

42

SOBRE EL COMPORTAMIENTO Y SIGNIFICACION DE LA  
OLIGODENDROGLIA EN LA SUBSTANCIA GRIS  
CENTRAL Y DE LOS GLIOCITOS EN LOS  
GANGLIOS NERVIOSOS PERIFERICOS

F. DE CASTRO

PUBLICADO EN  
ARCHIVOS DE HISTOLOGIA NORMAL  
Y PATOLOGICA  
VOL. III — FASC. III, NOVIEMBRE, 1946



SOBRE EL COMPORTAMIENTO Y SIGNIFICACION DE LA  
OLIGODENDROGLIA EN LA SUBSTANCIA GRIS CENTRAL,  
Y DE LOS GLIOCITOS EN LOS GANGLIOS  
NERVIOSOS PERIFERICOS

POR

F. DE CASTRO

(Instituto Cajal Madrid)

---

Se cumplen ahora los veinticinco años del hallazgo de un nuevo e importante elemento glial, integrante de la fina textura del tejido nervioso: la oligodendroglía. Su descubrimiento, su denominación y el modo de comportarse se deben, por completo, al eximio histólogo español, Pío del Río-Hortega, a quien, en justo homenaje a su memoria, se ofrenda este volumen. Esa admirable aportación justifica la oportunidad de este breve artículo, dedicado en su honor, y cuyo asunto es precisamente, el demostrar el comportamiento de los oligodendrocitos en la substancia gris central. Poco conocido hasta ahora, a causa de dificultades técnicas en su exhibición.

\* \* \*

Sabido es que los oligodendrocitos son elementos profusamente extendidos por el tejido nervioso y cuyas características diferenciales con los astrocitos son: a) no presentar pies vasculares; b) no exhibir fibrillas en el protoplasma; c) mostrar un cuerpo celular, por lo regular, pequeño, "provisto de escasas prolongaciones, poco divididas"; d) y, en fin, denotar relaciones de vecindad con los corpúsculos gangliónicos y, particularmente, con las fibras nerviosas, a las cuales siguen y rodean con sus prolongaciones. Para puntualizar el descubrimiento de Río Hortega (1921), es necesario señalar que por aquel tiempo solo se sabía con certeza que en los centros nerviosos existían, al lado de la neuroglia común y de las neuronas, unos elementos de aspecto apolar o con rudimentos de expansiones, de protoplasma incoloreable por las técnicas ordinarias o selectivas de la astroglía, y cuyo origen y destino era enigmático, pese a las diversas conjeturas ideadas por numerosos sabios. Haciendo abstracción de ta-

les hipótesis, más o menos verosímiles, Cajal, que fué el autor que con mayor detenimiento se ocupó de ellos (1913), habíalos bautizado con el nombre de "tercer elemento de los centros nerviosos", presumiendo su abolengo mesodérmico. Hoy, gracias a los memorables trabajos de Río Hortega, se reconoce, sin disputa, que la mayoría de los corpúsculos apolares o "tercer elemento" corresponden a la oligodendroglia y la fuente de origen radica en el tubo neural, como el de la astroglia. Pero, además, descifró que en el concepto de "tercer elemento" habíase involucrado otra variedad celular, también desconocida: la **microglia** o **mesoglia**, y que en orden a su paternidad, reconoció de procedencia mesodérmica.

Aunque Robertson (1900) fué el primero en demostrar, de una manera esporádica, la morfología de los corpúsculos que hoy conocemos como oligodendroglia, utilizando su método de coloración al platino, no los interpretó como una variedad neuróglia que afectase relaciones con las fibras nerviosas, sino como corpúsculos mesodérmicos ("mesoglia cells"). Este hallazgo que pasó casi inadvertido de los autores y el mismo Robertson no le concedió mayor importancia, constituyó un acontecimiento en la Neurología cuando fué, independientemente, redescubierta su morfología e interpretación funcional por Río-Hortega en 1921, con la técnica del carbonato argéntico amoniacal, y juzgó como características más perentorias, aparte de las morfológicas, las apuntadas por Cajal (1913) para el "tercer elemento": la relación con las células gangliónicas ("satélites perineuronales no neuróglia") y con las fibras nerviosas ("cartuchos o columnas de células apolares").

Poco después, Río-Hortega (1923) tuvo el mérito de homologar los oligodendrocitos con las células de Schwann, fundándolo en datos objetivos auténticos, tales como la abundancia y situación de vecindad, formando ristras de elementos entre los haces de fibras meduladas de los centros nerviosos, y, lo que es más importante, guarneciendo las fibras nerviosas por intermedio de sus prolongaciones. En un primer momento, De Castro y Lorente de No (1923) expusieron algunos reparos a esta concepción, que hoy carecen de todo valor (De Castro, 1942). Sin embargo, convencido Río-Hortega de que su interpretación era exacta, acometió con fervor la aclaración definitiva del argumento planteado por él, a pesar de haber sido ya aceptado por Spatz y Metz (1924). Penfield (1926) y López Enríquez (1926), el concepto y denominación del nuevo elemento. El análisis minucioso perduró varios años, hasta tropezar en 1928 con una nueva fórmula del proceder del cromato argéntico capaz de teñir con esplendidez y relativa facilidad todas las modalidades de oligodendro-

citos, con sus largas prolongaciones. Los resultados fueron definitivos, pues las expansiones formaban forros a las fibras miélnicas de las grandes vías centrales y substancia blanca de los centros nerviosos. Pudo señalar toda una serie o gama morfológica, desde el grueso oligodendrocito, muy diferenciado, con soma adosado y estirado sobre robusto tubo nervioso, a modo de célula de Schwann, a los corpúsculos pequeños, poco diferenciados, de soma independiente y cuyas prolongaciones envuelven en un forro protoplásmico a los tubos nerviosos próximos, de mediano o pequeño diámetro.

Ciñéndose a las características de tamaño y diferenciación, describió cuatro tipos de glia interfascicular, tres de los cuales bautizó con los nombres de aquellos autores que primeramente tuvieron la intuición de su significación funcional o manifestaron su representación morfológica, pero ninguno de ellos tuvo participación directa en el descubrimiento. Los cuatro tipos celulares, en orden de menor a mayor diferenciación, son: tipo I o pequeño, de Robertson; tipo II o mediano, de Cajal; tipo III o grande, de Paladino; y, tipo IV o schwannoide, el mayor de todos, cuyas prolongaciones se amoldan a suministrar envoltura a un solo tubo nervioso medulado de gran diámetro, en oposición a los otros tres tipos que proporcionan envolturas a más de una fibra nerviosa medulada. Numerosos estudios han sido dedicados a describir las características morfológicas, génesis y tectonia de los oligodendrocitos en diversos territorios del encéfalo, médula espinal y retina; recordemos por su importancia los de Penfield (1924-32), López Enríquez (1926), Ferraro (1929), Bailey y Buey (1929), Schroeder (1929), Jones (1932), Penta (1931-33), Rodríguez Pérez (1933), Kamimura (1933), Roback y Scherer (1935), Loreti (1938), Favaloro (1938), Carrillo (1938), etc. Pero en ninguno de estos trabajos se consignan datos de mayor importancia, en cuanto a conocimiento morfológico y significación funcional de la oligodendrogía, de los aportados primeramente por su descubridor.

Por otra parte, muy someros son los conocimientos que tenemos acerca del comportamiento y morfología de la oligodendrogía en la substancia gris. En efecto: aunque Río Hortega señaló la presencia de oligodendrocitos del tipo I o pequeño en la substancia gris del cerebro, cerebelo y médula espinal, bien acompañando a las neuronas (satélites neuronales) o bien siguiendo el curso de los vasos (satélites vasculares), no descifró su exacto comportamiento. Poco más explícito fué Penfield: refiere en las satélites adosadas al cuerpo de la neurona que sólo algunas de sus expansiones lo rodean, y en los grandes corpúsculos de la médula espinal y células de Betz del cerebro

las relaciones de los oligodendrocitos satélites son todavía menos íntimas.

Únicamente nosotros en 1942, con ocasión de un análisis detallado sobre la constitución de la sinapsis, encontramos que la oligodendroglía de la substancia gris se comporta como la de la substancia blanca, suministrando envolturas a las fibras con mielina y amielínicas del intrincado plexo fibroso interneurónico, excepto en la región concerniente a la sinapsis. Pues, dicho sea de pasada, la superficie de la neurona, pirenóforo y dendritas, están recubiertos por un manto o velo glial, modelado a expensas de las expansiones ramificadas de la glia protoplásmica, constituyendo en conjunto lo que nosotros denominamos **atmósfera neuronal**. En los ganglios simpáticos, ausente la glia protoplásmica, el manto glial lo constituyen los gliocitos o células satélites perineuronales y peridendríticas, cuya morfología y relaciones fueron referidas, independientemente, por Río-Hortega y Prado (1941), y por De Castro y Sala (1941).

#### **I.—CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE LA OLIGODENDROGLIA EN LA SUBSTANCIA GRIS ENCEFALO-MEDULAR**

La modalidad oligodendrocítica más corriente de la substancia gris es el tipo I o pequeño, y menos frecuentes son las de los tipos II y III, o mediano y grande, respectivamente. El último está reservado exclusivamente a formar envolturas a las robustas neuritas de las gruesas neuronas del bulbo raquídeo, médula espinal y gruesas pirámides cerebrales, especialmente las células de Betz. Las gruesas neuritas gozan del privilegio de individualidad oligodendrocítica, en tanto que es frecuente en los axones de mediano y fino diámetro que un mismo corpúsculo glial proporcione, simultáneamente, envolturas protoplásmicas a varios axones. Donosos ejemplos de ambas modalidades existen en el bulbo raquídeo y médula espinal, viéndoseles individualizados en los axones de las gruesas motoneuronas (fig. 1, b) y en común, para dos o tres neuritas, en las neuronas intercalares (fig. 1, c).

La expansión funcional o neurita de las células gangliónicas está envuelta por los oligodendrocitos desde el momento que transpone el cono de origen, tenga o no en aquel segmento cubierta de mielina. El cono de origen del axon, lo mismo que el pirenóforo y dendritas, lo guarnecen las ramificaciones de la glia protoplásmica, como una parte integrante de la sinapsis neuronal. En la fig. 1, a, se reproduce un ejemplo típico de adaptación de un oligodendrocito a la superficie del axon de una neurona, inmediatamente de transponer el cono

de origen. La línea a a indica la zona del axon reservada al manto glial protoplásmico.

Pero, la oligodendroglía de la substancia gris no sólo está desti-

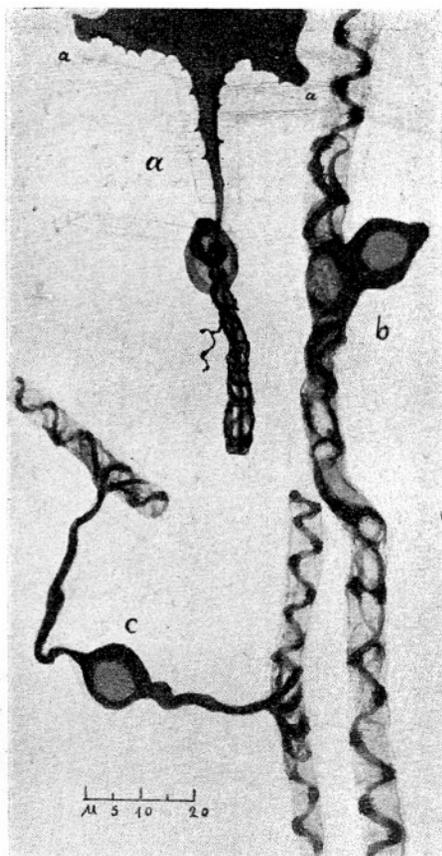


FIG. 1.—Varios oligodendrocitos de la substancia gris de la médula del gato. *a*, uno constituyendo envoltura al axon de una neurona, después de transponer el cono de origen. La zona *a a* integra parte de la neurona recubierta por el *manto glial*. *b*, oligodendrocito robusto (tipo IV), schwannoide, correspondiente al axon de una motoneurona del asta anterior; *c*, otro formando envoltura a dos axones correspondientes a neuronas intercalares. Método de Golgi-Rio-Hortega.

nada a forrar los axones de las células nerviosas autóctonas o las gruesas fibras aferentes con mielina, sino que envuelve, y esto es lo más interesante, por intermedio de sus expansiones, reiteradamente divididas, las fibras mielínicas y amielínicas que modelan el complejo

plexo interneuronal, a excepción de la parte que interviene en la constitución de las sinapsis; esto es, la llamada porción presináptica de la fibra nerviosa y el botón terminal. Como ejemplo brillante de

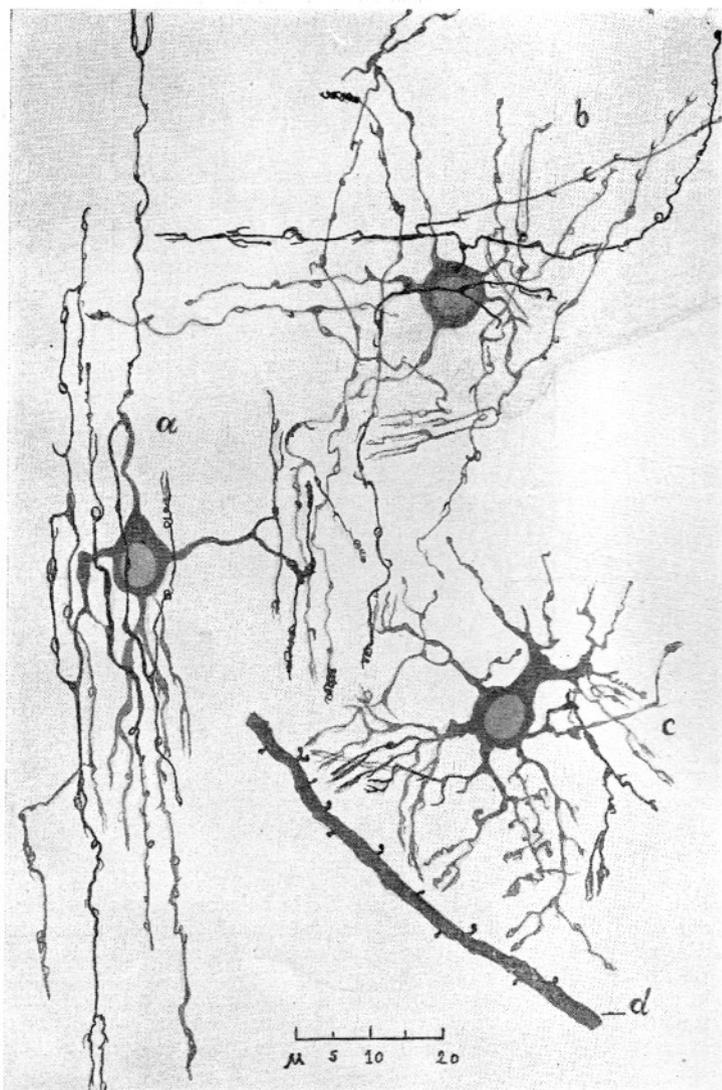


FIG. 2.—Oligodendrocitos de la sustancia gris de la médula, mostrando las expansiones muy divididas y largas. *a*, uno del asta posterior; *b*, *c*, otros del asta anterior; *d*, dentrita de una neurona, en cuyas inmediaciones rematan las prolongaciones de un oligodendrocito. Método de Golgi-Rio-Hortega.

lo referido puede citarse la zona molecular del cerebelo, en donde apenas existen oligodendrocitos, en contra de lo supuesto por Schroeder (1929), por tratarse exclusivamente de un amplio sistema sináptico de tipo difuso (De Castro, 1942; De Castro y M. L. Herreros,

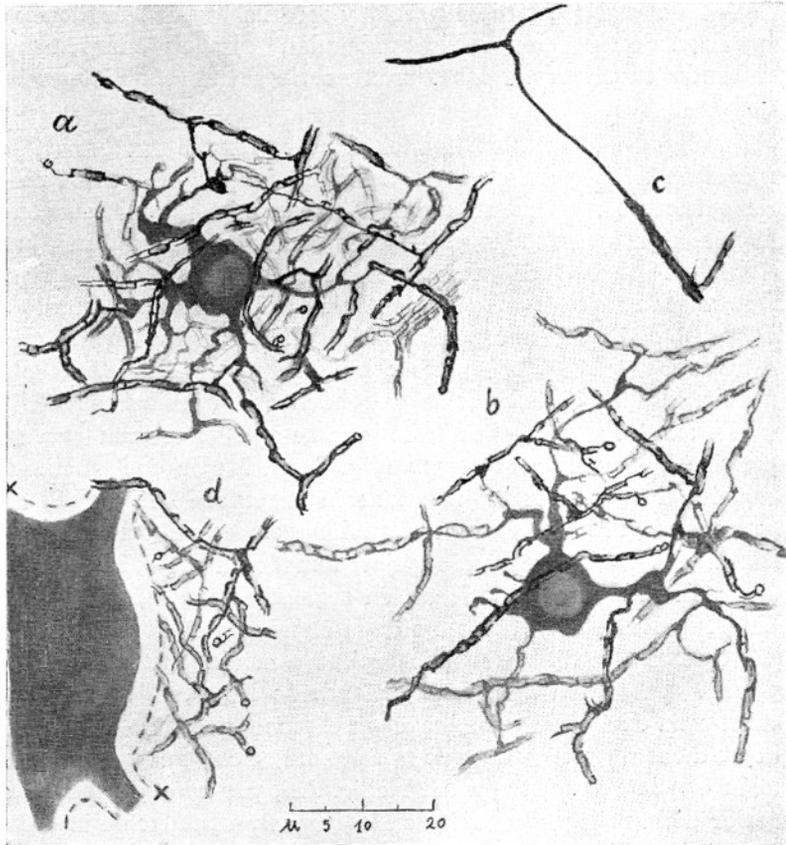


FIG. 3.—Coloración completa de las expansiones de los oligodendrocitos de la sustancia gris medular. *a, b*, aspecto *paleoforme* de las expansiones, para recubrir las finas fibras nerviosas del plexo intersticial; *c*, colateral de una neurita, mostrando, en parte, la cubierta *paleoforme*; *d*, zona límite (x x) de la protección oligodendrocítica de las fibras nerviosas en torno al pirenóforo de la neurona. Método de Golgi-Rio-Hortega.

1945). Efectivamente, multitud de fibras paralelas correspondientes a los axones de los granos entran en conexión con los espléndidos ramajes dendríticos de las células de Purkinje, por intermedio de los tallos radiales berrugosos de las células gliales de Bergmann y de

Fañanás. Las berrugosidades protoplásmicas de estas células, envuelven a las fibras paralelas y engranan perfectamente con las dentelladuras de las dendritas de los corpúsculos de Purkinje, a modo de las suturas en los huesos del cráneo, modelando, en conjunto, el complejo de la sinapsis, con barreras trófica y sináptica. Por el contrario, en otros parajes del encéfalo y médula espinal, en donde las sinapsis son de tipo circunscripto, abundan los oligodendrocitos, suministrando envolturas a las fibras nerviosas antes de llegar a la sinapsis.

Los oligodendrocitos destinados al plexo fibroso de la substancia gris, corresponden, por lo común, a los tipos I y II. Del soma redondeado o tuberoso, donde se acumula escaso protoplasma, surgen de 4 a 8 prolongaciones muy ramificadas, con nudosidades de trayecto, efectuándose las delicadísimas subdivisiones en ángulo recto o agudo, aunque no es raro que adopten también inclinaciones en ángulo obtuso (fig. 2, b, c). Cuando la coloración de los oligodendrocitos con el método de Golgi-Río Hortega es completa, por lo demás, difícil de conseguir, las prolongaciones se extienden en delicadísimas láminas laterales, afectando forma de tubo, que se aplican íntimamente a la superficie de las fibras nerviosas (fig. 3, c). Mejor que en ninguna descripción se tiene exacta información observando la fig. 3, a, b, que reproduce dos elementos con prolongaciones en disposición **paleariforme**, es decir, simulando pajas, tomados de la substancia gris medular. Las láminas se ordenan en segmentos cortos, sucediéndose sin interrupción, y el delicado eje de la expansión sigue el curso de la fibra nerviosa envuelta, trazando espiras o medias vueltas en derredor, como acaece con las prolongaciones de los oligodendrocitos en la substancia blanca. Desde luego, la fisonomía de estos elementos o, mejor dicho, la orientación de sus prolongaciones, observa estrecha relación con la fibrotectonia del medio. Así, por ejemplo, en el asta posterior de la médula espinal y en las capas profundas de la corteza cerebral, donde dominan los hacecillos fibrosos orientados en sentido antero-posterior o vertical, respectivamente, los oligodendrocitos presentan las prolongaciones dispuestas en las referidas direcciones (fig. 2, a); mientras que en la base del asta anterior y porción intermedia de la médula, y capas III y IV de la corteza cerebral, no manifiestan orientación predominante (fig. 2, b, c; fig. 3 y 4), de acuerdo con la disposición del plexo fibroso.

Como se puede ver en los adjuntos diseños (figs. 2, 3, 4 y 5), el territorio o área patrimonial de cada oligodendrocito, entrañado por la profusa ramificación de sus prolongaciones, es bastante complejo, y no justifica la denominación atribuida en el primer momento por

la morfología aparente; sin embargo, el nombre debe mantenerse, en honor al ilustre histólogo madrileño, para no propender a emparejar glorias extrañas con la elección de un título acertado. Tampoco es incumbencia exclusiva de las expansiones dividirse y agotarse en un área próxima al cuerpo celular, pues, a veces, se proyectan a consi-

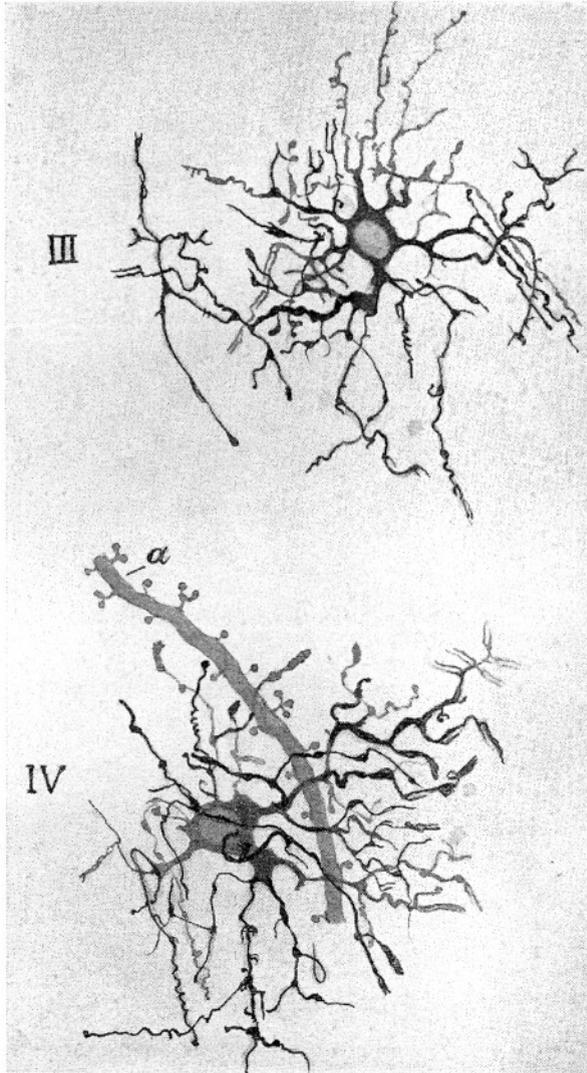


FIG. 4.—Oligodendrocitos de la corteza cerebral del gato. (Ares praeparietalis, 5), correspondientes a las capas III y IV. *a*, dendrita de una célula piramidal. Método de Golgi-Rio-Hortega.

derables distancias, como si se tratase de una prolongación funcional. Este dato se observa con alguna frecuencia en el asta anterior de la médula y debe corresponder a la protección oligodendroéctica de los axones de las neuronas comisurales, puesto que las prolonga-

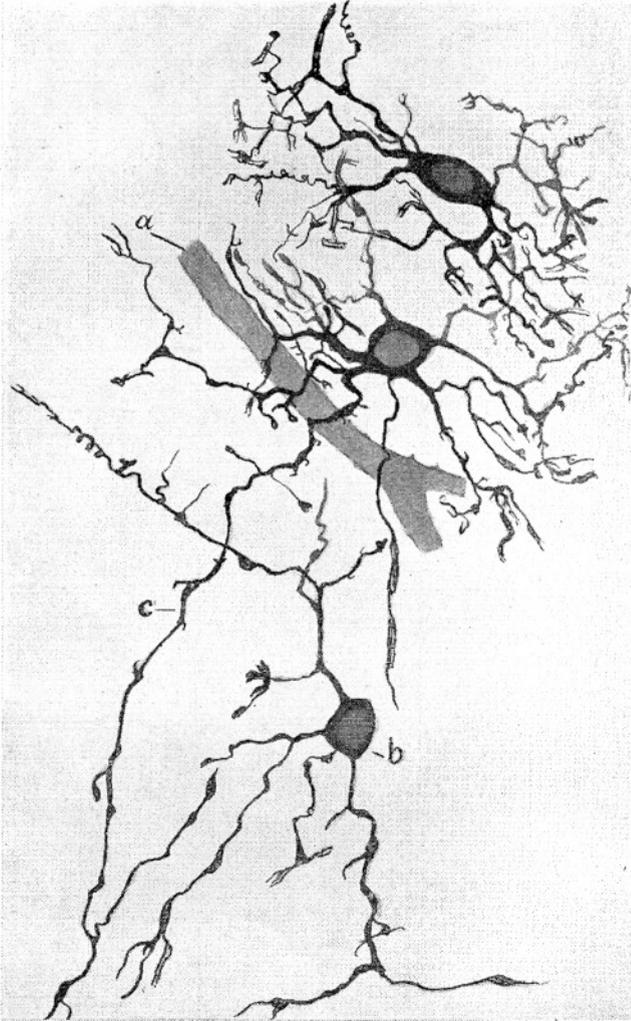


FIG. 5.—Varios oligodendrocitos del asta anterior de la médula del gato. *b*, aspecto de las prolongaciones de uno de ellos cuando la coloración es incompleta; larga prolongación de otro, que se dirigía a la comisura anterior, posiblemente para forrar el axon de una neurona comisural; *a*, dendrita de una motoneurona. Método de Golgi-Rio-Hortega.

ciones se extienden hasta la comisura anterior (fig. 5, c). De hecho, nosotros hemos podido perseguirlas **de visu** durante trayectos de 0,04 a 0,1 mm. o mayores distancias, desde su origen (figs. 2 y 5), y en ningún caso fué posible evidenciar la continuidad substancial de las ex-

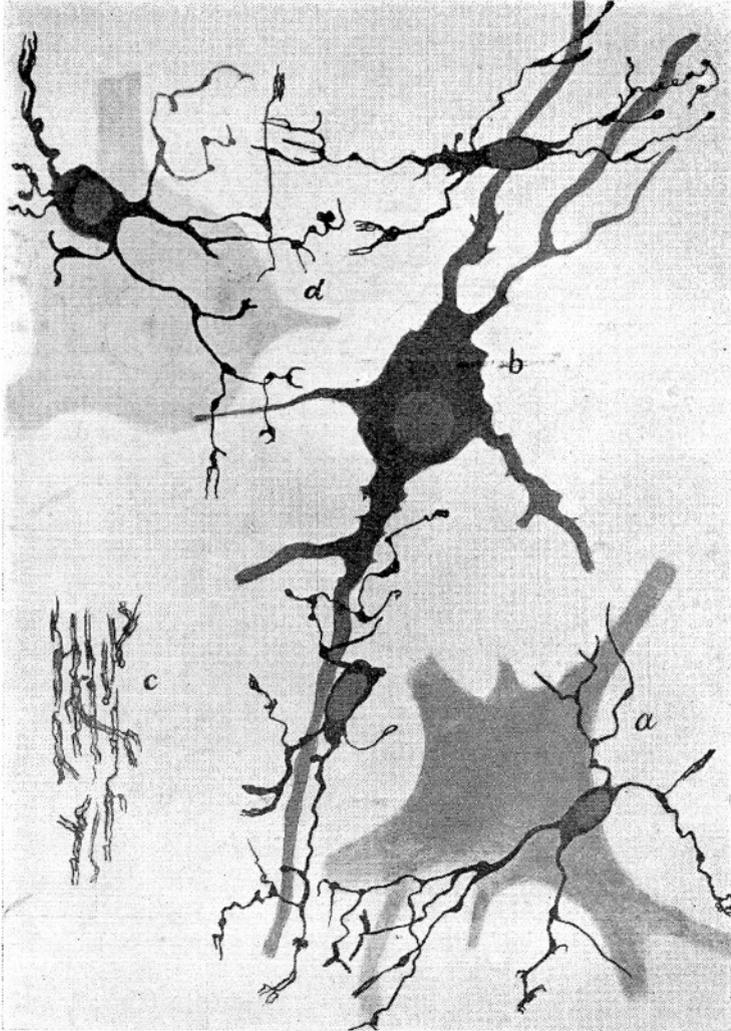


FIG. 6.—Aspecto de varios oligodendrocitos satélites neuronales y dendríticos. *b*, neurona de la porción intermedia de la sustancia gris medular; *a*, *d*, neuronas del asta anterior, con oligodendrocitos satélites (tipos I y II); *c*, aspecto cilindroide de las ramificaciones de los oligodendrocitos en el plexo intersticial. Método de Golgi-Rio-Hortega.

pansiones de un elemento con las de otro, por lo que puede presumirse, aunque no es seguro, que no formen sincicio.

Por otra parte, a los oligodendrocitos satélites de las neuronas les está encomendada igual misión que a los situados en los parajes interneurónicos o en la vecindad de los vasos; esto es, proveen a las fi-

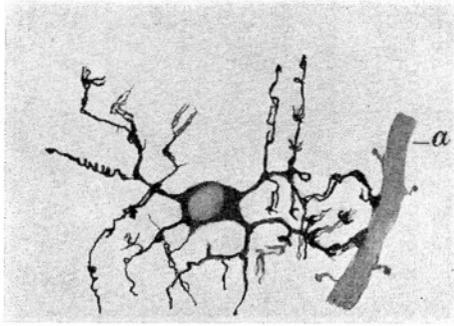


FIG. 7.—Oligodendrocito de la sustancia gris de la médula del gato de 15 días; *a*, dendrita de una neurona terminando en forma de cono dos prolongaciones de aquel elemento. Método de Golgi-Rio-Hortega.

bras nerviosas próximas de sutil envoltura protoplásmica, a modo de delicada membrana. Ello se aprecia bien tanto en las satélites ceñidas al pirenóforo neuronal (fig. 6, a, d) como en los oligodendrocitos emplazados en el trayecto de las dendritas (fig. 6, b), pero en ningún caso tienden a envolver el cuerpo celular o rodear a las dendritas, cual sucede con las expansiones de la glia protoplásmica, sino que sus prolongaciones se proyectan más allá de la frontera neuronal (fig. 6, a, b, d).

En suma, no se aprecia diferencia esencial de comportamiento funcional entre la oligodendroglía de la sustancia gris, sea cualesquiera su situación o emplazamiento, y la de la sustancia blanca: forman a las fibras nerviosas mielínicas y amielínicas del plexo fibroso interneurónico delicadas envolturas, por intermedio de sus ramificadas prolongaciones, recubriéndolas durante todo su recorrido, hasta el paraje de la terminación (figs. 3, a, b, c, y 6, c). En este lugar la envoltura protoplásmica se interrumpe bruscamente (figs. 2, c; 3, d y 4, a), y la fibra nerviosa presináptica, como el botón terminal, entabla relación con los penachos protoplásmicos de la astrogliá. Únicamente en los animales jóvenes, como en el gato o perro de una o dos semanas, cuando la astrogliá protoplásmica y las arborizaciones nerviosas terminales se hallan todavía en fases de desarrollo, la protección del oligodendrocito se prolonga hasta envolver la rudimentaria

pansiones de un elemento con las de otro, por lo que puede presumirse, aunque no es seguro, que no formen sincicio.

Por otra parte, a los oligodendrocitos satélites de las neuronas les está encomendada igual misión que a los situados en los parajes interneurónicos o en la vecindad de los vasos; esto es, proveen a las fi-

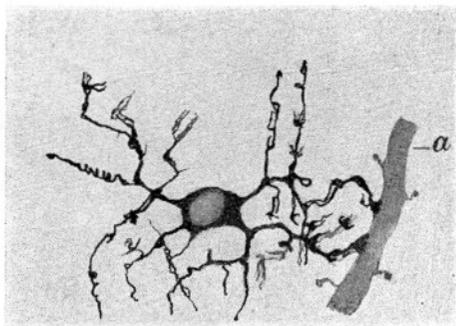


FIG. 7.—Oligodendrocito de la sustancia gris de la médula del gato de 15 días; *a*, dendrita de una neurona terminando en forma de cono prolongaciones de aquel elemento. Método de Golgi-Rio-Hortega.

bras nerviosas próximas de sutil envoltura protoplásmica, a modo de delicada membrana. Ello se aprecia bien tanto en las satélites ceñidas al pirenóforo neuronal (fig. 6, a, d) como en los oligodendrocitos emplazados en el trayecto de las dendritas (fig. 6, b), pero en ningún caso tienden a envolver el cuerpo celular o rodear a las dendritas, cual sucede con las expansiones de la glia protoplásmica, sino que sus prolongaciones se proyectan más allá de la frontera neuronal (fig. 6, a, b, d).

En suma, no se aprecia diferencia esencial de comportamiento funcional entre la oligodendroglía de la sustancia gris, sea cualesquiera su situación o emplazamiento, y la de la sustancia blanca: forman a las fibras nerviosas mielínicas y amielínicas del plexo fibroso interneurónico delicadas envolturas, por intermedio de sus ramificadas prolongaciones, recubriéndolas durante todo su recorrido, hasta el paraje de la terminación (figs. 3, a, b, c, y 6, c). En este lugar la envoltura protoplásmica se interrumpe bruscamente (figs. 2, c; 3, d y 4, a), y la fibra nerviosa presináptica, como el botón terminal, entabla relación con los penachos protoplásmicos de la astroglia. Únicamente en los animales jóvenes, como en el gato o perro de una o dos semanas, cuando la astroglia protoplásmica y las arborizaciones nerviosas terminales se hallan todavía en fases de desarrollo, la protección del oligodendrocito se prolonga hasta envolver la rudimentaria

terminación nerviosa, sobre la misma superficie de la neurona, modelando conos protoplásmicos de inserción. La representación gráfica de estas disposiciones se muestra en la fig. 7: los ensanchamientos có-

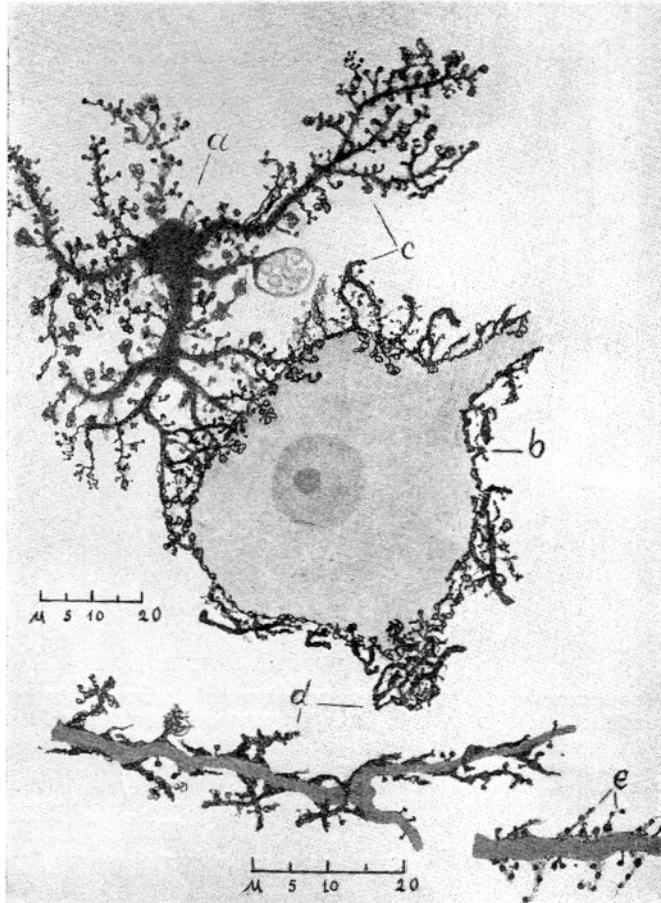


FIG. 8. — Contribución de la neuroglia protoplásmica en la modelación del manto glial en torno al pirenóforo y dendritas de la neurona. *a*, astrocito cuyas expansiones intervienen en la formación de la barrera glial perineuronal; *b*, *c*, penachos protoplásmicos dispuestos sobre el soma neuronal; *d*, aspecto de los conos o pies neuróglícos implantados en las dendritas; *e*, granulaciones mitocondriales (?) del protoplasma de los conos neuróglícos. Médula de gato. Método de Golgi-Rio-Hortega.

nicos, finales, de las prolongaciones de un oligodendrocito se implantan en la superficie de una dendrita (*a*). Huelga decir que tales disposiciones corresponden a un estadio del desarrollo en que todavía no

se han modelado definitivamente las sinapsis, es decir, no hay botones terminales. La modelación completa del manto glial protoplásmico de la neurona y la aparición de los botones terminales corren vicisitudes parejas.

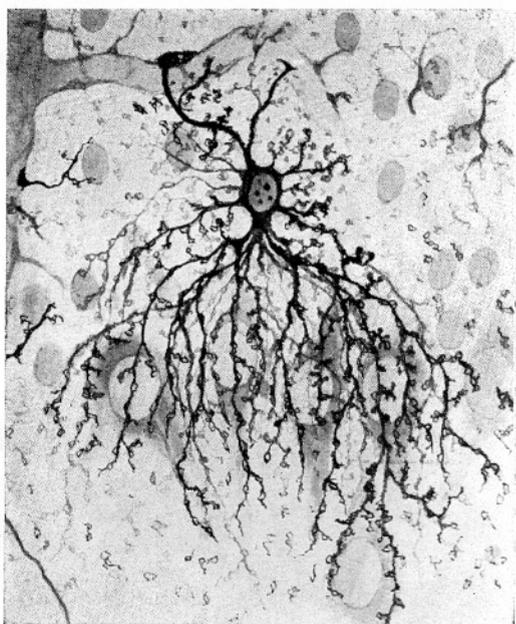


FIG. 9.—Grueso astrocito del tipo mixto del bulbo olfatorio del perro adulto, mostrando una serie de penachos protoplásmicos en sus prolongaciones, dispuestos sobre el soma de varios corpúsculos mitrales. Método al oro-sublimado de Cajal.

## II.—CONTRIBUCION DEL MANTO GLIAL DEL CORPUSCULO NERVIOSO (ATMOSFERA NEURONAL) EN LA CONSTITUCION DE LA SINAPISIS

Cajal (1899) ya se percató de que el ramaje glial era muy complejo y tupido en torno del soma de la neurona, y, en cierta ocasión, dice: “Por los huecos que los penachos de algunas de estas células (imagen de la astroglija protoplásmica revelada con el método de Golgi) ofrecen, puede sospecharse que sus relaciones con los elementos ganglionares son bastante íntimas” (1. c. pág. 430). Y en su memorable monografía sobre la neuroglia (1913), según las revelaciones proporcionadas con el método áurico, refiere que el soma de los astrocitos satélites se aplasta para adaptarse al contorno de la célula

gangliónica, y las expansiones varicosas y espinosas ramifican formando nidos o cestas en contacto íntimo con la membrana.

Pero en la modelación del manto glial no solo intervienen los astrocitos satélites, poco abundantes, sino que es suministrado, principalmente, por la astroglía interneurónica, cuyos últimos apéndices de

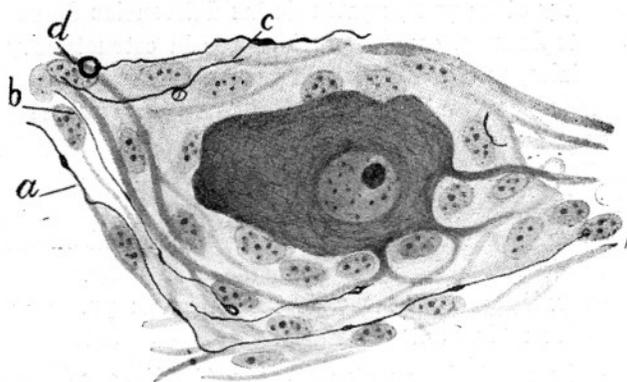


FIG. 10.—Fibras nerviosas regeneradas en el ganglio simpático cervical superior del gato, a los 12 días de la sección del tronco pregangliónico (regeneración homogénica). *a, b, d*, fibras que siguiendo un derrotero jalonado por los gliocitos, terminan sobre el núcleo de estos elementos; *c*, neurita con una yema colateral. Método de Cajal, previa fijación en somnifeno.

sus expansiones protoplásmicas se aplican a la superficie de los corpúsculos gangliónicos, en el pirenoforo y en las dendritas, formando a modo de pies neuróglícos. En la fig. 8, se reproducen algunos de estos pies, dispuestos en contacto íntimo con el protoplasma neuronal, los cuales adoptan, de ordinario, forma de cono, (*b, c, d*), prolongándose una sutil lámina de protoplasma glial entre ellos. En este respecto debe mencionarse, como lo hemos hecho antes y en otras ocasiones (1942-45), la impresionante imagen de íntima trabazón entre neuroglia y células nerviosas de la capa molecular del cerebelo. Los entrantes de la superficie dentellada del magnífico ramaje de las células de Purkinje, engranan con las florescencias protoplásmicas colaterales que revisten los tallos en horquillas de las células de Bergmann y de Fañanás. Aunque, sin disputa, es el método de Golgi el que proporciona coloraciones más completas de la glía, también las buenas impregnaciones áuricas del proceder de Cajal, permiten estudiar con detenimiento la constitución del manto glial. A título de ejemplo, citaremos la fig. 9, tomada del bulbo olfatorio del perro adulto, en la cual se ve que los abundantes penachos protoplásmicos, procedentes

de las ramificadas prolongaciones de un grueso astrocito del tipo mixto, se proyectan y convergen, a semejanza de las ramas de un sauce, sobre la superficie de las células mitrales, reubriéndolas.

No obstante el existir tan íntima compenetración entre neuroglia y células nerviosas, puede afirmarse que no hay continuidad protoplásmica entre una y otra; pues, aparte de las diferencias de constitución de ambos protoplasmas, como se infiere por la estructura y características tintoriales, puede aducirse la precocidad autolítica de la glía protoplásmica, al contrario que la célula nerviosa que es más resistente a los procesos autolíticos **post mortem**. En este respecto todavía es más labil la oligodendroglía, ya que en piezas muy frescas extraídas recién sacrificado el animal, se alteran o deterioran sus prolongaciones cuando por cualquier causa no penetra rápidamente el fijador; en este inconveniente radica, principalmente, la dificultad de conseguir coloraciones completas de las delgadas prolongaciones de dichos elementos en la substancia gris.

Como ya hemos dicho en otra ocasión (1942), con los procederes de Golgi y Golgi-Río-Hortega “se consigue impregnar, aisladamente, cada uno de los tres elementos que intervienen en la composición de la sinapsis y pocas veces en conjunto, en cuyo caso las imágenes, por lo complejas, son indescifrables”. El método del nitrato de plata reducido de Cajal, seguido del dorado de los cortes y coloración complementaria con la hematoxilina o las anilinas, proporciona bellas coloraciones de la sinapsis en los gruesos y medianos corpúsculos gangliónicos de la medula espinal y oblongada, permitiendo ver pálido coloreado el velo glial, intercalado entre los botones terminales de las fibras aferentes, correspondientes a la primera neurona, y la célula gangliónica. Pues, la fibra presináptica con el botón terminal están envueltos o sumergidos en el protoplasma neuróglico que circunda a la neurona (atmósfera neuronal), pero manteniendo las barreras trófica y sináptica entre los tres elementos de la sinapsis, a saber: el botón terminal o, en su defecto, la fibra presináptica, correspondiente a la primera neurona (**elemento afectador**); el protoplasma neuróglico (**elemento vector o intermediario**); y, el pirenóforo y dendritas de la segunda neurona (**elemento efector**).

Haciendo abstracción del momento dinámico de la transmisión del impulso nervioso de una a otra neurona a través del protoplasma neuróglico y de la irreversibilidad de la conducción en la sinapsis, las barreras tróficas se mantienen completas, como lo acredita el fenómeno de la interrupción precoz de la sinapsis por degeneración de los botones terminales cuando se seccionan las fibras afe-

rentes o, al contrario, en los procesos de reacción axonal de la neurona al mutilar la neurita, sin que, en uno u otro caso, sufra modificaciones intensas la otra parte integrante del complejo sináptico o se altere la excitabilidad.

### III.—CARACTERES Y SIGNIFICACION DE LA GLIA EN LOS GANGLIOS SIMPATICOS Y EN LOS PLEXOS MIENTERICOS DEL TUBO DIGESTIVO

Estructuralmente la diferencia más importante entre la sustancia gris y los ganglios nerviosos periféricos radica en una mayor simplicidad de la neuroglia. En éstos sólo existe el gliocito, nombre dado por Río-Hortega y Prado (1941-42) a las células satélites perineuronales y peridendríticas. En diversas ocasiones hemos sospechado nosotros que las células satélites podían homologarse con la oligodendroglía de los centros, y, si esto era así (1937), debían envolver con sus largas prolongaciones a las células gangliónicas, aislándolas del conjuntivo reticular del ganglio, comportándose de manera semejante a las células de Schwann de los nervios.

Las primeras descripciones sobre la morfología de los gliocitos e interpretación de su parentesco con la oligodendroglia se deben, independientemente, a Río-Hortega y Prado (1941), en los ganglios simpáticos de la cadena vertebral, y a De Castro y Sala (1941), en los ganglios del plexo mientérico del estómago. Tanto en unos ganglios como en otros, salvo algunas ligeras variantes, los gliocitos satélites perineuronales adoptan aspecto asteriforme. Poseen de tres a seis prolongaciones, cortas y largas, rugosas, de trayecto tortuoso, con escasas y breves ramas que terminan mediante ensanchamientos laminares o tuberosos. Frecuentemente, las expansiones son aplanadas, laminares, con apéndices espinosos implantados en la superficie, según se manifiesta en las coloraciones con azul de metileno en inyección vital. Por otra parte, como se deduce por las excelentes descripciones e irreprochables ilustraciones del trabajo de Río-Hortega y Prado (1942), los gliocitos peridendríticos envuelven con sus prolongaciones acintadas las dendritas largas de los corpúsculos gangliónicos, disponiéndose a modo de tirabuzón o “en resorte”, desde el mismo nivel de arranque de las dendritas en el cuerpo neuronal. Esta disposición falta en los ganglios mientéricos del estómago e intestino delgado.

Pero nuestro objeto actual es exponer el papel que tiene asignado el gliocito durante la actividad funcional del corpúsculo nervioso, y, al paso, reparar en su morfología; pues, como quiera que sea, está siempre condicionada a las variantes fisonómicas de los

corpúsculos gangliónicos autóctonos. El gliocito forma un manto protoplásmico extendido sobre la superficie de la neurona —no a la manera de un plasmodio, como pretende Stöhr Jr. (1939), en el cual se funden, en un retículo terminal, las fibras aferentes y las den-



FIG. 11.—Aspecto asteriforme de los gliocitos de un ganglio del plexo de Auerbach del duodeno del gato de un mes. Adviértase la disposición laminiforme de las expansiones, dispuestas sobre el soma de las neuronas y en los huecos interneurónicos. Otras prolongaciones son fibroideas y de curso tortuoso. Método de coloración vital al azul de metileno.

dritas—, equivalente en potencia a los oligodendrocitos jóvenes de los centros nerviosos, interviniendo como conductor de la fibra nerviosa y, a la vez, como elemento vector en la sinapsis. Desde luego, es evidente que por el protoplasma del gliocito discurren las fibras

pregangliónicas, durante la porción presináptica, hasta finalizar en el botón terminal; es decir, desde que la fibra pregangliónica abandona la cubierta de mielina y la célula de Schwann. Estos datos se infieren, previo conocimiento de la morfología y disposición del elemento en cuestión, de las imágenes conseguidas por los métodos neurofibrilares, y, con precisión inequívoca, en los experimentos de reinervación homo y heterogenéticos, en cuyas circunstancias, como los núcleos y parte del protoplasma gliocítico se tiñen con más intensidad que en el normal, permiten analizar el derrotero seguido por las fibras nerviosas regeneradas.

Lawrentjew mantuvo, hace ya varios años (1925-34), que las fibras nerviosas regeneradas caminaban por el ganglio a través del protoplasma de las células de Schwann, hasta arribar al paraje de la terminación. Esta sugerencia, denegada transitoriamente por nosotros (1930), hubimosla de proclamar, en principio, acertada cuando dispusimos de datos objetivos convincentes sobre la morfología y homólogo carácter schwannoide del gliocito o célula satélite (1937-42). Efectivamente, como se ve en la fig. 10, tomada de un ganglio simpático reinervado, las fibras regeneradas siguen durante su crecimiento el derrotero jalonado por los núcleos satélites (a, b, c) y que, desde luego, es el curso aproximado desarrollado por las dendritas. Pero todavía es más convincente el alojamiento de la fibra en el protoplasma del gliocito cuando se inquiere la incidencia del extremo de la fibra con el núcleo de este elemento (fig. 10, a, b, d).

Aunque estos corpúsculos abundan en todos los ganglios simpáticos, la cantidad es superlativa en los nudos gangliiformes del plexo intramural del tubo digestivo y en los ganglios del corazón, considerando el corto número de neuronas alojadas en áreas tan exiguas. En los ganglios del esófago, estómago y recto, atrae particularmente la atención la forma laminar de los gliocitos, los cuales se disponen sobre las dendritas laminares (“Dendritlamellen” de Lawrentjew, 1929) de las células del tipo I de Dogiel, aprisionándolas, a modo de las valvas de un molusco, por ambas superficies. En la fig. 11 reproducimos, en un ganglio del plexo de Auerbach del duodeno del gato, varios gliocitos asteriformes, en los cuales el protoplasma de las prolongaciones se expansiona en delicadas láminas, de borde irregular y sutil, ora dispuestas sobre el pirenóforo de las células gangliónicas, ora emplazadas en los huecos interneurónicos, en donde convergen las dendritas laminares para formar las “placas receptoras”, Lawrentjew, 1929; Bullón, 1945). Sin embargo, algunas prolongaciones son fibroideas, largas y de trayecto tortuoso, semejantes a las de los oligodendrocitos de la sustancia gris, destinadas

a conducir las fibras aferentes y eferentes y a proteger las dendritas largas de las células gangliónicas del tipo II de Dogiel.

En algunas ocasiones el parecido entre el gliocito y el oligodendrocito es sorprendente, en particular en aquellos elementos alojados en el centro o en la periferia del ganglio, por cuyos parajes

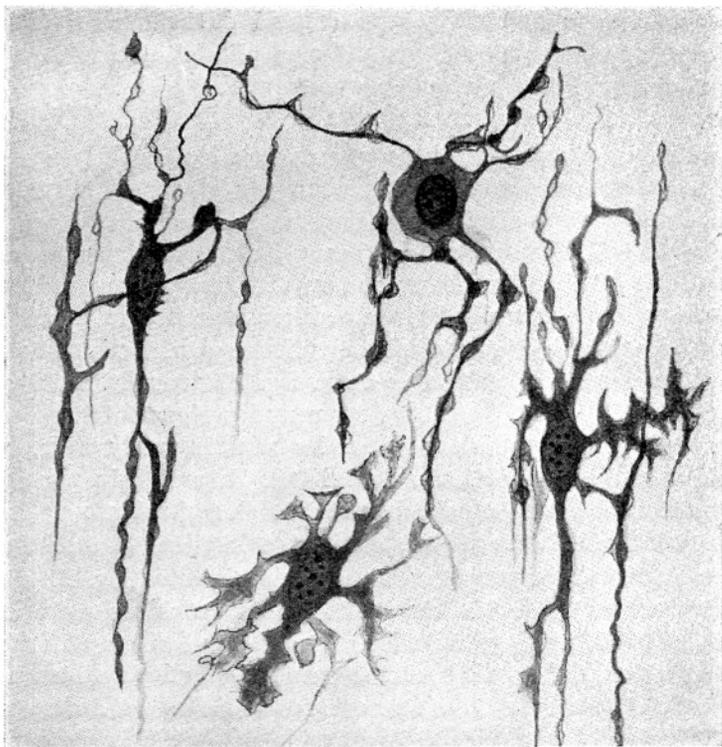


FIG. 12.—Varios gliocitos de la porción central de los ganglios intramurales del estómago e intestino del gato. Nótese la gran semejanza morfológica con sus homólogos los oligodendrocitos de la substancia gris de los centros. Las prolongaciones son fibroideas y se disponen en el sentido que siguen las fibras nerviosas. Método de coloración vital con el azul de metileno.

transitan las fibras aferentes y eferentes, según ha señalado Bullón (1945), en su bonito artículo sobre los ganglios del esófago. Adaptado el gliocito a la estructura fibrillar del medio (fig. 12), presenta el soma alargado y las prolongaciones fibroideas y longitudinales, se disponen paralelamente al sentido de las fibras nerviosas, en cuyo seno las albergan.

En fin, son de interés excepcional, por el valor teórico, las imá-

genes que se observan en las preparaciones de los ganglios mientéricos conseguidas con el método de Cajal, siguiendo las variantes propuestas por nosotros: se precisa con exactitud la relación de los gliocitos con las dendritas laminares. En efecto: las delgadas lámi-

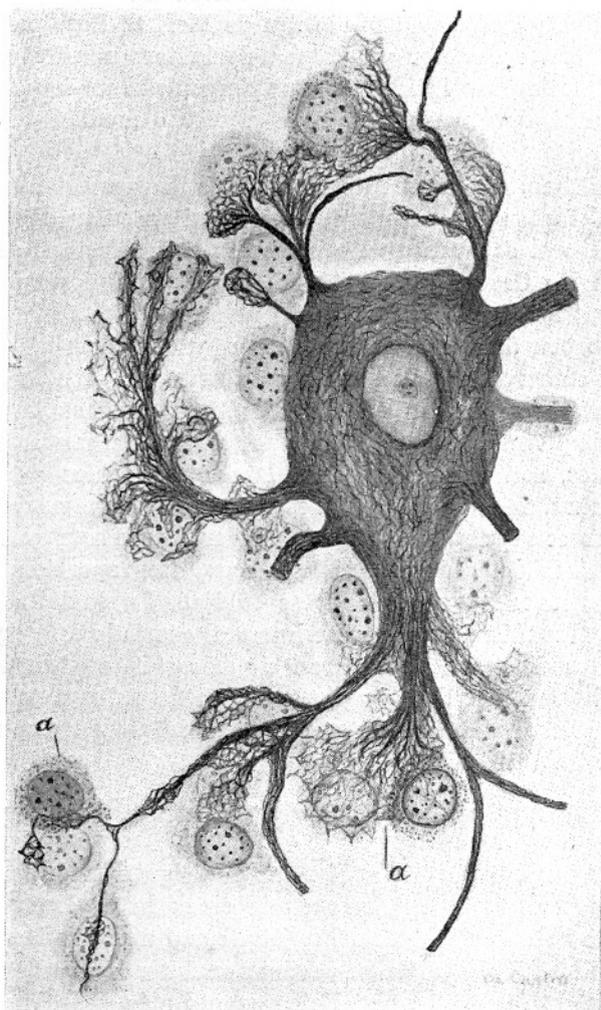


FIG. 13.—Gruesa neurona del tipo I de un ganglio del esófago del perro adulto, mostrando las dendritas laminares y su relación con los gliocitos. En *a*, se reproducen unas dendritas laminares aprisionadas entre dos capas de gliocitos; las diferencias de enfoque entre la lámina dendrítica y los núcleos gliocíticos era de 1,5 u. Método de Cajal modificado por De Castro. (Tomado de una preparación del Dr. Bullón).

nas dendríticas, provistas de fino retículo neurofibrillar, se extienden sobre el protoplasma, también laminar, de los gliocitos; de manera que ambas superficies de la dendrita están cubiertas por estos elementos (fig. 13, a), a semejanza de lo que sucede con el disco nervioso terminal en los corpúsculos sensitivos de Grandry, aprisionado entre las dos gruesas células táctiles de Merkel. Pero como el gliocito es también conductor y huésped de la terminación de las fibras aferentes, se impone la idea de que desempeña un importante papel en la sinapsis interneurónica, como vector o mediador entre el elemento afectador y el efector.

Por último, es sumamente importante la vasotectonia en los ganglios autónomos: poseen una compleja red vascular de aspecto sinusoidal, como si se tratase de minúsculas glándulas endocrinas. Como ya vieron De Castro y Sala (1941) en los ganglios mientéricos del estómago, "los capilares forman un pelotón o glomérulo aplanado en el ganglio con abundantes anastómosis, y en cuyas mallas capilares aparecen enmarcadas una, dos o más neuronas, con sus coronas de células satélites limitantes" (fig. 14, a, b, c). Los capilares, cuya pared es completa y está modelada por una capa continua de células endoteliales, son tortuosos, con dilataciones locales y circundan el ganglio unos, mientras que lo recorren en su espesor, otros, anastomosándose con los primeros. Es verdaderamente sorprendente el caudal sanguíneo del ganglio y, desde luego, desproporcionado a la cantidad de neuronas que en ellos se cobijan. Lo cual induce a sospechar que el medio de transporte humoral asociado a la gran cantidad de gliocitos debe tener una gran significación en los fenómenos de actividad funcional del ganglio, y no ajeno a los actos de automatismo funcional del órgano, cuando se ejecuta su denervación (De Castro y Sala 1941).

#### IV.—CONSIDERACIONES GENERALES Y CONCLUSION

Es indudable que en lo referente a la significación funcional de la oligodendroglía no hay discrepancia entre la de la sustancia gris y la de la sustancia blanca. En ésta, como dice Río-Hortega (1942), "forma a los tubos nerviosos finísimas envolturas membranosas con refuerzos y tabiques intramielínicos, tanto más aparentes cuanto más gruesa es la fibra", pudiéndose identificar la estructura de la auténtica célula de Schwann de los nervios somáticos, como comprobaron Skinner (1931), Tarlov (1937) y Loreti (1938).

En la sustancia gris forman los oligodendrocitos envolturas individuales para un tubo nervioso en los axones de las gruesas células gangliónicas autóctonas y en las robustas fibras aferentes, mientras

que en las células gangliónicas medianas y pequeñas, y en las fibras aferentes de mediano o pequeño diámetro, un mismo oligodendrocito puede suministrar simultáneamente envolturas a varios tubos nerviosos. Pero lo más importante, y en esto radica la característica morfológica distintiva de los oligodendrocitos de la sustancia gris, es

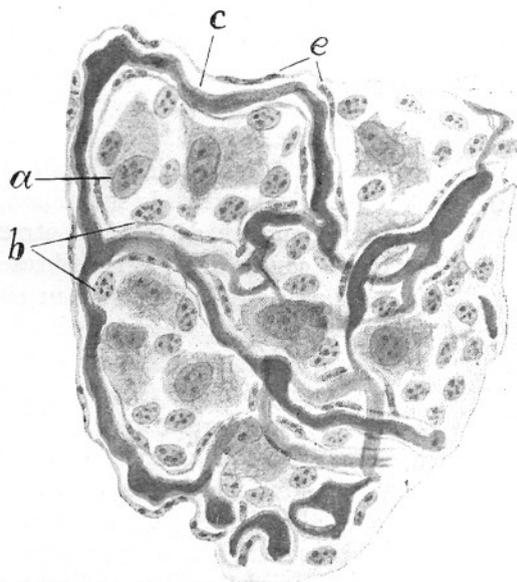


FIG. 14.—Sección de un ganglio del plexo de Auerbach del estómago del gato adulto, mostrando la disposición de la red capilar. *a*, neurona; *b*, células satélites o gliocitos; *c*, capilar inyectado; *e*, endotelio del mismo. Método de la inyección vascular con gelatina carmín y coloración complementaria con hemalumbre. (Según De Castro y Sala, 1941).

que modelan a las fibras con mielina y amielínicas del denso plexo interneurónico delicadas envolturas protoplásmicas, incluso para fibras de menos de 1,5 u. de diámetro. De tal manera que en las coloraciones completas de los oligodendrocitos, por el método de Golgi-Río-Hortega, se obtiene la imagen negativa del intrincado plexo fibroso por la disposición palariforme o cilindroidea de sus ramificaciones (fig. 3). Queremos decir que sus prolongaciones se ramifican mucho y las ramillas se orientan en los tres sentidos del espacio, adoptando forma de tubos. Sin embargo, las envolturas laminiformes no revisten a las fibras nerviosas en toda su extensión, hay partes libres, como el cono de origen del axon y las fibras presinápticas con el botón o la arborización terminal. Estas partes están envueltas por

la glía protoplásmica y forman parte de la sinapsis neuronal. De donde se infiere que en las regiones del encéfalo, como la zona molecular del cerebelo, integradas exclusivamente por amplios sistemas sinápticos de tipo difuso no hay oligodendroglía o sólo está representada escasamente; por el contrario, en los territorios encéfalo-medulares ricos en sinapsis circunscritas existe abundante oligodendroglía.

Se han atribuido diversas funciones histofisiológicas a la oligodendroglía, las más de ellas adolecen del defecto de no sustentarse sobre base experimental rigurosa, singularmente la hipótesis mecánica: de proteger y mantener unida la mielina al axoplasma frente a contingencias extrañas (las de la gravedad y la presión). Pues, si bien es verdad que la mayoría de las fibras que recubren los oligodendrocitos poseen envoltura de mielina, otras son amielínicas y, desde luego, pasa esto con casi todas las fibras de los nervios postgangliónicos, cuyas células de Schwann forman sincicio (Nageotte). Tampoco se puede aducir que la capacidad mielogenética depende, unilateralmente, de la célula de Schwann o del oligodendrocito, más bien parece una expresión inherente a las propiedades de la fibra nerviosa. Nosotros hemos comprobado (1942, b) que cuando se reinerva un nervio pregangliónico, compuesto de fibras con mielina, por otro postgangliónico, las nuevas fibras en aquel mantienen el carácter de amielínicas, y, al contrario, cuando se reinerva un nervio postgangliónico, de fibras amielínicas, por otro pregangliónico, las fibras que luego recorren aquel exhiben cubierta de mielina. Es decir, lo que impera en uno o en otro caso son las propiedades funcionales y anatómicas de la nueva neurita, y la célula reinervada; la célula de Schwann, tanto estructural como funcionalmente está condicionada a aquellas propiedades. Así, pues, lo que parece verosímil es que el oligodendrocito o su homóloga la célula de Schwann desempeñan una importante función local, troficodinámica, de carácter simbiótico con la fibra nerviosa, y, por lo mismo, no ajena a los fenómenos bioeléctricos y químicos registrados en el nervio durante la propagación del impulso nervioso.

Por otra parte, la glía protoplásmica forma a los corpúsculos gangliónicos, por intermedio de los penachos de sus prolongaciones, un manto o velo tupido extendido por toda la superficie del pirenóforo, dendritas y el cono de origen del axon, y, a su vez, envuelven o se instalan en el mismo protoplasma glial las fibras presinápticas y los botones terminales. De modo que las arborizaciones terminales, desprovistas de la cubierta oligodendrocítica, no establecen directa conexión con la neurona inervada, hay un protoplasma glial intermedio en la sinapsis interneurónica. Sirve este como trabazón entre

la primera y la segunda neurona, pero no como un cemento, sino como tal protoplasma vivo, a través del cual se tiene que verificar la transmisión del impulso nervioso en la sinapsis. Le está reservado, pues, desempeñar a la glia protoplásmica un papel de primer orden al moderar la atmósfera neuronal. Recíprocamente, el momento dinámico y el metabolismo del corpúsculo nervioso deben ser influenciados por su glia envolvente, la angiogliona para emplear la expresión de Río Hortega (1939), que forma una barrera. “Quizá a este influjo decíamos en otra ocasión (1942), se puedan atribuir aquellos procesos designados por Sherrington como estado de excitación central (e. e. s.), capaces de acumulación por sumación, y, así, elevar la intensidad, pues en último término, la barrera glial obraría a modo de una membrana *sui generis* en la sinapsis”.

En fin, el gliocito, en los ganglios simpáticos y autónomos desempeña el importante papel de conductor de la fibra presináptica y el de vector en la sinapsis. Oficio exclusivamente reservado en los centros nerviosos adultos a la astroglia protoplásmica, y trasitoriamente al oligodendrocito durante la evolución de la sinapsis de tipo circunscrito, es decir, cuando todavía no se han modelado los botones terminales ni la glia protoplásmica ha alcanzado pleno desarrollo.

Por último, teniendo en cuenta, como se especificó antes, que en los ganglios intramurales y en los del corazón son factores de primordial importancia la abundante irrigación sanguínea y el rico componente gliocítico, no parece aventurado el pensar que las variaciones de orden humoral pudieran influir sobre el momento de actividad protoplásmica del gliocito, e indirectamente sobre el corpúsculo gangliónico, por el cambio químico de su atmósfera. Esta hipótesis explicaría en parte los fenómenos de automatismo visceral, mantenidos durante la denervación del órgano, obrando los gliocitos como una glándula cerrada y local. Pues, es sabido que en sus homólogas, las células de Schwann, existen grandes cantidades de colinesterasa, y también en la sinapsis ganglionar denervada (gliocitos), en comparación con la cantidad mínima residente en el axoplasma (Nachmansohn, 1939-40; Boell y Nachmansohn, 1940).

## B I B L I O G R A F I A

- Boell, E. J. y Nachmansohn, D.** — Localization of cholin esterase in nerve fibers. *Science*. 1940, 92.
- Bullón, A.** — Sobre la fina estructura del plexo de Auerbach del esófago, y sus relaciones con los conductores pregangliónicos. *Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid*, 1945. 37.

- Cajal, S. R.** — Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Madrid, N. Moya, 1988. 1.  
— Contribución al conocimiento de la neuroglia del cerebro humano. Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid, 1919. 11.
- De Castro, F.** — Recherches sur la dégénération et la régénération du système nerveux sympathique. Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid, 1930. 24.  
— Sur la régénération fonctionnelle dans le sympathique (anastomoses croisées avec des nerfs de type iso et hétéromorphes). Une référence spéciale sur la constitution des synapses. Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid. 1937, 31.  
— Modelación de un arco reflejo en el simpático, uniéndolo con la raíz aferente del vago. Nuevas ideas sobre las sinapsis. Trab. Lab. biol. Univ. Madrid. 1942, 34.  
— Trabajos inéditos, 1942, b.
- De Castro, F. y Herreros, M. L.** — Actividad funcional del ganglio cervical superior, en relación al número y modalidad de sus fibras pregangliónicas. Modelo de la sinapsis. Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid. 1945, 37.
- De Castro, F. y Lorente de No, R.** — A propósito de la homología entre la glia de escasas radiaciones y las células de Schwann y las endocapsulares. Bol. Soc. españ. Biol. 1923, 10.
- De Castro, F. y Sala, P. de** — Contribución al conocimiento de la inervación gástrica. Memoria en propiedad de la R. Acad. de Med. Madrid, 1941.
- Lawrentjew, B. J.** — Über die Erscheinungen der Degeneration und Regeneration im sympathischen Nervensystem. Z. mikroanat. Forsch. 1925, 2.  
— Experimentell-morphologische Studien über den feineren Bau des autonomen Nervensystem, II. Über den Aufbau der Ganglien der Speiseröhre. Z. mikr-anat. Forsch. 1929, 18.
- Lawrentjew, B. J. y Gurwitsch Lasowskaja, A. G.** — Experimentell-morphologische Studien über den feineren Bau des autonomen Nervensystems. IV. Weitere Untersuchungen über die Degeneration und Regeneration der Synapsen. Z. miki-anat. Forsch. 1934, 35.
- López Enríquez, M.** — Oligodendroglía de las vías ópticas. Bol. Soc. españ. Hist. nat. 1926, 24.
- Loreti, F.** — Configurazione dell'oligodendroglía interfascicolare e sul omología colla cellula dello Schwann. Riv. Pat. nerv. ment. 1938, 52.

- Nachmansohn, D.** — Cholinestérase dans le système nerveux central. Bull. Soc. chim. biol. Paris. 1939, 21.  
— On the physiological significance of cholin esterase. Yale J. Biol. Med. 1940, 12.
- Penfield, W.** — Oligodendroglía and its relation to classical neuroglia. Brain. 1924, 47.  
— Neuroglia: normal and pathological. Cytology and cellular Pathology of the Nervous System. New York. P. B. Hoeber, 1932, 2.
- Río Hortega, P. del** — Estudios sobre la neuroglía. La glia de escasas radiaciones (oligodendroglía). Bol. Soc. españ. Hist. nat. 1321, 21.  
— ¿Son homologables la glia de escasas radiaciones y la célula de Schwann? Bol. Soc. españ. Biol. 1922, 10.  
— Tercera aportación al conocimiento morfológico e interpretación funcional de la oligodendroglía. Mem. Soc. españ. Hist. nat. 1928, 14.  
— Angiogliona y neurogliona. Libro en honor de Castex. Buenos Aires, 1939.  
— La neuroglia normal. Conceptos de neurogliona y angiogliona. Arch. Histol. Norm. Pat. Buenos Aires, 1942, 1.
- Río Hortega, P. del y Prado, M.** — Estudios sobre la neuroglia periférica. I. La neuroglia de los ganglios simpáticos. Bol. Soc. argent. Biol. 1941, 17.  
— Investigaciones sobre la neuroglía de los ganglios simpáticos. Arch. Histol. Norm. Pat. Buenos Aires, 1942, 1.
- Robertson, W.** — A microscopic demonstration of the normal and pathological histology of mesoglia cells. J. ment. Science, 1900.
- Skinner, H. A.** — Some histologic features of the cranial nerves. Arch. Neurol. Psychia. Chicago, 1931, 26.
- Stöhr, Ph. Jr.** — Über "Nebenzellen" und deren Innervation in Ganglien des vegetativen Nervensystems, zugleich ein Beitrag zur Synapsenfrage. Z. Zellforsch. 1939, 29.
- Tarlov, I. M.** — Structure of the nerve root. Nature and junction between the central and the peripheral nervous system. Arch. Neurol. Psychia. Chicago, 1937, 31.