

La Serie Universitaria de la Fundación Juan March presenta resúmenes, realizados por el propio autor, de algunos estudios e investigaciones llevados a cabo por los becarios de la Fundación y aprobados por los Asesores Secretarios de los distintos Departamentos.

El texto íntegro de las Memorias correspondientes se encuentra en la Biblioteca de la Fundación (Castelló, 77. Madrid-6).

La lista completa de los trabajos aprobados se presenta, en forma de fichas, en los Cuadernos Bibliográficos que publica la Fundación Juan March.

Los trabajos publicados en Serie Universitaria abarcan las siguientes especialidades:
Arquitectura y Urbanismo; Artes Plásticas; Biología; Ciencias Agrarias; Ciencias Sociales; Comunicación Social; Derecho; Economía; Filosofía; Física; Geología; Historia; Ingeniería; Literatura y Filología; Matemáticas; Medicina, Farmacia y Veterinaria; Música; Química; Teología.
A ellas corresponden los colores de la cubierta.

Edición no venal de 300 ejemplares que se reparte gratuitamente a investigadores, Bibliotecas y Centros especializados de toda España.

Fundación Juan March



FJM-Uni 139-Gen
Estudio citológico de la retina del c
Génis Gálvez, José María.
1031536



Biblioteca FJM

Fundación Juan March (Madrid)

SERIE UNIVERSITARIA



Fundación Juan March

José M. Genis Gálvez

Estudio citológico de la retina
del camaleón.

139 Estudio citológico de la retina del camaleón, José M. Genis Gálvez.

FJM
Uni-
139
Gen
139

Fundación Juan March
Serie Universitaria



139

José M. Genis Gálvez

Estudio citológico de la retina del camaleón.



Fundación Juan March
Castelló, 77. Teléf. 225 44 55
Madrid - 6

Fundación Juan March (Madrid)

*Este trabajo fue realizado con una Beca de la
Convocatoria: Especies y Medios Biológicos, España, 1977
Departamento de BIOLOGIA
Centro de trabajo: Instituto de Biología del Desarrollo
Facultad de Medicina.
Universidad de Sevilla.*

Depósito Legal: M - 33431 - 1980
I.S.B.N.: 84 - 7075 - 182 - 4
Impresión: Gráfica Ibérica, Tarragona, 34. Madrid - 7

I N D I C E

	<u>Página</u>
1. INTRODUCCION	5
2. FOTORECEPTORES	6
3. CELULAS HORIZONTALES	26
4. CELULAS INTERPLEXIFORMES	41
5. CELULAS BIPOLARES	48
6. CELULAS AMACRINAS	63
7. CELULAS GANGLIONARES	79
8. CELULAS DE MULLER	81
9. BIBLIOGRAFIA	91

INTRODUCCION

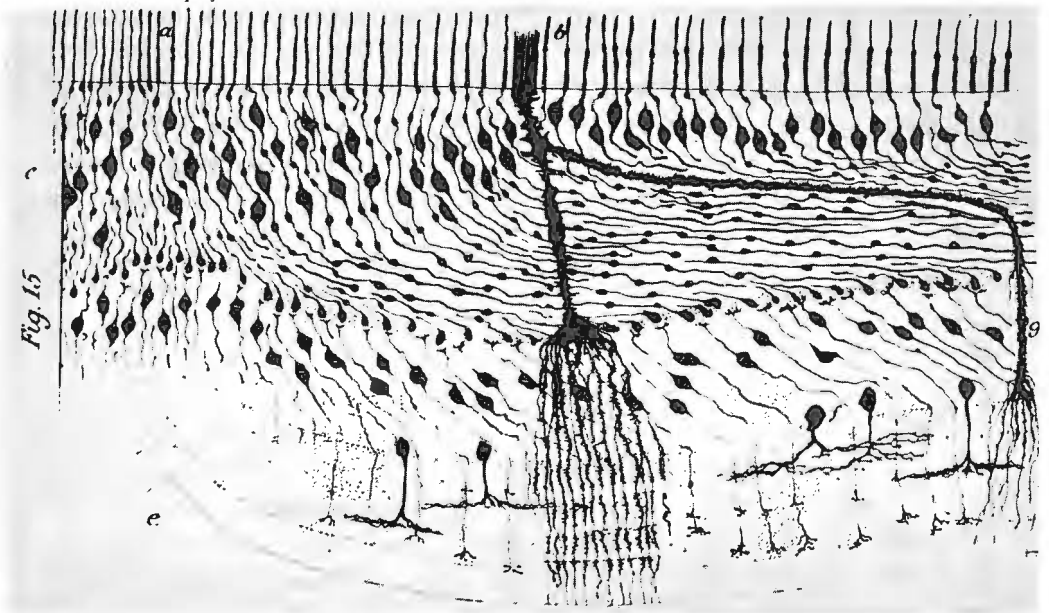
El camaleón es un reptil lepidosaurio del suborden de los saurios vermilingues que se encuentra distribuido en 85 especies sobre las zonas templadas del globo terráqueo. El camaleón común (*Chamaleo chamaleo*), difundido en un habitat que queda comprendido entre el norte africano, Asia Menor, Siria, Arabia, Islas del Mediterraneo Oriental y Sur de España, es una especie ovipara cuya hembra pone, una vez al año, en los meses de Agosto-Septiembre, del orden de 20 á 40 huevos.

Otra especie muy llamativa la constituye el camaleón de Jackson (*Chamaleo jacksoni*) distribuido en el este africano e Isla de Madagascar, cuyos ejemplares alcanzan hasta 75 cms. de longitud estando provistos de tres prominencias frontales que les proporciona un aspecto de animal antídiluviano.

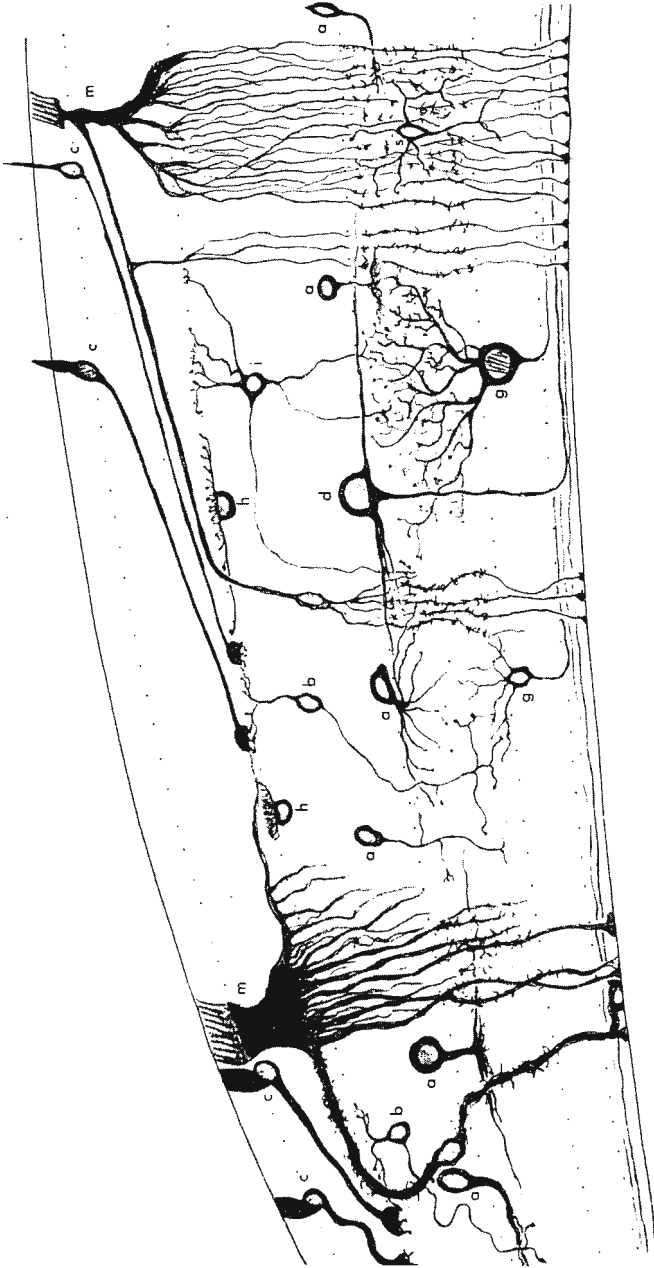
La capacidad defensiva del camaleón en el habitat que ocupan se fundamenta en la inmovilidad y el mimetismo cuya efectividad se ve mermada ante el más importante depredador que posee: el hombre. El desarrollo turístico y tecnológico de las regiones geográficas antes mencionadas afectan seriamente el medio ecológico del camaleón con la consecuente desaparición de gran número de individuos.

El animal posee un gran desarrollo del sistema visual siendo capaz de movilizar asinergeticamente sus ojos, característica que aunque propia de los vertebrados inferiores, alcanza en el camaleón su máximo desarrollo (Rochon-Duvigneaud 1943). El animal dispone de amplios movimientos de sus globos oculares pues además de que éstos sobresalen 2/3 fuera de sus orbitas (Rochon-Duvigneaud 1943), son accionados por un delicado y preciso sistema de 10 músculos extraoculares (Ambrosiani y col. 1980). Para el enfoque de su presa y subsiguiente lanzamiento de su lengua, el camaleón realiza un proceso de convergencia que no es imprescindible toda vez que las experiencias de enucleación y de modificación de sus condiciones ópticas de visión demuestran que el animal puede medir la distancia tanto monocular como binocularmente (Harkness 1977). El camaleón posee una fovea retiniana altamente desarrollada comparable a la que presentan las aves de presa, reconocidas como de una gran capacidad visual.

El presente estudio es un resumen de las investigaciones que hemos realizado sobre la organización citológica de la retina del camaleón, análisis que hemos juzgado de interés ya que la información concerniente a la misma es extraordinariamente reducida. En efecto, dejando aparte algunos estudios sobre detalles citológicos, la organización estructural de la retina es sólo conocida a través de las primitivas investigaciones de Borysiekiewicz (1899), Muller (1857), Krause (1892) y Cajal (1892). El estudio de este último autor sobre la fovea retiniana del camaleón se considera, a pesar de su cortedad, un estudio clásico en el que se fundamentan las descripciones que se hacen de la retina de dicho animal (Rochon-Duvigneaud, 1943).



Citología de la fóvea de la retina del camaleón. Tomado de Cajal 1892



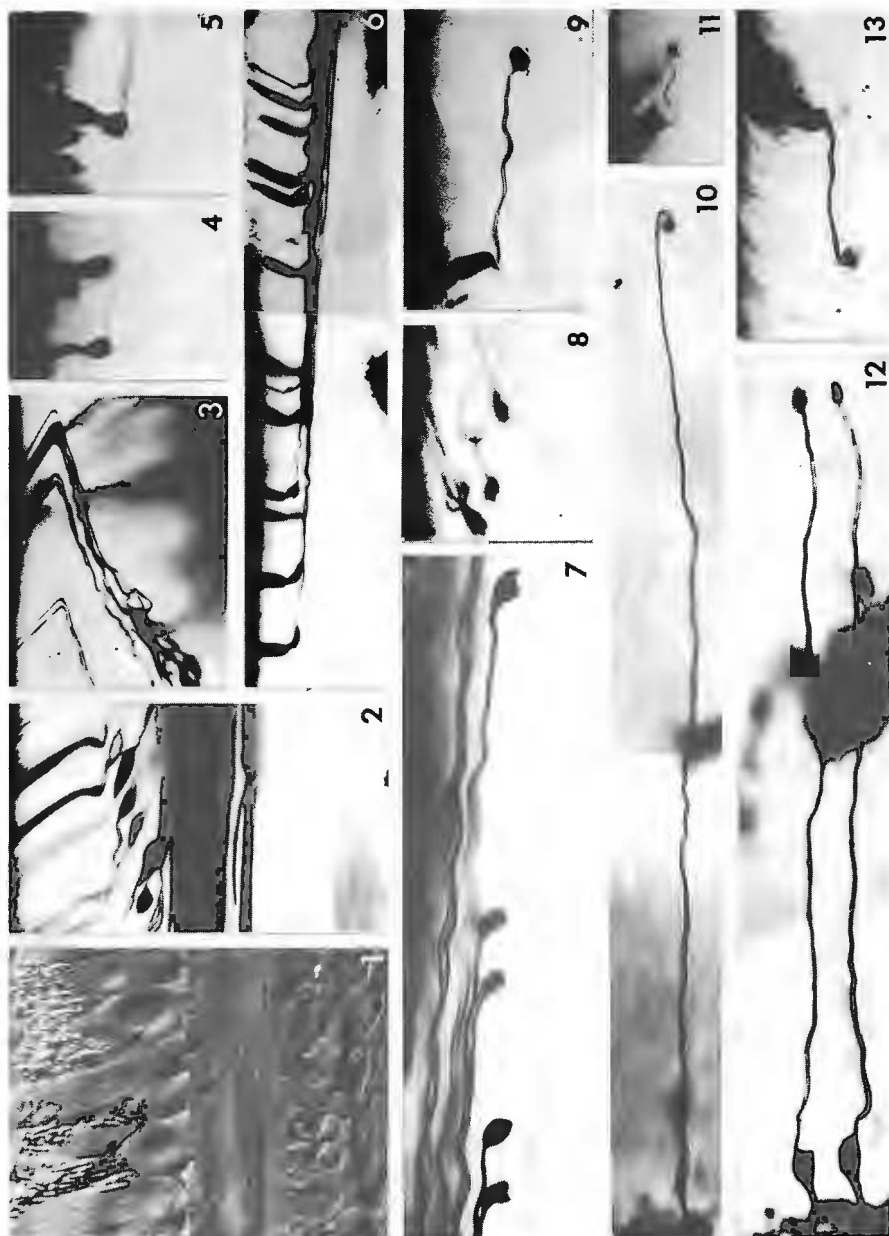
El esquema recoge los diferentes tipos de células observadas por nosotros en la retina del camaleón desde los niveles centrales a los más periféricos: m, células de Muller; c, diferentes tipos de conos; h, células horizontales; b, células bipolares; i, célula interplexiforme; a, células amacrinas; d, célula tipo Dogiel (ganglionar desplazada); s, célula intraplexiforme; g, células ganglionares.

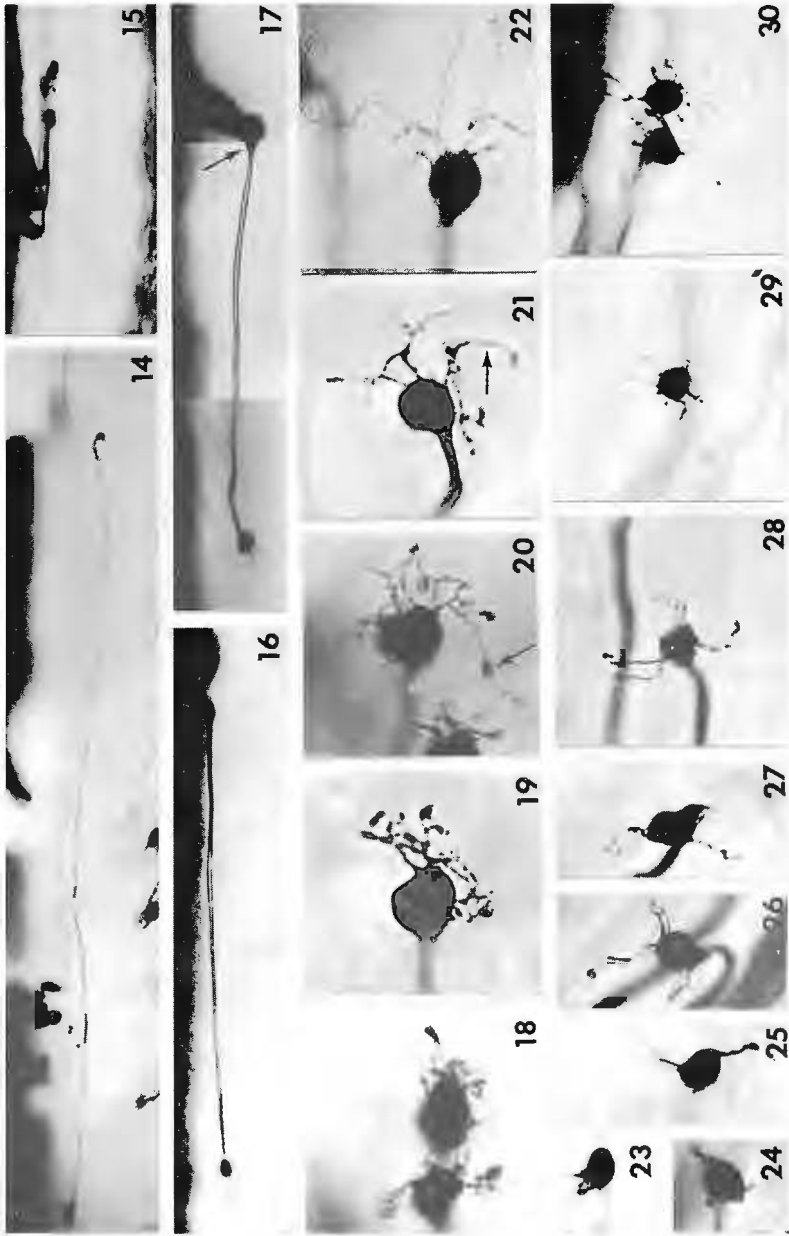
Analizaremos a continuación los distintos tipos de células retinianas que han cubierto nuestras observaciones.

FOTORECEPTORES.

Una de las características esenciales de la retina del camaleón, es la de poseer un único tipo de fotoreceptor, representado por los conos (Muller, 1862; Krause, 1892; Rochon-Duvigneaud, 1943). Los estudios de Cajal (1892, 1972) describen estos receptores como elementos extremadamente largos y delicados, siendo sus segmentos interno y externo de igual grosor a nivel de la retina central. Posteriormente, Borysiekiewicz (1899), clasifica estos conos en cinco tipos diferentes. Un primer grupo de ellos de grueso cuerpo oval cuyo paraboloides no se tiñe con el ácido ósmico, un segundo grupo, constituido por los conos dobles, un tercer grupo de conos con pequeño cuerpo oval, y otro grupo caracterizado por la ausencia de cuerpo oval mientras que el último tipo de cono estaría representado por los conos de la fovea. Recientes estudios sobre la retina del camaleón efectuados con el método de Golgi (Armengol, Prada y Génis-Gálvez, 1978 a y b; Génis-Gálvez, Armengol y Prada, 1979a), muestran la existencia de tres tipologías bien definidas de conos, en base a la longitud de su axón y al grosor de su pedículo sináptico a nivel de la capa plexiforme externa.

Los conos de la fovea de la retina del camaleón, finos y estilizados, poseen un grosor muy similar entre sus segmentos externo e interno (Lam. I, fig. 3), continuándose este último con una fibra externa de considerable longitud, tras una acusada incurvación a nivel de la membrana limitante externa. Esta fibra externa, de carácter dendrítico (Armengol y cols. 1978, b), presenta inflexiones o tortuosidades más o menos acusadas a nivel de la capa nuclear externa, debidas a la existencia a este nivel de los perikarios de los otros conos. A un nivel central en la retina, los conos aumentan el grosor, tanto de su segmento externo como del interno, que siguen siendo sensiblemente iguales en tamaño. Estos conos a nivel de la membrana limitante externa poseen un ligero engrosamiento del que en dirección tangencial emerge su dendrita o fibra externa (Lam. I, fig. 2), que tras un trayecto más o menos largo y flexuoso, finaliza en un perikario fusiforme u oval que se ubica a varios niveles, tanto en la capa nuclear externa como en la capa de Henle. Esta capa, descrita en la fovea del camaleón como exclusivamente fibrilar (Cajal 1892, 1909), ha sido considerada recientemente, y a partir de estudios efectuados con microscopia electró-





Lamina - 1

nica, como una modificación de la capa nuclear externa de la retina de los animales vertebrados (Armengol y cols. 1978 b). Otra morfología de fotoreceptor puede ser detectada a este nivel retiniano central. Se trata de conos de grueso segmento interno, que se continua con un perikario redondeado o ligeramente piriforme, a través de un cuello existente a nivel de la membrana limitante externa (Lam. I, figs. 4 y 5). Dichos conos pueden ser considerados similares a los descritos por Borysikiewicz (1899) como primer tipo de conos (vease pag. 4), o como elementos accesorios del cono doble, cuyo componente principal no se ha impregnado con la plata. El axón o fibra interna de estos fotoreceptores, emerge de una de las porciones laterales del polo vítreo del perikario en ángulo recto, iniciando así su trayecto tangencial hacia la capa plexiforme externa.

Los conos de la retina periférica del camaleón, son más gruesos y robustos que los de la retina central (Lam. I, figs. 6, 9, 11 y 13). Su perikario, de morfología fusiforme, se continua con el segmento interno mediante un pequeño cuello a nivel de la membrana limitante externa, que representa en estos fotoreceptores, a la fibra externa de los conos foveales y parafoveales. El citado estrechamiento, es menos aparente en las zonas retinianas más periféricas, faltando incluso a este nivel (Lam. I, figs. 9, 11 y 15). Asimismo, es posible observar algunos conos finos y estilizados muy similares a los de la fovea y la retina central, que ubican su perikario entre los axones de los restantes fotoreceptores (Lam. I, fig. 6), estos serían los componentes principales del cono doble. En estos niveles periféricos, la capa de Henle es de menor grosor, mientras que los axones que discurren a su través son más tangenciales que los de la retina central (Cajal, 1892, 1909; Armengol y cols. 1978 b).

La observación de la retina periférica del camaleón con la técnica de contraste interferencial de Nomarski, revela algunos núcleos de los conos por fuera de la membrana limitante externa (Lam. I, fig. 1, flecha), tal y como los recogen gráficamente Rochon-Duvigneaud (1943, fig. 266) y Armengol y cols. (1978 b). Destaca asimismo, el gran tamaño que alcanza el paraboloide de algunos fotoreceptores (Lam. I, fig. 1).

Los conos de la retina del camaleón, han sido clasificados en tres tipos distintos según la longitud de su axón y el grosor de su terminal sináptica (Armengol y cols. 1978 a y b; Génis-Gálvez y cols. 1979). Los conos tipo I, poseen un axón de largo recorrido, 450 a 500 micras, por la capa de Henle de la

retina central. El tipo II, presente en la retina central y periferica, cuyo axón es de una longitud media de 350 a 390 micras (Lam. I, figs. 10 y 12). Estos fotoreceptores se caracterizan por la ausencia de fibra externa, que queda sustituida por un pequeño cuello a nivel de la membrana limitante externa. En este caso, el axón o fibra interna es el responsable de la oblicuidad característica de estos conos. El último tipo de fotoreceptor según la longitud de su axón, o tipo III, se ubica en la retina periferica. Estos conos se caracterizan por carecer de una delimitación clara entre sus segmentos internos y sus perikarios (Lam. I, fig. 16), aunque en ocasiones presentan una pequeña muesca o estrechamiento a este nivel (Lam. I, fig. 17). El axón emerge de una de las caras laterales del perikario, con un segmento inicial grueso y fácilmente identificable (Lam. I, fig. 17, flecha). Estos axones, poseen un tamaño medio de 100 a 120 micras en su trayecto hacia la capa plexiforme externa. En las regiones más perifericas de la retina, los conos poseen algunas características que los individualizan. Sus segmentos internos, de considerable grosor, se continúan casi insensiblemente con el perikario, del que parte un axón grueso, de trayecto corto y flexuoso (Lam. I, fig. 9, 11, 13 y 15). Estos axones emergen del polo vítreo del perikario, efectuando en ocasiones una pequeña inflexión recurrente, antes de tomar su dirección definitiva (Lam. I, figs. 9 y 11). Durante su recorrido por la capa de Henle, pueden efectuar inflexiones, e incluso caprichosos bucles, antes de finalizar en la capa plexiforme externa (Lam. I, fig. 8).

Los engrosamientos terminales de las fibras de los conos, son pequeños y no poseen procesos basilares (Cajal, 1972; plancha VI, fig. 15), finalizando en dos estratos en la capa plexiforme externa, donde contactan con dos hileras de expansiones correspondientes a las terminales de las células bipolares (Cajal, 1972). En nuestras observaciones, destacan dos tipos bien definidos de bases o pedículos sinápticos de los conos de la retina del camaleón. De un lado, en la fovea y zonas parafoveales, los axones de tipo I y II finalizan en pequeños pedículos sinápticos a nivel de la capa plexiforme externa (Lam. I, fig. 14) (Armengol y cols. 1978 a y b). Asimismo, los conos cuyo axón es de tamaño mediano, o tipo II, poseen también en la retina central, bases terminales de medio (Lam. I, figs. 12 y 13) y gran tamaño, que poseen en las secciones verticales una morfología piriforme (Lam. I, fig. 7). Los conos de tipo III, o de axón corto, finalizan a nivel de la capa plexiforme externa en un pedículo sináptico de gran tamaño, de forma esférica (Lam. I, fig. 17), u oval (Lam. I,

fig. 9).

Los pediculos sinápticos de los conos, se caracterizan por poseer al menos dos procesos basilares de diferente tamaño y orientación. Así, la observación de retinas en plano, revela la presencia de pequeñas bases con dos o tres expansiones basilares de pequeño tamaño polarizadas hacia un lado del pedicelo, normalmente la porción de este que mira hacia la periferia retiniana (Lam. I, fig. 23), o bien, expansiones asimismo pequeñas que emergen de los polos opuestos de la base (Lam. I, fig. 24), pudiendo ser estos procesos de mayor tamaño (Lam. I, fig. 25). Otras bases, también de pequeño tamaño, 1-1'5 micras, poseen un mayor número de procesos basilares que emergen de ella en forma radiada (Lam. I, figs. 26 a 30). Algunos de estos, de grosor uniforme, finalizan individualmente en un pequeño botón o engrosamiento sináptico (Lam. I, fig. 26), otros procesos basilares, asimismo individuales y de menor grosor, finalizan también en un delicado botón, tras un trayecto más o menos rectilíneo (Lam. I, fig. 27). En otras ocasiones, los procesos basilares se dicotomizan, en expansiones finas que finalizan también en un pequeño botón, tras un recorrido de tamaño variable (Lam. I, figs. 29 y 30, flechas). En conjunto, los procesos basilares amplían el radio del campo sináptico del fotoreceptor, que para estas bases de pequeño tamaño oscila entre 3 y 5 micras.

Las bases de gran tamaño, entre 2 y 3 micras, parecen un plexo fibrilar más complejo, que se forma por sucesivas dicotomías de varios procesos basilares principales en número variable de 3 a 5, siendo poco frecuente la observación de procesos basilares micros. Estos plexos basilares, se encuentran formando en ocasiones campos sinápticos de pequeño tamaño, alrededor de 4 micras (Lam. I, figs. 18 y 19), mientras que en otros casos amplía enormemente dicho campo que oscila entre 6 o más micras (Lam. I, fig. 20 a 22). En estas bases de gran campo dendrítico suele existir un proceso basilar, bien principal o como rama dicotómica de alguno de ellos, que posee un mayor recorrido que el resto, finalizando asimismo en un botón sináptico de mayor grosor que los demás (Lam. I, figs. 20 y 21, flecha), o en una dicotomía terminal (Lam. I, fig. 22)

La capa plexiforme externa, quedaria pues constituida, como una gran malla fibrilar que ampliaría enormemente el campo de difusión de los impulsos de los fotoreceptores, facilitando así su interconexión a nivel de las células horizontales y bipolares (vease pag.15a 23). Contrariamente a lo que postuló Cajal (1892, 1909, 1972), según el cual, la ausencia de apéndices basilares, mantendría la individualidad del impulso transmitido por los conos, a través de toda

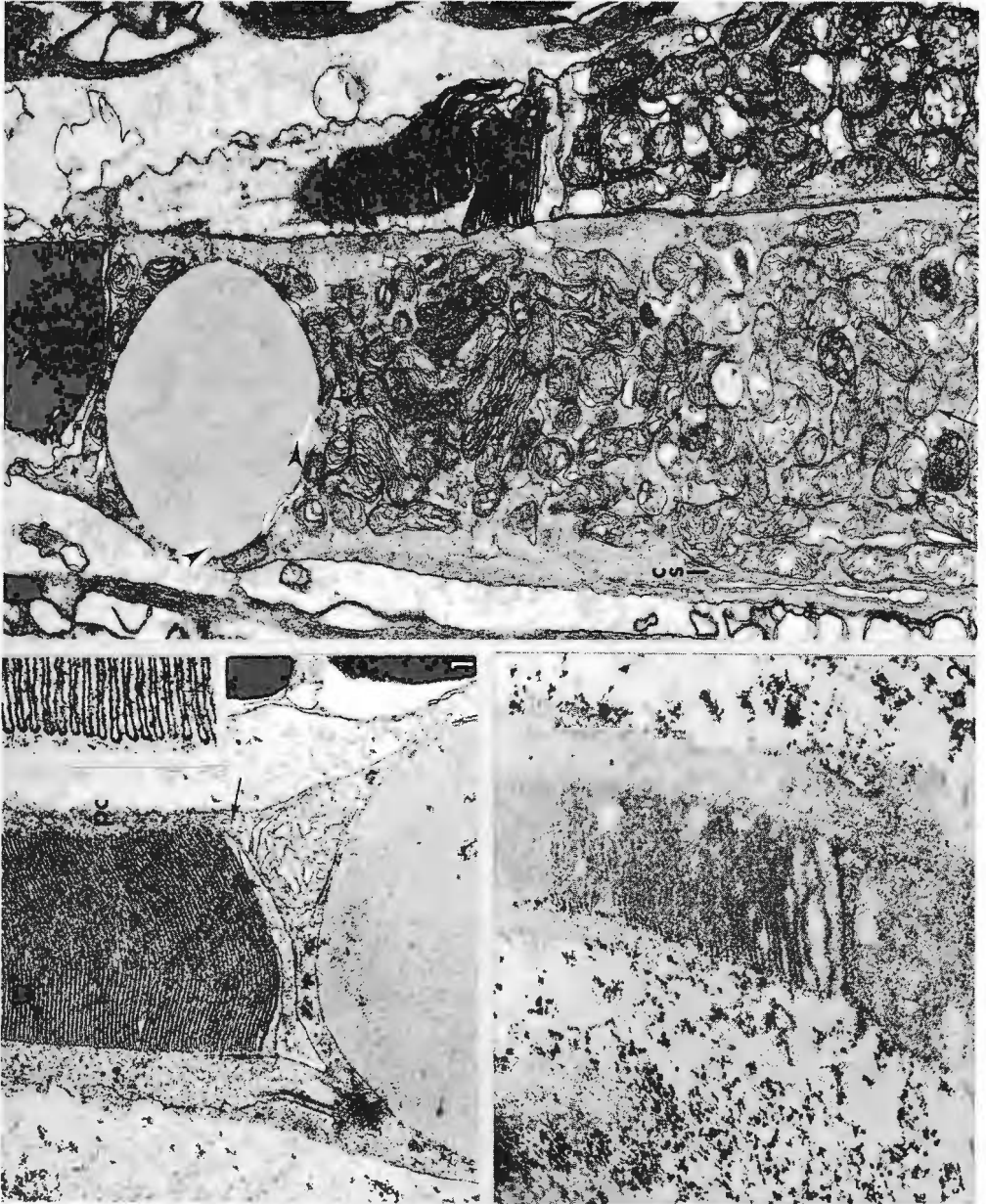
la capa nuclear interna. De otro lado, la existencia de un solo tipo de fotoreceptor, representado por los conos (Muller, 1862; Krause 1892; Cajal 1892 y 1972; Rochon-Duvigneaud, 1943; Armengol y cols. 1978 a y b; Génis-Gálvez y cols. 1979a), y el gran trayecto de sus axones, son las tres características esenciales de las células visuales de la retina del camaleón.

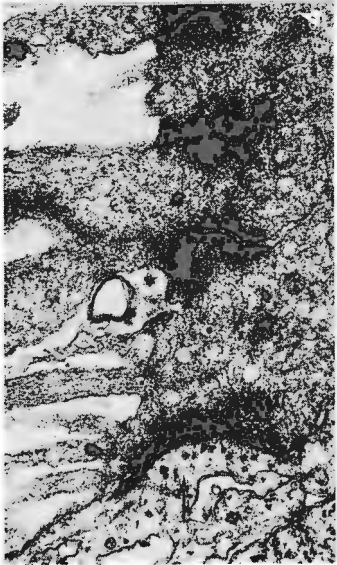
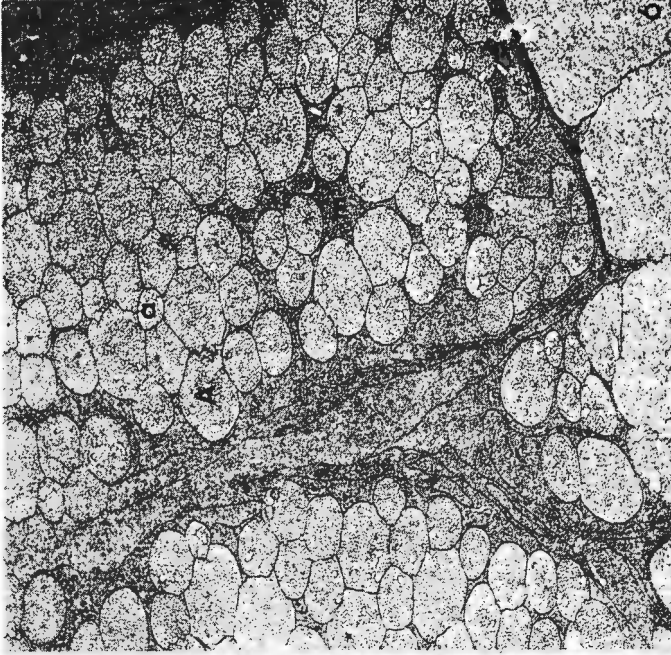
Ultraestructuralmente, pueden distinguirse dos tipos de conos en la retina del camaleón, representados por los conos simples y los conos dobles. En ambos tipos, la morfología de sus segmentos externos es idéntica y similar a su vez a la descrita para las diversas especies animales (De Robertis and Lasansky, 1961; Cohen, 1963, Nilsson, 1965; Dowling, 1967; Gayoso y cols., 1977; Kinney and Fisher, 1978). Dichos segmentos consisten en una pila densa de discos de doble membrana que contienen los pigmentos visuales (Young, 1976).

Los discos que componen los segmentos externos de los conos del camaleón, poseen unas dimensiones que oscilan entre 100 y 120 Å, mostrando dicho segmento una estriación repetida cada 180-190 Å (Lam. II, fig. 1, recuadro), estas dimensiones son equiparables a las encontradas por De Robertis y Lasansky (1961) en el ratón, y Nilsson (1965) en la rana *pipiens*.

Los iniciales estudios ultraestructurales de los discos membranosos del segmento externo de los fotoreceptores, mostraron su morfología pentalaminar, correspondiente a la fusión de dos unidades de membrana (Moody and Robertson, 1960, Sjostrand, 1960), conservándose no obstante su separación a nivel de los extremos del disco (Dowling, 1967). Esta fusión de membrana, estaría provocada por las técnicas histológicas usuales. Así, posteriores estudios, muestran la existencia de un espacio intrasacular evidente. No obstante los estudios mediante criofracturas de los segmentos externos de los bastones, indican una total oclusión del lumen en los citados saculos (Yamada, 1979). Según se desprende de nuestras observaciones (Lam. II, fig. 1, recuadro), los saculos del segmento externo de los conos de la retina del camaleón, mantienen constantemente un espacio intrasacular de 20 Å, poseyendo las membranas del disco un tamaño de 45 a 55 Å, dimensiones muy similares a las observadas en otros animales y con el uso de diversas técnicas (Nilson, 1965; Blaurock and Wilkins, 1969; Gras and Worthington, 1969; Vanderkooi and Sundaralingan, 1970).

Los discos del segmento externo de los conos se continúan con la membrana plasmática, hecho claramente evidenciado en su porción basal (Lam. II, fig. 1, flecha). Esta característica de los conos, es compartida con los bastones en





Lamina -- 2

esta porción basal, mientras que en las porciones más esclerales del segmento externo, los discos de los bastones se muestran como saculos independientes, tanto en los mamíferos como en los vertebrados inferiores (Cohen 1963, 1969; Dowling 1967; Young 1969).

La conexión del segmento externo y del segmento interno de los fotoreceptores, se efectúan mediante un cilio modificado de situación excéntrica (Lam. II, fig. 1). Nuestras observaciones ratifican la ausencia de filamentos centrales en este cilio, tal y como describen varios autores, tanto en animales vertebrados como invertebrados (Cohen, 1960, 1961, 1965; Brown et al. 1963; Eakin 1965; Thurm, 1965; Wersall, Folck and Lundquist, 1965; Holmberg, 1970; Mason, Fager and Abrahamson, 1973). En los mamíferos, un segundo puente citoplasmático conecta ambos segmentos del fotoreceptor, estando separado del cilio conector mediante un canal abierto al espacio extracelular (Richardson, 1969; Rodieck, 1973). Los conos de la retina del camaleón, al igual que los de la retina humana (Cohen, 1965), no poseen este segundo puente de unión (Lam. II, fig. 1). El segmento externo se encuentra rodeado periféricamente por una serie de finas expansiones citoplasmáticas del segmento interno (Lam. II, fig. 1, pc), denominados procesos calicales por Cohen (1963). Dichos procesos parecen poseer un papel puramente mecánico, impidiendo la rotación del segmento externo sobre el eje excéntrico representado por el cilio de conexión (Rodieck, 1973).

La característica que define quizás con mayor claridad las diferencias entre los segmentos externos de los conos y bastones, radica en el hecho de su comunicación o no con el espacio extracelular. Así, el uso de marcadores extracelulares, evidencian esta característica en función de su penetración o no penetración entre los saculos del segmento externo. El lantano ha sido utilizado para este fin en la retina de los vertebrados, tanto en mamíferos como no mamíferos (Cohen, 1968, 1970). En todas las ocasiones, el citado marcador se ha infiltrado en los segmentos externos de los conos mientras que a nivel de los bastones, se encuentran extracelularmente, dando imágenes de exclusión muy características. Laties and Liebman (1970) usando como marcador el amarillo proción, llegan a los mismos resultados al observar, mediante microscopio de fluorescencia, a los segmentos externos de los conos como una superficie brillante amarillo-anaranjado, mientras que los bastones solo aparecen bordeados por una fina línea externa de similar coloración. Nuestras observaciones, usando lantano como marcador extracelular, muestran que los segmentos externos de los fotorecep-

tores de la retina del camaleón, poseen todas las relaciones características de los conos con el espacio extracelular (Lam. II, fig. 2). De otro lado, no han sido observadas imágenes de exclusión similares a las que presentan los bastones. Este hecho, ratifica que los únicos receptores de la retina del camaleón son los conos.

Los conos de la retina de algunos animales vertebrados, presentan en la porción escleral de sus segmentos internos, una gota de inclusión lipídica de morfología esférica u oval, observándose a veces, con una morfología piriforme, sobre todo en los peces teleosteos (Berger, 1966). Gotas diversamente coloreadas han sido descritas en varios vertebrados, como en las aves diurnas, donde se han detectado gotas de coloración roja, amarilla, verde y amarillo-verdosa (Meyer, Cooper and Gernez, 1965; Gallego, 1976; Gayoso, Diaz-Flores y Garrido, 1978; Armengol, Prada, Génis-Gálvez, 1979). Algunas de estas gotas, se encuentran distribuidas en todos los campos retinianos con la misma densidad, mientras que otras presentan una distribución topográfica característica (Duke-Elder, 1958; Meyer and May, 1973). La presencia de gotas coloreadas es propia de los animales de hábito diurno, en algunos de los cuales, como en las aves diurnas, no ha podido detectarse la existencia de gotas coloreadas (Meyer y cols. 1965; Gallego, 1976; Gayoso y cols, 1978; Armengol y cols. 1979). Por el contrario, las gotas incoloras y amarillentas, parecen ser las únicas existentes en las retinas de las aves de hábito nocturno (Gallego, 1976). Los estudios bioquímicos actuales, revelan que las gotas de grasa incoloras, se encuentran constituidas por lípidos insaturados, mientras que diversos carotenoides, serían los responsables de los diversos colores encontrados en las mismas (Coulombre, 1958; Meyer y cols. 1965).

La misión fisiológica de las gotas lipídicas, se han relacionado clásicamente con la visión del color, al actuar como filtros de absorción y condensación de los rayos luminosos, disminuyendo de este modo las posibles aberraciones cromáticas. También se les atribuye el papel de aceptores de hidrogeno para el proceso de respiración (Walls and Judd, 1933; Meyer y cols. 1965; Bowmaker and Knowles, 1977).

Los estudios realizados en la retina del camaleón, describen la presencia de un único tipo de gota de grasa (Rochon-Duvigneaud, 1943; Armengol, Prada y Génis-Gálvez, 1980 a). Aunque en ocasiones, es posible encontrar ligeras variaciones ultraestructurales entre ellas (Génis-Gálvez, Armengol y Prada, 1979a).

Las gotas de grasa se ubican tanto en los conos simples, como en el cono principal de los conos dobles, estando ausentes siempre en el componente accesorio de dichos conos. Independientemente de su ubicación, en uno u otro tipo de cono, las gotas de grasa poseen una morfología ovalada, con unas dimensiones que oscilan alrededor de 3'5 micras para su eje mayor, y de 1'5 micras para su eje menor. Dicho eje mayor, adquiere una disposición transversal con respecto al eje longitudinal del fotoreceptor (Lam. II, fig. 3). La matriz lipídica finamente granulosa, presenta una electrodensidad muy homogénea, encontrándose en ocasiones, suaves veladuras de mayor densidad en su interior.

La membrana que envuelve a las gotas de grasa, irregularmente uniforme, presenta en gran número de ocasiones, refuerzos o puntos densos de unión con las membranas externas de las mitocondrias que la rodean (Lam. II, fig. 3, flechas cortas). Estas mitocondrias, circundan a la gota en todo su perímetro. Aquellas mitocondrias que se ubican en el límite escleral de la gota, son pequeñas, con crestas tubulares y poseen asimismo un eje mayor transversal.

Las mitocondrias que componen el elipsoide del cono son de mayor tamaño, y en las regiones internas del mismo, son esféricas o pleomorfas, mientras que en las porciones externas poseen una morfología oval o alargada. Destaca la disposición transversal de las mismas conforme más escleralmente se sitúan en el elipsoide, colorándose sus crestas paralelas al eje mayor de la mitocondria (Lam. II, fig. 3 E), siendo frecuente observar adhesiones entre las membranas mitocondriales a este nivel. Asimismo, se detecta una mayor electrodensidad de la matriz mitocondrial en estas porciones esclerales. Al igual que en el límite externo o escleral, las mitocondrias que se sitúan en su límite interno son también de disposición transversal (Lam. II, fig. 3, flecha).

El interior de la gota de grasa, presenta frecuentemente invaginaciones de su membrana, con un contenido menos electrodensito que el resto de la matriz lipídica, destacando la ausencia de mitocondrias a nivel de las citadas invaginaciones membranosas (Lam. II, fig. 3, flechas cortas).

Se ha resaltado la íntima relación existente entre las gotas lipídicas y las mitocondrias del elipsoide, habiéndose propuesto un origen mitocondrial para las citadas gotas, según un mecanismo de degeneración grasa mitocondrial (Berger, 1966), o mediante un proceso de secreción sin alteración mitocondrial (Pedler and Tansley, 1963). En la retina del pollo, se ha postulado la coexistencia de ambos mecanismos, aunque no se han detectado imágenes de transforma-

ción mitocondrial (Gayoso y cols., 1977, 1978). Recientemente, se ha propuesto dos procesos diferentes de formación para dichas gotas. Uno de ellos consiste en la fusión de varias mitocondrias y posterior degeneración grasa de las mismas. El otro mecanismo consiste en la fusión unimitocondrial previa transformación grasa de las mismas (Armengol y cols. 1979).

Al igual que en los teleosteos (Berger, 1966, Kunz and Wise, 1978), las mitocondrias del elipsoide de los conos de la retina del camaleón, poseen un gradiente de maduración vítreo-escleral, pudiendose considerar a las gotas como un estadio final de mitocondria modificada, tal y como propone Berger (1964, 1966) en la retina del guppy. No obstante, la existencia de contactos entre la membrana de las gotas de grasa y las mitocondrias, parece indicar un mecanismo de mantenimiento del contenido lípidico de las gotas, mediante un proceso de secreción sin alteración mitocondrial, similar al propuesto en la retina del geko (Pedler and Transley, 1963).

En el interior de las gotas de grasa de la retina de la rana, se ha detectado autorradiográficamente la presencia de proteínas de las laminillas del mismo (Young, 1976). La observación de pequeñas dehiscencias en la membrana de las gotas (Lam. II, fig. 3) (Armengol y cols., 1979), y la existencia del mecanismo de renovación anteriormente citado, hacen pensar en una salida parcial del contenido de esta matriz hacia porciones mas esclerales del fotoreceptor. Hecho que podría asociarse al transporte proteico y a la renovación del contenido lipídico de las lamelas del segmento externo del cono (Armengol y cols. 1980 a).

El paraboloides de los conos de la retina del camaleón, al igual que los de la retina de otros vertebrados, estan compuestos por una red compleja de reticulo endoplasmico liso que encierra un gran número de particulas de glucogeno (Génis-Gálvez y cols., en preparación). Nuestras observaciones coinciden con las efectuadas por Nguyen y Nguyen (1970), al detectar cuatro estadios o formas del paraboloides segun exista un predominio reticular o un predominio glucogénico. Estas cuatro fases se ubican en un orden sucesivo, dependiendo mas de la fisiología del cono en el momento de la fijación, que de características morfológicas específicas para cada fotoreceptor.

El mioide es la zona de conexión entre el segmento interno y el perikario del cono, a nivel de la membrana limitante externa. En esta región se ubican normalmente el aparato de Golgi, una gran cantidad de ribosomas y cisternas de

reticulo endoplasmico rugoso. Asimismo, el gran número de microtúbulos existentes a este nivel, otorga unas características contractiles especiales a esta porción del cono (Warren and Burnside, 1978). En el camaleón, y sobre todo a nivel de la fovea y zonas parafoveales, este mioide conecta con la fibra externa, de caracter típicamente dendrítico (Génis-Gálvez y cols., en preparación).

Los estudios autoradiograficos con aminoacidos marcados, han demostrado que la síntesis proteica del fotoreceptor se realiza en el mioide (Young 1967, Young and Droz, 1968, Young, 1976).

En los conos de los peces teleosteos, se han descrito cisternas íntimamente relacionadas con la membrana plasmática del fotoreceptor (Engstrom, 1963; Berger, 1967). Estas cisternas sublemmales estan también presentes en los conos del camaleón (Lam. II, fig. 3, C.S.L.). Dichas estructuras han sido observadas en varias neuronas retinianas (Missotten, 1965; Dowling and Boycott, 1966; Stell, 1967; Raviola and Raviola, 1969; Fisher and Goldman, 1975; Armengol, Prada and Génis-Gálvez, 1980 b). Aunque el significado funcional de dichas cisternas no esta esclarecido en la actualidad, han sido relacionadas con los procesos metabolicos a nivel de la membrana plasmática, asi como con la renovación de la misma (Rosenbluth, 1962; Herndon, 1963; Sloper, 1973; Sumner, 1975; Watanabe and Burnstock, 1976; Armengol et al. 1980 b). Las particulares características de estas cisternas de los fotoreceptores, asi como su situación intermedia entre la zona de su síntesis proteica o mioide y el segmento externo hacen pensar en su activa participación en el transporte de las proteínas sintetizadas que van a intervenir en los procesos de renovación de las lamelas del segmento externo del fotoreceptor.

La membrana limitante externa esta constituida por la unión mediante contactos desmosomicos especializados de las células de Muller entre si y con los fotoreceptores (Prada, Armengol y Génis-Gálvez, 1979; Tonus and Dickson, 1979). A nivel de estos contactos, los microtubulos del mioide del cono, adoptan una orientación paralela a la unión (Lam. II, fig. 4, flecha).

La inyección de particulas electrodensas, tales como el dióxido de torio o la ferritina, en el interior del vítreo, muestran la existencia de una via de difusión intrarretiniana, a nivel del espacio intercelular existente entre las células de Muller (Smelser, Ishikawa and Pei, 1965). Los estudios "in vitro" sobre la difusión de ferrocianuro en la retina, efectuados con microscopia electronica, demuestran que los depositos densos de ferrocianuro de cobre

penetran a nivel de la membrana limitante interna, no ocurriendo este fenómeno en la membrana limitante externa (Lasansky and Wald, 1962). Nuestras observaciones usando lantano como marcador extracelular, evidencian, no obstante, la difusión del mismo en los desmosomas que forman la membrana limitante externa (Lam. II, fig. 5, flechas).

Otra de las características distintivas de los conos de la retina del camaleón, es la longitud de sus fibras internas o axones, que discurren de un modo tangencial por la capa de Henle hasta finalizar en las bases que forman la capa plexiforme externa (vease pags. 6 y 7).

La capa de Henle se define como una zona meramente fibrilar (Armengol y cols. 1978 a). Al microscopio electrónico, los paquetes de fibras que constituyen dicha capa, están formados por axones (Lam. II, fig. 6, a, A) y por expansiones gliales (Lam. II, fig. 6, m) (vease pag.53). Los axones de los conos poseen diversos tamaños, destacando fundamentalmente un tipo pequeño con un diámetro de unas 0'6 micras (Lam. II, fig. 6, A). Ambos tipos se caracterizan por agruparse en un patrón estructural en forma de lobulillo, cuyo centro está ocupado por un axón de pequeño diámetro, rodeado normalmente de 4 ó 5 axones de mayor diámetro (Lam. II, fig. 6, flechas). Los axones de pequeño tamaño, parecen corresponderse con los axones del tipo I, y los de mayor diámetro con los del tipo II. Los estudios realizados sobre la ultraestructura de los axones de los conos de la retina, señalan la existencia de una distribución uniforme de los microtubulos en su interior (Kuwabara, 1965). Los axones tipo II, son sensiblemente iguales a los descritos con un número aproximado de 250 microtubulos. No obstante, los axones tipo I, poseen una menor cantidad de microtubulos, entre 50 y 100.

Los axones de los conos que se sitúan durante su trayecto en las proximidades de la capa plexiforme externa, muestran la transición de axón a base, en la que destaca una disminución en el número de microtubulos y un acúmulo inicial de vesículas sinápticas (Lam. II, fig. 6, flecha) (Armengol y cols., 1978 b).

La retina del pollo posee un patrón de organización de los fotorreceptores de tal modo que a nivel de sus segmentos externos, adoptan una disposición geométrica en hexágono o pentágonos, en los que los vértices estarían ocupados por los distintos tipos de fotorreceptores, existiendo a la vez un receptor que ocuparía el centro de esta estructura (Morris, 1970). Debido a que el camaleón

solo posee conos en su retina, la sustitución de los diversos receptores que ocupan los vertices y el centro de esta estructura, por conos, daría una imagen que se correspondería fielmente con la estructuración en lobulillos de los axones de estos fotorreceptores a nivel de la capa de Henle (Armengol y cols., 1978 b).

La capa plexiforme externa, de la retina del camaleón, se caracteriza por poseer un único estrato sináptico, cuyos elementos presinápticos se encuentran constituidos por los pies o bases de los conos (Lam. IV, fig. 1, p). Dichos pedículos se agrupan en grupos de 3 a 4 bases que se encuentran separados de las otras bases, aisladas o en grupos, por el citoplasma de las células de Muller (Prada y cols. 1979; Génis-Gálvez y cols. 1979a).

La característica ultraestructural de los pedículos son similares a las descritas en diversos animales vertebrados (Rodieck, 1973; Dowling, 1974). Estos pedículos realizan entre ellos contactos por proximidad, del tipo *thigh* o *gap junctions* que se muestran como adelgazamientos de la membrana, o como interrupciones de la misma (Lam. IV, figs. 1 y 3, flechas) debidas a la fijación.

Las bases contactan con las expansiones de las células horizontales y bipolares mediante dos tipos de sinapsis diferentes. De un lado, las células horizontales forman los elementos laterales de las triadas de las sinapsis en barra, siendo las células bipolares los elementos centrales de las mismas (Lam. IV, figs. 1, 2 y 3). En este tipo de sinapsis las dendritas que forman los elementos laterales, muestran invaginaciones de pequeño tamaño (Lam. IV, fig. 3, flecha fina), estos elementos representan finas ramificaciones secundarias de estas dendritas terminales en el interior del fotorreceptor, de un modo muy similar al descrito en la retina de la trucha (Chéze et Gas, 1973).

El otro tipo de sinapsis, son los denominados sinapsis convencionales o contactos basales. Al igual que en el *Xenopus* (Chen and Witkowsky, 1978), el elemento postsináptico está formado por las terminales dendríticas de las células bipolares (Lam. IV, fig. 3, b). Es característica la existencia de proyecciones densas en la membrana presináptica de estos contactos basales (Lam. IV, fig. 3), similares a las descritas en el resto de las sinapsis del Sistema Nervioso Central (Gray, 1977).

CELULAS HORIZONTALES.

Las células horizontales son neuronas retinales situadas en los límites externos de la capa nuclear interna que proyectan todas sus expansiones a la capa plexiforme externa donde intervienen en interacciones laterales. Tras una apropiada estimulación de la retina las células horizontales producen respuestas graduales sostenidas conocidas como potenciales S (Svaetichin 1956; Werblin and Dowling, 1969; Kaneko, 1970; Steimberg and Schmidt, 1970, Matsumoto and Naka, 1972).

Aunque se ha argumentado de que existe una relación entre los tipos C y L de potenciales S y la tipología de la célula horizontal, no ha podido establecerse sin embargo una clara correlación morfofuncional (Hashimoto, Saito, Miller y Tomita, 1973, Kaneko, 1973). Por otro lado existen datos que indican que las interneuronas horizontales actúan mediando las interacciones oponentes entre los propios receptores (Baylor et al. 1971). Por lo tanto la taxonomía tipológica de las células horizontales parece esencial para una mejor comprensión de los registros fisiológicos. En los vertebrados inferiores el tamaño considerable de las células retinales ha facilitado el registro eléctrico de los potenciales S, lo que a conducido a un mejor conocimiento de la retina fotópica y escotópica y del papel desempeñado por la célula horizontal en la transmisión intraretiniana (Werblin and Dowling 1969, Kaneko 1971, 1973, Saito et al. 1974, Leeper y Copenhagen 1979).

Los datos morfológicos sobre la tipología de las células horizontales en los reptiles son muy escasos debido a que la impregnación de dichas células, por el proceder de Golgi, en dichos animales es muy poco efectiva (Cajal, 1894). El interés se ha polarizado en el análisis de las células horizontales de la tortuga, donde los estudios iniciales de Lasansky (1971) señalan la existencia de dos tipos de células horizontales y los más recientes de Gallego, 1978 y de Leeper (1978 a) que lo cifran en tres y cuatro tipos respectivamente. Estos últimos autores describen en la citada retina un tipo de célula horizontal provisto de axón, que con anterioridad no había podido ser claramente detectado, y cuya expansión terminal es la única estructura que contacta con los bastones (Leeper, 1978 b).

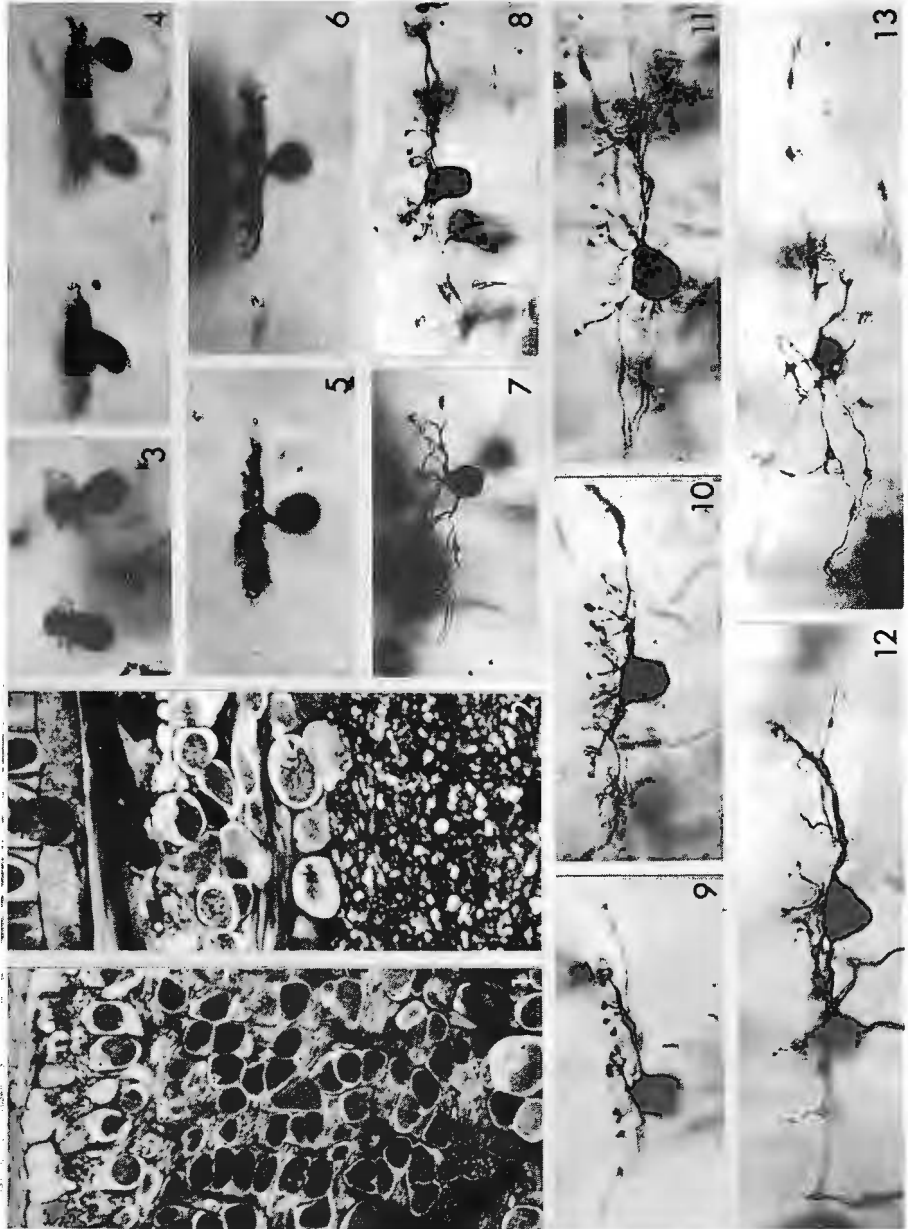
El estudio de la célula horizontal de la retina del camaleón lo considera-

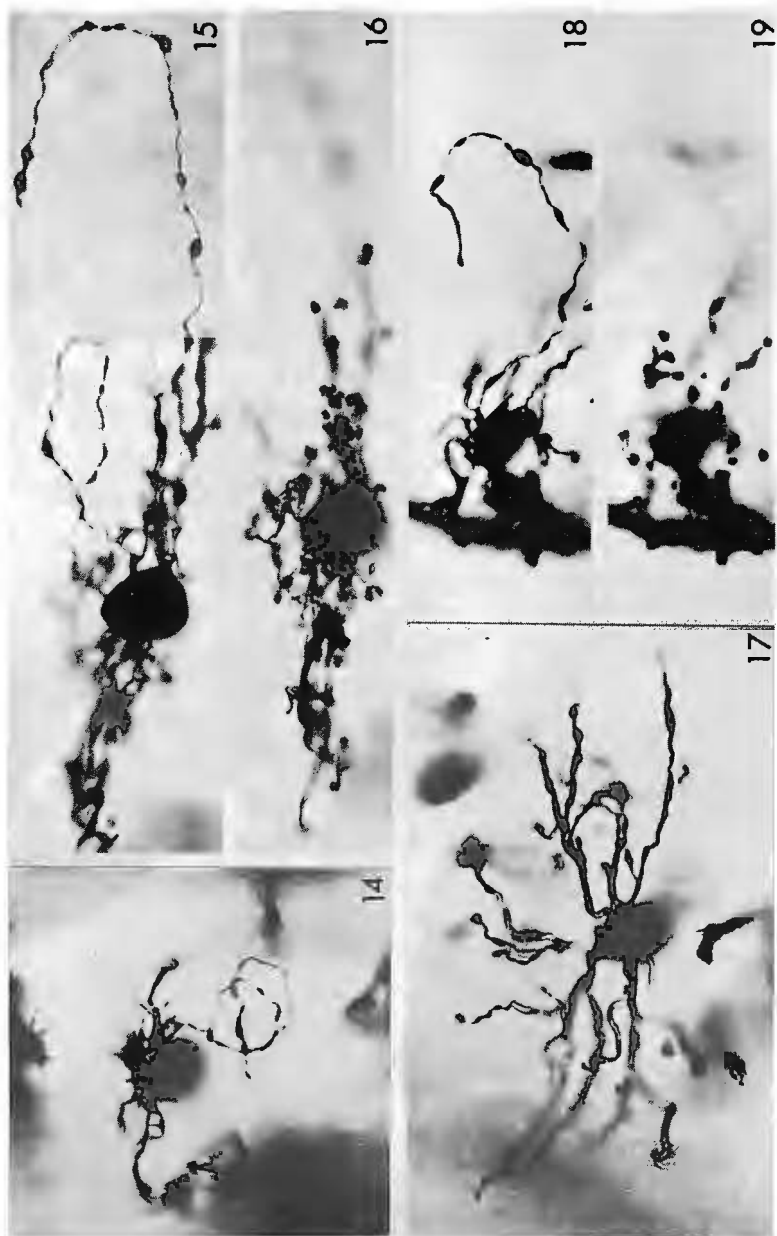
mos de gran interés ya que la organización citológica de la retina de este animal es practicamente desconocida. El estudio clásico sobre la misma realizado por Cajal (1894), no hace siquiera mención a la existencia de células horizontales. Por otro lado y como se ha señalado, los análisis sobre tipología celular muestran que el camaleón posee una retina compuesta exclusivamente de conos en la capa de fotoreceptores (Borysiekiewicz, 1887; Muller, 1862; Krause, 1892; Rochon-Duvigneaud, 1943).

Las células horizontales, de la retina del camaleón, presentan una organización estratificada similar a la que se encuentra en la retina de otros animales vertebrados. Sus perikarios pueden verse en el límite externo de la capa nuclear interna, formando una densa capa que separa los receptores de las células bipolares. Tanto en la parte central de la retina como en la periferia (Lam. 3, fig. 1 y 2) la organización planar de las neuronas horizontales constituye una capa irregular de perikarios con formas variables, unas veces esféricas otras ligeramente ovoideas. Los somas horizontales se sitúan a distinta profundidad sin una clara estratificación evidenciando a veces una orientación vertical y en otras una posición horizontal. Sus núcleos son esféricos, usualmente con un sólo nucleolo y muestran frecuentemente suaves indentaciones. Las células horizontales muestran un citoplasma claro y perikarios de considerables dimensiones lo que contrasta con el escaso citoplasma y menores dimensiones que ofrecen las células bipolares cuyos núcleos son además más pequeños y oscuros. La capa plexiforme externa es fácilmente reconocible entre los perikarios de las neuronas horizontales y las bases terminales de los receptores.

Las superficies laterales de los perikarios de las células horizontales se encuentran flanqueados por expansiones esclerales de células bipolares pero también lo están por densas expansiones de las células de Muller, tanto de su expansión principal como de las accesorias. Las figuras 3 a 19 de la lámina 3 recojen células horizontales representativas de los principales tipos morfológicos que hemos encontrado, desde la fovea hasta la periferia en las secciones verticales de la retina. Aunque existen variaciones morfológicas transicionales evidentes pueden concretarse la existencia de dos tipos principales de células horizontales según la forma y el diámetro de sus expansiones en la capa

plexiforme externa. El tipo I de célula horizontal posee en la vecindad de la fovea un patrón de ramificación muy restringido que cubre un campo pequeño de la capa plexiforme (Lámina 3, figs. 3 y 4). El cuerpo celular es piriforme y





Lamina - 3

posee en su polo escleral una masa de cortas y finas expansiones rectilíneas que alcanzan la plexiforme externa, en una extensión de 4 a 5 micras. Creemos que este tipo de células horizontales son parecidas a las descritas por Cajal (1933) en la *lacerta viridis* con la denominación de "cellules en broche". En nuestros preparados no hemos podido detectar ninguna rama de largo recorrido que presenta una estructura típica de terminal axónica. A partir de la fovea la célula horizontal tipo I muestra un patrón paralelo de transición en el que el campo retiniano cubierto por sus expansiones se incrementa. Las células situadas en puntos intermedios muestran a menudo en su sector escleral una rama principal vertical que rápidamente se divide en una o dos expansiones laterales tangenciales (Lam. 3, figs. 5 y 6). En ocasiones estas expansiones se originan separadamente del propio perikario. En uno y otro caso las expansiones se dicotomizan proporcionando finalmente cortas ramas verticales que finalizan en acúmulos de espinas sinápticas.

Las células horizontales periféricas del tipo I se diferencian de las centrales no solo en la extensión de su campo dendrítico sino además porque carece de la típica masa de cortas fibras del sector escleral del perikario, el cual aunque posee un tamaño parecido muestra una forma poligonal usualmente irregular y ocasionalmente fusiforme (Lam. 3, figs. 7 a 12). Un número variable de dendritas principales, surgen lateralmente del polo externo del soma en dirección opuesta y tangencial lo que proporciona a la célula un aspecto bipenachado y en ocasiones estrellado cubriendo un área de 40 a 70 micras. Algunas de las dendritas no se extienden tan lejos siendo en realidad bifurcaciones de las dendritas principales que suelen ramificarse en expansiones cada vez más finas durante su curso por el neuropilo de la capa plexiforme externa. De estas expansiones tangenciales nacen otras más finas, más cortas y verticales que finalizan en espinas que sinaptan con los pies de los receptores. Estas expansiones preterminales son ligeramente más largas que las de las células de los campos centrales y se muestran más separadas entre sí pero no obstante se hacen densas en la vecindad del perikario. Suelen finalizar bien en espinas aisladas o lo que es más frecuente en acúmulos de tres a cuatro botones sinápticos. Entre las células horizontales del tipo I, se observa uno de pequeño tamaño que aunque posee largas expansiones laterales carece por completo de expansiones presinápticas cortas (Lam. 3, fig. 13). Este tipo pequeño de célula horizontal I, se observa más frecuentemente en la periferia de la retina. En el tipo I de célula horizontal se observa en ocasiones que una de sus expansiones es más larga que

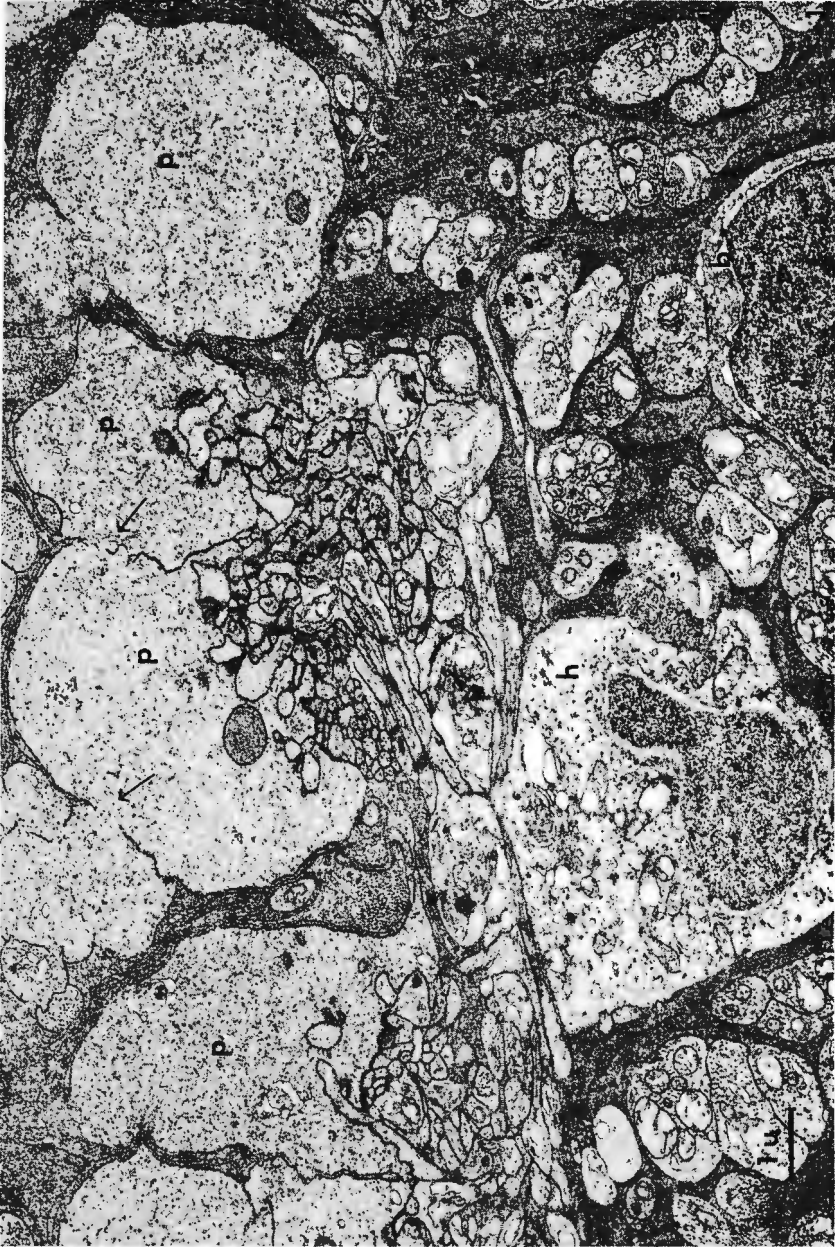
las restantes mostrando además engrosamientos en su recorrido que suele ser ondulado formando asas y ovillos. Esta particularidad es observable tanto en células de pequeñas dimensiones como en otras de mayor tamaño. Nunca hemos podido detectar terminal axónica en la célula horizontal tipo I (Lam. 3, figs. 14 a 18).

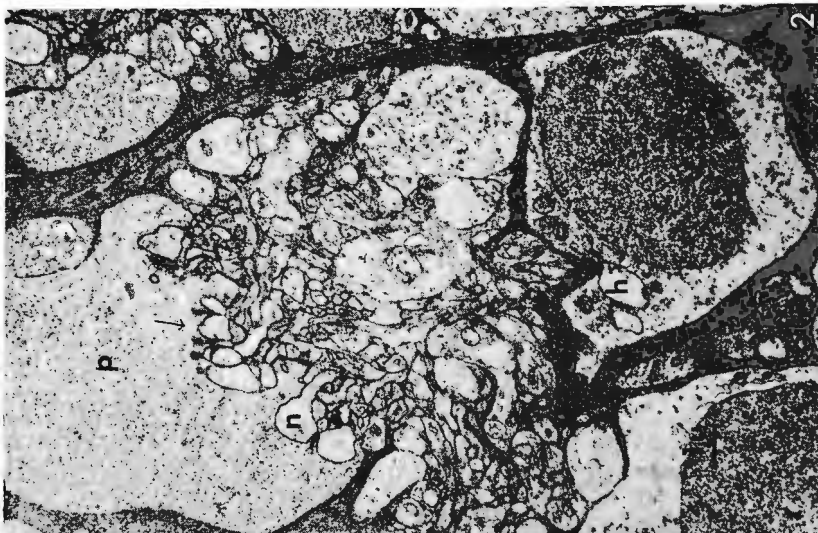
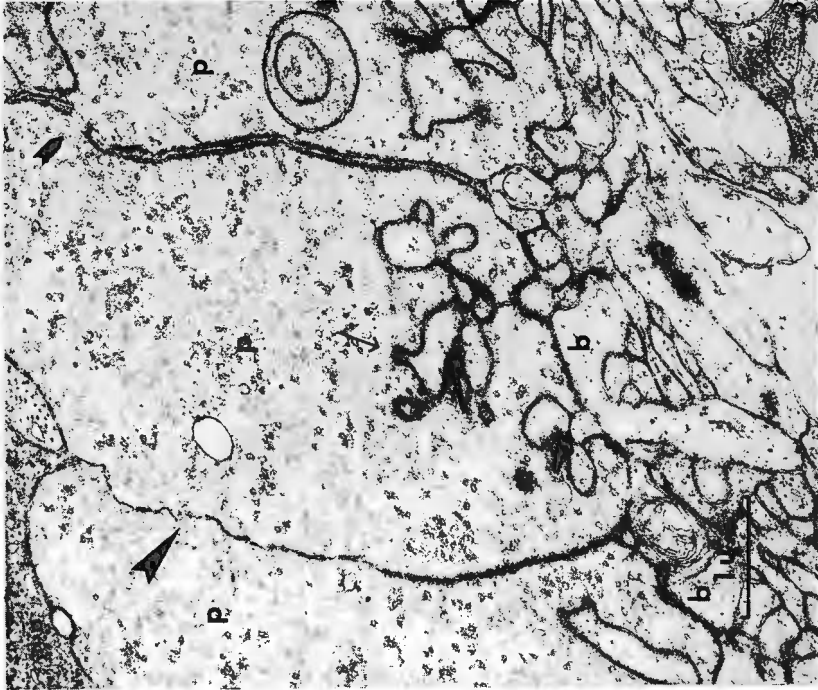
El tipo II de célula horizontal (Lam. 3, fig. 17) es una célula de forma estrellada con expansiones flexuosas características y provistas de escasas espinas sinápticas aisladas o formando parejas. La célula tipo II carece de axón y es idéntica a la descrita en las aves por Mariani y Leure du Prée (1977), Galligo (1976) y por nosotros mismos (Génis et al. 1979), como células estrelladas sin axón. Las características básicas de las células horizontales del camaleón observadas al microscopio electrónico parecen ser similares a las descritas en la retina de las aves. Aparte del tamaño celular, no existen diferencias ultraestructurales esenciales entre las células parafoveales y las periféricas. Son células de citoplasma claro tanto en el perikario como en sus prolongaciones lo que ayuda grandemente a su identificación.

Según la forma del perikario el núcleo es usualmente redondo u oval y a veces ampliamente indentado en las células periféricas. El contenido cromático del núcleo es fino y uniformemente granulado estando el nucleolo situado en su centro. El número de mitocondrias es bastante alto, así como su forma y tamaño encontrándose polarizadas en la porción escleral del perikario. El complejo de Golgi tiene también una localización parecida. El retículo endoplasmático rugoso y los ribosomas libres son bastante escasos. (Lam. 4, figs. 1 y 2).

Las expansiones principales de las neuronas horizontales forman un plexo en el estrato vítreo de la capa plexiforme externa que se dispone cerca del polo escleral del perikario. Estas expansiones poseen una estructura similar a la del soma conteniendo además mitocondrias y frecuentemente uno o dos centrosomas.

Al igual que en otros vertebrados el patrón de conexiones sinápticas de las finas expansiones de las células horizontales se establecen con los pedículos de los fotorreceptores, como se indicó más adelante (Sjostrand, 1959; Müssotén, 1965; Dowling, 1974). A nivel de la base de los pedículos los botones sinápticos están a veces profundamente invaginados. Hemos seguido seriadamente las terminales sinápticas de las células horizontales desde los procesos principales hasta los pedículos de los conos donde se observa que dichas espinas





forman los elementos laterales de las triadas en las típicas sinapsis en barra (ribbon synapse). Las triadas y diadas adyacentes pueden compartir terminales sinápticas las cuales suelen ser de tamaño considerable, de forma esférica aunque a veces se muestran colapsadas (Lam. 4, fig. 1). Las expansiones de las células horizontales que intervienen en la sinapsis muestran ramificaciones en forma de evaginaciones, de 500 a 700 μ m de diámetro, que son semejantes pero no tan numerosas como las que se observan en el *Salmo irideus* (Chezé et Gas, 1973). (Lam. 4, fig. 3).

En la superficie basal de los pedículos de los conos se observan uniones especializadas (basal junctions). Hasta el momento presente no tenemos una absoluta evidencia de la identidad de la célula cuyos procesos intervienen en esta sinapsis, pero es de suponer que se traten de células bipolares. Las sinapsis basales cubren grandes áreas en la superficie vítrea de los pedículos, pero se encuentran separadas por amplias zonas de contactos no especializados.

Una notable característica de la retina del camaleón, como se indicó, es su carencia en receptores bastones. Esta característica morfológica puede ser de gran interés cuando se analiza la actividad funcional de las células retinales como sucede con la tortuga, un reptil cuyas células visuales son predominantemente conos (Baylor and Fuortes, 1970; Hashimoto et al, 1973; Lasansky 1971; Leeper and Copenhagen, 1979). Nuestras observaciones parecen indicar que en la retina del camaleón solamente el tipo cono de fotoreceptor se encuentra presente finalizando en la capa plexiforme externa. En este sentido el camaleón presenta una característica diferencial con la tortuga cuya población de bastones representa el 10% de la población de células visuales.

Segun se ha visto, los pedículos de los conos en la retina del camaleón, incrementan su tamaño, así como su oblicuidad desde la fovea a la periferia en donde se hacen más raros y dispersos. Nuestras observaciones sobre el patrón de distribución de las células horizontales señalan que de manera paralela y al menos en uno de los tipos descritos la extensión del campo dendrítico se incrementa a medida que nos alejamos de la fovea hacia los campos periféricos. Es lógico suponer que ambos hechos se encuentren relacionados y que el aumento de tamaño del campo dendrítico en la célula horizontal, asegure las necesidades funcionales de la dispersión y separación que se aprecia en los conos periféricos.

El dato más discordante que se recoje de nuestras observaciones sobre las

células horizontales es la carencia de terminales axónicas en cualquiera de los dos tipos descritos. En especial el tipo I de célula horizontal, que se describí en el presente trabajo, es un tipo ampliamente representativo de la retina de los animales vertebrados donde casi siempre se ha demostrado que posee un axón provisto de una terminal característica. Una doble explicación nos sugiere este hecho. O bien que nuestros procedimientos técnicos no han sido suficientemente óptimos (vease Boycott et al. 1978) o bien que realmente las células carezcan de expansión axónica. Esta última posibilidad encuentra una base razonable en el hecho de que han sido muy numerosas las observaciones y distintas las variantes al proceder de Golgi que se han utilizado. También pensamos que la carencia de axón pueda deberse a que la retina del camaleón carece de fotorreceptores bastones los cuales se encuentran sinápticamente conectados en la retina de otros animales a las terminales axónicas de las células en brocha. (Kolb, 1970; Gallego, 1976 a).

Las expansiones arrosariadas con trayectos recurrentes en forma de bucles que hemos detectado en algunas células horizontales periféricas del tipo I podrían ser considerados como axones cuya arborización terminal no hubiera sido correctamente impregnadas. Sin embargo es de notar que las células horizontales de los teleosteos presentan axones cuya estructura terminal es extraordinariamente simple (Cajal, 1892; Weiler and Zettler, 1979) y que además no sinaptan con los receptores (Stell, 1975; Weiler, 1977). En el curso del desarrollo, las células horizontales del pollo (Génis et al. 1980) que aun no han diferenciado su terminal axónica, presentan fibras arrosariadas de trayecto complejo que son muy semejantes a las que hemos observado en el presente estudio. Somos del criterio por el momento de que las fibras arrosariadas presentes en las células horizontales tipo I no son axones incompletamente impregnados sino estructuras reales cuyo significado axónico o nó, debe aun ser dislucidado.

Una clasificación tipológica de las células horizontales de la retina atendiendo al patrón de las expansiones dendríticas puede conducir a una apreciación muy subjetiva sobre el número de tipos existentes, como es el caso de las células horizontales de la retina del gato (Gallego, 1976 a; Boycott et al. 1978) o de la tortuga (Muller, 1857; Lasansky 1971; Hashimoto et al. 1973; Leeper, 1978).

En el presente estudio hemos simplificado su clasificación sobre la base de informaciones recogidas en la retina de las aves (Génis et al. 1979 a). Es de

notar sin embargo que dentro de las células tipo I de la retina del camaleón podrían segregarse varios tipos tal y como se ha hecho para la tortuga (Gallego, 1976 a; Leeper, 1978). Entre la célula tipo I de situación parafoveal y la ubicada en la retina periférica existen diferencias morfológicas acusadas que podrían justificar su separación y clasificación independiente. Pero la existencia de una progresiva ampliación del campo dendrítico paralela a la excentricidad de la retina nos hace inclinar o considerarlas por el momento en un sólo grupo, ya que carecemos de datos morfológicos funcionales que justifiquen una diversificación tipológica.

CELULAS INTERPLEXIFORMES.

En la actualidad se reconoce la existencia de un sexto tipo de neuronas en la retina de los vertebrados. Su presencia fue primeramente demostrada por microscopia de fluorescencia en los teleosteos (Ehinger, Falck y Laties, 1969). Posteriormente, Gallego (1971) examinando retinas procesadas mediante la técnica de Golgi encontró tipos citológicos similares a los observados por Ehinger et al. (1969) y a los que llamó interplexiformes.

A partir de entonces, las células interplexiformes han sido observadas, con distintas técnicas, en la mayoría de los mamíferos (Laties, 1972; Dawson y Perez, 1973; Boycott, Dowling, Fisher, Kolb y Laties, 1975; Dowling, Ehinger y Hedden, 1976; Kolb y West, 1977; Fisher, 1979). En este grupo de animales, al igual que en anfibios, reptiles y pájaros se ha demostrado la existencia de neuronas conteniendo catecolaminas como posibles transmisores sinápticos (Ehinger y Falck, 1969; Schie y Laties, 1971; Ehinger 1967; Hanschild y Laties, 1973) aun que dichas neuronas segun Dowling et al. (1976) se corresponden con las células interplexiformes, Boycott et al. (1975) niegan que estas células sean farmacológicamente iguales en todos los tipos de vertebrados.

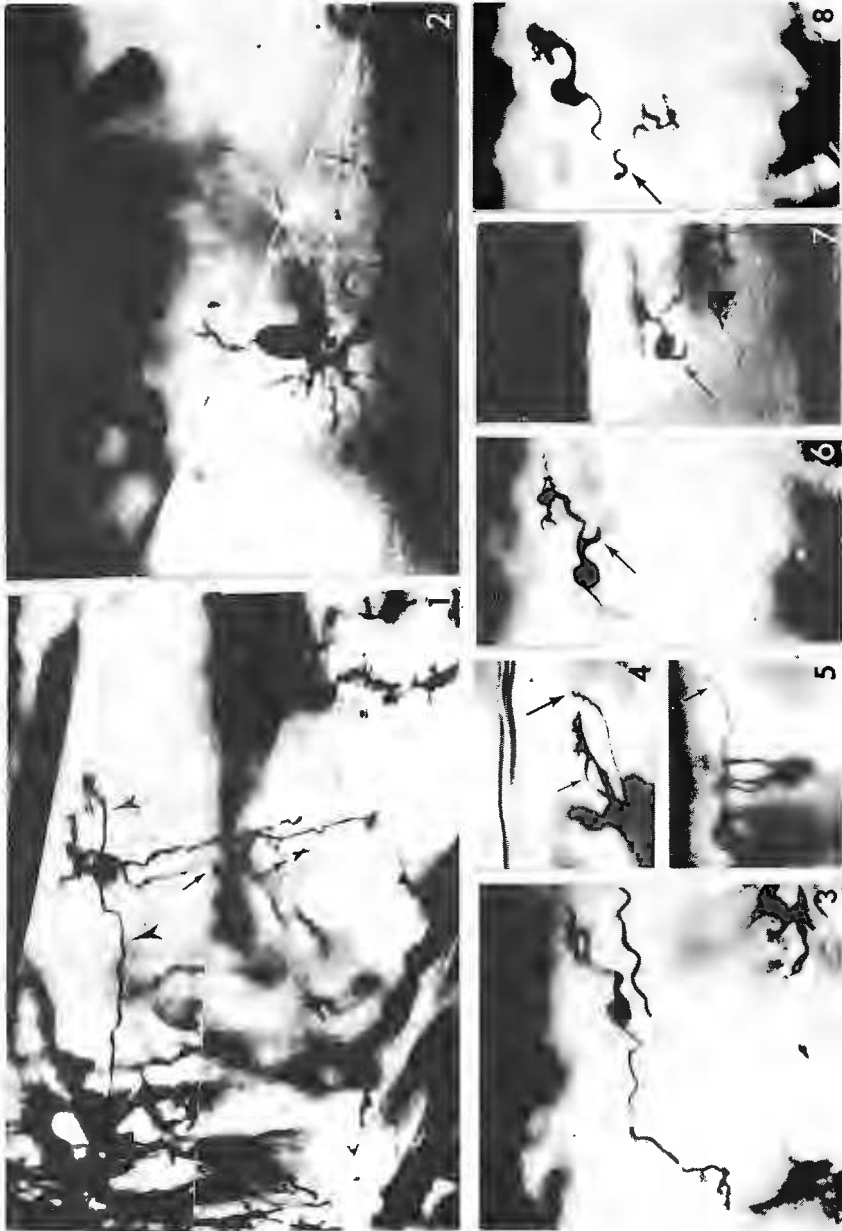
En las retinas de camaleón teñidas mediante el método de tinción de Golgi Colonnier (1964) y Stensaas (1967) hemos observado células interplexiformes que por sus características morfológicas hemos dividido en dos tipos a los que llamamos I y II.

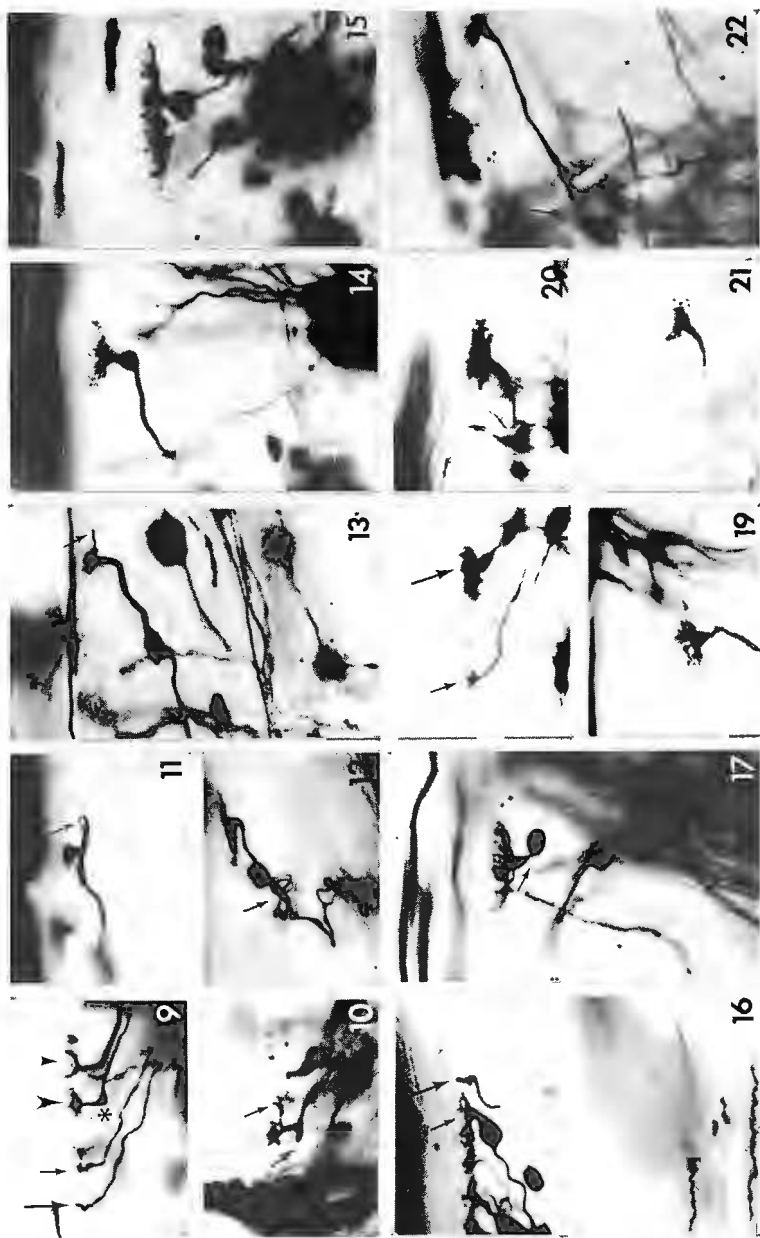
La célula interplexiforme tipo I se localiza en la retina central, posee un perikario más o menos redondo que se ubica en la capa nuclear interna a nivel de los cuerpos de células bipolares externa (Lam. I, fig. I). De él parten

prolongaciones que se proyectan en distinto sentido. Una prolongación es ascendente, se origina en el polo apical del cuerpo celular y recorre un corto trayecto vertical hasta la capa plexiforme externa donde se divide en pequeñas ramas que terminan libremente tanto en el estrato externo como interno, formando una arborización de expansiones apretadas y pequeño campo dendrítico. Dos prolongaciones son horizontales (Lam. V, fig. 1, cabeza de flechas) y salen en sentido opuesto de los polos laterales del perikario en su sector escleral. Una de ellas recorre tangencialmente la capa nuclear interna. Después de efectuar un corto recorrido por dicha capa toma una dirección vertical y alcanza la capa plexiforme externa, ramificándose de manera similar a la prolongación ascendente. La otra prolongación tangencial, presenta un recorrido por la capa nuclear interna mayor que la anterior, tras el cual cambia de sentido y se dirige hacia la capa plexiforme interna. A este nivel termina dividiéndose en pequeñas ramas. La prolongación descendente parte del polo basal del cuerpo celular, inmediatamente se divide en dos prolongaciones que atraviesan en sentido radial la capa nuclear interna. Al llegar a la capa plexiforme interna una de ellas termina en la primera subcapa originando una arborización de pequeño campo dendrítico (Lam. V, fig. 1, flecha fina), la otra prolongación se bifurca en ramas colaterales a distintos niveles de la capa plexiforme interna (Lam. I, fig. 1, flecha larga) para terminar en la quinta subcapa formando un ramillete de pequeñas fibras.

La célula interplexiforme tipo II (Lam. V, fig. 2) se encuentra situada en la retina periférica. Su cuerpo celular se ubica en la zona más interna de la capa nuclear interna, junto a los cuerpos de las células amacrinas. De su borde superior parte una fina prolongación en dirección ascendente que al llegar a la capa plexiforme externa se dicotomiza y alcanza el estrato externo e interno respectivamente. Del borde inferior del perikario salen dos tipos de prolongaciones, unas cortas y numerosas que se extienden por la primera subcapa de la capa plexiforme interna (Lam. V, fig. 2, flecha fina) y otras, de un considerable grosor que a su paso por la capa plexiforme interna dan ramas colaterales a distintos niveles, atraviesa la capa de células ganglionares, y llega hasta la capa de fibras del nervio óptico, caminando una cierta distancia entre sus fibras (Lam. V, fig. 2, flecha larga).

Desde que se dio a conocer la existencia de la célula interplexiforme se





Lamina - 5

penso que esta podría compartir los caracteres que definen a las células amacrinas (Polyak, 1941; Ehinger, Falck y Laties, 1969; Gallego, 1971), o a las células bipolares (Rodieck, 1973). Sin embargo, por las observaciones realizadas creemos que es un tipo celular con identidad propia, ya que si bien las células interplexiformes tipo II, comparten con las células amacrinas el mismo nivel de ubicación de sus cuerpos celulares en la capa nuclear interna (Gallego, 1971), el patrón de ramificación en la capa plexiforme interna de la célula interplexiforme es totalmente diferente al de las células amacrinas. Por otra parte, podría existir cierta semejanza morfológica entre el tipo I de célula interplexiforme y la célula bipolar al compartir ambas la característica de localización somática y dos procesos, uno en dirección escleral y otro en dirección vítrea, pero se diferencian en que la célula bipolar nunca presenta los procesos tangenciales típicos de las células interplexiformes (Fisher, 1979). Además la organización sináptica de las células interplexiformes es distinta a las de las células bipolares (Dowling et al. 1976; Kolb y West, 1979; Dowling, 1979).

Para comprender el papel de las células interplexiformes en la retina es preciso conocer sus posibles conexiones sinápticas. Dowling et al. (1976) en el "goldfish", y Kolb y West (1977) en el gato han observado que las células interplexiformes sinaptan en la capa plexiforme externa con las células horizontales y con las células bipolares, mientras que en ninguna ocasión lo hacen entre si o con los fotorreceptores. En el gato la célula interplexiforme es, pre sináptica para las células bipolares y postsináptica para las células horizontales (Kolb y West, 1977), mientras que en el "goldfish" siempre son presinápticas para las células bipolares y horizontales (Dowling y Ehinger, 1975; Dowling et al. 1976). En la capa plexiforme interna se han observado sinapsis de las células interplexiformes entre si. A estas células se les ha visto sinaptar con las células ganglionares (Dowling et al. 1976). Sin embargo las células interplexiformes pueden sinaptar con las células amacrinas que no acumulan productos aminérgicos (Dowling et al. 1975, 1976), estas a su vez sinaptan con las fibras centrífugas (Witkovsky y Dowling, 1969; Witkovsky, 1971), por lo cual es posible que la célula interplexiforme ofrezca un camino a los impulsos originados en el n. istmoóptico. Según nuestras observaciones y las de Pedro Ramon y Cajal (1891) se encuentra grandemente desarrollado en el camaleón (Lam. 9, fig. 7).

El hecho de una posible vía centrífuga en la retina, unido a la escasa fre

cuencia de aparición de la célula interplexiforme (Dowling y Fisher, 1975; Dowling et al. 1976; Fisher, 1979), y al poco conocimiento que se posee sobre su distribución, en muchas especies de animales vertebrados, hacen que el hallazgo de este tipo celular en la retina del camaleón sea de gran interés.

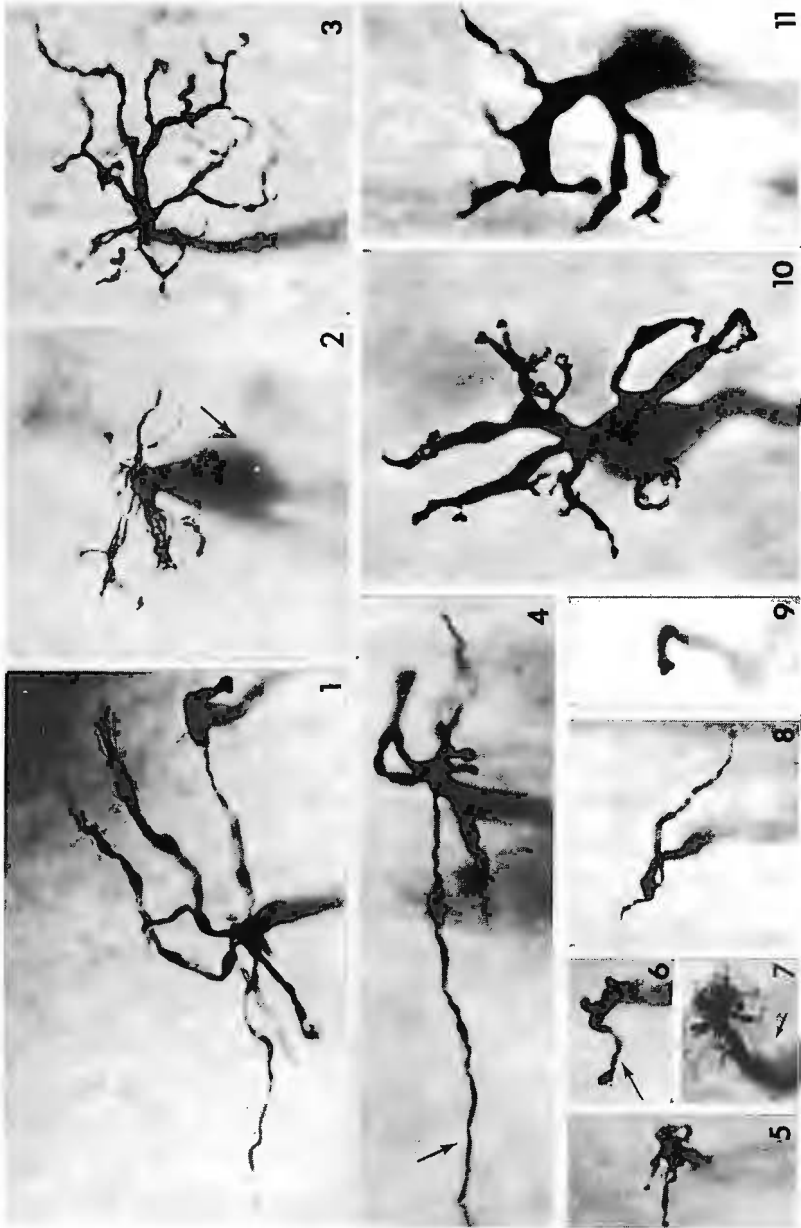
CELULAS BIPOLARES.

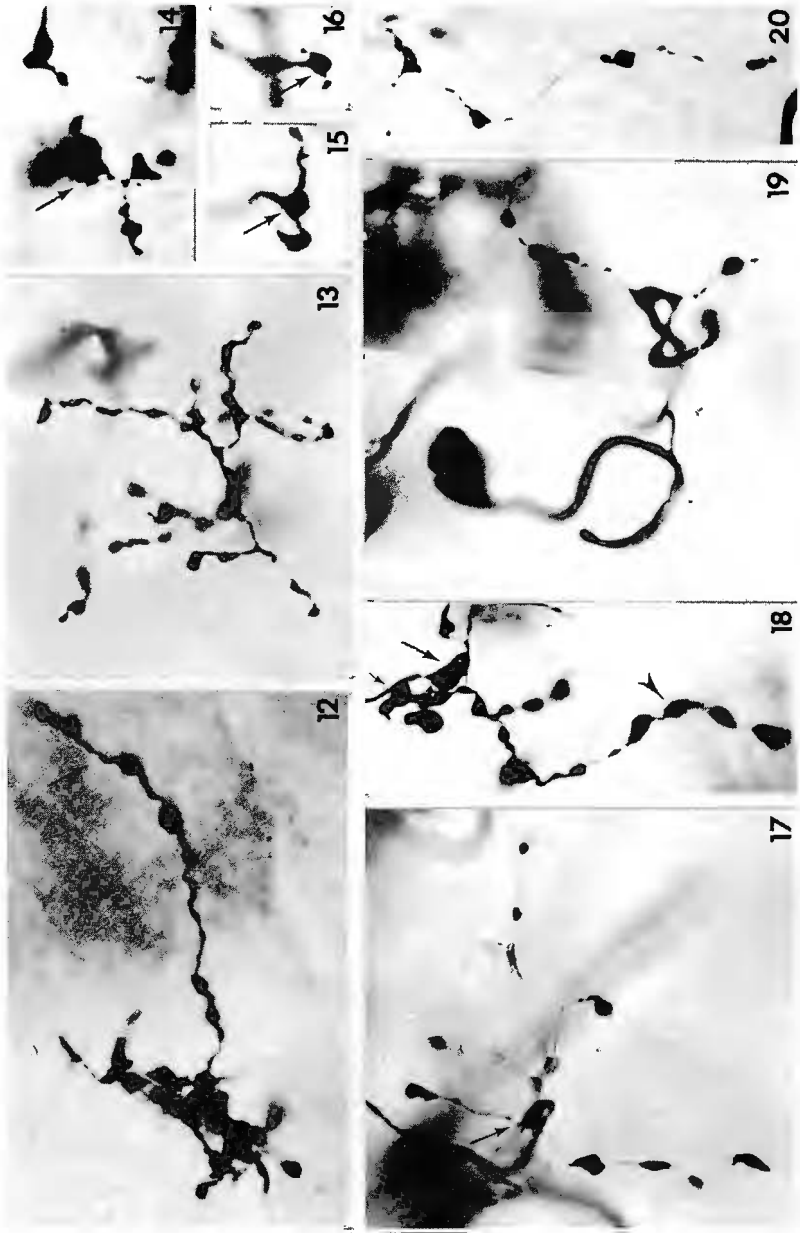
En la retina del camaleón la célula bipolar ha sido estudiada a nivel de la fovea central por Muller (1862) y por Cajal (1892). Sin embargo, a causa de la gran dificultad que la retina de este animal ofrece a la tinción sólo tenemos unos conocimientos muy escasos acerca de los aspectos morfológicos que presenta dicho tipo celular. Debido pues a la escasa información existente sobre los datos estructurales de la célula bipolar en el camaleón hemos creído de interés el realizar un estudio detallado de las mismas, estableciendo una clasificación de sus principales tipos morfológicos, según la disposición y el tamaño de los ramilletes que se expanden en la capa plexiforme externa y en correlación con su arborización en la capa plexiforme interna.

La célula bipolar de la retina de los reptiles es muy similar a la observada en los anfibios y aves (Cajal, 1892). En el camaleón sin embargo la neurona bipolar no recorre verticalmente la capa nuclear interna sino que lo hace oblicuamente hasta alcanzar la capa plexiforme interna donde se arboriza radialmente (Lam. V, fig. 3). Esta inclinación ha sido descrita en varios vertebrados (Muller, 1863; Krause, 1871) pero en el camaleón la disposición se acentúa considerablemente (Cajal, 1892). Este último autor relacionó la disposición oblicua de las bipolares con la ausencia de ganglionares y amacrinas en el centro de la fovea, lo que obligaría a las células bipolares a reorientarse para conseguir una apropiada distribución sináptica en la capa plexiforme interna.

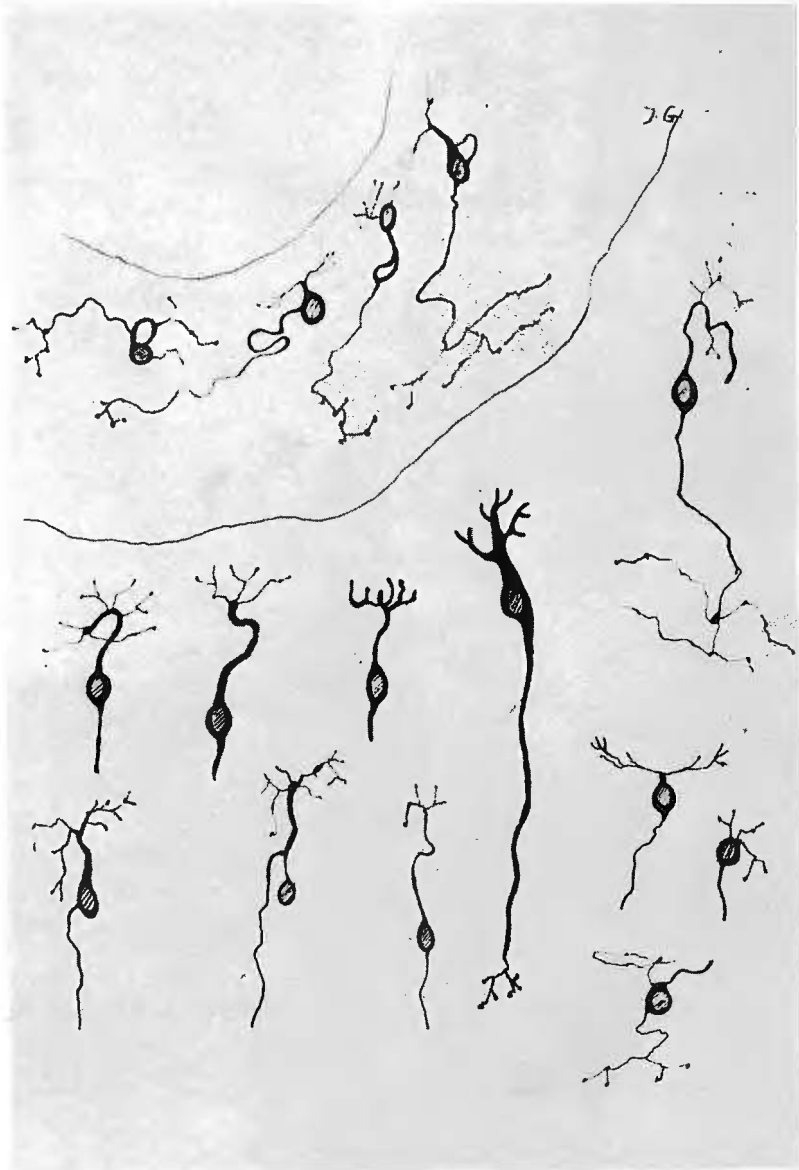
En la retina periférica las células bipolares del camaleón son más pequeñas y de expansiones más gruesas que en la retina central. Tanto en uno como en otro sector retiniano existen células bipolares externas pero en su mayoría son bipolares internas (Cajal, 1892), careciendo ambas de masa de Landolt.

Las células bipolares internas presentan tanto en su prolongación escleral como vítrea desviaciones en su recorrido dibujando angulaciones abruptas e in-





Lamina - 6



Esquema representativo de diferentes morfologías de células bipolares.

cluso lazadas o bucles. Pensamos que estas inflexiones tan peculiares se deben a una adaptación de la longitud de la célula al espacio disponible. Esta hipótesis es avalada por el hecho de que el fenómeno se hace tanto más numeroso cuanto más nos acercamos a la retina periférica que en el camaleón es notablemente delgada (Lam. V, figs. 11 y 12).

En muchas ocasiones las expansiones escleral y vítrea de la célula bipolar no se originan en los polos correspondientes del perikario sino que lo hacen a partir de cualquier parte del mismo motivando su desplazamiento lateral (Lam. V, fig. 8).

Algunas células bipolares muestran una robusta y corta expansión que finaliza libremente sin ramificarse. El hecho de que esta expansión se origine a veces en la prolongación escleral, en el propio perikario, e incluso en la prolongación vítrea nos hace pensar que su existencia se deba a una causa ontogénica en la que la citada expansión sea el representante embriológico de la primitiva expansión escleral de la célula, la cual quedaría atrofica por el crecimiento predominante de alguna ramificación secundaria (Lam. V, fig. 4, flecha fina, fig. 10, flecha larga, fig. 6, flecha, fig. 7, flecha, fig. 8, flecha). Este mecanismo podría motivar así mismo el desplazamiento del perikario antes aludido.

En aquellas células bipolares cuya prolongación ascendente se acoda antes de alcanzar la plexiforme externa, es frecuente observar engrosamientos muy localizados en el punto de inflexión (Lam. V, fig. 9, asterisco).

Tanto en las células situadas en la retina periférica como en la retina central se puede observar que partiendo del ramillete externo existen "dendritas accesorias" las cuales tras un recorrido tangencial finalizan libremente en la capa plexiforme externa (Lam. V, fig. 5, flecha, fig. 13, flecha).

La prolongación ascendente de la célula bipolar del camaleón no presenta a su paso por la capa nuclear interna ningún accidente morfológico notable aparte de los ya mencionados bucles (Lam. V, fig. 12, flecha). Al llegar a la capa plexiforme interna su recorrido se hace vertical (Lam. V, fig. 3) para finalizar en una o en varias de las cinco subcapas donde antes de ramificarse suelen presentar un engrosamiento de considerable magnitud (Lamina VI, figs. 14, 15, 16, 17 y 18, flechas). A partir de dicho abultamiento se origina una expansión terminal de forma y dimensiones variables cuyas ramas presentan

engrosamientos que le proporcionan aspecto arrosariado característico. A veces una de estas ramas presenta una mayor longitud (Lam. VI, fig. 12). La mayoría de las ramificaciones de las bipolares en la plexiforme interna se expanden en dos o a lo sumo en tres niveles (Lam. VI, fig. 19, 20) predominando la terminación en las subcapas más profundas, especialmente en la más interna.

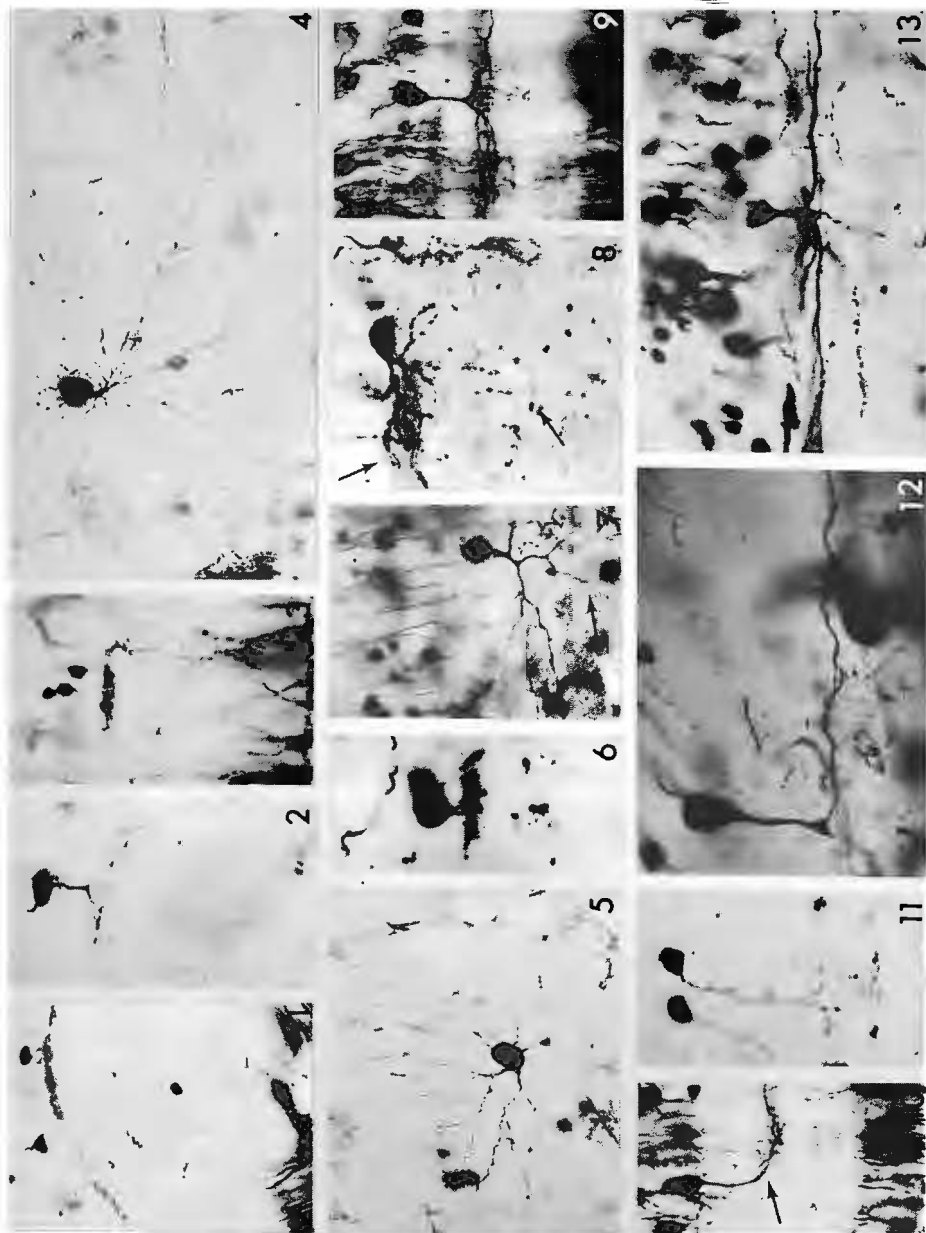
La gran variedad de forma de células bipolares observadas, nos ha hecho pensar en la necesidad de una clasificación morfológica más amplia que la realizada por Cajal (1892), basandonos sobre todo en la forma y extensión de las ramificaciones en la capa plexiforme externa. Digamos desde ahora que llama poderosamente la atención lo abigarrado de tales ramificaciones sobre todo si se tiene en cuenta la existencia de un sólo tipo de receptor incluso admitiendo las variedades que estos últimos presentan (Borysiekiewicz, 1899). Las células bipolares pueden sobre dicha base clasificarse en dos grandes apartados: centrales en los que se reconocen varios tipos y periféricas.

Células bipolares centrales. Tipo I:

Se incluyen en él células bipolares que poseen una expansión externa, generalmente de considerable dimensión aplanada y ubicada la más de las ocasiones en el estrato más interno de la plexiforme externa (Lam. VI, fig. 12). Son siempre células bipolares internas. Los montajes en plano permiten observar que del extremo terminal de la prolongación ascendente salen un número que oscila entre cuatro y seis dendritas (Lam. VI, fig. 1) sensiblemente rectilíneas y de longitud variable que no suele dividirse ni presentan espinas sinápticas en su recorrido. Los diámetros del campo dendrítico son variables, entre 6 y 8 micras. Algunas células presentan una dendrita accesoria más alargada (Lam. VI, fig. 4, Lam. V, fig. 5). A nivel de la capa plexiforme interna el ramillete de expansiones no guarda una relación con el tamaño observado en la plexiforme externa donde el área que cubre es variable (Lam. VI, figs. 15 y 17). Las células bipolares tipo I corresponderían a las descritas en los mamíferos como "flat bipolar" (Polyak, 1941; Boycott and Dowling, 1969; Kolb, 1970; West, 1976, 1978).

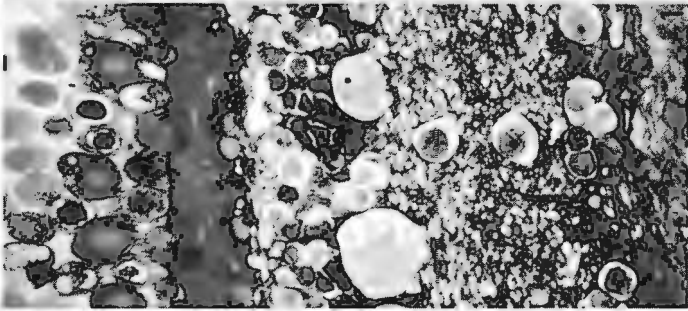
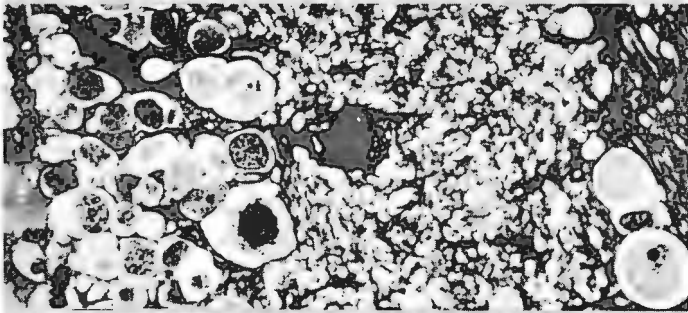
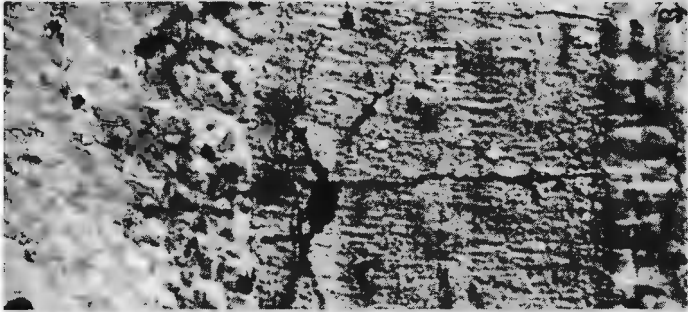
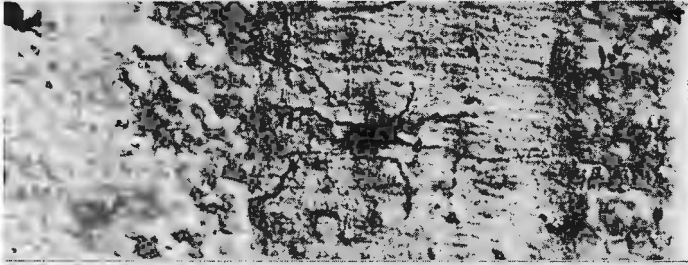
Células bipolares centrales tipo II:

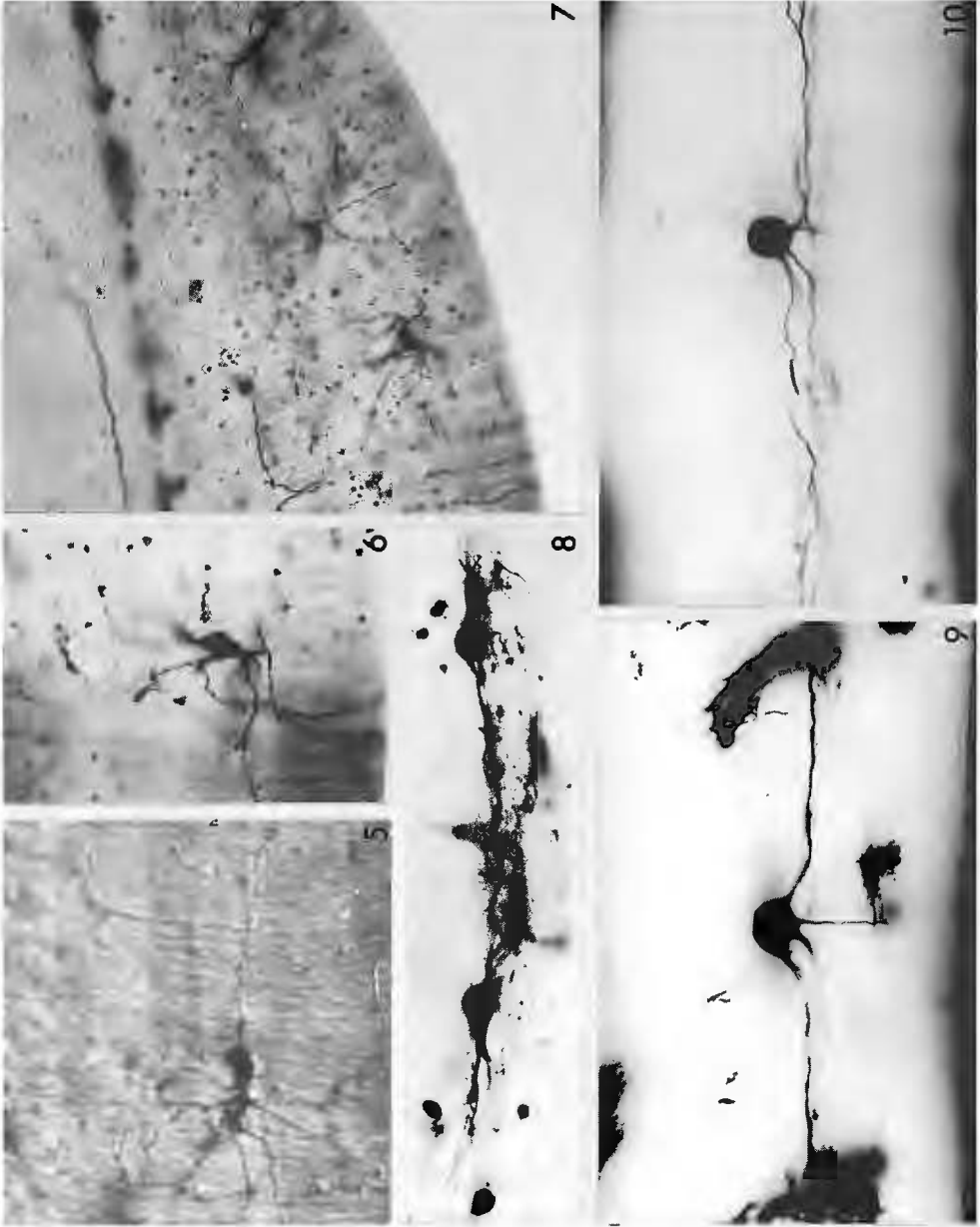
Se caracterizan porque las ramas que forman su expansión externa tras un recorrido tangencial ascienden verticalmente alcanzando los niveles más externos de la plexiforme correspondiente. Por su morfología general corresponden tanto a las bipolares "pequeñas" como a las "grandes" que describiera Cajal





Lamina - 7





Lamina - 8

(1892) en la *lacerta viridis*. Pueden ser células bipolares externas e internas. Las externas no son muy numerosas. Sus perikarios tienen grosor variable y sus expansiones externas dibujan campos dendríticos de dimensiones variables (Lam. V, fig. 14 y 15). A veces el perikario no se sitúa en la inmediata vecindad de la expansión dendrítica sino que entre ambos aparece un engrosamiento de notables proporciones (Lam. V, fig. 17, flecha). En otras ocasiones no existe una delimitación clara entre dicho engrosamiento y el perikario por lo que éste parece continuarse con una corta y gruesa prolongación externa (Lam. V, fig. 16, flecha fina, Lam. VI, fig. 2).

Las células bipolares internas son muy numerosas, forman expansiones externas de campo dendrítico variable con ramas tortuosas que se dividen terminando en pequeños botones sinápticos (Lam. V, fig. 9, cabeza gruesa, fig. 13). Los montajes en plano permiten observar que la expansión externa es de contorno sensiblemente circular en sus ramificaciones terminales, las cuales en muchas ocasiones se lateralizan en relación a la expansión ascendente de la que se originan (Lam. V, fig. 3). Las secciones verticales muestran que la expansión externa puede dividirse antes de ramificarse en dos dendritas principales (Lam. V, fig. 9, cabeza de flecha pequeña). En muchas ocasiones la prolongación externa ofrece un recorrido en forma de bastón a través de la plexiforme externa alcanzando incluso la capa nuclear interna. Del grueso cayado y de su punta engrosada se originan las expansiones terminales.

Algunas de las células bipolares internas más profundamente situadas poseen una expansión externa por lo general muy fina que finaliza en un engrosamiento del que parten las finas ramificaciones ascendentes. En conjunto esta estructura dibuja la forma de un pequeño clavel (Lam. V, fig. 18, 19, 20, 21 y 22). Como quiera que la fina expansión externa recorre su trayecto final de manera tangencial en la capa plexiforme interna, esta estructura terminal de la célula bipolar puede confundirse con expansiones de células horizontales. Cajal (1892) al estudiar la retina de la *lacerta viridis* la describió como rama tangencial de este último tipo celular. A veces hemos visto que esta estructura terminal en forma de clavel que se ubica en la capa plexiforme externa se continúa con una expansión que recorre verticalmente todo el espesor retiniano sin que pudieramos detectar perikario alguno.

Las células bipolares centrales del tipo II finalizan, en la capa plexiforme interna por expansiones arrosariadas que conforman un campo de ramificación de tamaño parecido o ligeramente mayor que el árbol dendrítico de la capa plexi

forme externa y en el que a veces alguna fibra realiza un recorrido de mayor longitud que las restantes (Lam. VI, figs. 12, 13 y 18).

Células bipolares centrales tipo III:

Incluimos en este grupo a las células bipolares cuyo campo dendrítico externo no es superior a las tres micras, por lo que es de suponer que conectan sinápticamente con receptores aislados. Pueden distinguirse dos tipos bien definidos: ramificadas y puntiformes. Las diferencias entre ambos apenas se reconocen en las secciones verticales de retina (Lam. V, fig. 9, flecha larga y corta), por lo que es necesario recurrir a las observaciones de montajes en plano (Lam. VI, figs. 5, 6, 7, 8 y 9).

Las ramificadas se caracterizan por poseer una pequeña expansión en la capa plexiforme externa de escaso número de prolongaciones. alguna de estas expansiones realiza un recorrido más largo, otras evidencian un mayor grosor, y otras finalmente se engruesan en su extremo (Lam. VI, fig. 5, 6 y 8). Entre las ramificadas existe un subtipo muy característico en el que la ramificación se realiza en forma de un pequeño oவில். Su prolongación ascendente se incurva en un ángulo recto característico al alcanzar la capa plexiforme externa (Lam. VI, fig. 7).

En la capa plexiforme interna las células bipolares tipo III, ramificadas finalizan en expansiones de reducidas dimensiones (Lam. VI, fig. 15).

Las células bipolares centrales tipo III puntiformes, se caracterizan por alcanzar la capa plexiforme externa sin ramificarse en ella, finalizando en un engrosamiento cuyas dimensiones no son mayores que los que evidencia la prolongación ascendente (Lam. V, fig. 4, flecha grande, fig. 9 flechas, Lam. VI, fig. 9).

La expansión interna finaliza en la capa plexiforme interna en un engrosamiento puntiforme en el que se detectan finas y cortas ramitas (Lam. VI, fig. 16).

Las células bipolares centrales tipo III se corresponden a las células bipolares sináxicas descritas inicialmente por Balbuena (1936) y posteriormente, con el nombre de "midget bipolar" por Polyak (1941).

Células bipolares periféricas.

Por la forma de los ramilletes externos las células bipolares que se encuentran en la retina periférica pueden ajustarse a los patrones de clasificación establecidos para los tipos I y II de bipolares centrales sin que hayamos

podido encontrar tipos correlativos a los encuadrados en el grupo III de bipolares centrales.

Las células bipolares periféricas presentan en ocasiones como característica más acusada el gran grosor de sus expansiones tanto de las principales como de las ramificaciones de éstas en la capa plexiforme externa sobre todo (Lam. VI, fig. 10 y 11).

La expansión de este tipo de célula bipolar periférica en la capa plexiforme interna se hace mediante ramificaciones pequeñas pero dotadas de abultamientos muy acusados (Lam. 6, fig. 14).

Ya hemos señalado que en la periferia retiniana la célula bipolar presenta trayectos flexuosos, anillos y lazadas en su recorrido.

CELULAS AMACRINAS.

Los primitivos estudios con el microscopio lumínico (Kolliker, 1882; Koganey, 1884; Dogiel, 1891; Cajal, 1889, 1892) establecieron las bases iniciales para el conocimiento de la organización sináptica de la capa plexiforme interna en la que las células amacrinas tienen una gran participación (Dowling, 1970; Dubin, 1970).

La detección de acetilcolinesterasa en las células amacrinas (Nichols y Koelle, 1967), así como la presencia en las mismas de catecolaminas, junto con el control de la actividad retiniana por fibras centrífugas procedentes del núcleo istmo óptico (Lam.9, fig. 7) que sinaptan esencialmente con las células amacrinas, proporcionan a este tipo de célula retiniana un creciente interés.

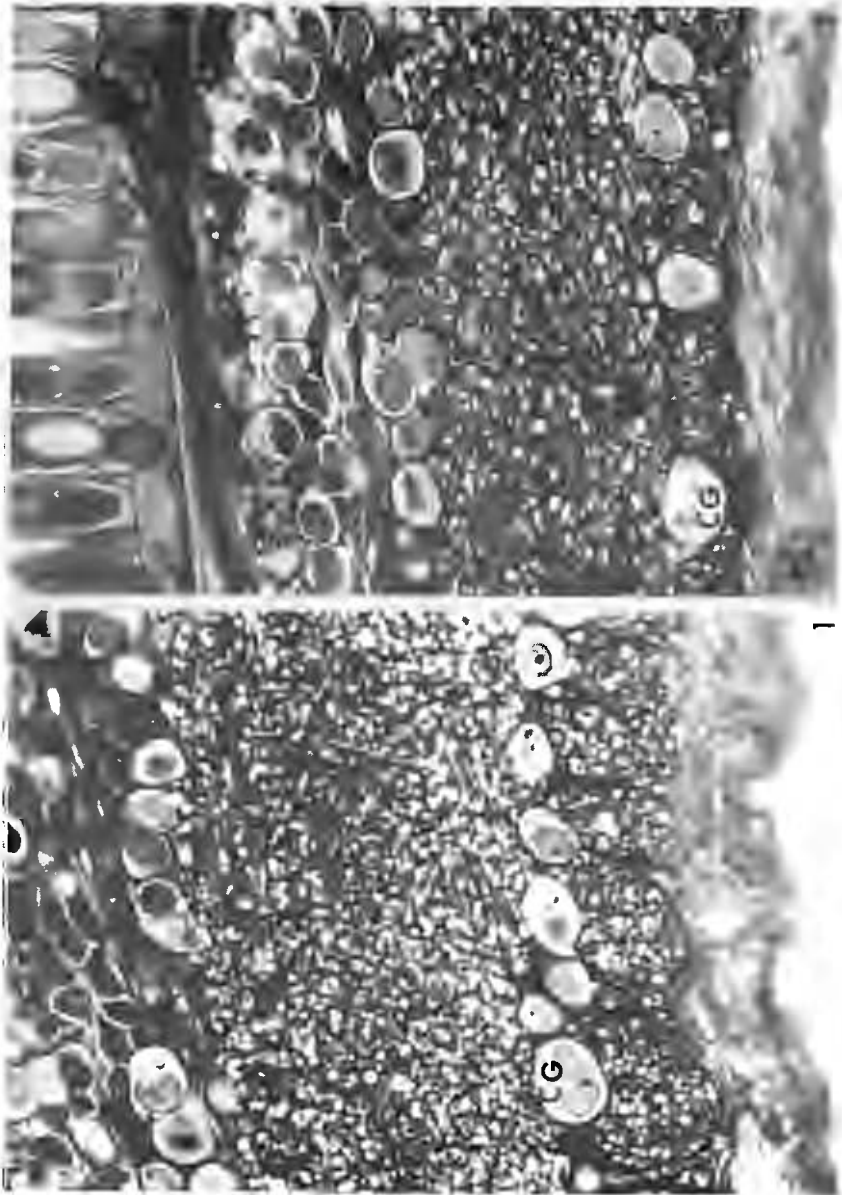
Aunque los análisis descriptivos de los aspectos citológicos de la retina neural son considerables, la información concerniente a las células amacrinas de la retina del camaleón es muy escasa. Solamente en dos apartados de la obra de Cajal (1892), hemos encontrado alusiones muy incompletas sobre las células amacrinas del camaleón. En uno, al describir las células amacrinas de los reptiles, Cajal incluye entre los animales observados al camaleón. En dicho apartado hace referencia, aunque no dibuja de dos tipos de células amacrinas: células con formas gigantes, y células con expansiones horizontales que muestran una disposición y longitud muy regular. En otro apartado concretamente al describir la organización citológica de la fovea del camaleón, Cajal (1892) solamente di-

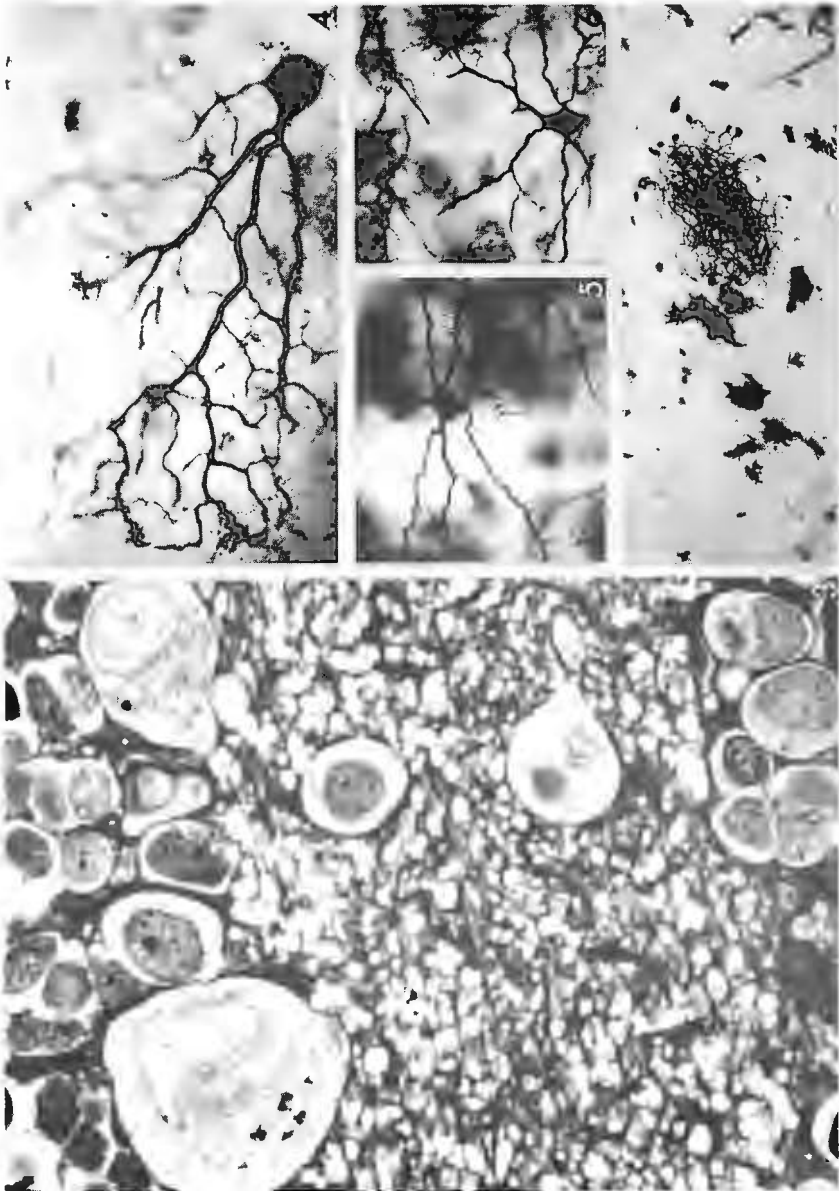
buja en zonas parafoveales de la retina algunas células amacrinas uniestratificadas. Pensamos que los escasos datos aportados por Cajal sobre las citadas células, es debido a la gran dificultad que ofrecen las capas internas de la retina del camaleón a teñirse con las técnicas argentícas (Golgi).

A través de nuestras observaciones hemos podido constatar los datos aportados por Cajal, y ampliando el conocimiento de algunos aspectos morfológicos todavía ocultos. La ubicación y tamaño del perikario de las células amacrinas, y sobre todo la forma y disposición de sus expansiones dendríticas, por los diferentes estratos de la capa plexiforme interna, nos han permitido clasificar las células amacrinas del camaleón, en cinco tipos diferentes y varios subtipos. Estos son: células amacrinas uniestratificadas ó como Cajal llamara "células amacrinas propiamente dichas", células amacrinas biestratificadas, células amacrinas difusas, células amacrinas gigantes y células amacrinas desplazadas. En la retina central del camaleón, observamos con mayor frecuencia células amacrinas "típicas" que se ramifican en un solo estrato de la capa plexiforme interna (Lam. 7, figs. 1, 2, 3, 4, 5 y 6) mientras que en la retina periférica el tipo más frecuente es el de las células amacrinas gigantes (Lam. 7, figs. 17, 18, 19 y 20). No obstante en todos los niveles retinianos se pueden identificar con mayor ó menor frecuencia los cinco tipos anteriormente mencionados.

Las células amacrinas uniestratificadas las hemos hallado siempre en la fovea de la retina del camaleón como únicos elementos representantes de esta extirpe celular, no habiéndose observado a este nivel células amacrinas de otro tipo (Lam. 7, figs. 1 y 2). El perikario de estas células suele ser de pequeño tamaño (Lam. 7, figs. 1 y 3) y muestra una forma ovalada o redondeada. Del polo inferior del perikario parte un tronco dendrítico que tiene una longitud variable de acuerdo con el estrato de la capa plexiforme interna en el que se vá a ramificar, dicha longitud será más grande cuanto más profundo sea el estrato en que termine. Finaliza el tronco dendrítico ramificándose en un solo estrato de la capa plexiforme interna mediante numerosas expansiones de disposición radial que guardan una relación de simetría y longitud sorprendentes (Lam. 7, figs. 4 y 5). En relación con las características señaladas distinguimos cinco subtipos de amacrinas uniestratificadas que se corresponden con los estratos de la capa plexiforme interna.

Las células amacrinas gigantes encuentran su máximo exponente en la reti-





Lamina - 9

na periférica (Lam. 7, figs. 17, 18, 19 y 20) aunque también se aprecian con relativa frecuencia en la retina central del camaleón (Lam. 7, figs. 12 y 13). Ateniéndonos al criterio clásico que hemos seguido para clasificar las células amacrinas, podríamos decir que se trata de células uniestratificadas de gran tamaño tanto en su cuerpo como en sus dendritas. Sin embargo su morfología le define una tipología propia. Estas células poseen un perikario de grandes dimensiones, mayor cuanto más periférica sea su localización, que muestra una morfología redondeada (Lam. 7, fig. 17) ó piriforme (Lam. 7, figs. 18 y 19). En dirección vítrea se continua el cuerpo celular mediante un grueso tronco que desciende hasta el estrato de ramificación en la capa plexiforme interna. A este nivel emite escasas y gruesas ramas dendríticas que tomando una dirección horizontal y sentidos opuestos finalizan en dicha capa después de realizar un recorrido largo y rectilíneo (Lam. 7, figs. 12, 13, 17, 18, 19 y 20). No es infrecuente como en el caso de la fig. 19 observar que solo existe una dirección de proyección dendrítica.

Existen unas formas intermedias entre las células amacrinas uniestratificadas típicas y las células amacrinas gigantes, que participan de las características morfológicas de ambos tipos celulares. Se trata de células amacrinas que se localizan con igual frecuencia en retina central y periférica (Lam. 7, figs. 9, 10, 14, 15, 16 y 23). Estas células se ramifican en uno de los estratos de la capa plexiforme interna y por un lado presentan un patrón de distribución dendrítico idéntico al de las células amacrinas gigantes. Sin embargo la forma y tamaño de su perikario así como el grosor de sus expansiones es similar al de las amacrinas uniestratificadas. Al igual que en las células amacrinas gigantes no es infrecuente observar entre las células intermedias formas que muestran una sola dirección y sentido de sus expansiones dendríticas (Lam. 7, fig. 10, flecha).

Las células amacrinas biestratificadas y difusas aunque no fueron observadas por Cajal (1892) en el camaleón si las describió al hablar de la retina de los reptiles. A través de nuestras observaciones se pone de manifiesto las citadas células en la retina del camaleón, si bien en menor proporción que los restantes tipos de células amacrinas.

Las células amacrinas difusas de la retina del camaleón (Lam. 7, figs. 7, 8, 22 y 24) poseen un perikario de pequeño tamaño que se localiza en las zonas más profundas de la capa nuclear interna. Del polo vítreo del mismo parte un corto tronco dendrítico el cual inmediatamente después de ingresar en la capa

plexiforme interna, se ramifica en numerosas ramas asimétricas. Estas, después de realizar un corto recorrido de dirección horizontal por los estratos superficiales de la capa plexiforme interna, profundizan en dicha capa para terminar a diferentes niveles de la misma (Lam. 7, figs. 7, 8, 22, 24, flechas). Como bien han sido descritas por Cajal (1892) en las retinas de los mamíferos, aves y reptiles y por Wagner (1976) en la retina del pez nannacara, el recorrido de las expansiones dendríticas de estas células muestran imágenes varicosas.

Las células amacrinas biestratificadas de la retina del camaleón muestran un perikario de pequeño tamaño y forma ovalada. De él parte en dirección vítrea una delgada prolongación que a su paso por los diferentes estratos de la capa plexiforme interna muestra dos niveles de ramificación dendrítica (Lam. 7, fig. 11). Esta morfología que es la más típica y frecuente de este tipo celular ha sido descrito en la retina de varios vertebrados (Cajal, 1892; Murakamy y Shimoda, 1977; Naka y Ohtsuka, 1975; Boycott y Dowling, 1969; Génis, Prada y Armengol, 1979c). En el camaleón hemos observado en ocasiones células amacrinas biestratificadas que guardan una gran relación con las morfologías descritas en el pez nannacara por Wagner (1976). Se trata de células en las que a diferencia de las formas descritas anteriormente, los ramilletes de expansión dendrítica toman un solo sentido de orientación (Lam. 7, fig. 21, flecha). Normalmente estas células se localizan en zonas retinianas periféricas.

Las células amacrinas desplazadas del camaleón constituyen un capítulo importante en el estudio de esta estirpe celular. Cajal (1892) al describir la retina del camaleón no hace referencia ni a las células amacrinas desplazadas, ni a las células ganglionares. Sin embargo al analizar la arquitectura celular retiniana de los mamíferos, y sobre todo de los reptiles y las aves, describe células amacrinas ubicadas en la capa de células ganglionares. Estas células a las que Cajal llamó "células amacrinas desplazadas" han sido también denominadas en el embrión de pollo como células amacrinas invertidas (Génis, Puelles y Prada, 1977). El análisis de la retina del camaleón nos ha mostrado dos tipos de células amacrinas desplazadas: células amacrinas invertidas o desplazadas a la capa de células ganglionares, y células amacrinas intraplexiformes o intersticiales.

El diagnóstico citológico diferencial que hemos seguido para fundamentar nuestras sospechas sobre la existencia de células amacrinas invertidas, es equiparable al utilizado en el pollo por Génis y cols. (1977). En este aspecto, son

tres las características citológicas más importantes que definen a las células amacrinas invertidas: citoplasma fuertemente basófilo, tamaño del perikario más pequeño que el de las células ganglionares, y ausencia de axón.

La capa plexiforme interna se describe como un estrato eminentemente sináptico en el que difícilmente se demuestra la existencia de perikarios o somas celulares. No obstante desde los primeros estudios retinianos, autores como (Muller, 1857; Nagel, 1859 y Borysiekiewicz, 1887) observaron en esta capa, núcleos de células a los que no pudieron reconocer su naturaleza. En la descripción que Cajal (1892) hace de la retina de los reptiles no existe alusión a ningún tipo celular ubicado en la capa plexiforme interna. Solamente en uno de sus dibujos correspondientes a la *lacerte viridis*, según una preparación teñida con carmin, señala la presencia en el primero y tercer estrato de la capa plexiforme interna, de dos somas que probablemente pertenecen a células amacrinas desplazadas. En la retina del buey y de la carpa el mismo autor describe un tipo de célula amacrina intersticial cuyo perikario se orienta preferentemente de manera tangencial, y las prolongaciones se expanden en dos estratos de la capa plexiforme interna. También en el perro Cajal (1892) con el método de Golgi describe y dibuja células amacrinas intersticiales.

Algunas publicaciones muy específicas relativas a células microgliales y gliales señalan la presencia de estos elementos ubicados a nivel de la plexiforme interna de la retina de los mamíferos (López Enriquez, 1926; Gallego, 1976 b; Vrabc, 1970; Wolter, 1956) y de la retina humana (Wolter, 1959). En algunos animales, como en el pollo, en el curso de su desarrollo, determinadas células amacrinas se sitúan de manera transitoria alineadamente a nivel de la plexiforme interna (Génis y cols. 1977).

Con relación al camaleón tanto las descripciones realizadas por Cajal (1892) como las posteriores observaciones de Rochon-Duvigneaud (1943) indican que no existe en la capa plexiforme interna elemento celular alguno. Sin embargo el análisis efectuado en este aspecto por Génis, Prada y Armengol (1978) pone de manifiesto células interplexiformes en la retina del camaleón, sobre las que se discute su posible naturaleza glial o neuronal.

Fruto de nuestras observaciones, la lámina 8 (figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 7) da a conocer diversos perikarios localizados en la capa plexiforme interna de la retina del camaleón.

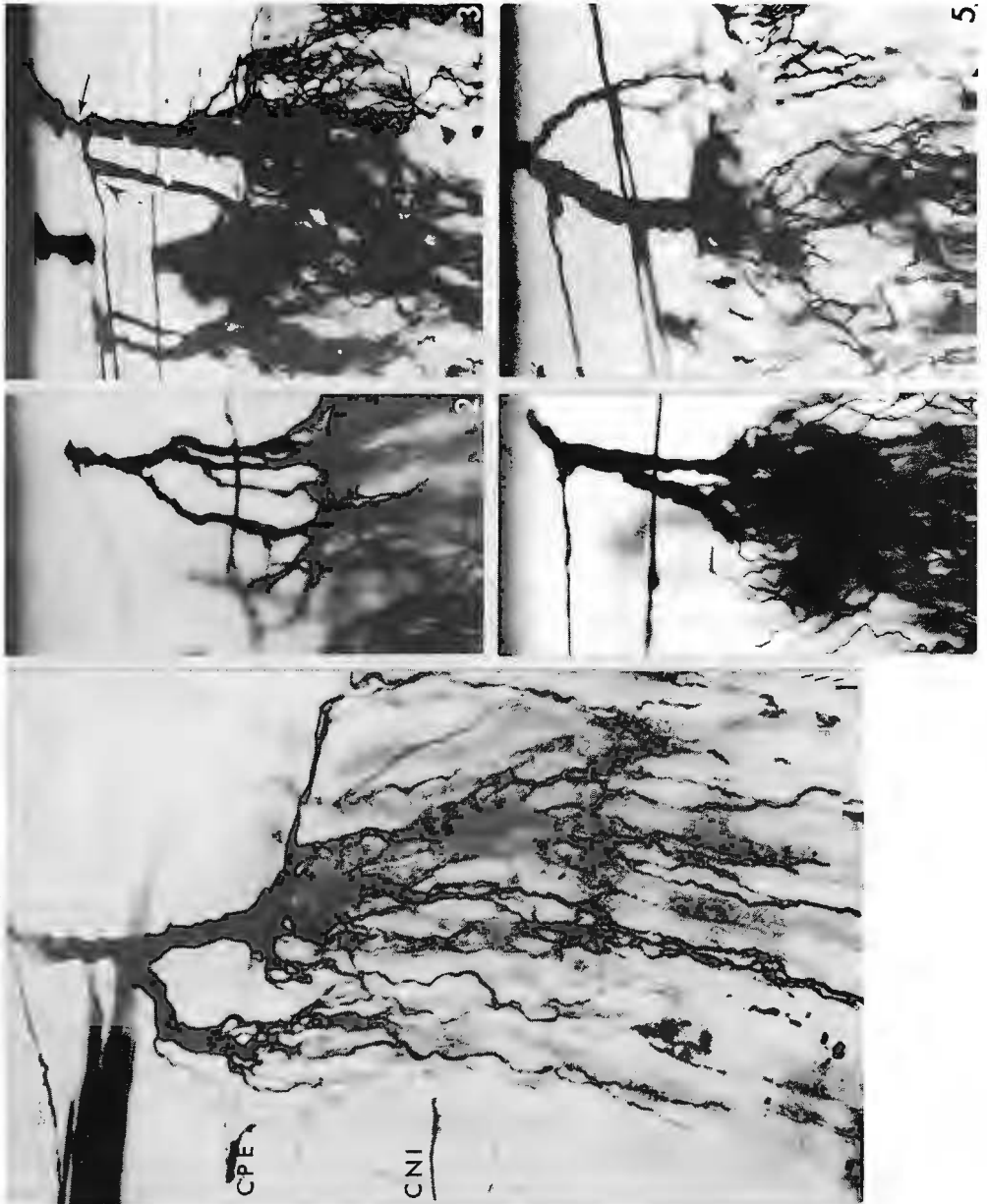
Algunos de estos perikarios muestran características claramente neuronales (lam. 8, fig. 1; Lam. 12, fig. 6), muy semejantes a las de los estratos vecinos de células amacrinas y células ganglionares. En otros, su coloración oscura y su forma nuclear lobulada y en herradura se definen como elementos gliales (Lam. 8, fig. 2, Lam. 12, figs. 2, 3 y 4).

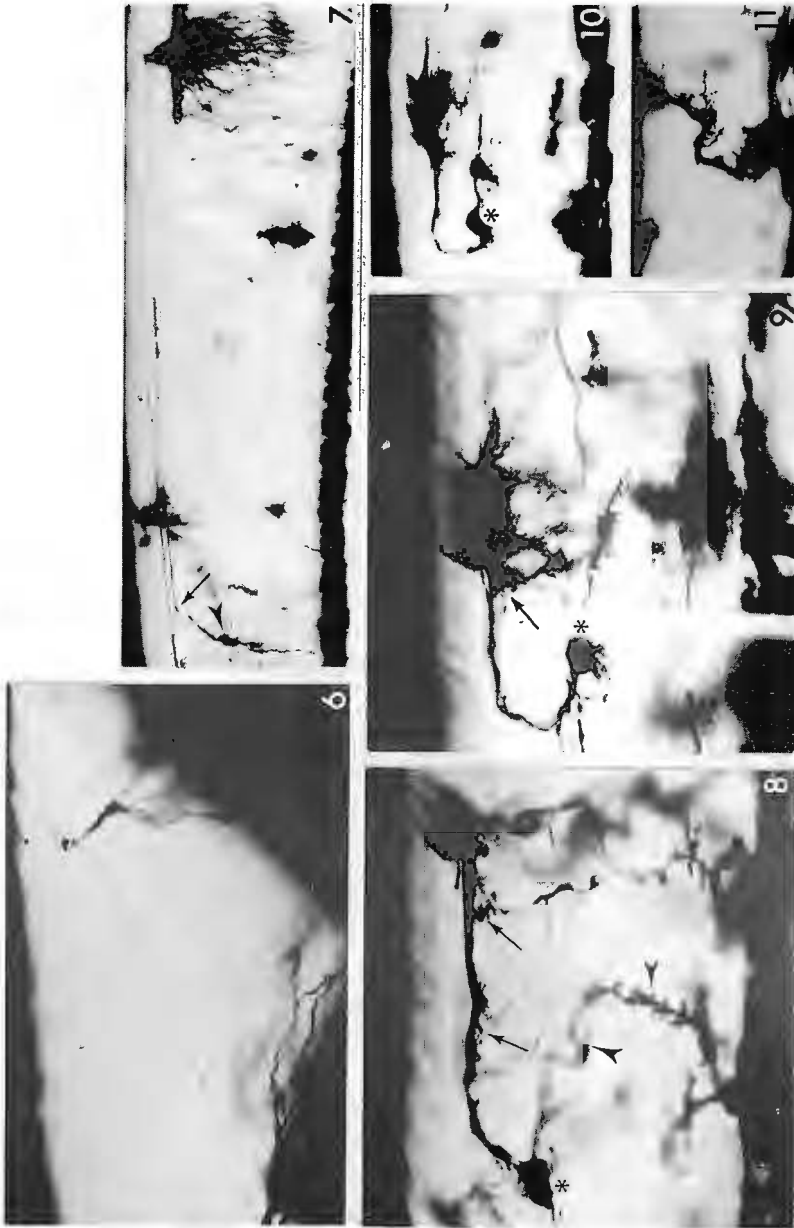
El método de Golgi combinado con la observación a través de contraste interferencial permite distinguir en número, longitud, forma, relaciones y orientación de las prolongaciones que parten de los somas intraplexiformes (Lam. 8, figs. 3, 4, 5, 6 y 7). El perikario de las células intraplexiformes adopta una orientación variable, que es independiente de su profundidad en la capa plexiforme interna, predominando la disposición horizontal o vertical. La forma del perikario puede ser poligonal, fusiforme, y en general es irregular.

Las expansiones de las células intraplexiformes del camaleón pueden orientarse en tres sentidos diferentes: unas se orientan hacia la capa nuclear interna, otras lo hacen en sentido tangencial, y finalmente hay expansiones descendentes o vítreas que se distribuyen hacia la capa de células ganglionares. Las expansiones más numerosas son aquellas que se orientan hacia la capa nuclear interna, le siguen las tangenciales, siendo por fin muy escasas o únicas las que se orientan hacia la capa de células ganglionares. La posibilidad de distinguir con nitidez características axónicas en dichas células, es muy limitada. Nunca se han observado prolongaciones que se introduzcan en la capa de fibras del nervio óptico, aunque algunas de ellas parecen proyectarse hasta la capa de células ganglionares (Lam. 8, fig. 2, flecha).

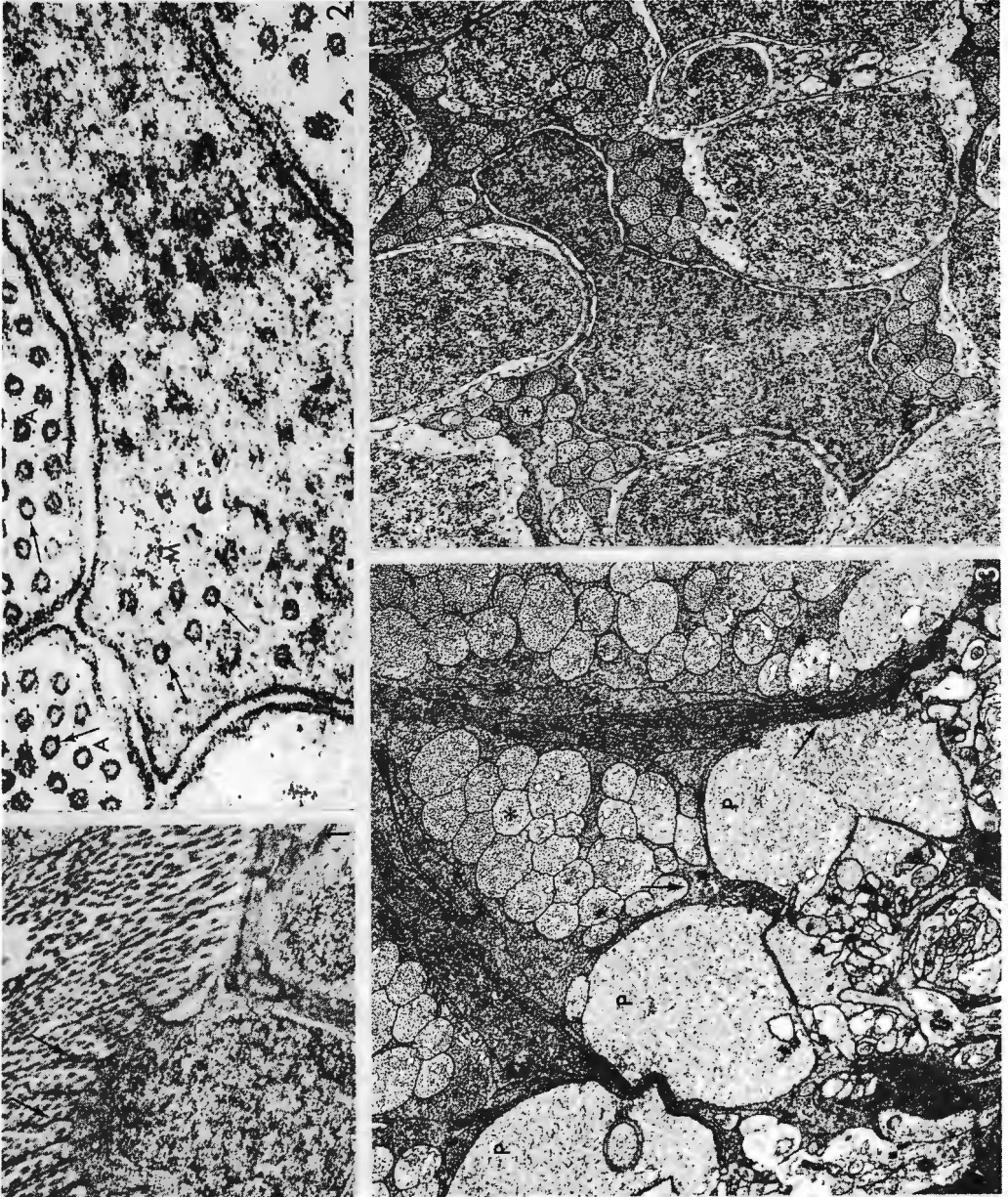
Las células que hemos observado y descrito (Génis y cols. 1978), creemos que por primera vez en la retina del camaleón, pueden ser considerados de variada naturaleza a juzgar por los datos analíticos recogidos. Por un lado podrían tratarse de células ganglionares desplazadas tal como se ha descrito en los mamíferos y aves (Cajal, 1892; Dogiel, 1891). Sin embargo, la mayoría de las ganglionares tipo Dogiel sitúan su perikario en los estratos más internos de la nuclear interna (capa de amacrinas) y carecen de expansiones ascendentes. Según hemos podido comprobar en nuestras observaciones las células ganglionares desplazadas tipo Dogiel alcanzan en la retina del camaleón tamaños gigantescos. Proyectan sus prolongaciones dendríticas tangencialmente y su axón descendente posee un cono de origen típico e inconfundible (Lam. 8, figs. 8, 9 y 10).

Las células intraplexiformes son de menor tamaño, su situación en la capa





Lamina - 10





Lamina - 11

plexiforme interna es variable, poseen expansiones ascendentes y en aquellos casos que muestran prolongaciones descendentes éstas no suelen pasar de la capa de células ganglionares sin que hallamos podido observar nunca su incorporación a la capa de fibras del nervio óptico. Estas consideraciones nos hacen pensar que sin descartar la posibilidad de que existan ganglionares desplazadas en otras capas retinales, las células intraplexiformes no son mayoritariamente células ganglionares.

Una segunda posibilidad es que se tratasen de un tipo de célula amacrina desplazada con un desarrollo atípico de sus expansiones dendríticas. Célula como la representada en la lámina 8, fig. 6, ha sido considerada en la retina del buey como célula amacrina intersticial desplazada (Cajal, 1892). Por otro lado las secciones semifinas teñidas con azul de toluidina borax (Lam. 8, fig. 1, Lam. 9, fig. 3) y las secciones ultrafinas (Lam. 12, fig. 6), apuntan también la posibilidad de que parte de estos elementos intraplexiformes sean células amacrinas. No obstante el análisis ultraestructural no ha permitido identificar en el citoplasma de las células intraplexiformes, vesículas de núcleo denso (dense core vesicles).

La información recojida permite también considerar que parte de las células intraplexiformes sean de naturaleza glial. Muchas de estas células poseen apetencias tintoriales semejantes a las evidenciadas por las células de Muller. El patrón irregular de sus expansiones así como la presencia de gránulos de glucogeno parecen indicar que se tratan de astrocitos semejantes a los descritos por Wolter (1959) en la plexiforme interna de la retina humana.

Nos inclinamos por lo tanto a concretar que las células intraplexiformes o "intersticiales" de la retina del camaleón son primordialmente neuronas amacrinas desplazadas así como elemento de naturaleza glial perteneciente a la astrogliá y a la oligodendrogliá.

CELULAS GANGLIONARES.

La importancia que poseen las células ganglionares de la retina se pone de manifiesto, si tenemos en cuenta que son los elementos neuronales encargados de poner en contacto (via centripeta) una estructura nerviosa central de localización periférica como es la retina con el cerebro.

La morfología que poseen las células ganglionares de la retina de los vertebrados se conoce desde los primeros estudios de Cajal (1892). El análisis de tenido de las observaciones morfológicas realizadas por este autor en la retina de diferentes especies animales nos permite distinguir cinco tipos fundamentales de células ganglionares : células ganglionares monoestratificadas, células ganglionares biestratificadas, células ganglionares poliestratificadas, células ganglionares difusas y células ganglionares desplazadas (tipo Dogiel). Ulteriores revisiones (Polyak, 1941; Boycott y Dowling, 1969) en torno a la clasificación de Cajal no expresan cambios verdaderamente sustanciales, y los tipos morfológicos definidos por estos autores coinciden en sus características mas generales con los descritos por Cajal (1892).

En contraste con las amplias clasificaciones morfológicas, los registros intracelulares efectuados en retinas de diferentes especies animales (Dowling, 1970; Hughes y La Velle, 1974; De Monasterio, 1978; Chino, Shansky y Hamasaki, 1978; Hamasaki, Tasaki y Luzoki, 1979; Victor y Shapley, 1979), definen dos tipos de células ganglionares. De una parte las llamadas células X poseen respuestas analogas a la de las células amacrinas con potenciales transitorios. El otro tipo, células Y, presentan una respuesta similar a la de las células bipolares con potenciales de despolarización sostenidos.

La morfología que exhiben las células ganglionares de los reptiles es parecida a la de las aves (Cajal, 1892). Si bien, estas células han sido estudiadas en diferentes retinas de reptiles, no poseemos información alguna en la que se haga referencia ó se describa las células ganglionares de la retina del camaleón.

Las secciones semifinas con tinciones anilínicas y el proceder de Golgi, nos han permitido realizar algunas consideraciones morfológicas sobre esta estirpe celular en el camaleón (Lam. 9, figs. 1, 2, 3, 4, 5 y 6). Los perikarios de las células ganglionares de la retina central del camaleón, se alinean en una sola hilera constituyendo la citada capa (Lam. 9, fig. 1, CG). Distinguimos en relación con su tamaño dos tipos de perikarios; unos grandes y con formas más o menos redondeadas (lamina 9, figs. 1, 3, asterisco y fig. 4), otros pequeños y con formas poligonales (Lam. 9, figs. 3, 5 y 6).

La capa de fibras del nervio óptico del camaleón a nivel de la retina central, es gruesa y presenta un aspecto empaquetado de sus axones (Lam. 9, fig. 1)

En niveles perifericos de la retina, los paquetes axonicos se interponen entre los perikarios de las células ganglionares que son menos numerosas (Lam. 9, fig. 2, C.G.).

Las observaciones ultrafinas de esta capa fibrilar, muestra por su tamaño tres tipos de axones: grandes, medianos y pequeños. Generalmente advertimos que los axones de mayor diametro son los que estan rodeados de mielina.

El método de Golgi permite distinguir tres tipos morfológicos de células ganglionares en la retina del camaleón: células ganglionares desplazadas a la capa de amacrinas (células tipo Dogiel), células ganglionares gigantes y células ganglionares difusas.

Las células ganglionares desplazadas o de localización atipica, ya han sido descritas a proposito de las células amacrinas e intraplexiformes.

Las células ganglionares gigantes y difusas poseen una ubicación típica de sus perikarios y sus rasgos morfológicos son muy similares a los descritos y dibujados por Cajal (1892) en la rana esculenta. Las formas gigantes de la retina del camaleón tiene un perikario grande y redondeado, del que parten gruesos troncos dendríticos que se ramifican en la capa plexiforme interna. Generalmente las ramas y expansiones dendríticas de este tipo celular son largas y numerosas y ocupan una amplia área de la capa plexiforme interna (Lam. 9, fig. 4). En nuestras observaciones no hemos podido identificar ni el número ni los estratos en que se ramifican dichas células.

Finalmente, las células ganglionares difusas son más pequeñas, tienen un perikario de menores dimensiones y su forma es poligonal. Del soma celular parten algunas ramas en dirección a la capa plexiforme interna. Estas con menor grosor y longitud que las del tipo anteriormente descrito (Lam. 9, figs. 5 y 6), finalizan de manera difusa en diferentes estratos de la capa plexiforme interna.

CELULAS DE MULLER.

La célula de Muller de la retina de los vertebrados ha sido selectivamente analizada por diversos autores en distintas especies animales.

En la retina del camaleón, la información que poseemos sobre la citada cé

lula esta limitada a los datos aportados por Cajal (1892) el cual al describir la organización celular de la fovea central del camaleón con el método de Golgi, proporciona una mínima información gráfica sobre la citada célula. Armengol y cols. (1978 b) y Prada y cols. (1979) al analizar los primitivos componentes de la capa de Henle en la retina del camaleón, describen al igual que hiciera Cajal (1892), una prolongación accesoria en la célula de Muller que discurre tangencialmente acompañando a los largos y cortos axones de los fotoreceptores. En el pollo (Prada y cols. 1980 a y b) han observado prolongaciones accesorias de las células de Muller que nacen a diferentes niveles retinianos.

Nuestras observaciones con el método de Golgi, señalan dos aspectos morfológicos de la célula de Muller. De un lado en las cuatro capas externas de la retina, la célula presenta un cuerpo uniforme del que parten a nivel de la capa de Henle, una o varias prolongaciones accesorias (Lam. 10, figs. 1, 2, 3, 4 y 5). En otro aspecto el citoplasma glial al alcanzar el limite externo de la capa nuclear interna se ramifica en una cascada de prolongaciones verticales, que atravesando las restantes capas retinianas, llegan a contactar con la membrana limitante interna (Lam. 10, fig. 1, CPE, CNI).

Estas características morfológicas apreciadas en el camaleón difieren de las observadas en retinas de aves y mamíferos por Cajal (1892) y Polyak (1941), en las que los penachos de ramificaciones verticales de las células de Muller surgen en el limite externo de la capa plexiforme interna.

La célula de Muller de la retina central del camaleón, muestra antes de emitir la prolongación accesoria a nivel de la capa de Henle, una zona de menor grosor citoplasmico (Lam. 10, fig. 3, flecha grande). En su trayecto vertical por la citada capa, el cuerpo glial presenta gran diversificación morfológica. Unas células dividen su soma en dos troncos principales, generalmente despues de originarse la prolongación accesoria (Lam. 10, fig. 1 y 4), aunque en ocasiones puede ser la prolongación accesoria la que nace despues de que se haya dividido el cuerpo celular (Lam. 10, fig. 5). Otras células, tras la emisión de la prolongación accesoria se dividen en el tercio externo de la capa de Henle en 4 ó 5 ramas, de las cuales, dos son constantemente de mayor grosor (Lam. 10, fig. 2).

La prolongación accesoria de la célula de Muller ha sido solamente analizada en la fóvea de la retina del camaleón por Cajal (1892), siendo escasos los datos obtenidos al respecto. De nuestras observaciones sobre la citada prou-

gación deducimos que se manifiesta morfológicamente de diferentes maneras, dependiendo de la zona de ubicación.

Generalmente suele ser única y realiza un largo recorrido de unas 200 micras en dirección periférica por la capa de Henle (Lam. 10, fig. 7). Durante este trayecto emite una variada gama de expansiones que adoptan diferente comportamiento morfológico. Algunas nacen en las proximidades del soma celular a través de una gruesa rama, la cual a nivel de la capa plexiforme externa se divide en numerosas expansiones finas y verticales que alcanzan la membrana limitante interna (Lam. 10, fig. 3, flecha corta). Otras son más delgadas y permanecen indivisas en todo su trayecto hasta la membrana limitante interna. En raras ocasiones hemos podido observar cortas expansiones que partiendo de la prolongación accesoria se dirigen internamente realizando recorridos helicoidales. Algunas de estas expansiones terminan en las capas externas de la retina, formando imágenes a la manera de tirabuzones. La prolongación accesoria de la célula de Muller, al final de su recorrido por la capa de Henle, cambia de sentido para de esta manera atravesar verticalmente las distintas capas de la retina. (Lam.10, fig. 7, flecha larga). Al llegar al tercio medio de la capa nuclear interna dicha prolongación, se ensancha considerablemente para alojar en su interior el núcleo de la célula (Lam.10, fig. 7, flecha corta). La terminación de la prolongación accesoria ofrece dos alternativas morfológicas. En el caso de que exista solo una fibra accesoria, a partir del enclave nuclear nacen finas expansiones que después de atravesar las restantes capas retinianas con un trayecto más o menos sinuoso, finaliza en la membrana limitante interna. Cuando existen varias prolongaciones accesorias, las fibras gliales que no poseen el núcleo, tras una incurvación en la capa plexiforme externa, finaliza mediante un tirabuzón que transcurre y termina en el espesor de la capa nuclear interna. De nuestras observaciones, se deduce que en el recorrido de la prolongación accesoria de la célula de Muller se distinguen tres porciones. Una porción externa de trayecto tangencial por la capa de Henle, que acompaña a los axones de los conos (Armengol y cols. 1978). Una media, de dirección oblicua o vertical, que acompaña en gran parte a las células bipolares a su paso por la capa nuclear interna. Y una porción interna de dirección vertical que introduciéndose en las tres últimas capas de la retina finaliza a nivel de la membrana limitante interna.

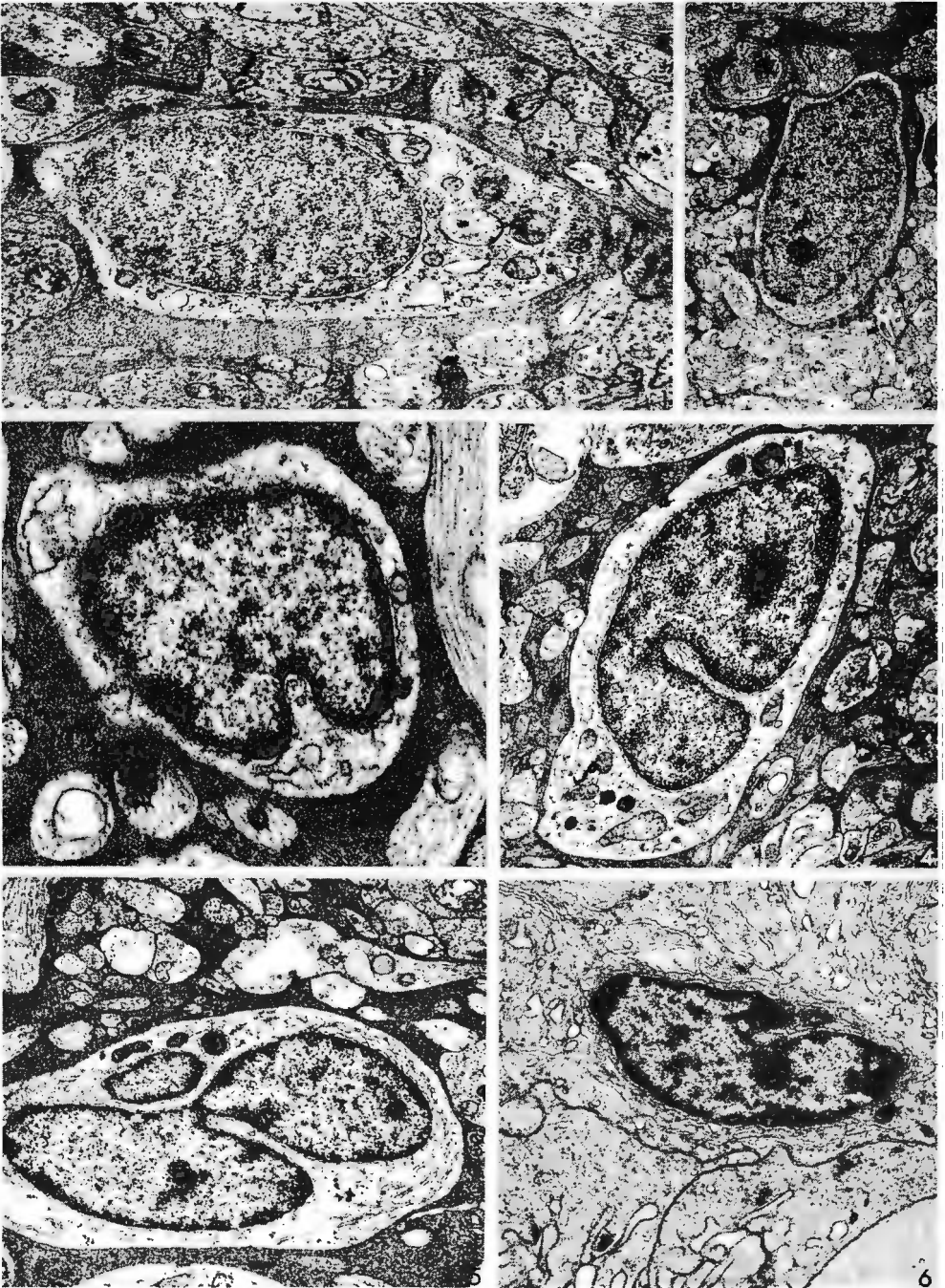
En la fovea y zonas parafoveales de la retina es donde con mayor frecuencia

se observan varias prolongaciones accesorias en una misma célula. Una de estas prolongaciones, generalmente la de menor recorrido y mayor oblicuidad por la capa de Henle (Lam. 10, fig. 6), es la que posee el núcleo de la célula. Las otras fibras accesorias, de tamaño variable, suelen finalizar de manera helicoidal en el espesor de la capa nuclear interna.

Únicamente en la fovea del camaleón hemos observado de manera esporádica células de Muller que muestran una oblicuidad de su soma por la capa de Henle, careciendo a este nivel de prolongaciones accesorias. Estos datos encuentran su correlación morfológica en las descripciones realizadas sobre las células de Muller por Dogiel (1893) en retinas humanas y Polyak (1941) en retinas de primates.

De la misma manera que en la retina del pollo (Prada y cols. 1980 a y b), en la retina periférica del camaleón la célula de Muller adopta su morfología al menor grosor de las capas retinianas. Por ello, presenta un citoplasma más robusto y menos estilizado, siendo sus prolongaciones de menor tamaño que en la retina central. El soma celular al llegar a la capa plexiforme externa se divide en varias ramas, menos numerosas que en la retina central (Lam. 10, figs. 8, 9 y 10).

Las prolongaciones accesorias de las células de Muller localizadas periféricamente, realizan cortos recorridos por la capa de Henle (30 a 50 micras) (Lam. 10, figs. 8 y 9). Una vez finalizado su trayecto, la prolongación accesoria se incurva a nivel de la capa plexiforme externa para introducirse en la capa nuclear interna. En el tercio externo de ésta última capa, la fibra accesoria posee un engrosamiento en cuyo interior se localiza el núcleo de la célula (Lam. 10, figs. 8, 9 y 10, asterisco). Termina la prolongación accesoria mediante una gruesa rama que en dirección vítrea y con un trayecto más o menos sinuoso llega a alcanzar la membrana limitante interna engrosándose considerablemente a este nivel (Lam. 10, figs. 8 y 9). En su recorrido por la capa plexiforme interna, capa de células ganglionares, y capa de fibras del nervio óptico, la prolongación accesoria de la célula de Muller emite abundantes espículas y pequeñas expansiones de disposición radial (Lam. 10, figs. 8 y 9, flechas cortas). De la misma manera que en la retina central, la prolongación accesoria de células periféricas muestra, a su paso por la capa de Henle, expansiones verticales que terminan en la membrana limitante interna (Lam. 10, figs. 8 y 9, flechas largas). También estas expansiones a su paso por las capas plexiformes de la



retina, muestran espículas radiales (Lam. 10, figs. 8 y 9).

En las zonas más periféricas de la retina, la célula de Muller en ocasiones no llega a contactar con la membrana limitante interna (Lam.10, fig.10), y la pauta general es que exhiban una morfología muy rudimentaria (Lam.10, fig.11).

La retina de los vertebrados presenta un grado de diferenciación distinto en sus diversas zonas. Así, la retina periférica es la que posee una mayor similitud con los estadios embrionarios (Shen, Greenfield and Boell, 1956; Prada y cols. 1980 a y b). Podría suponerse que durante la histogénesis de la retina del camaleón, la joven célula de Muller, cuerpo simple que uniría las dos membranas limitantes, debido quizás al largo recorrido de los axones de los conos y al gran empaquetamiento celular que posee la retina del camaleón se desplazaría en sentido tangencial sin abandonar su primitivo punto de anclaje externo. Posteriormente su citoplasma a nivel de la membrana limitante externa, se engrosaría en sentido vertical, contribuyendo a separar los diversos paquetes axónicos a nivel de la capa de Henle. En sucesivas etapas de diferenciación este citoplasma vertical, emitiría el penacho de expansiones verticales en dirección a la membrana limitante interna. En resumen, podemos decir que la retina periférica del camaleón, muestra una posible secuencia de diferenciación histogénica de la célula de Muller, explicando de este modo la ubicación de su núcleo en la prolongación accesoria y no en la porción principal de la célula.

Las microfotografías (Lam.11, figs.1 a 6) revelan los datos ultraestructurales de mayor interés hallados en las células de Muller de la retina del camaleón. Del mismo modo que describieron Fain y cols. (1975) en la retina del sapo, la célula de Muller de la retina del camaleón muestra por fuera de la membrana limitante externa, expansiones vellosas que en grupos de 3 ó 4 hileras de vellosidades separan las microvellosidades de los segmentos internos de los fotorreceptores (Lam.11, fig.1, flechas) impidiendo así que se realicen contactos interreceptores. A nivel de la membrana limitante externa la célula de Muller realiza, entre sí y con los fotorreceptores, uniones de tipo desmosómico, similares a las descritas por Fine y Zimmerman (1962), Magalhaes (1970) y Wald y De Robertis (1961).

En relación con los datos obtenidos mediante microscopía luminica (Lam. 10, figs. 1, 2, 3, 4 y 5). La microscopía electrónica constata que el citoplasma glial en las zonas más internas de la capa de Henle se abre para separar los paquetes axónicos de los fotorreceptores. De este modo quedan englobados entre las

prolongaciones verticales de las células de Muller los axones de los fotoreceptores y las fibras gliales accesorias que discurren tangencialmente por la capa de Henle (Lam. 11, fig. 3). Las prolongaciones verticales al llegar a la capa plexiforme externa, se dividen en varias ramas que separan los pies terminales de los fotoreceptores en grupos de 3 a 4 bases (Lam. 11, fig. 3, flechas). En este aspecto constatamos los datos observados por Fain y cols. (1975) en el sapo.

Una de las características de la porción externa de la célula de Muller, es la existencia de microtubulos en su interior (Kuwabara, 1965; Magalhaes, 1970). En la retina del camaleón hemos observado microtubulos orientados tangencialmente en el interior de la prolongación accesorias, a nivel de la capa de Henle. A la vez que apreciamos una gran similitud entre el tamaño de los neurotubulos de los receptores (195 a 200 Å) y los microtubulos del citoplasma glial (195 a 200 Å) (Lam. 11, fig. 2, flechas). No observamos contactos de membrana entre las prolongaciones accesorias de la célula de Muller y los axones de los fotoreceptores (Lam. 11, fig. 2, M.A.).

El núcleo de la célula de Muller en estudios ultraestructurales, se ha descrito con una ubicación a nivel medio de la capa nuclear interna, y una morfología y electrodensidad característica (Kuwabara, 1965; Magalhaes, 1970; Wald y De Robertis, 1961). Reforzando estos datos el núcleo de la célula de Muller del camaleón posee una morfología irregularmente poligonal, con una cromatina más densa que la de las neuronas retinianas. A la altura del núcleo, el citoplasma glial es escaso y electrodensito, y aparece englobando a los axones de las células bipolares que discurren por la capa nuclear interna (Lam. 11, fig. 4, asteriscos).

La porción interna o vítrea de la célula de Muller, ha sido considerada como aquella zona del citoplasma destinada a almacenar las reservas de glucogeno celular, habiéndose descrito a este nivel la existencia de gliofilamentos (Magalhaes, 1970; Magalhaes, 1976; Magalhaes, Coimbra y Silva Pinto, 1973). De nuestros estudios se desprende además que en la capa plexiforme interna, la célula de Muller posee en su interior microtubulos con un diámetro menor (195 Å) (Lam. 11, fig. 5, M, flechas) que el de los neurotubulos de las expansiones neuronales situadas a este mismo nivel (235 Å) (Lam. 11, fig. 5, flechas). La membrana de la célula de Muller, tampoco presenta a este nivel contactos específicos con las membranas de las prolongaciones neuronales, respetando siempre un espacio extracelular de similares dimensiones (Lam. 11, fig. 5). Destaca en todas

las porciones del citoplasma de la célula de Muller la existencia de una menor densidad de microtubulos con respecto a las neuronas de la retina (Lam. 11, figs. 2 y 5).

En la capa de fibras del nervio óptico, la célula de Muller muestra un comportamiento similar al que posee en la capa de Henle. De esta manera las expansiones verticales de las células de Muller separan los diferentes paquetes axonicos (Lam. 11, fig. 6, asterisco). En el interior de los referidos paquetes existen expansiones gliales que aislan los diferentes axones, impidiendo de esta manera que se realizen contactos axo-axonicos (Lam. 11, fig. 6, flechas). El citoplasma de la célula de Muller posee en estas zonas internas, vesiculas de pared lisa y gliofilamentos (Lam. 11, fig. 6).

La capa de fibras del nervio óptico de la retina del camaleón, presenta axones mielínicos, rodeados de un citoplasma que relacionamos con el de las células de Muller (Lam. 11, fig. 6) y que se asemeja al descrito por Stensaas (1977) en el nervio óptico de los anfibios urodelos como oligodendriticos claros.

Entre la capa de fibras del nervio óptico y la membrana limitante interna existen en la retina del camaleón, una gruesa capa formada por la superposición de laminas citoplasmicas pertenecientes a las células de Muller (Lam. 11, fig. 6). En el espesor de esta capa de un grosor que oscila entre 8 y 12 micras, se ubican células gliales siendo estas generalmente oligodendrocitos (Lam. 11, fig. 6, OL) destacando la existencia de dos citoplasmas claramente definidos. De un lado el protoplasma de la célula de Muller se presenta como el componente más electrodensos siendo este citoplasma el que va a formar la membrana limitante interna (Lam. 11, fig. 6, ILM). Destaca en contraposición la existencia de un citoplasma menos electrodensos, ordenado también en láminas cuya procedencia es debida probablemente a la presencia en esta capa de otras células de estirpe glial (Lam. 11, fig. 6, OL, estrellas).

Los espacios interneurales en la retina del camaleón se encuentran ocupados por las células de Muller, quedando un espacio intercelular meramente virtual, en el que no hemos observado la presencia de estructuras, como las descritas por Wolburg y Kurz-Isler (1977) Kurz-Isler y Wolburg (1978), en la retina de la trucha arco-iris.

Ademas de las células de Muller existen en el camaleón otras células de naturaleza neuroglial (Lam. 11, fig. 6; Lam. 12, figs. 1, 2, 3, 4 y 5). La ubi-

cación de estas células se aprecia en tres niveles diferentes de la retina: capa de fibras del nervio óptico (Lam. 11, fig. 6), capa plexiforme interna (Lam. 12, figs. 2, 3, 4 y 5) y en las vecindades de la capa plexiforme externa (Lam. 12, fig. 6).

Las observaciones con el método de Golgi y con microscopia electrónica, indican que en su mayoría se tratan de astrocitos fibrosos típicos, similares a los descritos por Wolter (1959) en retinas humanas y Stensaas (1977) en el nervio óptico de los anfibios. No obstante sorprendemos a veces células de pequeño tamaño a las que consideramos como oligodendroglia, no solo por la configuración y estructuración de su núcleo sino por su situación cerca de la capa de células ganglionares y en la capa de fibras del nervio óptico. Tengase presente que en estos núcleos internos discurren en gran número fibras mielinizadas (Lam. 11, fig. 6).

A pesar de que la microglia se encuentra claramente representada en la capa plexiforme interna de varios animales (López Enriquez, 1926; Vrabec, 1970; Gallego, 1976 b), en el camaleón no hemos podido identificar ningún elemento con característica de célula microglial.

BIBLIOGRAFIA.-

- AMBROSIANI, J., ARMENGOL, J.A., PRADA, F., GARCIA-LOMAS, V., GENIS-GALVEZ, J.M.
1980. Arch. Soc. Esp. oftalmologia (en prensa).
- ARMENGOL, J.A., PRADA, F. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1978 a. Actas del X Congr. de
la Soc. Anat. Esp. 33-36. Zaragoza. España.
- ARMENGOL, J.A., PRADA, F. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1978 b. Morf. Norm. y Patol.,
A, 2, 161-172.
- ARMENGOL, J.A., PRADA, F. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1979. Morfol. Normal y Patol,
Secc. A, 3, 725-735.
- ARMENGOL, J.A., PRADA, F. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1980 a. Acta Anat (En prensa).
- ARMENGOL, J.A., PRADA, F. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1980 b. J. Neurocytol (enviado
para publicación).
- BALBUENA, F.F. 1936. Arch. de Oft. Hisp. Am. XXXV, 337.
- BAYLOR, D.A. y FUORTES, M.G.F. 1970. M. Physiol, Lond. 207, 77-92.
- BAYLOR, D., FUORTES, M. y O'BRYAN, P. 1971. J. Physiol, 214, 265-294.
- BERGER, E.R. 1964. J. Ultrastruct. Res. 11, 90.
- BERGER, E.R. 1966. J. Ultrastruct Res. 14, 143.
- BERGER, E.R. 1967. J. Ultrastruc. Res. 17, 220-232.
- BLAUROCK, A.E. y WILKINS, M.H.F. 1969. Nature, 223, 906-909.
- BORYSIECKIEWICZ, M. 1887. Untersuchungen uber den feineren. Bau der Netchaut.
Leipzig: Toeplta and Deutcke.
- BORYSIECKIEWICZ, M. 1899. Citado en Les yeux et la vision des vertébrés. Rochon
Duvigneaud (1943).
- BOWMAKER, J.K. y KNOWLES, A. 1977. Vision Res. 17:755.
- BOYCOTT, B.B. y DOWLING, M.E. 1969. Phil. Trans. Roy Soc. S. 255, 109-184.
- BOYCOTT, B.B., DOWLING, M.E., FISHER, S.K., KOLB, H. y LATIES, A.M. 1975.
Proceedings of the Royal Society of London, Series B. 191, 353-368.
- BOYCOTT, B., PEICHL, L. y WASSLE, H. 1978. Proc. R. Soc. Lond. 203, 229-245.
- BROWN, P.K., GIBBONS, F.R. y WALD, G. 1963. J. Cell Biol. 19, 79-106.
- CAJAL, P. 1891. El encefalo de los reptiles. Zaragoza.
- CAJAL, S.R. 1889. Anat. Anz. (4), 111-121.
- CAJAL, S.R. 1892. La Cellule, 9. 121-155.
- CAJAL, S.R. 1894. Die retina der wirbelthiere. III Die Retina der reptilien
85-97. Wiesbaden. Verlag von J.F. Bergmann.

- CAJAL, S.R. 1909. Histologie du Systeme Nerveux de l' Homme et des Vertébrés.
Vol. II, edit Instituto Ramón y Cajal. Madrid. 1955.
- CAJAL, S.R. 1919. Trab. del Lab. de Invest. Biol. T. XVII, fasc. 1 y 2,
pp. 5-85.
- CAJAL, S.R. 1933. Trab. Lab. Invest. Biol. Univ. Madrid, 28, appendix, 1-141.
- CAJAL, S.R. 1972. Charles C. Thomas. Publisher. Springfield. Illinois, U.S.A.
- CHEZE, G. et GAS, N. 1973. C.R. Acad. Sc. Paris. 276, 281-282.
- CHINO, M.J., SHANSKY, S.M. y HAMASAKI, I.D. 1978. Brain Research, 143, 459-473.
- COHEN, A.I. 1960. Am. J. Anat. 107, 23-48.
- COHEN, A.I. Exp. Eye. Res. 1, 128-136.
- COHEN, A.I. 1963. Exp. Eye. Res. 2, 88-97.
- COHEN, A.I. 1965. Anat. Rec. 152, 63-80.
- COHEN, A.I. 1968. J. Cell Biol. 37, 424-444.
- COHEN, A.I. 1969. Morphology, function and clinical charasteristic 31-62. edit.
B.R. Straatima, M.O. Hall, R.A. Allen and F. Crescitelli; Forum in Medical
Sciences No.8, Univ. Calif. Press. Berkeley.
- COHEN, A.I. 1970. Vision Res. 10, 445-453.
- COHEN, F. y WITKOUSKY, P. 1978. J. Neurocytol. 7, 721-740.
- COLONNIER, R. 1964. The tangential organization of the visual cortex. J. Anat.
Lond. 98, 327.
- COULOMBRE, A.J. 1958. Anat. Rec. 180, 153-189.
- DAWSON, W.W. y PEREZ, M.M. 1973. Science 181, 747-748.
- DE MONASTERIO, F.M. 1978. J. Neurophysiol, 41: 1394-1417.
- DE ROBERTIS, E. y LASANSKY, A. 1961. Structure of the Eye, 29-49. edit. G.K.
Smelser. Academic. Press. London.
- DOGIEL, A.S. 1891. Ucher die nervosen elemente in der Retina des Menschen.
Arch. Mikr. Anat, 38, 317-344.
- DUBIN, M.W. 1970. J. Comp. Neur, 140, 479-506.
- DOWLING, J.E. 1967. In Molecular organization and biological function. 186-
210. edit J.M. Allen. Harper and Row. New York.
- DOWLING, J.E. 1970. Invest. Ophthal, 9, 655-680.
- DOWLING, J. 1974. Raven Press, 87-103.
- DOWLING, J.E. 1979. Trends in NeuroSciences. Special Vision Tissue. August.
pp, 189-191.

- DOWLING, J.E. y BOYCOTT, B.B. 1966. Proc. Roy Soc. B. 166, 80-111.
- DOWLING, J.E. y EHINGER, B. 1975. Science, 188, 270-273.
- DOWLING, J.E., EHINGER, B. y HEDDEN, W.L. 1976. Investigative Ophthalmology, 15, 916-926.
- DUKE-ELDER, S. 1958. System of Ophthalmology. I. The Eye in Evolution. C.V. Mosby. St. Louis.
- EAKIN, R.M. 1965. Cold Spring Harb. Symp. Quart. Biol. 30, 363-370.
- EHINGER, B. 1967. Zeitschrift fur Zellforschung und mikroskopische Anatomie, 82, 577-588.
- EHINGER, B. and FALCK, B. 1969. Zellforschung und mikroskopische Anatomie 100, 364-375.
- EHINGER, B., FALCK, B. y LATIES, A.M. 1969. Zellforschung und mikroskopische Anatomie, 97, 285-297.
- ENGSTROM, K. 1963. Acta Zool. Stockholm 44, 179-243.
- FAIN, G.L., GOLD, G.M. y DOWLING, J.E. 1975. Edit the Cold Spring Harbor Lab. New York, 547-561.
- FINE, B.S. y ZIMMERMAN, L.E. 1962. Invest. Ophthal. 1, 304.
- FISHER, L.Y. 1979. Invest. Ophthalmol. Visual Sci. Vol. 18, No.5, pp. 521-523.
- FISHER, S.K. y GOLDMAN, K. 1975. Cell Tiss. Res. 164, 473-480.
- GALLEGO, A. 1971. Arch. Soc. Esp. oftal. 31, 299-304.
- GALLEGO, A. 1971. Vision Research, Supplement, No.3, 33-50.
- GALLEGO, A. 1976 a. Neural principles in Vision. 26-62 edit F. Zettler and R. Weiler. Springer-Verlag. Berlin.
- GALLEGO, A. 1976 b. Anales de la Real Academia Nacional de Medicina, Madrid. Tomo XCIII, cuaderno tercero, paginas 1-7.
- GALLEGO, A. 1978. Fundación Juan March, Serie Universitaria, 52: 1-62.
- GAYOSO, M.J., DIAZ-FLORES, L. y GARRIDO, M. 1977. Morf. Norm. y Patol. A. 1, 1-28.
- GAYOSO, M.J., DIAZ-FLORES, L. y GARRIDO, M. 1978. Morfol. Norm. y Patol, Secc. A. 2, 1-28.
- GENIS-GALVEZ, J.M., PUELLES, L. y PRADA, C. 1977. Experimental Neurology, Vol. 56, 151-157.
- GENIS-GALVEZ, J.M., PRADA, F. y ARMENGOL, J.A. 1978. Ann. Desar. 22-52: 21-25.
- GENIS-GALVEZ, J.M., ARMENGOL, J.A. y PRADA, F. 1979 a. Serie Universitaria, Fundación Juan March (Madrid)

- 88, 31-44, Fund. Juan March. Madrid.
- GENIS-GALVEZ, J.M., PRADA, F. y ARMENGOL, J.A. 1979 b. Japanese Journal of Ophthalmology 23 (4) 378-387.
- GENIS-GALVEZ, J.M., PRADA, F. y ARMENGOL, J.A. 1979 c. Morf. Norm, y Patol. Secc. A, vol. 3, pp. 669-674.
- GENIS-GALVEZ, J.M., GARCIA-LOMAS, V., PRADA, F. y ARMENGOL, J.A. 1980. (En prensa).
- GENIS-GALVEZ, J.M., ARMENGOL, J.A. y PRADA, F. 1980. (En preparación).
- GRAS, W.J. y WORTHINGTON, C.R. 1969. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 63, 233-238.
- GRAY, E.G. 1977. In Synapses. 6-18 edit G.A. Cottrell and P.N.R. Usherwood Academic Press. New York.
- HAMASAKI, D.I. IASAKI, K., SUSUKI, H. 1979. Japanese Journal of Physiology, vol. 29, No.4.
- HARKNESS, L. 1977. Nature, 267, 346-349.
- HASHIMOTO, Y., SAITO, T., MILLER, W. y TOMITA, T. 1973. Springer-Verlag. Berlin. 181-188.
- HAUSCHILD, D.C. y LATIES, A.M. 1973. Investigative Ophthalmology, 12, 537-540.
- HERNDON, R.M. 1963. J. Cell Biol. 18, 167-180.
- HOLMBERG, K. 1970. Zeitsch Zellforsch 111, 519-538.
- HUGHES, F.W. y LAVELLE, A. 1974. Anat Rec, 179: 297-302.
- KANEKO, A. 1970. J. Physiol. 207, 623-633.
- KANEKO, A. 1971. J. Physiol. 213, 95-105.
- KANEKO, A. 1973. Intracellular Staining in Neurobiology ed. Kater and Nicholson. Springer-Verlag.
- KINNEY, M.S. y FISHER, S.K. 1978. Proc. R. Soc. Lond. B. 201, 181-147.
- KOGANEI, J. 1884. Arch. Mikr. Anat. 23, 335-357.
- KOLB, H. BOYCOTT, B.B. y DOWLING, J.E. 1969. Phil Trans Roy. Soc. B. 255, 177-184.
- KOLB, H. 1970. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 258, 261-282.
- KOLB, H. y WEST, R.W. 1977. Journal of Neurocitology 6, 155-170.
- KOLLIKER, A. 1882. P. 717 (French ed).
- KRAUSE, W. 1871. Arch. f. Anat.n. Physiol.
- KRAUSE, W. 1892. Int. Monatssch. J. Anat. u. Physiol. 10, 12, 33, 68.
- KUNZ, Y.W. y WISE, C. 1978. Experientia, 34, 246.

- KURZ-ISLER y WOLBURG, H.: 1978. *Cell Tiss. Res.* 191, 15.
- KUWABARA, T. 1965. *Symp. (J.W. Rohen) Schataver Verlag, Stuttgart*, 68-84.
- LASANSKY, A. 1971. *Phil Trans. R. Soc. Lond.* 262 B, 365-381.
- LASANSKY, A. and WALD, F. 1962. *J. Cell Biol.* 15, 463.
- LATIES, A.M. 1972. *Investigative Ophthalmology*, 11, 555-584.
- LATIES, A.M. y LIEBMAN, P.A. 1970. *Science* 16, 1475-1477.
- LEEPER, H. 1978 a. *J. Comp. Neur.* 182, 777-794.
- LEEPER, H. 1978 b. *J. Comp. Neur.* 182: 795-810.
- LEEPER, H. y COPENHAGEN, D. 1979. *Vision Research* 19: 407-412.
- LOPEZ ENRIQUEZ, M. 1926. *Boletin de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, Tomo XXVI, 294-301.
- MAGALHAES, M.M. 1970. *Dissertacao de Doutorado. Porto.*
- MAGALHAES, M.M. 1976. (Edit E. Yamada, S. Mishima). *Jap. J. Ophthalmol.* 333-340.
- MAGALHAES, M.M., COIMBRA, A. y SILVA PINTO. 1973. *Comp. Rend de L'Association des Anat.* 57, 156.
- MARIANI, A. y LEURE-DU PREE, A. 1977. *J. Comp. Neur.* 175, 13-26.
- MASON, W.T., FAGER, R.S. y ABRAHAMSON, E.W. 1973. *J. Anat*, 115, 2, 289-308.
- MATSUMOTO, N. y NAKA, K. 1972. *Brain Res.* 42, 59, 71.
- MEYER, D.B., COOPER, T.G. y GERNEZ, C. 1965. In *Eye Structure II, Symp.* 521-533. edit J.W. Rohen Schttaner-Verlag, Stuttgart.
- MEYER, D.B. y MAY, H.C. jr. 1973. *Exp. Eye Res.* 17, 347-355.
- MISSOTTEN, L. 1965. *Ed. Arsacia. Bruxelles. Brussels.*
- MOODY, R.F. y ROBERTSON, J.D. 1960. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 7, 87-92.
- MORRIS, V.B. 1970. *J. Comp. Neurol.* 140, 359.
- MULLER, H. 1857. *Z. wiss. Zool*, 8, 1-122.
- MULLER, H. 1862. *Wuzb. naturw. Zeitsch.* 3, 10.
- MULLER, H. 1863. *Ueber des Vorhandenseim zweier foveae om der Netzhaut vieler vogelangen. Klin. Monatsld. Augenheilkumde.*
- MURAKAMI, M. y SHIMODA, J. 1977. *J. Physiol*, 264, 801.
- NAGEL, A. 1859. *Albrecht von Graefes Arch. Ophthal.* 6, 191-234.
- NAKA, K. y OHSUKA, T. 1975. *J. Neurophysiol*, 38, 72.
- NAGUYEN, H.A. J. y NAGUYEN, H.A. 1970. *C.R. de l'Assoc des Anat.* 148, 468-474.
- NICHOLS, CH. y KOELLE, G.B. 1967. *Science* 155, 3761, 477-478.
- NILSSON, S.E.G. 1965. *J. Ultrastr. Res.* 12, 207-231.
- PRADA, F., ARMENGOL, J.A. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1979. *Morf. Norm. y Patol.*,

Secc. A, 3, 129-144.

- PRADA, F., ARMENGOL, J.A. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1980 a. (En preparación).
- PRADA, F., ARMENGOL, J.A. y GENIS-GALVEZ, J.M. 1980 b. (En preparación).
- POLYAK, S.L. 1941. Chicago: University of Chicago Press, 93.
- RAVIOLA, E. y RAVIOLA, G. 1969. J. Submicrosc. Cytol. 1, 35-42.
- RICHARDSON, T.M. 1969. Vision Res. 9, 727-731.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A. 1943. Les yeux et la vision des Vertébrés. Masson et Cie. Paris.
- RODIECK R.W. 1973. The Vertebrate retina principles of structure and function. W.H. Freeman and Company. S. Francisco.
- ROSENBLUTH, J. 1962. J. Cell Biol. 13, 405-421.
- SAITO, T. MILLER, W. y TOMITA, T. 1974. Vision Res. 14, 119-123.
- SCHIE, E. y LATIES, A.M. 1971. Herpetologica, 27, 77-80.
- SHEN, S.C. GREENFIELD, P. y BOELL, E.J. 1956. J. Comp. Neurol, 106, 433-461.
- SJOSTRAND, F.S. 1959. Rev. Mod. Phys. 31:301.
- SJOSTRAND, F.S. 1960. Radiation Res., suppl. 2, 349-386.
- SLOPER, J.J. 1973. Brain Res. 58, 478-483.
- SMELSER, G.K., ISHIKAWA, T. y PEI, Y.F. 1965. In Eye Struct. II. Symp. 109-120. edit, J.W. Rohen. Schattaner-Verlag. Stuttgart.
- STEIMBERG, R.H. y SCHMIDT, R. 1970. Vision Res, 10, 817-820.
- STELL, W.K. 1967. Am. J. Anat. 121, 401-424.
- STELL, W.K. 1975. J. Comp. Neur. 159: 503-520.
- STENSAAS, L.J. 1967. J. Comp. Neur. 129, 59-70.
- SMAETICHIN, G. 1956. Acta Physiologica Scandinavica, 39 , (134) 17-46.
- SUMMER, B.E.H. 1975. Exp. Brain Res. 22, 175-183.
- THURM, V. 1965. Cold Spring. Harb. Symp. Quant. Bid. 30, 75, 82.
- TONUS, J.G. y DICKSON, D.H. 1979. Exp. Eye Res. 28, 93-110.
- VANDERKOOI, G. y SUNDARALINGAM, M. 1970. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 67, 233-238.
- VICTOR, J.D. y SHAPLEY, R.M. 1979. J. Gen Physiol Vol. 74, 275-298.
- VRABEE, F.R. 1970. Jour of Neuropathol and Exp. Neurol vol. XXIX, No.2, 217-224.
- WAGNER, J.H. 1976. In Neural Principles in Vision. 7-25, edit F. Zettler and R. Weiler Springer Verlag. Berlin.
- WALD, F. y DE ROBERTIS, E. 1961. Z. Zellforsch, 55, 649.
- WALLS, G.L. y JUDD, H.D. 1933. Brit. J. Ophthalmol. 17, 641.

- WARREN, R.H. y BURNSIDE, B. 1978. J. Cell Biol. 78, 247-259.
- WATANABE, H. y BURNSTOCK, G. 1976. J. Neurocytol. 5, 125-136.
- WEILER, R. 1977. Thesis University of Munich.
- WEILER, R. y ZETTELR, F. 1979. Vision Research 14, 1261-1268.
- WERBLIN, F.S. y DOWLING J.E. 1969. Neurophysiol 32, 339-1969.
- WERSALL, J. FLOCK, A. y LUNDQUIST, P.G. 1965. Cold. Spring Harb : Symp. Quant. Bid. 30, 115-132.
- WEST, R.W. 1976. J. Comp. Neur. 168, 355-378.
- WEST, R.W. 1978. Vision Res. Vol. IX, pp. 129-136.
- WITKOUSKY, P.W. 1971. J. Comp. Neurol. 142:205.
- WITKOUSKY, P.W. y DOWLING, J.E. 1969. S. Zelforsch. Mikrosk. Anat. 100:60.
- WOLBURG, H y KURZ-ISLER, G. 1977. Cell. Tis. Res. 177, 127.
- WOLTER, J.R. 1956. Klinische monatsblatter fur Angenheilkunde, 129, B.2, 224, 230.
- WOLTER, J.R. 1959. American Journal of Ophthalmology, Vol. 48, no.5, Part. II, 317-393.
- YOUNG, R.W. 1967. J. Cell Biol. 33, 61-72.
- YOUNG, R.W. 1969. Invest. Ophthalmol. 8, 222-231.
- YOUNG, R.W. 1976. Invest. Ophthalmol. 15, 700-725.
- YOUNG, R.W. y DROZ, B. 1968. J. Cell. Biol. 39, 169-184.
- YAMADA, E. 1979. J. Electron Microsc. 28, 5-79, 86.



FUNDACION JUAN MARCH

SERIE UNIVERSITARIA

TITULOS PUBLICADOS

Serie Marrón

(Filosofía, Teología, Historia, Artes Plásticas, Música, Literatura y Filología)

- | | | | |
|----|---|----|---|
| 1 | Fierro, A.:
Semántica del lenguaje religioso. | 60 | Alcalá Galvé, A.:
El sistema de Servet. |
| 10 | Torres Monreal, F.:
El teatro español en Francia (1935-1973). | 61 | Mourão-Ferreira, D., y Ferreira, V.:
Dos estudios sobre literatura portuguesa contemporánea. |
| 12 | Curto Herrero, F. Fco.:
Los libros españoles de caballerías en el siglo XVI. | 62 | Manzano Arjona, M.:
Sistemas intermedios. |
| 14 | Valle Rodríguez, C. del:
La obra gramatical de Abraham Ibn Ezra. | 67 | Acero Fernández, J. J.:
La teoría de los juegos semánticos. Una presentación. |
| 16 | Solís Santos, C.:
El significado teórico de los términos descriptivos. | 68 | Ortega López, M.:
El problema de la tierra en el expediente de Ley Agraria. |
| 18 | García Montalvo, P.:
La imaginación natural (estudios sobre la literatura fantástica norteamericana). | 70 | Martín Zorraquino, M.ª A.:
Construcciones pronominales anómalas. |
| 21 | Durán-Lóriga, M.:
El hombre y el diseño industrial. | 71 | Fernández Bastarreche, F.:
Sociología del ejército español en el siglo XIX. |
| 32 | Acosta Méndez, E.:
Estudios sobre la moral de Epicuro y el Aristóteles esotérico. | 72 | García Casanova, J. F.:
La filosofía hegeliana en la España del siglo XIX. |
| 40 | Estefanía Álvarez, M.ª del D. N.:
Estructuras de la épica latina. | 73 | Meya Llopart, M.:
Procesamiento de datos lingüísticos. Modelo de traducción automática del español al alemán. |
| 53 | Herrera Hernández, M.ª T.:
Compendio de la salud humana de Johannes de Ketham. | 75 | Artola Gallego, M.:
El modelo constitucional español del siglo XIX. |
| 54 | Flaquer Montequí, R.:
Breve introducción a la historia del Señorío de Buitrago. | 77 | Almagro-Gorbea, M., y otros:
C-14 y Prehistoria de la Península Ibérica. |

- 94 Falcón Márquez, T.:
La Catedral de Sevilla.
- 98 Vega Cernuda, S. D.:
J. S. Bach y los sistemas contrapuntísticos.
- 100 Alonso Tapia, J.:
El desorden formal de pensamiento en la esquizofrenia.
- 102 Fuentes Florido, F.:
Rafael Cansinos Assens (novelista, poeta, crítico, ensayista y traductor).
- 110 Pitarch, A. J., y Dalmases Balañá, N.:
El diseño artístico y su influencia en la industria (arte e industria en España desde finales del siglo XVII hasta los inicios del XX).
- 113 Contreras Gay, J.:
Problemática militar en el interior de la península durante el siglo XVII. El modelo de Granada como organización militar de un municipio.
- 116 Laguillo Menéndez-Tolosa, R.:
Aspectos de la realeza mítica: el problema de la sucesión en Grecia antigua.
- 117 Janés Nadal, C.:
Vladimir Holan. Poesía.
- 118 Capel Martínez, R. M.:
La mujer española en el mundo del trabajo. 1900-1930.
- 119 Pere Julià:
El formalismo en psicolingüística: Reflexiones metodológicas.
- 126 Mir Curcó, C.:
Elecciones Legislativas en Lérida durante la Restauración y la II República: Geografía del voto.
- 130 Reyes Cano, R.:
Medievalismo y renacentismo en la obra poética de Cristóbal de Castillejo.
- 133 Portela Silva, E.:
La colonización cisterciense en Galicia (1142-1250).
- 134 Navarro Mauro, C.:
La terapia de pareja según la teoría sistémica.
- 138 Peláez Manuel, J.:
Las relaciones económicas entre Cataluña e Italia, desde 1472 a 1516, a través de los contratos de seguro marítimo.

Serie Verde

(Matemáticas, Física, Química, Biología, Medicina)

- 2 Mulet, A.:
Calculador en una operación de rectificación discontinua.
- 4 Santiuste, J. M.:
Combustión de compuestos oxigenados.
- 5 Vicent López, J. L.:
Películas ferromagnéticas a baja temperatura.
- 7 Salvá Lacombe, J. A.:
Mantenimiento del hígado dador in vitro en cirugía experimental.
- 8 Plá Carrera, J.:
Estructuras algebraicas de los sistemas lógicos deductivos.
- 11 Drake Moyano, J. M.:
Simulación electrónica del aparato vestibular.
- 19 Purroy Unanua, A.:
Estudios sobre la hormona Natriurética.
- 20 Serrano Molina, J. S.:
Análisis de acciones miocárdicas de bloqueantes Beta-adrenérgicos.
- 22 Pascual Acosta, A.:
Algunos tópicos sobre teoría de la información.
- 25 I Semana de Biología:
Neurobiología.
- 26 I Semana de Biología:
Genética.

- 27 **I Semana de Biología: Genética.**
- 28 **Zugasti Arbizu, V.: Analizador diferencial digital para control en tiempo real.**
- 29 **Alonso, J. A.: Transferencia de carga en aleaciones binarias.**
- 30 **Sebastián Franco, J. L.: Estabilidad de osciladores no sinusoidales en el rango de microondas.**
- 39 **Blasco Olcina, J. L.: Compacidad numerable y pseudocompacidad del producto de dos espacios topológicos.**
- 44 **Sánchez Rodríguez, L.: Estudio de mutantes de saccharomyces cerevisiae.**
- 45 **Acha Catalina, J. I.: Sistema automático para la exploración del campo visual.**
- 47 **García-Sancho Martín, F. J.: Uso del ácido salicílico para la medida del pH intracelular.**
- 48 **García García, A.: Relación entre iones calcio, fármacos ionóforos y liberación de noradrenalina.**
- 49 **Trillas, E., y Alsina C.: Introducción a los espacios métricos generalizados.**
- 50 **Pando Ramos, E.: Síntesis de antibióticos aminoglicosídicos modificados.**
- 51 **Orozco, F., y López-Fanjul, C.: Utilización óptima de las diferencias genéticas entre razas en la mejora.**
- 52 **Gallego Fernández, A.: Adaptación visual.**
- 55 **Castellet Solanas, M.: Una contribución al estudio de las teorías de cohomología generalizadas.**
- 56 **Sánchez Lazo, P.: Fructosa 1,6 Bisfosfatasa de hígado de conejo: modificación por proteasas lisosomales.**
- 57 **Carrasco Llamas, L.: Estudios sobre la expresión genética de virus animales.**
- 59 **Afonso Rodríguez, C. N.: Efectos magneto-ópticos de simetría par en metales ferromagnéticos.**
- 63 **Vidal Costa, F.: A la escucha de los sonidos cerca de T_λ en el 4_{He} líquido.**
- 65 **Andréu Morales, J. M.: Una proteína asociada a membrana y sus subunidades.**
- 66 **Blázquez Fernández, E.: Desarrollo ontogénico de los receptores de membrana para insulina y glucagón.**
- 69 **Vallejo Vicente, M.: Razas vacunas autóctonas en vías de extinción.**
- 76 **Martín Pérez, R. C.: Estudio de la susceptibilidad magnetoeléctrica en el Cr_2O_3 policristalino.**
- 80 **Guerra Suárez, M.ª D.: Reacción de Amidas con compuestos organoaluminicos.**
- 82 **Lamas de León, L.: Mecanismo de las reacciones de iodación y acoplamiento en el tiroides.**
- 84 **Repollés Moliner, J.: Nitrosación de aminas secundarias como factor de carcinogénesis ambiental.**
- 86 **II Semana de Biología: Flora y fauna acuáticas.**
- 87 **II Semana de Biología: Botánica.**
- 88 **II Semana de Biología: Zoología.**
- 89 **II Semana de Biología: Zoología.**
- 91 **Viéitez Martín, J. M.: Ecología comparada de dos playas de las Rías de Pontevedra y Vigo.**

- 92 Cortijo Mérida, M., y García Blanco, F.:
Estudios estructurales de la glucógeno fosforilasa b.
- 93 Aguilar Benítez de Lugo, E.:
Regulación de la secreción de LH y prolactina en cuadros anovulatorios experimentales.
- 95 Bueno de las Heras, J. L.:
Empleo de polielectrolitos para la floculación de suspensiones de partículas de carbón.
- 96 Núñez Alvarez, C., y Ballester Pérez, A.:
Lixiviación del cinabrio mediante el empleo de agentes complejantes.
- 101 Fernández de Heredia, C.:
Regulación de la expresión genética a nivel de transcripción durante la diferenciación de Artemia salina.
- 103 Guix Pericas, M.:
Estudio morfométrico, óptico y ultraestructural de los inmunocitos en la enfermedad celíaca.
- 105 Llobera i Sande, M.:
Gluconeogénesis «in vivo» en ratas sometidas a distintos estados tiroideos.
- 106 Usón Finkenzeller, J. M.:
Estudio clásico de las correcciones radiactivas en el átomo de hidrógeno.
- 107 Galán Jiménez, R.:
Teoría de la dimensión.
- 111 Obregón Perea, J. M.:
Detección precoz del hipotiroidismo congénito.
- 115 Cacicedo Egües, L.:
Mecanismos moleculares de acción de hormonas tiroideas sobre la regulación de la hormona tirótopa.
- 121 Rodríguez García, R.:
Caracterización de lisozimas de diferentes especies.
- 122 Carravedo Fantova, M.:
Introducción a las Orquídeas Españolas.
- 125 Martínez-Almoyna Rullán, C.:
Contribución al estudio de la Manometría Ano-rectal en niños normales y con alteraciones de la continencia anal.
- 127 Marro, J.:
Dinámica de transiciones de fase: Teoría y simulación numérica de la evolución temporal de aleaciones metálicas enfriadas rápidamente.
- 129 Gracia García, M.:
Estudio de cerámicas de interés arqueológico por espectroscopia Mössbauer.
- 131 García Sevilla, J. A.:
Receptores opiáceos, endorfinas y regulación de la síntesis de monoaminas en el sistema nervioso central.
- 132 Rodríguez de Bodas, A.:
Aplicación de la espectroscopía de RPE al estudio conformacional del ribosoma y el tRNA.
- 136 Aragón Reyes, J. J.:
Interacción del Ciclo de los Purín Nucleótidos con el Ciclo del Acido Cítrico en Músculo Esquelético de Rata durante el Ejercicio.

Serie Roja

(Geología, Ciencias Agrarias, Ingeniería, Arquitectura y Urbanismo)

- 3 Velasco, F.:
Skarns en el batolito de Santa Olalla.
- 6 Alemán Vega, J.:
Flujo inestable de los polímeros fundidos.
- 9 Fernández-Longoria Pinazo, F.:
El fenómeno de inercia en la renovación de la estructura urbana.
- 13 Fernández García, M.ª P.:
Estudio geomorfológico del Macizo Central de Gredos.

- 15 Ruiz López, F.:
Proyecto de inversión en una empresa de energía eléctrica.
- 23 Bastarache Alfaro, M.:
Un modelo simple estático.
- 24 Martín Sánchez, J. M.:
Moderna teoría de control: método adaptativo-predictivo.
- 31 Zapata Ferrer, J.:
Estudio de los transistores FET de microondas en puerta común.
- 33 Ordóñez Delgado, S.:
Las Bauxitas españolas como mena de aluminio.
- 35 Jouvé de la Barreda, N.:
Obtención de series aneuploides en variedades españolas de trigo común.
- 36 Alarcón Alvarez, E.:
Efectos dinámicos aleatorios en túneles y obras subterráneas.
- 38 Lasa Dolhagaray, J. M., y Silván López, A.:
Factores que influyen en el esplgado de la remolacha azucarera.
- 41 Sandoval Hernández, F.:
Comunicación por fibras ópticas.
- 42 Pero-Sanz Elorz, J. A.:
Representación tridimensional de texturas en chapas metálicas del sistema cúbico.
- 43 Santiago-Alvarez, C.:
Virus de insectos: multiplicación, aislamiento y bioensayo de Baculovirus.
- 46 Ruiz Altisent, M.:
Propiedades físicas de las variedades de tomate para recolección mecánica.
- 58 Serradilla Manrique, J. M.:
Crecimiento, eficacia biológica y variabilidad genética en poblaciones de dípteros.
- 64 Farré Muntaner, J. R.:
Simulación cardiovascular mediante un computador híbrido.
- 79 Fraga González, B. M.:
Las Giberelinas. Aportaciones al estudio de su ruta biosintética.
- 81 Yáñez Parareda, G.:
Sobre arquitectura solar.
- 83 Díez Viejobueno, C.:
La Economía y la Geomatemática en prospección geoquímica.
- 90 Pernas Galf, F.:
Master en Planificación y Diseño de Servicios Sanitarios.
- 97 Joyanes Pérez, M.^a G.:
Estudio sobre el valor nutritivo de la proteína del mejillón y de su concentrado proteico.
- 99 Fernández Escobar, R.:
Factores que afectan a la polinización y cuajado de frutos en olivo (Olea europaea L.).
- 104 Oriol Marfà i Pagés, J.:
Economía de la producción de flor cortada en la Comarca de el Mesresme.
- 109 García del Cura, M.^a A.:
Las sales sódicas, calcosódicas y magnésicas de la cuenca del Tajo.
- 112 García-Arenal Rodríguez, F.:
Mecanismos de defensa activa en las plantas ante los patógenos. Las Fitalexinas en la interacción Phaseolus vulgaris-Botrytis cinerea.
- 114 Santos Guerra, A.:
Contribución al conocimiento de la flora y vegetación de la isla de Hierro (Islas Canarias).
- 120 Vendrell Saz, M.:
Propiedades ópticas de minerales absorbentes y su relación con las propiedades eléctricas.
- 123 Pulido Bosch, A.:
Datos hidrogeológicos sobre el borde occidental de Sierra Nevada.
- 137 Berga Casafont, Luis:
Estudio del comportamiento reológico de la sangre humana. Aplicaciones al flujo sanguíneo.

(Derecho, Economía, Ciencias Sociales, Comunicación Social)

- 17 Ruíz Bravo, G.:
Modelos econométricos en el enfoque objetivos-instrumentos.
- 34 Durán López, F.:
Los grupos profesionales en la prestación de trabajo: obreros y empleados.
- 37 Lázaro Carreter, F., y otros:
Lenguaje en periodismo escrito.
- 74 Hernández Lafuente, A.:
La Constitución de 1931 y la autonomía regional.
- 78 Martín Serrano, M., y otros:
Seminario sobre Cultura en Periodismo.
- 85 Sirera Oliag, M.ª J.:
Las enseñanzas secundarias en el País Valenciano.
- 108 Orizo, F. A.:
Factores socio-culturales y comportamientos económicos.
- 124 Roldán Barber, H.:
La naturaleza jurídica del estado de necesidad en el Código Penal Español: crítica a la teoría de la exigibilidad de la conducta adecuada a la norma.
- 128 De Esteban Alonso, J.:
Los condicionamientos e intensidad de la participación política.
- 135 Santillana del Barrio, I.:
Evaluación de los costes y beneficios de proyectos públicos: referencia al coste de oportunidad en situaciones de desempleo.

