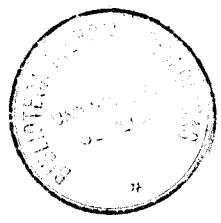


TB
630/1

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
FACULTAD DE BIOLOGIA
SECRETARIA
15-12-81
ENTRADA N.º 579

R. 4316



ESTRUCTURA Y ULTRAESTRUCTURA
DEL TECHO OPTICO DE LA CARPA
Cyprinus carpio

A stylized handwritten signature in black ink.

Juan M. Lara Prada

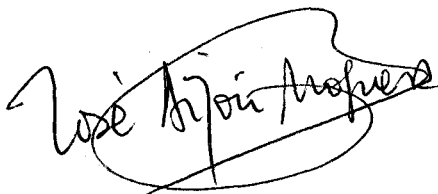
Sevilla, 15 de Diciembre de 1981

D. JOSE AIJON NOGUERA, Catedrático Numerario de Citología e Histología Vegetal y Animal de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, y D. JOSE L. LOPEZ-CAMPOS, Catedrático Numerario de la misma asignatura en la Facultad de Biología de la Universidad de Sevilla,

CERTIFICAN:

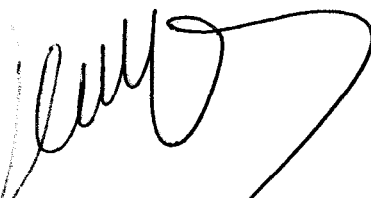
Que D. JUAN M. LARA PRADA, Licenciado en Biología, ha realizado bajo nuestra dirección los trabajos de investigación correspondientes a su Tesis Doctoral: "Estructura y ultraestructura del techo óptico de la carpa, Cyprinus carpio", y que este trabajo reúne los requisitos necesarios para su presentación.

DIRECTOR:



Fdo.: J. Aijón Noguera

CO-DIRECTOR:



Fdo.: J.L. López-Campos

JOSE LUIS LOPEZ-CAMPOS, CATEDRATICO NUMERARIO DE CITOLOGIA E HISTOLOGIA VEGETAL Y ANIMAL DE LA FACULTAD DE BIOLOGIA DE LA UNIVERSIDAD DE SEVILLA

CERTIFICO;

Que la Tesis Doctoral que lleva por título: "Estructura y ultraestructura del techo óptico de la carpa, Cyprinus carpio" ha sido realizada bajo la dirección del Prof. Dr. JOSE AIJON NOGUERA y la mía propia, en el Departamento de Citología e Histología Vegetal y Animal de la Facultad de Biología de la Universidad de Sevilla, y considero que reúne los requisitos necesarios para ser defendida en nuestra Facultad.

Sevilla, 15 de Diciembre de 1981

Fdo.: J. L. López Campos

Co-Director y Ponente

Mi sincero agradecimiento:

- Al Prof. Dr. D. José Luís Lopez-Campos, por haberme permitido realizar este trabajo en su Departamento, así como por su incondicional y continuo apoyo.
- Al Prof. Dr. D. José Aijón Noguera por su eficaz dirección e inestimable colaboración
- A la Dra. Josefina Hidalgo y al Dr. Plácido Navas por su constante aportación de ideas.
- A Remedios Garcia por su inmensa colaboración en los procesos de microscopía electrónica.
- A todos los componentes del Departamento por su constante y sincera ayuda en la elaboración del presente trabajo.

INDICE

INTRODUCCION.....	1
Situación en la escala zoológica y significación funcional.....	4
Origen.....	7
Consideraciones generales sobre la estructura del techo óptico.....	9
Aferencias y eferencias.....	13
Estudios estructurales y ultraestructurales.....	18
Células.....	18
Estratos.....	24
SM.....	24
S0.....	25
SFGS.....	26
SGC-SPI.....	28
SAC.....	29

SPV.....	30
Sinapsis.....	31
MATERIAL Y METODOS.....	38
Obtención del material.....	39
Microscopía óptica.....	40
Impregnación argéntica en parafina.....	41
Plata reducida mediante piridina.....	42
Fosfomolibdico-fosfato monosódico.....	42
Método de Bodian.....	44
Método de Bielschowsky.....	44
Método de Kluver-Barrera.....	46
Método de Kulschitzky para mielina (modificación de Heidenhain).....	46
Método de Golgi lento.....	48
Método de Golgi rápido.....	49
Método de Golgi-Kopsch.....	49
Método de Golgi-Colonnier.....	49

Método de Golgi-Cox	50
Método de Mallory	51
Microscopía electrónica	52
RESULTADOS	54
Estrato periventricular (SPV)	59
Estrato blanco central (SAC).....	65
Estrato gris central y plexiforme interno (SGC-SPI)	69
Estrato fibroso y gris superficial (SFGS)	75
Estrato óptico (SO)	81
Estrato marginal (SM)	89
DISCUSION	95
CONCLUSIONES	126
BIBLIOGRAFIA	132
ICONOGRAFIA	155

INTRODUCCION

Un ligero repaso de la anatomía comparada - del sistema nervioso central en relación a la filogenia de los vertebrados muestra una clara tendencia al desarrollo morfológico y funcional de las zonas rostrales del encéfalo (Delmas, 1976), alcanzando su punto culminante en mamíferos.

La importancia que van ganando las zonas -- rostrales la pierden en ciertos aspectos las zonas caudales; progresivamente dejan de ser zonas de "control general" para pasar a zonas especializadas en una función o -- conjunto de funciones muy definidas, y en consecuencia dejan de ser "centro regulador" pasando a "centro regulado". En peces, médula y cordocéfalo son las estructuras predominantes, asumiendo el techo mesencefálico las funciones de un verdadero cerebro; las vesículas diencefálicas son ante todo centros vegetativos, y el telencéfalo únicamente tiene función olfativa.

En reptiles las vías sensitivas de la médula y cordocéfalo sobrepasan el mesencéfalo, organizando - en el diencefalo un centro sensitivo, el tálamo, que junto al hipotálamo como centro vegetativo, y los núcleos estriados como centros motores, forman un paleoencéfalo, más elevado que el cerebro mesencefálico de los peces. En mamíferos

ros es una estructura más rostral, el neoencéfalo, la que tomará el papel de máximo centro de integración.

A medida que la "cerebralización" avanza, - los diversos centros encefálicos se hacen más complejos -- morfológica y funcionalmente como consecuencia del alto -- grado de especialización que van alcanzando, si bien algunas veces "un organo puede muy bien tener una estructura - más compleja en los representantes inferiores de los vertebrados" (Ramón y Cajal, 1911), como es el caso del centro - mesencefálico objeto de esta tesis.

SITUACION EN LA ESCALA ZOOLOGICA Y SIGNIFICACION FUNCIONAL

Se denomina techo óptico a una estructura laminar, alargada y en forma de bóveda, localizada en el mesencéfalo, que cubre la parte superior de los lóbulos ópticos y limita el tercer ventrículo.

Es una formación característica de vertebrados no mamíferos. Aunque ya en cefalópodos aparecen centros visuales que de alguna manera pueden asimilarse a estructuras asociadas al techo óptico (lóbulos ópticos), en los vertebrados primitivos (*Anfioxus*) aun no aparece ninguna zona que pueda considerarse estructural o funcionalmente equivalente al techo óptico. En Mixinoides se aprecia lo que podría ser un techo óptico poco diferenciado; en peces esta estructura alcanza un notable desarrollo, siendo en Teleosteos donde presenta su punto culminante.

En anfibios y reptiles nos encontramos con una estructura completamente desarrollada, si bien en anfibios urodelos la disposición histológica es similar a la condición embrionaria, propia de estadios primitivos, encontrada en otros vertebrados (Kappers y cols., 1936; Herrick, 1948).

Es en aves donde el techo óptico alcanza la máxima importancia morfológica y el más alto grado de complejidad estructural (P. Ramón, 1899; Ramón y Cajal, 1911).

En mamíferos, aunque se observan centros asimilables estructuralmente al techo óptico, su escasa importancia morfológica y su reducida función, con respecto al resto de los vertebrados, llevaron a denominar a estas estructuras tubérculos cuadrigéminos.

Funcionalmente, en todos los vertebrados a excepción de mamíferos, el techo óptico es el centro visual primario, pero al descender en la escala zoológica este centro mesencefálico se va convirtiendo en el más importante centro de correlación de impulsos exteroceptivos no ópticos (Leghissa, 1955; Sarnat y Netsky, 1976; Pearson y Pearson, 1976).

En Teleósteos, proyecciones sensoriales procedentes de la médula espinal y del bulbo son transportadas al techo óptico a través de los haces dispersos, espinoencefálicos y bulboencefálicos. Las fibras procedentes del área acusticolateral y torus semicircularis transmiten al techo óptico impulsos vestibulares y auditivos.

Por estimulación eléctrica del techo óptico del salmón se obtienen determinados movimientos reflejos del cuerpo (Akert, 1949). La intervención del techo óptico en el reflejo visual se ha podido demostrar mediante pruebas de este mismo tipo (Schwassman y Kruger, 1965b; Motocawa y cols., 1958; Konishi, 1960; Sutterlin y Prosser, 1970).

Los métodos fisiológicos también demuestran la presencia en el techo óptico de neuronas relacionadas con la actividad respiratoria (Ballintijn y cols., 1979).- Además, estudios con HRP demuestran la clara relación de este centro con algunos núcleos diencefálicos y con el núcleo del istmo, tanto en Teleosteos (Ito y cols., 1980) como en anfibios (Wileznyski y Northcutt, 1977; Gruberg y Udin, 1978) que amplían considerablemente la importancia funcional de este centro mesencefálico.

Pero el techo óptico, como apuntábamos antes no es un simple receptor de impulsos, sino que integra la información recibida y coordina la respuesta adecuada (Duke-Elder, 1958; Delmas, 1976), así, por ejemplo, está demostrada la integración visual y respiratoria (Ballintijn y cols., 1979), visual y auditiva (Suttlerlin y Prosser, 1970) visual y táctil (O'Benar, 1976).

Por otra parte, la observación de que el menor o mayor desarrollo del techo óptico, en su conjunto, es independiente de la agudeza visual (Abbie y Ady, 1950), desliga de cierta forma a esta estructura mesencefálica de la función óptica, resaltando su función de centro integrador en vertebrados inferiores (Sarnat y Netsky, 1976; Delmas, 1976).

ORIGEN

El origen y la diferenciación del techo óptico se localiza en la parte posterior del tercer ventrículo y el acueducto cerebral. En su estado primitivo en peces, - se localizan tres zonas bien definidas, que son **areas** de epitelio neural que envuelven al ventrículo: una zona dorsal - en el tectum medial, una basal en el tectum ventral, y otra zona caudal en el tectum caudal (Kirsche, 1960; Richter y - Kranz, 1970; Schmatola y Erdmann, 1973). Sigue una proliferación de estas zonas y una ordenada actividad mitótica que es independiente de la inervación óptica, sin embargo la migración y diferenciación celular se incrementa por este tipo de inervación (Schmatola y Erdmann, 1973). Posiblemente estas fibras aferentes actuen como factores neurobiotácticos para la migración y diferenciación de las neuronas tectales (Sarnat y Netsky, 1976).

Después del periodo mitótico la migración de los neuroblastos en los primeros estadios del desarrollo -- (días 40 al 60) tiende a orientarse hacia la zona marginal (Sharma, 1975).

Los neuroblastos, más diferenciados en la zo

na de mayor división celular, presentan una o más protrusiones dirigidas hacia la superficie. En este periodo, algunas neuronas de la zona rostral han iniciado la emigración hacia las zonas superficiales, y recubriendo la superficie tectal se localizan unas pocas células en metafase tardía, que podrían ser los precursores de las neuronas del estrato óptico (Sharma, 1975), esta será la primera capa bien definida.

Poco antes de la eclosión (62 días en salmón) la población celular de las zonas más externas ha aumentado y la estratificación sigue siendo difusa.

Después de la eclosión la diferenciación de las neuronas tectales continúa, siendo notable el desarrollo de los procesos dendríticos en las zonas externas. Así, a los seis días de la eclosión, el estrato blanco central está ya constituido.

La zona periventricular comienza siendo muy gruesa comparada con las restantes capas, para ir decreciendo progresivamente a medida que la migración celular disminuye, estabilizándose hacia el día 37 de vida fuera del huevo. Hacia ese día también se puede afirmar que hay una respuesta visual definida.

CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE LA ESTRUCTURA DEL TECHO OPTICO

La característica histológica más notable del techo óptico es su compleja y altamente ordenada estructura, consecuencia de una marcada laminación del intrincado sistema de fibras aferentes y eferentes y de su no menos compleja citoarquitectura.

Considerando, por otra parte, las profundas variaciones morfológicas e histológicas a lo largo de la filogenia de los vertebrados, su clara importancia en la fisiología de la visión en los vertebrados no mamíferos, y los buenos resultados de las impregnaciones argénticas aplicadas a este centro, no es de extrañar que ya los primeros neurohistólogos se ocupasen ampliamente de él.

Los pioneros en el estudio de la estructura que nos ocupa fueron Stieda (1861) y Viault (1876), que junto con Fritsch (1878), Bellonci (1888) y Neumayer (1895), -- utilizando técnicas comunes, dieron a conocer la disposición macroscópica del lóbulo óptico, la disposición en estratos del techo óptico, y los principales fascículos nerviosos que se relacionan con éste. Estos estudios, aunque dan una idea muy pobre de la estructura y en ningún caso permiten obtener

una visión aproximada de la importancia fisiológica del techo óptico, suministran datos fundamentales para todas las investigaciones que han seguido en este campo.

La aparición del método de Golgi, con excelentes resultados en el techo óptico, hacen de este un centro ideal para la investigación neurológica.

Fusari (1887) es el primero en aplicar la técnica de Golgi al techo óptico de los peces; tres años después P. Ramón (1890) publicó una excelente monografía sobre el techo óptico del barbo, que pasó desapercibida, en la que se hacía un detallado estudio de la laminación y una profusa descripción de los principales tipos neuronales.

Van Gehuchten (1894), Neumayer (1895) y Mirto (1895), completan los datos de Fusari, y en 1899 p. Ramón recopila y amplía las observaciones realizadas hasta entonces sobre el techo óptico de los peces Teleósteos.

En esta primera etapa del estudio de este centro mesencefálico las controversias en cuanto a la estratificación y citoarquitectura, que se mantendrán durante mucho tiempo, son notables: Stieda y Fritsch distinguen ocho estratos, Fusari y Mirto consideran catorce, P. Ramón define diez zonas, y Van Gehuchten solo considera tres.

Estos trabajos relativos a la estratificación obedecen a consideraciones puramente morfológicas, si bien algunos autores como P. Ramón (1899) y Cajal (1911) ya indican que la estratificación ha de tener un sentido funcional, y aunque la escasez de datos fisiológicos no permi-

tiera una correcta interpretación de la estructura, apuntan que "los mínimos cambios en la posición y dirección de las fibras aferentes y eferentes provocan modificaciones correlativas en la situación y espesor de las capas celulares, - así como en la forma de las neuronas de estas" (Cajal, 1911) dando de este modo un sentido funcional a las variaciones - estructurales del techo óptico en la escala de los vertebrados.

El primer estudio de la estratificación de este centro en vertebrados, desde una base funcional, se -- realizó en urodelos (Herrick, 1917) que presentan, como se indicó anteriormente, una estructura muy simple en comparación con otros vertebrados.

Años después, una estratificación morfológico-funcional del techo óptico de reptiles (Huber y Grosby, 1933) se aceptó como válida para todos los vertebrados.

Esta estratificación comprende seis capas:

- 1.-Estrato óptico
- 2.-Estrato fibroso y gris superficial
- 3.-Estrato gris central
- 4.-Estrato blanco profundo
- 5.-Estrato gris periventricular
- 6.-Estrato fibroso periventricular

Si bien esta estratificación, en líneas generales puede servir de esquema básico en todos los vertebrados no mamíferos, las diferencias en la cito y fibroarquitectura tectales, consecuencia de la diversidad de niveles de integración sensorial, obligan a divisiones menos genera

les que permitan una clara localización de los elementos integrantes.

En oposición a esta división, Leghissa (1995) propone otra, específica para Teleósteos, en la que distingue zonas, estratos y planos (cuadro 1).

La complejidad de esta división a nivel de planos la hace poco práctica, a nivel de zonas es demasiado general, pero la división en estratos se ajusta mucho mejor que las utilizadas con anterioridad para Teleósteos.

Un conocimiento más profundo del techo óptico permite introducir modificaciones que afectan especialmente a la extensión de los estratos (Vanegas y cols., 1974; Vanegas, 1975; Schroeder y Vanegas, 1977; Ronesskie y Scharma, 1979; Meek y Schellart, 1978; Kishida, 1979; Lara y -- cols., 1980).

AFERENCIAS Y EFERENCIAS

La laminación tectal recuerda en algunos aspectos a la de la retina: capas de pericarion alternan con capas de sinapsis (Smidt, 1972). Un detenido estudio del sistema óptico de Teleosteos (Meader, 1934) demostró que en vertebrados inferiores el techo óptico aparece como el principal receptor de terminales de fibras ópticas, que no son más que axones de células ganglionares de la retina, que salen del ojo a través del nervio óptico. Estudios histológicos demostraron proyecciones de los distintos cuadrantes de la retina en diferentes partes del tectum contralateral (Lubsen, 1921; Stroer, 1939; Akert, 1949; Leghissa, 1955) lo que confirma los estudios anatómicos que indican cruzamiento total de las fibras ópticas a nivel del quiasma.

Progresos fundamentales para el conocimiento de la organización retinotectal en Teleosteos son las observaciones de Sperry (1942, 1945, 1948) sobre la regeneración del nervio óptico en anfibios y peces, y la puesta a punto del método electrofisiológico de "potencial evocado" por Apter (1945). Los estudios de regeneración (Gaze, 1959; Maturana y cols., 1959; Jacobson y Gaze, 1965; Gaze y Scharna, 1970; Yoon, 1971; Murray, 1976; Marotte y cols., 1979; Wye-

Dvorak y cols., 1979; Raymond y cols., 1980) dan idea de la organización espacial de la visión.

Los primeros estudios electrofisiológicos (Buser y Dussarlier, 1953; Schadé y Weiler, 1959; Schwassmann 1962) aportaron la organización de las proyecciones retinotectales en algunos puntos del tectum; trabajos posteriores (Jacobson y Gaze, 1964; Schwassmann y Kruger, 1965 a,b; Schwassmann, 1968; Schwassmann y Krag, 1970; Vanegas y cols. 1974) permiten un mapeo electrofisiológico más exacto de las aferencias retinianas del techo óptico de Teleósteos.

Trabajos con técnicas autoradiográficas (Neale y cols., 1972; Grafstein, 1967; Landreth y cols., 1975; Reperant y Lemiere, 1976) y utilizando peroxidasa de rábano (Peyrichoux y cols., 1977; Schmidt, 1979) aportan nuevos datos a la distribución de las aferencias retinianas en el sistema de laminación tectal.

Los axones retinotectales alcanzan el techo óptico por los tractos ópticos dorsomedial y ventrolateral terminando en los estratos óptico (SO), fibroso y gris superficial (SFGS). Algunas fibras retinotectales atraviesan a lo largo del estrato blanco central (SAC) terminando en este mismo estrato o en zonas muy próximas a él. En ningún caso se localizan terminales ópticos en el estrato marginal (SM) o periventricular (SPV), si bien en este último pueden localizarse algunos desplazados del blanco central (Vanegas, 1975).

Aunque las proyecciones retinotectales son las más estudiadas, tan sólo son una parte del sistema tec-

tal de fibras aferentes.

Otro de los grupos más importantes lo constituyen las fibras telecéfalo-tectales, que alcanzan el techo óptico por el margen dorsomedial y por la región ventrolateral, localizándose en la estratificación tectal en zonas superiores del estrato óptico, aunque la mayoría se encuentran en las zonas más elevadas del estrato blanco central, y también a nivel de la zona central del estrato gris central (Vanegas, 1975; Vanegas y Ebbesson, 1976). Estas proyecciones son de tipo ipsilateral.

El torus longitudinalis es también un importante foco de aferencias tectales (Leghissa, 1955), que se localizan principalmente en el estrato marginal del tectum ipsilateral, zona a la que pueden llegar bien directamente por el margen dorsomedial, bien vía estrato blanco central por las zonas laterales y ventrolaterales (Ito y Kishida, 1978).

El techo óptico también recibe fibras del hemisferio tectal contralateral. Estas fibras se localizan exclusivamente a lo largo del estrato blanco central, y terminan en la zona inferior del estrato gris central, que es equivalente al nivel de origen de estas fibras (Vanegas, 1975; Ebbesson y Vanegas, 1976).

En cuanto a las eferencias del techo óptico, estudios recientes indican que siguen un patrón común en Teleosteos, excepción hecha de las proyecciones que se dirigen al diencéfalo y pretectum (Campbell y Ebbesson, 1969; Laufer y Vanegas, 1974; Schroeder, 1974; Vanegas y cols., 1974 ; -

Vanegas, 1975; Ebbesson y Vanegas, 1976; Sligar y Voneida, 1976; Grover y Scharma, 1979).

Podemos clasificar las eferencias tectales en: A) ascendentes; B) ascendentes contralaterales; C) mediales; D) descendentes (Grover y Sharma, 1979).

A) Atraviesan el techo óptico rostralmente hacia el tálamo y pretectum ipsilateral (Schnitzlein, 1962). Se localizan terminales de estas proyecciones en el cuerpo geniculado lateral, área tectal, núcleo pretecal y nucleus rotundus.

Estas fibras se extienden rostralmente a lo largo del estrato óptico y del blanco central (Vanegas, 1975; Ebbesson y Vanegas, 1976; Grover y Scharma, 1979).

B) Este tipo de eferencias se introducen en la comisura horizontal, transversa, menor y posterior, alcanzando el nucleus rotundus contralateral, la parte ventral del núcleo pretecal, y el tectum rostral (Ebbesson y Vanegas, 1976; Grover y Scharma, 1979).

C) Las proyecciones mediales se localizan en el estrato blanco central; hacia la zona media del techo óptico se inclinan y descienden al estrato periventricular, pasando seguidamente a las comisuras intertectales, alcanzando el techo contralateral, atraviesan el estrato periventricular y terminan en el estrato blanco central (Ebbesson y Vanegas, 1976; Sligar y Voneida, 1976; Grover y Scharma, 1979), o zonas inferiores del estrato gris central (Vanegas, 1975; Ebbesson y Vanegas, 1976).

Otros grupos de proyecciones, con origen en los estratos inferiores del techo óptico, hacia la zona media del estrato blanco central, se dirigen al torus longitudinalis contralateral (Vanegas, 1975; Ebbesson y Vanegas, 1976; Sligar y Voneida, 1976; Ito y Kishira, 1978).

D) Estas fibras atraviesan el estrato periventricular, dirigiéndose por las zonas ventromedial y ventrolateral hacia el tegmentum. Forman los mayores paquetes de fibras tectales eferentes.

Alcanzan el tegmentum del cerebro medio ipsilateral, localizándose terminales cerca de los grupos celulares dorsolaterales, del núcleo del istmo y de la formación reticular mesencefálica (Ebbesson y Vanegas, 1976; Sligar y Voneida, 1976; Grover y Scharma, 1979).

La mayoría de las fibras descendentes se dividen en un paquete ipsilateral y otro contralateral. El ipsilateral desciende a la médula, localizándose terminales en la formación reticular lateral a lo largo de su recorrido. El componente contralateral termina cerca de la formación reticular del puente y de la médula (Vanegas, 1975; Ebbesson y Vanegas, 1976).

ESTUDIOS ESTRUCTURALES Y ULTRAESTRUCTURALES

CELULAS

Los estudios realizados sobre los elementos celulares que forman parte del techo óptico de Teleósteos - podemos dividirlos en dos grupos, según se refieran a neuronas o a células gliales.

La clasificación de los elementos neuronales se realiza atendiendo a su posición y morfología, prestando especial atención al soma, así como a las características - del árbol dendrítico y recorrido axonal. Son las técnicas - de impregnación argéntica las más apropiadas para este tipo de observaciones.

Los estudios con microscopía electrónica, -- proporcionan detalles más finos sobre las células (neuronas y glia), con lo cual se ha podido llegar a un conocimiento más exhaustivo de estos elementos.

Aunque el primer estudio con la técnica de - Golgi del techo óptico de Teleósteos (Fusari, 1887) arrastra los prejuicios de la teoría intersticial de Golgi, ya - en el siglo pasado se hicieron descripciones minuciosas de

la morfología de los principales tipos neuronales de este centro mesencefálico (Gehuchten, 1894; Neumayer, 1895; Mirto, 1895), destacando las realizadas en barbo por P. Ramón (1890, 1899). Al igual que en la estratificación, la determinación de tipos neuronales en el techo óptico es objeto de polémica desde estos primeros estudios, y en este caso las especiales características de las técnicas de Golgi no colaboran a unificar criterios.

Si bien en la estratificación los estudios recientes parecen tender a una unificación de resultados, en las características de los tipos neuronales siguen presentando discrepancias (Leghissa, 1955; Vanegas y cols., -- 1974; Vanegas, 1975; Butler y Ebbesson, 1975; Schroeder y Vanegas, 1977; Meeck y Schellart, 1978; Kishida, 1979; Lara y cols., 1980).

La diversidad en el número de tipos obedece principalmente a que el autor aplique criterios muy amplios (Vanegas, 1975, solo considera tres tipos), o estos criterios sean más rígidos (Meeck y Schellart, 1978, consideran quince tipos y un gran número de subtipos).

Sin embargo en cada estrato aparecen algunas neuronas que se adaptan a las diversas descripciones, incluso en especies diversas, así la presencia de neuronas de cuerpo redondeado, localizadas en el SPV, con una larga prolongación ascendente, que puede emitir ramas laterales y alcanza el SFGS, o incluso el SO, son descritas en Carassius auratus (tipo XIV "large", XV, y dos subtipos del XIV "small", de Meeck y Schellart, 1978) Barbus fluviatilis (P. Ramón, 1899) Salmo irideus (Bathelt, 1970), Eugerres plumieri

(Vanegas y cols., 1974) Bagrus e Ictalurus (Schroeder y Vanegas, 1977), Cyprinus carpio (Lara y cols., 1980), coincidiendo también con las periventriculares de Leghissa.

Lo mismo sucede con los elementos multipolares del SAC y con las neuronas monopolares de soma piriforme localizadas en este mismo estrato.

Los elementos neuronales de los estratos GC y PI se caracterizan por un notable desarrollo de sus prolongaciones horizontales; entre las verticales predominan las ascendentes arborizándose en la mitad superior del SFGS y en el S0.

Son las neuronas de los estratos FGS y 0 las que envían sus prolongaciones al SM, donde contactan con -- las fibras típicas de este estrato. Es de notar la abundancia de espinas dendríticas en las prolongaciones de algunas neuronas al alcanzar el SM.

Intercaladas con estas neuronas se describen otras con dendritas de recorrido horizontal.

En la investigación de los elementos gliales en peces, los métodos de impregnación metálica evidenciaron la existencia de largos procesos ependimales (Nansen, 1886; Mirto, 1895; Retzius, 1893; Muller, 1900; Szudnička, 1900; Ramón y Cajal, 1911; Achúcarro, 1915), que en algunas regiones, entre ellas el techo óptico, se extienden desde el extremo periventricular, hasta la superficie subpial. Para Ramón y Cajal (1911) estos elementos ependimales, o células neuroepiteliales, serían los únicos componentes gliales en

algunos vertebrados inferiores, constituyendo el parenquima cerebral. Poco después Achúcarro (1915) reconoce la existencia de neuroglia autónoma en algunas regiones del encéfalo de Teleosteos.

En estas primeras investigaciones se apunta que los elementos endimales tienen función de nutrición y soporte, en mamíferos adscritas a la neuroglia; otros autores consideran que también podrían ser elementos secretores (Achúcarro, 1915; Agduhr, 1932).

En cuanto a los demás elementos gliales, la microscopía óptica en el techo óptico de Teleosteos, no ha aportado datos significativos. Por contraste, la glia fue el primer objeto de los estudios ultraestructurales en este centro mesencefálico.

La estructura fina de la porción perinuclear de los endimocitos ha sido ampliamente estudiada en vertebrados (Schultz y cols., 1956; Duncan, 1957; Bellairs, 1959; Tennyson y Pappas, 1962; Brighman y Palay, 1963; Klinkerfuss, 1964), pero la estructura del largo proceso endimario que atraviesa el techo óptico parece haber llamado menos la atención, y solo algunos autores se ocupan de ella (Kruger y Maxwell, 1966; Laufer y Vanegas, 1974a).

El núcleo de estas células ocupa una posición variable, tendiendo a localizarse en la superficie periventricular. El eje del proceso no excede de 1-2 micras de diámetro, y contiene en su porción central numerosos filamentos finos en una densa matriz; el citoplasma que rodea esta porción es menos denso y se continua en las expansio--

nes laterales.

A lo largo del proceso endimial han sido localizados diversos orgánulos, siendo los más característicos mitocondrias de orientación longitudinal, vacuolas claras, cuerpos densos reminiscentes de gránulos de secreción, glucógeno, y un particular sistema de retículo endoplásmico liso distribuido en placas perpendiculares al eje mayor del proceso, con un periodo de 0'2-0'35 micras (Kruger y Maxwell, 1966).

Las uniones tipo *faca ocluyente* entre células endimarias son muy frecuentes en las zonas periventriculares. En las proximidades de la subpial, este tipo de uniones entre prolongaciones endimiales se incrementan considerablemente, pudiendo observarse también *facias ocluyentes* entre estas prolongaciones y prolongaciones de astrocitos.

La denominación de los endimocitos como "astrocitos endimiales" (Tennyson y Pappas, 1962; Klinkerfuss, 1964), se justifica en parte con la sugerencia de Kruger y Maxwell de que estos elementos sean una transición hacia astrocitos. Por otra parte, los contactos ocasionales con capilares sanguíneos observados por Achúcarro (1915) y confirmados posteriormente en encéfalo de peces por Horstmann (1954), acentúan aun más el paralelismo con astrocitos

Rodeando capilares sanguíneos, además de procesos endimiales, a microscopia electrónica se han localizado procesos ricos en fibrillas (Nakajima y cols., 1965; Kruger y Maxwell, 1967) que parecen homólogos a los astroci

tos de mamíferos (Mugnaini y Walberz, 1964; Maxwell y Kruger, 1965a,b). Son estas células parecidas a los astrocitos de mamíferos los elementos gliales más abundantes en el encéfalo de Teleósteos. Presentan gránulos de glucógeno esparcidos por el citoplasma, y la cantidad de gliofibrillas es considerablemente menos notoria que en los astrocitos de vertebrados superiores (Kruger y Maxwell, 1967). La zona perinuclear puede presentar formas muy diversas, con organelas citoplasmáticas relativamente esparcidas, lo que dificulta su identificación, sin embargo, la densidad citoplasmática, relativamente baja, y los ocasionales haces de fibrillas y gránulos de glucógeno permiten su localización en Teleósteos (Robertson y cols., 1963; Nakajima y cols., 1965; Kruger y Maxwell, 1967; Garrido, 1978; Velasco, 1980).

Los oligodendrocitos se caracterizan ultraestructuralmente por su densa matriz citoplasmática, gran cantidad de ribosomas libres, y a veces extensos sistemas de microtúbulos, no presentandose las fibrillas típicas de astrocitos (Kruger y Maxwell, 1967). El núcleo de estos elementos neurogliales presenta generalmente un aspecto irregular, con frecuentes indentaciones; es bastante heterocromático, presentando gruesos acúmulos asociados a la membrana nuclear (Garrido, 1978; Velasco, 1980). Las anteriores características dan a los oligodendrocitos un aspecto oscuro a microscopia electrónica.

El último elemento glial, las células microgliales, son objeto de polémica en vertebrados inferiores. Para algunos autores (Kruger y Maxwell, 1967) no hay datos suficientes para permitir distingir microglia, y consideran oligodendroglia lo que otros autores (Villegas y Fernandez,

1966) identifican como microglia. Por otra parte, estos posibles elementos microgliales son tomados por "neuronas oscuras" en algunas investigaciones (Mugnaini, 1965). La escasa cantidad de citoplasma perinuclear y un núcleo muy heterocromático con profundas escotaduras, son características -- que para algunos autores diferencian microglia, de oligodendroglia en Teleósteos (Velasco, 1980).

ESTRATOS

El primer estudio ultraestructural del techo óptico de Teleósteos, considerado globalmente, lo realizó Ito (1971), y localiza cinco estratos que están de acuerdo, en número y límites, con los propuestos por Leghissa (1962) En terminos generales, los datos suministrados por Ito coinciden con los de investigaciones posteriores (Laufer y Vanegas, 1974a,b; Ciani y cols., 1975; Villani y cols., 1979; Ito y cols., 1980).

Estrato marginal (SM).-

El estrato marginal aparece formado por fibras amielínicas, dendritas y astrocitos intercalados; tambien se localizan los complejos que forman las prolongaciones endimales con las de los astrocitos, que constituyen la limitante superficial subpial. Las fibras amielínicas se resuelven en terminales identificados por Ito y cols. (1980) como de tipo S-1, que coinciden con la descripción de Laufer y Vanegas (1974a,b) de los terminales de este estrato.

Ito (1971) considera que las dendritas del estrato marginal, muy espinosas, proceden de las porciones

superiores del estrato gris central; para Laufer y Vanegas (1974a) las dendritas de este estrato pertenecen a dos tipos distinguibles por su orientación y diámetro, y tendrían su origen en el estrato fibroso y gris superficial. En cualquier caso las espinas dendríticas son el elemento postsináptico, contactando a veces con más de una fibra marginal, pudiendo localizarse también fibras que contactan con varias espinas dendríticas. Es frecuente que el complejo sináptico esté envuelto por elementos gliales (Ito, 1971, Laufer y Vanegas, 1974a; Ito y cols., 1980).

Estrato óptico (S0).-

Inmediatamente por debajo del estrato marginal se encuentra el estrato óptico (zona superior del plexiforme y fibroso externo de Ito, 1971), su característica más notable es el gran número de axones miélinicos que integran su estructura.

Para Laufer y Vanegas (1974a,b), en este estrato se distinguen ultraestructuralmente tres zonas. La más superficial tendría gran cantidad de axones miélinicos, de curso parasagital, y un pequeño número de fibras como las descritas en el estrato marginal. La zona intermedia del estrato óptico es pobre en fibras miélinicas, abundan los delgados axones amielínicos y varios tipos de terminales axónicos. Por debajo de esta zona, vuelven a localizarse numerosas fibras miélinicas de recorrido parasagital; los haces de fibras están separados por dendritas ascendentes de neuronas con pericarion localizado en estratos inferiores, y por procesos gliales.

Los terminales axónicos predominantes en este estrato son del mismo tipo que los observados en el es-

trato marginal, si bien Ito y cols. (1980) señalan que parte de estos podrían pertenecer al tipo que ellos denominan S-5 también se localizan otros terminales de vesículas esféricas (S-2, S-3, S-6) en menor proporción, y otros con vesículas aplanadas (F-1, F-2).

En este estrato se localizan somas neuronales en las zonas inferiores, limitando con el estrato fibroso y gris superficial; presentan forma piriforme y corresponden a neuronas horizontales del estrato óptico (Ito, 1971; Vanegas y cols., 1974; Laufer y Vanegas, 1974a), estos cuerpos celulares pueden estar rodeados por procesos gliales -- (Laufer y Vanegas, 1974a), localizándose en algunos casos - contactos soma-soma (Ito, 1971).

Por todo el estrato se observan elementos -- gliales dispersos, predominando los oligodendrocitos en las zonas mielínicas, y astrocitos en las sinápticas.

Estrato fibroso y gris superficial (SFGS).

El estrato fibroso y gris superficial presenta un grosor variable en las distintas regiones del techo óptico de Teleosteos, llegando a desaparecer en las regiones ventroapicales. Está formado por axones mielínicos identificados como aferencias retinianas (Laufer y Vanegas, 1974b; Vanegas, 1975), que recorren el estrato en todas direcciones, y dendritas de orientación vertical y horizontal.

La característica más notable de este estrato viene dada por los terminales axónicos con mitocondrias de matriz clara, algunas vacuolas, pocos microtúbulos, y vesículas esféricas a veces con núcleo denso (Ito, 1971; Lau-

fer y Vanegas, 1974a; Ciani y cols., 1975; Villani y cols., 1979). Además de este tipo se han descrito otros terminales de vesículas redondeadas (S-2, S-3, S-6 de Ito y cols., 1980) así como terminales de vesículas aplanadas, en mayor proporción que en el estrato óptico (Ito y cols., 1980).

En el estrato fibroso y gris superficial se han descrito cuatro tipos de somas neuronales. En las zonas más profundas del estrato se localizan grandes cuerpos celulares de forma piramidal que destacan por su matriz densa a los electrones, la abundancia de orgánulos citoplasmáticos y su orientación radial (Villani y cols., 1979). El núcleo de este tipo celular se describe como oval con pequeñas irregularidades en su superficie y densidad homogénea. En el citoplasma destaca la abundancia de retículo endoplásmico rugoso, microtúbulos, mitocondrias y polirribosomas libres. La superficie de este tipo celular puede estar parcialmente rodeada por procesos gliales, y se considera que el 10% de la superficie del pericarion está formando contactos sinápticos (Laufer y Vanegas, 1974a).

El segundo tipo neuronal descrito en el estrato fibroso y gris superficial, presenta un soma más pequeño que el tipo anterior, con una matriz muy poco densa, rica en mitocondrias, retículo endoplásmico y ribosomas; los microtúbulos son poco numerosos. El núcleo de estas células se describe como redondeado, de posición central, ocupando la mayor parte del cuerpo celular (Vanegas y cols., 1974; Laufer y Vanegas, 1974a).

Los dos tipos restantes de somas neuronales localizados en el estrato fibroso y gris superficial perte-

necen a elementos con ramificaciones de desarrollo horizontal. Laufer y Vanegas (1974a) las consideran neuronas horizontales oscuras y claras, haciendo alusión a la diversa densidad electrónica de sus respectivos citoplasmas.

Las oscuras presentan un gran núcleo que ocupa casi todo el soma, con un contorno liso y densidad homogénea (Villani y cols., 1979). El citoplasma es electrodenso, contiene numerosos ribosomas libres, pequeñas mitocondrias, un Golgi bien desarrollado y retículo endoplásmico rugoso.

Las horizontales claras tienen una forma oval, de tamaño semejante al de las oscuras; su núcleo es oval, grande y excéntrico. El citoplasma de estas células es poco denso y contiene, además de los orgánulos típicos, cuerpos multivesiculares e inclusiones densas a los electrones.

Zona gris central (SGC-SPI).-

Por debajo del estrato fibroso y gris superficial, se localiza la zona gris central formada por una porción plexiforme en su parte superior (SPI) y bajo esta el estrato gris central. Los constituyentes más importantes de esta zona son dendritas orientadas verticalmente, procedentes de neuronas con soma en estratos inferiores del techo óptico. El diámetro de estas prolongaciones suele ser inferior a una micra, pero en ocasiones alcanzan hasta seis micras. Presentan un citoplasma claro, con microtúbulos, mitocondrias alargadas y sistemas de cisternas.

Al igual que en el estrato fibroso y gris su

perficial, son los terminales S-5 los que predominan claramente sobre los restantes de vesículas esféricas, presentándose los dos tipos de terminales de vesículas aplanadas (F-1 F-2) en número parecido (Ito y cols., 1980). En la porción central de esta zona se localiza una franja rica en terminales S-4, densamente empaquetados con otros de tipo F-2 y pequeñas dendritas (Ito y cols., 1980).

En cuanto a los tipos neuronales localizados a microscopia electrónica varían de unos estudios a otros: Laufer y Vanegas (1974a) describen solo dos, Ito (1971) considera cuatro, y Villani y cols. (1979) tres. Todos localizan neuronas fusiformes en las zonas superficiales, con citoplasma claro, conteniendo los orgánulos típicos, y un núcleo grande, homogéneo y poco denso. Ito (1971) también describe en neuronas que se ajustan a este tipo, gran cantidad de neurotúbulos en el pericarion.

En la mitad inferior del estrato se observan neuronas grandes, multipolares, con abundante matriz citoplásmica poco densa en la que son frecuentes las mitocondrias, polirribosomas, retículo endoplásmico rugoso, microtúbulos y abundante retículo endoplásmico liso; Ito (1971) describe para sus dos tipos, que se ajustan a esta descripción (ovales medianas y grandes multipolares), un aparato de Golgi a veces muy poco manifiesto, y vesículas del tipo de los lisosomas.

Estrato blanco central (SAC).-

El estrato blanco central presenta un aspecto semejante al fibroso y gris superficial, excepto en las zonas dorsales del techo óptico, donde hay paquetes mielíni

cos. En la zona superior del estrato estas fibramielínicas presentan un recorrido en el plano sagital, y en las zonas inferiores en el transversal. Entre las fibras mielínicas se localizan algunos paquetes de axones amielínicos.

En este estrato también se localizan numerosas dendritas que lo cruzan verticalmente, procedentes de neuronas piriformes con soma localizado en esta misma capa, y prolongaciones dendríticas de células periventriculares; otras dendritas se orientan de modo transversal o parasagital; además son frecuentes los procesos endodiales con una orientación vertical. El número de terminales axónicas detectados en este estrato es escaso (Ito y cols., 1980).

En el estrato blanco central se han descrito dos tipos de cuerpos neuronales diferenciables ultraestructuralmente. Uno de estos tipos presenta forma redondeada o piriforme, es de gran talla y contiene un núcleo voluminoso redondeado u oval; las características de los orgánulos citoplasmáticos son idénticas a las descritas para las piriformes del estrato fibroso y gris superficial (Laufer y Vanevas, 1974a). En estas células es frecuente observar el nacimiento de un proceso que se dirige a los estratos superiores del techo óptico.

El otro tipo neuronal con pericarion en el estrato blanco central presenta un cuerpo celular alargado, en dirección horizontal, con un núcleo oval y un citoplasma de baja densidad y abundantes orgánulos.

Estrato periventricular (SPV).-

La porción más profunda del techo óptico, li

mitante con el tercer ventrículo, es el estrato periventricular. Está constituido por un denso empaquetamiento de neuronas piriformes o redondeadas pequeñas, con un núcleo claro que ocupa la mayor parte del pericarion (Laufer y vanegas, 1974a; Villani y cols., 1979). Estas neuronas emiten una única prolongación de recorrido vertical ascendente. El escaso citoplasma de estas neuronas es de baja densidad y contiene mitocondrias, polirribosomas, retículo endoplásmico liso y rugoso, y algunas veces inclusiones de alta densidad electrónica. Algunos autores describen en este estrato un segundo tipo neuronal con cuerpo celular grande y abundante citoplasma (Villani y cols., 1979).

Junto a los somas neuronales se observan dendritas de recorrido vertical y procesos endodiales que atraviesan el estrato en dirección ventrículo-pial. Las zonas perinucleares de los elementos endodiales se localizan en las regiones más profundas del estrato, como señalamos en páginas anteriores.

Los astrocitos son los elementos neurogliales predominantes en este estrato.

SINAPSIS

El estudio del sistema nervioso es, en gran medida, el de las conexiones neuronales. La microscopía óptica aportó, ya en el siglo pasado, imágenes claras de sinapsis en el sistema nervioso central tras el empleo de los métodos de Golgi y azul de metileno, a los que suman poco después, con buenos resultados, métodos de plata, tinciones mitocondriales (Bodian, 1937) y técnicas para microscopio

pia óptica y electrónica (Abadia-Fenoll, 1972).

Los primeros estudios sinápticos eran detallados y extensos, mostrando variedad morfológica en las sinapsis (Ramón y Cajal catalogó once tipos). La existencia de tantos tipos sinápticos apunta una gran diversidad en -- las relaciones funcionales.

A pesar de la imposibilidad de una completa seriación y de la compleja distribución de los procesos neurales, que dificultan notablemente el estudio de las conexiones de una neurona o de una prolongación, la microscopía electrónica es un medio extremadamente eficaz en el estudio de las relaciones sinápticas.

En el techo óptico de Teleósteos, las investigaciones de la estructura sináptica son muy numerosas, -- tratándose desde diversos puntos: fisiológico (Vanegas y -- cols., 1971a,b; Vanegas y cols., 1973; Vanegas y cols., -- 1974), ultraestructural (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a, b; Ito y cols., 1980) e histoquímico (Contestabile, 1976a,b Contestabile y cols., 1979; Francis y Schechter, 1979; Villani y cols., 1979; Schwartz y cols., 1980; Migani y cols, 1980).

No existe un criterio unánimemente aceptado que permita una sistematización en el estudio de las sinapsis; no obstante, al revisar las conexiones sinápticas en el techo óptico de Teleósteos, nos atenderemos a los más utilizados y consideraremos: el mecanismo de transmisión, la naturaleza de los elementos neuronales que intervengan y la posible acción funcional sobre el elemento postsináptico.

Por el mecanismo de acción se distinguen dos grandes tipos de sinapsis: químicas y eléctricas. En las primeras el paso de información de un elemento neuronal a otro es mediado por una sustancia química: el transmisor. La sinapsis química presenta una hendidura sináptica manifiesta, es relativamente lenta (retardo sináptico) y unidireccional. Este primer tipo de sinapsis es el más común en vertebrados; en invertebrados en cambio, es muy frecuente la sinapsis eléctrica, en la que el impulso se transmite de forma directa, la hendidura sináptica es muy pequeña, no hay retardo sináptico y la transmisión suele ser bidireccional.

Centrándonos en las sinapsis químicas, según los componentes neuronales implicados se pueden dividir en:

Axo-dendríticas.- Son las más comunes y responden al concepto clásico de sinapsis; fueron descritas por Ramón y Cajal, localizándose sobre terminales dendríticos, espinas, ramas y troncos dendríticos (Pappas y Purpura 1961). Ultraestructuralmente el axón presenta vesículas sinápticas y escasos neurofilamentos, careciendo de retículo endoplásmico rugoso. Las dendritas suelen carecer de vesículas, presentando cisternas de retículo endoplásmico rugoso y cuerpos multivesiculares (Garrido, 1978).

En el techo óptico de Teleosteos este tipo de sinapsis es especialmente abundante en el estrato marginal, predominando las espinas dendríticas como elementos postsinápticos. Sinapsis axo-dendríticas se localizan en todos los estratos (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a,b; Villani y cols., 1979; Ito y cols., 1980), pudiendo hacerse distinciones según las características del componente post-

sináptico (cuerpo dendrítico, espinas, ramas, etc.).

Axo-somáticas.- Algunos tipos celulares del estrato fibroso y gris superficial (grandes piramidales), - se describen como particularmente ricos en este tipo de sinapsis (Laufer y Vanegas, 1974a), aunque los restantes cuerpos neuronales de este estrato son también frecuentes elementos postsinápticos de diversos tipos de axones (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a,b; Ito y cols., 1980).

Axo-axónicas.- No coinciden con la concepción clásica de polarización funcional de la neurona. Se observó por primera vez en médula espinal de mamífero (Gray, 1962). Las características ultraestructurales de este tipo de sinapsis son poco claras: para Khattab (1968) habría vesículas redondeadas en ambos axones (pre y postsináptico), mientras para Conradi (1969) habría pequeñas vesículas irregulares en el axón presináptico. Funcionalmente estas sinapsis se asocian a mecanismos de inhibición (Eccles, 1961).

En Teleósteos han sido descritas en el techo óptico por Ito y cols. (1980), y aunque suelen estar relacionadas con mecanismos de inhibición (el elemento postsináptico suele ser un axón de vesículas planas), no se describen como sinapsis inhibitorias.

Dendro-dendríticas.- Las primeras localizaciones de este tipo sináptico se realizaron en bulbo olfatorio (Phillips y cols., 1963; Reese y Brightman, 1965; Price 1968), y posteriormente en retina (Dowling y Boycott, 1966) y tálamo (Raltson y Herman, 1969; Jones y Powell, 1969). En techo óptico de Teleósteos se han descrito sinapsis de este

tipo en el estrato óptico, fibroso y gris superficial (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a), gris central y blanco central (Ito, 1971).

Dendro somáticas.- Su primera localización se realizó en el cuerpo geniculado lateral (Famiglietti, 1971), y es frecuente que la célula que proporciona el componente presináptico carezca de axón (Garrido, 1978). En la literatura consultada sobre el techo óptico de Teleósteos no aparece descrita esta variedad sináptica.

Somato-somáticas.- Poco frecuente en el -- Sistema nervioso central de vertebrados, sin embargo en el techo óptico de Teleósteos ha sido descrito por Ito (1971) entre pequeñas células redondeadas del estrato plexiforme y fibroso: externo (óptico y fibroso y gris superficial).

En cuanto a las sinapsis eléctricas, en vertebrados, a pesar de encontrarse imágenes (tight junctions) que ultraestructuralmente presentan la morfología característica de las sinapsis eléctricas (Robertson y cols., 1963; Bennet y cols., 1963; Dawling y Boycott, 1966) no hay evidencia clara de su funcionalidad.

En Teleósteos se han descrito este tipo de uniones estrechas en el estrato blanco central del techo óptico, entre delgadas dendritas con origen en el estrato periventricular (Ito, 1971).

La acción funcional sobre el elemento post sináptico divide a las sinapsis en inhibitoras y excitadoras la diferencia está en el tipo de transmisor utilizado: en las excitadoras suele ser acetil-colina ó ácido glutámico, y

en las inhibidoras adrenalina, noradrenalina, glicina o acetil-colina. El estudio de la distribución de estos transmisores por medios histoquímicos en el techo óptico de Teleósteos, es objeto de numerosas investigaciones (Contestabile y Zannoni, 1975; Contestabile, 1976, 1978; Contestabile y cols., 1978; Villani y cols., 1979).

Las características funcionales se han correlacionado con datos morfológicos para intentar deducir implicaciones funcionales de observaciones estructurales. Partiendo de la diferenciación de los tipos sinápticos I y II de Gray (1959), Eccles (1964) relacionó el primer tipo de sinapsis excitadoras y las del segundo tipo de Gray se correspondían con sinapsis inhibidoras. En los terminales tipo I se localizaron vesículas redondeadas y en los de tipo II las vesículas sinápticas tendían a la forma alargada (Uchizono, 1965; Walberg, 1966), por lo que se consideran las vesículas redondeadas contenedoras de sustancias químicas excitadoras y las alargadas de inhibidoras (Pappas y Bennett, 1966).

En el techo óptico de Teleósteos se han descrito ambos tipos de vesículas, siendo de gran utilidad la clasificación de los terminales según el tipo de vesículas que contengan (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a,b; Ito y cols., 1980); en este sentido es muy notable un reciente estudio que divide los terminales del techo óptico en dos grandes grupos, según presenten vesículas aplanadas (F), o solo contengan vesículas esféricas (S) (Ito y cols., 1980); en cada grupo se hace diferenciación atendiendo al número, tamaño y densidad de las vesículas, orgánulos que las acompañan y tipos de contactos que realizan. De esta forma dis-

tinguen seis tipos de terminales S, y dos tipos F.

A pesar de la profusión de estudios referentes a citoarquitectura, conexiones con otros centros del sistema nervioso, ultraestructura, histoquímica y sinaptología, no hay ningún modelo sobre el posible funcionamiento de este centro mesencefálico. Solo algunos autores (Leghissa, 1955; Vanegas y cols., 1974; Laufer y Vanegas, 1974a; Vanegas, 1975) proponen una similitud parcial entre el funcionamiento del cerebelo y algunas estructuras tectales: el sistema sináptico cerebelar, fibras paralelas-espinas dendríticas de las neuronas de Purkinje recuerdan al de fibras marginales-espinas dendríticas de células piramidales del estrato fibroso y gris superficial.

MATERIAL Y METODOS

En la realización del presente trabajo se -- han utilizado 30 ejemplares de carpa (Cyprinus carpio L.) - capturados en la dársena del Guadalquivir en Sevilla, de talla comprendida entre 28 y 40 cm., y peso entre 280 y 1300 gr.

OBTENCION DEL MATERIAL

Los animales fueron anestesiados con metil - sulfonato etil m-aminobenzoato (MS-222, Sandoz) al 0'03%.

El encéfalo se alcanzó por trepanación "in vivo", siendo inmediatamente descerebrados y el encéfalo en tero, el mesencéfalo, o solo el techo óptico, según los casos, sumergido en el fijador correspondiente a la técnica - para la que estuviesen destinados.

MICROSCOPIA OPTICA

Para el estudio a microscopia óptica de la estructura tectal diferenciamos cinco apartados, utilizando en cada caso las técnicas que hemos considerado más apropiadas.

- a) Estructura general
 - Hematoxilina-Eosina
 - Nissl
 - Impregnación argéntica en parafina
 - Plata reducida mediante piridina
 - Fosfomolibdico-Fosfato monosódico

- b) Neurofibrillas
 - Bodian
 - Bielschowsky

- c) Mielina
 - Kluver-Barrera
 - Kulschitzky

- d) Morfología neuronal
 - Golgi lento
 - Golgi rápido
 - Golgi-Kopsch
 - Golgi-Colonnier
 - Golgi-Cox

- e) Glia
 - Mallory (PTAH)

METODO DE IMPREGNACION ARGENTICA EN PARAFINA

- 1.- Fijación en formol tamponado (pH 7'2-7'4) al 10%, Bouin o picro-tartrato.
- 2.- Inclusión en parafina.
- 3.- Secciones a 6-10 micras.
- 4.- Desparafinar, colodionar las secciones e hidratar.
- 5.- Mordentar en tartrato sódico potásico al 5-10% durante 5 min.
- 6.- Lavar 2-3 veces en agua destilada.
- 7.- Secar el agua alrededor de las secciones; cubrir-las con nitrato de plata al 20% durante 12 min. en una cápsula Petri cerrada.
- 8.- Escurrir el nitrato de plata y lavar en alcohol de 96° durante 5-10 seg.
- 9.- Introducir el porta durante 20 seg. en una cápsula Petri que contenga la siguiente mezcla reductora:

Agua destilada	150 cc.
Acetona	50 cc.
Acido pirogálico	0'5 gr.
- La mezcla ha de ser previamente calentada a 60°C.
Durante la reducción agitar circularmente.
- 10.- Lavar en agua y controlar al microscopio. Si la impregnación es debil, repetir los pasos 7,8 y 9, dando un -- tiempo de 1 min. en el paso 7.
- 11.- Contrastar con cloruro de oro 0'1% durante 20 seg.
- 12.- Fijar con hiposulfito sódico al 5% durante 1 min.
- 13.- Deshidratar, aclarar y montar.

PLATA REDUCIDA MEDIANTE PIRIDINA

- 1.- Fijación en formol neutro al 15% durante 2-3 días.
- 2.- Inmersión sin lavado previo en una solución de piridina al 70% en agua destilada durante 1-2 días.
- 3.- Extraer el exeso de piridina por lavado en agua corriente durante 12-14 horas.
- 4.- Reducir las piezas a trozos de 5 mm. de espesor y sumergirlas en nitrato de plata al 1'5% en agua destilada durante 3 días, a 37°C y en oscuridad.
- 5.- Lavar en agua destilada.
- 6.- Reducir en la siguiente solución:

Acido pirogálico	1 gr.
Agua destilada	80 cc.
Formol	5 cc.
- 7.- Inclusión, corte y montaje.

FOSFO MOLIBDICO-FOSFATO MONOSODICO

- 1.- Perfundir con:

Fosfato monosódico al 2'5%	80 cc.
Glutaraldehido al 25%	20 cc.
- 2.- Cortar piezas de 0'5-1 cm. fijandolas durante 1-2 semanas en la mezcla anterior.
- 3.- Secciones por congelación a 20-25 micras.
- 4.- Lavar unos minutos en agua destilada.
- 5.- Incubar 2-3 días en el siguiente mordiente:

Acido fosfomolibdico al 6%	50 cc.
Fosfato monosódico al 6%	50 cc.

Antes de utilizar esta mezcla es necesario -- agitarla durante 1 h.

6.- Lavar en agua amoniacal durante 2 min.

7.- Lavar en agua destilada.

8.- Sumergir las secciones en la siguiente solución a 45°C hasta que tomen color tabaco rubio:

Nitrato de plata al 10% 10 cc.

Carbonato sódico al 5% 30 cc.

Disolver el precipitado añadiendo amoníaco, gota a gota y agitando constantemente. Añadir 80 cc. de agua destilada.

La impregnación se realiza en pocillos con 10cc. - de esta solución y 6 gotas de piridina anhidra.

9.- Reducir con formol al 10%.

10.- Lavar en agua destilada.

11.- Deshidratar, aclarar en carbol-xilol y montar en DPX.

METODO DE BODIAN

- 1.- Fijación en formol neutro al 10% o Bouin.
- 2.- Inclusión en parafina.
- 3.- Secciones de 6-10 micras.
- 4.- Desparafinar e hidratar.
- 5.- Inmersión en alcohol amoniaco al 4% durante 14 h.
- 6.- Lavar en agua de grifo 1 min.
- 7.- Lavar en agua destilada 1 min.
- 8.- Impregnación durante 1-2 días a 37°C en:

Protargol	1 gr.
Agua destilada	100 cc.
Cobre metálico	5 gr.

La adición del cobre metálico ha de realizarse inmediatamente antes de comenzar la impregnación.

- 9.- Lavar en agua destilada.
- 10.- Reducción durante 10 min. en sulfito sódico al 5%, añadiendo en el momento del uso hidroquinona (1%).
- 11.- Lavar en agua destilada.
- 12.- Virar en una solución acuosa de cloruro de oro al 0,2%.
- 13.- Refuerzo con ácido oxálico al 2%.
- 14.- Fijar en hiposulfito sódico al 5% durante 1 min.
- 15.- Lavar en agua destilada.
- 16.- Tinción de contrastes (opcional).
- 17.- Deshidratar, aclarar en xilol y montar en DPX.

METODO DE BIELSCHOWSKY

- 1.- Fijación en formol tamponado al 10% (pH 7'2-7'4).
- 2.- Inclusión en parafina.
- 3.- Secciones a 6-10 micras.

4.- Desparafinar e hidratar.

5.- Sumergir los cortes en una solución acuosa de nitrato de plata al 2% durante 48 h. en oscuridad.

6.- Lavar varias veces en agua destilada.

7.- Bañar las secciones durante 10-20 min. en la siguiente solución:

Nitrato de plata al 10% 5 cc.

Hidróxido sódico al 40% 5 gotas

Disolver el precipitado resultante añadiendo hidróxido amónico concentrado, gota a gota, hasta que el precipitado se haya disuelto. Filtrar y diluir en agua destilada hasta un volumen total de 20 cc. Esta solución ha de prepararse inmediatamente antes de usar.

Las secciones tomarán un color marrón oscuro

8.- Lavar en agua destilada.

9.- Reducir durante 5 min. en formol al 20% en agua corriente.

10.- Lavar rápidamente en agua destilada.

11.- Virar durante 1 h. en:

Cloruro de oro acuoso al 1% 3 gotas

Agua destilada 10 cc.

Las secciones tomarán un color rojizo violeta.

12.- Lavar rápidamente en agua destilada

13.- Bañar en tiosulfato sódico al 5% durante 1 min.

14.- Lavar en agua de grifo.

15.- Deshidratar: 2 baños de alcohol de 95°

2 baños de alcohol de 100°

16.- Aclarar en xilol y montar en DPX.

METODO DE KLUVER-BARRERA

- 1.- Fijación en formol tamponado (pH 7,2-7,4) al 10%.
- 2.- Inclusión en parafina.
- 3.- Secciones de \pm 10-20 micras.
- 4.- Desparafinar e hidratar hasta alcohol de 95°.
- 5.- Sumergir las secciones 12-14 horas. a 56-60°C en:

Luxol fast blue (MBS o ARN)	0,5 gr.
Alcohol de 95°	500 cc.

Antes de usar añadir 6 cc. de ácido acético glacial al 10% y filtrar seguidamente.
- 6.- Arrastrar el exceso de colorante con alcohol de 95°
- 7.- Aclarar en agua destilada.
- 8.- Comenzar a diferenciar en una solución acuosa de carbonato de litio al 0,05%.
- 9.- Continuar la diferenciación en alcohol de 70° hasta distinguir la sustancia gris de la blanca.
- 10.- Lavar en agua destilada.
- 11.- Aclarar en la solución de carbonato de litio.
- 12.- Terminar la diferenciación con varios pasos de alcohol de 70° , hasta que contraste netamente el azul-verdoso de la sustancia blanca con la sustancia gris incolora.
- 13.- Aclarar con agua destilada.
- 14.- Tinción de contraste (cresil violeta o PAS).
- 15.- Deshidratar, aclarar en xilol y montar en DPX.

METODO DE KULSCHITZKY PARA MIELINA (MODIFICACION DE HEIDENHAIN)

- 1.- Fijación en formol tamponado (pH 7,2-7,4) al 10%, o en líquido de Erlicki (bicromato potásico 2,5 gr.; sulfato de cobre 0,5 gr; agua destilada 100 cc.)

- 2.- Inclusión en parafina.
- 3.- Secciones a 15-20 micras.
- 4.- Desparafinar e hidratar.
- 5.- Mordentado durante 1-2 días en sulfato férrico al 4% en agua destilada.
- 6.- Lavar varias veces en agua destilada.
- 7.- Sumergir las secciones en la siguiente solución:

Solución alcohólica de hematoxilina	10 ml.
Agua destilada	83 ml.
Carbonato de litio a saturación	7 ml.
- 8.- Lavar en agua corriente.
- 9.- Diferenciar en la siguiente solución propuesta por Weigert:

Borax	2 gr.
Ferricianuro potásico	2'5 gr.
Agua destilada	200 ml.
- 10.- Deshidratar, aclarar en xilol y montar en DPX.

METODO DE GOLGI LENTO

1.- Fijación durante 30 días o más en bicromato potásico al 3% en agua destilada.

2.- Lavar en nitrato de plata al 0'01% en agua destilada unos minutos.

3.- Impregnación en nitrato de plata al 0'75% en agua destilada durante 3-5 días en oscuridad.

4.- Lavar en alcohol de 70°, y eliminar el precipitado superficial mediante cuidadoso cepillado.

5.- Deshidratación en alcoholes de graduación creciente:

1 baño de 15 min. en alcohol de 70°

1 baño de 15 min. en alcohol de 80°

1 baño de 15 min. en alcohol de 90°

2 baños de 15 min. en alcohol absoluto

6.- Completar la deshidratación con un baño de 30 min. en una mezcla etanol- eter etílico 1:1.

7.- Inclusión en celoidina:

Celoidina al 2% en alcohol/eter 1 día

Celoidina al 4% en alcohol/eter 1 día

Celoidina al 8% en alcohol/eter 1 día

Estos tres pasos se realizan en recipientes cerrados. Después del primer día de permanencia en celoidina al 8%, se permitirá una lenta evaporación en atmósfera de sulfúrico, hasta que el bloque adquiera la dureza óptima para la realización de cortes al microtomo.

8.- Baño de 15-20 min. en cloroformo.

9.- Tallado del bloque, montaje en un soporte de madera y cortes al microtomo de 80-100 micras.

10.- Deshidratación.

11.- Eliminar la celoidina mediante baños de alcohol / eter 1:1

12.- Aclarar en xilol y montar en DPX.

METODO DE GOLGI RAPIDO

1.- Fijación durante 4-7 dias en la siguiente solución

Bicromato potásico	1'3 gr.
Osmio al 1%	10 cc.
Agua destilada	88'7 cc.

Los pasos 2 al 12 como en el método anterior, salvo el grosor de las secciones, que en este caso serán de -- 50-60 micras.

METODO DE GOLGI-KOPSCH

1.- Fijación durante 8-10 dias en la siguiente solución:

Bicromato potásico al 3%	45 cc.
Formol	5 cc.

El resto del proceso como en los dos casos anteriores, con secciones de 60-90 micras.

METODO DE GOLGI-COLONNIER

1.- Fijación durante 10- 14 dias en la siguiente solución:

Bicromato potásico al 3%	44 cc.
Glutaraldehido al 25%	6 cc.

El resto del proceso como en el método anterior.

METODO DE GOLGI-COX

1.- Fijación durante 20-30 días en la siguiente mezcla:

A: Dicromato potásico	1 gr.
Cloruro mercúrico	1 gr.
Agua bidestilada	85 cc.

Hervir durante 15 min. y dejar enfriar a temperatura ambiente. El volumen final ha de ser de 80 cc.; si es necesario se añadirá agua destilada durante la ebullición.

B: Cromato potásico	0.8 gr.
Tungstato potásico	0.5 gr.
Agua bidestilada	20 cc.

Mezclar bien ambas soluciones.

2.- Lavar en agua destilada.

3.- Sumergir las piezas durante 1-2 días en el siguiente líquido de impregnación:

Hidróxido de litio	0.5 gr.
Nitrato potásico	15 gr.
Agua destilada	100 cc.

El volumen del líquido ha de ser, al menos, 100 veces el de la pieza.

4.- Lavar en agua destilada 12-14 horas.

5.- Lavar en ácido acético al 1%, 4 veces 4 horas cada vez. Las piezas se volverán quebradizas.

6.- Lavar en abundante agua corriente durante 2 horas.

7.- Deshidratar e incluir en celoidina.

8.- Cortes a 60 micras.

9.- Eliminar la celoidina, aclarar y montar.

METODO DE MALLORY (PTAH)

- 1.- Fijación en formol tamponado (pH 7'2-7'4) al 10%
- 2.- Inclusión en parafina.
- 3.- Secciones a 10 micras.
- 4.- Desparafinar e hidratar.
- 5.- Sumergir las secciones en permanganato potásico al 2'5% durante 5 min.
- 6.- Lavar en agua destilada 3-5 min.
- 7.- Sumergir las secciones en ácido oxálico al 5% durante 10 min.
- 8.- Enjuagar las secciones en agua destilada, pasando-las seguidamente a agua corriente durante 5 min.
- 9.- Lavar en agua destilada.
- 10.- Teñir de 12 a 24 h., a temperatura ambiente, con - la siguiente solución:

Hematoxilina	0'1 gr.
Acido fosfotungstico	2 gr.
Agua destilada	100 cc.
- 11.- Deshidratar rápidamente en alcohol de 96° y absoluto, aclarar en xilol y montar en DPX.

MICROSCOPIA ELECTRONICA

Inclusión para microscopia electrónica según el método de Spurr- Polaron (Spurr, 1969).

FIJACION

Una vez extraído el encéfalo se separó el techo óptico procediéndose a la fijación en glutaraldehído al 2'5% en tampón cacodilato a pH=7'4. Troceado en tiras de un milímetro de grosor se almacenó en el mismo fijador durante 1 hora a 4°C. A continuación se lavaron durante 12 horas en tampón cacodilato con sacarosa 0'18 M. Posteriormente se -- procedió a una segunda fijación en tetróxido de osmio al 1% en tampón cacodilato con sacarosa 0'18 M. Transcurrida una hora las piezas se lavaron en tampón durante unos 15 minu--tos.

DESHIDRATACION

La deshidratación del tejido se realizó en acetona diluida en agua a concentraciones ascendentes: acetona 30%, 15 min.; acetona 50%, 30 min.; acetona 70%, 30 -- min.; acetona 90%, 30 min.; acetona 100%, 30 min. Entre los pasos de acetona 70% y acetona 90% se realizó una tinción de las piezas en acetato de uranilo al 2% en acetona 70%.

INCLUSION

Finalizada la deshidratación, se procedió a la inclusión de las piezas en resina: a) un baño de acetona 100%-resina 1:1, durante 2 horas; b) resina pura durante 12 horas; c) realización de los bloques, preferentemente en -- moldes planos.

TINCIÓN Y CONTRASTE

Los cortes semifinos, usados como control, - de 0'5 micras de grosor, se tiñeron con azul de toluidina. Los cortes finos, 400-600 Å, fueron recogidos en rejillas y contrastados con acetato de uranilo y citrato de plomo.

Tanto los cortes de 0'5 micras como los de 400-600 Å se realizaron en un ultramicrotomo LKB III.

La observación de las rejillas se hizo en un microscópio de transmisión SIEMENS ELMISCOP 102, del Servicio de Microscopia Electrónica "Rector González García".

RESULTADOS

El techo óptico, en el encéfalo de Cyprinus carpio, es fácilmente diferenciable ya a nivel macroscópico. Observando dorsalmente el encéfalo, la zona más prominente en el plano frontal tiene forma redondeada, localizándose en la zona media del eje rostrocaudal, ocupando un tercio del mismo; limitando por la parte rostral con los lóbulos olfatorios, cubriendo el diencéfalo, y por la parte caudal con el cuerpo del cerebelo (fig. 1, 2, 3).

Esta zona mesencefálica se encuentra cubierta dorsal y lateralmente por una envuelta incompleta dividida en dos partes, situándose una en cada hemisferio. Esta envuelta es el techo óptico.

Separando esta cubierta del resto del encéfalo, observamos que es una delgada estructura laminar, en forma de bóveda unida dorsoventralmente a las restantes zonas mesencefálicas.

A microscopía óptica, el techo óptico de Cyprinus carpio se presenta, en corte transversal, como dos semibóvedas unidas entre sí dorsalmente por el torus longitudinalis.

Las técnicas de tinción habituales ponen de -

manifiesto una clara laminación de la estructura tectal. Esta estratificación, aunque presente en todas las regiones del techo óptico, no es uniforme en cuanto a las dimensiones relativas de cada estrato, e incluso desaparece en algunos de ellos en las regiones apicales y en las proximidades del torus longitudinalis. Por esta razón es la región dorsomedial, en la que se observan todos los estratos en su máxima expresión, la utilizada preferentemente en nuestro estudio.

Técnicas específicas para la observación de somas neuronales ponen de manifiesto que estos se distribuyen originando zonas de gran densidad nuclear, como sucede en el estrato más interno, frente a otras que prácticamente carecen de cuerpos neuronales, siendo el máximo exponente de este caso el estrato más externo. Lo anteriormente expuesto no indica que exista una gradación descendente en la densidad neuronal desde las zonas más internas hacia las superficiales, pues algunos estratos internos presentan menor densidad neuronal que otros más externos.

Sometiendo las secciones a tinciones específicas para la demostración de mielina, se pone de manifiesto la existencia de dos zonas bien definidas, una interna y otra externa, en la que los axones mielínicos forman una trama muy densa y ordenada, contrastando con las zonas localizadas entre estos estratos, en las que los axones mielínicos no son muy abundantes, están dispersos y no presentan una ordenación precisa.

El estrato más externo del techo óptico carece de mielina, y en el más interno esta se restringe a pa--

quetos más o menos ordenados, de diverso tamaño, en zonas concretas.

Las diversas variantes de la técnica de Golgi, así como tinciones específicas para neurofibrillas demuestran que las prolongaciones neuronales de recorrido horizontal son muy abundantes en algunas zonas (fig. 6, 7), contrastando con otras en las que predominan las de recorrido vertical.

Densidad neuronal, distribución de mielina y dirección predominante de las prolongaciones, son tres de los factores más notables en la estratificación de la estructura tectal.

La conjunción de observaciones sobre preparados teñidos con diversas técnicas permiten distinguir siete estratos en el techo óptico de Cyprinus carpio (fig. 4, 5, 6, 7, 8), que coinciden tanto en número como en delimitaciones con los descritos para otros Teleósteos, por lo que adoptaremos la nomenclatura propuesta en estos casos.

De más interno a más externo los estratos se denominan:

ESTRATO PERIVENTRICULAR	(SPV)
ESTRATO BLANCO CENTRAL	(SAC)
ESTRATO GRIS CENTRAL	(SGC)
ESTRATO PLEXIFORME INTERNO	(SPI)
ESTRATO FIBROSO Y GRIS SUPERFICIAL	(SFGS)
ESTRATO OPTICO	(SO)
ESTRATO MARGINAL	(SM)

Los estratos gris central y plexiforme interno presentan límites difusos, por lo que en algunos casos se les considerará como un único estrato.

ESTRATO PERIVENTRICULAR (SPV)

El estrato más interno del techo óptico, localizado en todas las regiones de esta estructura, se caracteriza por su densa población de núcleos y la variedad de éstos (fig. 9, 12, 13, 16).

Aún siendo el estrato tectal más profundo, no siempre está en contacto con la cavidad ventricular, pues - en algunas zonas grandes paquetes axónicos, aferentes y eferentes al techo óptico, separan al ventrículo tectal del estrato periventricular. Estas conexiones tectales presentan en ocasiones largos recorridos paralelos al estrato periventricular (fig. 10), para atravesarlo posteriormente dirigiéndose al estrato blanco central en la mayoría de los casos. También se localizan conexiones más directas del techo óptico con otros centros mesencefálicos (fig. 11, 15).

Los axones mielínicos atraviesan el estrato periventricular formando paquetes que interrumpen la estructura típica de este estrato, sirviendole de límite en las zonas más elevadas (fig. 12). En sección transversal se observa que algunos de estos paquetes están formados por una envuelta de fibras mielínicas de diverso calibre que aislan

estructuras amielínicas localizadas en el interior (fig. 13).

Una amplia zona del estrato periventricular - en las regiones vecinas al torus longitudinalis está ocupada, en gran parte, por un gran paquete de fibras amielínicas que conectan el torus longitudinalis con el estrato marginal, atravesando todos los estratos tectales (fig. 14).

Asociadas a estos tramos de conexiones tectales se localizan con frecuencia zonas de rica vascularización (fig. 15), encontrándose también grandes vasos entre los cuerpos celulares del estrato periventricular (fig. 16)

Tanto a microscopia óptica como ultraestructuralmente distinguimos cuatro tipos neuronales con cuerpo celular localizado en el estrato periventricular, si bien no tenemos datos suficientes para establecer relación entre -- los tipos descritos por uno y otro medio.

Como expusimos anteriormente el estrato que nos ocupa se caracteriza por una gran densidad de cuerpos celulares, tanto de elementos neuronales como no neuronales, lo que dificulta considerablemente el estudio a microscopia óptica por técnicas distintas a las diversas variantes del método de Golgi.

Localizadas preferentemente en la mitad inferior del estrato periventricular, observamos neuronas monopolares, de soma esférico o irregular, con una única prolongación de trayectoria vertical ascendente que puede alcanzar el estrato fibroso y gris superficial, donde se arboriza -- emitiendo proyecciones laterales de largo recorrido y en su

mayoría de trayectoria horizontal. La dendrita principal, - además de pequeñas ramas cortas y delgadas no muy abundantes, en diversos puntos de su recorrido emite prolongaciones horizontales que se ramifican en la parte superior del estrato gris central y zonas inferiores del plexiforme interno. A veces también existen ramificaciones de estas características a nivel del estrato blanco central. En todos estos procesos las espinas dendríticas son escasas (fig.17).

Sin posición concreta en este estrato se distinguen neuronas pequeñas, de soma tendente a la forma esférica, del que parten dos o más dendritas de recorrido vertical ascendente u horizontal, bifurcándose varias veces. Estas prolongaciones no llegan nunca más arriba del estrato gris central (fig. 18). Estas células son escasas, y responden de modo irregular a la impregnación argéntica.

En el tercio superior del estrato periventricular encontramos somas pequeños y esféricos, correspondientes a neuronas monopolares de prolongación delgada y ascendente que puede emitir ramas laterales en el estrato gris central, que después de un corto recorrido horizontal se dividen a su vez en varias ramificaciones terminales (fig.19) La prolongación principal sigue su trayectoria ascendente - hasta el estrato fibroso y gris superficial, donde emite numerosas ramificaciones de las mismas características que -- las descritas anteriormente. Estas prolongaciones se distribuyen por todo el estrato.

El cuarto tipo neuronal diferenciable con las diversas variantes del método de Golgi en el estrato periventricular presenta un soma algo más voluminoso que las --

descritas anteriormente, pudiendo localizarse a diversos niveles en este estrato. Como la mayoría de los tipos neuronales con soma en el estrato más profundo del techo óptico, son monopolares con su prolongación dirigida hacia las capas superiores. La característica más destacada de las neuronas de este tipo es el escaso número y poca extensión de las ramificaciones de la prolongación principal (fig. 20), encontrándose algunas que carecen totalmente de estas ramificaciones. La prolongación principal alcanza el estrato óptico, donde se bifurca y cada una de las dendritas resultantes da lugar a varias ramas de corto recorrido, no observándose ninguna que alcance el estrato marginal.

Ultraestructuralmente el tipo neuronal de mayor representación, con soma en el estrato periventricular, lo constituyen células de tamaño medio, de núcleo algo mayor que el de los ependimocitos, forma más o menos esférica contenido homogéneo y eucromático, con nucleolo central manifiesto en la mayoría de los casos. El citoplasma, escaso, es rico en polirribosomas y retículo endoplásmico rugoso; las mitocondrias, redondeadas y pequeñas, se localizan en las proximidades del retículo, en ocasiones incluidas en este (fig. 21).

Un segundo tipo neuronal presenta un soma de tamaño semejante a los antes descritos; su núcleo, de contorno menos regular, presenta algunos acúmulos dispersos de heterocromatina. El citoplasma de estas neuronas, menos denso que en el caso anterior, presenta largas cisternas de retículo endoplásmico rugoso, siendo numerosos los contactos de estas cisternas con la membrana nuclear. Las mitocondrias son escasas y los polirribosomas abundantes (fig. 22).

En menor número que las anteriores se localizan neuronas caracterizadas por la presencia de un aparato de Golgi, disperso en numerosos dictiosomas, de sáculos --- alargados y planos en un citoplasma claro, rico en ribosomas y retículo endoplásmico rugoso. El núcleo de estas células, oval y de tamaño semejante al de los de otras neuronas descritas en este estrato, presentan pequeños acúmulos de heterocromatina en un nucleoplasma de baja densidad, y un nucleolo, grande y central, muy manifiesto (fig. 23).

El último tipo celular que describiremos en este estrato presenta un cuerpo celular más voluminoso que los anteriores, encerrando un citoplasma de matriz clara, - pobre en ribosomas libres en comparación con los tipos antes descritos; presenta un retículo endoplásmico rugoso muy abundante, de cisternas algo más dilatadas que en los casos anteriores, y un contenido denso. El núcleo, de contorno regular, tendente a la forma oval, presenta una matriz clara, como en el caso anterior, pero la heterocromatina se dispone en gruesos acúmulos (fig. 24).

En el estrato periventricular las relaciones sinápticas se establecen principalmente en zonas dispersas del tercio superior del estrato, donde el empaquetamiento de cuerpos celulares es más laxo.

Dos son los tipos de terminales sinápticos que hemos localizado en este estrato. Uno de ellos presenta vesículas redondeadas, de pequeño tamaño, densamente empaquetadas. Representan el elemento presináptico en contactos -- asimétricos con dendritas (fig. 25). El otro tipo de terminal presente en el estrato periventricular contiene diver--

dos tipos de vesículas sinápticas, encontrando además de -- las descritas en los terminales del tipo precedente otras - de diametro algo superior, con núcleo central muy denso rodeado por un halo más claro (fig. 25).

ESTRATO BLANCO CENTRAL (SAC)

Inmediatamente por encima del SPV se localiza un estrato fibroso, rico en mielina; el estrato blanco central. El grosor de este estrato no es constante, alcanzando su máximo desarrollo en las regiones dorsales del techo óptico (fig. 26), y se reduce progresivamente en las zonas ventrolaterales para acabar desapareciendo en la región marginal ventral (fig. 27).

De la región ventrolateral a la dorsal van integrándose a este estrato diversos paquetes mielínicos que lo recorren horizontalmente (figs. 28, 29, 30). Por encima de estos, en la región dorsomedial de este estrato, se localizan paquetes de recorrido parasagital. También recorren este estrato, en paralelo con los paquetes mielínicos, otros de fibras amielínicas (fig. 31). Otros paquetes amielínicos atraviesan el estrato blanco central dirigiéndose a estratos superiores. El más importante de estos paquetes lo constituye el ya mencionado en el SPV, que procedente del torus longitudinalis alcanza el estrato blanco central y posteriormente se dirige al SM atravesando los restantes estratos del techo óptico (fig. 14).

Las zonas del estrato blanco central libres de fibras presentan una complicada estructura en la que destacan los procesos endimarios y dendritas de diversa procedencia que atraviesan verticalmente el estrato, y cruzándose con estas se observan otras dendritas de tamaño diverso orientadas transversal o sagitalmente. Entre esta intrincada red se pueden encontrar algunas fibras mielínicas dispersas, procesos y somas gliales (figs. 32, 33), además de los cuerpos neuronales.

Dos tipos básicos de neuronas pueden diferenciarse a microscopia óptica en el estrato blanco central, - uno con prolongaciones de desarrollo horizontal, constituido por células de soma pequeño (figs. 37, 38, 39), y un segundo tipo constituido por neuronas con soma voluminoso y prolongaciones de desarrollo vertical (figs. 34, 35, 36, 40).

Las células del primer tipo suelen ser bi o multipolares, con un soma redondeado del que parten prolongaciones que recorren horizontalmente el estrato originando ramas de recorrido diverso (fig. 39).

El segundo tipo neuronal con soma en el estrato blanco central lo forman grandes neuronas de soma piramidal (figs. 34, 35, 36), del que parte una prolongación vertical que alcanza zonas elevadas del estrato fibroso y gris superficial, donde se arboriza (fig. 40). A su paso por el estrato plexiforme interno y zonas profundas del SFGS puede emitir ramas laterales de recorrido generalmente horizontal.

A microscopia electrónica también podemos distinguir estos dos tipos básicos de neuronas con soma en el

estrato blanco central, si bien las descritas a microscopia óptica como horizontales se pueden subdividir en dos grupos atendiendo a las características ultraestructurales del soma, que se localiza generalmente entre paquetes mielínicos.

Uno de estos subtipos lo forman neuronas de citoplasma claro, rico en retículo endoplásmico rugoso, dispuesto a veces en complicadas tramas (figs. 41, 42). Los polirribosomas son muy numerosos, y las mitocondrias, no muy abundantes, de mediano tamaño. En las proximidades del núcleo se puede observar un Golgi bien diferenciado (fig. 41) El núcleo de estas neuronas es redondeado, aunque de superficie irregular; presenta una matriz clara con pequeños acúmulos cromáticos, y un nucleolo manifiesto en posición central (figs. 41, 42).

El segundo subtipo de neuronas horizontales - diferenciable ultraestructuralmente presenta un cuerpo celular más alargado que el subtipo antes descrito, siendo algo más pobre en retículo endoplásmico rugoso y su aparato de Golgi es menos manifiesto. El núcleo, alargado, es más homogéneo que en el caso anterior, y el nucleolo es excéntrico. (fig. 40).

A las neuronas piramidales con cuerpo celular en este estrato corresponden ultraestructuralmente somas voluminosos, con abundante retículo endoplásmico rugoso dispuesto en pequeñas cisternas dilatadas, las mitocondrias -- son numerosas, pequeñas y oscuras; el aparato de Golgi, muy abundante, se organiza en dictiosomas de sáculos aplanados. El núcleo, de contorno regular, esférico u oval, presenta un contenido uniforme y eucromático (fig. 44).

En el estrato blanco central las sinapsis son muy escasas en zonas ricas en mielina, por el contrario en las zonas neuropilares se localizan en elevado número (figs 45, 47, 48), aunque son poco variadas. Los terminales localizados en este estrato son básicamente los mismos que en SPV, si bien los que contienen vésículas con núcleo denso decrecen en número a medida que nos internamos en el estrato blanco central (figs. 45, 47, 48).

Las sinapsis más comunes de este estrato se constituyen con terminales de vesículas redondeadas, de contenido claro y tamaño diverso como elemento presináptico, y dendritas de neuronas con soma en el estrato inferior como componente postsináptico, siendo muy patente la densificación postsináptica (figs. 45, 46, 47, 49). Se localizan con relativa frecuencia sinapsis de tipo axo-somático en las -- que grandes somas que responden a las características de -- las antes descritas como neuronas piramidales del estrato -- blanco central, contactan con terminales de vesículas redondeadas, contenido claro y tamaño más o menos uniforme.

ESTRATOS GRIS CENTRAL Y PLEXIFORME INTERNO
(SGC-SPI)

Aunque diversas técnicas de microscopia óptica muestran una diferencia clara entre los estratos gris -- central y plexiforme interno, ya en preparados de Golgi la distinción entre estos estratos no es neta, haciendo aconsejable su descripción como un solo estrato. En la ultraestructura esta diferencia es aun más imprecisa, reduciéndose a que en las zonas profundas y medias (estrato gris central) el neuropilo presenta cierta orientación vertical (fig. 50), mientras en las zonas superiores (estrato plexiforme interno) se observa un mayor número de procesos horizontales y son más frecuentes los procesos gliales de cierta envergadura (fig. 51).

Al igual que el SAC, el estrato gris central no presenta un desarrollo homogéneo en todas las regiones tectales. Son las zonas dorsomediales y dorsolaterales las que presentan un estrato gris central-plexiforme interno de máximas dimensiones, convirtiéndose en el estrato más amplio del techo óptico; por el contrario, al igual que ocurre con el SAC, en las regiones ventrolaterales decrece paulatinamente.

En la región dorsomedial este estrato se presenta como un amplio neuropilo en el que se localizan algunos somas neuronales de gran tamaño y prolongaciones, en su mayoría verticales en las zonas inferiores (fig. 55); en las superiores los somas suelen ser de menor tamaño y las prolongaciones horizontales.

Los axones mielínicos, dispersos por todo el estrato, sin ordenación preferente y en bajo número, son muy ricos en neurotúbulos y neurofilamentos (figs. 52, 53), observándose en ocasiones una ordenación zonal de estos elementos (fig. 53).

En la región dorsomedial del techo óptico el gran paquete amielínico torus longitudinalis-SM atraviesa el estrato gris central-plexiforme interno interrumpiendo la estructura característica de éste (fig. 54).

En la zona gris central-plexiforme interna los resultados obtenidos con técnicas de microscopia óptica muestran una riqueza de tipos neuronales que contrasta con las observaciones ultraestructurales.

La microscopia óptica nos permite diferenciar entre las neuronas con soma en este estrato dos grandes grupos, uno compuesto por neuronas con prolongaciones de acusado desarrollo vertical (figs. 57, 58, 59, 60, 61, 66, 67, 68, 69), y el segundo formado por neuronas de desarrollo horizontal (figs. 56, 62, 63, 64, 65).

El primer grupo comprende tres tipos celulares con soma localizado preferentemente en el estrato gris

central (zona inferior del SGC-SPI). Uno de estos tipos celulares presenta un soma ovoide (figs. 66, 69) del que parte una gruesa prolongación ascendente que alcanza el SFGS, donde se resuelve en múltiples ramas. A su paso por las zonas externas del estrato gris central-plexiforme interno la prolongación principal emite proyecciones laterales de recorrido horizontal. Del cuerpo celular parten prolongaciones delgadas de recorrido paralelo a la superficie tectal (fig. 66).

A otro tipo de neuronas verticales con soma - en los estratos GC-PI corresponde un pericarion piramidal (figs. 67, 68) con una larga dendrita vertical que asciende al estrato óptico, originando a lo largo de su recorrido ramas muy dispares en longitud y subdivisiones; otras prolongaciones de menor calibre, con origen en el cuerpo neuronal, se distribuyen horizontalmente por el estrato plexiforme interno. En la base del soma se aprecia una eminencia de la - que parte una delgada prolongación de impregnación incons--tante y recorrido siempre descendente (fig. 67).

El último tipo celular de este grupo lo constituyen neuronas bipolares de soma fusiforme con una pro--longación ascendente que alcanza el estrato óptico, donde - se arboriza profusamente. La segunda prolongación somática es descendente y alcanza el estrato blanco central donde se resuelve en múltiples ramas. De la arborización superior -- parte una larga prolongación axónica de recorrido descendente.

Las neuronas con somas en el estrato gris central-plexiforme interno y prolongaciones horizontales, tiene

den a situarse en la mitad superior de esta zona, contribuyendo en gran medida a la diferenciación del estrato plexiforme interno. La separación en tipos de este grupo de neuronas horizontales es muy problemática, por lo que consideraremos solo dos, que creemos responden a las características de los elementos extremos en la línea de variabilidad de este grupo de neuronas horizontales.

Describiremos en primer lugar un tipo que, en líneas generales, comprende la mayoría de las neuronas horizontales con soma en esta zona tectal. Presentan un soma redondeado, esférico, oval o fusiforme (figs. 62, 63, 65), localizado en la transición GC-PI, o en las zonas inferiores del plexiforme interno. Puede ser mono o bipolar, bifurcándose la prolongación somática, en el primer caso, a corta distancia del cuerpo neuronal; en ambos casos las dendritas suelen realizar un largo recorrido horizontal por el estrato plexiforme interno.

El segundo tipo neuronal de este grupo lo forman células con soma localizado en las zonas más elevadas del estrato plexiforme interno; son bi o multipolares, con una prolongación descendente que se abre en T en la intersección SGC-SPI, donde las ramas resultantes realizan un largo recorrido horizontal originando en algunos casos ramas recurrentes que ascienden al estrato FGS (64). En el polo superior del soma se origina un penacho de delgadas prolongaciones de corto recorrido (64).

Las características ultraestructurales de los cuerpos celulares sólo permite la distinción de tres tipos de neuronas en esta zona tectal. Uno de estos tipos presen-

ta soma irregular, con abundante citoplasma rico en orgánulos, destacando un gran número de mitocondrias redondeadas y oscuras, un retículo endoplásmico rugoso formado por múltiples cisternas alargadas y un aparato de Golgi de escasa entidad. Ribosomas libres, cisternas dilatadas de retículo liso y cuerpos vesiculares junto con túbulos y filamentos - en el comienzo de las prolongaciones dendríticas, completan el contenido citoplasmático del pericarion. El núcleo, de mediano tamaño y forma redondeada, presenta un contenido homogéneo y eucromático; su localización suele ser central -- (fig. 70).

Con núcleo semejante al que acabamos de describir, el segundo tipo neuronal de esta zona presenta un citoplasma menos abundante y más pobre en orgánulos. Las mitocondrias, menos abundantes que en el tipo anterior, suelen ser algo mayores y de matriz más clara. El retículo endoplásmico rugoso presenta menor número de cisternas, pero más dilatadas; el Golgi se distribuye en pequeños dictiosomas de sáculos dilatados. Los túbulos y filamentos son muy abundantes en la base de las dendritas (fig. 71).

Al tercer tipo neuronal con soma en este estrato corresponden elementos de cuerpo alargado, con un núcleo también alargado algo menor que el de los tipos anteriores y algo más heterocromático, que se rodea de un escaso citoplasma en el que se localizan largas cisternas de retículo endoplásmico rugoso, algunas mitocondrias pequeñas y oscuras, ribosomas libres, y algunos cuerpos multivesiculares y vesículas de contenido denso (fig. 72). Estos somas neuronales son más frecuentes en las zonas correspondientes al estrato plexiforme interno.

El estrato gris central-plexiforme interno -- contrasta con el SPV y con el SAC por su riqueza en sinapsis, característica que se mantendrá en los restantes estratos tectales.

Los terminales sinápticos más comunes en esta zona presentan numerosas vesículas redondeadas densamente empaquetadas, pudiendo contener además algunas mitocondrias oscuras (figs. 50, 51, 73). En menor número se localizan -- terminales con vesículas de mayor tamaño, y entre ellas alguna de contorno aplanado (figs. 50, 51). Un tercer tipo de terminal presente en esta zona contiene, además de gran número de vesículas redondeadas de contenido claro, algunas encierran cuerpos densos; este tipo de terminal es más escaso que en los estratos inferiores (SAC y SPV), y por otra parte, el número de vesículas de núcleo denso por terminal es escaso (figs. 50, 67, 73).

Las sinapsis más numerosas son las axo-dendríticas en las que el elemento presináptico es un terminal de los descritos en primer lugar (figs. 50, 72, 73), siendo -- destacables aquellas en las que el elemento postsináptico -- lo constituyen espinas de grandes dendritas verticales, caracterizadas por la manifiesta envuelta glial que las aísla (fig. 50). En raras ocasiones se observan vesículas aplanadas en estas sinapsis con espinas.

Los terminales con vesículas de núcleo denso contactan generalmente con dendritas de pequeño calibre, localizadas en zonas profundas del estrato gris central. Menos frecuentes que las anteriores son las sinapsis axo-axónicas localizadas en estos estratos (fig. 72).

ESTRATO FIBROSO Y GRIS SUPERFICIAL

(SFGS)

Desde la zona superior del SPI hasta las zonas inferiores del SO se extiende un amplio neuropilo: el estrato fibroso y gris superficial. Este estrato alcanza su máximo desarrollo en la región dorsomedial, decreciendo su espesor en las regiones laterales y desapareciendo por completo en las proximidades de los límites ventrolaterales -- del techo óptico.

Atravesando este espeso neuropilo en todas direcciones encontramos gran número de axones mielínicos, a veces aislados y en otras ocasiones formando pequeños paquetes (figs. 74, 75, 76) que le dan un aspecto desorganizado. Las dendritas que atraviesan el estrato vertical y horizontalmente constituyen, junto con los axones mielínicos, la base de este neuropilo, que se completa con abundantes prolongaciones gliales y axones amielínicos dispersos. En algunas regiones tectales la estructura típica del estrato fibroso y gris superficial se interrumpe por el denso paquete de axones amielínicos del tracto torus longitudinalis-SM.

Intercalados en el neuropilo de este estrato se localizan gran número de somas neuronales de caracterís-

ticas diversas. Aunque generalmente se encuentran dispersos por el estrato y aislados entre sí, en algunas regiones tectales se observa, en zonas superficiales del estrato fibroso y gris superficial y en regiones del estrato óptico pobres en mielina, un aumento de la densidad de somas neuronales, siendo frecuente la disposición de los mismos en pequeños grupos en estrecha relación (figs. 90, 93).

Las neuronas con soma en el estrato fibroso y gris superficial comprenden elementos que originan ramas de recorrido horizontal por el interior del estrato y otras cuyas prolongaciones se proyectan principalmente al estrato marginal.

Las neuronas horizontales presentan un soma redondeado o fusiforme (figs. 75, 79, 81), frecuentemente con elementos gliales asociados a él (figs. 75, 88). Las prolongaciones de estas neuronas suelen presentar un largo recorrido paralelo a la superficie tectal (fig. 81).

Entre las neuronas de desarrollo vertical encontramos gran variedad en la forma del soma y desarrollo de las prolongaciones. Es de destacar que la mayoría de estos tipos neuronales pueden localizar su soma tanto en el estrato fibroso y gris superficial como en el estrato óptico.

Localizados preferentemente en zonas internas del estrato que nos ocupa, se encuentran somas fusiformes o piramidales (figs. 77, 80, 82) de neuronas bipolares. De la parte superior del cuerpo neuronal parte una gruesa prolongación que alcanza el SM, donde se resuelve en numerosas ra

mas que se proyectan hacia la superficie pial. La zona profunda del soma origina una prolongación descendente de la que parten delgadas ramas de desarrollo horizontal y una -- larga prolongación axónica que desciende al SGC, donde puede dividirse en ramas de recorrido horizontal (fig. 82).

A distintos niveles en este estrato se localizan somas piramidales de neuronas multipolares de los que -- parten dos gruesas ramas que se arborizan profusamente en todo el espesor del SM (fig. 83); del vértice inferior -- del soma sale una delgada prolongación axónica de recorrido incierto.

Un tercer tipo de neuronas de desarrollo vertical con soma en el estrato fibroso y gris superficial lo constituyen células fusiformes bipolares (figs. 78, 84), -- con una prolongación ascendente que se arboriza desde las -- zonas superiores del estrato óptico originando ramas de dimensiones y recorrido muy diversos. En el polo inferior del cuerpo neuronal se forma una prolongación descendente que -- se resuelve en ramas horizontales que recorren el SPI (fig. 84).

Ultraestructuralmente localizamos en este estrato un tipo neuronal muy característica, que por su posición podría corresponder al primero de los tipos **de neuronas** verticales con soma en el estrato fibroso y gris superficial descritos a microscopia óptica. Presentan un soma redondeado que se continua en una gruesa prolongación ascendente. En el citoplasma encontramos numerosas mitocondrias de matriz densa, delgadas cisternas de retículo endoplásmico rugoso, ribosomas libres, cuerpos vesiculares, túbulos y

filamentos (figs. 85, 86, 87). El Golgi, bien desarrollado, tiende a situarse en el polo superior, al comienzo de la -- gruesa prolongación ascendente (figs. 85, 86). Esta prolongación contiene los mismos orgánulos que el cuerpo neuronal, si bien las mitocondrias son algo mayores y se orientan según el eje de la prolongación, y los neurotúbulos son muy abundantes (fig 87). El núcleo, redondeado y central, grande en relación al tamaño del soma, presenta un contenido -- claro, con discretos acúmulos cromáticos (figs. 85, 86, 87).

Las neuronas horizontales del estrato fibroso y gris superficial presentan somas de dimensiones muy diversas, pero las características ultraestructurales del citoplasma y núcleo no ofrecen diferencias notables, por lo que las consideramos pertenecientes a un único tipo neuronal. -- La forma del soma varia desde ligeramente ovoide a fusiforme con el eje mayor en el plano horizontal. Su citoplasma -- es rico en mitocondrias de diverso tamaño, retículo endoplásmico rugoso y vesículas de contenido poco denso a los -- electrones (figs. 88, 89). Dispersos por el citoplasma y en cantidad variable se localizan cuerpos lisosomales, túbulos y filamentos (figs. 88, 89) y un Golgi de sáculos planos -- bien desarrollado (fig. 89). El núcleo, con un contenido se mejante al del tipo neuronal precedente, tiene forma ligeramente alargada en el plano horizontal, siendo de escasa talla en relación con el volumen de citoplasma que lo rodea -- (fig. 89).

Con relativa frecuencia encontramos en este -- estrato neuronas de prolongaciones verticales con sus somas estrechamente unidos; generalmente los elementos vecinos -- responden a las mismas características ultraestructurales. El soma, de mediano tamaño, tiende a orientarse verticalmen

te, y contiene un citoplasma con mitocondrias alargadas, de matriz densa, más abundantes en el polo superior que en el inferior. El Golgi, muy desarrollado, se organiza en numerosos dictiosomas de pequeño tamaño dispersos por todo el citoplasma. Numerosas vesículas de contenido claro, cisternas de retículo endoplásmico rugoso junto con abundantes microtúbulos completan los orgánulos más característicos de estos citoplasmas (figs. 90, 93). En posición central este tipo celular presenta un núcleo voluminoso tendente a la forma esférica, de contenido claro, con pequeños acúmulos cromáticos.

Dispersos por el estrato fibroso y gris superficial, sin localización preferente, se encuentran somas de mediano tamaño y contorno irregular que encierran un citoplasma pobre en orgánulos entre los que destacan grandes mitocondrias y cuerpos vesiculares (fig. 92). El núcleo de estas células es redondeado, pudiendo presentar alguna pequeña escotadura; su contenido es algo más heterocromático que el tipo neuronal anterior (fig. 92).

Por último, en este estrato localizamos en escaso número somas neuronales de mediano tamaño con un irregular contenido citoplásmico. Las mitocondrias de este tipo celular suelen ser oscuras y de forma y tamaño muy diverso tendiendo a presentarse agrupadas; el retículo endoplásmico rugoso lo forman cisternas pequeñas y dilatadas. Dispersas por el citoplasma se localizan vesículas de matriz clara, y en pequeño número vesículas densas del tipo de los lisosomas. Del polo superior del soma parte una prolongación rica en neurotúbulos (fig. 91).

El estrato fibroso y gris superficial presenta una compleja organización sináptica, localizándose la mayor variedad de terminales y contactos sinápticos de todo el techo óptico.

Los terminales más comunes de este estrato -- presentan un denso empaquetamiento de vesículas claras de mediano tamaño acompañadas a veces de mitocondrias oscuras; realizan sinapsis con dendritas de matriz clara (fig. 96), con otros terminales de vesículas redondeadas (fig. 95) y con espinas dendríticas (fig. 95). Un segundo tipo de terminal presente en este estrato contiene vesículas redondeadas poco densas y de diverso tamaño junto con algunas de mayor diámetro, contorno más irregular y contenido denso; sinapsan generalmente con pequeñas prolongaciones a las que envuelven totalmente (fig. 94).

También los terminales con vesículas alargadas están presentes en el estrato fibroso y gris superficial, sirviendo de elemento presináptico en contactos con terminales de vesículas redondeadas y claras y con somas neuronales (fig. 97).

Aunque con poca frecuencia se localizan dispersas por el estrato algunas sinapsis dendro-dendríticas, en las que el elemento presináptico presenta pequeñas vesículas redondeadas y claras junto con algunas mitocondrias oscuras, y el postsináptico es de matriz clara y pobre en orgánulos.

ESTRATO OPTICO (SO)

Al igual que el SAC en la parte interna del techo óptico se caracteriza por la ordenada disposición de axones mielínicos, el estrato óptico, en la parte superficial es también muy rico en mielina y esta se presenta aún más organizada.

Es posible localizar al estrato óptico en todas las regiones tectales, si bien el grosor del mismo, la riqueza en mielina y la ordenación de esta varía considerablemente de unas a otras. En sección transversal el estrato óptico, en el límite ventrolateral del techo óptico, lo forman una serie de paquetes de diverso tamaño de fibras mielínicas; estos paquetes están separados entre sí por zonas carentes de mielina (figs. 99, 107), y ultraestructuralmente se observan en las zonas centrales gran número de axones -- amielínicos, que recuerdan la disposición de paquetes mielínicos del SPV.

Al ascender hacia las regiones dorsales, estos paquetes mielínicos disminuyen de tamaño y sus componentes tienden a un recorrido longitudinal del estrato; por otra parte, la separación entre los diversos paquetes mielí

nicos se hace difusa y, en conjunto, el grosor del estrato disminuye (figs. 99, 100).

En las zonas dorsales centrales del techo óptico desaparece por completo la ordenación mielínica, y al mismo tiempo el número de axones mielinizados, dando como resultado una zona de características semejantes al estrato fibroso y gris superficial (figs. 101, 104).

Por un proceso inverso al descrito se recupera la estructura mielínica del estrato óptico desde las zonas dorsales: primero aparecen algunas fibras mielínicas -- que lo recorren longitudinalmente; progresivamente aumenta el número de axones mielínicos al tiempo que tienden a --- orientarse transversalmente al plano de corte (transversal) y a ordenarse en paquetes separados por zonas amielínicas - (figs. 103, 107). Este proceso culmina en las regiones proximas al torus longitudinalis, donde se repite la estructura del límite ventrolateral del techo óptico (fig. 103)

Como resultado de lo anterior, en la zona dorsal encontramos las cuatro ordenaciones posibles del estrato óptico (figs. 104, 105, 106, 107).

Es de destacar la disposición en tres zonas - que comienza a insinuarse en las regiones de mielina longitudinal (fig. 105), para alcanzar su máxima expresión en -- las regiones de mielina sagital (fig. 107). Esta porción -- del estrato óptico puede dividirse, tanto a microscopía óptica como electrónica, en dos zonas mielínicas con las características propias de la región, separadas por otra muy pobre en mielina en la que se localiza un denso neuropilo -

rico en axones amielínicos, dendritas de características -
diversas, varios tipos de terminales y procesos gliales, lo
calizándose también somas neuronales en esta zona intermie-
línica.

La población de somas neuronales del estrato
óptico es notable tanto por su número como por su diversi-
dad. Además de los tipos neuronales exclusivos de este es-
trato, se localizan con frecuencia elementos que responden
a las características de tipos neuronales descritos en el -
SFGS.

Al igual que la mielina, la población neuro-
nal del estrato óptico presenta marcadas diferencias de dis-
tribución de unas regiones tectales a otras, debido en par-
te a la organización mielínica del estrato. Las neuronas de
desarrollo vertical tienden a situar sus somas en regiones
poco densas en mielina, lo que origina zonas con una gran -
población de neuronas de somas fusiforme o piramidal (fig.
108). De distribución más homogénea, las neuronas horizonta-
les son, entre los tipos característicos de este estrato, -
las mejor representadas.

Las neuronas verticales características del -
estrato óptico presentan soma fusiforme (figs. 108, 109) o
piramidal (fig. 112) localizado generalmente en las zonas -
profundas del estrato; son bipolares, con una prolongación
descendente de desarrollo muy diverso, y una prolongación -
ascendente de gran diametro que al alcanzar el estrato mar-
ginal se resuelve en una arborización de ramas en su mayo-
ría ascendentes y espinosas que alcanzan zonas superficia-
les del estrato marginal (fig. 114).

Las neuronas horizontales del estrato óptico suelen localizarse en las zonas centrales del estrato (fig. 111) siendo frecuentes en las zona intermielínica (fig. 110). Las preparaciones de Golgi muestran somas a veces bipolares (fig. 115), a veces con una única prolongación que se bifurca a escasa distancia del soma (fig. 113). En ambos casos - las prolongaciones recorren considerables distancias por el interior del estrato óptico emitiendo algunas prolongaciones secundarias.

Ultraestructuralmente localizamos tres tipos de neuronas características de este estrato, dos de los cuales se sitúan entre las bandas mielínicas y el tercero preferentemente en zonas pobres en mielina. De los tipos asociados a bandas mielínicas el mejor representado lo forman neuronas de citoplasma claro y abundante, con numerosas mitocondrias oscuras y un retículo endoplásmico rugoso formado por cisternas de luz estrecha en moderada cantidad; el Golgi se distribuye en pequeños dictiosomas esparcidos por el citoplasma. También se localizan algunas cisternas de retículo liso, polirribosomas, en mayor número en las zonas superficiales del citoplasma, además de neurotúbulos y neurofilamentos (fig. 116). El núcleo de este tipo neuronal es de posición central y redondeado, conteniendo algunos discretos acúmulos cromáticos (fig. 116).

El otro tipo neuronal del estrato óptico asociado a zonas mielínicas tiene un soma de dimensiones semejantes al que acabamos de describir, diferenciándose de éste por su núcleo más oscuro y uniforme, con nucleolo manifiesto. El citoplasma presenta cisternas de retículo endoplásmico rugoso más dilatadas que en el caso anterior, y --

las mitocondrias oscuras de diverso tamaño. Otras diferencias con el tipo anterior las constituyen la escasa representación del aparato de Golgi junto a la escasez de túbulos y filamentos (fig. 117).

Las neuronas características de este estrato de localización preferente en zonas de baja densidad mielínica son de aspecto considerablemente más denso y de menor talla que las restantes neuronas del estrato óptico. En el citoplasma destaca un abundante retículo con cisternas dilatadas y un aparato de Golgi bien desarrollado. Las mitocondrias son algo más escasas que en los otros dos tipos neuronales de este estrato, y el núcleo, redondeado y central, presenta gruesos acúmulos cromáticos (fig. 118).

En el estrato óptico la mayoría de las sinapsis se localizan en zonas pobres en mielina y en la zona intermielínica (figs. 119, 120), predominando como elemento presináptico terminales, a veces de gran talla (fig. 119), de vesículas redondeadas y contenido moderadamente denso, que pueden contener mitocondrias de diverso tamaño (figs. 119, 120). Los elementos postsinápticos suelen ser espinas dendríticas y dendritas gruesas de contenido claro.

Con menor frecuencia, preferentemente en zonas de poca densidad mielínica, el tipo de terminal arriba descrito puede contactar con delgados axones (fig. 119), y con otros terminales de características semejantes (fig. 120).

ESTRATO MARGINAL (SM)

En la carpa el estrato marginal es la zona -- más externa del techo óptico; se extiende entre el S0 y la envuelta pial, estando presente en todas las regiones tectales, aunque, como la mayoría de los estratos, sus dimensiones no son constantes: alcanza su mayor desarrollo en la región dorsomedial, para disminuir a medida que crece la distancia a esta región, siendo las partes ventrolaterales de la estructura tectal las que presentan un estrato marginal más delgado.

En las regiones en que el S0 es menos rico en mielina, la transición con el estrato marginal es gradual, pues este último presenta parecidas características que el neuropilo de las zonas amielínicas del S0 (figs. 104, 122). Por el contrario en las regiones donde el S0 presenta un -- denso empaquetamiento de axones mielínicos, el paso al estrato marginal es brusco, contrastando netamente la estructura de ambos estratos (figs. 105, 106, 107, 121).

La base estructural del estrato que nos ocupa está formada por axones amielínicos densamente empaquetados que recorren el estrato en paralelo con la superficie tec--

tal. La mayoría de las fibras amielínicas presentan una -- trayectoria en el plano longitudinal del techo óptico (fig. 123), pero aislados entre estos, o bien formando densos paquetes de considerable calibre se localizan axones amielínicos de recorrido transversal (fig. 124). Cuando los paquetes amielínicos longitudinales son de grandes dimensiones - originan una aparente laminación del estrato marginal (fig. 124) ya observable a microscopía óptica (fig. 125).

En el amplio neuropilo que constituye el estrato marginal son numerosas las dendritas espinosas de diverso calibre originadas en somas del SO y SFGS en su mayor parte, que ascienden hacia las zonas superficiales de este estrato (fig. 126), o bien lo recorren en paralelo a la superficie tectal (fig. 127).

El neuropilo marginal lo completan abundantes prolongaciones gliales y una numerosísima población de terminales axónicos que, a excepción de unos pocos con vesículas alargadas, contienen vesículas redondeadas y en algunas ocasiones pequeñas mitocondrias de matriz densa (figs. 126, 127).

Los cuerpos celulares de este estrato constituyen otra de las peculiaridades más notables de la zona -- marginal del techo óptico de la carpa, pues contrastando -- con la riqueza de células en general del SPV, o de neuronas en particular del SFGS, el estrato marginal solo presenta - elementos gliales en las proximidades de los capilares y algunos dispersos por el neuropilo (figs. 128, 129), definiéndose por la mayoría de los autores como una zona carente de cuerpos neuronales.

Si bien la inmensa mayoría de las observaciones a microscopía óptica parecían confirmar la inexistencia de somas neuronales en este estrato, algunos preparados teñidos por el método de Nissl presentan elementos de localización incierta, y tanto la técnica de Mallory (PTAH) como el azul de metileno permitieron observar algunos somas con apariencia neuronal claramente localizados en el estrato --marginal (figs. 130, 131). No hemos podido confirmar ultraestructuralmente estas observaciones.

En cuanto a la organización sináptica de este estrato, los contactos axo-dendríticos en los que los terminales de vesículas redondeadas antes descritos son el elemento presináptico, y las espinas dendríticas el postsináptico (figs. 126, 127, 132, 133, 134), son los más numerosos, siendo frecuente que varios terminales, a veces de características distintas, sinapsen con una misma espina.

Algo menos numerosas que las anteriores son -- las sinapsis axo-dendríticas en las que el elemento postsináptico es una zona dendrítica diferente a una espina (figs. 132, 133).

Como en otras zonas tectales, en el estrato --marginal las sinapsis suelen estar aisladas del resto del neuropilo por una envuelta glial de dimensiones variables -- (figs. 126, 127, 132).

COMPONENTES NO NEURONALES

Hasta aquí sólo hemos tratado de los componentes neuronales del techo óptico; en este apartado trataremos de los componentes no neuronales de la estructura tectal, acupándonos tanto de los diversos tipos de glía como de otras células que no se ajustan a las típicas características gliales.

Este segundo grupo de elementos no neuronales comprende dos tipos celulares; uno de ellos exclusivo del SPV, y el segundo de distribución más general, aunque también se localiza con mayor frecuencia en el estrato más interno del techo óptico.

El primero de estos tipos celulares, bien representado en el SPV, tiene un citoplasma de matriz clara, rico en mitocondrias pequeñas y oscuras, ribosomas libres, pequeñas cisternas de retículo endoplásmico rugoso y algunas muy dilatadas de liso. El núcleo presenta contorno irregular y la cromatina se congrega en pequeños acúmulos dispersos por todo el núcleo (fig. 135).

En la zona inferior del SPV, intercalándose entre citoplasmas de endimocitos, se observa un gran número de capilares con un delgado endotelio en estrecho contacto con las células vecinas (fig. 136).

Estos capilares, junto con vasos de mayor calibre, localizados tanto en estas zonas del estrato periventricular, como en los tractos fibrosos ventriculares, forman la zona vascular subependimaria.

Localizadas preferentemente en zonas de rica vascularización se observan células de gran tamaño y forma irregular que no parecen presentar ningún tipo de anclaje con células adyacentes. El núcleo, algo menor que el de los endimocitos, de contorno irregular, es muy heterocromático. El citoplasma es denso, rico en cisternas de retículo endoplásmico liso, con algunas mitocondrias de mediano tamaño y crestas longitudinales; el Golgi, bien desarrollado se organiza en pequeños dictiosomas dispersos por el citoplasma. Son muy numerosas las vesículas redondeadas del tipo de los lisosomas, muy heterogéneas en tamaño y contenido (fig. 137).

Los endimocitos son los elementos gliales más característicos del SPV; presentan un pericarion piriforme o irregular, localizado en las zonas inferiores de este estrato, del que sale una única prolongación de trayectoria recta y ascendente que alcanza la superficie pial (fig. 138).

Estas largas prolongaciones emiten numerosí

simas ramas cortas y finas, y con menor frecuencia otras - más gruesas de mayor recorrido (fig. 139). Estas células -- constituyen la superficie tectal, formando una trama cerrada (figs. 140, 141). Ultraestructuralmente se ponen de manifiesto amplios complejos de unión, siendo especialmente numerosas y extensas las zónulas adherens (figs. 142, 143).

Los endimocitos proyectan a la cavidad ventricular numerosos cilios (figs. 139, 145), anclados al citoplasma por profundas raicillas ciliares (figs. 144, 145, 146).

El citoplasma de estas células es muy rico en tonofilamentos, en especial las zonas periféricas; los poliribosomas y cisternas del retículo endoplásmico liso son también muy abundantes. En las zonas basales es frecuente encontrar porciones del aparato de Golgi con morfología típica de gran actividad (figs. 145, 147). Las mitocondrias, en moderada cantidad suelen ser oscuras y de mediano tamaño. El núcleo voluminoso, con indentaciones a veces muy profundas, de cromatina dispuesta en finos acúmulos y nucleolo manifiesto, se localiza en posición basal. (fig. 147).

Un segundo tipo de endimocito, menos numeroso, se distingue por su núcleo de contorno redondeado que contiene densos acúmulos de heterocromatina (fig. 148). Se localizan en zonas relativamente elevadas del cuerpo celular, y en planos muy próximos, de tal forma que en un corte paralelo a la superficie ventricular, el número de núcleos es muy elevado, además, este tipo celular suele ser muy pobre en citoplasma en la zona perinuclear (fig. 148).

Los astrocitos, tanto asociados a vasos como libres (figs. 149, 150), constituyen el tipo glial más abundante de la estructura tectal. Estan presentes en todos los estratos y regiones tectales, si bien son más numerosos en los estratos extremos (SPV y SM). En el SM se observa un notable aumento de la densidad de somas gliales en las zonas más superficiales (figs. 128, 129), y en el SPV se localizan inmersos en el denso empaquetamiento de cuerpos celulares típico de este estrato (figs. 8, 9, 12, 16).

La población de astrocitos en los restantes estratos es menos numerosa, localizándose fundamentalmente en relación con los vasos sanguíneos, aunque como demuestra la microscopía electrónica, los procesos astrogliales estan ampliamente representados en todas las zonas tectales.

Las características ultraestructurales más notables de este tipo celular son la baja densidad electrónica de su matriz citoplasmática y pobreza en orgánulos, encontrándose algunas mitocondrias, retículo endoplásmico y microtúbulos; los paquetes de gliofilamentos son mucho menos numerosos que en vertebrados superiores. Las prolongaciones de estos elementos gliales pueden contactar entre sí mediante uniones estrechas, y en las zonas más elevadas del SM - tambien podemos encontrar este tipo de especializaciones de membrana entre prolongaciones de astrocitos y procesos terminales de prolongaciones de ependimocitos.

Es muy frecuente la formación de ajustadas envueltas astrogliales asociadas a estructuras sinápticas, - especialmente cuando el elemento postsináptico es una espina dendrítica (figs. 126, 127, 132, 134).

En menor número que los elementos descritos - como astrocitos se localizan células gliales con características comparables a la de oligodendrocitos de vertebrados superiores. Aunque se encuentran dispersos por toda la estructura tectal, su número es mayor en las zonas ricas en mielina. La microscopía óptica no permite una inequívoca identificación de los oligodendrocitos en la estructura tectal de la carpa (fig. 152), por el contrario, sus características ultraestructurales los hacen fácilmente distinguibles a microscopía electrónica: su matriz citoplásmica es considerablemente densa, los ribosomas libres son abundantes, el retículo endoplásmico liso presenta un considerable desarrollo y los cuerpos densos son frecuentes, el núcleo irregular y heterocromático (figs. 153, 154), en ocasiones es posible observar un extenso sistema de microtúbulos (fig. 154). Es frecuente que estas células originen gruesas prolongaciones, ya observables a microscopía óptica (fig. 151) con las mismas características ultraestructurales que los somas oligodendrogliales (fig. 155).

Los oligodendrocitos satélites perineuronales no son muy frecuentes en el techo óptico de Cyprinus carpio localizándose preferentemente asociados a somas neuronales de los estratos superficiales (SFGS y S0) (figs. 75, 88). Ultraestructuralmente estos satélites perineuronales presentan un citoplasma de matriz densa con los orgánulos característicos de los oligodendrocitos, destacando la presencia de cuerpos densos y pequeños dictiosomas de cisternas muy apretadas (fig. 88).

DISCUSSION

Aún siendo el techo óptico de Teleósteos objeto de numerosas investigaciones desde los primeros neurohistólogos, las especies utilizadas suelen ser peces de acuario, Carassius auratus en la mayoría de los casos (Jacobson y Gaze, 1964, 1965; Sutterlin y Prosser, 1970; Yoon, 1971; Neale y cols., 1972; Romeskie y Sharma, 1974; Murray, 1976; O'Benar, 1976; Meeck y Schellart, 1978; Contestabile y cols., 1979; Grover y Sharma, 1979; Schmidt, 1979; Lo y Levine, 1980; Schwart y cols., 1980; Marani y Ruigrök, 1981) o Teleósteos marinos, a veces con notables modificaciones en su sistema óptico, como Holocentrus (Meader, 1934; Campbell y Ebbesson, 1964; Ebbesson y Vanegas, 1976), Eugerres plumieri (Vanegas y cols., 1971; Vanegas y cols., 1974; Laufer y Vanegas, 1974a,b; Ebbesson y Vanegas, 1976), Ictalurus punctatus (Schroeder, 1974; Schroeder y Vanegas, 1977), Bagrus (Schroeder y Vanegas, 1977), Astyanax hubbi (Sligar y Voneida, 1976), o Tupinambis nigropunctatus (Butler y Ebbesson, 1975). En raras ocasiones Teleósteos comunes de agua dulce son objeto de estas investigaciones (P. Ramón, 1890,1899; Leghissa, 1955; Itb., 1971; Sharma, 1975; Kishida, 1979; Ballintijn y cols., 1979; Lara y cols., 1980) y en estos casos suelen utilizarse en estudios comparados, profundizando poco en las peculiaridades de cada especie (Leghisa, 1955; Kishida, 1979), o bien se ocupan de aspectos muy concretos de la estructura tectal. De acuerdo con esto, consideramos que un estudio a

nivel óptico y ultraestructural del techo óptico de Cyprinus carpio contribuirá a rellenar un hueco en el conocimiento de este centro mesencefálico.

La ordenación en estratos del techo óptico ha sido objeto de controversias desde los primeros estudios de este centro mesencefálico, encontrando autores que solo distinguen tres estratos (Van Gehuchten, 1894), otros distinguen ocho (Stieda, 1861; Fritsch, 1878), diez (P. Ramón, -- 1899), e incluso catorce (Fusari, 1887; Mirto, 1895).

Las investigaciones de Huber y Grosby (1934), hechas en reptiles, sentaron las bases de posteriores laminaciones del techo óptico de Teleósteos; Leghissa (1955) -- propone una división en estratos que facilita notablemente el estudio de la estructura tectal en Teleósteos. Las continuas investigaciones sobre este centro permiten introducir algunas variaciones en el esquema de Leghissa, así el equipo de Vanegas (Vanegas y cols., 1974; Laufer y Vanegas, 1974 a,b; Vanegas, 1975) propone una estratificación del techo óptico de Teleósteos que es aceptada por la casi totalidad de los autores.

Nuestras observaciones sobre secciones transversales con técnicas habituales de tinción confirman los resultados de estos investigadores: densidad neuronal, distribución de mielina y dirección predominante de las prolongaciones, son tres de los factores más notables en la diferenciación de siete estratos tectales. Es de notar que las di-

mensiones relativas de los estratos varían ligeramente con relación a otras especies; en ocasiones es la orientación -- del corte, o diferencias en la región tectal estudiada, la causa de estas variaciones, pues en un mismo animal las dimensiones de los estratos no son constantes en todas las regiones tectales. Pero también algunas de estas diferencias tienen su base en variaciones específicas de la estructura tectal de Cyprinus carpio; esto concuerda con los datos --- aportados por Kishida (1979) y Choms y cols. (1981) sobre las dimensiones relativas de cada estrato en diferentes especies de Teleósteos.

Las diferencias más notables de nuestros resultados con los de otros autores en diferentes especies se localizan en los estratos extremos (SPV y SM). El desarrollo relativo del SPV está íntimamente ligado al desarrollo global de la estructura tectal (Kishida, 1979), esto daría un sentido a las diferencias en el SPV, considerado como un estrato germinativo.

Las diferencias en las dimensiones relativas del SM parecen relacionadas con las características del hábitat de cada Teleósteo, pues este estrato está íntimamente asociado al torus longitudinalis (Radl, 1915; Kudo, 1923; Leghissa, 1955; Ito, 1971; Ebbesson y Vanegas, 1976; Sligar y Voneida, 1976; Ito y Kishida, 1978; Grover y Sharma, 1979) ligado a su vez a la correlación de impulsos óptico-estáticos (Kappers y cols., 1936).

Los restantes estratos tectales no presentan diferencias notables con sus homólogos de otras especies de Teleósteos.

Aunque la comparación de los resultados obtenidos con las diversas técnicas permiten diferenciar los estratos gris central (SGC) y plexiforme interno (SPI), los preparados de Golgi no ofrecen una delimitación clara, y -- las diferencias ultraestructurales no son muy notables, por lo que, como gran número de autores (Laufer y Vanegas, 1974 a; Vanegas y cols., 1974; Vanegas, 1975; Ebbesson y Vanegas 1976; Schroeder y Vanegas, 1977; Meeck y Schellart, 1978; - Kishida, 1979; Romeskie y Sharma, 1979; Schmidt, 1979; Villani y cols., 1979; Ito y cols, 1980), consideramos conveniente describir conjuntamente ambos estratos.

El estrato más profundo del techo óptico está constituido por un denso empaquetamiento de cuerpos celulares que, ya a microscopía óptica muestran gran diversidad. Para algunos investigadores (Ciani y cols., 1975) los componentes del estrato periventricular en Poecilia reticulata son, fundamentalmente, endimocitos y neuronas, con escasos astrocitos dispersos; otros autores describen además oligodendrocitos y elementos vasculares (Laufer y Vane gas, 1974a, b). El microscopio electrónico confirmó la presencia de una variada población celular en este estrato, - localizándose, además de los elementos no neuronales mencionados anteriormente, dos tipos celulares más.

Relativamente próximos a zonas de rica vascularización, localizamos células cuyas características ultraestructurales permiten considerarlas pertenecientes al sistema APUD. Este tipo celular no es exclusivo del SPV, - pues también ha sido observado a nivel del SFGS y SO.

El tipo celular restante es de clasificación incierta; de matriz citoplasmática clara, con numerosas mitocondrias pequeñas y densas, podría considerarse como algún tipo de astrocito, pues en ciertas zonas de su citoplasma aparecen haces de aspecto gliofilamentoso. Estas células se localizan formando pequeños grupos en zonas profundas del SPV.

Los endimocitos son el componente más típico de este estrato. Sus características, a microscopía óptica y electrónica, coinciden con las descripciones de este elemento realizadas por otros autores en diferentes Telósteos (Leghissa, 1955; Schultz y cols. 1956; Duncan, 1957; Bellairs, 1959; Tennyson y Pappas, 1962; Brigham y Palay, 1963; Kruger y Maxwell, 1966; Klinkerfuss, 1969; Laufer y Vanegas, 1974a; Vanegas y cols., 1974; Ciani y cols., 1975).

La observación en algunas regiones del SPV, sin contacto directo con el ventrículo tectal, de grupos celulares que hemos considerado como un segundo tipo de endimocitos, puede relacionarse con la sugerencia de algunos investigadores (Kruger y Maxwell, 1966, 1967) de que estos elementos celulares correspondan a una transición hacia astrocitos. La posición de estas células y su distribución en pequeños grupos dentro del estrato, ofrecen considerables semejanzas con el primero de los elementos de adscripción incierta descritos anteriormente. No podemos descartar la posibilidad de que se trate de un mismo tipo celular en diferentes etapas de diferenciación.

Las diversas variantes del método de Golgi,-

demuestran que el SPV es el estrato tectal más rico en neuronas; sin embargo, gran número de autores consideran que toda esta población neuronal pertenece a un mismo tipo, piriformes periventriculares (Leghissa, 1955; Vanegas y cols. 1974; Ciani y cols., 1975; Vanegas, 1975; Kishida, 1979; Villani y cols., 1979); otros consideran que además de este tipo, en el SPV se localizan somas de neuronas horizontales (Schroeder y Vanegas, 1977). Considerando que las variaciones en el desarrollo dendrítico de estos dos tipos neuronales son muy amplias, en algunos trabajos los tipos descritos en el SPV por el método de Golgi son más numerosos (P. Ramón, 1899; Meeck y Schellart, 1978; Lara y cols., 1980). Las diferencias en la determinación de tipos celulares, más que a resultados divergentes, obedecen a subjetividades de interpretación, muy comunes en este tipo de técnicas.

Nuestros resultados se encuadran en la última de las tendencias citadas; consideramos cuatro tipos celulares, tres de los cuales se adscriben en líneas generales a las "piriformes" periventriculares, y el tipo restante podría considerarse incluido en el de "neuronas horizontales".

Ultraestructuralmente también hemos localizado cuatro tipos de somas neuronales a este nivel, pero no tenemos datos suficientes para relacionarlos con los resultados de las diversas variantes del Golgi, aun así consideramos que nuestras observaciones apoyan la tendencia a considerar diversos tipos neuronales con soma en el SPV, frente a la idea del tipo neuronal único propuesto por otros autores. Sin embargo los partidarios de esta última opinión aportan también datos ultraestructurales acordes con sus resultados en técnicas de Golgi; de esta forma Ciani y cols.

(1975), Laufer y Vanegas (1974a) e Ito (1971) solo reconocen ultraestructuralmente un tipo de soma neuronal en el SPV.

En uno de los tipos neuronales por nosotros descrito se localizan mitocondrias incluidas en cisternas de retículo endoplásmico, o extensiones tubulares de la membrana mitocondrial externa (OMM), situación ampliamente descrita en sistema nervioso de vertebrados (Sandborn, 1966; Grainger y James 1969; Liebermann, 1971; Spacek y Liebermann, 1977, 1980); en estas investigaciones la extensión tubular es del tipo retículo endoplásmico liso, sin embargo en nuestro caso a la extensión tubular se asocian granulaciones tipo ribosoma. Esta situación no es nueva en el techo óptico de carpa, pues Ito (1971) la describe precisamente en somas neuronales localizados en el SPV.

Las relaciones sinápticas descritas en el estrato periventricular concuerdan con los resultados de Laufer y Vanegas para Teleósteos perciformes (1974a) en cuanto a tipos de terminales, al tiempo que discrepan con los de otros autores (Ito, 1971; Ito y cols., 1980) en cuanto a la abundancia de terminales con vesículas de núcleo denso.

La localización de sinapsis en las que intervengan cuerpos celulares, descritas a este nivel por algunos autores en diversos Teleósteos (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a; Ito y cols., 1980), no ha sido confirmada en nuestras observaciones.

La diferencia del estrato blanco central con el estrato periventricular es muy notable: frente a un estrato formado por un denso empaquetamiento de cuerpos celulares, el SAC, relativamente pobre en células, se compone fundamentalmente de prolongaciones originadas bien en el SPV y tectum contralateral (Laufer y Vanegas, 1974b; Vanegas, 1975) bien fuera del techo óptico (Leghissa, 1955; Vanegas y Ebesson, 1973; Laufer y Vanegas, 1974b; Vanegas y cols., 1974; Voneida y Sligar, 1976; Sharma, 1980). Para estos autores - los procesos del SPV atraviesan verticalmente el SAC, hecho evidenciado en nuestras observaciones, y las restantes aferencias se distribuirían por zonas: las fibras procedentes del telencéfalo ipsilateral ocuparían la zona superior del estrato, las del tectum contralateral la central, y proyecciones de la retina contralateral las zonas inferiores; morfológicamente, ni a nivel óptico ni ultraestructural, hemos podido diferenciar estas zonas. Por otra parte, los procesos mielinizados, formando paquetes más o menos organizados, son una constante del estrato.

A excepción de las zonas dorsales, en las que la abundancia de paquetes mielínicos es parecida a la del estrato óptico, algunos autores (Laufer y Vanegas, 1974a; Vanegas y cols., 1974) consideran semejante la estructura del SAC a la del SFGS; en nuestras observaciones, incluso -

en las zonas ventrales en las que el estrato es poco manifiesto, la mielina presenta una tendencia a recorridos paralelos a la superficie tectal y una cierta ordenación que, a nuestro juicio, la asemejan más a las zonas del SO pobres en mielina.

El contraste en cuanto a la densidad de somas neuronales entre los dos estratos más profundos del techo óptico de Teleosteos es muy notable, en algunos peces como Poecilia reticulata no se localizan somas neuronales con características propias a este nivel (Ciani y cols., 1975), - tampoco Ito (1971) describe somas neuronales en este estrato en carpa. Otros autores estudian conjuntamente las neuronas con soma en SAC y SPV, considerando que las de localización en el estrato superior son fundamentalmente semejantes a las piriformes periventriculares (Vanegas, 1975; Schroeder y Vanegas, 1977).

La tendencia más generalizada, en la que se encuadran nuestros resultados, considera dos grupos de neuronas con soma en el SAC, unas de cuerpo piramidal y prolongaciones de recorrido ascendente, las otras, de soma esférico o irregular, generalmente multipolares y de prolongaciones tendentes a recorridos horizontales (Laufer y Vanegas, 1974a; Vanegas y cols., 1974; Meeck y Schellart, 1978); --- Sharma (1979) describe además somas de neuronas sin orientación precisa en el SAC de Carassius auratus, semejantes a las grandes multipolares descritas por Kishida (1979) a este nivel, o a las del tipo XIII de Meeck y Schellart (1978), estos autores subdividen estos dos grupos básicos en tres

tipos (XIII, XIV, y XV) considerando en cada caso varios -- subtipos.

En el techo óptico de Cyprinus carpio la morfología, a microscopio óptico, de las neuronas horizontales es diversa, oscilando desde grandes multipolares de amplio desarrollo (tipo XIII de Meeck y Schellart, o grandes multipolares sin orientación precisa de Sharma), hasta pequeñas neuronas de cortos procesos (tipo XV de Meeck y Schellart), pero consideramos que la infinidad de elementos con características intermedias no hace aconsejable una división en -- subtipos; sin embargo la microscopia electrónica confirma -- la diversidad de elementos agrupados en las neuronas horizontales del SAC, permitiendo la diferenciación de al menos dos tipos de somas, por sus características ultraestructurales dentro del grupo.

La relativa pobreza de contactos sinápticos -- observada en el SAC concuerda con los resultados obtenidos en Holocentrus rufus (Ito y cols., 1980), por otra parte -- los tipos de terminales descritos a este nivel son básicamente los mismos encontrados en otros Teleósteos (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a; Ito y cols., 1980).

No hemos observado ni sinapsis simétricas -- (Ciani y cols., 1975) ni "tight junctions" entre dendritas (Ito, 1971) localizadas en el SAC de algunos Teleósteos; en cambio son frecuentes las sinapsis axo-dendríticas, ya descritas a este nivel en Eugerres plumieri (Laufer y Vanegas, 1974a).

La zona denominada gris central comprende, según la nomenclatura de Vanegas y cols. (1974), tanto al SGC, en la parte profunda de la zona, limítrofe con el SAC, como al SPI en la parte más externa. Algunos autores, utilizando la nomenclatura de Leghissa (1955, 1962), consideran en la zona gris central, además de los SGC y SPI, al SFGS (Ito, - 1971; Ciani y cols. 1975; Villani y cols., 1979). Si bien - consideramos acertado estudiar conjuntamente SGC y SPI, como expusimos en los resultados y al comentar la estratificación, nos parece innecesario considerar en este apartado al SFGS, puesto que constituye un estrato netamente definido y con características estructurales distintas del resto de la estructura tectal.

El SGC propiamente, es una amplia zona de neuropilo con una marcada disminución de los procesos mielinizados en comparación con el SAC, predominando las prolongaciones neuronales de recorrido vertical, y advirtiéndose un incremento de los contactos sinápticos y número de somas -- neuronales en relación con el estrato inmediato inferior, - predominando las grandes neuronas de prolongaciones verticales.

En el SPI, los somas neuronales son algo más escasos, y estos corresponden en su mayoría a neuronas de -

desarrollo horizontal. Estas características de la zona -- gris central de Cyprinus carpio parecen generales en los Teleósteos, pues tanto otros estudios en esta especie (Leghissa, 1955; Ito, 1971; Kishida, 1979; Lara y cols., 1980; -- Choms y cols. , 1981) muestran resultados comparables.

La riqueza en tipos neuronales descritos por el método de Golgi es una constante en las investigaciones realizadas en esta zona tectal; así Meeck y Schellart (1978) consideran ocho tipos con somas en los estratos GC y PI, -- Sharma (1978) dentro de un gran grupo de neuronas verticales distingue piramidales, piriformes y fusiformes; y entre las horizontales bipolares y monopolares, junto a dos tipos de corto desarrollo; Vanegas y cols. (1974) diferencian en Eugerres plumieri, por los métodos de Golgi rápido y Cox, - grandes fusiformes, pequeñas fusiformes, pequeñas piriformes, grandes multipolares, pequeñas multipolares, grandes piriformes y neuronas horizontales; Schroeder y Vanegas (1977) utilizando las variantes rápido, Kopsch y Colonnier, localizan en SGC-SPI de Bagrus e Ictalurus punctatus neuronas fusiformes y grandes piriformes junto a pequeños elementos - de procesos verticales y horizontales.

Estos resultados, junto con los obtenidos en este trabajo, indican que las grandes neuronas verticales - (fusiformes y piriformes principalmente) son muy comunes y constantes en todos los Teleósteos. En cuanto a las neuronas horizontales, su localización preferente en el SPI o zonas próximas dificultan notablemente su estudio con métodos de Golgi dado el intrincado entramado de esta zona y su particularmente intensa impregnación con plata; esto, por otra

parte confirma que la parte superior de la zona gris central (SPI) está constituida, en gran parte, por prolongaciones horizontales, tanto de neuronas con soma en esta zona como por expansiones de prolongaciones verticales con origen en otros estratos.

Los resultados ultraestructurales contrastan con la riqueza de tipos descritos a microscopia óptica; esta situación es común en esta zona tectal, así Laufer y Vanegas (1974a), en la misma revista y número que publican la extensa relación de tipos neuronales antes descritos en la zona gris central de la mojarra (Vanegas y cols., 1974), solo mencionan dos tipos diferenciables ultraestructuralmente. Villani y cols. (1979) distinguen fusiformes multipolares y estrelladas pequeñas; Ito (1971) estudiando conjuntamente los estratos GC-PI-FGS de carpa, también encuentra notables discordancias entre los resultados del Golgi-Cox y las observaciones ultraestructurales; y Leghissa, frente a la profusa descripción de tipos neuronales a este nivel tectal en diversos Teleósteos (1955), solo diferencia dos tipos ultraestructuralmente (Ciani y cols., 1975). En todos los casos se describen elementos que, en mayor o menor grado, se ajustan a las neuronas identificadas como grandes fusiformes -- por Laufer y Vanegas (1974a), a este grupo podrían adscribirse el primero de los tipos por nosotros descrito ultraestructuralmente, así como neuronas de posible desarrollo horizontal, como el último de los tipos descritos a este nivel.

Los contactos sinápticos son en la zona gris central, mucho más numerosos que en SAC y SPV, como ocurre

en otros Teleósteos (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a,b; Ito y cols., 1980). El tipo de terminal más abundante, con vesículas redondeadas claras densamente empaquetadas, también consideradas por Laufer y Vanegas (1974a) como las más abundantes a este nivel, se ajustan a los terminales denominados S-5 (Ito y cols., 1980); los otros dos tipos de terminales descritos a este nivel también son localizados en este estrato del techo óptico de carpa (Ito, 1971) y de otros Teleósteos (Laufer y Vanegas, 1974a; Ito y cols., 1980), pero discrepamos de los resultados de Ito y cols. (1980) respecto a los terminales de vesículas con núcleo denso, considerados por estos autores más abundantes a este nivel que en SAC y SPV. Nuestras observaciones muestran una paulatina disminución de estos terminales al acercarnos a zonas superficiales de la estructura tectal, por otra parte nos parece también significativo que esta disminución se acompañe de un descenso en el número de vesículas con núcleo denso por terminal.

En la zona gris central del techo óptico aparecen las primeras sinapsis axo-dendríticas en las que el elemento postsináptico es una espina; en estratos superiores este tipo de contactos será cada vez más común. Estas sinapsis no son descritas a este nivel por algunos autores (Laufer y Vanegas, 1974a), siendo consideradas frecuentes por otros (Ito, 1971; Ito y cols., 1980); en nuestras observaciones son poco frecuentes en las zonas profundas del SGC para aumentar en las superiores y SPI.

En algunos trabajos (Ito, 1971; Ito y cols., 1980) se describen sinapsis axo-somáticas en estos estratos, al igual que otros autores (Laufer y Vanegas, 1974a) no he-

mos localizado este tipo de sinapsis en la zona gris cen-
tral.

La descripción del estrato fibroso y gris superficial como un denso neuropilo con numerosos axones mielínicos y amielínicos dispersos que lo recorren en todas direcciones, y dendritas de diverso calibre y recorrido, es común en trabajos sobre este centro mesencefálico (Leghissa 1955; Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a,b; Vanegas y cols. 1974; Ciani y cols., 1975; Vanegas, 1975; Schroeder y Vanegas, 1977; Kishida, 1979; Villani y cols., 1979). La riqueza mielínica (intermedia entre S0 y SAC por una parte, y la zona gris central por otra), y la distribución aparentemente anárquica de esta, diferencian netamente al SFGS de los restantes estratos tectales.

Las neuronas con soma en este estrato, y en el S0, no están uniformemente distribuidas en todas las regiones tectales, siendo más numerosas en las regiones dorsales; en la bibliografía consultada se consideran los somas dispersos por el estrato, sin hacer alusión a esta particular distribución. Es de notar que esta zona recibe gran cantidad de aferencias retinianas (Ebbesson, 1968; Vanegas y Ebbesson, 1973; Laufer y Vanegas, 1974b; Vanegas, 1975; Murray, 1976; Raymond y cols., 1980); esto unido a las características dendríticas de las neuronas más comunes de este estrato (piramidales y fusiformes) sugieren que el SFGS sea una zona de integración estático-visual.

Otra característica de los somas más elevados del SFGS, y de los del S0, es la frecuente disposición de las neuronas en grupos de dos en estrecha relación; aunque esta situación no es exclusiva de estos estratos tectales si es particularmente frecuente a este nivel.

En cuanto a los tipos neuronales descritos - por las variantes del método de Golgi, a este nivel son parecidos en todos los Teleósteos estudiados, destacando la constancia de las grandes fusiformes y piramidales que proyectan gruesas dendritas al SM, donde se arborizan profusamente produciendo ramas muy espinosas (P. Ramón, 1899; Leghissa, 1955; Vanegas y cols., 1974; Vanegas, 1975; Schroeder y Vanegas, 1977; Meeck y Schellart, 1978; Kishida, 1979; Romeskie y Sharma, 1979; Lara y cols., 1980).

Las características ultraestructurales de las grandes piramidales de este estrato se ajustan a la descripción de este tipo neuronal en Eugerres plumieri (Laufer y Vanegas, 1974a), aunque las sinapsis en las que interviene este tipo de somas no son tantas en carpa como en mojarra. (10% de superficie del soma), y las denominadas neuronas horizontales oscuras, descritas en Eugerres plumieri a este nivel, aparecen en nuestro material en zonas más elevadas (S0)

Las neuronas que frecuentemente se localizan agrupadas responden ultraestructuralmente a las características de las fusiformes bipolares descritas por otros autores tanto en el SFGS (Ito, 1971) como en zonas elevadas del

area gris central (Laufer y Vanegas, 1974a), aunque estos - autores no observan dichas agrupaciones. A pesar de minucio sas observaciones no hemos podido localizar estructuras ne- tamente sinápticas en las zonas de contacto entre estas neu- ronas.

En Eugerres plumieri se describen en este es- trato estructuras sinápticas en las regiones nodales de las numerosas fibras mielínicas que pueblan esta zona tectal; - en carpa ni Ito (1971) ni nosotros hemos encontrado este ti- po de sinapsis. Esta, junto con la cantidad de sinapsis so- máticas de los elementos piramidales, son las únicas dife- rencias notables de nuestros resultados con los de otras in- vestigaciones realizadas a este nivel en otros Teleósteos, observándose una disminución en el número de terminales pre- dominantes en la zona gris central (S-5 de Ito y cols., 1980) y de los que contienen vesículas de núcleo denso (S-6 de -- Ito y cols., 1980); por el contrario, los terminales de ve- sículas claras de tamaño medio y mitocondrias oscuras aumen- ta considerablemente (S-2 de Ito y cols., 1980); se incre- mentan las sinapsis axo-dendríticas con espinas como elemen- to postsináptico, y las sinapsis axo-somáticas son frecuen- tes, localizándose en ocasiones sinapsis somato-somáticas - (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a; Ito y cols., 1980).

El estrato óptico se caracteriza por ser el estrato tectal más rico en mielina, y disponerse esta en una ordenación precisa, que se modifica en las distintas regiones tectales. Las progresivas variaciones de la disposición mielínica desde las regiones apicales ventrales a las dorsomediales, y de estas a las proximidades del torus longitudinalis, podrían corresponder a una disposición de los axones mielínicos formando amplias curvas concéntricas en un plano longitudinal y paralelo a la superficie tectal; esta disposición podría explicar los cambios de ordenación mielínica en las diversas regiones tectales, así como la notable disminución de ésta en algunas zonas de la región dorsomedial, que corresponderían al centro del sistema de curvas. Consideramos que los resultados electrofisiológicos (Schadé y Weiler, 1959; Busser y Dussarlier, 1953; Schwassmann, 1962; Jacobson y Gaze, 1964; Schwassmann y Krag, 1970; Vanegas y cols., 1974) apoyan este esquema.

En cuanto a la ordenación en tres zonas, una superior y otra inferior ricas en mielina, separadas por otra zona en la que la mielina es muy escasa, podría estar relacionada con la distribución de aferencias en el estrato óptico, pues la zona inferior sería únicamente la que recibiría proyecciones de la retina (Neale y cols., 1972; Vanegas y Ebbesson, 1973; Laufer y Vanegas, 1974a,b; Vanegas y

cols., 1974; Landretch y cols., 1975; Vanegas, 1975; Repe--
rant y Lemiere, 1976; Perrychoux y cols., 1977; Schmidt, --
1979), y las superiores principalmente del telencéfalo (Va-
negas, 1975).

La zona media de la región dorsomedial del es-
trato óptico no presenta esta división en tres partes, ---
siendo la zona del estrato menos rica en mielina, por lo -
que presenta una estructura muy parecida a la del SFGS. Po-
siblemente algunos autores que no reconocen estrato óptico
en algunos teleósteos hayan centrado su estudio en esta zo-
na (Choms y cols., 1981); esto concuerda con la descripción
de un SFGS marcadamente más desarrollado (27%) en especies
"sin estrato óptico manifiesto" que en especies donde reco-
nocen SO (18%).

Al igual que para el SFGS, en el estrato ópti-
co se puede detectar un aumento en la densidad de somas neu-
ronales en las zonas dorsomediales del estrato. Este aumen-
to afecta notablemente a las neuronas de desarrollo verti-
cal, y por el contrario, la distribución de las neuronas ho-
rizontales es marcadamente más homogénea. Consideramos que,
además de los sistemas de aferencias, la distribución de la
mielina en el estrato contribuye en gran medida a la locali-
zación de las neuronas fusiformes y piramidales en las zo-
nas centrales de las regiones dorsomediales.

En algunos trabajos sobre citoarquitectura --
tectal en Teleósteos solo se recoge la presencia de neuro--
nas horizontales en el SO (Vanegas, 1975; Kishida, 1979; --

Meeck y Schellart, 1978; Romeskie y Sharma, 1979); en otros, aun considerando a las neuronas horizontales como las más características de este estrato, al igual que en nuestras observaciones, describen somas de neuronas verticales en este estrato (Vanegas y cols., 1974; Schroeder y Vanegas, 1977 Lara y cols., 1980). Las características de las neuronas verticales del S0 son muy parecidas a las de las fusiformes y piramidales del SFGS, si bien sus prolongaciones descendentes suelen llegar solo hasta las zonas más profundas del SFGS o al SPI. Ultraestructuralmente estas neuronas verticales presentan las mismas características que las fusiformes y piramidales del SFGS.

Las neuronas denominadas pequeñas oscuras (Laufer y Vanegas, 1974a) presentan a microscopia electrónica un aspecto muy parecido a uno de los tipos neuronales descritos en el presente trabajo con soma en las zonas de escasa mielina del estrato óptico, sin embargo, para estos autores estas células serian características del SFGS, nivel en el que nosotros no las hemos localizado.

Las frecuentes asociaciones neuronales del SFGS y S0, mencionadas anteriormente, son descritas por Ito (1971) solo en el estrato óptico, y considera que los somas corresponden a pequeñas neuronas intermielínicas con prolongaciones de recorrido diverso.

En algunos trabajos sobre organización ultraestructural del techo óptico sorprende que no se haga mención a ningún tipo neuronal con soma en el estrato óptico (Ciani y cols., 1975).

Las sinapsis nodales, descritas por algunos investigadores en estratos más internos del techo óptico, son observadas en el estrato óptico de carpa por Ito (1971), sin embargo no son descritas a este nivel en otros Teleosteos (Laufer y Vanegas, 1974a; Ciani y cols., 1975; Ito y cols., 1980), y nosotros no hemos podido localizarlo en carpa.

Los terminales descritos a este nivel son esencialmente los mismos en Holocentrus rufus (Ito y cols., 1980), Eugerres plumieri (Laufer y Vanegas, 1974a) y carpa (Ito, 1971). Los contactos sinápticos son casi todos axodendríticos, y como elemento postsináptico las espinas dendríticas están ampliamente representadas. Las sinapsis axoaxónicas, poco abundantes, descritas en el SO también han sido observadas por algunos autores (Ito, 1971; Ito y cols., 1980); estos mismos autores reconocen sinapsis axo-somáticas a este nivel, tipo sináptico no observado en el estrato óptico de Eugerres plumieri (Laufer y Vanegas, 1974a) ni por nosotros en carpa.

El estrato marginal constituye en todos los Teleósteos una zona netamente diferenciada del resto de la estructura tectal, su componente básico lo constituyen paquetes de axones amielínicos que recorren el estrato en paralelo a la superficie tectal. Algunos autores consideran a estas fibras originadas en estratos internos del techo óptico (Leghissa, 1955), otros las consideran de origen retiniano (Ito, 1971), aunque esta posibilidad parece descartada por trabajos sobre proyecciones retino-tectales (Ebbesson, 1968; Vanegas y Ebbesson, 1973; Laufer y Vanegas, 1974b; Murray, 1976; Raymond y Levine, 1980); otra alternativa es el origen de estas fibras en el torus longitudinalis (Radl, 1915; Ito, 1971; Ito y Kishida, 1978). Si bien este último posible origen de las fibras marginales parece evidente en nuestras observaciones, consideramos que no basta para explicar el gran desarrollo de este estrato ni su estructura en todas las regiones tectales, por lo que, de acuerdo con algunos autores (Leghissa, 1955), no descartamos la presencia en este estrato de paquetes de fibras eferentes de origen tectal.

Las proyecciones ascendentes de gran número de neuronas del SGC, SFGS y SO se arborizan profusamente al alcanzar el SM, y la mayoría de estas dendritas marginales son marcadamente espinosas (Leghissa, 1955; Ito, 1971; Lau-

fer y Vanegas, 1974a; Vanegas y cols., 1974; Ciani y cols., 1975; Vanegas, 1975; Schroeder y Vanegas, 1977; Kishida, -- 1970; Meeck y Schellart, 1978; Romeskie y Sharma, 1979; Lara y cols., 1980) constituyendo el elemento postsináptico - de los terminales de las fibras marginales, que se describen ricos en pequeñas vesículas claras densamente empaquetadas, pudiendo contener además algunas mitocondrias de matriz densa (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a; Ito y cols. 1980). También los terminales de vesículas aplanadas están presentes en el SM y aunque en contadas ocasiones, se pueden localizar igualmente terminales con algunas vesículas - de núcleo denso.

En la mayoría de las sinapsis son las espinas dendríticas los elementos postsinápticos, siendo este estrato la culminación del progresivo aumento de este tipo de sinapsis que comenzó a aparecer en el SGC. Los contactos axo-espinales en el estrato marginal suelen ser muy amplios, observándose algunos cortes transversales de espinas dendríticas en los que todo el contorno espinal actúa como receptor postsináptico de un mismo terminal. En ocasiones una espinas sinapta con más de un terminal pudiendo presentar estos características diferentes.

Aunque no es raro encontrar prolongaciones -- gliales asociadas a las zonas de sinapsis, es notable la -- constancia de las envueltas astrocíticas de las sinapsis -- axo-espinales en el SM, observación ya realizada en otros -- Teleósteos (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a; Ito y cols. 1980).

La estructura del estrato más externo del te-

cho óptico de Teleósteos, y las relaciones sinápticas con prolongaciones muy espinosas procedentes en gran parte de grandes neuronas localizadas en el SFGS, se compara en algunos trabajos con la capa molecular del cerebelo, y sugieren una correspondencia funcional (Laufer y Vanegas, 1974a; Vanegas y cols., 1974; Vanegas, 1975).

El método de Nissl, aunque no ha permitido observar neuronas en zonas internas del SM, demuestra la presencia de algunas neuronas en las zonas limítrofes SO-SM, incluso en zonas profundas marginales; consideramos que las neuronas observadas por este método corresponden a típicos elementos horizontales del SO ligeramente desplazados.

La población de cuerpos celulares del SM está compuesta casi exclusivamente por elementos gliales, muy abundantes en las proximidades del límite tectal externo, y los componentes de vasos sanguíneos. Sin embargo, de cuando en cuando, aparece algún soma neuronal; este tipo celular sin características definidas ha sido observado por el método de Golgi en Barbus fluviatilis (en la capa novena de P. Ramón, 1899), Carassius auratus, donde se describe una única neurona "no orientada" con soma en el SM (Romeskie y -- Sharma, 1979), a este tipo podría corresponder la neurona descrita por el método de Golgi Colonnier en el SM de Cyprinus carpio (Lara, 1979). En el presente trabajo no hemos localizado ningún soma neuronal en el SM ni por métodos de -- Golgi, ni a microscopia electrónica, por el contrario algunas técnicas de microscopia óptica, como la tinción de Mallory (PTAH), o tinciones con azul de metileno en solución alcalina, permitieron la localización de algunos cuerpos ce

lulares de aspecto claramente neuronal en zonas centrales - del estrato marginal.

La presencia de una capa plexiforme pobre en neuronas no es exclusiva de esta estructura mesencefálica, pues tanto en la capa más externa de la corteza cerebral de vertebrados superiores, como en la plexiforme de la corteza cerebelosa se observan cuerpos neuronales notablemente dispersos; en el techo óptico de carpa esta escasez de somas neuronales parece considerablemente más marcada que en las capas moleculares antes citadas.

Las impregnaciones argénticas se presentan como un método poco demostrativo para el estudio de los componentes gliales del techo óptico de carpa; métodos que dan buenos resultados en el bulbo olfatorio de ésta misma especie (Velasco, 1980), no son demostrativos en la lámina tectal. Estos resultados han conducido a que durante algún tiempo se considerase a los ependimocitos (perfectamente demostrables por el método de Golgi) como único tipo glial en vertebrados inferiores (Ramón y Cajal, 1911). Achúcarro (1915) demuestra la existencia de neuroglia autónoma en vertebrados inferiores, sin embargo la clasificación en los mismos tipos observados en mamíferos es polémica, así algunos autores siguen considerando un único tipo glial (Zadunaiski y cols., 1963) otros opinan que la distinción de varios tipos de neuroglia en vertebrados inferiores es difícil (Maturana, 1960; Robertson y cols., 1963; Mugnaini y Walberg, 1965; Schultz y cols., 1965) y un tercer grupo encuentra características suficientes para hacer homología con astrocitos y oligodendrocitos de mamíferos (Maxwell y Kruger, 1965a,b; Kruger y Maxwell, 1967; Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a; Ciani y cols., 1975; Garrido, 1978).

Métodos de microscopia óptica como la tinción de Mallory (PTAH) o el azul de toluidina en cortes semifi-

racterísticas de astrocitos en el techo óptico de la carpa, tanto asociados a vasos sanguíneos como dispersos en el neuropilo, si bien únicamente podemos observar con estos métodos la distribución de cuerpos celulares. Son los estratos SPV y SM los más ricos en este tipo de elementos, observándose un aumento en la población de astrocitos en las zonas extremas de la estructura tectal.

La microscopia electrónica confirma la presencia de somas y prolongaciones astrocitarias en todas las zonas tectales. En algunas investigaciones se reconocen las prolongaciones astrocitarias pero no los somas de estas células (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a); ultraestructuralmente estas prolongaciones se caracterizan por la poca densidad de su matriz y la pobreza en orgánulos, localizándose algunas mitocondrias, retículo endoplásmico y microtúbulos. Las gliofibrillas decrecen paulatinamente al descender en la escala de los vertebrados (Kruger y Maxwell, 1967) por lo que en Teleósteos solo se localizan algunos haces -- dispersos.

Son frecuentes las especializaciones tipo -- "gap junction" entre procesos astrocitarios, o entre estos y prolongaciones de ependimocitos; este tipo de unión es muy frecuente en las zonas próximas a la pia. En algunos casos pueden localizarse estas uniones tipo "gap" entre prolongaciones astrogliales y otras de apariencia axónica, para algunos autores las uniones axo-gliales indican errores en el desarrollo (Herikson y Vaughn, 1974) o algún tipo de control neuronal sobre los elementos gliales (Ebner y Colonnier, 1975), otros consideran que los datos de que se disponen son insuficientes para determinar la naturaleza y función de las uniones axo-gliales (Peter y cols., 1976).

Los oligodendrocitos se caracterizan por su densa matriz citoplásmica conteniendo inclusiones densas, y un núcleo que suele ser irregular y heterocromático (Kruger y Maxwell, 1967; Laufer y Vanegas, 1974a; Garrido, 1978; Velasco, 1980), en ocasiones es posible observar un extenso sistema de microtúbulos que se continua en las prolongaciones. En el techo óptico de Teleósteos son especialmente abundantes en SAC y SO (Ito, 1971), aunque se pueden localizar en todos los estratos (Ito, 1971; Laufer y Vanegas, 1974a).

Los oligodendrocitos satélites perineuronales se localizan, tanto a microscopia óptica como ultraestructuralmente, asociados a somas neuronales localizados en el SFGS y SO; presentan las características típicas de los oligodendrocitos, destacando la presencia de pequeños dictiosomas y cuerpos densos.

CONCLUSIONES

1- La estructura general del techo óptico de Cyprinus carpio es semejante a la de otros Teleósteos dulceacuícolas, de estuario y marinos, y de diversa agudeza visual, observándose una manifiesta laminación en siete estratos que de más interno a más externo se denominan:

Estrato periventricular	(SPV)
Estrato blanco central	(SAC)
Estrato gris central	(SGC)
Estrato plexiforme interno	(SPI)
Estrato fibroso y gris superficial	(SFGS)
Estrato óptico	(SO)
Estrato marginal	(SM)

2- Dos de los estratos tectales, uno en la zona interna (SAC) y otro en la externa (SO), son considerablemente más ricos en mielina que los restantes, - presentando además una marcada ordenación, especialmente manifiesta en el estrato óptico.

3- La ordenación de las fibras mielínicas en el estrato óptico, en la que se advierten cambios progresivos en las diversas regiones tectales, podría responder a un recorrido en el plano frontal formando un sistema de curvas concéntricas con centro loca-

lizado en la zona dorsomedial central.

- 4- La neta separación de los estratos gris central y plexiforme interno del techo óptico de la carpa, - observable al comparar los resultados de diversos métodos de microscopia óptica, no es tan manifiesta a microscopia electrónica, por lo que con la mayoría de los autores los consideramos como "zona gris central".
- 5- Las diferentes variantes del método de Golgi ofrecen resultados comparables.
- 6- Los tipos neuronales, tanto a microscopia óptica - como electrónica, son, en líneas generales, los -- mismos descritos en el techo óptico de otros Te--- leósteos.
- 7- El estrato periventricular es el que presenta ma-- yor densidad de cuerpos celulares, tanto neurona-- les como no neuronales. Entre estos últimos desta-- can los endimocitos, elementos gliales inmaduros y células encuadrables en el sistema APUD.
- 8- En las zonas próximas al ventrículo son muy fre--- cuentes las especializaciones de membrana en las -- zonas de contacto entre endimocitos, destacando grandes zónulas ocludens y adherens reforzadas -- por una notable densificación de tonofilamentos en las zonas citoplasmáticas adyacentes; los desmoso-- mas son menos numerosos y poco extensos. Estas --- uniones también son frecuentes en las zonas próxi---

mas a la superficie pial; a este nivel las uniones se dan entre prolongaciones de endotelios y astrocitos. Las uniones tipo gap son comunes entre prolongaciones de astrocitos, y en ocasiones tambien se observan entre prolongaciones astrocitarias y axonales.

- 9- Tanto en el estrato fibroso y gris superficial como en el estrato óptico se observa un aumento de la población neuronal en las zonas dorsomediales centrales, afectando principalmente a las neuronas de desarrollo vertical.
- 10- En zonas superiores del estrato fibroso y gris superficial, y en el estrato óptico, es frecuente la disposición de somas neuronales en grupos de dos, estrechamente asociados.
- 11- En el estrato marginal, se localizan a microscopía óptica un número muy reducido de somas neuronales de características propias, y en las zonas próximas al estrato óptico, algunas neuronas horizontales que, probablemente, son neuronas desplazadas de dicho estrato.
- 12- El estrato marginal está formado, en gran parte, por proyecciones del torus longitudinalis ipsilateral que alcanzan el estrato más externo del techo óptico bien directamente, bien formando un grueso paquete de fibras amielínicas que tras hacer un corto recorrido paralelo a la superficie tectal, atraviesa radialmente todos los estratos tectales vol-

viendo a un recorrido paralelo a la superficie tectal al alcanzar el estrato marginal.

- 13- Los contactos sinápticos son relativamente escasos en los estratos periventricular y blanco central, aumentando notablemente en los restantes estratos. Se localizan tres tipos básicos de terminales: con vesículas redondeadas de matriz clara, con vesículas aplanadas y con vesículas de núcleo denso. Las sinapsis son en su mayoría axo-dendríticas siendo terminales del primer tipo los elementos presinápticos, aunque también se localizan sinapsis axo-axónicas y axo-somáticas en menor número.
- 14- La población de terminales con vesículas de núcleo denso decrece según se asciende en la estructura tectal, al tiempo que decrece el número de vesículas de núcleo denso por terminal.
- 15- Las sinapsis axo-dendríticas en las que el elemento postsináptico es una espina dendrítica aumentan desde el estrato gris central al marginal donde -- las sinapsis de este tipo son muy extensas pudiendo abarcar todo el perímetro espinal. Una misma espina dendrítica puede ser elemento postsináptico -- de dos terminales de características distintas. -- son muy frecuentes las apretadas envueltas gliares en sinapsis axo-espinales.
- 16- La glia en el techo óptico de Cyprinus carpio está representada, además de por las típicas células -- endimales, por elementos comparables a astrocí--

tos y oligodendrócitos de vertebrados superiores.

BIBLIOGRAFIA

ABADIA-FENOLL, F. (1972): Estudio óptico y electrónico de la morfología de la transmisión nerviosa a nivel -- del sistema nervioso central. Aportaciones con una nueva técnica. Estudios médicos y biológicos. Publicación de la Fundación Juan March. pg. 187

ABBIE, A. y ADEY, W.R. (1950): Motor mechanisms in the anran brain. J. Comp. Neurol. 92:241.

ACHUCARRO, N. (1915): De l'évolution de la neuroglie, et spécialement de ses relations avec l'appareil vasculaire. Trab. Lab. Invest. Biol. 13:169

AGDUHR, E. (1932): Choroid plexus and ependyma in cytology and cellular pathology of the nervous system. Ed. W. Pencield vol. 11:535

AKERT, K. (1949): Der visuelle greifereflex. Helv. Physiol Acat. 7:112

APTER, . (1945): Projections of the retina on superior colliculus of cats. J. Neurophysiol. 8:123

BALLINTIEN, C.M.; LUITEN, P.G.M. y JÜCH, P.J.W. (1979): --

Respiratory neuron activity in the mesencephalon, -
diencephalon and cerebellum of the carp. J. Comp. -
Physiol. 133:131

BATHELT, D. (1970): Experimentelle und vergleichend mor-
phologische untersuchungen am visuellen sistem von
Teleostiern. Zool. Jb. Anat. 87:402

BELLAIRS, R. (1959): The development of the nervous sys-
tem in chick embryos studies by electron microscopy
J. Embriol. Exp. Morphol. 7:94

BELLONCI, J.

(1888): Uber die zentrale endigung des ner-
vous opticus bei den Vertebraten. Z. Wiss. Zool. -
47:1

BENNET, M.V.L.; ALJURE, G.; NAKAJIMA, Y. y PAPPAS, G.D. --
(1963): Electronics junctions between Teleosts spi-
nal neurons: electrphysiology and ultrastructure.
Science 141:262

BODIAN, D. (1937): The staining of paraffin sections of -
nervous tissues with activate protargol. The role -
of fixative. Anat. Rec. 69:153

BRIGHTMAN, M.W. y PALAY, S.L. (1963): The fines structure
of ependyma in the brain of the rat. J. Cell. Biol.
19:415

BUSER, P. y DUSSARDIER, M. (1953): Organization des projec-
tions de la rétine sur le lobe optique, étudié chez
quelques Téléostéens. J. Physiol (Paris) 45:57

- BUTLER, A.B. y EBBESSON, S.O.E. (1975): A Golgi study of the optic tectum of the Tegu lizard, Tupinanbis nigrapunctatus. J. Morphol. 146:215
- CAMBELL, C.B.P. y EBBESSON, S.O.E. (1969): The optic system of a teleost: holocentrus re-examined. Brain Behav. Evol. 2:415
- CHOMS, A.; PROBST, W. y RAHMANN, H. (1981): Ultrastrukturelle unterschiede in der morphologie des tectum opticum von Karpfen (Cyprinus carpio) und Forelle (Salmo gaidneri) unter besonderer berucksichtigung der synapsem. J. Hirnforsch. 22:299
- CIANI, F.; LEGHISSA, S. y VILLANI, L. (1975): Ultrastructural organization of the optic tectum of Poecilia reticulata (Teleosts). Rev. Biol. 68:5
- CIARLETTA, E. (1977): Sistema colinérgico en el techo óptico de Teleosteos. I.V.I.C. (Caracas) Master Tesis
- CONRADI, . (1969): Ultrastructure and distribution of neuronal and glial elements on the motoneuron surface in the lumbosacral spinal cord of the adult cat. Acta Physiol. Scand. suppl. 332:5
- CONTESTABILE, A. (1976a): Laminar acetylcholinesterase localization in the optic tectum of five seawater teleost. Experientia 32:625
- CONTESTABILE, A. (1976b): Comparative survey on enzyme localization, ultrastructural arrangement and function

nal organization in the optic tectum of non-mammalian vertebrates. *Experientia* 32:1223

CONTESTABILE, A. (1978): Acetylcholinesterase concentration in the optic tectum and two main cerebellar subdivisions of three freshwater and three marine teleosts. *Brain Res.* 157:182

CONTESTABILE, A.; CIANI, F. y VILLANI, L. (1979): Ultrastructural localization of acetylcholinesterase in retino-deprive optic tectum of the goldfish. *Basic. Appl. Histochem.* 23:271

CONTESTABILE, A.; ERCOLESSI, M. y BELLUCCI, A. (1978): Acetylcholinesterase decrease in the optic lobe after unilateral eye deprivation. *Experientia (Basel)*: 34759

CONTESTABILE, A. y ZANNONI, N. (1975): Histochemical localization of acetylcholinesterase in the cerebellum and optic tectum of four freshwater teleosts. *Histochemistry* 45:279

DELMAS, A. (1976): *Vías y centros nerviosos*. Ed. Toray-Masson S.A. Barcelona

DOWLING, J.E. y BOYCOTT, B.B. (1966): Organization of the primates retina: electron microscopy. *Proc. Roy. Soc. B* 166:80

DUKE-ELDER, S. (1958): *System of ophthalmology*. vol. I: The eye in evolution. Ed. Henry Kimpton, Londres.

- DUNCAN, D. (1957): Electromicroscope study of the embryonic neural tube and notochord. *Tex. Rep. Biol. Med.* 15:367
- EBBESSONN, S.O.E. y VANEGAS, H. (1976): Projections of the optic tectum in two teleost species. *J. Comp. Neurol.* 165:161
- EBNER, F.F. y COLONNIER, M. (1975): Synaptic patterns in the visual cortex of turtle: An electron microscopic study. *J. Comp. Neurol.* 160:51
- ECCLES, J.C. (1961): Inhibitory pathways to motoneurons. *International Symposium on nervous inhibition* Pergamon Press, New-York
- ECCLES, J.C. (1964): *The physiology of synapses.* Springer-Verlag, Berlin
- FAMIGLIETTI, E. V. (1971): Dendro-dendritic synapses in the lateral geniculate nucleus of the cat. *Brain. - Res.* 20:181
- FLEISCHAUER, K. (1957): Untersuchungen am Ependym des -- Zwischen und Mittel-hirns der Landschildkröte (Tes-
tudo graeca). *Z. Zellforsch.* 46:729
- FRANCIS A. y SCHECHTER, N. (1979): Synaptic receptors in the degenerating and regenerating visual pathway. *Neurosci. Abstr.* 5:677
- FRITSCH, C. (1878): *Untersuchungen neber der faineren. Bau des Fischhirn,* Berlin

- FUSARI, R. (1887): Untersuchungen uber die feinere Anatomie des Gehirnes des Teleostier. Intern. Monat. Histol. Physiol. 4:275
- GARRIDO, M. (1978): Estudio comparado del bulbo olfatorio de los Vertebrados. Tesis doctoral Univ. de Sevilla.
- GAZE, R.M. (1959): Regeneration of the optic nerve in Xenopus laevis. Q. J. Exp. Physiol. 44:209
- GAZE, R. M. y SHARMA, S. C. (1970): Axial afferences in the innervation of the goldfish tectum by regenerating optic nerve fibers. Exp. Brain Res. 10:171
- GEHUCHTEN, A. VAN (1894): Contribution a l'étude du système nerveux des téléostéens. Cellule 10:255
- GRAFSTEIN, B. (1967): Transport of protein by goldfish - optic nerve fibers. Science 157:196
- GRAINGER, F. y JAMES, D. W. (1969): Mitochondrial extensions in autyrowing proces from chick spinal cord - in vivo. J. Cell. Sci. 4:729
- GRAY, E.G. (1959): Axo-somatic and axo-dendritic synapses of the cerebral cortex: an electromicroscopy study. J. Anat. 93:420
- GRAY, E.G. (1959): Electron microscopy of synaptic organelles of the central nervous system. Prox. 4° -- Int. Congr. Neuropath., Munich Vol. 2:57 Stuttgart Thieme.

- GROVER, B.G. y SHARMA, S.C. (1979): Tectal projections - in the goldfish (Carassius auratus): A degeneration study. J. Comp. Neurol. 184:435
- GRUBERG, E.R. y UDIN, S.B. (1978): Topographic projections between the nucleus isthmi and the tectum of -- the frog Rana pipiens. J. Comp. Neurol. 179:487
- HERRICK, C.J. (1917): The internal structure of the mid-brain and thalamus of Necturus. J. Comp. Neurol. -- 28:215
- HERRICK, C.J. (1948): The brain of the tiger Salamander. University of Chicago Press. Chicago
- HERIKSON, C.K. y VAUGHN, J. E. (1974): Fine structural - relationships between neurites and radial glial pro- cesses in developing mouse spinal cord. J. Neurocy- tol. 3:695
- HORSTMANN, E. (1954): Die faresglia des Selachiergehirns. Z. Zellforsch. 39:588
- HUBER, G.C. y CROSBY, E.C. (1934): The reptilian optic - tectum. J. Comp. Neurol. 57:57
- ITO, H. (1971): Fine structure of the carp tectum opti- - cum. J. Hirnforsch. 12:325
- ITO, H.: BUTLER, A.B. y EBBESSON, S.O.E. (1980): An ul- - trastuctural study of the normal synaptic organiza- tion of the optic tectum and the degenerating tec- - tal sfferents from retina, telencephalon, and con--

- tralateral tectum in a teleost, Holocentrus rufus.
J. Comp. Neurol. 191:639
- ITO, H. y KISHIDA, R. (1978): Afferent and efferent fiber connections of the cap torus longitudinalis.
J. Comp. Neurol. 181:465
- JACOBSON, M. y GAZE, R.M. (1964): Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the golfish. J. Exp. Physiol. 49:199
- JACOBSON, M. y GAZE, R.M. (1965): Selection of appropriate tectal connections by regenerating nerve fibres in adult golfish. Exp. Neurol. 13:418
- JONES, E.G. y POWELL T.S. (1969): Synapses on the axon-hillacks and initial segments of pyramidal cell -- axons in the cerebral cortex. J. Cell Sci. 5:459
- KAPPERS, C.U.A.; HUBER, G.C. y CROSBY, E.C. (1936): The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. Macmillan, New-York (reeditado por Hafner, New-York, 1965)
- KHATTAB, T.I. (1968): A complex synaptic apparatus in -- spinal cord of cats. Experientia 24:690
- KIRSCHE, W. (1960): Zur froger der regeneration des Mittelhirnes der Teleostei. Verch. Anat. Ges. 56:259
- KISHIDA, R. (1979): Comparative study on the teleostean optic tectum. Lamination and cytoarchitecture. J. Hirnforsch. 20:57

- KLINKERFUSS, G.H. (1964): An electron microscopic study of the ependymal and subependymal glia of the lateral ventricle of the cat. *Amer. J. Anat.* 115:71
- KONISHI, J. (1960): Electric response of visual center - to optic nerve stimulation in fish. *Jap. J. Physiol* 10:28
- KRUGER, L. y MAXWELL, D.S. (1966): The fine structure of ependymal processes in the teleost optic tectum. *Amer. J. Anat.* 119:479
- KRUGER, L. y MAXWELL, D.S. (1967): Comparative fine structure of vertebrate neuroglia. Teleosts and reptiles. *J. Comp. Neurol.* 129:115
- KUDO, K. (1923): Uber den torus longitudinalis I. Mitteilung meiner Beitrage zur Anatomie des Zweschen and Mittelhirns der knochfische. *Anat. Anr.* 56:359
- LANDRETH, G.E.; NEALE, E.A.; NEALE, J.H.; DUFF, R.S.; -- BRAFORD, R.C.; NORTH CUTT R.C. y AGRANOFF, B.W. -- (1975): Evaluation of H³-proline for radioautographic tracing of axonal projections in the teleost - visual system. *Brain Res.* 91:25
- LARA, J. (1979): Estudio citoarquitectónico del techo óptico de la carpa. Tesinade licenciatura. Universidad de Sevilla.
- LARA, J.; ORTIZ, T.; NAVAS, P.; AIJON, J. y LOPEZ-CAMPOS J.L. (1980): El techo óptico de la carpa. Estudio - con la técnica de Golgi-Colonnier. *Morf. Nor. Pat.*

(A) 4:213

LAUFER, M. y VANEGAS, H. (1974a): The optic tectum of a perciform teleost. II Fine structure. J. Comp. Neurol. 154:61

LAUFER, M. y VANEGAS, H. (1974b): The optic tectum of a perciform teleost. III Electron microscopy of degenerating retino-tectal afferents. J. Comp. Neurol. 154:97

LEGHISSA, S. (1955): La struttura microscopica e la citoarchitettura del tetto ottico dei pesci teleostei. Z. Anat. Ent. 118:427

LEGHISSA, S. (1962): L'evoluzione del tetto ottico nei bassi vertebrati. Arch. Ital. Anat. Embriol. 67:343

LIEBERMAN, A.R. (1971): Microtubule-associated smooth endoplasmic reticulum in the frog's brain. Z. Zellforsch. mikrosk Anat. 116:564

LUBSEN, J. (1921): Over de projectie van het netvlies op het tectum opticum bij een beenwisch. Nederl. Tijds. v. Geneesk II:1258

LO, R.Y.S. y LEVINE, R.L. (1980): Time course and pattern of optic fiber regeneration following tectal lobe removal in the goldfish. J. Comp. Neurol. -- 191:295

MARANI, E. y RUIGROK, T.J.M. (1981): Enzyme histochemical changes in some optic projection areas of the

goldfish after optic nerve lesions. Neuroscience --
Ltt. 25:233

MAROTTE, L.R.; WYE-DVORAK, J. y MARK, R.F. (1979): Reti-
notectal reorganization in goldfish II Effects of -
partial tectal ablation and constant light on the -
retina. Neuroscience 4:803

MATURANA, H. (1960): The fine anatomy of the optic nerve
of anurans. An electron microscopic study. J. Bio--
phys. Biochem. Cytol. 7:107

MATURANA, H.R.; LETTVIN, J.Y.; McCULLOCH, W.S. y PITTS,
W.H. (1959): Evidence that cut nerve fibres in a --
frog regenerate to their proper place in the tectum
Science, N.Y. 130:1709

MAXWELL, D.S. y KRUGER, L. (1965a): The fine structure of
astrocytes in the cerebral cortex and their respon-
se to focal injury produced by heavy ionizing parti-
cles. J. Cell. Biol. 25:141

MAXWELL, D.S. y KRUGER, L. (1965b): Small blood vessels
and the origin of phagocytes in the rat cerebral --
cortex following heavy particle irradiation. Exp. -
Neurol. 12:33

MEADER, R.G. (1934): The optic system of the teleost Ho-
locentrus. J. Comp. Neurol. 60:361

MEEK, J. y SCHELLAT, N.A.M. (1978): A Golgi study of gol-
dfish optic tectum. J. Comp. Neurol. 182:89

- MIGANI, P.; CONTESTABILE, A.; CRISTINI, G. y LAVANTI, V. (1980): Evidence of intrinsic cholinergic circuits in the optic tectum of teleosts. Brain Res. 194:125
- MIRTO, H. (1895): Sulla fina anatomia del tetto ottico - dei pesci teleostei sull'origine reale del nerve ot tico. Rev. Exp. di Frenatria e Medicina Legale 21:1
- MOTOKAWA, K.; OIKAWA, T. y OGAWA, T. (1958): Midbrain -- response to electrical stimulation of the optic nerve. Tahaky. J. Exp. Med. 69:79.
- MUGNAINI, E. y WALBERG, F. (1964): Ultrastructure of neuroglia. Ergebn. Anat. Entwickl. Gesch. 37:193
- MUGNAINI, E. y WALBERG, F. (1965): The fine structure of the capillaries and their surrounding in the cere---bral hemispheres of Mixine glutinosa. Z. Zellforsch 66:333
- MULLER, E. (1900): Studien uber Neuroglia. Arch. Mikr. - Anat. 55:11
- MURRAY, M. (1976): Regeneration of retinal axons into -- the goldfish optic tectum. J. Comp. Neurol. 168:175
- NAKAJIMA, Y. ;PAPPAS, G.D. y BENNETT, M.V.L.(1965): The fine structure of the supramedullary neurons of the puffer with special reference to endocellular and - pericellular capillaires. Amer. J. Anat. 116:471
- NANSEN, F. (1886): Preliminary communication on some in-

vestigations upon the histological structure of the central nervous system in the Ascidia and in Mixine glutinosa. Ann. Mag. Natur. Hist. 18:209

NEALE, J.H.; NEALE, E.A. y AGRANOFF, B.W. (1972): Radioautography of the optic tectum of the goldfish after intraocular injection of H³-prolina. Science -- 176:407

NEUMAYER, L. (1895): Histologische untersuchungen uber den feineren bau des Zentralnervensystem von Esox lucius. Arch. Mikr. Anat. 44:345

O'BENAR, J.D. (1976): Electrophysiology of neural units in the goldfish optic tectum. Brain Res. Bull. ---- 1:529

PAPPAS, G.D.; BENNETT, M.V.L. (1966): The fine structure of vesicles associated with excitatory and inhibitory junction. Biol. Bull. 131:381

PAPPAS, G.D. y PURPURA, D.P. (1961): Fine structure of dendrites in the superficial neocortical neuropil. Exp. Neurol. 4:507

PEARSON, K. y PEARSON, L. (1976): The vertebrate brain. Academic Press, Londres, Nueva York

PETERS, A.; PALAY, S. y WEBSTER, H.F. (1976): The fine structure of the nervous system: the neurons and supporting cells. W. B. Saunders Company. Filadelfia

- PEYRICHOUX, J.; WIEDNER, C.; REPERANT, J. y MICELI, D. -
(1977): An experimental study of the visual system
of cyprinid fish using the HRP method. Brain Res.-
130:531
- PHILLIPS, C.J.; POWELL, T.P.S. y SHEPHERD, J.M. (1963):
Responses of mitral cells to stimulation of the la-
teral olfactory.
- PRICE, J.L. (1968): The structure and connexion of the -
granule cells of the olfactory bulb: an electron mi-
croscopic study . J. Physiöl.(Londres) 204:77
- RADL, E. (1915): Zur morphologie der Schzentren der kno-
chenfische. Morph. Jb. Leipzig. 49:509
- RALTON, N.J. y HERMAN, M.M. (1969): The fine structure
of neurons and synapses in the ventrovasal thalamus
of the cat. Brain Res. 14:77
- RAMON y CAJAL, P. (1890): Investigaciones de histología
comparada en centros ópticos de distintos vertebra-
dos. Tesis. Facultad de Medicina, Universidad de Se-
villa (Cádiz)
- RAMON y CAJAL, P. (1899): El lóbulo óptico de los peces
(Teleósteos). Rev. Trim. Micrograf. IV:87
- RAMON y CAJAL, S. (1911): Histologie du systéme nerveus
de l'homme et des vertébrés. París A. Malaine ----
(Reimp. C.S.I.C., Madrid, 1972)

- RAYMOND, Y.S.; LO, R. y LEVINE, R.L. (1980): Time course and pattern of optic fiber regeneration following tectal lobe removal in the goldfish. *J. Comp. Neurol.* 191:295
- REESE, T.S. y BRIGHTMAN, M.W. (1965): Electron microscopic studies on the rat olfactory bulb. *Anat. Rec.* 151:492
- REPERANT, J. y LEMIERE, M. (1976): Retinal projections in Cyprinid fishes. A degeneration and radioautographic study. *Brain Behav. Evol.* 13: 34
- RETZIUS, G. (1893): Studien uber Ependym und Neuroglia. *Biol. Untersuch. Neue Folge. Estocolmo; Samson y Wullin* Vol.5:9
- RICHTER, W. y KARNZ, D. (1970): Die Abhangigkeit der DNS-Synthesis in den Matrixzonen des Mesencephalus von Lebensalter der Versuchstiere (Lebister reticulatus-Teleostei) Autoradiographische untersuchungen. *Z. Mikrosk. Anat. Forsch. (Leipzig)* 82:76
- ROBERTSON, J.D.; BODENHEIMER, T.S. y STAGE, D.E. (1963): The ultrastructure of Mauthner cell synapses and nodes in goldfish brain. *J. Cell Biol.* 19:159
- ROMESKIE, M. y SHARMA, S.C. (1979): The goldfish optic tectum: A Golgi study. *Neuroscience* 4:625
- SANDBORN, E.B. (1966): Electron microscopy of the neuron membrane systems and filaments. *Can. J. Physiol.* --

Pharmacol. 44:329

SARNAT, M.B. y NETSKY, M.G. (1976): Evolución del sistema nervioso. H. Blume, Madrid.

SCHADE, J.P. y WEILER, I.J. (1959): Electroencephalographic patterns of the goldfish (Carassius auratus L) J. Exp. Biol. 36:435

SCHMATOLA, E. y ERDMANN, G. (1973): Influence of retinotectal innervation on cell proliferation and cell migration in the embryonic teleost tectum. J. Embryol. Exp. Morphol. 29:697

SCHMIDT, J.T. (1979): The laminar organization of optic nerve fibres in the tectum of goldfish. Proc. Roy. Soc. London B 205:287

SCHNITZLEIN, H.N. (1962): The habenula and dorsal thalamus of some teleosts. J. Comp. Neurol. 118:225

SCHROEDER, D.M. (1974): Some afferent and efferent connections of the optic tectum of a teleost, Ictalurus. Anat. Rec. 178:548

SCHROEDER, D.M. y VANEGAS, H. (1977): Citoarchitecture of the tectum mesencephali in two types of siluroid teleost. J. Comp. Neurol. 175:287

SCHULTZ, R.; BERKOWITZ, E.C. y PEARSE, D.C. (1956): The electron microscopy of the lamprei spinal cord. J. Morphol. 98:251

- SCHWARTZ, M.; AXELROD, D.; FELDMAN, E.L. y AGRANOFF, B.W (1980): Histological localization of binding sites of α -Bungarotoxin and of antibodies specific to acetylcholine receptor in goldfish optic nerve and tectum. Brain Res. 194:171
- SCHWASSMANN, H.O. (1962): Experiments on sun orientation in some freshwater fish. Tesis Univ. Wisconsin
- SCHWASSMANN, H.O. (1968): Visual projection upon the optic tectum in foveate marine teleosts. Vision Res. 8:1337
- SCHWASSMANN, H.O. (1975): Central projections of the retina and vision. Vision in fishes. New approach in research. Ali M. A. Ed. Plenum Press pg:113
- SCHWASSMANN, H.O. y KRAG, M.H. (1970): The relation of visual field defects to retinotectal topography in teleost fish. Vision Res. 10:29
- SCHWASSMANN, H.O. y KRUGER, L. (1965a): Organization of the visual projection upon the optic tectum of some freshwater fishes. J. Comp. Neurol. 124:113
- SCHWASSMANN, H.O. y KRUGER, L. (1965b): Experimental analysis of the visual system of the four-eyed fish -- Anableps microlepis. Vision Res. 5:269
- SETOLA, G. y SZEKELY, G. (1967): The presence of membrane specialization indicative of somato-dendritic synaptic junctions in the optic tectum of the frog. Exp. Brain Res. 4:237

- SHARMA, S.W. (1975): Development of the optic tectum in Brown trout. Vision in Fishes. New approach in research Ali M. A. Ed. Plenum Press pg:411
- SHARMA, S.W. (1980): The effect of bilateral partial tectal ablation on optic nerve innervation in adult -- goldfish. Brain Res. 183:453
- SLIGAR, C.M. y VONEIDA, T.J. (1976): Tectal afferents in the blind cave fish Astyanax hubbsi. J. Comp. Neurol. 165:107
- SMITH, C.U.M. (1972): El cerebro. Alianza Ed. Madrid
- SPACEK, J. y LIEBERMAN, A.R. (1977): Continuity between outer mitochondrial membranes and smooth endoplasmic reticulum in nervous tissue. Proc. XV Czechoslovak Conf. Electron Microsc. (Ed. V. Vlklický y J. - Ludvík) CSAV, Vol A:347
- SPACEK, J. y LIEBERMAN, A.R. (1980): Relationships between mitochondrial outer membranes and agranular reticulum in nervous tissue: ultrastructural observations and a new interpretation. J. Cell Sci. 46:129
- SPERRY, R.W. (1942): Reestablishment of visuomotor coordination by optic nerve regeneration. Anat. Rec 84:470
- SPERRY, R.W. (1945): Restoration of vision after uncrossing of optic nerves and after contralateral transposition of the eye. J. Neurophysiol. 8:15

SPERRY, R.W. (1948): Patterning of central synapses in regeneration of the optic nerve in teleosts. *Physiol. Zool.* 28:351

SPURR, A.R. (1969): A low-viscosity epoxy embedding medium for electron microscopy. *J. Ult. Res.* 26:31

STIEDA (1861): *Über des Rückenmark und einsele Theile des Gehirn von Exox lucius*. Diss. Dopart. (citado por P. Ramón y Cajal, 1899)

STUDNICKA, F.K. (1900): Untersuchungen über den bau des Ependyme der Nervosen central-organe. *Anat. Hefte* 15:301

SUTTERLIN, A.M. y PROSSER, C.L. (1970): Electrical properties of goldfish tectum. *J. Neurophysiol.* 33:36

SVAETICHIN, G.; NEGISHI, K. y FATECHAND, R. (1965): Cellular mechanisms of a Young-Herring visual system. Ciba Foundation Symposium on Physiology and Experimental Physiology of color vision. G.E.W. Walstenholme and I. Kinght, Ed. Churchill, Londres pg.:178

TENNYSON, V.A. y PAPPAS, G.D. (1962): An electron microscope of the fetal, early postnatal and adult rabbit. *Z. Zellforsch.* 56:595.

UCHIZONO, K. (1965): Characteristics of excitatory and inhibitory synapses in the central nervous system of the cat. *Nature, Londres* 207:642

VANEGAS, H. (1975): Cytoarchitecture and connetions of -

- VANEGAS, H.; AMAT, J. y ESSAYAG-MILLAN E. (1.973): Electrophysiological evidence of tectal affents to the fish eyes. Brain Res. 54:309
- VANEGAS, H.; AMAT, J. y ESSAYAG-MILLAN, E. (1974): Post-synaptic phenomena in optic tectum nervous following optic nerve estimation in fish. Brain Res. 77:25
- VANEGAS, H. y EBBESSON, S.O.E. (1973): Retinal projections in the perch-like teleost Eugerres plumieri. J. Comp. Neurol. 151:331
- VANEGAS, H. y EBBESSON, S.O.E. (1976): Telencephalic projections in two teleost species. J. Comp. Neurol. - 165:81
- VANEGAS, H.; ESSAYAG-MILLAN, E. y LAUFER, L. (1971): Excitability characteristics of field and unitary potentials in optic tectum of fish. Act. Cient. Venez. - 22:85
- VANEGAS, H; LAUFER, M. y AMAT, J.L.(1974): The optic tectum of a perciform teleost. I General configuration and cytoarchitecture. J. Comp. Neuro. 154:43
- VELASCO, V. (1978): Estructura y ultraestructura del bulbo olfatorio de la carpa (Cyprinus carpio). Tesina de licenciatura, Univ. de Sevilla.
- VIAULT (1876): Recherches histologiques sur la structure des centres nerveux des Plangiostomes. Arch. Zool. exper. et generale, Vol. V (citado por P. ramón y - Cajal, 1899)

- VILLANI, L.; CIANI, F. y CONTESTABILE, A. (1979): Electron microscope Histochemistry of acetylcholinesterase distribution in the optic tectum of teleosts. *J. Hirnforsch.* 20:539
- VILLEGAS, G.M. y FERNANDEZ, J. (1966): Permeability to thorium dioxide of the intercellular spaces of the frog cerebral hemisphere. *Exp. Neurol.* 15:18
- VONEIDA, T.J. y SLIGAR, C.H. (1976): A comparative study of retinal projections in two fishes: Astyanax hubbi (the blind cave fish), and Astyanax mexicanus. *J. Comp. Neurol.* 165:89
- WALBERG, F. (1966): Elongated vesicles in terminal boutons of the central nervous system, a result of aldehyde fixation. *Acta Anat.* 65:224
- WILZYNSKI, W. y NORTHCUTT, R.G. (1977): Afferents to the optic tectum of the leopard frog: an HRP study. *J. Comp. Neurol.* 173:219
- WYE-DVORAK, J.; MAROTTE, C.R. y MARK, R.F. (1979): Retinotectal reorganization in goldfish. I Effects of season, lighting conditions and size of fish. *Neuroscience* 4:789
- YOON, M. (1971): Reorganization of retinotectal projection following surgical operations on the optic tectum in goldfish. *Exp. Neurol.* 33:395
- ZADUNAISKY, J.A.; WALD, F. y DE ROBERTIS, E.D.P. (1963): Osmotic behaviour and ultrastructural modifications

in isolated frog brains. Exp. Neurol. 8:290

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES

INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

Juan Manuel Lara Prada
"Estructura y Ultraestructura del techo
óptico de la carpa, Cyprinus, Carpio,"

Sobresaliente

"cum laude"

5

Marzo

82

[Signature]

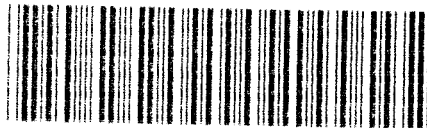
José María López

[Signature]

[Signature]

[Signature]

[Signature]



500292684

FBI E TO 044

292684