muestra Golgi es verdaderamente complicado y requeriría una contrastación constante con datos aportados por técnicas de estudio paralelas. En este sentido, tendría gran importancia el cálculo del número de espinas dendríticas que poseen las neuronas —que es diferente para cada tipo celular— no sólo como medio de contraste en el estudio de la morfología neuronal, sino también y muy importante como una forma de conocer el número de aferencias que llegan a una determinada región —ya que las espinas dendríticas son una manifestación de los contactos sinápticos—, pudiéndose conocer así la capacidad receptora e integradora de la información traída por dichas aferencias, lo que nos llevaría al conocimiento de la funcionalidad del centro nervioso que estudiamos. Varias son las formas de saber el número de sinapsis existentes en una determinada región: indirectamente por el cálculo de los volúmenes ocupados por las capas plexiformes, lo cual sería muy impreciso, o bien por otros métodos más finos, como pueden ser el cálculo de los volúmenes de las áreas ocupadas por las fibras cinc positivas de la corteza o por recuento a nivel de microscopia electrónica de las sinápsis teñidas con el P. T. A. Este último método es sin duda el más seguro, pero presenta la gran dificultad de no poder discernir en qué neurona se han establecido las sinápsis observadas. Por otra parte, los métodos de detección de cinc sólo nos dan datos de los tipos de sinápsis que poseen dicho metal, pero no del resto de las sinápsis existentes, por lo que a pesar de todas las dificultades que supone su empleo, son los métodos de Golgi los que nos pueden ofrecer también en este aspecto datos mejores y más completos.

Objetivos

El objetivo principal que nos hemos trazado en el presente trabajo ha sido obtener un conocimiento profundo de las poblaciones

celulares de las áreas corticales de *Lacerta galloti* mediante el empleo de las técnicas de Golgi de impregnación metálica, lo cual supone la realización del estudio cualitativo de la morfología de las diferentes neuronas corticales, además de su análisis cuantitativo atendiendo a los valores que toman sus patrones estructurales, tales como dimensiones somáticas, número de ramas dendríticas, dimensiones del árbol dendrítico, etc., lo que nos permitirá agrupar aquellas neuronas cuyas características sean correlacionables, en tipos celulares perfectamente definidos, al tiempo que estimamos la frecuencia con que se presenta cada uno de ellos en su región. Por otra parte, dado que las espinas dendríticas son una manifestación de los contactos sinápticos, es de sumo interés calcular el número de tales espinas que poseen las neuronas de cada tipo para que sabiendo el número de células existentes en la corteza de *Lacerta galloti* (según los datos aportados por Martín Trujillo, 1976), poder estimar el número de espinas dendríticas que hay en cada región cortical —por integración de los datos del número de neuronas existentes, tipos neuronales a que pertenecen y número medio de espinas característico de cada tipo—, lo cual nos dará un índice del número de contactos sinápticos o entradas de información a cada región cortical.

En suma, podemos decir que el fin último de este trabajo es contribuir de forma decisiva a la obtención de un modelo estructural y funcional de la organización de la corteza cerebral de reptiles, con lo cual no hacemos más que seguir la línea marcada por don Santiago Ramón y Cajal cuando, refiriéndose al estudio de la corteza cerebral de reptiles, dijo:

De estructura muy simple, la corteza de estos animales presenta, en un estudio bastante profundo y como lo ha demostrado Edinger, una semejanza medianamente considerable con la de los mamíferos. Tal parecido se extiende hasta detalles precisos de su estructura, tal como lo ha probado mi hermano Pedro Ramón y Cajal. Por tanto, es necesario estudiar esta corteza muy atentamente si se quieren obtener informes precisos sobre el plano fundamental que ha presidido la arquitectura del cerebro en vertebrados superiores. (*Histologie du Système Nerveux*, tomo II, p. 836, 1911.)

MATERIAL Y METODOS

Captura y mantenimiento de ejemplares

El presente trabajo se ha realizado como continuación de uno anterior, y que fue presentado como Tesina en la Facultad de Ciencias de la Universidad de La Laguna.

El animal del que nos hemos valido para este estudio experimental ha sido el lagarto común de Tenerife, de la especie *Lacerta galloti galloti* (Dum., Bib.) de la familia *Squamata*, los cuales fueron capturados en la zona costera del Poris de Abona, al sur de la isla de Tenerife, manteniéndose en los terrarios de nuestros laboratorios hasta su sacrificio.

Empleamos un número total de 67 ejemplares, cuya talla cabeza-cloaca estaba comprendida entre 4 y 13 cm., correspondiendo el máximo número de individuos a aquellos cuya talla cabeza-cloaca estaba entre 7 y 10 cm.

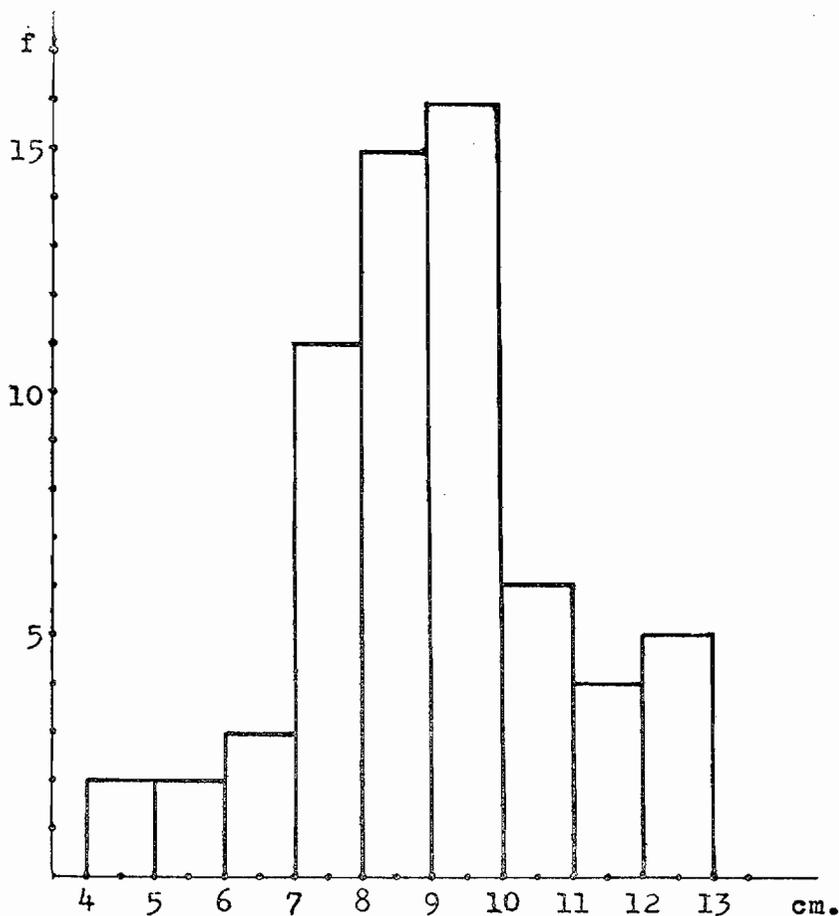
Para realizar el estudio previo y precisar la localización de las diversas áreas corticales hemos utilizado la amplia colección de preparaciones de histología normal que del cerebro de este animal existe en nuestro departamento, así como tinciones de contraste en preparaciones Golgi.

Tanto las manipulaciones como las técnicas empleadas en el procesado de los cerebros de estos animales están esquematizadas en el cuadro de ejemplares.

Técnicas histológicas y quirúrgicas

Para realizar la extracción del cerebro procedíamos normalmente anestesiando al animal con clorofromo o con pentobarbital sódico, este último en solución acuosa a la concentración de 0,02 mg./cc., que administrábamos por vía intraperitoneal en la dosis de 0,05 ml. por 10 grs. de peso del animal. Rutinariamente eran anotados los datos referentes a la talla y peso del animal.

Una vez anestesiado, procedíamos a realizar la fijación del tejido cerebral por perfusión a través del ventrículo cardíaco, empleando



Histograma de la distribución según la talla cabeza-cloaca de los animales empleados en el estudio

para ello una aguja de 0,1 mm. de diámetro conectada mediante un tubo flexible a una jeringa. En general ejercíamos una presión relativa equivalente a la entrada de un volumen de 0,5 cc. por minuto. Para que se produjera correctamente el circuito de cambio de sangre por líquido fijador provocábamos el alivio de fluidos por rotura de la vena femoral de una de las patas.

El líquido fijador empleado en esta operación variaba según la técnica de impregnación prevista, siendo la formalina tamponada le Lillie, en el caso de la variante al Hidrato de Cloral, la solución acuosa al 1-2 por 100 de dicromato potásico tanto para el método rápido de Golgi como para el Golgi-Cox y el glutaraldehido-rampom Millo-

ning para el Golgi-Colonnier. En cualquier caso, el procedimiento era el mismo, empleándose un promedio de 10 cc. de solución —según la talla del animal— que era inyectada durante veinte minutos aproximadamente, siendo los efectos producidos diferentes según el fijador empleado, pues los tejidos quedaban muy rígidos con la formalina y el glutaraldehído, y muy blandos con la solución de dicromato potásico.

Ocasionalmente procedíamos sin anestesia ni perfusión, decapitando al animal, pero los resultados obtenidos fueron siempre de inferior calidad a los obtenidos siguiendo los procesos de fijación ya citados, por lo que abandonamos su empleo.

Una vez perfundido el ejemplar procedíamos rápidamente a la extracción del cerebro, levantando los huesos craneales después de romper los arcos óticos y ópticos, con lo que quedaba parcialmente al descubierto, para extraerlo posteriormente tras delicadas manipulaciones. Durante esta fase, el cerebro era regado frecuentemente con el líquido fijador empleado en la perfusión, siendo el tiempo máximo de extracción de quince minutos. Una vez extraído el cerebro era troceado en piezas de un grosor máximo de 5 mm., haciéndolo de tal manera que conservábamos la integridad de los hemisferios telencefálicos. Cuando utilizábamos la variante al Hidrato de Cloral, las piezas eran sometidas a una fijación previa en el líquido de perfusión durante dos a tres días para introducir las después en la mezcla fijadora de Golgi. Cuando empleábamos las otras técnicas de impregnación, no realizábamos esta fijación previa y la pieza era sumergida directamente en la solución fijadora correspondiente. Las piezas eran guardadas durante todo el proceso en frascos oscuros de color topacio y a temperatura constante de 20-23° C.

A continuación describimos detalladamente el proceso seguido según las diversas técnicas de impregnación metálica utilizadas, así como las variantes introducidas por nosotros en ellas.

Método de Golgi.—Variante al Hidrato de Cloral

(S. R. CAJAL y F. CASTRO, 1933)

1. Fijación del tejido durante cinco-diez días en el baño siguiente (que puede renovarse diariamente):

Dicromato potásico... ..	1,5 gr.
Hidrato de cloral	5,0 gr.
Formol puro	5,0 c. c.
Agua destilada	50,0 c. c.

2. Lavado rápido de la pieza en agua destilada.

3. Inmersión en una solución acuosa de nitrato de plata al 0,75-1 por 100 durante dos a tres días.

4. Lavar el cerebro, deshidratarlo e incluirlo en celoidina.

Este proceder lo hemos adaptado a nuestro material con las siguientes modificaciones:

1. Fijación previa de la pieza en la solución de formalina taponada de Lillie (usada en la perfusión) durante dos a tres días.

2. Paso de la pieza al baño fijador descrito anteriormente, donde permanecerá un promedio de cuatro días, realizándose un solo cambio de la solución a la mitad del proceso.

3. El resto de los pasos como en la receta original.

Método de Golgi-Cox (E. RAMÓN MOLINER, 1970)

1. Fijación del tejido durante veinte-treinta días en una solución compuesta por la mezcla siguiente:

Solución A:

Dicromato potásico... ..	1,0 gr.
Cloruro mercuríco	1,0 gr.
Agua destilada	85,0 c. c.

(Conviene hervir durante quince minutos y luego dejar enfriar a la temperatura ambiente.)

Solución B:

Cromato potásico	0,8 gr.
Tungstato potásico	0,5 gr.
Agua destilada	20,0 c. c.

Mezclar y no hacer caso de la turbidez producida en el momento de mezclar las dos soluciones.

2. Después de la fijación de la pieza, enjuagarla y pasarla al líquido de impregnación:

Hidróxido de litio	0,5 gr.
Nitrato potásico	15,0 gr.
Agua destilada	100,0 c. c.

donde permanecerán por uno o dos días. Debe haber un volumen de líquido como cien veces el volumen de las piezas.

3. Lavar en agua destilada con 1 c. c. de ácido acético por 500 c. c. de agua. Lavar varias veces durante unas horas. En este momento las piezas son muy quebradizas; tratar con mucho cuidado.

4. Lavar en agua corriente muy abundante, no bajo el chorro, durante dos horas.

5. Deshidratación de la pieza en alcoholes e inclusión en celoidina.

Si se desea realizar una tinción de contraste se ha de proceder de la siguiente manera:

1. En el momento de cortar la pieza, prepararse para recoger cortes periódicos a 60 micras, que serán los que se someterán a la tinción de contraste. Los cortes así obtenidos son colocados en portas aparte dispuestos de cinco en cinco en cestas de tinción, donde se hidratarán como sigue:

Alcohol 96°	2 min.
Alcohol 70°	4 min. (en dos veces)
Alcohol 40°	2 min.

2. Pasar a la mezcla (dos minutos):

Alcohol absoluto	80 c. c.
Amoníaco 28 % —NH ₃	120 c. c.

3. Pasar a la mezcla (una hora):

Alcohol absoluto	140 c. c.
Amoníaco	60 c. c.

4. Hidratar a través de:

Alcohol 70°	2 min.
Alcohol 40°	2 min.
Agua corriente	10 min.

5. Lavar en tiosulfato sódico al 1 por 100 durante diez minutos, o hasta que el color amarillento desaparezca.

6. Lavar en agua corriente durante diez minutos.

7. Pasar a alcohol 25° y dejar en la mezcla de tinción siguiente durante noventa minutos:

Cresil violeta	2 gr.
Acido acético 1M	185 c. c.

después añadir:

Acetato sódico 1M	15 c. c.
Agua destilada	400 c. c.
Alcohol etílico	200 c. c.

8. Sin lavar en agua, deshidratar en alcoholes de 50°, 70° y 96°. Después, tres lavados en alcohol absoluto-cloroformo (3:1) y dos lavados en toluol.

9. Montar con cubreobjetos y resina sintética.

Método rápido de Golgi (impregnación simple)

1. Sumergir la pieza de tejido nervioso en la siguiente solución acuosa:

Dicromato potásico	12 gr.
Tetróxido de osmio	1 gr.
Agua destilada	500 gr.

La solución puede ser guardada en refrigerador (2°C) por varias semanas. Debe usarse un mínimo de 20 c. c. de esta solución por cada pieza. El material es guardado durante un tiempo aproximado de treinta días a una temperatura comprendida entre 18 y 25°C.

2. Al cabo de ese tiempo, las piezas son extraídas y aclaradas brevemente en un pequeño volumen de solución acuosa de nitrato de plata al 0,75 por 100 y guardadas durante cuatro-cinco días en un nuevo volumen de dicha solución (50 c. c. para cada pieza).

3. Las piezas son secadas, deshidratadas e incluidas en celoidina.

Método rápido de Golgi (triple impregnación) (F. VALVERDE, 1970)

1. Guardar las piezas de tejido nervioso en una solución acuosa de dicromato potásico y tetróxido de osmio preparada como en el proceder simple, donde permanecerán durante siete días.

2. Después de aclaradas en la solución de nitrato de plata, las piezas son guardadas en un nuevo volumen de esta solución durante un día.

3. Las piezas son secadas y transferidas sin aclarar a una solución de osmio-dicromato igual a la usada anteriormente, donde permanecerán por seis días.

4. Se repite el paso segundo usando una nueva solución de plata, en la que se dejarán las piezas por dos días.
5. Las piezas se transfieren a una nueva solución de osmio-dicromato durante cinco días.
6. Se repite el paso segundo usándose una nueva solución de plata e incrementándose el tiempo en tres días.
7. Las piezas son deshidratadas en alcohol e incluidas en celoidina.

Método de Golgi Colonnier (COLONNIER, 1964)

1. Fijar el tejido por inmersión o perfusión en glutaraldehido tamponado ((glutaraldehido al 1,75 por 100 en una solución 0,05M de buffer fosfato a pH = 7,4).
2. Pasar el tejido a la siguiente solución:

Glutaraldehído al 20 por 100 ...	20 c. c.
Dicromato potásico	2 gr.
Agua destilada	80 c. c.

donde permanecerán durante cinco-seis días a 20° C.

3. Pasar el tejido a nitrato de plata al 0,75 por 100 en agua durante cinco-seis días en la oscuridad y a 20° C.
4. Lavar en agua destilada, deshidratar e incluir.

De todas las técnicas descritas, la más empleada en el presente trabajo ha sido la variante al hidrato de cloral, que lo fue en el 59 por 100 de los casos. El método de Golgi-Cox supuso el 21 por 100, un 17 por 100 el método rápido de Golgi y sólo un 3 por 100 el método Golgi-Colonnier.

Una vez acabado el proceso de impregnación, las piezas serán preparadas para su inclusión en celoidina, procediendo de la siguiente manera:

1. Deshidratación progresiva de la pieza en:

Alcohol 70°	30 min.
Alcohol 96°	30 min. (dos baños).
Alcohol absoluto	2 baños de una hora.

- 2.° Paso a la mezcla alcohol absoluto-éter etílico (1:1). Se darán tres baños, con una duración total de tres-seis horas.
3. Paso de la pieza a la solución de celoidina al 2 por 100 en alcohol-éter durante cinco días.
4. Paso a celoidina 4 por 100 durante cinco días.

5. Paso a celoidina 8 por 100 durante cinco días.

6. Confección del bloque. Para ello se deposita en el fondo de un recipiente adecuado una capa de celoidina 8 por 100, sobre la que descansará la pieza de tejido, siendo posteriormente recubierta totalmente por celoidina 8 por 100. El bloque se mantendrá en una atmósfera de cloroformo puro, hasta que se endurezca totalmente la celoidina. Se conserva en alcohol de 70°.

Así obtenido el bloque, realizábamos las series de cortes histológicos mediante un micrótopo de mano. Normalmente hicimos series transversales de 100-150 micras de espesor, aunque también hicimos series de cortes longitudinales. Los cortes eran recogidos uno a uno y sin pérdida sobre pocillos individuales conteniendo alcohol de 70°. Obtenida la serie de cortes, procedíamos a una deshidratación en alcohol de 96°, alcohol absoluto-cloroformo (3:1) y aclarábamos en toluol, dando varios baños en cada uno de estos pasos, cuya duración era de un minuto. Para anclar los cortes al porte eran pasados también uno a uno por un baño de la mezcla alcohol bencílico, cloroformo y benzoato de metilo (4:3:1), con lo que la celoidina se ablanda. Los cortes son entonces colocados y orientados en el porta y se exponen al aire durante cinco minutos, al cabo de los cuales se les somete a diversos baños de toluol para procederse seguidamente a cubrirlos con bálsamo del Canadá sin cubre-objetos.

Ocasionalmente empleamos la técnica del encastramiento de la pieza en parafina, menos laboriosa pero de inferiores resultados.

Realizado el montaje en serie de los cortes, procedimos a la observación al microscopio de las áreas impregnadas, haciendo un estudio general previo de la serie.

Todo el estudio histológico se realizó con un microscopio marca Leitz modelo Dialux, equipado con juego de objetivos acromáticos planos NPL y oculares de gran campo Periplan GF 12,5 X, dispositivo de dibujo por cámara clara y cámara fotográfica automática Orthomat W.

Técnicas de obtención de datos

Basándonos en datos aportados por estudios simultáneos al nuestro (Martín Trujillo, 1975-76), hemos subdividido la corteza cerebral en diez niveles de estudio antero-posteriores, en los que los números 5, 6 y 7 correspondían a aquellos donde se encontraba la comisura cortical anterior. La adjudicación de cada corte al nivel correspondiente la realizábamos por un cálculo simple consistente en conocer el número de rebanadas que corresponderían en una partición decimal, conociendo el número total de cortes de la serie en la que se encontraba

CUADRO DE EJEMPLARES

Núm.	Talla gr/cm.	Perfusión	Técnica	Inclusión	Series de cortes
1 ...	12.3/24.0	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 150 micras
2 ...	14.0/24.5	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 150 micras
3 ...	19.3/23.5	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 100 micras
4 ...	27.0/22.9	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Sagital 100 micras
5 ...	22.2/21.8	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 100 micras
6 ...	30.2/27.0	—	Contraste	Celoidina	Transversal 100 micras
7 ...	25.5/24.5	—	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 100 micras
8 ...	19.6/24.9	—	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 100 micras
9 ...	37.5/30.0	—	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 150 micras
10 ...	17.0/25.3	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Sagital 150 micras
11 ...	—	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
12 ...	46.0/30.1	—	G.-Rápido triple	Celoidina	Transversal 150 micras
14 ...	20.3/20.5	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Encastrado Parafina	Transversal 150 micras
21 ...	32.1/27.9	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 150 micras
22 ...	23.7/25.0	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Encastrado Parafina	Transversal 150 micras
25 ...	24.8/25.7	Dicromato 1 %	G.-Rápido simple	Celoidina	Transversal 150 micras
28 ...	46.0/32.0	Dicromato 1 %	G.-Rápido simple	Celoidina	Transversal 150 micras
29 ...	29.0/26.2	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
31 ...	17.0/23.0	Dicromato 1 %	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
32 ...	21.0/21.9	Solución fijadora	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
35 ...	16.0/23.7	Solución fijadora	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
40 ...	24.3/29.0	Glutaraldehido	Golgi- Colonnier	Celoidina	Transversal 150 micras
41 ...	23.0/28.5	Dicromato 1 %	G.-Rápido doble	Celoidina	Transversal 150 micras
42 ...	26.0/27.5	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
48 ...	—	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
49 ...	—	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
50 ...	53.2/38.4	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras

CUADRO DE EJEMPLARES					
Núm.	Talla — gr/cm.	Perfusión	Técnica	Inclusión	Series de cortes
51 ...	51.7/32.8	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
52 ...	59.5/29.1	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
53 ...	54.1/34.0	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
54 ...	53.1/30.9	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 150 micras
55 ...	44.5/30.9	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 150 micras
56 ...	21.9/17.2	Dicromato 1 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 150 micras
57 ...	18.7/25.7	Glutaraldehido	Golgi- Colonnier	Celoidina	Transversal 150 micras
58 ...	16.8/27.3	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
59 ...	12.8/22.0	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
60 ...	11.9/22.5	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
61 ...	21.1/24.9	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
62 ...	13.2/20.4	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
63 ...	11.5/22.1	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
64 ...	8.8/28.2	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
65 ...	12.7/23.8	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
66 ...	10.7/ 7.9	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
67 ...	13.9/18.9	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
68 ...	31.5/22.7	Dicromato 2 %	G.-Rápido triple	Celoidina	Transversal 100 micras
69 ...	17.0/18.4	Dicromato 2 %	G.-Mixto de Cajal	Celoidina	Transversal 150 micras
70 ...	13.5/25.7	Dicromato 2 %	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
71 ...	27.6/21.7	Dicromato 2 %	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 150 micras
72 ...	11.7/22.9	Dicromato 2 %	Golgi-Cox	Celoidina	Transversal 100 micras
73 ...	—	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
75 ...	20.6/21.7	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
78 ...	10.2/15.2	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
79 ...	—	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
80 ...	28.5/14.5	—	G.-Rápido doble	Celoidina	Transversal 100 micras

CUADRO DE EJEMPLARES					
Núm.	Talla — gr/cm.	Perfusión	Técnica	Inclusión	Series de cortes
81 ...	2.5/11.5	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
82 ...	6.4/11.8	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
83 ...	19.4/22.5	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
85 ...	13.6/25.6	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
86 ...	12.5/24.5	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
87 ...	8.1/18.7	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
89 ...	19.1/25.6	—	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
90 ...	5.6/18.4	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Transversal 100 micras
91 ...	31.1/30.2	Dicromato 2 %	G.-Rápido triple	Celoidina	Transversal 100 micras
92 ...	36.4/24.7	Formalina tamponada	G.-H. de Cloral	Celoidina	Sagital 100 micras
93 ...	20.3/25.5	Dicromato 2 %	G.-Rápido triple	Celoidina	Sagital 100 micras
94 ...	16.8/22.4	Dicromato 2 %	G.-Rápido triple	Celoidina	Sagital 100 micras
96 ...	—	Dicromato 2 %	G.-Rápido simple	Celoidina	Transversal 100 micras

toda la corteza. Por otra parte, y basándonos en los mismos estudios, realizamos la división de cada región cortical en varias subzonas, procediendo de la siguiente manera:

En la región M_1 se establecen tres subzonas, correspondiendo la primera al tercio más profundo de la región, la subzona 2 al tercio central y la subzona 3 al tercio dorsal.

En la región M_2 no se realizó subdivisión, dada la pequeña longitud y densidad neuronal, así como su notable homogeneidad.

En la región D se realizaron, sin embargo, tres subdivisiones, correspondiendo la primera al tercio medial próximo a la M_2 , conteniendo la superposición medial. La segunda corresponde al tercio central y la tercera que abarca la porción lateral, incluyendo la superposición lateral.

En la región L se realizan dos subdivisiones, correspondiendo la primera a la mitad dorsal de la corteza y la segunda a su mitad lateral, en la vecindad de los núcleos del estriado.

La distribución topográfica de las neuronas dentro de su región la representamos en una tabla de 10 filas correspondientes a los niveles de estudio y tantas columnas como subdivisiones hemos consi-

derado para cada región tal como la hemos representado en la lámina adjunta.

Dado que siempre obteníamos series completas del telencéfalo, nos fue fácil asignar a cada neurona estudiada un nivel de localización según el corte donde se encontrara, así como la subzona a la que pertenecía dentro de su región, pudiendo conocer de esta manera la distribución topográfica de los distintos tipos neuronales.

Debido a la característica falta de uniformidad en la cantidad y localización de las neuronas impregnadas que nos dan los métodos de Golgi, no nos ha sido posible seguir un criterio definido en la toma de muestras, actuando sistemáticamente de tal forma que recogíamos todas las neuronas que aparecían completamente impregnadas sin discriminación, y situadas en campos donde las interferencias debidas a las arborizaciones dendríticas de neuronas vecinas, presencia de capilares sanguíneos o arborizaciones gliales de los endoteliales eran mínimos o no estorbaban el reconocimiento de la estructura neuronal. Para ello, y valiéndonos del dispositivo de dibujo por cámara clara, obteníamos las imágenes proyectadas de dichas neuronas, las cuales eran recogidas sobre papel vegetal transparente. Los dibujos se realizaron siempre empleando el objetivo NPL 40/0,65, 170/0,17, obteniéndose las imágenes dibujadas a la escala de 19 mm. : : 50 micras. La luz externa necesaria para realizar los dibujos era suministrada por un negatoscopio sobre el que se colocaba el papel vegetal. En cada dibujo efectuamos a pequeño aumento un esquema de la exacta posición topográfica en la que se encontraba la neurona dibujada. Paralelamente, hicimos series microfotográficas a diferentes aumentos de todas las neuronas localizadas. De esta manera, se obtuvo una colección de dibujos de neuronas agrupadas según el área cortical a que pertenecían.

El análisis de la morfología del árbol dendrítico de cada neurona se hizo atendiendo a tres parámetros fundamentales: número de ramas dendríticas, número de puntos de ramificación o bifurcación y número de espinas dendríticas. Para ello seguimos dos técnicas de análisis, consistiendo la primera en superponer el dibujo sobre una plantilla de círculos concéntricos equidistantes 25 micras, colocando el soma neuronal en el círculo central, cuyo diámetro es de 50 micras. Eran contabilizados el número de ramas, puntos de ramificación y espinas dendríticas que había en cada corona circular, comenzando desde el círculo central hasta el más externo, respetando la orientación y polaridad de la neurona.

La otra técnica consistía en superponer la neurona sobre una plantilla cuadriculada (lado de cada cuadrado = 25 micras), en la que se anotaban en cada cuadrícula los valores que tomaban según los diferentes parámetros, obteniéndose de esta manera una representación

S U B Z O N A S								
1	2	3	1	1	2	3	1	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	2,0	—	8,0	1,5	5,0	—	15,0	10,0
4,0	5,0	6,0	8,0	5,0	8,5	1,5	22,0	10,0
6,0	7,5	9,0	24,0	5,0	14,0	3,5	7,0	12,0
10,0	11,0	10,0	51,0	8,5	12,0	5,0	2,5	12,0
1,0	7,5	10,0	6,0	8,5	7,0	1,5	2,5	7,0
2,0	5,0	1,0	—	5,0	7,0	1,5	—	—
—	2,0	1,0	3,0	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—
Región : M ₁			R. : M ₂	Región : D			Región : L	

LÁMINA 2.—Esquema en el que han sido representados los distintos niveles (filas) y subzonas (columnas) establecidos en el estudio de las áreas corticales, indicando el valor de la toma de muestras realizada en %

matricial numérica de las neuronas para cada uno de los parámetros de estudio. Ambas técnicas de estudio quedan ejemplificadas en la lámina 3. Las dimensiones del árbol dendrítico se estimaron calculando la superficie del paralelogramo en que quedaba inscrita la proyección obtenida en el dibujo de la neurona real.

Independientemente, se realizó el análisis morfométrico de los somas neuronales, para lo cual establecimos dos ejes somáticos principales, uno de ellos perpendicular a la membrana glial limitante externa (R) y el otro (R') horizontal a ella y perpendicular al anterior. Sistemáticamente realizamos las mediciones de ambos ejes, agrupando a las neuronas según las dimensiones de sus ejes mayores y menores, estudiando su distribución para todas las neuronas corticales, para las neuronas de cada región y para las neuronas de cada tipo celular.

Como índice del grado de alargamiento del soma neuronal o índice de elongación, realizamos el estudio de cómo se distribuían las neuronas según la relación entre los dos ejes, haciéndolo por separado según los dos casos posibles: que el eje perpendicular (R) sea mayor que el horizontal (R') y el caso contrario. Este estudio se realiza también para el conjunto de las neuronas corticales, para cada región en particular y para cada tipo neuronal.

El recuento del número de espinas dendríticas se realizó directamente sobre los dibujos en los que eran dibujadas simultáneamente con las arborizaciones dendríticas. La distribución topográfica de las espinas era puesta en evidencia en el estudio sobre las plantillas de análisis.

Clasificación tipológica

Para establecer la clasificación tipológica de las neuronas corticales de *Lacerta galloti* nos hemos valido de los dibujos de la proyección sobre el plano de dichas neuronas. El primer criterio de clasificación ha sido la localización topográfica de las neuronas según el nivel y la subzona en que se encontraba. Dentro de cada grupo así establecido hemos reagrupado las neuronas según su apariencia morfológica, por la forma del soma, del árbol dendrítico, etc., reuniéndolas con neuronas semejantes del resto de los niveles y subzonas de estudio. Con ello logramos obtener una primera agrupación de las neuronas morfológicamente semejantes en clases o tipos, al tiempo que conocíamos cómo se distribuyen topográficamente estos tipos neuronales.

La otra forma de establecer esta clasificación de las neuronas es a partir de los datos aportados por los métodos de análisis cuantitativos ya descritos, reuniendo en un mismo tipo celular todas aquellas neuronas cuyas características morfométricas fuesen correlacionables. Comparando las dos vías de clasificación conseguimos agrupar las neuronas de cada una de las regiones corticales en tipos celulares definidos por sus características topográficas, morfológicas y morfométricas o cuantitativas.

R E S U L T A D O S

Consideraciones generales sobre los métodos de impregnación

Con el presente trabajo hemos intentado realizar la identificación y clasificación de los diferentes tipos neuronales de la corteza cerebral del reptil *Lacerta galloti galloti* (Dum. y Bib.). Para ello hemos empleado las técnicas de impregnación metálica o métodos de Golgi en algunas de sus variantes: método rápido de Golgi, Golgi-Cox, Golgi hidrato de cloral y Golgi-Colonnier, con el afán de encontrar cuál era la que mejor se adaptaba a nuestro material, y, por otra parte, comparar las imágenes obtenidas con las diferentes variantes en un intento de obtener mayor fiabilidad en los resultados. Las diferentes variantes empleadas nos mostraron características peculiares, siendo el método rápido de Golgi el que nos dio imágenes más perfectas, tanto de la morfología del árbol dendrítico como de los axones. La variante al hidrato de cloral nos ofreció imágenes de calidad y celeridad en el proceso, siendo la técnica de rutina en el estudio. También se empleó ampliamente el método de Golgi-Cox, que nos presentaba imágenes perfectamente claras, destacando sobre un fondo casi transparente. Por contra, raramente pudimos visualizar axones. Menos empleado, ya que no nos ofreció imágenes de interés frente a las otras variantes, fue el método de Gogi-Colonnier.

En general, y para todas las variantes, hemos desarrollado tiempos de induración diferentes de acuerdo no sólo con el espesor de la pieza de tejido nervioso, sino también de acuerdo con la región cortical que pretendiéramos estudiar, de tal forma que las regiones profundas (M_1) necesitaban mayor tiempo de induración que las más periféricas (M_2 , D y L). También las zonas de la corteza anteriores y posteriores requerían tiempo de impregnación diferentes. Para la variante de hidrato de cloral hemos encontrado que es necesario, para obtener una buena impregnación, someter el tejido a una fijación previa al proceso de induración. Este prefijado del tejido lo realizábamos con la solución empleada en la perfusión, la formalina tamponada de Lillie, en que se conservaba durante dos-tres días. El tiempo óptimo de fijación en la solución Golgi era de tres-cuatro días, siempre con un cambio de la solución a mitad del proceso.

Para el método de Golgi-Cox, si bien no era necesaria la prefijación, la induración del tejido era larga y siendo óptima alrededor de los treinta días, con resultados bastante constantes, aunque en determinadas zonas se hace muy grosera por exceso de precipitado, perdiéndose detalles importantes de la estructura neuronal. El proceso de induración más prolongado se nos presentaba con el método rápido de Golgi, debido principalmente al escaso poder de penetración en el tejido que posee el ácido ósmico. No obstante, y en concordancia con numerosos autores, es el que mejores imágenes nos ha ofrecido. El período de induración oscilaba alrededor de los treinta y cinco días. Por último, el método de Golgi-Colonnier, sin duda el menos laborioso, nos ofrecía imágenes de calidad media, presentándose grandes interferencias producidas por la glia marginal, que dificultaba enormemente el reconocimiento de las estructuras neuronales, no encontrando, por otra parte, ventajas ostensibles frente a las otras variantes ya citadas.

En general, hemos podido observar que las mejores impregnaciones se han obtenido en un 85 por 100 sobre cerebros de ejemplares cuya talla (cabeza-cloaca) oscilaba entre los 8 y 13 cm., animales de talla media y grande dentro de la población de experimentación. En los ejemplares de talla menor sólo se obtuvieron buenas impregnaciones utilizando la variante al hidrato de cloral.

El estudio comparado de los resultados obtenidos con las diferentes variantes del método de Golgi nos ha mostrado que si bien hay una gran mayoría de tipos neuronales coincidentes en todos los métodos, hay otros tipos que aparecen sólo en alguno de ellos. Así nos ha ocurrido con las neuronas del tipo m_1 -F, observadas sólo en Golgi-Cox, o las neuronas de los tipos m_1 -G e I, observadas sólo con el método rápido. Por otra parte, algunos tipos neuronales aparecen mejor definidos con alguna de las variantes, tal como ocurre con el m_1 -E, cuyas imágenes más completas se observaron con el método rápido. En otros casos, algunos tipos neuronales de pequeña talla, tales como el m_1 -D, quedaba enmascarado o incluso desplazado en la impregnación por un tipo vecino y de mayor talla (m_1 D').

Descripción general de las áreas corticales

En una visión panorámica, la corteza cerebral de *L. galloti* se nos presenta formada por cuatro áreas perfectamente diferenciadas entre sí no sólo por localización topográfica, sino también por la diferente apariencia que muestran sus poblaciones celulares. Así podemos apreciar en las láminas 4 y 47 cómo la región medial M_1 es la que posee mayor cantidad de tipos celulares, siendo el área más heterogénea

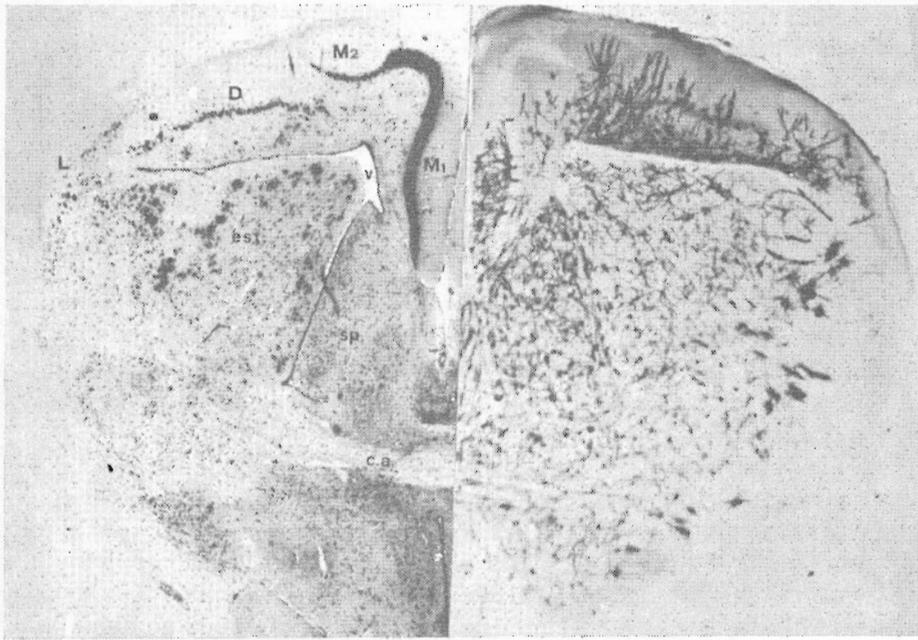


LÁMINA 4.—Composición fotográfica de un corte transversal del telencéfalo de *Lacerta galloti* a nivel de la comisura cortical anterior, destinado a poner de manifiesto la distinta apariencia que presenta según la técnica histológica empleada. El hemisferio de la derecha corresponde a un cerebro procesado con los métodos de Golgi (Golgi-Cox), apreciándose numerosas neuronas impregnadas en distintas zonas del corte. A la izquierda, contralateralmente, tenemos una visión del mismo hemisferio tal como aparece con la técnica de Nissl, en la que se evidencian los somas de las células nerviosas, pudiéndose distinguir claramente las diferentes áreas corticales: cortex medial (M_1), cortex dorso-medial (M_2), cortex dorsal (D) y cortex lateral (L). Además se observan el estriado (est.), el septum (sp.) y el haz de fibras que conforman la comisura cortical anterior (c. a.).

de la corteza, aunque en ella dominan los tipos bipolares. Por contra, la región dorso-medial y la región dorsal son más homogéneas, en cuanto a tipos celulares se refiere, existiendo en ambas zonas un claro dominio de neuronas bipiramidales. La región lateral, aunque no tan heterogénea como la M_1 , presenta gran variedad de neuronas, pero con claro predominio de los tipos estrellados, con lo que se diferencia claramente del resto de las áreas de la corteza.

Además de los diferentes tipos neuronales encontrados en las distintas áreas corticales, hemos podido detectar en nuestro material células nerviosas factibles de ser consideradas como gliales. Dentro de ellas han sido las más numerosas los endimocitos, cuyo cuerpo celular se localiza a nivel del epitelio endimario y del que parte una larga prolongación espinosa que atraviesa todos los estratos de la corteza, ramificándose en algunos de ellos. En ocasiones su aparición ha sido tan abundante, que nos entorpecía el reconocimiento de las estructuras neuronales próximas.

En menor proporción, y localizadas cerca del epitelio endimario, hemos identificado células de soma grandes y ramas cortas y poco ramificadas, que podrían interpretarse como un tipo de oligodendroglia y que se encuentran, sobre todo, en las zonas correspondientes a las regiones M_2 y D.

Más numerosas que éstas, pero sólo visualizadas con la técnica de Colgi-Cox, hemos encontrado pequeñas células de ramas muy cortas, del mismo tamaño y muy numerosas, frecuentes también en las regiones M_2 y D, aunque no tan cerca del epitelio endimario como las anteriores, habiéndolas detectado también en los núcleos del estriado. Dada la peculiar morfología de estas células, así como la imposibilidad que hemos tenido de detectar su axon, lo hemos considerado como una forma de astrogliá. En cualquier caso, y pendientes de estudios más precisos sobre su naturaleza, no las hemos incluido en nuestra tipología neuronal (ver lám. núm. 5).

El estudio global de todas las neuronas impregnadas correspondientes a las diversas áreas corticales tomadas en su conjunto nos muestra, según el examen de la morfometría somática, que tanto si tenemos en cuenta la distribución según las dimensiones de los ejes somáticos mayores, como si tenemos en cuenta las dimensiones de los ejes menores, éstas siguen, en general, las directrices de una distribución normal. Para el primer caso, en el que tenemos en cuenta los ejes mayores, el valor de la media muestral es de 19,18 micras, con un error estándar de 0,34, pudiendo considerarse como un valor correspondiente a neuronas cuyo soma es de talla media. Sin embargo, el examen de la curva de frecuencias nos indica una fuerte inflexión en la clase comprendida entre 22,5 y 25 micras, para luego producirse un máximo en la clase siguiente comprendida entre 25 y 27,5 mi-

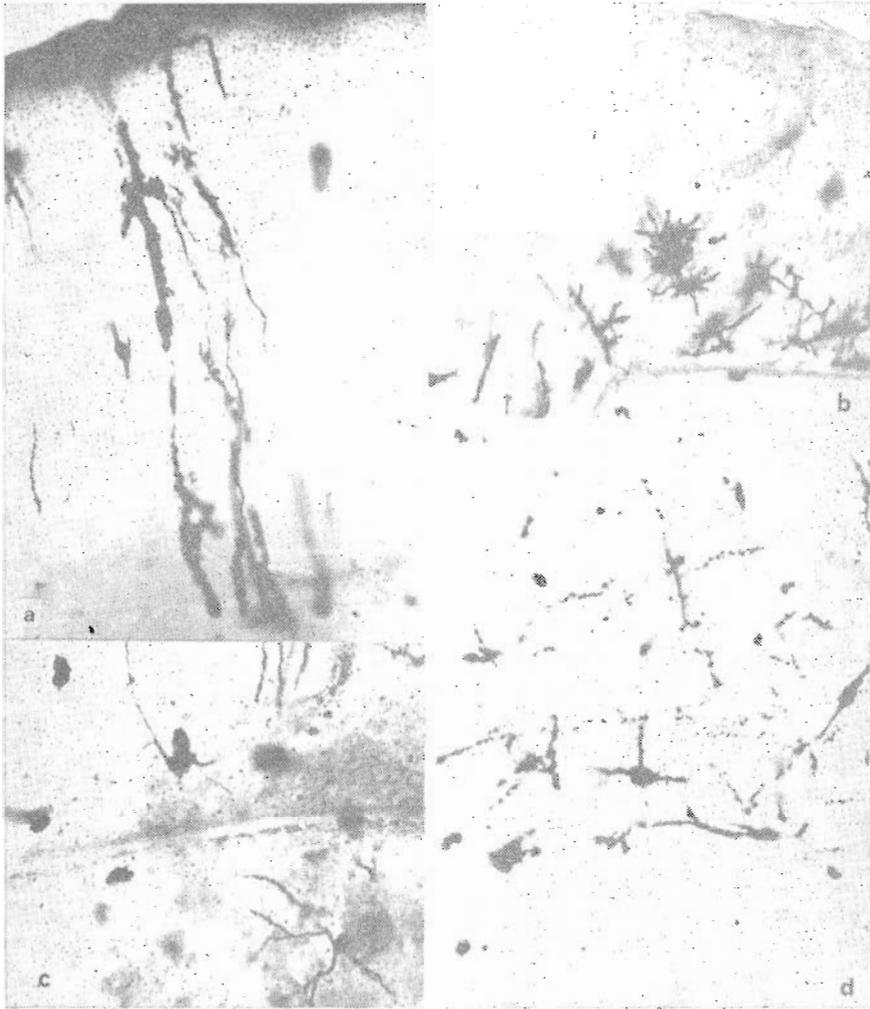


LÁMINA 5.—TIPOS GLIALES DE LA CORTEZA.

a) Microfotografía de un típico ependimocito en la que se puede apreciar su cuerpo celular, emplazado en el ependimo, y sus largas arborizaciones de aspecto plumoso.

b) Pequeñas células estrelladas localizadas en la capa plexiforme interna de las regiones M₂ y D, distinguiéndose su peculiar morfología y su característica forma de asociación más o menos lineal, la cual nos hace sospechar se trate de un tipo de astroglia.

c y d) Células bipolares pequeñas de la capa plexiforme interna de las regiones M₂ (d) y D (c), de ramas muy cortas y cuerpo celular relativamente grande y que posiblemente pertenezcan a algún tipo de oligodendroglía.

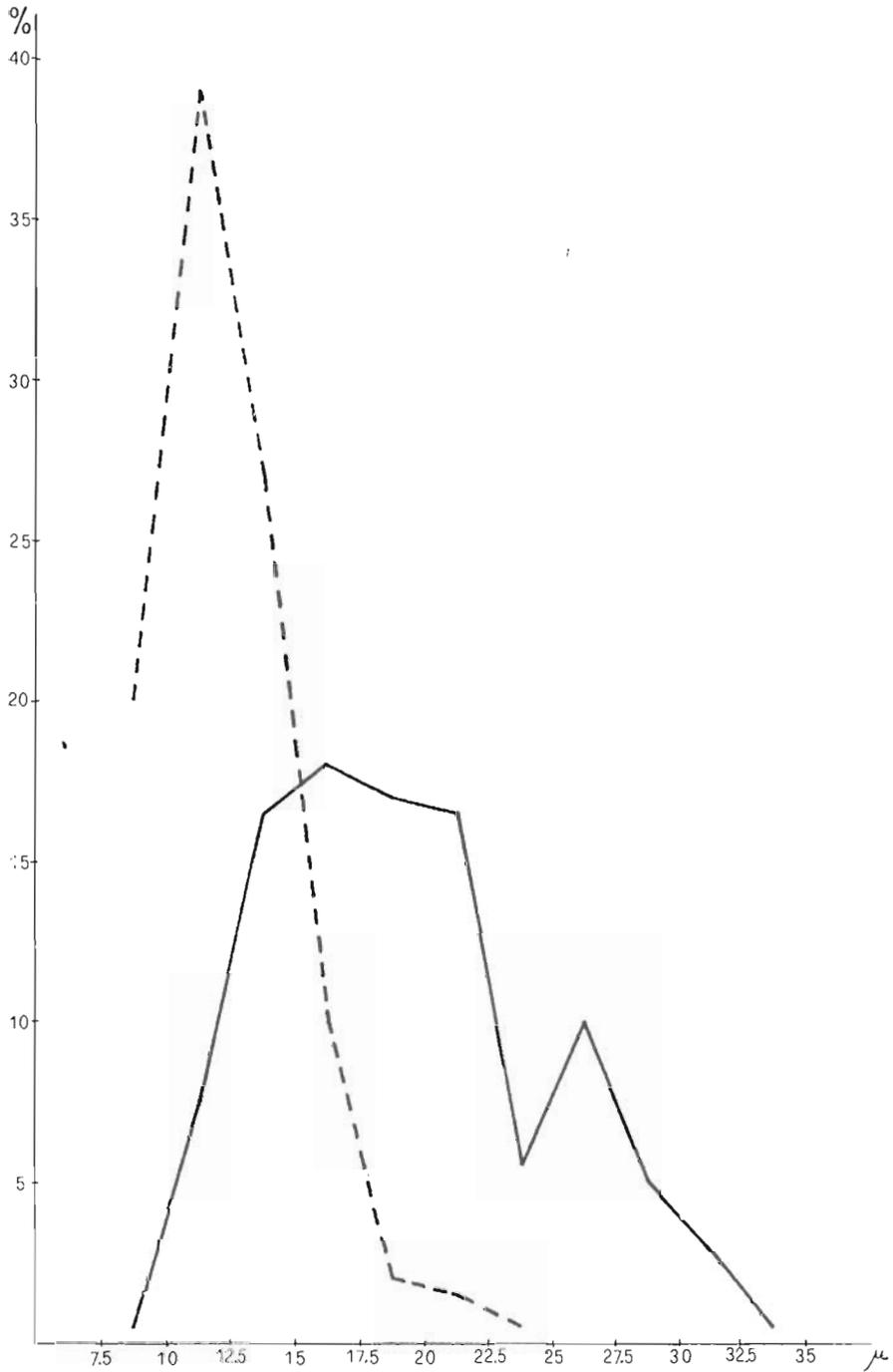


LÁMINA 6.—Polígono de distribución de frecuencias relativas de todas las neuronas corticales según los valores de sus ejes somáticos mayores (trazo continuo) y de sus ejes menores (trazo discontinuo).

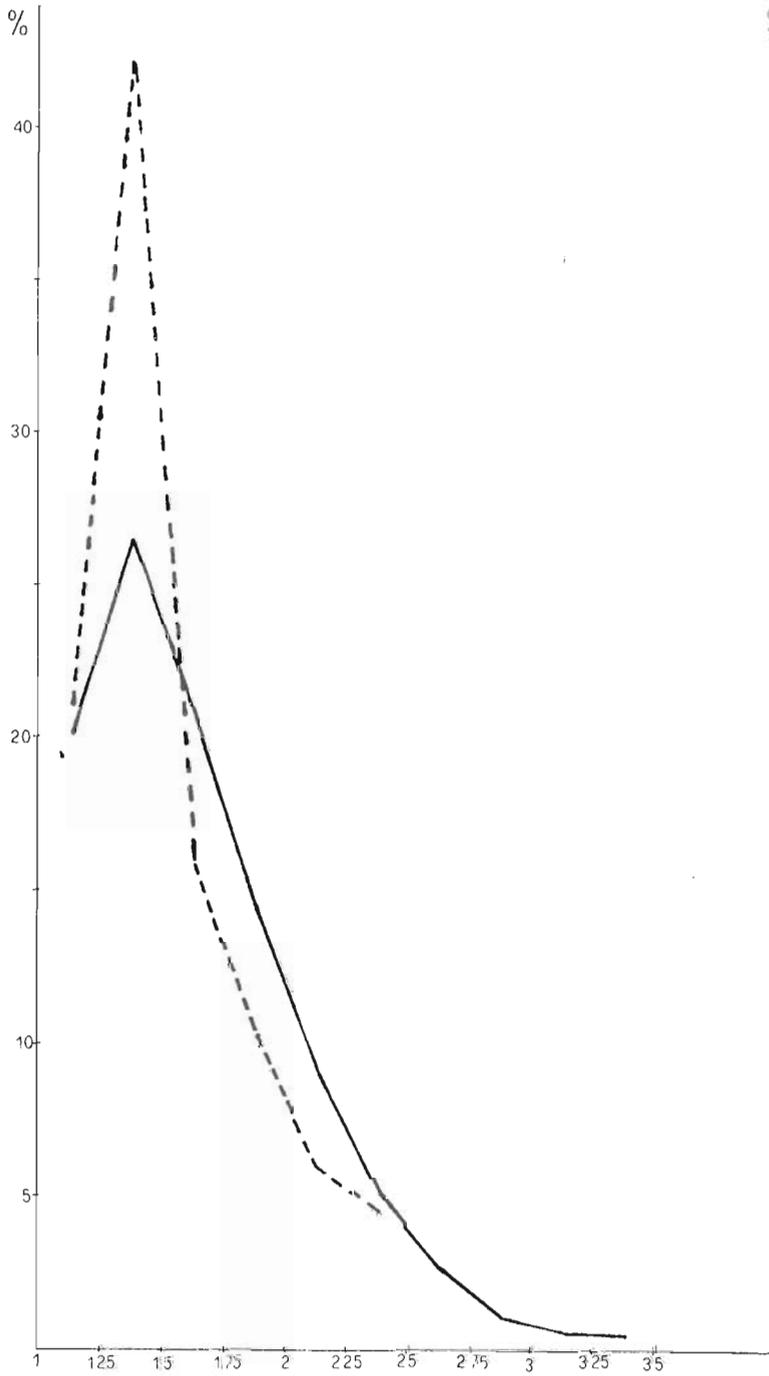


LÁMINA 7.—Polígono de distribución de frecuencias relativas de todas las neuronas corticales según los valores del índice de elongación del soma (en trazo continuo cuando $R \gg R'$; en trazo discontinuo cuando $R' > R$).

cras, lo que nos hizo sospechar la existencia de dos tipos poblacionales diferentes, ocurriendo una ruptura en la transición de neuronas con soma de talla media y de talla grande. Por contra, el estudio de la distribución de frecuencia según las dimensiones del eje menor somático nos muestra una curva que, si bien se presenta truncada en las clases iniciales, evidencia claramente la existencia de una única población, con una media muestral de $12,32 \pm 0,19$ micras (ver lámina núm. 6).

Atendiendo a los valores del índice de elongación somático, hemos podido comprobar que la frecuencia relativa de neuronas, cuyo eje mayor somático se dispone perpendicularmente a la membrana glial limitante externa es bastante elevada, correspondiendo a un 78 por 100 por sólo un 22 por 100 de neuronas cuyo eje mayor se dispone horizontalmente a dicha membrana. En ambos casos, el examen del polígono de frecuencias nos indica la pertenencia a una distribución normal truncada para los primeros valores y con medias muestrales similares, siendo de 1,62 para las primeras y de 1,48 para las dispuestas horizontalmente (ver lám. 7).

Si atendemos a las dimensiones del eje mayor somático, la mayor frecuencia relativa la ostentan las neuronas de tipo mediano (valor del eje mayor comprendido entre 12,5 y 22,5 micras), representando el 69 por 100 de la muestra, mientras que las neuronas pequeñas (hasta 12,5 micras) son el 8 por 100, las grandes (entre 22,5 y 30 micras) son el 20 por 100 y las muy grandes (más de 30 micras) el 3 por 100.

Según las dimensiones del eje mayor, la mayor frecuencia la ostentan las neuronas de bajo valor (hasta 12,5 micras) con un 59 por 100, mientras que las neuronas cuyo eje menor está comprendido entre 12,5 y 22,5 micras representan el 39 por 100 de la muestra, y las neuronas en las que dicho eje está entre 22,5 y 30 micras son sólo un 2 por 100, no encontrándose neuronas cuyo eje somático menor sobrepasase las 30 micras.

El estudio de la distribución de las neuronas muestreadas según el índice de elongación del soma neuronal nos indica que para los dos casos posibles (en que el eje perpendicular a la membrana glial externa (R) sea mayor que el eje horizontal (R') o que sea menor), dominan las neuronas cuyo índice no llega a tomar el valor 2. Así en el caso en que R es mayor que el R', las neuronas que presentan un índice de elongación comprendido entre 1 y 2 son el 81 por 100, en tanto que en el caso en que R' es mayor que R representan el 89 por 100. Las neuronas cuyo índice de elongación está comprendido entre 2 y 3 son para el primer caso el 17,5 por 100 y para el segundo el 11 por 100, mientras que sólo para el caso en que R es mayor que R' aparecen neuronas cuyo índice sea superior a 3, aunque en escasa proporción, sólo un 1,5 por 100.

Características morfológicas y morfométricas de la corteza medial.—Tipología neuronal

La corteza medial o región M₁ se encuentra ocupando la porción medial de los hemisferios telencefálicos. Aparece representada en todos los niveles aunque con variaciones en su desarrollo, siendo máximo en los últimos niveles. En ella hemos realizado una compartimentación en tres subzonas, correspondiendo la primera a la porción más interna, la segunda a la central y la tercera a la más externa o dorsal.

Esta región nos ofrece un aspecto bastante heterogéneo en cuanto a variedad de tipos neuronales respecta, con dominancia de los bipolares. En los estratos plexiformes externo e interno dominan neuronas de tipo bipolar dispuestas paralelamente al estrato granular, mientras que en éste, aunque también dominan las neuronas bipolares, éstas se disponen perpendicularmente a él. Característico del estrato granular, principalmente en su porción dorsal, son unas neuronas de pequeña talla monopolares situadas en la zona más externa del estrato y que se asemejan a los granos monopolares de la fascia dentata de mamíferos.

Respecto al estudio de la distribución según las dimensiones de los ejes somáticos, podemos apreciar que para los ejes mayores la media muestral toma un valor ligeramente mayor que el encontrado para el conjunto de las áreas corticales, siendo de 20,32 micras. El porcentaje mayor lo encontramos para las neuronas de tipo medio (eje mayor comprendido entre 12,5 y 22,5 micras), siendo de un 64,5 por 100, mientras que para las neuronas de tipo pequeño (hasta 12,5 micras) es de 3,75 por 100, para las grandes (22,5 - 30 μ) del 25,5 por 100 y para las muy grandes (más de 30 μ) del 6,25 por 100.

Según las dimensiones del eje mayor, las neuronas de esta región se distribuyen con una media de 12,05 μ muy semejante al valor encontrado para el conjunto de las regiones. El mayor porcentaje lo encontramos en las neuronas de la primera clase con un 68,25 por 100, de la segunda clase hay un 30,5 por 100 y de la tercera clase sólo un 1,25 por 100.

En relación con el índice de elongación somático, hemos encontrado que el 80 por 100 de las neuronas muestreadas presenta su eje R mayor que el R', correspondiendo principalmente a las neuronas situadas en el estrato granular, al tiempo que las neuronas cuyo eje R' es mayor que el R representan el 20 por 100, correspondiendo principalmente a los tipos neuronales de las dos capas plexiformes (láminas 8 y 9).

En cuanto a la talla somática y dimensiones del árbol dendrítico

REGION: M₁

DIMENSIONES DEL SOMA NEURONAL

Núm.	Eje normal R (μ)	Eje horizontal R' (μ)	Relación R/R'
47	10,5	9,2	1,14
27	9,2	17,1	1,85
60	14,5	22,3	1,53
38	9,2	15,8	1,71
51	13,2	17,1	1,29
73	10,5	14,5	1,38
.....			
43	13,2	10,5	1,25
56	11,8	14,5	1,22
9	19,7	15,8	1,24
7	10,5	17,1	1,62
45	17,1	18,4	1,07
68	11,8	18,4	1,55
42	14,5	11,8	1,22
5	14,5	17,1	1,17
32	14,5	17,1	1,17
34	13,2	10,5	1,25
39	19,7	15,8	1,24
.....			
13	27,6	9,2	3,00
4	22,3	9,2	2,42
1	18,4	9,2	2,00
6	13,2	11,8	1,11
.....			
57	17,1	10,5	1,62
3	21,0	10,5	2,00
19	22,3	10,5	2,12
15	23,6	11,8	2,00
20	21,0	9,2	2,28
21	13,2	10,5	1,25
22	13,2	9,2	1,43
23	17,1	14,5	1,17
44	21,0	11,8	1,77
33	13,2	9,2	1,43
18	9,2	7,9	1,16
36	10,5	7,9	1,32
11	19,7	10,5	1,87
2	15,8	13,2	1,19
37	17,1	9,2	1,85
40	14,5	7,9	1,83
.....			
8	19,7	11,8	1,66
10	19,7	10,5	1,87
26	26,3	9,2	2,85
30	22,3	10,5	2,12
52	19,7	11,8	1,66
66	30,2	10,5	2,87
17	26,3	11,8	2,22
67	23,6	9,2	2,56
79	22,3	11,8	1,88

Núm.	Eje normal R (°)	Eje horizontal R' (°)	Relación R/R'
80	23,6	10,5	2,24
14	17,1	10,5	1,62
25	18,4	13,2	1,39
29	18,4	9,2	2,00
35	30,2	11,8	2,55
50	25,0	7,2	3,47
41	19,7	11,8	1,66
83	22,3	15,8	1,41
70	23,6	11,8	2,00
72	26,3	10,5	2,50
48	26,3	11,8	2,22
49	26,3	11,8	2,22
31	26,3	13,2	1,99
.....			
54	30,2	17,1	1,76
84	21,0	11,8	1,77
81	18,4	13,2	1,39
16	17,1	10,5	1,62
28	17,1	10,5	1,62
74	22,3	10,5	2,12
75	13,2	11,8	1,11
77	22,3	14,5	1,53
24	18,4	13,2	1,39
58	23,6	13,2	1,78
61	30,2	19,7	1,53
12	21,0	11,8	1,77
71	18,4	10,5	1,75
69	15,8	10,5	1,50
53	25,0	14,5	1,72
.....			
78	13,2	25,0	1,89
46	14,5	28,9	1,99
.....			
59	22,3	34,1	1,52
.....			
64	10,5	21,0	2,00
.....			
55	23,6	14,5	1,62
62	23,6	17,1	1,38
65	23,6	18,4	1,28
63	23,6	27,6	1,16

LÁMINA NÚM. 9

se puede apreciar claramente que las neuronas más pequeñas habitan en el estrato granular, sobre todo en la subzona 1 o porción más interna de la región. Por contra, las de mayor talla se localizan preferentemente en el estrato plexiforme interno.

Para establecer la clasificación en tipos de las neuronas del cortex medial, así como en general para todas las regiones de la corteza, hemos realizado, además del análisis morfométrico del soma neuronal, el estudio del árbol dendrítico contando el número de dendri-

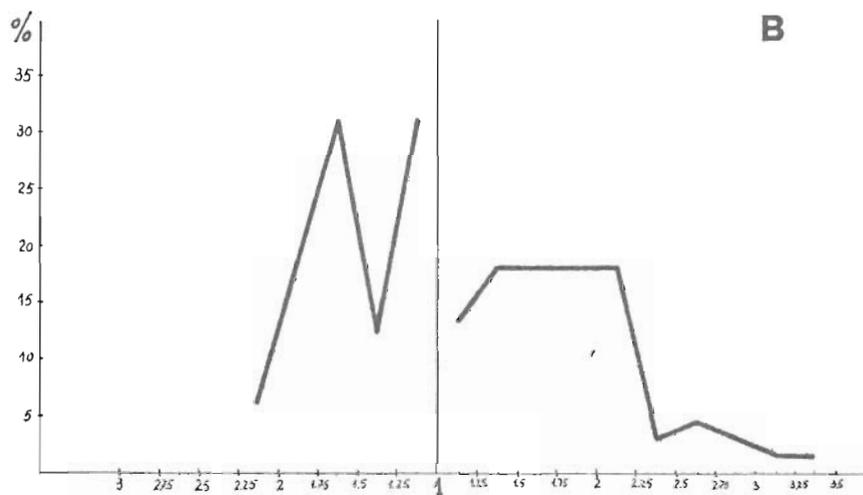
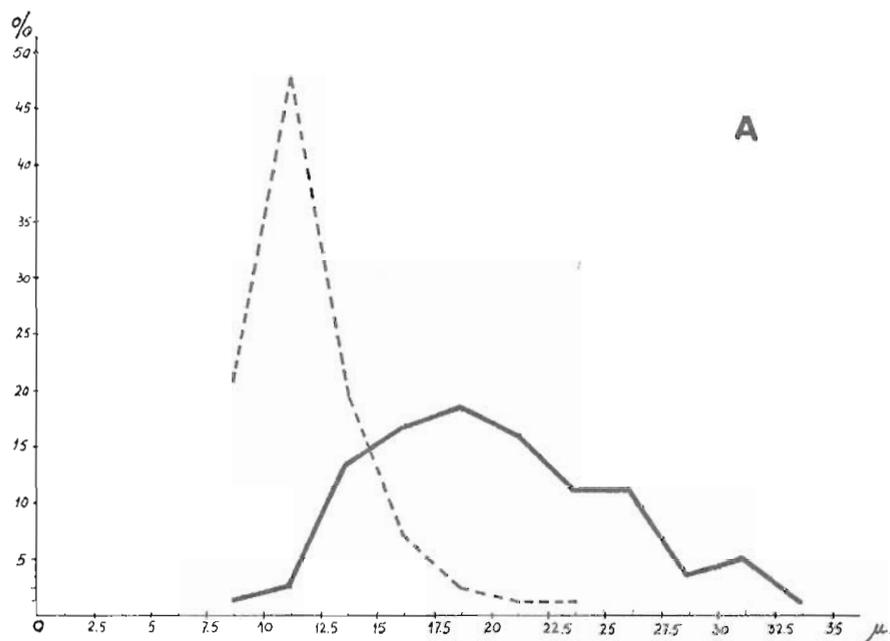


LÁMINA 8.

A) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región M_1 , según los valores que toman sus ejes somáticos (en trazo continuo los mayores y en trazo discontinuo los menores).

B) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región M_1 , según el índice de elongación somático (a la derecha cuando $R > R'$; a la izquierda cuando $R' > R$).

tas y puntos de bifurcación comprendidas dentro de la superficie de un cuadrado de 150 micras de lado, en el que el soma neuronal era situado en el centro.

Actuando de esta manera, hemos establecido los siguientes tipos neuronales para la corteza medial:

- Un tipo en el estrato plexiforme externo: ($m_1 - A$).
- Cinco tipos en el estrato granular: ($m_1 - B, C, D, D'$ y E).
- Cuatro tipos en el estrato plexiforme interno: ($m_1 - F, G, H$ e I).

Tipo $m_1 - A$

Neuronas de la capa plexiforme externa situadas muy próximas al estrato granular subyacente. Se localizan en niveles centrales, pero en diferentes subzonas, de tal forma que las encontradas en los primeros niveles pertenecen a la subzona 1, mientras que el resto se localiza en la subzona 2. No las hemos podido detectar en la subzona dorsal.

Son neuronas de tipo bipolar, de soma oval con el eje mayor somático paralelo al estrato granular y de talla mediana, siendo los valores medios de sus ejes $10,97 \pm 0,95 \times 16,22 \pm 1,57$ micras y con un índice de elongación medio de $1,48 \pm 0,11$, lo que nos indica una forma moderadamente fusiforme.

Del soma, y polarmente, parten una o dos dendritas principales que después de un trayecto no muy largo tienden a incurvarse hacia la parte externa del estrato. Sus dendritas son largas y delgadas, aunque poco ramificadas, tomando la proyección de su árbol dendrítico un valor medio de 53.250 ± 10.550 micras², valor intermedio respecto a los que presentan el resto de los tipos de la región. Dentro del cuadrado de estudio (150 μ de lado) presentan una media de siete ramas dendríticas y tres puntos de bifurcación.

Poseen un moderado número de espinas dendríticas, 160 por neurona, las cuales se encuentran localizadas en la capa plexiforme externa.

Su axon parte basalmente y se dirige hacia el alveus después de atravesar el estrato granular.

Aparecen con una frecuencia del 7,5 por 100.

Tipo $m_1 - B$

Estas neuronas se encuentran situadas en la parte más externa del estrato granular, colindando con el estrato plexiforme externo. Ha sido localizada preferentemente en los niveles anteriores y medios, y fundamentalmente en las subzonas media y dorsal.

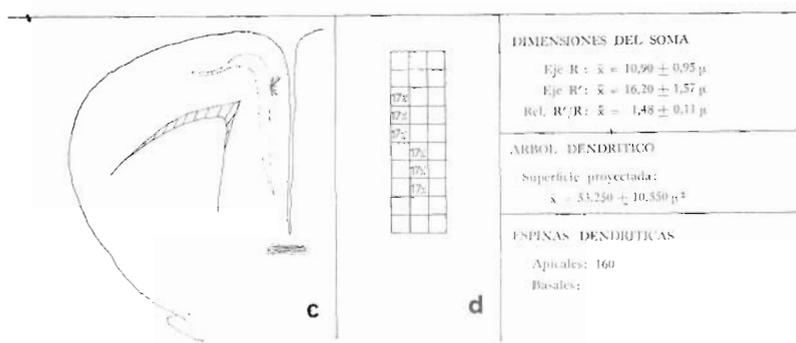
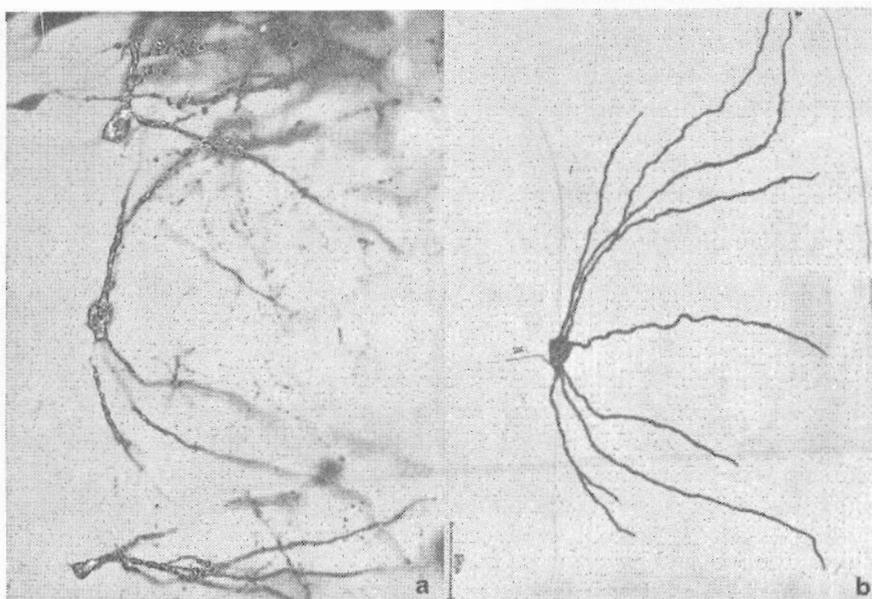


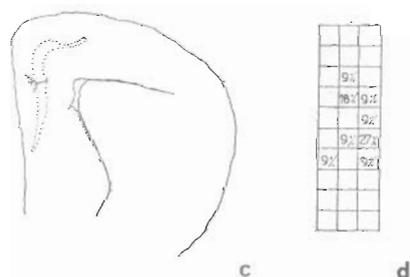
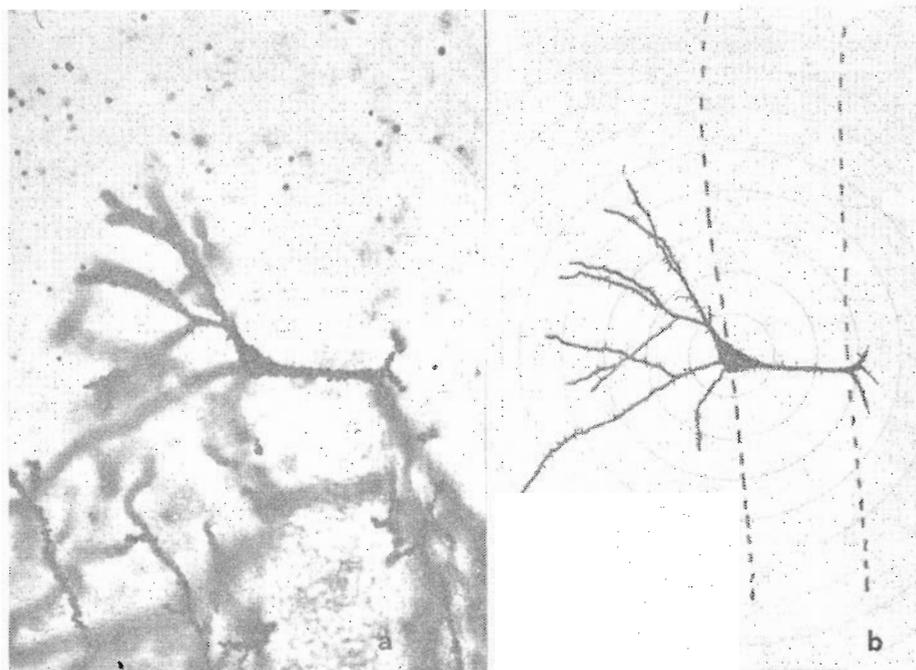
LÁMINA 10.--TIPO NEURONAL: m_1 -A.

a) Microfotografía a medianos aumentos de una neurona característica de este tipo, distinguiéndose el soma y parte de las dendritas principales. Puede apreciarse por su distinta apariencia el estrato granular subyacente. (Método Golgi-Colonnier.)

b) Dibujo realizado mediante cámara clara de la neurona mostrada en la microfotografía y en la que se puede apreciar con más detalle la morfología de este tipo celular (ax-axon).

c) Esquema a pequeño aumento de un hemisferio telencefálico donde se muestra la localización de la neurona presentada.

d) Distribución de los neuronas del tipo m_1 -A según los niveles (filas) y subzonas (columnas) de estudio.



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 16,63 \pm 0,73 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 13,15 \pm 0,74 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,27 \pm 0,05 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{x} = 59.730 \pm 13.170 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

Apicales: 125 Basales: 10

FRECUENCIA relativa = 13,5 %

LÁMINA 11.—TIPO NEURONAL: m₁-B.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. Método Golgi-Cox.

b) Dibujo sobre plantilla de círculos concéntricos de la neurona fotografiada. Diámetros del círculo menor = 50 micras.

c) Esquema general de la localización de la neurona citada.

d) Frecuencia con la que se encuentran en los diferentes niveles y subzonas de la corteza.

El soma de estas células es de forma más o menos triangular, con uno de sus vértices dirigido hacia el estrato interno. Es de dimensiones medianas ($16,63 \pm 0,73 \times 13,15 \pm 0,74$ micras) y no existe una clara dominancia del eje perpendicular sobre el horizontal, teniendo el índice de elongación medio más bajo de la región ($1,27 \pm 0,05$). De la parte superior del soma surgen varias dendritas, de las cuales las que parten de los extremos tienden a incurvarse. En general se ramifican pronto en dendritas largas verticales. Basalmente parte un grueso tronco dendrítico que atraviesa todo el estrato para resolverse en varios tallitos cortos al llegar a la capa plexiforme interna. Su árbol dendrítico presenta una superficie proyectada media de 59.730 ± 13.170 micras², similar a la presentada por el tipo anterior, aunque en éste la superficie ocupada por las ramas apicales no es tan extensa. Dentro del cuadrado de estudio presenta una media de nueve dendritas y cuatro puntos de ramificación.

El número de espinas dendríticas es algo inferior al observado en el tipo anterior, siendo de unas 135 espinas por neurona, de las que 125 están situadas en las ramas apicales y sólo 10 en las basales.

El axón de estas células suele partir de la zona basal somática en la confluencia con el tallo dendrítico basal o bien a partir de este mismo, dirigiéndose hacia el alveus.

Aparecen con una frecuencia de 13,5 por 100 respecto al total de la población del cortex medial.

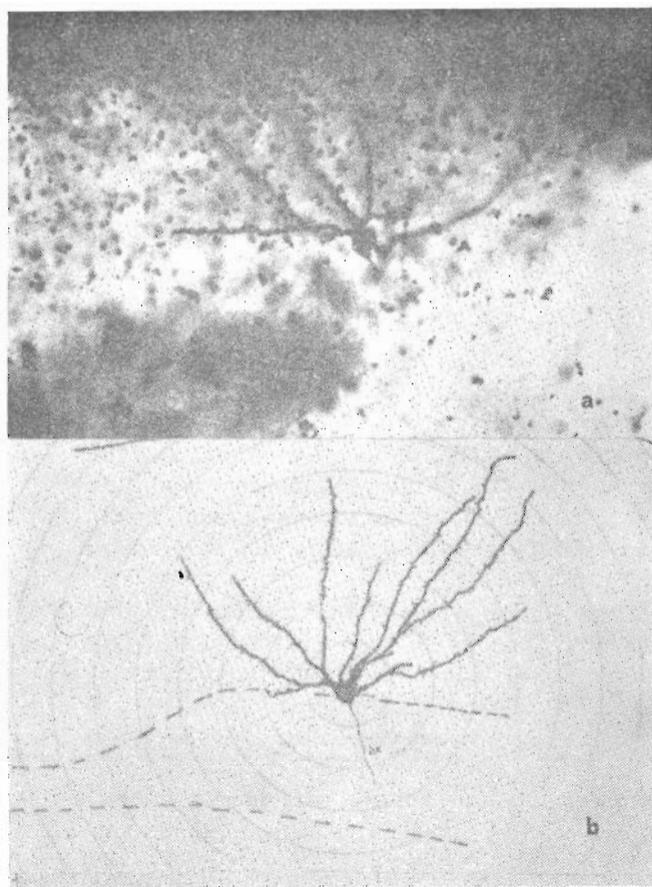
Tipo m_1 -C

Como las neuronas del tipo anterior, éstas se encuentran situadas en la periferia del estrato granular. Sin embargo, las hemos localizado preferentemente en los niveles anteriores de la corteza y precisamente en la subzona dorsal (3) de la región.

Son neuronas de apariencia similar a las del tipo m_1 -B, pero carecen del tallo basal profundo característico de aquéllas.

El soma, aunque de forma más o menos triangular, es de dimensiones próximas a la media general y mayores que en el tipo B. Para el eje mayor toma un valor medio de $20,38 \pm 3,05 \mu$ y para el eje menor $9,85 \pm 0,65 \mu$. En este tipo se observa una clara dominancia de eje vertical (R) sobre el horizontal (R'), y el índice de elongación toma un valor medio de $2,13 \pm 0,40$.

Carecen de tallo dendrítico principal, partiendo varias ramas de toda la superficie apical del soma, disponiéndose radialmente a modo de abanico. Normalmente estas dendritas tienden a ramificarse en puntos cercanos al soma neuronal. Sus características coinciden con las de los corpúsculos monopolares de la fascia dentata de aves y mamíferos.



DIMENSIONES DEL SOMA
 Eje R : $\bar{x} = 20,38 \pm 3,05 \mu$
 Eje R' : $\bar{x} = 9,85 \pm 0,65 \mu$
 Rel. R/R' : $\bar{x} = 2,13 \pm 0,40 \mu$

ARBOL DENDRITICO
 Superficie proyectada:
 $\bar{x} = 32.850 \pm 5.380 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS
 Apicales: 120 Basales:
 FRECUENCIA relativa = 5 %

50 μ

LÁMINA 12.—TIPO NEURONAL: m₁-C.

- a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. Método Golgi-Hidrato de Cloral.
- b) Dibujo de la neurona fotografiada, realizado con cámara clara.
- c) Esquema general de la localización de la neurona citada.
- d) Frecuencias con las que se encuentran en los distintos niveles y subzonas de la corteza.

La superficie media proyectada de su árbol dendrítico es de 32.850 ± 5.380 micras². Dentro del cuadrado de estudio presentan los valores medios más altos de los encontrados, presentando una media de 10 dendritas y seis puntos de ramificación.

Presentan un número de espinas similar al encontrado para los tipos anteriores, siendo de unas 120 por neurona y localizándose todas ellas, como es de suponer, en la capa plexiforme externa.

El axón de estas neuronas parte del vértice basal, discurriendo hacia el alveus.

Este tipo representa el 5 por 100 de los descritos para esta región

Tipo m₁-D

Se encuadran dentro de este tipo neuronas situadas en todo el espesor del estrato granular, localizadas en todos los niveles de estudio y en todas las subzonas, aunque con mayor frecuencia en las subzonas 1 y 2, siendo el elemento casi exclusivo de la subzona 1.

Son neuronas típicamente bipolares, de pequeña talla, con un soma más o menos rectangular, cuyas dimensiones medias son: $16,84 \pm 1,08 \times 10,27 \pm 0,47 \mu$, y con un índice de elongación medio relativamente bajo, de $1,64 \pm 0,09$, con dominancia del eje vertical sobre el horizontal.

Del soma parten apicalmente uno o dos troncos dendríticos principales, que se ramifican muy poco en la capa plexiforme externa. Basalmente surge un tallo principal más corto que los apicales y que se ramifica pobremente en la capa plexiforme interna.

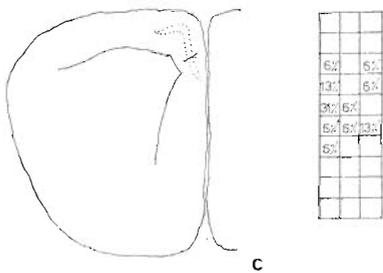
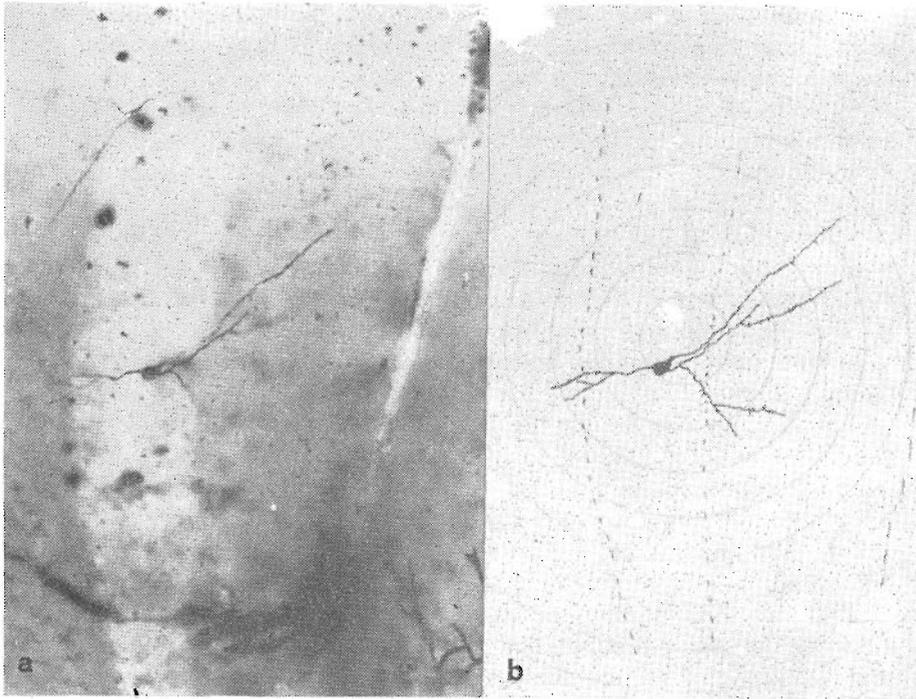
Las dimensiones de su árbol dendrítico son muy pequeñas, siendo el valor medio de su superficie proyectada 20.830 ± 2.620 micras², el menor de los presentados por las neuronas del cortex medial. Los valores encontrados para el cuadrado de estudio son de ocho ramas y cuatro puntos de bifurcación.

Las espinas dendríticas localizadas principalmente en el plexo apical alcanzan un valor de 145 por neurona, de las que 120 son apicales y 25 basales.

El axón parte del soma basalmente y se dirige hacia el alveus siguiendo un curso paralelo al tallo dendrítico basal. Representan el 19,5 por 100 de las neuronas de la región.

Tipo m₁-D'

Pertencen a este tipo neuronas típicamente bipiramidales, de talla media, localizadas en la zona media del estrato granular. Aparecen en los niveles medios algo anteriores a la comisura cortical y conti-



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 16,84 \pm 1,08 \mu$
 Eje R' : $\bar{x} = 10,27 \pm 0,47 \mu$
 Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,64 \pm 0,09 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:
 $\bar{x} = 20.830 \pm 2.620 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

Apicales: 120 Basales: 25
 FRECUENCIA relativa = 19,5 %

LÁMINA 13.—TIPO NEURONAL: m₁-D.

- a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. Método Golgi-Hidrato de Cloral.
- b) Dibujo sobre plantilla de círculos concéntricos de la neurona fotografiada. Diámetro del círculo menor = 50 micras.
- c) Esquema general de la localización de la neurona citada.
- d) Frecuencias con las que se encuentran en los distintos niveles y subzonas de la corteza.

núan uniformemente hasta los niveles más posteriores. No se encuentran en la subzona 1, sí en la 2 y 3, siendo muy abundante, sobre todo, en esta última, la subzona dorsal.

El soma de tipo ovoide más o menos fusiforme es grande, siendo las dimensiones de sus ejes de $24,21 \pm 0,19 \times 11,19 \pm 0,37 \mu$, superando el eje mayor el valor medio general. Existe una clara dominancia del eje R sobre el eje R', con un valor realmente alto del índice de elongación $2,13 \pm 0,11$.

Del soma, polarmente, parten dos tallos dendríticos principales en direcciones opuestas. Ambos se ramifican más o menos profusamente al llegar a los correspondientes estratos plexiformes, haciéndolo más abundantemente el plexo apical, que alcanza un desarrollo mayor que el interno.

Las dimensiones medias de la superficie proyectada por el árbol dendrítico son de 53.130 ± 4.470 micras², un valor intermedio dentro de los encontrados para las neuronas de esta región, si bien considerablemente mayor que el encontrado para las pequeñas bipolares descritas anteriormente. Presentan un número medio de nueve dendritas y cinco puntos de ramificación en el cuadro de estudio.

En cuanto al número de espinas dendríticas, hemos encontrado un valor de unas 225 espinas por neurona, mayor que el número encontrado en el resto de los tipos neuronales hasta ahora descritos, distribuyéndose principalmente en las ramas apicales, donde encontramos unas 150 espinas, por 75 espinas en las ramas basales.

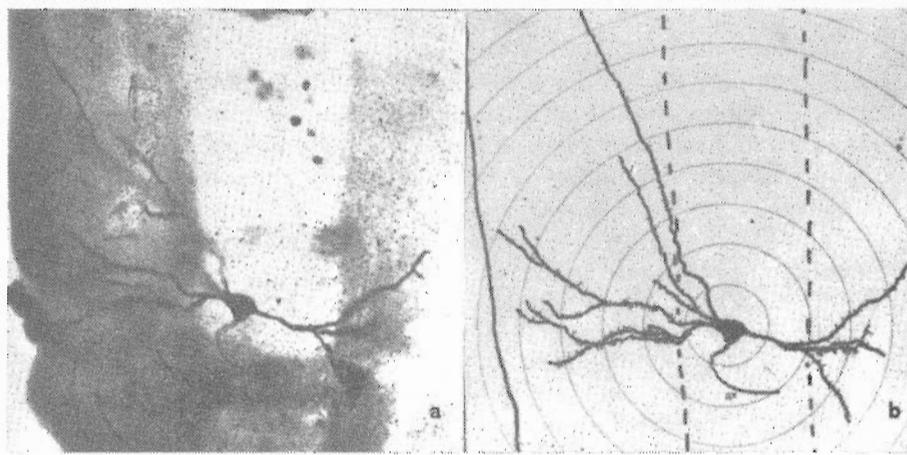
El axón de estas neuronas parte generalmente del lateral interno del soma, o cercano al punto de arranque del tallo dendrítico basal, siguiendo un curso interno hacia el alvéus. Emiten una colateral que se dirige hacia las regiones superiores de la corteza.

Representan el 27 por 100 de las neuronas muestreadas, lo cual las hace, junto con las del tipo m_1 -D, las más numerosas de la región.

Tipo m_1 -E

Neuronas de aspecto piramidal, situadas en la parte más profunda del estrato granular cercanas al estrato plexiforme interno. Son neuronas que se localizan principalmente en los niveles telencefálicos medios, aunque también la hemos encontrado en niveles anteriores, siempre habitando en la subzona 2 de la región.

El soma es francamente piramidal, con la base mayor dispuesta hacia el estrato plexiforme. Son de soma más o menos grande, siendo las dimensiones de sus ejes de $20,93 \pm 1,26 \times 12,89 \pm 0,70 \mu$. No hay una acusada dominancia del eje R sobre el R', aunque ésta es clara, siendo el valor medio del índice de elongación de $1,62 \pm 0,06$, algo inferior al de la media general.



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 14,21 \pm 0,19 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 11,19 \pm 0,37 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 2,13 \pm 0,11 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{x} = 53,130 \pm 4,470 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

Apicales: 150 Basales: 75

FRECUENCIA relativa = 27 %

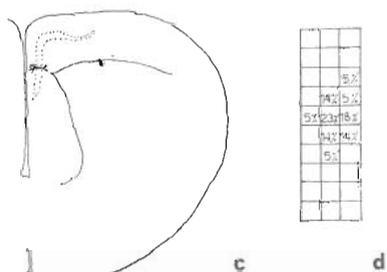


LÁMINA 14.—TIPO NEURONAL: m_1-D' .

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. Método Golgi-Hidrato de Cloral.

b) Dibujo sobre plantilla de círculos concéntricos de la neurona fotografiada. Diámetro del círculo menor = 50 micras.

c) Esquema general de la localización de la neurona citada.

d) Frecuencias con las que se encuentra en los distintos niveles y subzonas de la corteza.

Del vértice apical del soma parten uno o dos tallos dendríticos gruesos que atraviesan perpendicularmente el estrato granular para ramificarse en tallos largos y delgados en cuanto llegan a la capa plexiforme externa. Basalmente surgen dos o tres tallos cortos, que siguen direcciones opuestas y corren paralelos al estrato granular, sin llegar a ramificarse en muchas ocasiones. Esta organización dendrítica da un aspecto típicamente piramidal a estas neuronas.

El valor medio de la superficie proyectada de su árbol dendrítico es de 63.750 ± 9.660 micras², siendo el mayor valor encontrado para las neuronas del estrato granular. En el cuadro de estudio toma unos valores medios de seis dendritas y tres puntos de ramificación.

También en lo referente al número de espinas dendríticas ha sido la de más alto valor encontrado para este estrato de la región M_1 , siendo de unas 400 espinas por neurona, de las cuales 340 se encuentran localizadas en las ramas apicales y 60 en las basales.

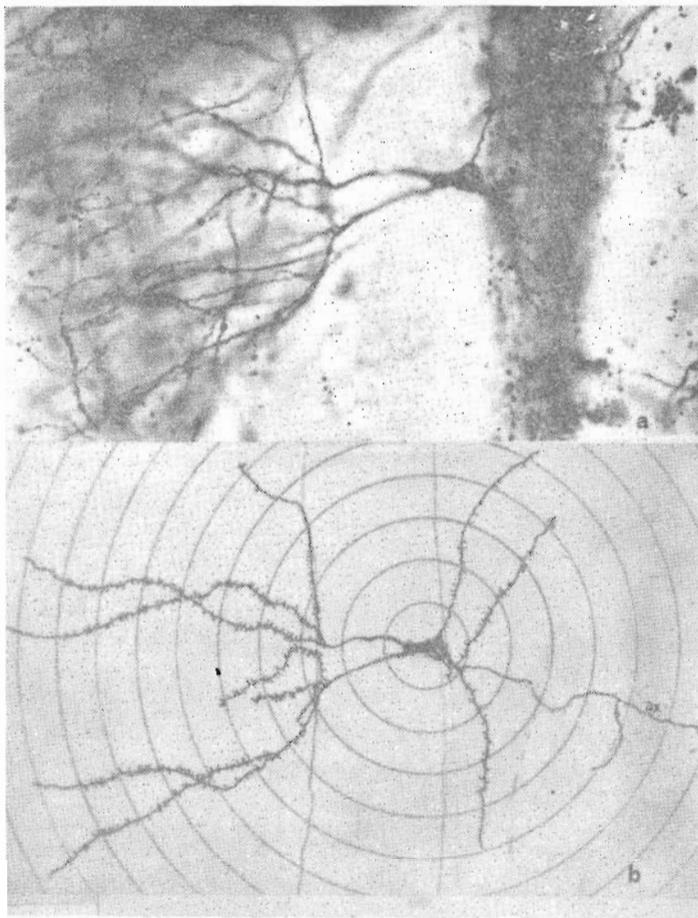
El axón parte basalmente y, como en el resto de los casos citados, se dirige hacia el alveus.

Son también bastante numerosas, aunque menos que los tipos m_1-D y D' , representando un 18 por 100 del total de las neuronas de la región M_1 .

Tipo m_1-F

Se encuadran dentro de este tipo neuronas de una peculiar morfología, cuyo soma se encuentra situado en el estrato plexiforme interno cercano al estrato granular, localizándose en niveles medios y posteriores y siempre en la subzona 2.

El soma es fusiforme, con el eje mayor dispuesto paralelamente al estrato granular y de dimensiones mayores a la de la media de la región: $13,85 \pm 0,65 \times 26,95 \pm 1,95 \mu$, con un índice de elongación cercano al doble: $1,94 \pm 0,05$. De él parten polarmente dos o tres troncos dendríticos que siguen direcciones opuestas y que avanzan paralelamente al estrato granular durante un trayecto relativamente corto, surgiendo muy pronto de ellos una o dos ramas que se incurvan para tomar una dirección francamente perpendicular a los tallos originarios. Estas ramas toman un curso ascendente, atravesando el estrato granular y ramificándose profusamente en tallitos más bien cortos en la capa plexiforme externa, siendo precisamente en este plexo apical donde se encuentra el mayor número de espinas dendríticas, unas 150, teniendo sólo 50 espinas en las ramas situadas en la capa plexiforme interna. El valor medio de la superficie proyectada de su árbol dendrítico es de 82.500 micras², encontrándose una media de nueve ramas y cinco puntos de bifurcación en el cuadrado de estudio.



7x	13x	7x
7x	7x	7x
7x	13x	7x
	7x	

d

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 20.93 \pm 1.26 \mu$ Eje R' : $\bar{x} = 12.89 \pm 0.70 \mu$ Rel. R/R' : $\bar{x} = 1.62 \pm 0.06 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

 $\bar{x} = 63.750 \pm 9.660 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

Apicales: 340 Basales: 60

FRECUENCIA relativa = 18 %

LÁMINA 15.—TIPO NEURONAL: m₁-E.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. Método Golgi-Rápido.

b) Dibujo sobre plantilla de círculos concéntricos de la neurona fotografiada. Diámetro del círculo menor = 50 micras.

c) Esquema general de la localización de la neurona citada.

d) Frecuencias con las que se encuentran en los distintos niveles y subzonas de la corteza.

El hecho de haber encontrado este tipo neuronal sólo en preparados de Golgi-Cox nos ha impedido localizar las características y el curso de su axón.

Representan sólo el 2,5 por 100 de la región.

Tipo m_1 -G

Las forman neuronas de gran talla, localizadas profundamente en el estrato plexiforme interno, cercanas a los haces de fibras corticales. Se encuentran en niveles anteriores. Sus dendritas abarcan casi toda la extensión de la capa, encontrándose su soma situado en la subzona 2.

El cuerpo celular de estas neuronas es piriforme, de grandes dimensiones: $22,30 \times 34,10$ micras, siendo el máximo valor encontrado para todas las neuronas corticales. Su eje mayor se dispone paralelamente al estrato granular y el índice de elongación es de 1,52.

Del soma y polarmente parten en direcciones opuestas varios troncos dendríticos gruesos que se ramifican muy pronto, aunque escasamente, dando lugar a tallos también muy largos, siempre de aspecto espinoso más patente en las ramas superiores, que son más numerosas, aunque de menor longitud que las ramas inferiores, las cuales tienden a tomar un curso más profundo, corriendo alguna de ellas paralelamente y muy cercana al epitelio endimario.

La proyección de su árbol dendrítico ostenta el valor más alto encontrado para las muestras corticales en general, siendo de unas $281.250 \mu^2$. En el cuadrado de estudio presenta un número de 6 dendritas y 3 puntos de bifurcación.

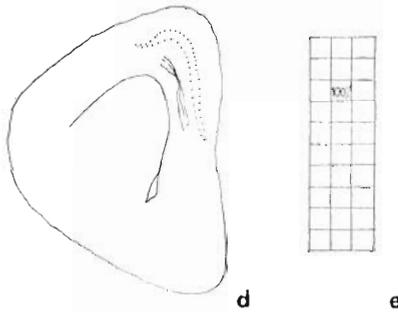
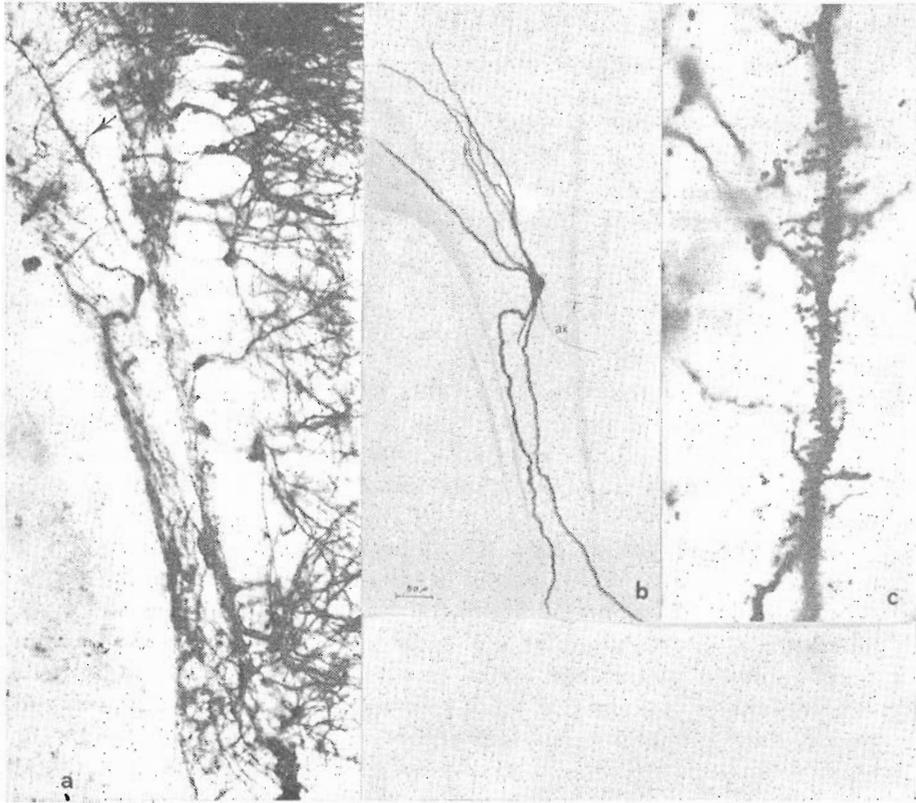
Sus dendritas se encuentran erizadas de espinas en ocasiones muy largas y más numerosas en el plexo dorsal, encontrando unas 550 espinas dendríticas por neurona.

Su axón parte lateralmente del soma, próximo al polo basal y por el lado que mira al estrato granular, hacia el cual se dirige, atravesándolo y ramificándose en su interior y en el estrato plexiforme externo.

Son neuronas escasamente representadas, suponiendo sólo el 1 por 100 de la población muestreada.

Tipo m_1 -H

Neuronas de la capa plexiforme profunda, de aspecto bipolar, localizadas en los niveles medios del telencéfalo y en la subzona central de la región.



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 22,30 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 34,10 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,52 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada :

$\bar{x} = 281.250 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 550

FRECUENCIA relativa = 1 %

LÁMINA 17.—TIPO NEURONAL: m_1-G .

a) Microfotografía a pequeño aumento de la corteza medial, en la que se distingue parcialmente una neurona característica de este tipo, comprobándose sus grandes dimensiones. (Método Golgi-Rápido.)

b) Dibujo esquemático de la neurona anterior, en el que se observa con más detalle la morfología de dicha neurona, destacando sus grandes dimensiones tanto somáticas como dendríticas y la trayectoria de su axón (ax) dirigiéndose hacia el estrato plexiforme externo.

c) Detalle de una dendrita apical de esta neurona donde podemos observar su peculiar apariencia y sus espinas dendríticas grandes y numerosas.

d) Esquema general de la situación topográfica de este tipo neuronal dentro de la corteza.

e) Tabla de frecuencias con que ha sido localizado este tipo neuronal según los niveles y subzonas de estudio.

Estas neuronas tienen un aspecto parecido a las del tipo anterior, aunque sus dimensiones son notablemente inferiores. El soma es piri-forme, de talla media, con clara dominancia del eje R' sobre el R, tomando los valores $10,50 \times 21,00$ micras, y con un índice de elongación elevado: 2,00. De él parten polarmente varios troncos dendríticos, más numerosos los superiores, aunque de menor longitud que los basales. Sus dendritas son medianamente gruesas, lisas y poco ramificadas.

La dimensión de la proyección de su árbol dendrítico es la menor entre las neuronas de este estrato, siendo de unas 71.300 micras². En el cuadrado de estudio encontramos los valores más bajos de la región, presentando sólo cuatro dendritas y dos puntos de bifurcación.

Presentan pocas espinas dendríticas, llegando escasamente a 100 por neurona.

No nos ha sido posible detectar su axón, ya que no aparecía en las pocas neuronas de este tipo que hemos detectado y que supone sólo el 1 por 100 de las encontradas en el cortex medial.

Tipo m - I

Se agrupan en este tipo neuronas polimorfas, multipolares, situadas en el estrato plexiforme interno de la subzona dorsal de los niveles anteriores y medios.

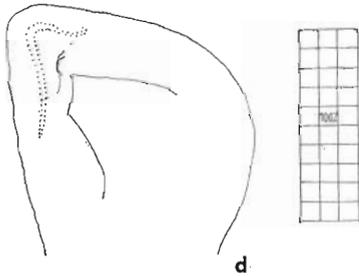
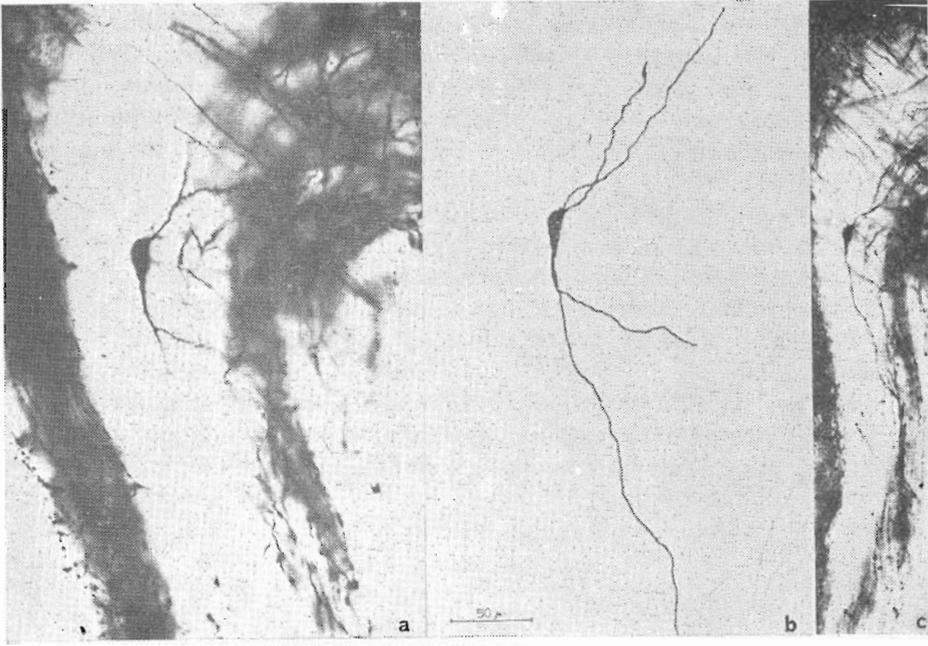
Tienen estas neuronas polimorfas un soma poligonal de dimensiones grandes: $24,60 \pm 1,00 \times 18,40 \pm 1,91$ micras y sin una clara dominancia de un eje sobre el otro, presentando un índice de elongación realmente bajo, de $1,36 \pm 0,10$.

Del soma y en todas direcciones parten varios troncos dendríticos en número de cinco o seis, muy poco ramificados y de los cuales, uno o dos son de mayor longitud que el resto. El valor medio de la proyección del árbol dendrítico es de 150.000 ± 26.270 micras², siendo de los más altos de las neuronas corticales en general. Presentan una media de siete dendritas y tres puntos de ramificación en el cuadrado de estudio.

Sus dendritas son de contornos lisos, presentando un número moderado de espinas dendríticas, 150 por neurona.

El axón de estas neuronas no tiene un lugar preciso de partida, pudiendo en ocasiones hacerlo desde uno de los tallos dendríticos. En general sigue un curso ascendente y de corta longitud.

Aunque no son muy numerosas en nuestro material, son las más abundantes de las neuronas del estrato plexiforme interno, suponiendo el 5 por 100 de las neuronas de esta región.



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 10,50 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 21,00 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 2,00 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{X} = 71.300 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 100

FRECUENCIA relativa = 1 %

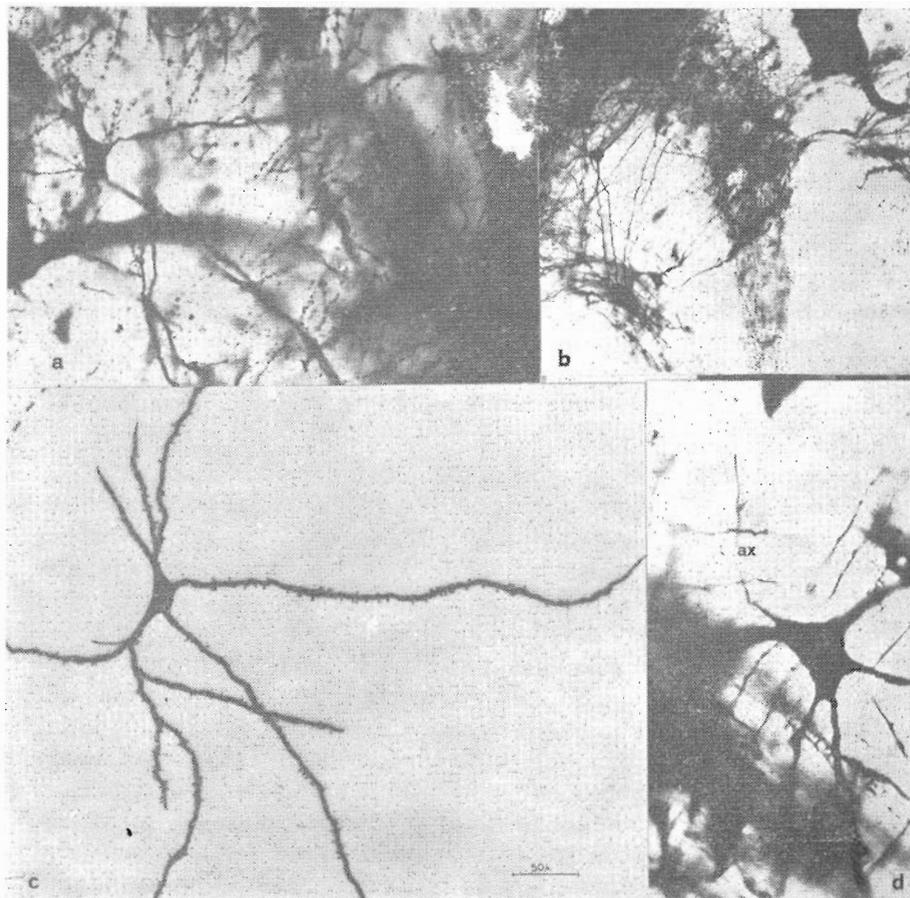
LÁMINA 18.—TIPO NEURONAL: m_1-H .

a) y c) Microfotografía a diferentes aumentos de una neurona característica de este tipo celular. (Método Golgi-Rápido.)

b) Dibujo de la neurona fotografiada realizado con cámara clara.

d) Esquema general de la localización de la neurona citada.

e) Frecuencia con la que se encuentra en los niveles y subzonas.



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 24,60 \pm 1,00 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 18,40 \pm 1,91 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,36 \pm 0,10 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{x} = 150.000 \pm 26.270 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 150

FRECUENCIA relativa = 5 %

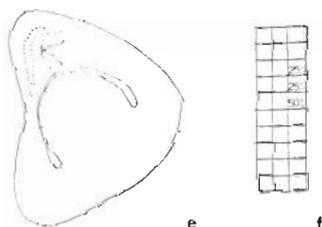


LÁMINA 19.—TIPO NEURONAL: m_1 -I.

a) Microfotografía a medianos aumentos de una neurona característica de este tipo, en la que se aprecia su soma poligonal y sus largas dendritas multipolares. (Método Golgi-Rápido.)

b) Microfotografía panorámica de una porción de la corteza medial en la que se observan dos neuronas de este tipo, apreciándose su característico polimorfismo. (Método Golgi-Rápido.)

c) Dibujo esquemático de la neurona presentada en primer término y en el que se pueden distinguir las características morfológicas de estas neuronas.

d) Microfotografía a gran aumento en la que se aprecia el axón ascendente de estas neuronas.

e) Esquema panorámico en el que se muestra la localización de la neurona observada en a), dentro de la región medial.

f) Tabla en la que se muestra la frecuencia con que han sido detectadas estas neuronas en los distintos niveles y subzonas del cortex medial.

Características morfológicas y morfométricas de la corteza dorso-medial.—Tipología neuronal

La corteza dorso-medial o región M_2 se encuentra situada dorsalmente en los hemisferios telencefálicos como continuación de la corteza medial, de la que se distingue por su menor densidad neuronal y porque su estrato granular está integrado por una sola capa de células fácilmente diferenciables de las del estrato granular de la corteza medial por su mayor talla.

Esta región aparece en niveles algo posteriores al punto de aparición de la corteza medial, comenzando por tener muy poca superficie para irse desarrollando progresivamente conforme alcanza los niveles posteriores del telencéfalo, tomando en los cortes transversales una configuración típicamente curvilínea, con el extremo libre dirigido hacia la superficie del hemisferio.

Destaca por su notable homogeneidad en cuanto a formas neuronales se refiere, estando poblado su estrato granular por un tipo peculiar —doble-piramidal— claramente diferenciado de los encontrados en el cortex medial. Su estrato plexiforme interno está poblado por células multipolares y algunos elementos bipolares muy pequeños, mientras que el estrato plexiforme externo carece de formas celulares, estando formado casi exclusivamente por las arborizaciones dendríticas de las neuronas del estrato subyacente, adquiriendo una morfología típica en forma de cúpula.

El estudio general de esta región a través de la morfometría somática nos ha mostrado un fenómeno que no se produce en el resto de las regiones corticales y observado en la distribución que sigue el eje mayor somático en la que se produce una profunda inflexión en la clase comprendida entre 22,5 y 25 micras, lo que parece indicar la existencia de dos poblaciones celulares diferentes. Sin embargo, el estudio de la distribución de sus ejes menores este fenómeno desaparece, presentándose un único máximo en la curva de aspecto francamente normal (láminas 20 y 21).

En general, y englobando todas las neuronas del cortex dorso-medial, hemos podido observar que sus células toman un valor medio somático para los dos ejes de $21,06 \pm 0,59 \times 13,27 \pm 0,46$ micras superior en ambos casos a las medias generales de la corteza. Según el eje mayor, dominan las neuronas de soma mediano, comprendido entre 12,5 y 22,5 micras, representando el 62,5 por 100, aunque las neuronas grandes comprendidas entre 22,5 y 30 micras son también muy abundantes (el 40,75 por 100), no así las neuronas cuyo eje sobrepasa las 30 micras, que sólo representan el 5,5 por 100, y las neuronas pequeñas (hasta 12,5 μ), que representan sólo el 2,5 por 100 de

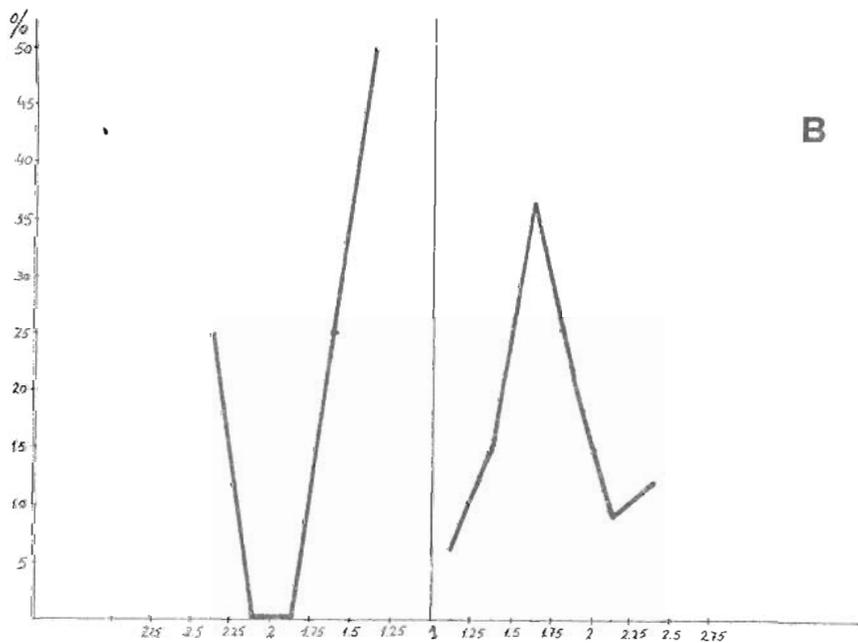
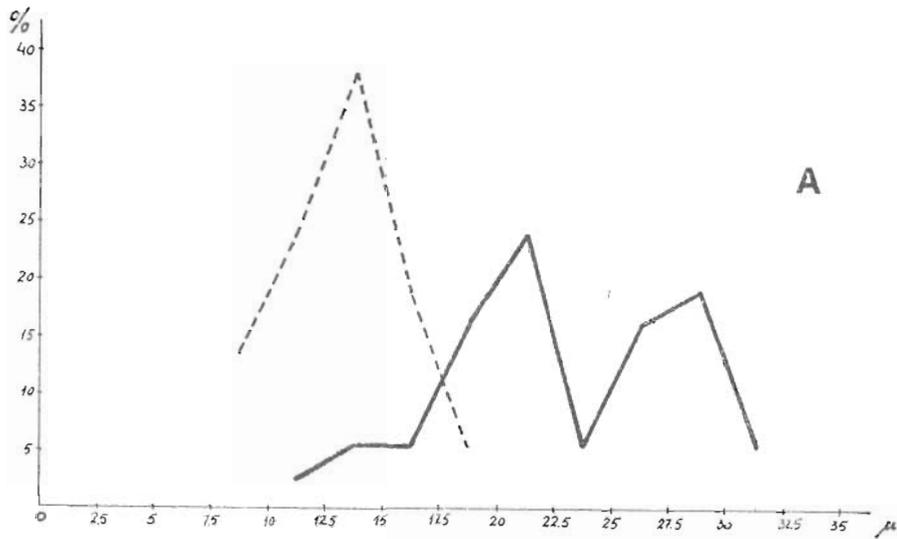


LÁMINA 20.

A) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región M_2 , según los valores que toman sus ejes somáticos (en trazo continuo los mayores y en trazo discontinuo los menores).

B) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región M_2 , según el índice de elongación somático (a la derecha cuando $R > R'$; a la izquierda cuando $R' > R$).

los casos. Respecto al eje menor, la mayor abundancia, 62,5 por 100, es para aquellas neuronas cuyo eje está comprendido entre 12,5 y 22,5 micras, no llegando nunca a sobrepasar las 20 μ , mientras que el 37,5 por 100 restante lo ocupan aquellas cuyas dimensiones están comprendidas entre 7,5 y 12,5 μ .

Hay una gran tendencia a tener su eje mayor somático orientado perpendicularmente al estrato granular, ocurriendo esto en el 89 por 100 de los casos. Por otra parte, tanto en el caso de dominancia del eje R como en el caso en que domina el eje R', el valor medio del índice de elongación del soma es moderado, siendo para el primer caso de $1,74 \pm 0,06$, apareciendo valores superiores a 2 sólo en un 21 por 100. Para el segundo caso, en que domina el eje R', el valor medio encontrado es de $1,69 \pm 0,20$, encontrándose el 25 por 100 de la muestra por encima del valor 2.

Dada la gran uniformidad neuronal de esta región, sólo hemos podido observar tres tipos celulares, correspondiendo el primero a las neuronas del estrato plexiforme interno.

Tipo $m_2 - A$

Son las neuronas típicas de esta región. dándole un carácter peculiar. Se encuentran poblando el estrato granular y se localizan en todos los niveles de estudio.

Poseen un soma de aspecto bipiramidal de dimensiones grandes, superior a la media de la región, tomando sus ejes un valor medio de $23,42 \pm 0,76 \times 13,80 \pm 0,44$ micras. Domina el eje somático R sobre el R', presentando un índice de elongación medio de $1,72 \pm 0,07$, algo cercano como se ve al índice 2.

Del soma, tanto apicalmente como basalmente, parten varios troncos dendríticos, más numerosos los apicales, los cuales se ramifican frecuentemente a lo largo de su recorrido, siendo la arborización apical de mayor longitud y densidad que la arborización basal.

La superficie media ocupada por la proyección de su árbol dendrítico toma un valor de 72.169 ± 7.846 micras², lo que nos indica que se trata de neuronas de gran talla. En el cuadrado de estudio presentan uno de los valores más altos encontrados, siendo de 14 dendritas y siete puntos de ramificación.

Característico de este tipo celular, es la modificación que sufre su árbol dendrítico según la localización de las neuronas, de tal forma que aquellas situadas en las márgenes del estrato presentan una deformación de su árbol dendrítico, incurvándose hacia el interior siguiendo los límites marcados por la cúpula del estrato plexiforme ex-

REGION: M₂

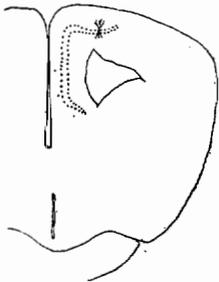
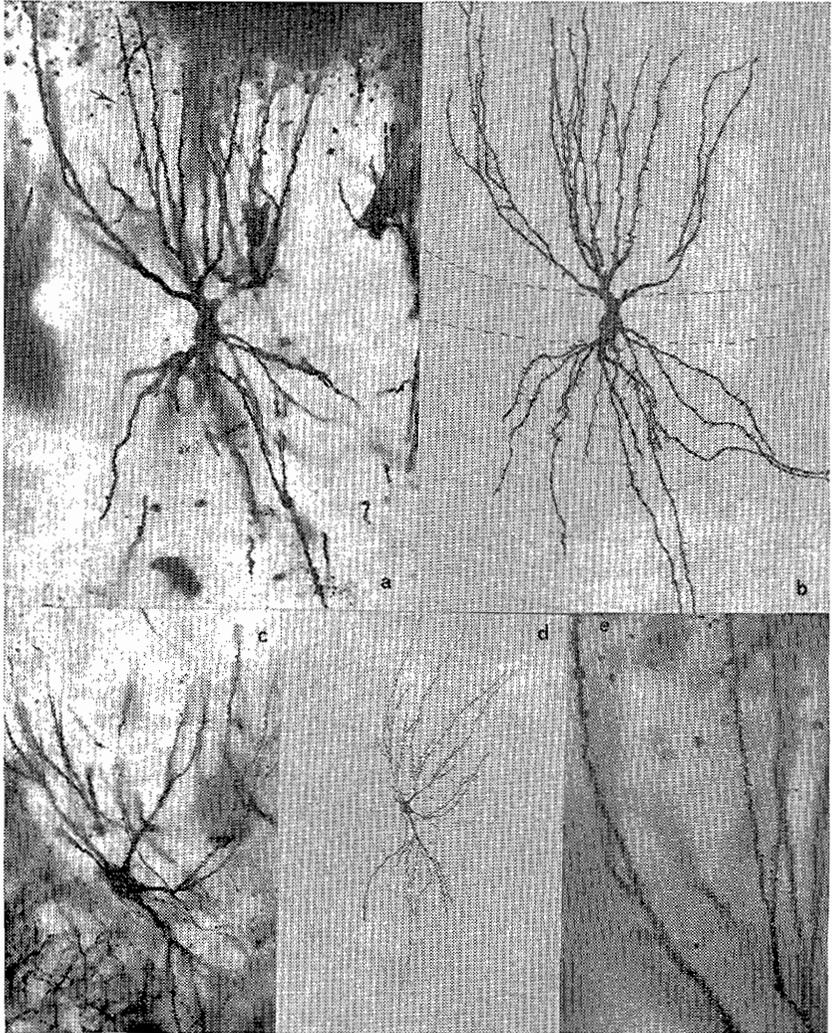
DIMENSIONES DEL SOMA NEURONAL

Núm.	Eje normal R (μ)	Eje horizontal R' (μ)	Relación R/R'
1	19,7	11,8	1,66
2	15,8	11,8	1,33
3	18,4	18,4	1,00
4	22,3	13,2	1,68
5	18,4	10,5	1,75
6	18,4	11,8	1,55
7	21,0	9,2	2,28
16	17,1	13,2	1,29
23	21,0	14,5	1,44
25	19,7	14,5	1,35
27	22,3	13,2	1,68
29	21,0	13,2	1,59
33	21,0	17,1	1,22
36	22,3	14,5	1,53
39	22,3	11,8	1,88
8	27,6	15,8	1,74
9	27,6	11,8	2,33
10	27,6	11,8	2,33
11	27,6	17,1	1,61
12	25,0	15,8	1,58
21	23,6	13,2	1,78
22	25,0	13,2	1,89
24	30,2	14,5	2,08
26	23,6	14,5	1,62
28	26,3	13,2	1,99
30	26,3	13,2	1,99
34	28,9	19,7	1,46
35	28,9	11,8	2,44
38	30,2	15,8	1,91
.....			
15	18,4	9,2	2,00
17	17,1	27,6	1,61
19	13,2	7,9	1,67
31	25,0	15,8	1,58
32	27,5	13,2	2,09
.....			
13	9,2	21,0	2,28
14	10,5	14,5	1,38
20	7,9	11,8	1,49

LÁMINA NÚM. 21

terno en lo que respecta a la arborización apical, no siendo tan marcada en la arborización dendrítica basal.

Sus dendritas poseen espinas frecuentes, siendo el tipo de neuronas que mayor valor presenta, siendo de unas 700 espinas por neurona, de las que 400 se encuentran en las dendritas apicales y 300 en las



3%
31%
55%
7%
3%

g

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R: $\bar{x} = 23,42 \pm 0,76 \mu$

Eje R': $\bar{x} = 13,80 \pm 0,44 \mu$

Rel. R/R': $\bar{x} = 1,72 \pm 0,77 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{x} = 72.169 \pm 7.846 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

Apicales: 400 Basales: 300

FRECUENCIA relativa = 78 %

basales. Este elevado número de espinas dendríticas le da un alto valor funcional a estas células y en general a esta región.

El axón surge del polo basal del soma, presentando un cono axónico bien patente. Sigue este axón un curso profundo para unirse en el alveus con las fibras del cortex medial, emitiendo en su trayecto una colateral que se dirige a los estratos próximos.

Es el tipo neuronal más frecuente de la región, representando el 78 por 100 de las neuronas muestreadas.

Tipo m_2 - B

Son neuronas de pequeña talla, multipolares, situadas en el estrato plexiforme interno y más o menos cercanas al estrato granular. Las hemos localizado en los niveles anteriores y medios de la corteza, aunque presumiblemente se encuentren en todos.

LÁMINA 22.—TIPO NEURONAL: m_2 -A.

a) Microfotografía a medianos aumentos de una neurona representativa de este tipo, en la que se aprecia su peculiar morfología bipiramidal. Método Golgi-Hidrato de Cloral.)

b) Esquema realizado con la cámara clara sobre plantilla de círculos de la neurona mostrada en la fotografía anterior y en la que se pueden observar perfectamente las características morfológicas de su árbol dendrítico, su soma y su axón (ax). (El diámetro del círculo menor, donde está inscrito el soma neuronal, equivale a 50 μ .)

c) Microfotografía a medianos aumentos de otra neurona de este tipo localizada en una zona marginal y en donde se aprecia la deformación de las dendritas apicales, típica de neuronas marginales. (Método Golgi-Rápido.)

d) Esquema en el que se aprecia más claramente la peculiar morfología del árbol dendrítico de las neuronas marginales de este tipo.

e) Microfotografía a grandes aumentos en la que se observan las ramas señaladas con una flecha en la neurona mostrada en la fotografía a), y donde se aprecian claramente sus espinas dendríticas.

f) Esquema general de un hemisferio destinado a mostrar la localización de la neurona citada en el ejemplo a).

g) Tabla en la que se muestra la frecuencia con que ha sido localizada esta neurona en los distintos niveles de estudio.

El soma es de aspecto triangular, con uno de sus vértices orientado hacia el estrato granular, siendo las dimensiones medias de sus ejes $22,36 \pm 2,84 \times 12,64 \pm 1,80$ micras, con dominio del eje R. El índice de elongación es parecido al encontrado para el tipo anterior, $1,79 \pm 0,11$.

Del vértice apical parte una dendrita que llega hasta las inmediaciones del estrato granular, atravesándolo en ocasiones. Además, surgen otras dendritas en número de cuatro o cinco, en todas direcciones. Son dendritas finas provistas de pocas ramificaciones cortas. Las dimensiones de su árbol dendrítico son pequeñas, siendo el valor medio de su superficie de proyección: 37.430 ± 2.170 micras². En el cuadrado de estudio presentan un número medio de 10 dendritas y cinco puntos de ramificación.

Presentan escasas espinas dendríticas, con un valor que escasamente llega a alcanzar las 100 espinas.

Su axón parte basalmente y se dirige hacia los estratos profundos, para continuarse con las fibras del alveus.

Representan el 14 por 100 de las neuronas del cortex dorso medial y son las más abundantes de su estrato.

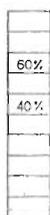
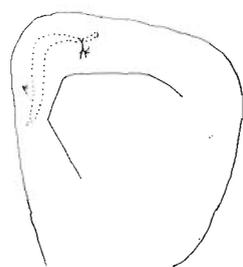
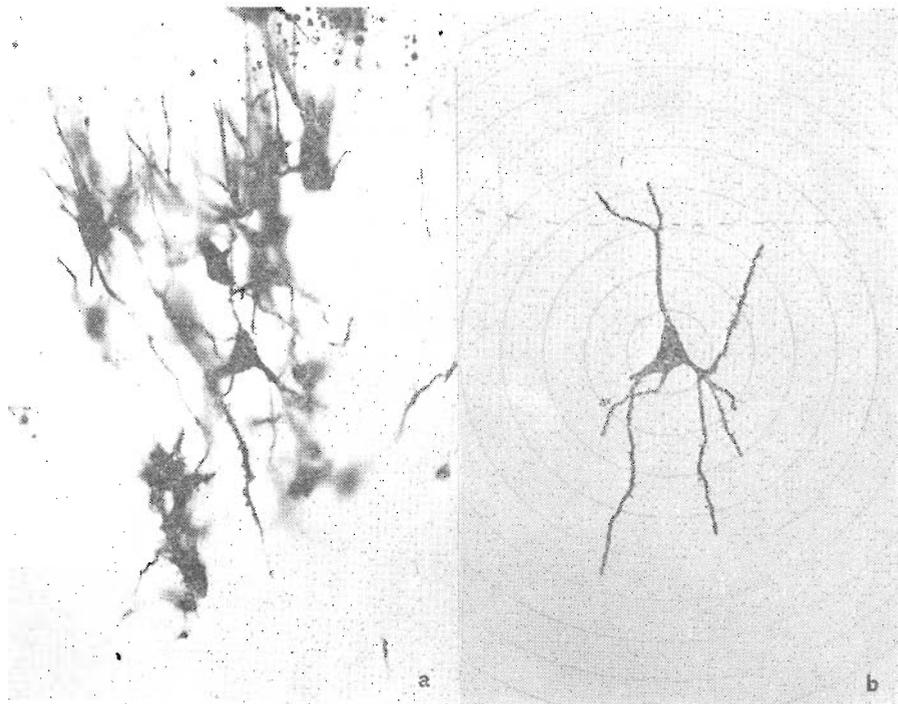
Tipo m₂-C

Integran este tipo pequeños elementos de aspecto bipolar situados profundamente en el estrato plexiforme interno, muy próximas al epitelio endimario y localizadas en todos los niveles.

Su soma es fusiforme, de talla pequeña, $9,20 \pm 0,75 \times 15,77 \pm 2,73$ μ . con dominancia del eje R' y con un índice de elongación de $1,72 \pm 0,28$, semejante al encontrado para el resto de las células de esta región. De él parten polarmente dos tallos dendríticos muy cortos, pobres en ramificaciones y que discurren paralelamente al epitelio endimario. La superficie media proyectada de su árbol dendrítico es de 6.042 ± 1.366 micras², siendo el valor más bajo encontrado para todas las células de la corteza.

A pesar de haberlos considerado como tipos neuronales, varios hechos ponen en duda su verdadera naturaleza. Así, su morfología peculiar, con ramas muy cortas y un soma relativamente grande, nos recuerda los oligodendrocitos. Por otra parte, carecen de espinas dendríticas y no hemos podido detectar su axón. A pesar de ello, creemos será necesario tener mejores conocimientos sobre su estructura y características aportadas por otras técnicas de observación, para poder definirnos sobre su exacta significación.

Son elementos no muy representados, suponiendo el 8 por 100 del total de las células muestreadas para esta región.



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 22,36 \pm 2,84 \mu$ Eje R' : $\bar{x} = 12,64 \pm 1,80 \mu$ Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,79 \pm 0,11 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

 $\bar{x} = 37.343 \pm 2.170 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 100

FRECUENCIA relativa = 14 %

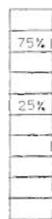
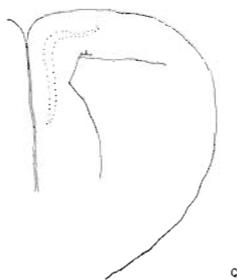
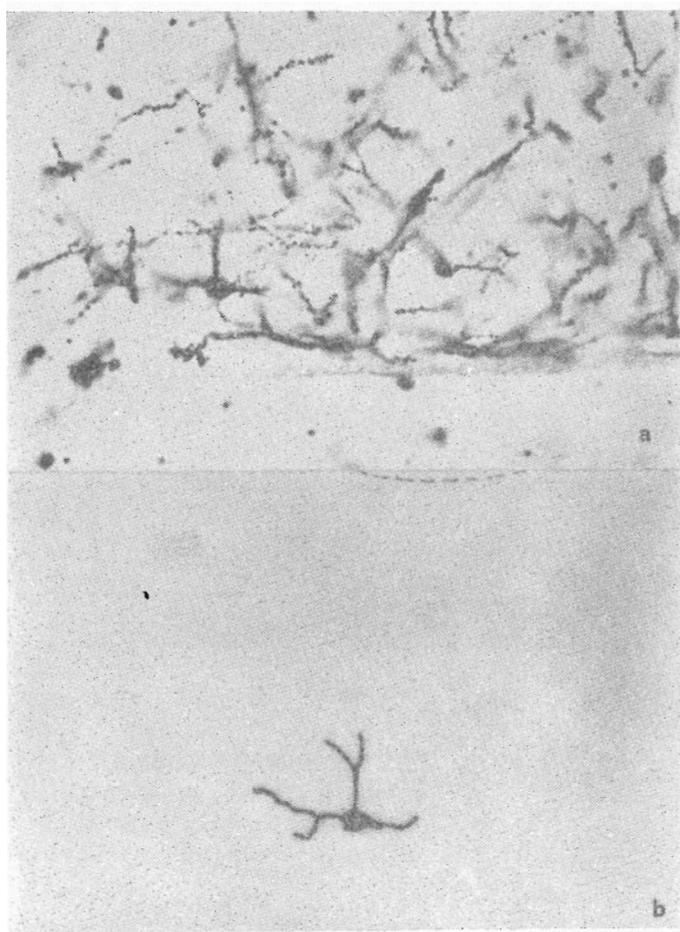
LÁMINA 23.—TIPO NEURONAL: m_2 -B.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. (Método Golgi-Hidrato de Cloral.)

b) Dibujo sobre plantilla de círculos concéntricos de la neurona fotografiada. Diámetro del círculo menor = 50 micras.

c) Esquema general de la localización de la neurona citada.

d) Frecuencia con la que se encuentra en los diferentes niveles.



d

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R: $\bar{x} = 9,20 \pm 0,75 \mu$

Eje R': $\bar{x} = 15,77 \pm 2,73 \mu$

Rel. R/R': $\bar{x} = 1,72 \pm 0,28 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{x} = 6,042 \pm 1,366 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

FRECUENCIA relativa = 8 %

LÁMINA 24.—TIPO NEURONAL: m_2 -C.

- Microfotografía de una célula característica de este tipo. (Método Golgi-Cox.)
- Dibujo representativo de la célula fotografiada.
- Esquema general de la localización de la neurona citada.
- Frecuencia con la que se encuentra en los diferentes niveles.

Características morfológicas y morfométricas de la corteza dorsal.—Tipología neuronal

La corteza dorsal o región D aparece ocupando la mayor parte de la división dorsal de la corteza. Tiene mayor superficie que la región M_2 y su estrato granular, aunque es muy semejante, presenta mayor densidad celular. Este estrato pierde su configuración típica hacia sus extremos, quedando sus células esparcidas y solapadas con la corteza dorso-medial por una parte y con la corteza lateral por la otra. El aspecto general que nos ofrece recuerda bastante al de la región M_2 , por presentar una gran homogeneidad de tipos neuronales a la vez que las neuronas que pueblan su estrato granular tienen una apariencia muy similar a las de las neuronas bipiramidales de la corteza dorso-medial.

En cuanto al estudio general de la distribución según las dimensiones de sus ejes somáticos, las neuronas de la corteza dorsal se distribuyen respecto al eje mayor con una media de $16,39 \pm 0,45$ micras, realmente baja, al igual que según el eje menor lo hacen con una media de $11,68 \pm 0,28$ micras, también menor a la media general.

Atendiendo a la distribución según los ejes somáticos mayores, un 40,5 por 100 de las neuronas se localizan por debajo de las $12,5 \mu$, un 56 por 100 están comprendidas entre $12,5$ y $22,5 \mu$ y sólo un 3,5 por 100 superan esta última cifra. Respecto a los ejes menores, el 66 por 100 está comprendido entre $7,5$ y $12,5$ micras, mientras que el 34 por 100 restante no llega a sobrepasar las $17,5 \mu$ (láminas 25 y 26).

En esta región, como en las anteriores, hay una mayor frecuencia de neuronas cuyo eje perpendicular somático (R) domina el horizontal (R'), ocurriendo esto en el 86 por 100 de los casos. Estas neuronas se distribuyen, según el índice de elongación, con una media de $1,47 \pm 0,05$, estando agrupadas en un 92 por 100 entre los índices 1 y 2, sobrepasando este último sólo en un 8 por 100 de los casos.

Para el caso en que domina el eje R' (un 14 por 100 de las neuronas de la región), el valor medio del índice de elongación del soma se distribuye con una media realmente baja, de $1,24 \pm 0,03$, no llegando a sobrepasarse el índice 1,5.

Para realizar el estudio de esta región hemos establecido, como en el caso de la región M_1 , tres subzonas de estudio, ocupando la primera la porción medial, la segunda la porción central o dorsal y la tercera la porción lateral.

Según su localización en los diferentes estratos, hemos definido los siguientes tipos celulares:

- Uno situado en la capa plexiforme externa.
- Uno situado en el estrato granular.
- Tres situados en el estrato plexiforme interno.

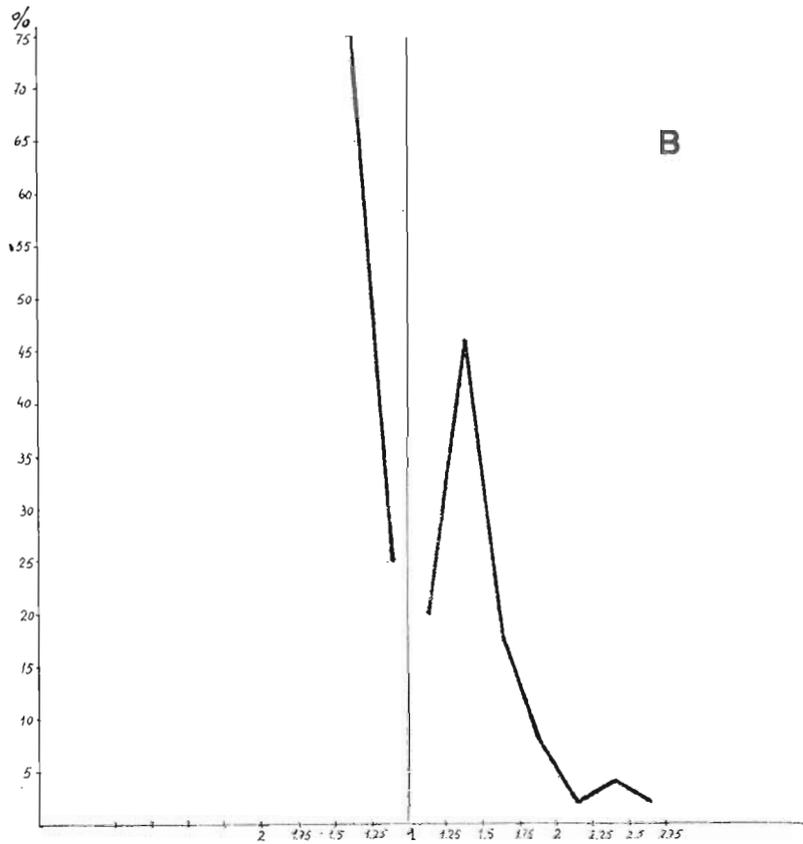
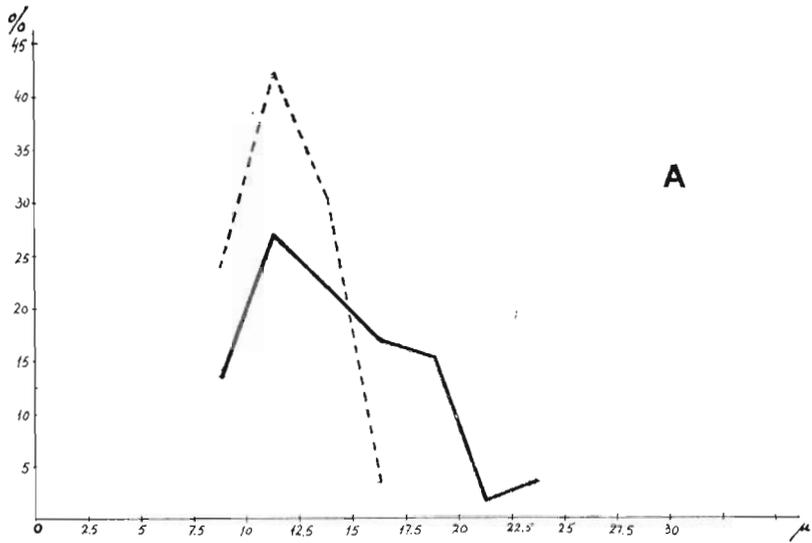


LÁMINA 25.

A) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región D, según los valores que toman sus cjes somáticos (en trazo continuo los mayores y en trazo discontinuo los menores).

B) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región D, según el índice de elongación somático (a la derecha cuando $R > R'$; a la izquierda cuando $R' > R$).

REGION: D

DIMENSIONES DEL SOMA NEURONAL

Núm.	Eje normal R (μ)	Eje horizontal R' (μ)	Relación R/R'
2	13,2	11,8	1,11
6	23,6	14,5	1,62
10	10,5	11,8	1,12
20	10,5	13,2	1,25
57	13,2	17,1	1,29
60	17,1	14,5	1,17
.....			
3	21,0	14,5	1,44
21	13,2	11,8	1,11
23	13,2	9,2	1,43
25	15,8	10,5	1,50
26	13,2	9,2	1,43
32	14,5	11,8	1,22
33	11,8	9,2	1,28
35	11,8	9,2	1,28
36	14,5	11,8	1,22
41	21,0	11,8	1,77
51	18,4	10,5	1,75
52	21,0	9,2	2,28
1	17,1	13,2	1,29
46	14,5	9,2	1,57
24	17,1	9,2	1,85
42	18,4	13,2	1,39
47	11,8	10,5	1,12
40	14,5	18,4	1,26
37	18,4	17,1	1,07
31	13,2	10,5	1,25
17	11,8	13,2	1,11
13	18,4	17,1	1,07
11	13,2	18,4	1,39
8	21,0	14,5	1,44
58	17,1	10,5	1,62
53	17,1	11,8	1,44
50	25,0	14,5	1,72
14	21,0	13,2	1,59
7	18,4	13,2	1,39
48	21,0	14,5	1,44
49	18,4	13,2	1,39
27	22,3	9,2	2,42
18	17,1	14,5	1,17
28	10,5	13,2	1,25
15	11,8	9,2	1,28
22	17,1	9,2	1,85
56	11,8	10,5	1,12
12	15,8	11,8	1,33
16	13,2	10,5	1,25
19	14,5	9,2	1,57
38	17,1	11,8	1,44
39	11,8	9,2	1,28
4	21,0	7,9	2,65
43	14,5	10,5	1,38
29	13,2	9,2	1,43

Núm.	Eje normal R (μ)	Eje horizontal R' (μ)	Relación R/R'
55	18,4	11,8	1,55
59	26,3	11,8	2,22
45	22,3	13,2	1,68
9	17,1	13,2	1,29
44	19,7	13,2	1,68
54	15,8	11,8	1,33
5	11,8	11,8	1,00
30	10,5	13,2	1,25

LÁMINA NÚM. 26

Tipo d-A

Está integrado por neuronas multipolares situadas más o menos profundamente en el estrato plexiforme externo, y localizadas en todos los niveles de estudio y en las subzonas 2 y 3. Son neuronas de soma redondeado algo fusiforme, cuyo eje mayor se dispone paralelamente al estrato granular subyacente. Sus dimensiones son relativamente pequeñas, teniendo un valor medio de $12,93 \pm 1,05 \times 16,00 \pm 1,77$ micras. El índice de elongación medio es de $1,26 \pm 0,08$, siendo uno de los valores más bajos encontrados para las neuronas de esta región.

Poseen dos o tres tallos dendríticos principales que surgen polarmente del soma, disponiéndose paralelamente al estrato granular. Después de un corto recorrido se ramifican con cierta profusión en una serie de ramas de corta longitud.

Las dimensiones medias de la superficie ocupada por la proyección de su árbol dendrítico es de unas 32.000 ± 10.400 micras², uno de los valores más bajos encontrados. En el cuadrado de estudio presentan un número medio de 10 dendritas y seis puntos de ramificación.

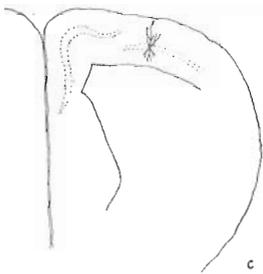
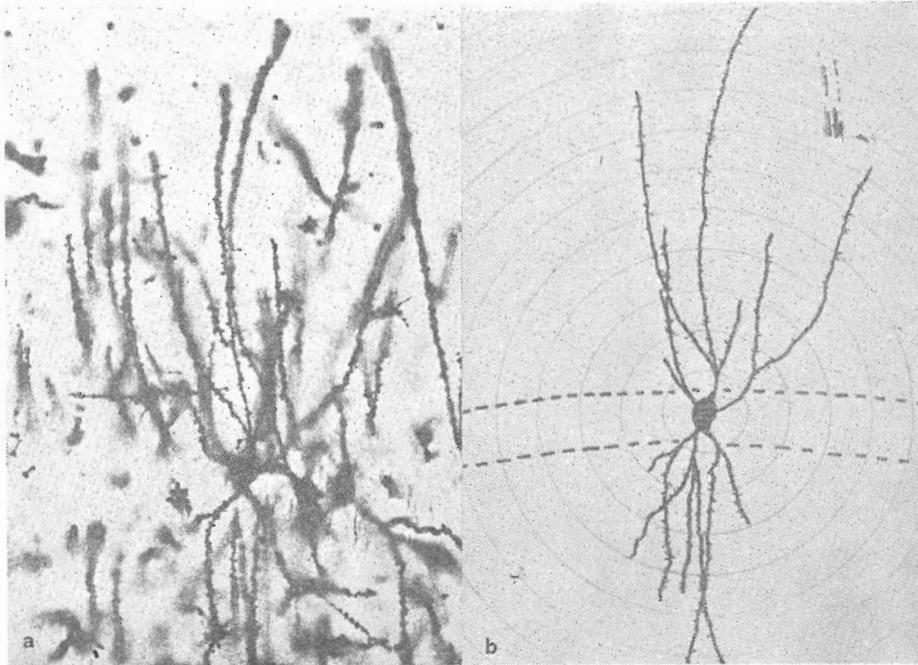
El número de espinas dendríticas que poseen es relativamente bajo, siendo de unas 150 por neurona.

Su axón parte basalmente del soma y sigue un curso profundo hacia los estratos inferiores.

Son neuronas poco numerosas, representando el 10 por 100 de la población muestreada.

Tipo d-B

Es el elemento característico de la corteza dorsal. Está situado en el estrato granular, encontrándose en todos los niveles y en las tres subzonas, excepto en las superposiciones medial y lateral, donde la capa granular pierde su estratificación.



				3%	
			5%	6%	3%
			8%	14%	3%
			11%	19%	3%
			5%	5%	3%
			3%	6%	

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 16,91 \pm 0,58 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 11,84 \pm 0,39 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,45 \pm 0,05 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada :

$\bar{x} = 53.410 \pm 4.670 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

Apicales : 475 Basales : 200

FRECUENCIA relativa = 61 %

LÁMINA 28.—TIPO NEURONAL: d-B.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. (Método Golgi-Cox.)

b) Dibujo sobre plantilla de círculos concéntricos de la neurona fotografiada. Diámetro del círculo menor = 50 micras.

c) Esquema general de la localización de la neurona citada.

d) Frecuencia con la que se encuentra en los diferentes niveles y subzonas de la corteza.

El soma de estas neuronas es de tipo bipiramidal, muy semejante al de las neuronas del tipo m_2 -A, aunque de talla menor. Las dimensiones medias de sus ejes somáticos son: $16,91 \pm 0,58 \times 11,84 \pm 0,39$ micras, presentando un índice de elongación medio de $1,45 \pm 0,05$, también inferior al encontrado para las neuronas bipiramidales del cortex dorso-medial.

La morfología del árbol dendrítico es la típica de las neuronas bipiramidales. Del soma parten apicalmente varios troncos dendríticos gruesos y largos, bastante ramificados, que llegan casi a los límites de la membrana glial limitante externa, mientras que basalmente poseen también varios troncos dendríticos, aunque de menor longitud que los apicales. Dado que el estrato granular de esta región se sitúa más profundamente que el de la región M_2 , las neuronas bipiramidales que lo habitan disponen de un espacio más amplio para desarrollarse en longitud. Sin embargo, tienen menor densidad dendrítica y su árbol dendrítico no es tan amplio como el de las neuronas bipiramidales de la región M_2 , siendo ésta una de las causas por las que el valor medio de la superficie proyectada de su arborización dendrítica (53.410 ± 4.679 micras²) es menor que el exhibido por las neuronas del tipo m_2 -A, aunque presentan ciertas coincidencias en los valores medios encontrados en el cuadrado de estudio y que para este tipo son de: 12 dendritas y siete puntos de ramificación. No obstante, hay ligeras variantes en la morfología de su árbol dendrítico según la subzona de localización del soma, siendo más corto el que nos ofrecen aquellas situadas en la subzona 3, aunque mantienen sus características fundamentales.

Al igual que sus homólogas del cortex dorso-medial, poseen un elevado número de espinas dendríticas, ostentando junto con ellas el máximo valor. En su caso hemos contado unas 675 espinas por neurona, de las que 475 se encuentran en la arborización apical.

El axón de estas neuronas surge del polo basal del soma, siguiendo un trayecto profundo para continuarse con el resto de las fibras corticales hacia el alveus. Pronto emiten una colateral que se dirige hacia los estratos próximos.

Son las neuronas más numerosas de la región, encontrándose en un 61 por 100 de los casos.

Tipo d-C

Neuronas situadas en la capa plexiforme interna, cercanas al estrato granular y localizadas a todos los niveles, principalmente en la subzona 1. Son neuronas bipolares, con el soma redondeado o algo fusiforme y de pequeña talla, teniendo sus ejes un valor medio de $14,77 \pm 0,97 \times 10,07 \pm 0,43$ micras. Estas neuronas se disponen per-

pendicularmente al estrato granular, dominando el eje somático perpendicular R sobre el R' y teniendo un índice de elongación medio de 1,49.

Poseen un árbol dendrítico bipolar de pequeñas dimensiones, siendo el valor medio de su superficie proyectada de 38.060 ± 5.900 micras², siendo más amplia la arborización apical que la basal. Del polo apical del soma parte un grueso tronco dendrítico que se ramifica muy pronto en varias ramas, de longitud similar, y que avanzan paralelamente hacia los estratos más superficiales, llegando a atravesar la capa granular. El plexo basal presenta menos ramificaciones, tendiendo las dendritas a diverger en sus porciones distales. En el cuadrado de estudio presentan un número medio de siete dendritas y cuatro puntos de ramificación.

Hemos encontrado un número medio de espinas dendríticas, 200 por neurona, la mayor parte de las cuales se sitúan en las dendritas apicales.

El axón de estas neuronas parte del polo basal del soma, dirigiéndose hacia la zona profunda de la corteza para continuarse con el resto de las fibras corticales.

Este tipo neuronal ha sido encontrado en el 15,5 por 100 de los casos.

Tipo d-D

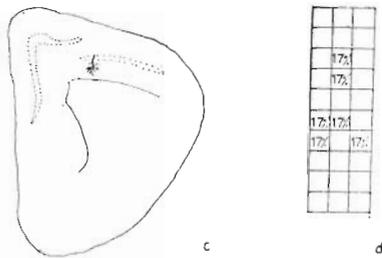
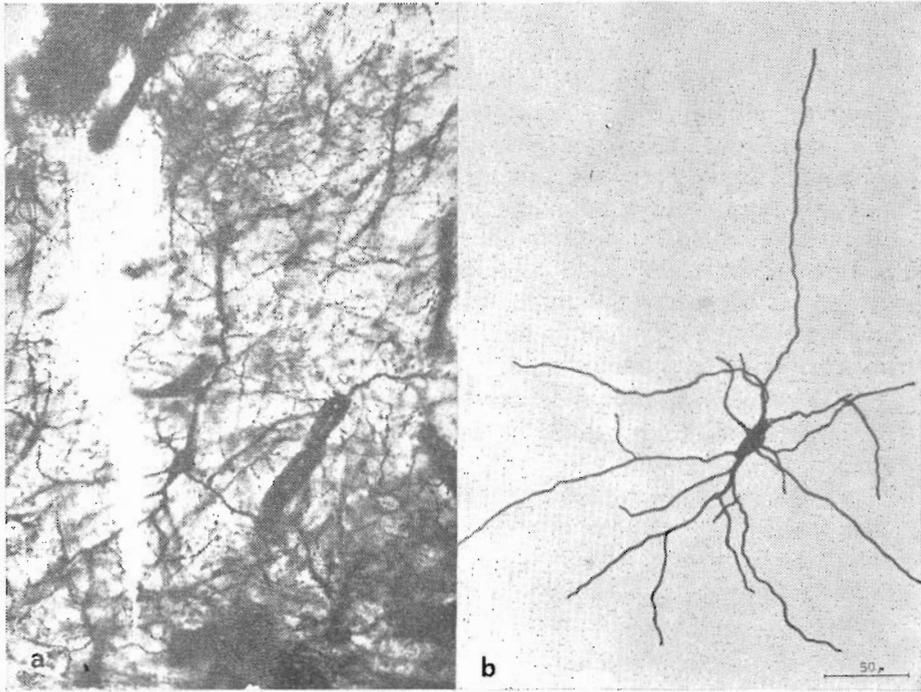
Neuronas de tipo multipolar, polimorfas, situadas en el estrato plexiforme interno. Aparecen en todos los niveles, predominando en las subzonas 2 y 3. Poseen un soma de aspecto poligonal cuyos ejes toman como valores medios: $19,93 \pm 1,57 \times 12,50 \pm 0,31$ micras, que son los máximos encontrados para las neuronas de la corteza dorsal. Domina el eje R sobre el R' y el valor medio de su índice de elongación es de $1,63 \pm 0,14$, es también el más alto de la región.

De su soma parten varios tallos dendríticos pobremente ramificados. Generalmente, uno de ellos tiene una orientación apical, llegando a atravesar el estrato granular. La superficie proyectada de su árbol dendrítico es también la mayor de las encontradas para esta región, tomando un valor medio de 100.450 ± 26.300 micras². En el cuadrado de estudio, toma los valores de 13 dendritas por siete puntos de ramificación.

Poseen una cantidad media de espinas dendríticas que oscila alrededor de las 275 por neurona.

Su axón parte lateralmente, dirigiéndose hacia los estratos próximos donde pronto se extingue.

Aunque más llamativas que las del tipo anterior, se encuentran



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 19,93 \pm 1,57 \mu$ Eje R' : $\bar{x} = 12,50 \pm 0,31 \mu$ Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,63 \pm 0,14 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

 $\bar{x} = 100.450 \pm 26.300 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 275

FRECUENCIA relativa = 10 %

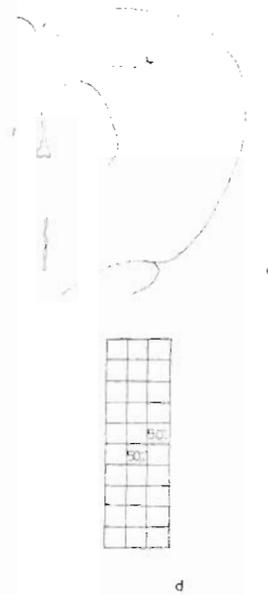
LÁMINA 30.—TIPO NEURONAL: d-D.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. (Método Golgi-Rápido.)

b) Dibujo representativo de la neurona fotografiada.

c) Esquema general de la localización de la neurona citada.

d) Frecuencia con la que se encuentra en los niveles y subzonas.



DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 11,15 \pm 0,65 \mu$ Eje R' : $\bar{x} = 12,50 \pm 0,70 \mu$ Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,13 \pm 0,13 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

 $\bar{x} = 22.200 \pm 300 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS

FRECUENCIA relativa = 3,5 %

LÁMINA 31.—TIPO NEURONAL: d-E.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. (Método Colgi-hidrato de cloral.)

b) Dibujo representativo de la neurona fotografiada.

c) Esquema general de la localización de la neurona fotografiada.

d) Frecuencia con la que se encuentra en los diferentes niveles y subzonas de la corteza.

menos representadas, suponiendo el 10 por 100 de las neuronas muestreadas para esta región.

Tipo d-E

Pequeñas células de aspecto bipolar situadas en las zonas más profundas del estrato plexiforme interno, en la vecindad del epitelio endimario, habiéndose localizado principalmente en los niveles medios del telencéfalo.

Presentan un soma redondeado, de pequeñas dimensiones, siendo el valor medio de sus ejes: $11,15 \pm 0,65 \times 12,50 \pm 0,70$ micras, con su eje mayor dispuesto horizontalmente y paralelo al epéndimo. Su índice medio de elongación es muy bajo, $1,13 \pm 0,13$.

Del soma y opuestamente parten dos pequeños tallos que avanzan paralelamente al epéndimo y que en sus extremos divergen hacia los estratos superiores. Son de corta longitud y pobres en ramificaciones, recordándonos por su aspecto a las células del tipo m_2-C . Como era de esperar, su árbol dendrítico es de pequeñas dimensiones, tomando su superficie de proyección un valor medio de 22.200 ± 300 micras². En el cuadrado de estudio toma los valores medios más bajos de la región, con seis dendritas y tres puntos de ramificación.

Como en las células del tipo m_2-C , no nos ha sido posible detectar espinas dendríticas ni tampoco si poseen axón.

Son células que están muy poco representadas dentro de la región, encontrándose sólo en el 3,5 por 100 de los casos.

Características morfológicas y morfométricas de la corteza lateral.—Tipología neuronal

La corteza lateral es el área de más pronta aparición en los niveles telencefálicos, al tiempo que no llega a alcanzar los niveles más posteriores. Se encuentra ocupando la porción lateral superior de los hemisferios, pudiendo apreciarse cómo su extremo dorsal solapa al cortex dorsal mientras que su porción lateral se sitúa en la vecindad de los núcleos del estriado. Su estrato granular no se presenta claramente definido y sus células no muestran el empaquetamiento exhibido en las otras regiones corticales. El estrato plexiforme interno es de difícil localización y delimitación, máxime cuando no existe el límite endimario, como sucedía en las áreas ya estudiadas. Para su análisis hemos subdividido la región en dos zonas, una dorsal y otra lateral, encontrándose las neuronas de esta última zona más esparcidas que en la dorsal.

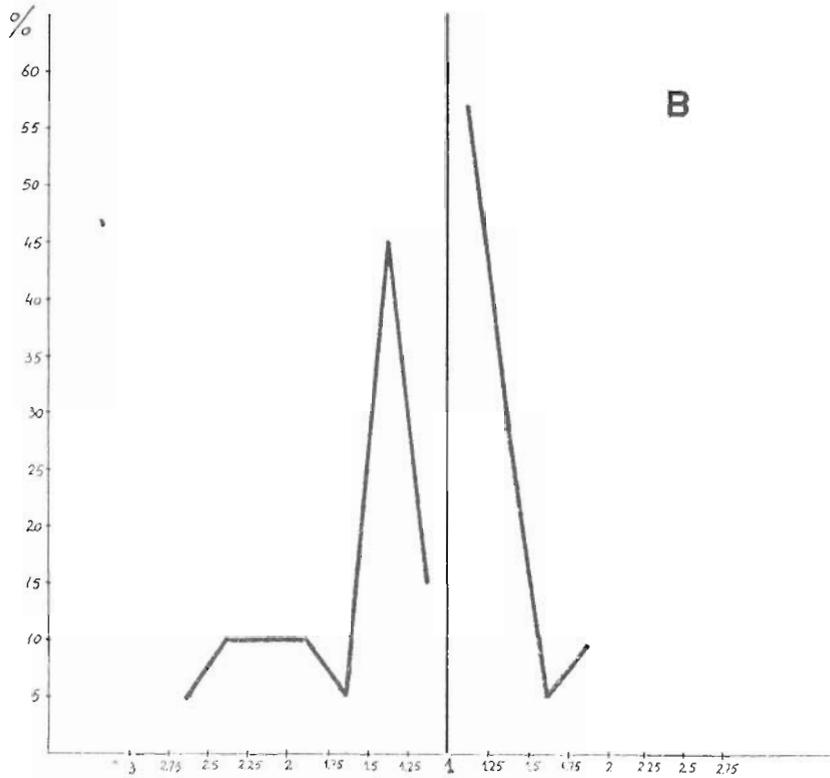
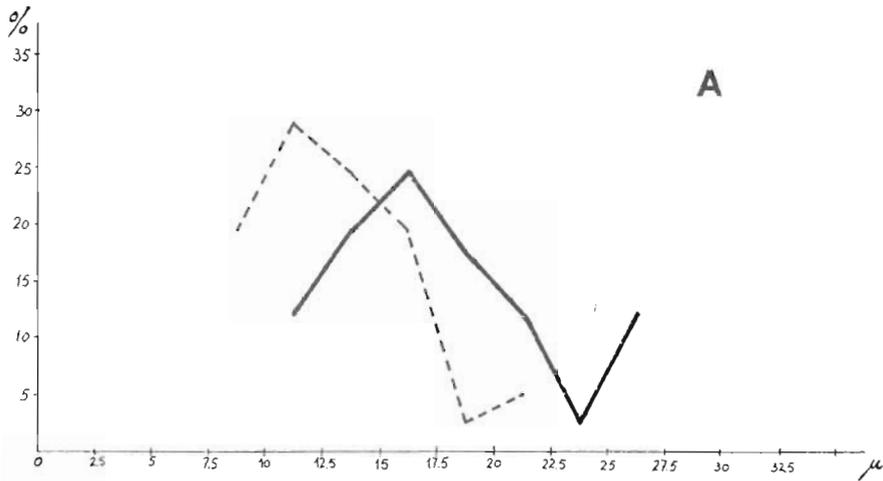


LÁMINA 32.

A) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región L, según los valores que toman sus ejes somáticos (en trazo continuo, los mayores, y en trazo discontinuo, los menores).

B) Polígonos de distribución de frecuencias relativas para todas las neuronas de la región L, según el índice de elongación somático (a la derecha, cuando $R > R'$; a la izquierda, cuando $R' > R$).

REGION: L

DIMENSIONES DEL SOMA NEURONAL

Número	Eje normal R (μ)	Eje horizontal R' (μ)	Relación R/R'
21	10,5	19,7	. 1,87
4	15,8	25,0	. 1,58
25	11,8	21,0	. 1,77
26	15,8	22,3	. 1,41
28	21,0	25,0	. 1,19
6	9,2	19,7	. 2,14
.....			
31	17,1	11,8	1,44
34	17,1	13,2	1,29
11	13,2	11,8	1,11
18	18,4	17,1	1,07
19	13,2	17,1	1,29
9	14,5	7,9	1,83
1	14,5	7,9	1,83
2	19,7	25,0	. 1,26
3	19,7	17,1	1,15
.....			
32	23,6	17,1	1,38
33	15,8	14,5	1,08
29	15,8	13,2	1,19
20	21,0	15,8	1,32
39	14,5	19,7	. 1,35
40	21,0	13,2	1,59
8	13,2	9,2	1,43
17	13,2	10,5	1,25
14	14,5	17,1	. 1,17
12	9,2	21,0	. 2,28
10	10,5	15,8	. 1,50
24	13,2	17,1	. 1,29
23	15,8	13,2	1,19
27	11,8	26,3	. 2,22
36	13,2	18,4	1,39
.....			
41	11,8	10,5	1,12
22	10,5	13,2	. 1,25
5	25,0	21,0	1,19
35	11,8	17,1	. 1,44
7	18,4	15,8	1,16
.....			
30	15,8	14,5	1,08
37	9,2	10,5	. 1,14
38	9,2	11,8	. 1,28
15	9,2	13,2	. 1,43
16	11,8	10,5	1,12
13	11,8	10,5	1,12

LÁMINA NÚM. 33

El aspecto general de la corteza lateral llama la atención por su notable diferencia con la de las otras áreas corticales, debido a que la mayor parte de su población está formada por neuronas de tipo estrellado. No obstante, en los primeros niveles destacan células bi-

polares de gran longitud que se disponen paralelamente a la superficie de los hemisferios. Es, después de la región M_1 , la que mayor heterogeneidad de formas neuronales presenta.

En general, sus neuronas poseen un soma redondeado, con un índice de elongación medio que toma valores bajos tanto en el caso de dominancia del eje perpendicular (R) como en el caso de dominancia del eje horizontal (R'), siendo sus valores medios respectivos: $1,28 \pm 0,5$ y $1,51 \pm 0,08$. Llama la atención el elevado porcentaje de neuronas que presentan dominancia del eje R' (el 49 por 100).

Respecto a las dimensiones de sus ejes, éstos toman un valor medio de $17,67 \pm 0,67 \times 12,93 \pm 0,53 \mu$. En general, y según las dimensiones del eje mayor, el 73,5 por 100 de las neuronas se distribuyen entre 12,5 y 22,5 μ , mientras que el resto lo hace en un 12 por 100 entre 10 y 12,5 μ y el 14,5 por 100 entre 22,5 y 27,5 μ . Para los ejes menores, todas se encuentran comprendidas entre 7,5 y 22,5 μ , de forma casi homogénea, existiendo un 48,5 por 100 que lo hace entre 7,5 y 12,5 μ y un 51,5 por 100 que lo hace entre 12,5 y 22,5 μ (láminas 32 y 33).

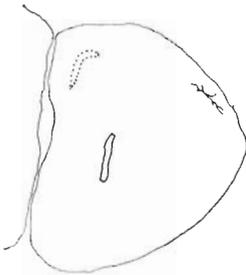
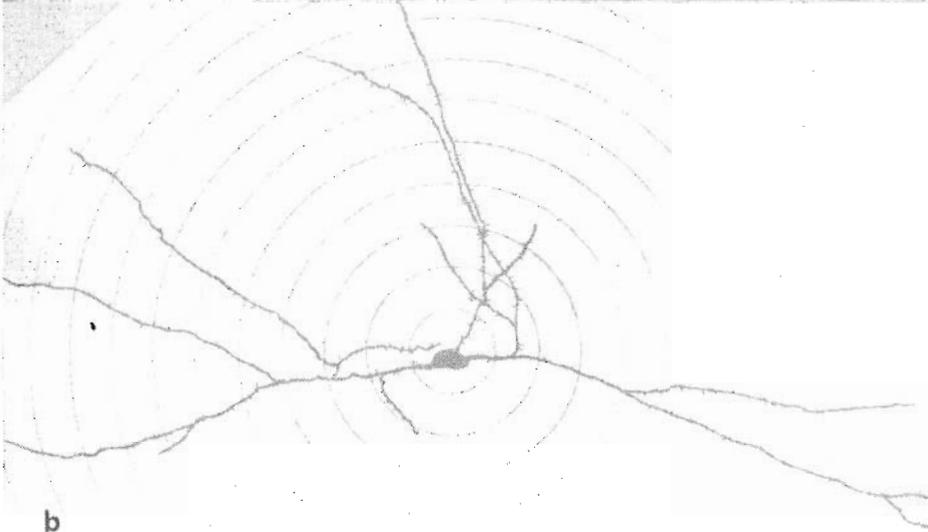
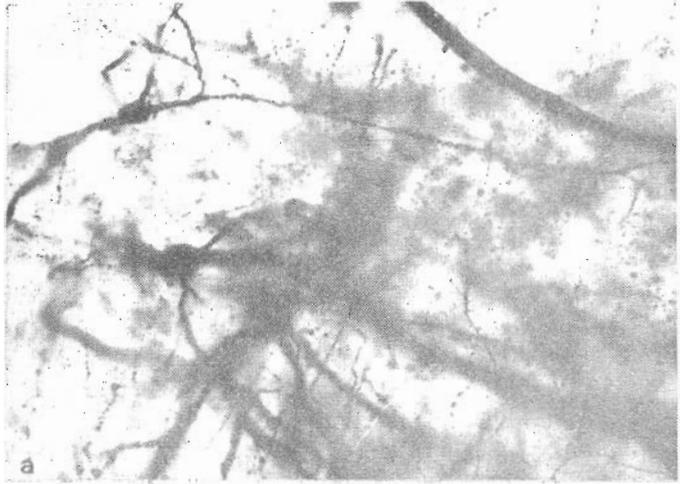
Dadas las características estructurales de esta área y la poca definición que muestran sus estratos, unido a la ya de por sí dificultosa determinación en los preparados de Golgi, hemos prescindido en general de definir los tipos celulares de esta región según el estrato en que habiten, haciendo hincapié en su localización por niveles y subzonas.

Los axones de las neuronas del Cortex lateral tienden a dirigirse lateralmente hacia las zonas más internas en unos casos, mientras que en otros los axones se dirigen hacia las zonas dorsales.

Tipo 1-A

Neuronas situadas en las capas más superficiales de la región, distribuyéndose en los niveles anteriores y, sobre todo, en la subzona dorsal. El soma es fusiforme, de dimensiones relativamente grandes, con un valor medio de sus ejes de $14,02 \pm 1,79 \times 22,12 \pm 0,99$ micras, estando su eje mayor dispuesto paralelamente a la superficie. Su índice de elongación medio es de $1,66 \pm 0,14$.

De los extremos del soma y opuestamente parten sendos troncos dendríticos gruesos que se ramifican muy pronto y que alcanzan una gran longitud. En ocasiones presentan un tallo que parte de la zona basal del soma y que, después de seguir un curso profundo, se torna horizontal, discurriendo paralelamente a las otras ramas. Poseen cortas ramificaciones en pequeño número en zonas bastante alejadas del soma. La superficie media ocupada por la proyección de su árbol dendrítico es la mayor observada para las neuronas de esta región, sien-



33%	
33% + 17%	
17%	

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 14,02 \pm 1,79 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 22,12 \pm 0,99 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,66 \pm 0,14 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada :

$\bar{x} = 124.080 \pm 38.620 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 200

FRECUENCIA relativa = 14,5 %

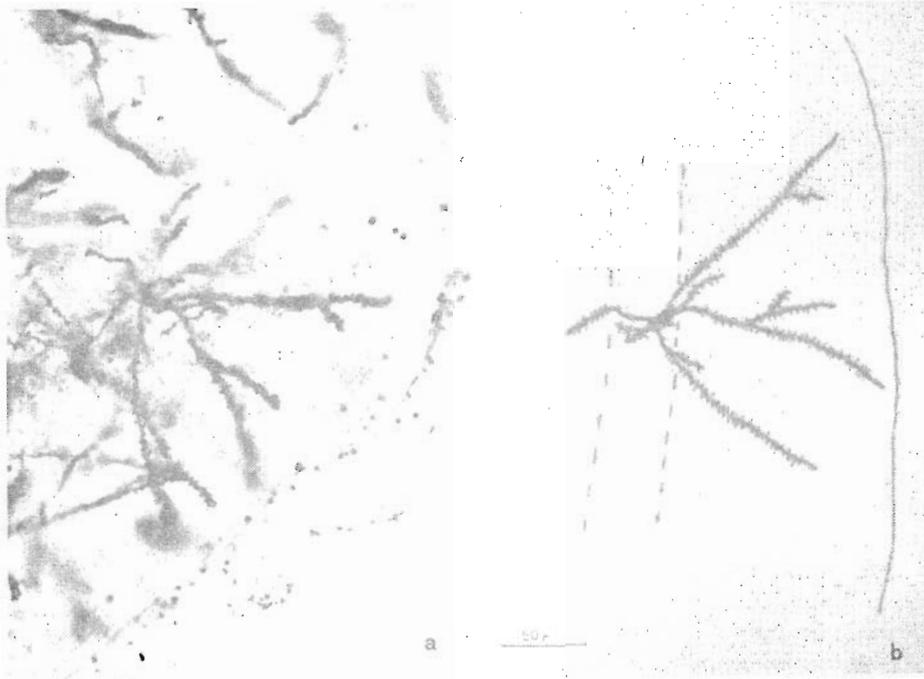
LÁMINA 34.—TIPO NEURONAL: I-A.

a) Micrografía a medianos aumentos de dos neuronas de este tipo neuronal, en la que se aprecia su característica forma bipolar (Golgi-Rápido).

b) Esquema sobre plantilla de círculos concéntricos de la neurona que figura en la parte superior de la microfotografía a). (El círculo interior más pequeño tiene un diámetro de 50μ .)

c) Esquema panorámico del hemisferio telencefálico, donde se localiza la neurona citada.

d) Frecuencia de localización de este tipo neuronal en los distintos niveles y subzonas de estudio.



			22%
44%			
11%			
11%	11%		

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 16,81 \pm 0,77 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 13,30 \pm 1,36 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,36 \pm 0,10 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{x} = 40.370 \pm 10.190 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 250

FRECUENCIA relativa = 22 %

LÁMINA 35.—TIPO NEURONAL: 1-B.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. (Método Golgi-Cox.)

b) Dibujo representativo de la zona neuronal fotografiada.

c) Esquema general de la localización de la neurona citada.

d) Frecuencia con la que se encuentra en los diferentes niveles y subzonas de la corteza.

do de 124.080 ± 38.620 micras². En el cuadrado de estudio presentan, sin embargo, los valores más bajos de la región, con siete ramas y tres puntos de bifurcación.

Poseen un número de espinas que, si bien no es pequeño, contrasta con los altos valores alcanzados por algunas de las neuronas de esta región, siendo de unas 200 espinas por neurona.

El axón parte de uno de los polos y se dirige lateralmente hacia los estratos profundos de la corteza.

Estas neuronas representan el 14,5 por 100 de las neuronas del cortex lateral.

Tipo 1-B

Neuronas de aspecto multipolar localizadas en los niveles medios y posteriores de toda área. Presenta un soma poligonal de talla media, siendo las dimensiones de sus ejes de $16,81 \pm 0,67 \times 13,30 \pm 1,36 \mu$. El índice medio de elongación del soma es de $1,36 \pm 0,10$, existiendo una moderada dominancia del eje vertical sobre el horizontal.

Su árbol dendrítico, de dimensiones no muy grandes, presenta una superficie de proyección media de 40.370 ± 10.190 micras², y aunque de aspecto algo bipiramidal, difiere de los descritos para el cortex dorso-medial y dorsal.

De la parte apical del soma parten dos o tres troncos dendríticos largos con frecuentes ramificaciones proximales. De los laterales del soma pueden surgir unos tallos dendríticos que inmediatamente se orientan hacia la superficie discurriendo paralelamente a los tallos apicales y conformando el plexo apical. Basalmente parten varios tallos dendríticos de menor longitud y en número también menor que los apicales. En el cuadro de estudio observamos unos valores medios de 11 ramas y seis puntos de bifurcación.

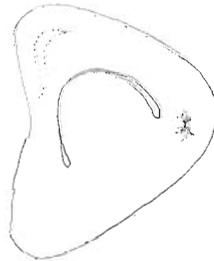
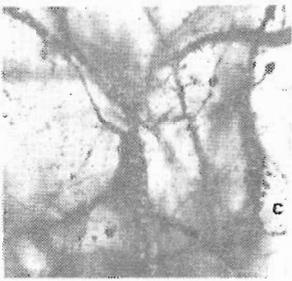
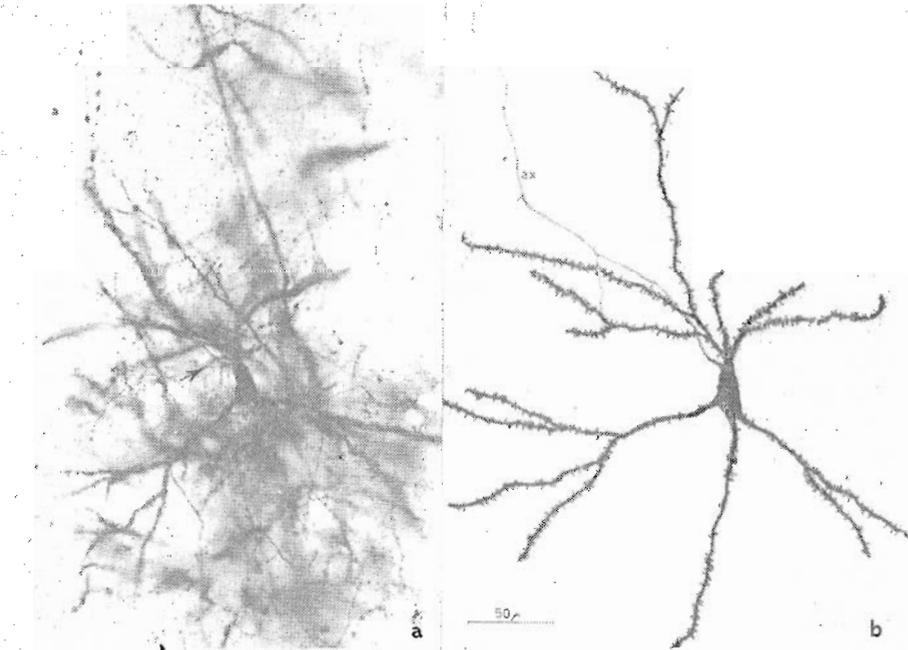
Las dendríticas de estas neuronas son gruesas y presentan un discreto número de espinas que llega a ser de unas 250 por neurona.

El axón surge basalmente siguiendo un curso lateral profundo y emitiendo una colateral que se dirige hacia la zona dorsal de los hemisferios.

Representan el 22 por 100 del total de las neuronas muestreadas para esta región.

Tipo 1-C

Neuronas de aspecto multipolar, localizadas uniformemente por toda la corteza lateral. Tienen un soma oval, cuyas dimensiones medias, según sus ejes, son: $18,32 \pm 0,97 \times 14,29 \pm 0,95 \mu$ y con un índi-



70-83
210-230
10-180
70-83

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 18,32 \pm 0,97 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 14,29 \pm 0,95 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,44 \pm 0,09 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada :

$\bar{x} = 72.570 \pm 6.960 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 550

FRECUENCIA relativa = 37 %

LÁMINA 36.—TIPO NEURONAL: 1-C.

a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. (Método Golgi-Rápido.)

b) Dibujo representativo de la neurona fotografiada.

c) Detalle del soma y cono axónico de dicha neurona.

d) Esquema general de la localización de la neurona citada.

ce de alargamiento medio de $1,44 \pm 0,99$, con dominancia del eje vertical (R).

De las zonas laterales del soma parten varios troncos dendríticos igualmente desarrollados, que son gruesos y presentan ramificaciones frecuentes, cortas y próximas al soma. El árbol dendrítico tiene, por tanto, una tendencia hacia la horizontalidad, sin que por ello podamos considerarlas como bipolares. Este ocupa una superficie proyectada media de 72.570 ± 6.960 micras², que lo coloca dentro de un término intermedio en relación con el observado para las neuronas de esta región. En el cuadrado de estudio presentan un número medio de 12 dendritas y siete puntos de ramificación.

Las dendritas presentan numerosas espinas, que se distribuyen uniformemente en ellas, alcanzando un valor de 550 por neurona.

El axón de estas células surge basalmente y toma rápidamente un curso ascendente hacia las regiones dorsales de la corteza.

Son las neuronas más frecuentes del cortex lateral, encontrándose en un 37 por 100 de los casos.

Tipo 1-D

Neuronas típicamente estrelladas, localizadas en todos los niveles y principalmente en la subzona lateral. Su soma es redondeado, de dimensiones media, siendo el valor medio de sus ejes de $17,10 \pm 2,32 \times 13,92 \pm 2,02$ μ . Presentan un índice de alargamiento somático pequeño: $1,23 \pm 0,13$, existiendo dominancia del eje vertical sobre el horizontal.

Del soma y en todas direcciones surgen numerosos troncos dendríticos con ramificaciones proximales largas y frecuentes y con escasas ramas distales. Las dendritas son gruesas y se encuentran erizadas de espinas, unas 600 por neurona, ostentando el máximo valor dentro de la corteza lateral.

Su árbol dendrítico es de grandes dimensiones, teniendo la superficie proyectada un valor medio de 108.080 ± 11.940 micras². En el cuadro de estudio presentan los valores más altos encontrados para todas las neuronas corticales, siendo de 15 dendritas y ocho puntos de bifurcación.

El axón surge de la parte basal del soma y, como en las neuronas del tipo anterior, sigue un curso ascendente.

Representan el 12 por 100 de las neuronas del cortex lateral.

Tipo 1-E

Pequeñas neuronas localizadas en los niveles medios y posteriores, principalmente en la subzona lateral.

El soma es redondeado, de pequeñas dimensiones, siendo el valor medio de sus ejes $10,52 \pm 0,84 \times 12,48 \pm 0,75$ micras, con dominancia del eje horizontal (R') sobre el vertical, aunque no muy pronunciada, siendo el valor medio del índice de elongación de $1,20 \pm 0,05$.

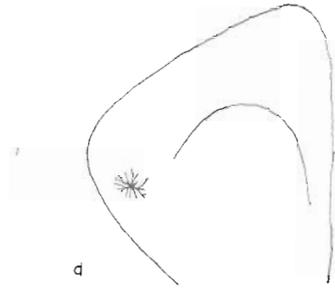
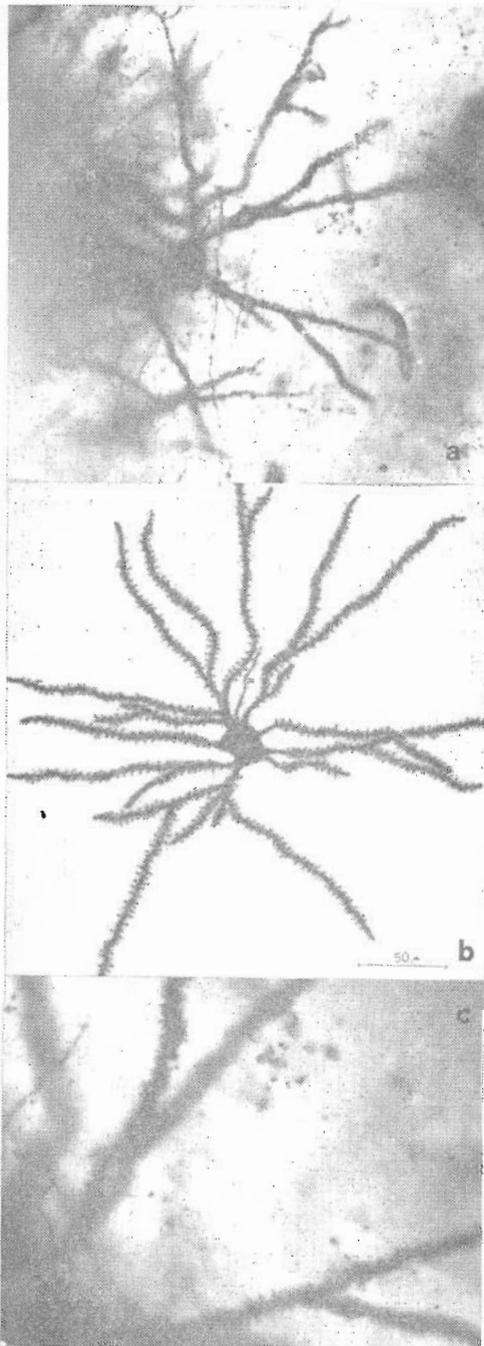
Su árbol dendrítico, de corta talla, es de aspecto estrellado, estando formado por varias dendritas delgadas y cortas que irradian del soma y que presentan ramificaciones frecuentes y muy cortas.

Las dimensiones medias de la superficie proyectada de su árbol dendrítico es de 26.130 ± 1.670 micras², presentando en el cuadrado de estudio un número medio de 11 dendritas y seis puntos de ramificación.

Son las neuronas que menor número de espinas dendríticas poseen, llegando a alcanzar escasamente las 100 espinas por neurona.

El axón de estas neuronas, como en el caso de los tipos I-A y I-B, se dirige hacia los estratos profundos del área.

Son neuronas que se encuentran en relación con las estrelladas del tipo I-D, encontrándose en un 14,5 por 100 de los casos.



40%
20%
20%
20%

6

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 17,10 \pm 2,32 \mu$
 Eje R' : $\bar{x} = 13,92 \pm 2,02 \mu$
 Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,23 \pm 0,06 \mu$

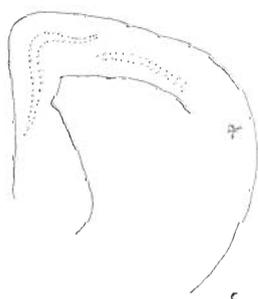
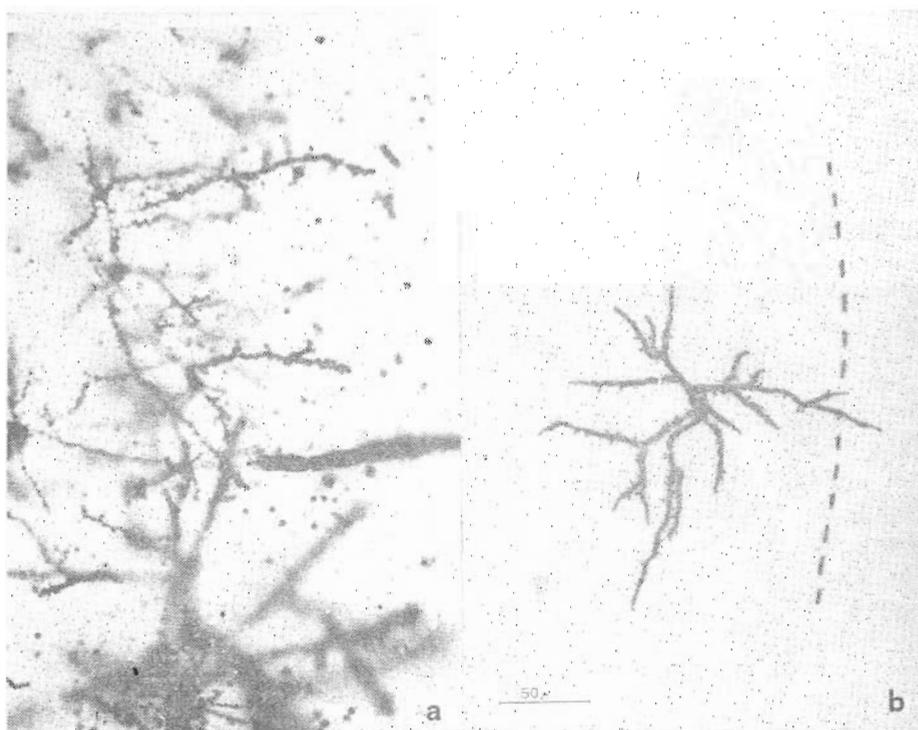
ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:
 $\bar{x} = 103.080 \pm 11.940 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 600
FRECUENCIA relativa = 12 %

LÁMINA 37.—TIPO NEURONAL I-D.

- a) Microfotografía a mediano aumento de una característica célula de este tipo, en la que se puede apreciar su clara morfología estrellada. (Método Golgi-Rápido.)
- b) Dibujo realizado con cámara clara de la neurona fotografiada, donde se observa con más nitidez su peculiar morfología.
- c) Microfotografía a grandes aumentos de varias dendritas de la neurona estudiada, donde se pone de relieve el elevado número de espinas dendríticas que posee.
- d) Esquema general de un hemisferio, donde se localiza la neurona estudiada.
- e) Relación de las frecuencias con que se han localizado estas neuronas en los diferentes niveles y subzonas de estudio.



17%	
43%	
50%	

DIMENSIONES DEL SOMA

Eje R : $\bar{x} = 10,52 \pm 0,84 \mu$

Eje R' : $\bar{x} = 12,48 \pm 0,75 \mu$

Rel. R/R' : $\bar{x} = 1,20 \pm 0,05 \mu$

ARBOL DENDRITICO

Superficie proyectada:

$\bar{x} = 26.130 \pm 1.670 \mu^2$

ESPINAS DENDRITICAS: 100

FRECUENCIA relativa =

LÁMINA 38.—TIPO NEURONAL: 1-E.

- a) Microfotografía de una neurona característica de este tipo celular. (Método Golgi-Cox.)
- b) Dibujo representativo de la neurona fotografiada.
- c) Esquema general de la localización de la neurona citada.
- d) Frecuencia con la que se encuentra en los niveles y subzonas.

RESUMEN DE LOS DATOS CUANTITATIVOS

DIMENSIONES DEL SOMA NEURONAL

DISTRIBUCIÓN SEGÚN DIMENSIONES DEL EJE MAYOR (%)

	μ										
	7,50 10,00	10,00 12,50	12,50 15,00	15,00 17,50	17,50 20,00	20,00 22,50	22,50 25,00	25,00 27,5	27,50 30,00	30,00 32,50	32,50 35,00
M_1	1,25	2,50	13,50	17,00	18,00	16,00	11,00	11,00	3,50	5,00	1,25
M_2	—	2,50	5,50	5,50	16,25	24,00	5,50	16,25	19,00	5,50	—
D	13,50	27,00	22,00	17,00	15,25	1,75	3,50	—	—	—	—
L	—	12,00	19,50	24,50	17,50	12,00	2,50	12,00	—	—	—

DISTRIBUCIÓN SEGÚN DIMENSIONES DEL EJE MENOR (%)

	μ							
	7,50 10,00	10,00 12,50	12,50 15,00	15,00 17,50	17,50 20,00	20,00 22,50	22,50 25,00	25,00
M_1	20,75	47,50	19,50	7,25	2,50	1,25	1,25	—
M_2	13,50	24,00	38,00	19,00	5,50	—	—	—
D	23,75	42,25	30,50	3,50	—	—	—	—
L	19,50	29,00	24,50	19,50	2,50	5,00	—	—

LÁMINA NÚM. 39

DIMENSIONES DEL SOMA NEURONAL

DISTRIBUCIÓN SEGÚN LA RELACIÓN $\frac{\text{Eje paralelo al estrato} = R'}{\text{Eje normal al estrato} = R'}$

DISTRIBUCIÓN CUANDO R ES MAYOR QUE R' (%)

	1,00 1,25	1,25 1,50	1,50 1,75	1,75 2,00	2,00 2,25	2,25 2,50	2,50 2,75	2,75 3,00	3,00 3,25	3,25 3,50
	M_1	13,50	18,25	18,25	18,25	18,25	3,00	4,50	3,00	1,50
M_2	6,00	15,25	36,50	21,25	9,00	12,00	—	—	—	—
D	20,00	46,00	18,00	8,00	2,00	4,00	2,00	—	—	—
L	57,00	28,50	5,00	9,50	—	—	—	—	—	—

DISTRIBUCIÓN CUANDO R ES MENOR QUE R'

	1,00 1,25	1,25 1,50	1,50 1,75	1,75 2,00	2,00 2,25	2,25 2,50	2,50 2,75
M ₁	31,25	12,50	31,25	18,75	6,25	—	—
M ₂	—	50,00	25,00	—	—	25,00	—
D	25,00	75,00	—	—	—	—	—
L	15,00	45,00	5,00	10,00	10,00	10,00	5,00

LÁMINA NÚM. 40

TIPOS NEURONALES: CARACTERÍSTICAS MORFOMETRICAS DEL SOMA

REGION	Tipo	Ejes mayores (μ)			Ejes menores (μ)		
		\bar{x}	Sx	\bar{Sx}	\bar{x}	Sx	\bar{Sx}
M ₁	M ₁ -A	16,22	3,86	1,57	10,97	2,33	0,95
	B	16,63	2,42	0,73	13,15	2,45	0,74
	C	20,38	6,09	3,05	9,85	1,30	0,65
	D	16,84	4,33	1,08	10,27	1,88	0,47
	D'	24,21	0,90	0,19	11,19	1,74	0,37
	E	20,93	4,88	1,26	12,89	2,70	0,70
	F	26,95	2,76	1,95	13,85	0,92	0,65
	G	34,10	—	—	22,30	—	—
	H	21,00	—	—	10,50	—	—
I	24,60	2,00	1,00	18,40	3,83	1,91	
M ₂	M ₂ -A	23,42	4,11	0,76	13,80	2,35	0,44
	B	22,36	6,35	2,84	12,64	4,02	1,80
	C	15,77	4,73	2,73	9,20	1,30	0,75
D	D-A	16,00	4,32	1,77	12,93	2,57	1,05
	B	16,91	3,46	0,58	11,84	2,35	0,39
	C	14,77	2,92	0,97	10,07	1,30	0,43
	D	19,93	3,84	1,57	12,50	0,77	0,31
	E	12,50	0,99	0,70	11,15	0,92	0,65
L	L-A	22,12	2,43	0,99	14,02	4,37	1,79
	B	16,81	2,32	0,77	13,30	4,07	1,36
	C	18,32	3,74	0,97	14,29	3,68	0,95
	D	17,10	5,18	2,32	13,92	4,52	2,02
	E	12,48	1,84	0,75	10,52	2,05	0,84

LÁMINA NÚM. 41

TIPOS NEURONALES: INDICE R/R' DE ALARGAMIENTO DEL SOMA

REGIÓN M₁:

Tipo	\bar{x} (μ)	Sx	\bar{Sx}	Polar
M ₁ -A	1,48	0,27	0,11	—
B	1,27	0,16	0,05	+
C	2,13	0,80	0,40	+
D	1,64	0,37	0,09	+
D'	2,13	0,51	0,11	+
E	1,62	0,23	0,06	+
F	1,94	0,07	0,05	—
G	1,52	—	—	—
H	2,00	—	—	—
I	1,36	0,20	0,10	+

REGIÓN M₂:

M ₂ A	1,72	0,35	0,07	+
B	1,79	0,24	0,11	+
C	1,72	0,49	0,28	—

REGIÓN D:

D-A	1,26	0,19	0,08	—
B	1,45	0,31	0,05	+
C	1,49	0,45	0,15	+
D	1,63	0,34	0,14	+
E	1,13	0,18	0,13	—

REGIÓN L:

L-A	1,66	0,34	0,14	—
B	1,36	0,29	0,10	+
C	1,44	0,35	0,09	+
D	1,23	0,13	0,06	+
E	1,20	0,13	0,05	—

SUPERFICIE MEDIA DE LA PROYECCION DE LOS ARBOLES DENDRITICOS

REGIÓN M₁:

A.	53.250 ± 10.550	micras ²
B.	59.730 ± 13.170	"
C.	32.850 ± 5.380	"
D.	20.830 ± 2.620	"
D'	53.130 ± 4.470	"
E.	63.750 ± 9.660	"
F.	82.500	"
G.	281.250	"
H.	71.300	"
I.	150.000 ± 26.270	"

REGIÓN M₂:

A.	72.169 ± 7.846	micras ²
B.	37.343 ± 2.170	"
C.	6.042 ± 1.366	"

REGIÓN D:

A.	32.000 ± 10.400	micras ²
B.	53.410 ± 4.670	"
C.	38.060 ± 5.900	"
D.	100.450 ± 26.300	"
E.	22.200 ± 300	"

REGIÓN L:

A.	124.080 ± 38.620	micras ²
B.	40.370 ± 10.190	"
C.	72.570 ± 6.960	"
D.	108.080 ± 11.940	"
E.	26.130 ± 1.670	"

REGION	Tipo	Número de ramas dendríticas			Número puntos de ramificación		
		\bar{x}	Sx	Sx	\bar{x}	Sx	Sx
M ₁	m ₁ -A	7	2,12	0,95	3	1,22	0,54
	B	9	2,50	0,79	4	1,80	0,57
	C	10	1,58	0,91	6	0,70	0,40
	D	8	2,19	0,56	4	1,76	0,45
	D'	9	2,61	0,57	5	2,13	0,46
	E	6	2,23	0,59	3	1,36	0,36
	F	9	1,00	1,00	5	0,70	0,70
	G	6	—	—	3	—	—
	H	4	—	—	2	—	—
I	7	0,70	0,40	3	0,70	0,40	
M ₂	m ₂ -A	14	3,83	0,73	7	2,77	0,53
	B	10	2,64	1,52	5	2,54	1,47
	C	6	0,57	0,33	2	—	—
D	d-A	10	3,29	1,34	6	3,08	1,26
	B	12	3,06	0,55	7	2,72	0,49
	C	7	1,69	0,60	4	2,10	0,74
	D	13	2,23	1,11	7	2,93	1,46
	E	6	1,00	1,00	3	0,70	0,70
L	l-A	7	2,28	1,14	3	1,67	0,83
	B	11	3,29	1,24	6	2,73	1,03
	C	12	2,78	0,80	7	2,36	0,68
	D	15	3,22	1,61	8	1,89	0,94
	E	11	2,79	1,39	6	2,89	1,44

LÁM. NÚM. 44.—Número medio de ramas dendríticas y puntos de ramificación comprendidos en el cuadro de estudio (150 μ de lado) para cada uno de los tipos neuronales

Síntesis de datos cuantitativos

Basándonos en los datos cuantitativos presentados por Martín Trujillo (1976), referentes al número de células que hay en cada una de las áreas corticales de *Lacerta galloti*, y conociendo la frecuencia con que se presenta cada uno de los tipos neuronales ya descritos, podemos estimar, con buena aproximación, el número de neuronas de cada tipo que se encuentran en las áreas corticales de *L. galloti*.

Según este autor, habría en cada una de las regiones corticales, y para un hemisferio, un número aproximado de 331.000 células en la región M_1 , 17.000 en la región M_2 , 102.000 en la región D y 191.000 en la región L, lo que nos daría para la región M_1 24.825 células del tipo m_1 -A, 44.685 del tipo m_1 -B, 16.550 del tipo m_1 -C; del tipo m_1 -D habrían 64.545; del m_1 -D., 89.370; del tipo m_1 -E, 59.580; del tipo m_1 -F, 8.275; del m_1 -G, 3.310; igual número para el m_1 -H y 16.550 células del tipo m_1 -I.

Para la región M_2 , de un total de 17.000 células, 13.260 corresponderían al tipo m_2 -A, 2.380 al m_2 -B y 1.360 al m_2 -C.

En la región D, 10.200 células serían del tipo d-A, 62.220 del tipo d-B, 15.810 del tipo d-C, 10.200 del tipo d-D y 3.570 del tipo d-E.

De igual manera, en la región L habrían 27.695 células del tipo l-A, 42.020 del tipo l-B, 70.670 del l-C, 22.920 del tipo l-D y 27.695 del tipo l-E.

Conocidos estos datos y sabiendo el número de espinas dendríticas características de cada tipo neuronal, hemos podido determinar el número de espinas dendríticas correspondientes a la totalidad de las neuronas de cada tipo, distinguiendo en los casos que procediera cuántas de esas espinas se localizan en la arborización dendrítica situada en la capa plexiforme externa y cuántas en la capa plexiforme interna, pudiendo con ello calcular el número total de espinas dendríticas que existen en cada región cortical y cuántas de esas espinas se encuentran localizadas en cada una de las capas plexiformes, al igual que la densidad de espinas dendríticas característica de cada región. Sólo en la región lateral no hemos realizado los cálculos correspondientes al número de espinas según su localización en las capas plexiformes, debido a la dificultad que supone establecer correctamente la estratificación de esta zona. Los resultados de todos estos cálculos los hemos presentado en las tablas adjuntas.

Como es fácil deducir, estos resultados no han de considerarse como absolutos, sino que han sido elaborados en un afán de intentar comprender, aunque sólo sea de forma aproximativa, las características estructurales y de organización de la corteza cerebral de *Lacerta galloti*, pensando que posteriores estudios en esta línea les darán mayor exactitud si cabe.

REGION	Tipo	Por 100	Células	Número de espinas dendríticas			
				C. plexiforme externa		C. plexiforme interna	
M ₁ 331.000 células	m ₁ -A	7,5	24.825	160	3.972.000	—	—
	B	13,5	44.685	125	5.585.625	10	446.850
	C	5,0	16.550	120	1.986.000	—	—
	D	19,5	64.545	120	7.745.400	25	1.613.625
	E	27,0	89.370	150	13.405.500	75	6.702.750
	F	18,0	59.580	340	20.257.200	60	3.574.800
	G	2,5	8.275	150	1.241.250	50	413.750
	H	1,0	3.310	—	—	550	1.820.500
	I	1,0	3.310	—	—	100	331.000
M ₂ 17.000 células	m ₂ -A	78,0	13.260	400	5.304.000	300	3.978.000
	B	14,0	2.380	—	—	100	238.000
	C	8,0	1.360	—	—	—	—
D 102.000 células	d-A	10,0	10.200	150	1.530.000	—	—
	B	61,0	62.220	475	29.554.500	200	12.444.000
	C	15,5	15.810	—	—	200	3.162.000
	D	10,0	10.200	—	—	275	2.805.000
	E	3,5	3.570	—	—	—	—
L 191.000 células	1-A	14,5	27.695	—	200	—	5.539.000
	B	22,0	42.020	—	250	—	10.505.000
	C	37,0	70.670	—	550	—	38.868.500
	D	12,0	22.920	—	600	—	13.752.000
	E	14,5	27.695	—	100	—	2.769.500

LÁMINA NÚM. 45

REGION	Número total de espinas dendríticas			Densidad de espinas (por 1.000)		
	C. plex. ext.	C. Plex. int.	Total	C. plex. ext.	C. plex. int.	Total
M ₁	54.192.975	17.385.775	71.578.750	163.725	52.525	216.250
M ₂	5.304.000	4.216.000	9.520.000	312.000	248.000	560.000
D	31.084.500	18.411.000	49.459.500	304.750	108.500	485.250
L	—	—	71.434.000	—	—	374.000

LÁMINA NÚMERO 46

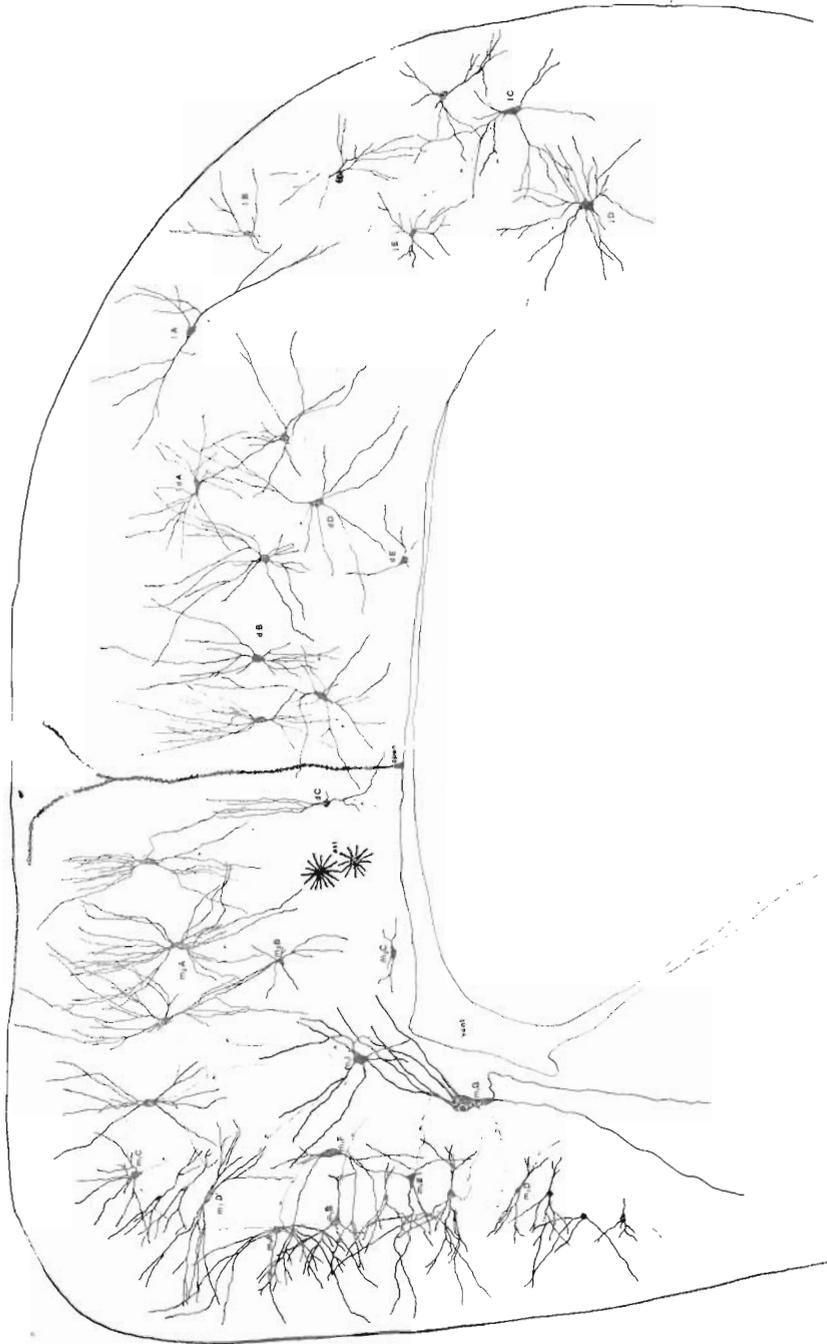


LÁMINA CS.

Esquema general de la corteza cerebral de *Lacerta galloti* realizado a partir de los dibujos obtenidos con la cámara clara eligiendo las neuronas más representativas de su tipo. Hemos sacrificado la exactitud respecto al número de neuronas de cada tipo que habríamos de representar según su frecuencia relativa, con el fin de dar mayor claridad al esquema.

Quedan indicados los diferentes tipos neuronales según nuestra nomenclatura, señalando, además, los endimocitos (epn.) y los posibles astrocitos (ast.).

D I S C U S I O N

Aunque el objetivo inicial de este trabajo ha sido el establecimiento de una tipología celular, analizando morfológica y cuantitativamente las neuronas corticales de *Lacerta galloti* y su distribución en las distintas áreas o regiones de su corteza cerebral, éste no deja de ser un primer paso, importante en sí mismo, hacia la consecución de una meta más ambiciosa, consistente en la elaboración de un modelo estructural y funcional de la organización de la corteza cerebral de *Lacerta galloti*. Ya en este trabajo presentamos un avance hacia esa meta en el intento de conocer no sólo el número total de neuronas de cada tipo que hay en la corteza y cómo se distribuyen topográficamente, sino que también hemos estimado el número de aferencias que llegan a las distintas áreas de la corteza a través del número de espinas dendríticas calculadas según los datos obtenidos para cada tipo neuronal. Para realizar estas estimaciones nos hemos valido de los estudios que referentes al cálculo total de células existentes en las distintas áreas corticales de *Lacerta galloti*, así como su distribución según la talla del soma se han realizado en nuestro departamento, mediante el empleo de técnicas histológicas normales y de métodos de cuantificación desarrollados a tal efecto (Martín Trujillo, 76). Con todo ello, queda claro que el presente trabajo no puede considerarse finalizado con lo ya alcanzado, y que, además, no se trata de un estudio esporádico e independiente, sino que se encuentra enmarcado junto a otros varios en una línea de investigación perfectamente definida en la que todos los estudios se interrelacionan en el afán de lograr esa ambiciosa meta de poder establecer el modelo organizativo de la corteza cerebral de *Lacerta galloti*.

Para realizar nuestro estudio nos hemos visto abocados al empleo de las técnicas de impregnación metálica o métodos de Golgi, como los únicos capaces de podernos ofrecer ampliamente el conocimiento de la morfología neuronal. Sin embargo, como es bien sabido, el empleo de estos métodos implican dos graves dificultades, una de tipo técnico y otra en la interpretación adecuada de los resultados. Por así decirlo, los métodos de Golgi forman un aparte en la técnica histológica, su mecanismo de acción, aún no bien conocido, difiere notablemente del resto de las técnicas normales, tratándose de métodos

laboriosos, difíciles e incluso caprichosos, que requieren del que los usa una elevada dosis de paciencia.

En nuestro caso, que hemos empleado cuatro variantes diferentes de dicho método, nos vimos en la necesidad de adaptar y poner a punto cada una de ellas para obtener los mejores resultados sobre el cerebro de *Lacerta galloti*, llegando a realizar ciertas modificaciones que nuestra experiencia nos indicó favorecían el proceso, a pesar de lo cual no podemos asegurar con absoluta certeza la obtención de buenas impregnaciones.

Por otra parte, hemos de añadir a estas dificultades de tipo técnico aquellas derivadas de tener que realizar un análisis lo más correcto posible de una estructura complicada como lo es la célula nerviosa, lo cual ha supuesto un grave problema estereológico que aún hoy no ha podido ser resuelto satisfactoriamente.

Validez de las técnicas histológicas

Actualmente no existen dudas sobre la fidelidad de las imágenes observadas en preparados Golgi, gracias a los estudios llevados a efecto por F. Valverde, 1970, y V. Chan Palay, 1973, sobre el método rápido de Golgi, y de E. Ramón Moliner, 1968, y J. P. B. Stean, 1974, sobre el método de Golgi-Cox, si bien parece ser que con el método rápido de Golgi el depósito metálico se localiza en el interior de las ramas neuronales, con lo que las imágenes observadas son de una gran fidelidad, mientras que en el método de Golgi-Cox el depósito es superficial. En cualquier caso, el número de neuronas impregnadas es siempre bastante bajo, aproximadamente un 2 por 100 de la población, lo cual ha llevado a considerar si existe o no selectividad en la impregnación (Van der Loos, 1965; Smit y Colon, 1969; Pasternak, 1975, etc.), sin llegar por el momento a conclusiones definitivas. En este sentido, es importante destacar dos hechos que hemos podido observar en nuestro material y que ya hemos citado en anteriores apartados. El primero de ellos se refiere a la preferencia de determinados tipos neuronales por una de las variantes del método Golgi, siendo observadas sólo con esa técnica y no con otra, tal como sucede, por ejemplo, con las neuronas del tipo m_1 -F observadas únicamente en preparados de Golgi-Cox, o las neuronas del tipo m_1 -G que sólo aparecen con el método rápido de Golgi, lo cual es, a nuestro juicio, un índice de cierta selectividad de impregnación. El segundo hecho se pone de manifiesto con mayor claridad en la región M_1 en la que hemos podido constatar cómo existe una cierta interferencia en la impregnación de las neuronas pequeñas del tipo m_1 -D por las neuronas de mayor talla de tipo m_1 D', de tal for-

mía que cuando aparecen impregnadas varias neuronas grandes, en su vecindad aparecen muy pocas pequeñas, y al contrario. Este hecho es aún más interesante si tenemos en cuenta que en esta región el número de neuronas de talla pequeña parece ser que es superior al de las neuronas grandes según datos constatados a partir de preparados de Nissl, mientras que en nuestro material la proporción de neuronas grandes del tipo m_1-D' es superior a la encontrada para las pequeñas neuronas del tipo D, lo que nos hace pensar la existencia de una cierta competitividad por la aceptación de la sal metálica entre unas neuronas y otras, dependiendo de la talla.

Otro punto de interés que hemos podido observar ha sido la mayor facilidad con que se obtienen las impregnaciones en los animales de talla grande (animales adultos), frente a la extremada dificultad de obtenerlas en animales jóvenes y más difíciles cuanto más jóvenes. Este caso y los anteriormente citados nos hacen sospechar la existencia de una selectividad de impregnación motivada por varias causas en contra de la opinión de autores que como Smit y Colon defienden lo contrario. Por otra parte, el haber empleado diversas variantes del método Golgi, todas ellas comprobadamente fiables y utilizadas por buen número de autores, y poder comparar los resultados obtenidos con todas ellas (lo cual según las referencias de que disponemos no ha sido realizado por autor alguno, ya que normalmente realizan sus trabajos empleando una sola técnica), creemos nos colocan en posición favorables para enfrentarnos a este problema. Con todo, nuestro deseo es acumular una mayor cantidad de datos de forma que pudiéramos definirnos con toda certeza acerca de la realidad y motivos de esta impregnación selectiva si tal ocurre.

Si la impregnación del árbol dendrítico no presenta grandes dificultades y la calidad de las imágenes que de él nos dan las diversas variantes del método Golgi es prácticamente la misma, no ocurre así con los axones, cuya impregnación es más difícil, sobre todo si lo que pretendemos es seguir su curso en un trayecto más o menos extenso. En este sentido, la técnica de Golgi-Cox prácticamente no nos ofrece más que la imagen del cono axónico y no siempre, mientras la variante al hidrato de cloral y el método rápido de Golgi son los que con mayor frecuencia nos ofrecen imágenes claras de ellos, aunque sin duda alguna el método rápido supera notablemente a las otras variantes en cuanto a la calidad de las imágenes ofrecidas.

A pesar de que, como hemos indicado, las técnicas de Golgi son las más empleadas en este tipo de estudios, no es, sin embargo, la única que para tal fin se utiliza. Así, tan antigua como ella, aunque actualmente en desuso, es la técnica del azul de metileno de Ehrlich (1886), que consistía en perfundir el animal con una solución de dicho colorante, cortar en fresco inmediatamente y fijar las rebanadas de

tejido con una solución de molibdato amónico después de haberlas expuesto al aire para su oxidación. Esta técnica extremadamente laboriosa y de resultados poco constantes fue empleada principalmente en piezas de tejido nervioso difícilmente impregnables con las técnicas de Golgi, tales como la retina, o en el estudio del sistema nervioso de Invertebrados. No obstante, las imágenes así obtenidas se perdían por difusión del colorante al poco tiempo.

Más recientemente se han desarrollado las técnicas de tinción intracelular para demostrar la morfología de las neuronas individualmente. Consiste en introducir iontoforéticamente o por simple presión y mediante un micropipeta un determinado colorante, generalmente el Procion Yellow, haciéndose visible la neurona tratada por fluorescencia. El proceso se realiza en vivo y es necesario penetrar en el interior de la neurona. Los primeros trabajos aplicados de esta técnica se debieron a Stretton y Kravitz (1968), sobre neuronas de invertebrados. Algo más tarde, Pitman et al. (1970) desarrollaron una técnica similar introduciendo por iontoforesis una solución de cloruro de cobalto que daba un precipitado pardo fácilmente observable con microscopios convencionales, a la vez que era lo suficientemente denso como para poder detectarse en microscopía electrónica, lo cual no ocurre con el proción yellow.

El intento fundamental de estas técnicas es evitar la caprichosidad presentada por el método de Golgi y poder conocer la morfología de aquellas neuronas que nos interesen sin necesidad de hacer numerosas pruebas, tal como ocurre con los métodos de Golgi. Su principal dificultad estriba en que hay que localizar la neurona deseada en vivo y llegar a introducir en ella la micropipeta, lo cual es relativamente fácil en las grandes neuronas de los invertebrados o en las neuronas motoras de la médula espinal de vertebrados, pero es muy difícil cuando se trata de poner de relieve células de menor tamaño, como pueden ser las neuronas corticales.

Métodos de análisis de la morfología neuronal

Si la mejor cualidad de las técnicas de impregnación metálica estriba en ofrecernos imágenes completas de las neuronas, la interpretación y el estudio de la complicada estructura de la célula nerviosa es un problema que aún no ha podido resolverse a la perfección. El análisis de la morfología neuronal tal como se presenta en la realidad según las tres dimensiones del espacio, es el tema que preocupa a todos los investigadores que siguen esta línea de trabajo.

La aparición de diferentes técnicas ideadas para resolver este problema ha sido abundante desde mediados de nuestro siglo, basándo-

se generalmente en el análisis de las imágenes obtenidas proyectando en un plano la imagen real mediante una cámara clara acoplada al microscopio. Sholl en 1956 fue uno de los primeros autores que atacaron este problema proponiendo un sistema de círculos concéntricos equidistantes, sobre los que se dibujaba la neurona, estudiándose los diferentes parámetros neuronales presentes en cada corona circular. Para paliar los errores que se cometen en la proyección, Sholl y otros propusieron una corrección de medidas con unos factores dependientes del índice de refracción del medio de montaje y por la orientación de la neurona dentro del espesor del corte. Van der Loos introduce posteriormente otro factor de corrección para paliar la pérdida de dendritas debidas al corte. Eayrs, por contra, considera que las imágenes proyectadas son suficientemente válidas, desestimando la utilización de los diversos factores de corrección. De cualquier forma, este método es el que más amplia difusión ha alcanzado.

Ligeramente diferente, Valverde y Ruiz Marcos (1969-70) desarrollan un método de análisis consistente en proyectar la neurona sobre una plantilla cuadrículada de tal forma que según el número de parámetros a estudiar, podrían obtenerse varias matrices numéricas para cada neurona asimilándole a cada cuadrado de la plantilla el valor correspondiente según el parámetro que se analizara. Como puede comprobarse, la similitud con el método de Sholl es grande, aunque su gran ventaja reside en la facilidad de analizar la información obtenida de cada neurona por medio de un computador.

Basándose en estudios cuantitativos teóricos y principalmente de Ten Hoopen (1970), Smit y Colon siguen un sistema de análisis de las imágenes obtenidas por la proyección que difiere de los anteriormente descritos, aunque su punto de arranque sea el mismo.

Ultimamente, Berry y col. (1972) han realizado una severa crítica al método de los círculos concéntricos de Sholl, llegando a la conclusión de que los errores cometidos con este método son muy altos y que los datos sólo tienen una cierta validez en los primeros círculos más cercanos al soma, debiendo desechar la información obtenida en las restantes coronas circulares, resultado al que también llegaron Valverde y Ruiz Marcos encontrando que las varianzas para los distintos parámetros eran homogéneas en un radio de 80 micras, tomando el soma como centro.

Todo ello, nos lleva a la conclusión de que los métodos de análisis de la morfología neuronal sólo son válidos parcialmente para estudios comparativos en los que la magnitud del error permanece constante, pero nunca para conseguir el exacto valor de los diferentes parámetros neuronales.

Como se desprende de todo lo dicho, el método ideal de análisis de la morfología neuronal sería aquel que atacara el problema tridi-

mensionalmente, prescindiendo de la proyección bidimensional de la neurona. En este sentido, hay actualmente varios sistemas ideados para tal fin, aunque por el momento en fase de desarrollo (Garvey et al., 1973; Berry, 1972; Wann et al., 1973; Bartels, 1974, entre otros).

En el presente trabajo hemos utilizado para el análisis de la morfología neuronal tanto el método de Sholl como el de Valverde y Ruiz Marcos, recogiendo todos los datos de cada neurona impregnada. Sin embargo, y conscientes de los errores que supone el trabajar con estas proyecciones bidimensionales, hemos desistido por el momento de realizar su análisis exhaustivo, concretándonos a conocer el número de ramas dendríticas y puntos de bifurcación que presentaban las neuronas en un cuadrado de estudio de 150 micras de lado. Si bien los cálculos obtenidos no nos ofrecen una idea detallada de la estructura del árbol dendrítico, evitamos por contra los errores que se cometerían si disminuyésemos la superficie del cuadrado de estudio, debido a que no podemos asegurar la exacta orientación del árbol dendrítico, lo que supondría en este último caso dar valores diferentes a neuronas de un mismo tipo celular.

Paralelamente, hemos desarrollado un método de estudio atendiendo a las dimensiones del soma neuronal estableciendo dos ejes somáticos principales, uno perpendicular al estrato granular y a la membrana glial limitante externa (eje R) y otro horizontal al estrato y perpendicular al otro eje (eje R'). Hemos estudiado su distribución de forma independiente y también relacionándolos según el valor de su cociente (índice de elongación del soma), estableciendo dos grandes tipos neuronales según la dominancia de un eje sobre el otro. Este método de estudio en unión con el desarrollo para el análisis de las arborizaciones dendríticas han sido los pilares sobre los que hemos basado nuestra tipología, a la vez que el estudio de los somas nos permite relacionar los datos obtenidos con los métodos de Golgi con aquellos conseguidos a partir de técnicas histológicas normales, pudiendo decidir bajo ese punto de vista qué tipos neuronales están correctamente representados en el muestreo realizado con los métodos de Golgi y cuáles no, pudiendo así ir ajustando paulativamente nuestra muestra a una idea representativa de la población real. Con todo ello, lo que pretendemos es mitigar en la medida de lo posible el caprichoso muestreo que implica el uso de las técnicas de impregnación metálica.

Si a todo esto añadimos las variaciones morfológicas debidas a la plasticidad neuronal últimamente comprobadas por numerosos autores y motivadas por causas diversas, tales como el enriquecimiento o empobrecimiento del medio ambiente; enucleación, aclimatación a diferentes temperaturas, estados patológicos diversos, senilidad, etc.,

y que afectan al número y forma de las espinas dendríticas y en ocasiones a las mismas dendritas (Valverde, 1969-70; Globus, 1973; Rutledge, 1974, entre otros muchos, y Boycott, 1961, y Lacey, 1974, que han estudiado la influencia de la aclimatación a diferentes temperaturas sobre las espinas dendríticas de las neuronas corticales de lagartos), se puede comprender perfectamente que el tratamiento estadístico de una muestra de neuronas obtenidas mediante el empleo de las técnicas de Golgi es francamente complejo y dificultoso.

Comparación de la tipología celular de "Lacerta galloti" con la citada para otras especies de reptiles

Realmente son escasas las citas bibliográficas que hemos podido encontrar sobre la morfología de las neuronas de los reptiles, las cuales debemos a autores tales como Pedro Ramón y Cajal, 1917-18; Crosby, 1917; Minelli, 1966; Northcutt, 1967, y Ebbesson y Voneida, 1969, siendo alguna de ellas de gran calidad, como el estudio de P. Ramón sobre la iguana, a pesar de ser el más antiguo. Desafortunadamente, todos los autores se han limitado a dar una descripción morfológica, más o menos detallada, de las neuronas corticales de reptiles, sin aportar datos cuantitativos sobre su estructura, lo que nos impide establecer una comparación de nuestros datos con los de ellos bajo en punto de vista morfométrico. Ya que no hay posibilidad de establecer una relación con estos autores desde el punto de vista cuantitativo, sí lo hemos hecho cualitativamente viendo si las descripciones dadas por ellos concuerdan entre sí y con las nuestras. En este punto se nos plantea el problema de la correcta interpretación de las descripciones presentadas, sobre todo cuando no van acompañadas de esquemas o al menos de microfotografías claras. Así, P. Ramón presenta varios esquemas generales de la corteza, en la que coloca los diferentes tipos neuronales que describe. Crosby realiza dibujos esquemáticos sólo de algunos de los tipos neuronales, y Minelli presenta los distintos tipos neuronales en esquemas parciales de cada región cortical. Por contra, Northcutt y Ebbesson y Voneida sólo nos ofrecen imágenes fotográficas que son de mejor calidad en estos últimos.

En cuanto a la técnica histológica empleada, los autores más antiguos, P. Ramón, Crosby y Minelli, emplearon en su estudio el método rápido de Golgi, mientras que los dos más recientes utilizaron el método de Golgi-Cox. El número de cerebros procesados por estos autores nos es desconocido para los tres primeros; Northcutt emplea cuatro ejemplares y Ebbesson y Voneida cinco, lo cual nos hace pensar que aunque en todos los ejemplares la impregnación haya sido

excelente, consideramos que no pueden ser suficientes como para tener una idea más o menos exacta de las neuronas corticales, y menos aún si se pretendía establecer datos cuantitativos acerca de su distribución y estructura.

En general, las descripciones dadas por todos estos autores concuerdan en lo fundamental, aunque sin lugar a dudas son las realizadas por P. Ramón y G. Minelli las más completas. Así, P. Ramón, sobre iguana, coincide con nosotros en la descripción de los tipos de la región M_1 , excepto en nuestros tipos m_1H y m_1I que nos los describe o lo hace de forma muy imprecisa. Por contra, detectó en estos animales unos pequeños corpúsculos estrellados, situados en ambas capas plexiformes y en todas las áreas de la corteza, y que en nuestro material no hemos encontrado. Crosby, en *Alligator*, no describe ningún tipo de la capa plexiforme interna y hace una descripción muy imprecisa del tipo m_1-C , el tipo m_1-B ni siquiera lo cita. Minelli, en *Lacerta muralis* y *L. viridis*, sólo describe los tipos m_1-C , D, D' y H, mientras que Northcutt, en *Iguana iguana*, se limita a seguir la descripción dada por Crosby. Por su parte, Ebbesson deja de citar los tipos m_1-C , G, H e I, en *Tupinambis nigropunctatus*.

Respecto a la corteza dorso-medial, sólo P. Ramón y Ebbesson la consideran como tal región, destacando ambos las neuronas bipiramidales del tipo m_2-A . Sin embargo, P. Ramón no cita las multipolares de la capa plexiforme interna. Crosby no hace mención a esta región, puesto que no existe en Crocodilios, y Minelli y Northcutt la consideran como parte del cortex medial, y aunque describen las neuronas bipiramidales, Northcutt las considera semejantes a las neuronas del tipo m_1-D' .

En el cortex dorsal, Crosby no obtuvo impregnación de sus células, coincidiendo el resto de los autores con nuestros datos. No obstante, P. Ramón vuelve a citar las pequeñas células estrelladas situadas en las capas plexiformes, y Northcutt describe las bipiramidales del tipo d-B sin encontrar relación morfológica con las bipiramidales de la región M_2 .

Al igual que le ocurrió con el cortex dorsal, Crosby no presenta descripción alguna de las neuronas de la corteza lateral, mientras que las dadas por el resto de los autores coinciden en líneas generales con las nuestras.

Respecto a las células de tipo glial, todos los autores coinciden en la descripción de los ependimocitos, pero en general no abordan directamente el problema. Tan sólo P. Ramón realiza una pequeña discusión acerca de la existencia de tipos gliales, terminando por considerar que salvo los ependimocitos no existen otras células gliales en la corteza de los reptiles. Sin embargo, ningún autor cita las pequeñas células situadas en la capa plexiforme interna de las cortezas

dorso-medial y dorsal (tipos m_2 -C y d-E) que aunque no podemos asegurar con toda certeza que se traten de células gliales, su aspecto nos hace sospechar que se trata de un tipo de oligodendroglia. Un aparten merecen las pequeñas células estrelladas encontradas en la capa plexiforme interna de las regiones M_2 y D, cuyo aspecto recuerda al de la astroglia. A pesar de ello, es evidente que si al menos no nos podemos definir claramente afirmando la existencia de tipos gliales en la corteza de *Lacerta galloti*, creemos que nuestras observaciones apoyan el replanteamiento de este problema, con el fin de que utilizando técnicas específicas y estudios a M. E., podamos por fin conocer si realmente existen o no tipos gliales en la corteza de los reptiles.

Características de las poblaciones neuronales de "Lacerta galloti"

Como ya hemos considerado, las áreas corticales de *L. galloti* se presentan perfectamente definidas topográficamente y morfológicamente, tan como se nos muestra en los preparados de Nissl. Esta diferencia entre áreas continúa manifestándose a nivel de preparados de Golgi, distinguiéndose en una visión general de la corteza la diferente apariencia de sus regiones debido a las distintas poblaciones neuronales que la forman, existiendo en cada área el predominio de un tipo morfológico determinado sobre los demás. Así, la corteza medial, que como ya hemos visto presenta una mayor heterogeneidad neuronal, muestra, no obstante, un claro dominio de las células bipolares. Por otra parte, en la corteza dorso-medial y dorsal dominan los tipos bipiramidales, mientras que en la corteza lateral dominan las células estrelladas (ver láminas 4 y 47).

El estudio comparativo de las diversas poblaciones celulares según los parámetros neuronales empleados en su estudio, ratifican esta primera impresión de heterogeneidad entre las áreas corticales. Si atendemos a la distribución de las neuronas de las distintas regiones según los valores que toman sus dos ejes somáticos, podemos observar cómo respecto a los ejes mayores las regiones M_1 y M_2 muestran distribuciones similares, con gran cantidad de neuronas cuyo eje mayor toma valores por encima de 22,5 micras. La región L, sin poseer neuronas cuyo eje mayor somático sobrepase las 30 μ , presenta una distribución similar a las anteriores, aunque ostentan un mayor porcentaje de neuronas de talla pequeña. Por contra, la región D, aunque posee un número elevado de neuronas cuyo eje mayor se encuentra comprendido entre 12,5 y 22,5 μ , destaca por ser la que mayor porcentaje de neuronas cuyo eje mayor está comprendido entre 7,5 y 12,5 micras.

Respecto a los ejes menores, la región M_1 es la única que se encuentra representada en el intervalo comprendido entre 22,5 y 30 micras, al tiempo que es la que posee el mayor porcentaje de células cuyo eje menor alcanza valores hasta 12,5 micras. Tanto esta región como la D presentan su máximo valor en este primer intervalo, siendo para las regiones M_2 y L en el intervalo siguiente. No obstante, el porcentaje de neuronas de la región M_2 , que se distribuyen entre 12,5 y 22,5 micras, es casi el doble del que presenta en el primer intervalo (37,5 por 100 - 62,5 por 100), con lo que se distingue de la región L, en la que la diferencia de porcentajes es muy pequeña (48,5 por 100 - 51,5 por 100).

En cuanto al estudio de la distribución según el índice de elongación, los resultados se nos muestran mucho más homogéneos, de tal forma que el porcentaje de neuronas cuyo eje R es mayor que el R' es muy superior al porcentaje de neuronas en las que domina el eje R', excepto en la región L, en que si bien es superior para el primer caso, la diferencia es nimia (51 por 100 - 49 por 100). El análisis de los valores medios con que se distribuyen las poblaciones corticales según los diferentes parámetros somáticos nos presenta, como puede observarse en el cuadro adjunto, su mayor valor para los ejes somáticos en la región M_2 , lo cual concuerda con lo esperado tras las observaciones de los preparados de Nissl. Igual ocurre con los valores encontrados para la región L, pero no así con las regiones M_1 y D. Efectivamente, según los estudios realizados sobre la región M_1 , cabría esperar neuronas cuya media fuera inferior a la encontrada por nosotros. Sin embargo, y a pesar que abundan las neuronas de pequeña talla somática, los preparados de Golgi nos han mostrado un buen número de neuronas de soma realmente grande, situadas en la capa p-lexiforme interna y de difícil localización en preparados de Nissl. Más chocantes son los valores encontrados para la región D, siendo los más bajos de todas las regiones, lo cual discrepa tanto de lo esperado en los estudios realizados a partir de preparados de Nissl como de nuestras observaciones sobre preparados de Golgi, en los que neuronas dominantes de la región (tipo d-B) tienen una apariencia muy semejante a las de las neuronas del tipo m_2 -A del cortex dorso-medial, con las que incluso presentan una concordancia en relación con el número de ramas y puntos de bifurcación dendrítica comprendidos en el cuadrado de estudio (14-7 para las m_2 -A y 12-7 para las d-B). Dado que el mayor porcentaje dentro de la región D lo ostentan dichas neuronas (61 por 100), es de suponer que los valores encontrados para este tipo neuronal incidan de forma decisiva en el valor medio de la región. La interpretación de estos datos es verdaderamente difícil, sobre todo debido al prejuicio establecido de que las dimensiones somáticas de las neuronas del tipo

Región	Ejes somáticos mayores				Relación $\frac{R/R'}{R}$ Por 100
	7,5-12,5 μ — Por 100	12,5-22,5 μ — Por 100	22,5-30,0 μ — Por 100	30 0-35,0 μ — Por 100	
M ₁	3,75	64,50	25,50	6,25	80
M ₂	2,50	51,25	40,75	5,50	89
D	40,50	56,00	3,50	—	86
L	12,00	73,50	14,50	—	51

Región	Ejes somáticos menores				Relación $\frac{R/R'}{R}$ Por 100
	7,5-12,5 μ — Por 100	12,5-22,5 μ — Por 100	22,5-30,0 μ — Por 100	30,0-35,0 μ — Por 100	
M ₁	68,25	30,50	1,25	—	20
M ₂	37,50	62,50	—	—	11
D	66,00	34,00	—	—	14
L	48,50	51,50	—	—	49

Región	\bar{X} : E. mayores μ	\bar{X} : E. menores μ	\bar{X} : R/R'	\bar{X} : R/R
M ₁	20,32	12,05	1,78	1,51
M ₂	21,06	13,27	1,74	1,69
D	16,39	11,68	1,47	1,24
L	17,67	12,93	1,28	1,51

d-B habrían de ser mayores que las observadas. Para resolverlo, creemos que es necesario aumentar el volumen de la muestra y estudiar los efectos del ángulo de corte sobre las neuronas de la corteza, además de realizar una minuciosa contrastación con los datos obtenidos a partir de preparados de Nissl.

Respecto a los valores medios con que se distribuyen las neuronas de las distintas regiones respecto a su índice de elongación, podemos observar una similitud entre ellos y siendo mayores los de las neuronas cuyo eje R es mayor que el R', excepto en el caso de la región L en que ocurre lo contrario. Esta última observación, unida a las ya realizadas sobre la región L, nos confirma en la idea de considerar a la corteza lateral diferente del resto de las áreas, al menos respecto al estudio de los parámetros somáticos.

Por otra parte, el estudio de la gráfica representativa de cómo se distribuyen todas las neuronas de la corteza según las dimensiones de sus ejes, llamaba poderosamente la atención la profunda inflexión que sufre la curva representativa de los ejes mayores en el intervalo comprendido entre 22,5 y 25 micras (ver lámina 6), fenómeno que volvemos a observar en el estudio particular de cada área, especialmente en las correspondientes a las regiones M_2 y L (ver láminas 20 y 32). La interpretación de este hecho, particularmente en la región M_2 (causante principal de la inflexión observada en la gráfica general), nos llevó a la consideración de la existencia de dos poblaciones diferentes en esta área. Sin embargo, el estudio de las neuronas de la región en la que los valores altos lo presentan las células del tipo m_2 -A, y el estudio de la distribución según los ejes somáticos menores en los que no aparece inflexión alguna, nos hace sospechar que dicho fenómeno responda más que a la existencia de dos subpoblaciones, a un artefacto debido al ángulo de corte, ya que en el caso de incidencia oblicua sobre el soma podría darnos medidas mayores que las reales, las cuales afectarían al eje perpendicular a la membrana glial limitante externa, no así al eje paralelo a ella, lo que explicaría la falta total de inflexión en la curva representativa de los ejes menores.

Respecto a la apariencia general de las regiones, cabe destacar en la región M_2 la deformación del árbol dendrítico de las neuronas del tipo m_2 -A situadas en los límites laterales del estrato granular y que, como describimos, afecta sobre todo a las dendritas apicales que se disponen de tal forma que parecen seguir los límites superiores impuestos por la cúpula de su capa plexiforme externa. Esta cúpula, detectada por diversas técnicas histológicas (Molowny, 1972) e incluso en los preparados de Golgi por su distinta birrefringencia respecto al resto de las zonas, aparece con el uso de técnicas de localización histoquímica de cinc, altamente positiva, coincidiendo casi exacta-

mente la zona rica en este metal con la ya citada cúpula (Molowny, López, 1975). Esto nos hace pensar en la posibilidad de que estas neuronas marginales se dispongan a modo de células limitantes, lo que le da a la región una individualización respecto al resto de las áreas corticales y sobre todo de la región M_1 , confirmándonos aún más en nuestra idea de que esta área típica de los reptiles Squamata no sólo la debemos reputar como un área con individualidad propia, sino que también deberá poseer un alto significado funcional.

En cuanto a las proyecciones axónicas de las neuronas de diferentes regiones corticales, hay unanimidad entre todos los autores. Así, las neuronas de las regiones medial, dorso-medial y dorsal (salvo las neuronas de axón corto) dirigen sus axones hacia la capa plexiforme interna siguiendo la vía del alveus. En el cortex lateral se encuentran dos subpoblaciones, de las cuales una manda sus axones hacia las áreas superiores, mientras que la otra los envía hacia los estratos basales del telencéfalo.

El análisis de los datos referentes al número total de espinas dendríticas que hay en cada región cortical obtenido por integración del número de neuronas de cada tipo celular y del número de espinas características de ellos nos ofrece una imagen bastante aproximada de la organización funcional de la corteza de *Lacerta galloti*.

Como cabría esperar, dado el mayor número de células que poseen, las regiones M_1 y L son las que, considerándolas en su totalidad, presentan mayor número de espinas dendríticas. Sin embargo, su densidad de espinas es baja, destacando el valor que toma frente a los presentados por las regiones M_2 y D mucho mayores.

Inequívocamente los datos de la densidad de espinas nos indican la mayor capacidad receptora y funcional de la corteza dorso-medial y dorsal y la más baja de las cortezas medial y lateral. Por otra parte, el estudio de las espinas dendríticas según su localización en los estratos plexiformes nos muestra en todos los casos (excepto en la región L, que no hemos podido delimitar los diferentes estratos), que hay un mayor número de espinas dendríticas localizadas en la capa plexiforme externa. Sin embargo, la relación entre el número de espinas de ambas capas expresadas por su cociente nos muestra que, si bien no existe una gran diferencia entre el número de espinas situadas en ambas capas para las regiones M_2 (1,25) y D (1,68), en la región M_1 , este índice toma un valor realmente alto, de 3,11, lo que nos indica cómo el mayor número de sinapsis se establece en las arborizaciones dendríticas de la capa plexiforme externa.

Por último, si concebimos la corteza cerebral de *Lacerta galloti* según un modelo simple, cuya finalidad esté definida por la relación entre el número de entradas de información (contactos sinápticos, espinas dendríticas) y el número de vías de salidas de información

elaborada (número de axones), obtenemos un índice de integración funcional distinto para cada área cortical y que sería un reflejo de la diferencia existente entre cada una ellas, dándonos una clara idea de la funcionalidad relativa de cada área. Los índices de integración obtenidos y que presentamos en la tabla adjunta coinciden con los valores de densidad dendrítica ya calculados y confirman la interpretación ya dada sobre la mayor actividad integradora de las regiones M_2 y D (por este orden), frente a las de las regiones L y M_1 .

La importancia de estos datos en el conocimiento de la organización estructural y funcional de la corteza cerebral es realmente grande, ya que nos coloca en ventajosa situación para poder analizar más profundamente esta corteza, al tiempo que nos permitirá abordar el estudio de estructuras corticales más complejas.

Región	Vías de salida (número de axones)	Vías de entrada (número de espinas)	Índice de integración funcional
M_1	331.000	71.578.750	216,25
M_2	17.000	9.520.000	560,00
D	102.000	49.495.500	485,25
L	191.000	71.434.000	374,00

C O N C L U S I O N E S

— La región M_1 o cortex medial se presenta como el área más heterogénea de la corteza, con diez tipos celulares netamente definidos, de los que uno se localiza en la capa plexiforme externa, cinco en la capa granular y cuatro en la capa plexiforme interna. Sus células presentan una media general somática de $20,32 \times 12,05 \mu$. El 80 por 100 de su población presenta dominancia de eje R, con un índice de elongación medio de 1,78, siendo el del 20 por 100 restante de 1,51. Posee un número total de espinas dendríticas de 71.578.750, repartidas de la siguiente manera: 54.192.975 de espinas en la capa plexiforme externa y 17.385.775 de espinas en la capa plexiforme interna. A pesar de ser la región que mayor número de espinas posee, es la que ostenta el valor más bajo del índice de integración funcional que es 216,25.

— El cortex dorso-medial es el área más homogénea de la corteza, con sólo tres tipos celulares, de los que uno se localiza en el estrato granular y los otros dos en la capa plexiforme interna. Las dimensiones medias del soma de sus neuronas son de $21,06 \times 13,27 \mu$, con una dominancia casi absoluta (89 por 100) de neuronas cuyo eje R es mayor que el R', siendo los valores medios de sus índices de elongación 1,74 y 1,69, respectivamente. Al ser el área cortical que menor número de células posee, presenta el valor global más bajo de espinas dendríticas: 9.520.000, de las que 5.304.000 se localizan en su capa plexiforme externa y 4.216.000 en su capa plexiforme interna. Sin embargo, su índice de integración funcional es el mayor de los registrados, 560, dándole a esta región un alto valor funcional.

— El cortex dorsal presenta cinco tipos celulares, de los que uno se localiza en la capa plexiforme, uno en el estrato granular y tres en la capa plexiforme interna. Según las dimensiones medias del soma, presentan los valores más bajos de la corteza: $16,39 \times 11,68 \mu$. El 86 por 100 de sus neuronas presenta dominancia del eje R, con un índice de elongación medio de 1,47, siendo de 1,24 para las restantes neuronas. El número total de espinas dendríticas es de 49.495.500, de las que 31.084.500 se localizan en la capa plexiforme externa y 18.411.000 en la interna. Su índice de integración funcional es 485,25, que, junto con el presentado por la región M_2 , son los más altos de la corteza.

— La corteza lateral presenta cinco tipos celulares bien definidos, en su mayoría de aspecto multipolar o estrellado, los cuales dan a esta región una fisonomía especial. Las dimensiones medias de los ejes somáticos son de $17,67 \times 12,932 \mu$, y, a diferencia del resto de las regiones, la proporción de neuronas cuyo eje R es mayor que el R' es ligeramente superior a las presentadas por las neuronas en las que domina el eje R' (51 por 100, 49 por 100). Sus índices de elongación medio son, respectivamente, 1,28 y 1,51. Globalmente considerada, es, junto con la región M_1 , el área que más espinas dendríticas posee: 71.434.000, al tiempo que también posee uno de los valores más bajos del índice de integración funcional: 374.

— De los tipos celulares descritos para el cortex medial, el m_1 -A es el único que se encuentra en la capa plexiforme externa. Su árbol dendrítico tiene una superficie media de 53.250 micras^2 y las dimensiones de sus ejes somáticos son $10,97 \times 16,22 \text{ micras}$, siendo su índice de elongación medio 1,48. Posee 160 espinas dendríticas por neurona y representan el 7,5 por 100 de las neuronas de esta región. De las neuronas del estrato granular, el tipo m_1 -B presenta un árbol dendrítico cuya superficie media es de 59.730 micras^2 , siendo los valores medios de sus ejes somáticos $16,63 \times 13,15 \mu$, con un índice de elongación de 1,27, el más bajo de la región. Poseen 135 espinas dendríticas por neurona y representan el 13,5 por 100 de las neuronas de su región. El tipo m_1 -C encontrado en un 5 por 100 de los casos posee un árbol dendrítico cuya superficie media es de 32.850 micras^2 , siendo las dimensiones medias de su soma $20,38 \times 9,85 \mu$, con un índice de elongación de 2,13. Poseen 120 espinas dendríticas. El tipo m_1 -D posee el árbol dendrítico de mayores dimensiones, $20.830 \mu^2$, y sus ejes somáticos miden $16,84 \times 10,27 \mu$, con un índice de elongación de 1,64. Poseen 145 espinas dendríticas por neurona y son de las células más numerosas de la región (19,5 por 100), junto con el siguiente tipo m_1 -D', que se presenta en el 27 por 100 de los casos. La superficie media del árbol dendrítico de estas neuronas es de 53.130 micras^2 y su soma tiene unas dimensiones medias de $24,21 \times 11,19 \mu$, con un índice de elongación de 2,13, el más alto junto con el de las neuronas del tipo m_1 -C. Posee 225 espinas dendríticas por neuronas. El tipo m_1 -E posee un árbol dendrítico cuya superficie media es de 63.750 micras^2 , con unas dimensiones somáticas medias de $20,90 \times 12,89 \mu$ y un índice de elongación de 1,62. Son las neuronas de este estrato que más espinas dendríticas poseen (400), siendo también muy numerosas (18 por 100). Las neuronas de la capa plexiforme interna son las que poseen los mayores árboles dendríticos de la región. Así, el tipo m_1 -F presenta un árbol dendrítico cuya superficie media es de 82.500 micras^2 . Su soma mide $13,85 \times 26,95 \mu$ como valor medio y su índice de elongación es de 1,94. Poseen 200 espinas dendríticas

por neurona y representan el 2,5 por 100 de la población. El tipo m_1 -G posee el árbol dendrítico y el soma de mayores dimensiones de la corteza (281.250 micras^2 y $22,30 \times 34,10 \mu$, respectivamente), y su índice de elongación es de 1,52. Son las neuronas que poseen mayor número de espinas dendríticas de esta región (550), aunque sólo se presentan con una frecuencia del 1 por 100. Con esa misma frecuencia aparecen también el tipo m_1 -H, aunque su árbol dendrítico es menor (71.300 micras^2), al igual que su soma ($10,50 \times 21,00 \mu$), siendo su índice de elongación 2. Poseen el menor número de espinas dendríticas de las neuronas de su región (100). El tipo m_1 -I es el que con más frecuencia aparece en este estrato (5 por 100). Posee un árbol dendrítico grande, cuya superficie media es de 150.000 micras^2 , siendo sus dimensiones somáticas $24,60 \times 18,40 \mu$, con un índice de elongación de 1,36. Presentan 150 espinas dendríticas por neurona.

— En la región M_2 el estrato granular está poblado por su único tipo celular, el m_2 -A, que da carácter a la región. Su árbol dendrítico tiene una superficie media de 72.169 micras^2 y su soma mide $23,42 \times 13,80 \mu$, con un índice de elongación medio de 1,72. Son las células que más espinas dendríticas poseen (700) y las más numerosas de la región (78 por 100). De los tipos localizados en la capa plexiforme interna, el m_2 -B tiene un árbol dendrítico pequeño, siendo su superficie media de 37.343 micras^2 . Las dimensiones medias de su soma son $22,36 \times 12,64 \mu$ y su índice de elongación es 1,79. Poseen pocas espinas dendríticas y representan el 14 por 100 de las células de esta región. El tipo m_2 -C es el menos frecuente (8 por 100) y son las células más pequeñas de la corteza, teniendo su árbol dendrítico una superficie media de 6.042 micras^2 . Su soma mide $9,20 \times 15,77 \mu$ y el índice de elongación medio es de 1,72. No posee espinas dendríticas.

— En la región D encontramos un tipo, el d-A, en la capa plexiforme externa, cuyo árbol dendrítico tiene una superficie de 32.000 micras^2 , siendo sus dimensiones somáticas $12,93 \times 16,00 \mu$ y su índice de elongación 1,26. Poseen unas 150 espinas por neurona y se presentan con una frecuencia del 10 por 100. Como en la región M_2 , el estrato granular está ocupado por un solo tipo, el d-B, que también es el más frecuente (61 por 100). La superficie media de su árbol dendrítico es de 53.410 micras^2 y su soma presenta unas dimensiones medias de $16,91 \times 11,84 \mu$, siendo su índice de elongación 1,45. Son las neuronas que más espinas dendríticas poseen de esta región (675). En la capa plexiforme interna encontramos los restantes tipos. El d-C posee un árbol dendrítico cuya superficie media es de 38.000 micras^2 y su soma presenta unas dimensiones medias de $14,77 \times 10,07 \mu$, siendo su índice de elongación 1,49. Poseen unas 200 espinas dendríticas por neurona y aparecen con una frecuencia del 15,5 por 100. El

tipo d-D es el que presenta mayor árbol dendrítico (100.450 micras²), siendo las dimensiones medias de sus ejes somáticos $19,93 \times 12,50 \mu$, con un índice de elongación de 1,63. Poseen 275 espinas dendríticas y representan el 10 por 100 de la población. El tipo d-E es el que se presenta con menor frecuencia (3,5 por 100) y su árbol dendrítico es el de menor superficie de las neuronas de esta región (22.200 micras²). El soma tiene unas dimensiones medias de $11,15 \times 12,50 \mu$, siendo su índice de elongación 1,13, el más bajo de los encontrados. No apreciamos espinas dendríticas.

— En la corteza lateral, el tipo 1-A difiere del resto por su morfología bipolar y por poseer el árbol dendrítico con mayor superficie media (124.080 micras²). El soma de estas neuronas tiene unas dimensiones medias de $14,02 \times 22,12 \mu$ y su índice de elongación (1,66) es el más alto encontrado para las neuronas de esta región. Poseen unas 200 espinas dendríticas por neurona y se presentan con una frecuencia del 14,5 por 100. El tipo 1-B presenta un árbol dendrítico cuya superficie media es de 40.370 micras², con unas dimensiones somáticas de $16,81 \times 13,30 \mu$ y un índice de elongación de 1,36. Poseen 250 espinas por neurona y aparecen con una frecuencia del 22 por 100. Las neuronas del tipo 1-C son las más frecuentes en la región (37 por 100). Presentan un árbol dendrítico cuya superficie media es de 72.570 micras². El soma mide $18,32 \times 14,29 \mu$ y su índice de elongación es 1,44. Poseen numerosas espinas dendríticas, 550 por neurona. El tipo 1-D posee un árbol dendrítico de grandes dimensiones, siendo el valor medio de su superficie 108.080 micras². El soma presenta unas dimensiones medias de $17,10 \times 13,92 \mu$, con un índice de elongación de 1,23. Poseen 600 espinas dendríticas por neurona, ostentando, junto con el tipo anterior, el máximo valor encontrado para las neuronas de esta región. Sin embargo, son las menos numerosas de la región, representando el 12 por 100 de sus células. Las células del tipo 1-E son las más pequeñas del cortex lateral, teniendo su árbol dendrítico una superficie media de 26.130 micras². El soma de estas neuronas presenta unas dimensiones medias de $10,52 \times 12,48 \mu$, siendo su índice de elongación 1,20, el más bajo de la región. Son las neuronas del cortex lateral que menos espinas dendríticas poseen, unas 100 por neurona, encontrándose con una frecuencia del 14,5 por 100.



R E S U M E N

En el presente trabajo se ha realizado un estudio profundo de las poblaciones celulares de la corteza cerebral del reptil *Squamata, Lacerta galloti* (Dum. et Bib.), a través del análisis de los distintos tipos neuronales que componen dichas poblaciones, puestos en evidencia con las técnicas de Golgi. Se han empleado para su realización un total de 67 lagartos, cuya talla, cabeza-cloaca, oscilaba entre los 4 y 13 centímetros. Los animales eran anestesiados para realizar la fijación del tejido nervioso mediante perfusión por ventrículo cardíaco. Después de fijado el cerebro, era extraído en una rápida operación y troceado en rebanadas de cinco milímetros para ser introducido posteriormente en las soluciones de fijación propias de las diferentes variantes de las técnicas de Golgi. Los métodos de impregnación metálica empleados fueron el método de Golgi variante hidrato de cloral (59 por 100), método de Golgi Cox (21 por 100), método rápido de Golgi (17 por 100) y método de Golgi-Colonnier (3 por 100). Después de procesados, las piezas de tejido nervioso eran incluidas en celoidina y cortadas a 100-150 micras en series transversales y longitudinales.

A continuación se procedía al estudio de las series de cortes, pasando a dibujar mediante cámara clara y de forma sistemática todas las neuronas completamente impregnadas, empleando para ello el objetivo NPL 40/0,65, obteniendo los dibujos a la escala 19 mm. : : 50 micras. En cada uno de los dibujos se realizaba a pequeño aumento el perfil del hemisferio y el lugar donde se encontraba localizada la neurona dibujada. Se obtuvo así una colección de dibujos de neuronas pertenecientes a cada una de las áreas corticales. El análisis de la estructura de las neuronas se efectuó empleando los métodos de Sholl (proyección de la neurona sobre plantilla de círculos concéntricos) y de Valverde, Ruiz Marcos (proyección de la neurona sobre cuadrículas). Además se analizaron los valores de los dos principales ejes somáticos y su relación, como índice de la elongación del soma. Con ello se logró agrupar las neuronas muestreadas en tipos celulares de características definidas, encontrando un total de 23 repartidos de la siguiente manera en cada una de las áreas corticales: 10 tipos neuronales en el cortex medial, tres tipos en el cortex dorso-medial, cin-

co tipos en el dorsal y cinco tipos en el cortex lateral. El estudio de la muestra extraída de la población neuronal nos dio la frecuencia con que se presentaba cada tipo celular. Por otra parte, se realizó también el cálculo del número de espinas dendríticas característico de cada uno de ellos.

Basándonos en los datos aportados por Martín Trujillo sobre el número de células nerviosas existentes en cada una de las áreas corticales de *Lacerta galloti*, y conociendo la frecuencia con que aparece cada uno de los tipos neuronales descritos, hemos podido calcular el número de neuronas de cada tipo existentes en la corteza, así como el número de espinas dendríticas para el conjunto de las neuronas de un tipo y el número total de espinas existentes en cada región cortical y su densidad en cada una de ellas.

A la vista de los resultados, se ha discutido la importancia de las técnicas de Golgi, la fidelidad de las imágenes que nos presentan y la posibilidad de que exista una cierta selectividad de la impregnación. Son también discutidos los diferentes métodos de análisis de la estructura neuronal, y, por último, se realiza una comparación entre las diversas poblaciones celulares de la corteza cerebral de *Lacerta galloti* a la luz de los resultados cuantitativos obtenidos.

Como corolario del trabajo se realiza el estudio de las diferentes áreas corticales, según un modelo funcional simple, en el que se determina un índice de la capacidad funcional de cada área por la relación existente entre el número de entradas de información a esa área (número de espinas dendríticas) y número de vías de salida de información elaborada en esa región (número de axones), que, unido al resto de los datos cuantitativos y morfológicos aportados en este trabajo, contribuyen a la elaboración de un modelo de la organización estructural y funcional de la corteza cerebral de reptiles.

SUMMARY

219 well impregnated nervous cells from 67 brains of *Lacerta galloti galloti* (Dum. et Bib), treated with 4 different procedure of the Golgi method, have been studied.

In each well impregnated nervous cell we have studied branching pattern, the projection dimensions of the dendritic tree, the pericarion position (in its layer and in the antero-posterior level of the telencephalon), and the dimensions and number of dendritic spines from each cell.

According to these analysis of the neuronal morphology we describe 23 cellular types in the cerebral cortex of *Lacerta galloti*.

Among all the cortical areas we have: 10 types into the medial cortex (M_1 -region); 3 types into the dorso-medial cortex (M_2 región); 5 types into the dorsal cortex (D-region) and 5 types into de lateral cortex (L-region).

The frequency of each type into each area and into each antero-posterior level, and the characteristical number of dendritic spines of each cellular type, are given.

Relaying on the quantitative studies about the probable total number of neurons into each cortical area (from Nissl-stained material), we intended to give an aproximation about the number of dendritic spines that are present in each cortical area and the density in each one.

Finally we have stablished a simple functional model of the different cortical areas exposed as an integration index in which the axons (one per cell) represent the different efferent ways, and the dendritic spines represent the number of afferent ways to the area.



BIBLIOGRAFIA

- ARIENS KAPPERS, C. U.; G. C. HUBER and E. C. CROSBY.
The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including man.
 Hafner Publ. Co., New York, vol. III, 1936-1960.
- BARTELS, P. H.; P. K. BHATTACHARYA, J. C. BELLAMY, G. F. BAHR and M. BIBBO.
Computer generated, syntretic cell images.
 "Acta Cytol.", 18: 155-165. 1974.
- BARTELS, P. H.; M. BIBBO, J. TAYLOR and G. L. WIED.
Cell recognition from the statistical dependence of gray values in digized images.
 "Acta Cytol.", 18: 165-170. 1974.
- BAUCHOT, R., et R. PLATEL.
Aspects quantitatifs de l'encephale de Scincus scincus (L). Étude de la variabilité intraspécifique.
 "Zool. Anz.", Leipzig, 187: 147-174. 1971.
- BECKERS, H. J. A.; R. PLANTEL and R. NIEUWENHUYLS.
The cortical areas of some Squamate Reptiles. Lacerta viridis Chamaleo lateralis and Monopeltis guentheri.
 "Acta Morphol. Neerl. Scand.", 9: 337-364. 1972.
- BERRY, M.; E. M. ANDERSON, T. HOLLINGWRTH and R. H. FLINN.
A computer technique for the stimation of the absolute three-dimensional array of basal dendritic fields using data from projected histological sections.
 "J. Microscopy", 95: 257-267. 1972.
- BERRY, M.; T. HOLLINGWORTH, R. M. FLINN and E. M. ANDERSON.
Dendritic field analysis. A reappraisal.
 "T. I. T. J. Life Sci.", 2: 129-140. 1972.
- BERRY, M.; T. HOLLINGWORTH, E. M. ANDERSON and R. M. FLINN.
Applications of network analysis to study of branching patterns of dendritic fields.
 In.—*Advances in Neurology*. Vol. 12, *Physiology and Pathology of Dendrites*.
 Págs. 217-247. Raven Press, New York. 1975.
- BERTRAM, E. G., and H. K. IHRIG.
Improvements of the Golgi methods by pH control.
 "Stain Tech.", 32: 87-94. 1957.
- BLACKSTAD, T. W.; S. FREGERSLEV, S. LAURBERG and K. ROKKEDAL.
Golgi impregnation with potassium dichromate and mercurous or mercuric nitrate. Identification of the precipitate by X-ray and electron diffraction methods.
 "Histochemie", 36: 247-268. 1973.
- BLACKSTAD, T. W.
Golgi preparations for electron microscopy: controlled reduction of the silver chromate by ultraviolet illumination.
 In.—*Golgi centennial symposium*. M. Santini (Ed.). Págs. 123-132. Raven Press, New York. 1975.

BLACKSTAD, T. W.

Electron microscopy of experimental axonal degeneration in photochemically modified Golgi preparations: a procedure for precise mapping of nervous connections.

"Brain Res.", 95: 191-211. 1975.

BOK, S. T.

A quantitative analysis of the structure of the cerebral cortex.

Proc. Kon. Ned. Akad. Wetenschap. Afdel. Naturk., 35: 1. 1936.

BOK, S. T.

Histonomy of the cerebral cortex.

Elsevier, Amsterdam. 1959.

BOYCOTT, B. B., E. G. GRAY and R. W. GUILLERY.

Synaptic structure and its alterations with environmental temperature: a study by light and electron microscopy of the C. N. S. of lizards.

"Proc. Roy. Soc. Lond." B. 154: 151-172. 1961.

BRAAK, M., and K. JACOB.

Dye staining of neural end-feet light microscopy after glutaraldehyde fixation.

"Stain Tech.", 48: 181-183. 1973.

BRAITENBERG, V.

Histology, histonomic, histologic. Nerve, brain and memory models.

In.—*Progress in Brain Research*. Vol. 2, pág. 160. N. Wiener and J. P. Schade (Eds.). Elsevier, Amsterdam. 1963.

BROWN, A. G.; P. K. ROSE and S. J. SNOW.

Intracellular injection of horseradish peroxidase: A technique for demonstrating the soma, dendrites, axon and axon collaterals of a neurone.

"J. Physiol.", 254: 10. 1976.

CHAN PALAY, V.

A brief note on the chemical nature of the precipitate within nerve fibers after the rapid Golgi reaction: Selected area diffraction in high voltage electron microscopy.

"Z. Anat. Entwickl.-Gesch.", 139: 115-117. 1973.

COLON, E. J., and G. J. SMIT.

The organization of the cerebral cortex. Quantitative aspects.

"Acta Morphol. Neer. Scand.", 7: 309-319. 1971.

COLON, E. J., and G. J. SMIT.

Quantitative analysis of cerebral cortex. A method for analysing basal dendritic plexuses.

"Brain Res.", 22: 363. 1970.

COLONNIER, M.

The tangential organization of the visual cortex.

"J. Anat.", 98: 327. 1964.

COX, W.

Impragnation des zentralen nervensystem mit queksilversalzen.

"Arch. Mikr. Anat.", 37: 16-21. 1891.

COWAN, W. M., and D. F. WANN.

A computer system for the measurement of cell and nuclear size.

"J. Micros.", 99: 331-349. 1973.

CRAIGIE, E. H.

Notes on cyto-architectural features of the lateral cortex and related parts of the cerebral hemispheres in a serie of Reptiles and Birds.

"Trnas. Roy. Soc. Canada", 3: 30-35. 1936.

CROSBY, E. C.

The forebrain of Alligator mississippiensis.

"J. Comp. Neurol.", 27: 325-402. 1917.

CROSBY, E. C.; B. R. DE JONGE and R. C. SCHNEIDER.

Evidence for some of the trends in the philogenetics development of the Vertebrate telencephalon.

In.—*Evolution of the forebrain.* Págs. 117-135. R. Hassler and H. Stephan (Eds.). Thieme, Stuttgart. 1966.

CURWEN, A. O.

The telencephalon of Tupinambis nigropunctatus. I. Medial and cortical areas.

"J. Comp. Neurol.", 66: 375-404. 1937.

DADOUNE, J. P., and V. MEININGER.

Scanning transmission electron miscrocoqy of the dedritic spines in Golgi preparations.

"Comptes Rendus", 280: 2669-2673. 1975.

DART, R. A.

The dual structure of the neopallium: its history and significance.

"J. Anat., Lond.", 69: 1-19. 1934.

DAVYDOVA, T. V., and N. V. GONCHAROVA.

Comparative characteristics of the dendritic spines in three cortical parts of the turtle forebrain.

"Tsitol.", 14: 1314-1321. 1973.

DIAMOND, M. C.; B. LINDNER and A. RAYMOND.

Extensive cortical depth measurements and neuron size increases in the cortex of environmental enriched rats.

"J. Comp. Neurol.", 131: 357-364. 1967.

EAYRS, J. T.

The cerebral cortex of normal and hypothyroid rats.

"Acta Anat.", 25: 160. 1955.

EBBESSON, S. O. E., and T. J. VONEIDA.

The cytoarchitecture of the pallium in the Tegu lizard, Tupinambis nigropunctatus.

"Brain, Behav. Evol.", 2: 431-466. 1969.

EDINGER, L.

Untersuchungen über die vergleichende anatomie des Gehirns. III. Neue studien über das vorderhirn der Reptilien.

"Abhadl. Senkenberg. Nat. Ges.", 19: 313-318. 1896.

EHRlich, P.

Über die methylenblaureaktion der lebenden nervensubstanz.

"Biol. Centralbl.", 6: 214-224. 1886.

ELLIOT SMITH, G.

On the morphology of the cerebral commissures in the Vertebrates, with special reference to an aberrant commissure found in the forebrain of certain Reptiles.

"Trnas. Linn. Soc. Lond.", 8: 455-500. 1903.

- ELLIOT SMITH, G.
A preliminary note on the morphology of the corpus striatum and the origin of the neopallium.
"J. Anat. Lond.", 53: 271-291. 1919.
- FILIMONOF, I. N.
Homologies of the cerebral formations of mammals and reptiles.
"J. Hirnforsch.", 7: 229-251. 1964.
- FISCHER, B.
A neuron field theory: mathematical approaches to the problem of large numbers of interacting nerve cells.
"Bull. Mathe. Biol.", 35: 345-357. 1973.
- GARVEY, C. F.; J. H. YOUNG jr., P. D. COLEMAN and W. SIMON.
Automated three-dimensional dendrite tracking system.
"EEG Clin. Neurophysiol.", 35: 199-204. 1973.
- GEINISHANN, Y. Y., V. N. LARINA and V. N. MATS.
Changes of neurones dimensions as a possible morphological correlate of their increased functional activity.
"Brain Res.", 26: 247-257. 1971.
- GELFAN, S., G. KAO and D. S. RUCHKIN.
The dendritic tree of spinal neurons.
"J. Comp. Neurol.", 139: 385. 1970.
- GLOBUS, A.; M. R. ROSENZWEIG, E. L. BENNET and M. C. DIAMOND.
Effects of differential experience on dendritic spines counts in the rat cerebral cortex.
"J. Comp. Physiol.", 82: 175-181. 1973.
- GOLDBY, F.
The cerebral hemispheres of Lacerta viridis.
"J. Anat.", 68: 157-215. 1934.
- GOLDBY, F., and H. J. GAMBLE.
The reptilian cerebral hemispheres.
"Biol. Rev.", 32: 383-420. 1957.
- GUSEL'NIKOV, V. I., and A. Y. SUPIN.
Visual and auditory regions in the hemispheres of lizard forebrain.
"Fed. Proc. Trans. Sup.", 23: 641-646. 1964.
- HA, H.
A modified Golgi-cox method with counterstain for the study of synapses.
"Anat. Rec.", 155: 59-64. 1966.
- HALL, W. C.
Visual pathways to the telencephalon in reptiles and mammals.
"Brain Behav. Evol.", 5: 95-113. 1972.
- HAUG, H.
Steorological methods in the analysis of neuronal parameters in the central nervous system.
"J. Micros.", 95: 165-180. 1972.
- HAUG, F.
Light microscopical mapping of the hippocampal region, the piriform cortex and corticomedial amygdaloid nuclei of the rat with Timm's sulphide silver method. I. Area dentata, hippocampus and subiculum.
"Z. Anat. Entwickl.-Gesch.", 145: 1. 1974.

- HERRICK, C. J.
The morphology of the forebrain in Amphibia and Reptilia.
"J. Comp. Neurol.", 20: 413-547. 1910.
- JOHNSTON, J. B.
The morphology of the septum, hippocampus and pallial commissures in Reptiles and Mammals.
"J. Comp. Neurol.", 23: 371-384. 1913.
- JOHNSTON, J. B.
Evidence of motor pallium in the forebrain of Reptiles.
"J. Comp. Neurol.", 26: 475-479. 1916.
- KALLEN, B.
On the ontogeny of the reptilian forebrain. Nuclear structures and ventricular sulci.
"J. Comp. Neurol.", 95: 307-348. 1951.
- KATER, S. B., and C. NICHOLSON.
Intracellular staining in Neurobiology.
Springer Verlag, Berlin. 1973.
- KERR, F. W. L.
Structural and functional evidence of plasticity in the central nervous system.
"Exp. Neurol.", 48: 16-32. 1975.
- KETELSTEGERS, J. M.
Localisation histochimique du Zinc dans le telencephale du lezard Lacerta muralis.
"Cellule", 68: 69-75. 1969.
- KING, J. S.
A comparative investigation of neuroglia in representative vertebrates. A silver carbonate study.
"J. Morphol.", 119: 435-465. 1966.
- KRABBE, K. H.
Studies on the morphogenesis of the brain in reptiles.
Copenhagen: Munksgaard.
- KRUGER, L., and E. C. BERKOWITS.
The main afferent connections of the reptilian telencephalon as determined by degeneration and electrophysiological methods.
"J. Comp. Neurol.", 115: 125-141. 1960.
- KRUGER, L.
Experimental analysis of the reptilian nervous system.
"Ann. New York Acad. Sci.", 167: 102-117. 1969.
- LACEY, D. J.
Morphological effects of thermal acclimation on hippocampal dendrites in the Fence lizard: A Golgi and E. M. study.
"Brain Res.", 72: 143-147. 1974.
- LINDSAY, R. D., and A. B. SCHEIBEL.
Quantitative analysis of the dendritic branching pattern of small pyramidal cells from adult rat somesthetic and visual cortex.
"Exp. Neurol.", 45: 424-435. 1974.
- LOHMAN, A. H. M., and G. M. VOGELS-MENTINK.
Efferent and afferent connections of the medio-dorsal cortex in the Tegu lizard, Tupinambis nigropunctatus.
"Acta Morphol. Neer. Scand.", 9: 148-149.

- LOHMAN, A. H. M., and I. VAN WOERDEN-VERKLEY.
Further studies on the cortical connections of the Tegu lizard.
 "Brain Res.", 103: 9-28. 1975.
- LOOS, H. van der.
Some notes on the properties of the Golgi impregnation of vertebrate central nervous system.
 "Anat. Rec.", 151: 480. 1965.
- LOOS, H. van der, and E. M. GLASER.
Semi-automatic quantitation of dendrite characteristics in the cerebral cortex.
 "Anat. Rec.", 145: 295. 1963.
- LORENTE DE NO, R.
Studies on the structure of the cerebral cortex. II. Continuation of the study of the Ammonic system.
 "J. Psychol. Neurol.", 46: 113-177.
- LYNCH, P. G.
Vital staining of nerve fibres and endings.
 "J. Anat.", 118: 405-409. 1975.
- MANNEN, H.
Reconstruction of axonal trajectory of individual neurons in the spinal cord using Golgi-stained serial sections.
 "J. Comp. Neurol.", 159: 357-375. 1975.
- MANNEN, H.
Morphological analysis of an individual neuron with Golgi's methods.
 In.—*Golgi centennial symposium.* M. Santini (Ed.), págs. 61-70. Raven Press, New York. 1975.
- MARIN PADILLA, M.; G. R. STIBITZ, C. P. ALMY and H. N. BROWN.
Spine distribution of the layer V pyramidal cell in man: a cortical model.
 "Brain Res.", 12: 493-496. 1969.
- MARTÍN TRUJILLO, J. M.
Análisis histológico cuantitativo de las áreas corticales de reptiles Squamata: Lacerta galloti, Chalcides viridanus y Tarentola delalandii.
 Tesis Doctoral. Univ. La Laguna. 1976.
- MARTÍN TRUJILLO, J. M., J. RECIDOR and C. LÓPEZ GARCÍA.
Distribution of dendritic tree types in the cerebral cortex of Lacerta galloti.
 "Exp. Brain Res.", suppl. vol. 23: 135. 1975.
- MAYHEM, T. H., and C. K. MOMOH.
Contribution to the quantitative analysis of neuronal parameters: the effects of brased sampling procedures on estimates of neuronal volume, surface area and packing density.
 "J. Comp. Neurol.", 148: 217-229. 1973.
- MAYHEW, T. H., and L. M. CRUZ ORIVE.
Some stereological correction formulae with particular applications in quantitative neurohistology.
 "J. Neurol. Sci.", 26: 503-509. 1975.
- MINELLI, G.
Architettura delle corteccie di alcuni rettili.
 "Arch. Zool. Ital.", 51: 543-573. 1966.

MINELLI, G.

Considerazioni anatomico-comparative sulle corteccie dei rettili.
"Arch. Zool. Ital.", 52: 75-88. 1967.

MITRA, N. L.

Quantitative analysis of cell types in mammalian neocortex.
"J. Anat.", 89: 467. 1955.

MOLLGARD, K., and M. M:551x.

Dendrodendritic gap junctions. A developmental approach.
In.—*Advances in Neurology*. Vol. 12, *Physiology and Pathology of dendrites*,
pp. 79-91.
G. W. Kreutzberg (ed.), Raven Press, New York. 1975.

MOLOWNY, A.; C. LÓPEZ GARCÍA y F. MARÍN GIRÓN.

Estudio citoarquitectónico de la corteza cerebral de reptiles. I. Areas y núcleos corticales en Lacerta galloti, Chalcides sp. y Tarentola mauritanica.
"Trab. Inst. Cajal. Invest. Biol.", 64: 125-158. 1972.

MOLOWNY, A.; C. LÓPEZ GARCÍA, F. MARÍN GIRÓN y J. M. MARTÍN T.

Localización histoquímica de metales pesados y citoarquitectura de fibras ricas en zinc en el Talencéfalo de Lacerta galloti.
"Com. 2.ª Bional Real Soc. Esp. Hist. Nat.", pp. 90-91. 1975.

NAUTA, W. J. H., and S. O. E. EBBESSON.

Contemporary research methods in Neuroanatomy.
Springer Verlag, Berlin. 1970.

NORTHCUTT, R. G.

Analysis of reptilian cortical structure.
"Nature", 210: 848-850. 1966.

NORTHCUTT, R. G.

Architectonic studies of the telencephalon of Iguana iguana.
"J. Comp. Neurol.", 130: 109-148. 1967.

ODGEN, T. E.; J. D. GREEN and R. G. PETERSON.

Graded impregnation of nervous tissue stained by the Golgi procedure.
"Stain Tech.", 49: 81-85. 1974.

PALAY, S. N., and V. CHAN PALAY.

High voltage electron microscopy of the CNS in Golgi preparat.
"J. Micros.", 97: 41-49. 1973.

PASTERNAK, J. F., and T. A. WOOLSEY.

On the selectivity of the Golgi-Cox method.
"J. Comp. Neurol.", 160: 307-313. 1975.

PITMAN, R. H.; C. D. TWEEDLE and M. J. COHEN.

The form of nerve cells. Determination by Cobalt impregnation.
In.—*Intracellular staining in Neurobiology*, pp. 83-97.
S. B. Kater and C. N. Nicholson (Eds.). Springer, Berlin. 1973.

PLATEL, R.

Étude citoarchitectonique qualitative et quantitative des aires corticales d'un Saurien: Scincus scincus.
"J. Hirnforsch.", 11: 31-66. 1969.

PLATEL, R.; H. J. A. BECKERS and R. NIUWENHUYLS.

The cortical areas of Testudo hernanni and Caiman crocodylus.
"Acta. Morphol. Neer. Scand.", 11: 121-150. 1973.

- POWEL, T. P., et al.
The thalamic projection upon the telecephalon in Lacerta viridis.
"J. Anat.", Lond., 94: 528-542. 1960 .
- PURPURA, D. P.
Dendritic spines dysgenesis and mental retardation.
"Science", 186: 1126-1128. 1974.
- RAMÓN Y CAJAL, P.
El encéfalo de los reptiles.
Tipografía Casa Provincial de Caridad, Barcelona. 1891.
- RAMÓN Y CAJAL, P.
Estructura del encéfalo del camaleón.
"Rev. Trim. Microg.", 1: 46-82. 1904.
- RAMÓN Y CAJAL, P.
Nuevo estudio histológico del encéfalo de reptiles.
"Trab. Lab. Invest. Biol. Univ. Madrid", 1: 83-99. 1917.
- RAMÓN Y CAJAL, P.
Nuevo estudio del encéfalo de los reptiles.
"Trab. Lab. Invest. Biol. Univ. Madrid", 16: 309-333. 1918.
- RAMÓN Y CAJAL, S.
Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés.
A. Maloine. Paris. 1911.
- RAMÓN Y CAJAL, S., y F. DE CASTRO.
Elementos de técnica micrográfica del sistema nervioso.
Salvat ed., 1933.
- RAMÓN MOLINER, E.
The histology of the postcruciate gyrus in the cat. II. A statistical analysis of the dendritic distribution.
"J. Comp. Neurol.", 117: 63. 1961.
- RAMÓN MOLINER, E.
The morphology of dendrites.
In.—*The structure and function of the nervous tissue.* Vol. 1. pp. 205-264.
G. H. Bourne (ED). Academic Press. 1968.
- RAMÓN MOLINER, E.
The Golgi-Cox technique.
In.—*Contemporary research methods in Neuroanatomy*, pp. 32-50.
W. J. H. Nauta and S. O. E. Ebbesson (Eds.). Springer, Berlin. 1970.
- REGIDOR, J.; J. M. MARTÍN TRUJILLO, C. LÓPEZ GARCÍA y F. MARÍN GIRÓN.
Estudio citoarquitectónico de la corteza cerebral de reptiles. II. Tipología dendrítica y distribución neuronal en áreas corticales de Lacerta galloti.
"Trab. Inst. Cajal Inverst. Biol.", 65: 1-32. 1974.
- RUIZ MARCOS, A., and F. VALVERDE.
The temporal evolution of the distribution of dendritic spines in the visual cortex of normal and dark raised mice.
"Exp. Brain. Res.", 8: 284-294. 1969.
- RUIZ MARCOS, A., and F. VALVERDE.
Dynamic architecture of the visual cortex.
"Brain Res.", 19: 25-39. 1970.

- RUTLEDGE, L. T.; C. WRIGHT and J. DUNCAN.
Morphological changes in pyramidal cells of mammalian neocortex associated with increased use.
 "Exp. Neurol.", 44: 209-228. 1974.
- SCHADE, J. P.; H. VAN BACHER and E. COLON.
Quantitative analysis of neuronal parameters in the maturing cerebral cortex.
 In.— *Progress in Brain Research*. Vol. 4. Growth and maturation of the brain.
 D. P. Purpura and J. P. Schadé (Eds.). Elsevier, Amsterdam. 1964.
- SCHIBEL, M. E., and A. B. SCHEIBEL.
On the nature of dendritic spines. Report of a workshop.
 "Comm. Behav. Biol.", A, 1: 231-265. 1968.
- SCHIBEL, M. E.; R. D. LINDSAY, V. TOMIYASU and A. B. SCHEIBEL.
Progressive dendritic changes in aging human cortex.
 "Exp. Neurol.", 47: 392-404. 1974.
- SENN, D. G.
The stratification in the reptilian central nervous system.
 "Acta Anat.", 75: 521-552. 1970.
- SENN, D. G., and R. G. NORTHCUTT.
The forebrain and midbrain of some Squamates and their bearing on the origin of snakes.
 "J. Morphol.", 140: 135-152. 1973.
- SHOLL, D.
The quantitative investigation of the vertebrate brain and the applicability of allometric formulae to its study.
 "Proc. Roy. Soc.", B, 135: 243-258. 1948.
- SHOLL, D.
The organization of the cerebral cortex.
 Methuen, London. 1956.
- SMIT, G. J., and E. J. COLON.
Quantitative analysis of the cerebral cortex. I. Aselectivity of the Golgi-Cox staining technique.
 "Brain Res.", 13: 485-510. 1969.
- SMIT, G. J.; H. B. M. UYLINGS and L. VELDMAAT-WANSINK.
The branching pattern in dendrites of cortical neurons.
 "Acta Morphol. Neer. Scand.", 9: 253-274. 1972.
- SMIT, G. J., and H. B. M. UYLINGS.
The morphometry of the branching pattern in dendrites of the visual cortex pyramidal cells.
 "Brain Res.", 87: 41-55. 1975.
- SNOW, P. J.; P. K. ROSE and A. G. BROWN.
Tracing axon and axon collaterals of spinal neurons using intracellular injection of horseradish peroxidase.
 "Science", 191: 312-314. 1976.
- SPITZKA, E. C.
Contributions to encephalic anatomy: The brain of the iguana.
 "J. Nerv. Ment. Dis.", 7: 461-464. 1880.

- STEAN, J. P. B.
Some evidence of the nature of the Golgi-Cox deposit and its biochemical origin.
 "Histochem.", 40: 377-383. 1974.
- STRETTON, A. O. W., and E. A. KRAVITZ.
Neuronal geometry: determination with a technique of intracellular dye injection.
 "Science", 162: 132-134. 1968.
- SZENTAGOTHAJ, J.
The module concept in the cerebral cortex architecture.
 "Brain Res.", 95: 475-497. 1975.
- TEN HOOPEN, M., and H. A. REUVER.
Probabilistic analysis of dendritic branching patterns of cortical neurons.
 "Kybernet.", 6: 176-188. 1970.
- TEWARI, H. B., and J. S. SETHI.
Histochemical mapping of ATPase and simple esterase in the cerebral hemispheres of the Indian lizard, Uromastix hardwickii.
 "J. Anat.", 119: 547-557. 1975.
- TYNER, C. F.
The naming of neurons: Applications of taxonomic theory to the study of cellular populations.
 "Brain Behav. Evol.", 12: 75-97. 1975.
- UTTLEY, A. M.
The probability of neural connexions.
 "Proc. Roy. Soc., B", 144: 229-240. 1955.
- UYLINGS, H. B. M., and G. J. SMIT.
The branching pattern in apical dendrites of cortical neurons.
 "Experientia", 30: 1187-1189. 1974.
- UYLINGS, H. B. M., and G. J. SMIT.
Three dimensional branching structure of pyramidal cell dendrites.
 "Brain Res.", 87: 55-61. 1975.
- VALVERDE, F., and A. RUIZ MARCOS.
Dendritic spines in the visual cortex of the mouse: Introduction to a mathematical model.
 "Exp. Brain Res.", 8: 269-283. 1969.
- VALVERDE, F.
The Golgi method. A tool for comparative structural analysis.
 In.—*Contemporary research methods in Neuroanatomy*, pp. 12-13.
 W. J. H. Nauta and S. O. E. Ebbesson (Eds.). Springer. 1970.
- VONEIDA, T. J., and S. O. E. EBBESSON.
On the origin and distribution of axons in the pallial commissures in the Tegu lizard.
 "Brain Behav. Evol.", 2: 467-481. 1969.
- WANN, D. F.; T. A. WOOLSEY, M. L. DIERKER and W. M. COWAN.
An on-line digital-computer system for the semiautomatic analysis of Golgi impregnated neurons.
 "IEEE Trans. Bio-med. Eng., BM", 20: 233-248. 1973.

WEIBEL, E. R.

Selection of the best methods in stereology.

"J. Micros.", 100: 341. 1974.

ZIEGLÄNSBERGER, W., and C. REITER.

Interneural movement of procion yellow in cat spinal neurones.

"Exp. Brain Res.", 20: 527. 1974.



