

## Aspectos históricos sobre la anatomía de la formación reticular

M. Balcells

Servicio de Neurología. Hospital Universitari del Sagrat Cor, Barcelona, España.

### RESUMEN

La formación reticular ha sido una de las últimas estructuras descritas de la neuroanatomía. No obstante, en la actualidad, no hay unanimidad en considerar qué componentes del sistema nervioso forman parte de esta estructura anatómica.

Los anatomistas clásicos, como Reil, Deiters, Burdach y Cajal, entre otros, han aportado de manera progresiva nuevos hallazgos en la descripción de esta estructura anatómica, pero han sido necesarias las aportaciones experimentales, en especial los estudios de Bremer, Moruzzi, Magoun y Jasper, para que la neurofisiología complemente y haga más comprensible la anatómica de la formación reticular.

### PALABRAS CLAVE

Historia de la anatomía, neurofisiología, cerveau isolé, sistema reticular activador ascendente

### Introducción

La descripción de la anatomía de la llamada formación reticular (FR) se inició a finales del siglo XIX tanto en su aspecto macro como microscópico. No obstante, la falta de una descripción concreta ha persistido hasta la actualidad.

Los estudios neurofisiológicos realizados durante la primera mitad del siglo XX han permitido una mejor comprensión de la estructura orgánica y de su función; por este motivo comentaremos, junto la descripción propiamente anatómica efectuada por los autores clásicos, una serie de artículos en los que se describen experiencias neurofisiológicas realizadas sobre esta formación.

### Desarrollo

Antecedentes de la descripción anatómica de la FR

Probablemente una de las primeras descripciones anatómicas referentes a lo que actualmente se conoce como FR la realizó Reil<sup>1</sup> en 1809. Este autor describió en el tronco cerebral un conjunto de formaciones de sustancia gris y fibras de sustancia blanca, algunas de estas últimas nacían de agrupaciones celulares anexas al suelo del IV ventrículo. Las fibras se agrupaban a lo largo del surco medial posterior y, conforme iban ascendiendo, estrechaban su

grosor, pasando por encima de la comisura de los pedúnculos cerebelosos superiores hasta alcanzar el tálamo.

Lenhossék<sup>2</sup>, en 1855, aplicó la denominación de *Processus* a una red de fibras y células nerviosas ubicadas en la parte superior de la médula y en todo el tronco cerebral. Este autor interpretó que las fibras nacían de las células de las astas anterior y posterior de la médula, así como de las formaciones equivalentes de estas en el tronco cerebral.

Deiters<sup>3</sup>, en 1865, fue el primero en utilizar la denominación de FR para un conjunto de agrupaciones de sustancia gris que se entremezclaban con fibras nerviosas dispuestas longitudinalmente en el tronco cerebral. Localizó estas formaciones junto a las vías piramidales igualmente ubicadas en esta región anatómica.

En 1877, Forel<sup>4</sup> realizó una revisión sobre el tema en el hombre, roedores y carnívoros, admitiendo que poco era lo que se conocía del origen y final de estas fibras alojadas en el tronco cerebral. Este autor afirmó que las mismas, en sentido ascendente, alcanzaban el núcleo rojo, el núcleo de Meynert y el núcleo del III par craneal.

En 1882, Burdach<sup>5</sup> describió en el tronco cerebral vías ascendentes con células intercaladas como las de la oliva bulbar, vías que conectaban con los tubérculos cuadrigé-

minos. Consideró que estas fibras procedían de la región rostral de las columnas grises anteriores de la médula.

Estas descripciones de Reil y Burdach, rudimentarias y poco detalladas, pueden interpretarse en la actualidad como esbozos de lo que hoy conocemos por FR en su vertiente ascendente.

Otra contribución parcial de la descripción de la FR se encuentra en la obra de Bechterew<sup>6</sup>. Este autor, en 1885, describió la conexión entre la oliva bulbar y el mesencéfalo, vía que denominó tracto central tegmental.

Diferenció núcleos en la formación reticular del puente, incluyendo entre los mismos el núcleo de Roller. En dichos núcleos finalizaban fibras procedentes de los cordones medulares lateral y posterior. Las conexiones rostrales más importantes de la FR, en su dirección ascendente, conectaban con el tubérculo cuadrigémino inferior con zonas adyacentes al III ventrículo y probablemente con el tálamo. La FR fue considerada como portadora de estímulos sensitivos procedentes de la médula espinal. Bechterew afirmó que la FR era un importante centro de reflejos, aunque el autor manifestó que desconocía la naturaleza de los mismos.

En 1885, Mislawski<sup>7</sup>, estimulando experimentalmente la FR a nivel bulbar, descubrió un centro respiratorio en el núcleo funicular anterior y otro vasomotor a nivel del núcleo central inferior.

Ramón y Cajal<sup>8</sup>, en su tratado *Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados*, publicado en 1897, describió la FR con detalle, sin atribuirle una función específica. En el apartado de la obra 'Configuración interior de la médula espinal', escribió:

El comportamiento de la sustancia gris varía algo en las distintas regiones de la médula... se advierte que la sustancia blanca ha invadido, fragmentando en haces independientes, la sustancia gris. Semejante invasión que se inicia ya en la región dorsal, pero que llega al súmmum en lo alto de la cervical y el bulbo raquídeo, da a la trama gris intercalar un aspecto reticulado (Processus reticularis de Lenhosék, padre). Nosotros llamamos a estos tabiques interfasciculares: foco gris intersticial.

Esta descripción corresponde a lo que posteriormente se ha denominado FR. Cajal sigue describiendo la conformación de la sustancia blanca en el bulbo:

Como la extensión de este territorio de sustancia blanca veteada de gris es muy grande, conviene segmentarlo en campos o áreas de límites convencionales. En general se la divide en dos campos: 1º Uno interno,

que se llama sustancia reticular blanca, por dominar en ella los haces verticales de tubos nerviosos, y cuyos límites son: el rafe por dentro, las raíces del hipogloso y las olivas por fuera, el núcleo del hipogloso por detrás y la vía piramidal por delante. 2º La sustancia reticular gris, campo extensísimo que tiene por frontera interna las raíces del hipogloso, por linde posterior la sustancia gris central y núcleos de los pares, el duodécimo y el noveno; por límite externo los focos del cordón de Burdach y la sustancia gelatinosa que bordea la raíz descendente del trigémino.

Cajal sigue describiendo la sustancia blanca, advirtiendo la presencia de células diseminadas algunas de ellas formando concentraciones, y se lee:

Así por detrás de las olivas y fuera del hipogloso, Kölliker halla abundancia de células de gran tamaño (núcleo magnocelular difuso de este autor, nucleus reticularis tegmenti de Bechterew). Delante del núcleo del hipogloso se ve también un acúmulo celular especial (núcleo de Roller).

En la mayoría de los textos clásicos de anatomía, a la FR se le adjudican denominaciones diferentes. En el texto de Testut y Latarjet, *Tratado de Anatomía Humana*<sup>9</sup>, un clásico de la anatomía, en su 9ª edición revisada en 1954, a la actual FR a nivel de la médula, se la identifica como fascículo lateral profundo y se lee:

... por dentro del fascículo piramidal cruzado y de la parte posterior del fascículo de Gowers, y amoldándose exactamente sobre la cara externa de la columna gris, se encuentra un cuarto fascículo, que se designa, por su situación, con el nombre de fascículo lateral profundo. Es el fascículo limitante lateral de Flechsig...

Testut y Latarjet relatan que las fibras proceden de las células cordonaes del asta anterior, lateral y posterior, son fibras finas entre 2 y 5 micras de diámetro y al salir de la sustancia gris siguen una dirección longitudinal, y después de un trayecto siempre muy corto penetran nuevamente en la sustancia gris; las fibras son calificadas como fibras de asociación longitudinales de trayecto corto, son fibras espino-espinales.

A nivel bulbar, la FR adquiere un desarrollo considerable. Sus límites son: en sentido sagital, la formación reticular del bulbo se extiende desde la cara posterior de la pirámide hasta los núcleos de sustancia gris que forman el suelo del IV ventrículo. En el sentido transversal se extiende, en ambas mitades del bulbo, desde el rafe hasta el cordón posterior o el cuerpo restiforme.

A nivel protuberancial los autores describen vías de asociación, o vías cortas, que establecen arcos reflejos que no

salen del tronco cerebral; al lado de estas vías de asociación bastante bien limitadas, se observan otras que no tienen una estructura uniforme. Se lee:

...existen igualmente vías descendentes que provienen de los tubérculos cuadrigéminos y terminan en los núcleos grises motores de la protuberancia.

El texto continúa:

La formación reticular del pedúnculo.- continuación de la sustancia reticular del bulbo y de la protuberancia, está constituida por columnitas de sustancia gris dispuestas en una red que engloba en sus mallas fibras longitudinales cruzadas a su vez por fibras arciformes y fibras radiadas. Esta formación aparece arriba en la unión del cerebro medio y la región infraóptica por una zona afilada, que es continuación del campo de Forel y en la región de la cinta de Reil media.

En este párrafo se insinúa, aunque no de manera concluyente, la relación de la FR con el tálamo.

Estado actual de la anatomía de la FR

En la actualidad no hay unanimidad en considerar qué componentes del sistema nervioso deberían formar parte de la formación reticular. En el tratado de anatomía de Gray, continuado por Williams y Warwick,<sup>10</sup> se comenta que unos autores aceptan como pertenecientes a la FR las áreas profundas del bulbo, puente y mesencéfalo, incluso algunos incluyen la sustancia gris del tronco cerebral, que califican de *centro reticular*, otros autores incluyen los núcleos del cerebelo, núcleo rojo y una gran mayoría los núcleos hipotalámicos.

Filogenéticamente la FR es una de las áreas más primitivas del sistema nervioso, y alrededor de la misma se han desarrollado las áreas más diferenciadas y organizadas de este sistema. La FR tiene especial importancia en la recepción de estímulos procedentes del medio exterior y del propio organismo, al tiempo que participa de manera muy importante en las respuestas a dichos estímulos<sup>10</sup>.

En la FR se encuentran múltiples áreas de sustancia gris y sustancia blanca; las neuronas de la sustancia gris se disponen en agrupaciones más o menos voluminosas. Las fibras tienen un diámetro más o menos uniforme, se disponen en sentido longitudinal, transversal o curvado.

La FR se extiende desde la parte alta de la médula cervical, tronco cerebral, mesencéfalo, tubérculos cuadrigéminos, diencéfalo, hipotálamo, subtálamo y tálamo.

Algunos núcleos están formados por células tipo Golgi II; sus axones son cortos y las dendritas están dispuestas en sentido perpendicular al tronco cerebral, su disposición anatómica se compara con radios de una rueda, los mismos abarcan la mitad de la sección del tronco cerebral; Moliner y Nauta<sup>11</sup> han denominado a esta disposición configuración "isodendrítica".

Las dendritas establecen sinapsis con los haces ascendentes y descendentes; los haces ascendentes se extienden por todo el tronco cerebral, alcanzando el hipotalámico y núcleos dorsales del tálamo. En sentido descendente se extienden hasta la sustancia gris intermedia de la médula.

En otras localizaciones las neuronas se ubican en los núcleos de los pares craneales y olivas bulbares, tienen axones cortos, las dendritas son muy ramificadas, cortas y sinuosas, y están dispuestas de tal forma que delimitan grupos celulares diferenciados, disposición denominada "idiodendrítica"<sup>10</sup>.

Existen igualmente neuronas con dendritas de grado intermedio de complejidad, se denominan neuronas "alodendríticas".

En la FR pueden delimitarse tres columnas longitudinales de células que se extienden a través del tronco cerebral hasta el hipotálamo y el tálamo en su núcleo dorsal. La primera columna ocupa la parte central de la formación. La columna media formada por células de tamaño intermedio y unas algo más grandes que configuran el núcleo gigantocelular del bulbo y del puente. En esta misma columna se encuentran los núcleos cereleus y subcereleus<sup>10</sup>.

La columna lateral la forman unas pocas células de pequeño tamaño, su agrupación forma dos núcleos, uno central y otro ventral que confluyen entre sí y contienen el núcleo ambiguo<sup>10</sup>.

Las conexiones aferentes a la FR proceden de la médula, de los pares craneales y del cerebelo. De las formaciones superiores recibe aferencias del córtex, del sistema límbico, del tálamo, subtálamo y cuerpo estriado<sup>10</sup>.

Las conexiones eferentes se dirigen a la médula, vías y centros del tronco cerebral, cerebelo, sustancia negra, núcleo rojo, núcleos hipotalámicos, subtalámicos, talámicos, y a través de estos con la corteza cerebral incluyendo la del sistema límbico<sup>10</sup>.

Como hemos comentado anteriormente, la anatomía de la FR queda mejor estructurada en base a los estudios realizados sobre su actividad neurofisiológica; el conoci-

miento de la función permite delimitar mejor la morfología o topografía de esta formación del sistema nervioso.

Entre los autores que más han contribuido al conocimiento de las funciones de la FR, destaca Frédéric Bremer (figura 1). Este investigador, en 1935, comunicó sus estudios sobre la actividad bioeléctrica del córtex cerebral y la fisiología del sueño.

El autor expone la técnica empleada para su estudio que denomina *cerveau isolé*; en esencia consiste en realizar en un gato, sometido a inhalación de éter, la sección del tronco cerebral a nivel de la protuberancia con el mesencéfalo, asegurando previamente la irrigación cerebral a través de los sistemas carotídeo y vertebrobasilar.

Por medio de un registro oscilográfico, comprobó que el telencéfalo mantenía una actividad bioeléctrica y que la misma era análoga a la del sueño normal; el telencéfalo mantenía su actividad bioeléctrica de manera espontánea y automática.

Bremer finaliza su artículo y escribe:

En resumen la desaferentización completa (a excepción de los nervios olfativos y ópticos) del cerebro en el gato, por una sección del tronco cerebral por detrás del III par, sección que deja el telencéfalo normalmente irrigado, determina inmediatamente un estado funcional que es semejante si no idéntico, al del sueño natural y barbitúrico. Este estado que persiste indefinidamente, se caracteriza por una miosis extrema, y una areflexia cortical olfativa y óptica contrastando con una actividad eléctrica espontánea intensa, regularmente periódica<sup>12</sup>.

Con este experimento se demostró que el cerebro debe recibir, para mantener el estado de vigilia, estímulos que proceden del tronco cerebral o que se forman en el mismo; la supresión de estos estímulos produce un estado de sueño permanente.

En su artículo *Nuevas investigaciones sobre el mecanismo del sueño*<sup>13</sup>, Bremer aportó nuevos conocimientos neurofisiológicos, que en estudios posteriores permitirían establecer la estructura orgánica de un intrincado sistema, que en el futuro se denominaría sistema o formación reticular.

En este artículo se exponen las diferencias entre las manifestaciones clínicas y electrobiológicas en el gato, tras la sección experimental del tronco a nivel ponto-mesencefálico y sección a nivel más inferior, a nivel bulbo-medular; quedando intactos por encima de esta última sección, el puente y el bulbo, con los pares craneales correspondientes (figura 2).



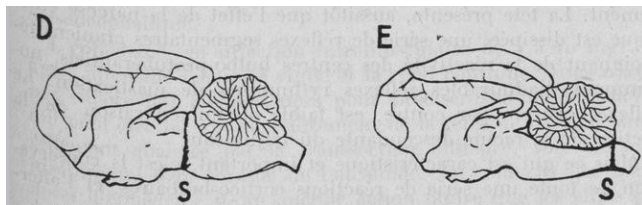
**Figura 1.** Frédéric Bremer (1892–1982). Imagen tomada de History of Medicine (NLM). U.S. National Library of Medicine, History of Medicine Division.

El resultado de la sección a nivel bulbar bajo, es muy diferente del resultado de la sección por encima del puente. En el primero de los casos la observación permite apreciar la conservación de una serie de funciones cortico-bulbares, que permiten la alternancia espontánea del estado de sueño y vigilia. En el animal con sección ponto-mesencefálica o alta, el estado de sueño es continuo, no hay alternancia sueño-vigilia.

Estas experiencias demuestran, según el autor, el papel de las influencias sensoriales sobre el córtex, que mantienen la actividad cerebral necesaria para el estado de vigilia; la actividad de las neuronas corticales se mantiene por un mecanismo reflejo a estímulos propioceptivos y exteroceptivos.

En otro artículo, Bremer expone las conclusiones de su experimentación sobre la actividad eléctrica de la corteza





**Figura 2.** Sección experimental del tronco a nivel ponto-mesencefálico y sección a nivel bulbo-medular<sup>13</sup>

cerebral en los estados de sueño y de vigilia en el gato<sup>14</sup>. El autor confirma que el animal tras sección bulbar, presenta estados alternantes de sueño y vigilia, y que las diferencias entre la actividad bioeléctrica cortical, entre uno y otro estado, muestran trazados con diferentes características. El córtex cerebral en reposo produce ondas homólogas a las ondas alfa de Berger del electroencefalograma humano.

El artículo finaliza textualmente con el siguiente párrafo:

... el estado de vigilia, se traduce por la desaparición más o menos completa de estas ondas de reposo y de su periodicidad de segundo orden. Son reemplazadas por ondas breves, de frecuencia y amplitud proporcional al grado de vigilancia (atención) indicado por el aspecto de las reacciones de los ojos del animal. La amplitud de las ondas breves (homólogas a las ondas beta de Berger).

Con este estudio queda claro que la sección bulbo–protuberancial ocasiona una desaferentización del córtex, entrando este en fase de sueño continuo. La sección a nivel bulbar permite la alternancia cortical de sueño y vigilia; con ello queda patente la existencia de un sistema activador, ubicado a nivel bulbar, cuya función es estimular la actividad cortical, función que nace en la FR en su parte activadora.

En relación con el origen y naturaleza de las ondas cerebrales, Bremer<sup>15</sup> concluye que las mismas son pulsaciones sincrónicas que ponen de manifiesto una autorritmicidad fundamental de un agregado de neuronas de la sustancia gris cortical. Para conformarse este ritmo precisa de la participación de los influjos procedentes de los núcleos talámicos, cuya actividad es sostenida o mantenida por los estímulos sensitivo, sensoriales y al mismo tiempo por estímulos de origen cortical.

Por ello se distinguen dos modalidades de actividad cortical, una espontánea propia, originada en las mismas neuronas del córtex y otra provocada por estímulos pro-

cedentes de los receptores sensoriales, propioceptivos y exteroceptivos.

En relación a la hipótesis de Bremer sobre la actividad bioeléctrica generada por el propia corteza cerebral, cuyo registro eléctrico muestra un trazado alfa del EEG, Kristiansen y Courtois<sup>16</sup> aportan sus experiencias y discuten si la actividad rítmica de la corteza cerebral depende de la interacción de las estructuras subcorticales sobre el córtex, o si este es capaz por sí mismo de tal actividad. Los autores realizan su estudio en el gato, comparando la actividad bioeléctrica con el córtex intacto, con el córtex desaferentizado post-talamotomía y en áreas del mismo córtex aisladas entre sí.

La actividad eléctrica espontánea registrada fue la de un ritmo alfa normal en las tres preparaciones experimentales. La actividad bioeléctrica cerebral a estímulos químicos o eléctricos, aplicados a estas preparaciones, fue la misma que la registrada en hemisferios cerebrales normales.

Las conclusiones del trabajo fueron: la actividad bioeléctrica rítmica semejante al ritmo alfa, es propia de la actividad del mismo córtex; este no precisa de los circuitos talamo-corticales para su actividad, no obstante cuando estos actúan pueden provocar cambios en la forma y amplitud del trazado.

Herbert Jasper<sup>17</sup> estudió los sistemas de proyección difusa sobre el córtex y la acción integrativa del sistema reticular talamo–cortical; sus funciones están en estrecha relación con el sistema reticular del tronco cerebral. La FR actúa produciendo una activación difusa e inespecífica sobre el cerebro provocando la acción de despertar, igualmente produce una activación de las funciones discriminativas.

La conclusión es que el sistema reticular talámico difuso, en sus conexiones corticales, tiene una organización topográfica y se nutre de impulsos aferentes y eferentes estrechamente relacionados con sistemas reguladores del hipotálamo, mesencéfalo, cuerpo estriado y del mismo córtex, coordinando así los mecanismos de la actividad cerebral.

G. Moruzzi y H.W. Magoun<sup>18</sup> estudiaron los cambios del trazado EEG en la preparación experimental del *cervau isolé* de Bremer (figura 3).

Los autores comprobaron que el trazado EEG, en animales de experimentación, ante estímulos aplicados a la formación reticular del tronco cerebral intacto, experimentaba cambios análogos a los registrados al entrar el animal en estado de vigilia.

El primer supuesto que se plantearon los autores fue si la sección del tronco cerebral a nivel mesencefálico, producía estado de sueño por desaferentización sensitiva, o por la interrupción de un sistema activador ascendente, ubicado en la formación reticular pontobulbar.

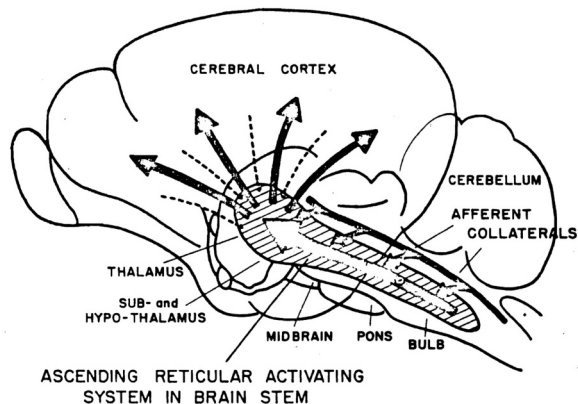
Moruzzi y Magoun practicaron, en el animal de experimentación, la sección de las vías sensitivas, a nivel de ambas zonas laterales del mesencéfalo, junto con la interrupción de los estímulos sensoriales procedentes del I y II pares craneales, pero respetando la FR; los autores comprobaron que el trazado EEG mostraba las características del estado de vigilia. Por el contrario en la sección en la base del diencéfalo y en la parte anterior del mesencéfalo, interrumpiendo la FR, y respetando las vías sensitivas hacia el córtex, el trazado EEG mostraba las características del estado de sueño. El experimento demostraba que la integridad de la FR, con su actividad estimulante sobre la corteza, era más importante para mantener el estado de vigilia que los estímulos procedentes de las vías sensitivas y sensoriales.

Los autores comprobaron que la estimulación de la FR a distintos niveles (bulbar medial, puente, tegmento mesencefálico, subtálamo y tálamo dorsal) provocaban desincronización del trazado EEG y aparición de descargas rápidas y de bajo voltaje.

Moruzzi y Magoun concluyeron que la reacción de despertar a un estímulo natural es debida a impulsos transmitidos por vías aferentes al cerebro a través de la FR, más que por la acción de impulsos sensitivos y sensoriales afe-



**Figura 3.** Giuseppe Moruzzi y H.W. Magoun, a su vuelta del "Coloquio de Moscú" (Colloquium on Electroencephalography and Higher Nervous System Activity, 1958). UCLA Neuroscience History Archives.



**Figura 4.** Esquema del sistema de activación reticular ascendente. En: Starzl TE, Taylor CW, Magoun HW. Collateral afferent excitation of reticular formation of brain stem. *J Neurophysiol* 1951;14:479-96.

rentes al córtex cerebral; en la FR existiría un sistema activador ascendente de la corteza cerebral (figura 4).

El descenso de la actividad del sistema reticular activador, por la acción de fármacos y lesiones estructurales experimentales, ocasionaba la presentación de somnolencia o sueño profundo.

Después de estas experiencias, se concluye que la idea conceptual de que el sueño es debido a la desaferentización sensitiva del cerebro; debe ampliarse a la interrupción de los estímulos de un sistema activador ascendente de la FR, que parecen más importantes para mantener el estado de vigilia, que los estímulos procedentes de las vías sensitivas. Este sistema activador se localiza en la FR de la parte baja central del tronco cerebral.

En 1956 Roger, Rossi y Zironoli<sup>19</sup> investigaron el valor de las aferencias sensitivas de los pares craneales en el mantenimiento del estado de vigilia. Utilizando la preparación de *cervau isolé* de Bremer, con sección del tronco a nivel bulbar. Estos autores comprobaron que la sección de las vías olfativas, ópticas, acústico-vestibulares y vagales no modificaban el estado de vigilia del animal de experimentación; pero la sección o destrucción del ganglio de Gasser, que suprimía las aferencias del trigémino, ocasionaba el estado clínico de sueño en el animal, así como el trazado característico en el registro EEG.

Estas experiencias permiten afirmar que el estado de vigilia es el resultado de la actividad de la FR que estimula la corteza cerebral; a la actividad de la FR se añaden los estí-

mulos exteroceptivos y propioceptivos del organismo; la actividad de la FR por sí sola no es suficiente para mantener al animal despierto.

Nauta y Kuypers<sup>20</sup> ampliaron los conocimientos anatómicos de las vías ascendentes de la FR del tronco cerebral. Estos autores identificaron numerosas fibras ascendentes en el tegmentum del tronco cerebral y mesencéfalo, formando parte del fascículo de Forel. Estas fibras las componen múltiples axones originados en la región medial magnocelular de la formación reticular del bulbo y del puente, entremezcladas con axones procedentes de la médula, del sistema trigeminal y numerosos axones procedentes de la oliva inferior; estas fibras se distribuyen por la sustancia gris periacueductal, tubérculos cuadrigéminos superiores, área pretectal, núcleo talámico intralaminar y subtálamo. La mayor parte de estas fibras alcanzan el hipotálamo, área preóptica y el núcleo septal-medial del tálamo. A nivel del córtex conectan con el sistema límbico, sistema que actúa controlando el sistema endocrinológico y las funciones autonómicas.

La formación reticular como estructura orgánico-funcional

De los diferentes estudios anatómicos se confirma que la FR la forman un conjunto de agrupaciones neuronales, más o menos específicas y entremezcladas. Las distintas agrupaciones neuronales se diferenciaron entre sí en base a la presencia de determinados neurotransmisores.

Se han identificado en la FR agrupaciones noradrenérgicas, dopaminérgicas, serotoninérgicas, colinérgicas e histaminérgicas; cada una con su actividad neurobiológica específica, efectuando a través de sus múltiples conexiones la modulación de funciones como el estado de vigilia y del sueño, motricidad, sensibilidad, funciones autonómicas y endocrinas, comportamiento afectivo y funciones cognitivas.

Una de las últimas aportaciones relacionadas con la actividad de la FR sobre la corteza cerebral se debe a Herbert H. Jasper,<sup>21</sup> el autor plantea la existencia de diferencias en la transmisión de impulsos al córtex por parte del sistema reticular activador. Según este autor, la FR desencadena una activación difusa inespecífica sobre toda la corteza cerebral, para provocar el estado de vigilia desde el estado de sueño o inconsciencia, y al mismo tiempo produce una activación cortical de índole discriminativa de las diferentes aferencias sensitivas.

Los estudios de Machne y Magoun<sup>22</sup> con microelectrodos colocados en el mono, han comprobado que en la FR talá-

mica durante la reacción de despertar, se produce, en algunas zonas, un aumento general de unidades de descarga estimulantes, al tiempo que en otras zonas se detectan claros signos de inhibición.

Prueba de ello es que en la estimulación de zonas que desencadenan una tempestad de movimientos, se registra un aumento de la actividad bioeléctrica, al tiempo que en otras zonas se detecta una inhibición de dicha actividad.

La actividad del trazado EEG al despertar está asociada a una compleja actividad neuronal, excitadora e inhibitoria, producida por la actividad de las propias células corticales.

En resumen, en la FR hay una confluencia de mensajes procedentes de gran variedad de fuentes, cuyo significado o información debe ser retenida, esto es necesario para efectuar una selección que permita efectuar una acción coordinada.

La importancia funcional de la FR se comprende al estudiar el conjunto de vías aferentes, eferentes e interconexiones de las mismas, a lo largo de toda su estructura anatómica, cuya delimitación no tiene un consenso específico. Las mencionadas interconexiones actúan modelando los estímulos aferentes, y con ello justifican que las vías eferentes puedan actuar sobre múltiples funciones del sistema nervioso.

Las vías eferentes de la FR están en contacto con el núcleo rojo, sustancia negra, cuerpo estriado, núcleos talámicos y córtex motor; controlan y modulan la actividad motora. Igualmente modulan las funciones sensitivas y el dolor a través de las conexiones con el haz espinotalámico y las raíces medulares posteriores<sup>23</sup>.

También intervienen en la regulación de las funciones autonómicas, bajo un control superior ubicado en la corteza orbitofrontal, entorrinal y estructuras límbicas.

La función de la FR está implicada en la regulación de los ritmos biológicos, y en las funciones cerebrales superiores y cognitivas a través de sus conexiones con el hipotálamo y sistema límbico<sup>23</sup>.

La desincronización cortical depende de la actividad de las formaciones reticulares aminérgicas y colinérgicas, situadas en el sistema activador ascendente. El estado de sueño profundo con ondas lentas y sincronizadas, depende de la actividad de núcleos del rafe de acción serotoninérgica; el sueño paradójico o REM depende de la función de células tanto adrenérgicas como colinérgicas, ubicadas en la parte central del núcleo cerúleo, células de ubicación protuberancial que actúan a modo de marcapasos.

## Conclusiones

Puede afirmarse que la configuración anatómica de la FR, carece de límites concretos; los estudiosos de la anatomía no han llegado a un consenso sobre qué formaciones del sistema nervioso forman parte de este sistema. El estudio del soporte neurofisiológico, mostrado en los artículos comentados, permiten un mejor conocimiento de esta compleja estructura del sistema nervioso.

## Conflicto de intereses

El autor declara no tener ningún conflicto de intereses.

## Bibliografía

1. Reil JC. Das verlängerte Rückenmark, die hinteren, seitlichen und vorderen Schenkel des kleinen Gehirns und die theils strangförmig, theils als Ganglienkette in der Axe des Rückenmarks und des Gehirns fortlaufende grau Substanz. Arch Physiol (Halle). 1809;9:485-524. Disponible en: <http://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=mdp.3901501194818;view=1up;seq=8>
2. Lenhossék J. Neue Untersuchungen über den feineren Bau des centralen Nervensystems des Menschen: I. Medulla spinalis und deren Bulbus rhachiticus. Denkschr math-naturwiss Kl Akad Wiss Wien. 1855;10:1-69.
3. Deiters O. Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig: Friedrich Vieweg;1865. Disponible en: [https://archive.org/stream/untersuchungen00deit/untersuchungen00deit\\_djvu.txt](https://archive.org/stream/untersuchungen00deit/untersuchungen00deit_djvu.txt)
4. Forel A. Untersuchungen über die Haubenregion und ihre oberen Verknüpfungen im Gehirn des Menschen und einiger Säugethiere, mit Beiträgen zu den Methoden der Gehirnuntersuchung. Arch Psychiatr Nervenkr. 1877;7:393-495.
5. Burdach KF. Vom Baue und Leben des Gehirns. Vol. 2. Leipzig: Dyk; 1822. p.327. Disponible en: [http://reader.digitale-sammlungen.de/de/fs1/object/display/bsb10620412\\_00005.html](http://reader.digitale-sammlungen.de/de/fs1/object/display/bsb10620412_00005.html)
6. Bechterew W. Über eine bisher unbekannte Verbindung der großen Olive mit dem Großhirn. Neur Cbl. 1885;4:194-6.
7. Meyer A. Historical aspects of cerebral anatomy. Londres: Oxford University Press;1971. p.71
8. Ramón y Cajal S. Histología del sistema nervioso y de los vertebrados. Alicante: Instituto de Neurociencias;1992. p. 227, 2345 (Vol. 1); p.22-3 (Vol. 2) Pasik P, Pasik T, trad. Textures of the nervous system of man and the vertebrates. Slovenia: Springer;2000].
9. Testut L, Latarjet A. Anatomía humana. Vol. 3. Barcelona: Salvat; 1994. p.684,742-3,806,899-900.
10. Williams P, Warwick R. Gray Anatomía. Barcelona: Salvat; 1985. p. 1038-46.
11. Ramón-Moliner E, Nauta WJ. The isodendritic core of the brain stem. J Comp Neurol. 1966 Mar;126(3):311-35.
12. Bremer, F. Cerveau isolé et physiologie du sommeil. C R Soc Biol (Paris). 1935;118:1235-41. Disponible en: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6541920p/f1259.image>
13. Bremer F. Nouvelles recherches sur le mécanisme du sommeil. C R Soc Biol (Paris). 1936;122:460-4. Disponible en: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6541907t/f470.image>
14. Bremer, F. Activité électrique du cortex cérébral dans les états de sommeil et de veille chez le chat. C R Soc Biol (Paris). 1936;122:464-7. Disponible en: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6541907t/f474.image>
15. Bremer Considérations sur l'origine et la nature des ondes cérébrales Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 1949;1:177-93.
16. Kristiansen K, Courtois G. Rhythmic electrical activity from isolated cerebral cortex. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 1949;1:265-72.
17. Jasper H. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular system. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 1949;1:405-20.
18. Moruzzi G, Magoun HW. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 1949;1:455-73.
19. Roger A, Rossi GF, Zirondoli A. Le rôle des afférences des nerfs crâniens dans le maintien de l'état vigile de la préparation encephale isolé. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 1956;8:1-13.
20. Nauta WJH, Kuypers HGJM. Some ascending pathways in the brain stem reticular formation. En: Jasper H, Proctor LD, Knighton RS, Noshay WC, Costello RT, editores. Reticular formation of the brain. Boston: Little Brown; 1958. p. 3-28.
21. Jasper H. Recent advances in our understanding of ascending activities of the reticular system. En: Jasper H, Proctor LD, Knighton RS, Noshay WC, Costello RT, editores. Reticular formation of the brain. Boston: Little Brown; 1958. p. 319-31.
22. Machne X, Calma I, Magoun HW. Unit activity of central cephalic brain stem in EEG arousal. J Neurophysiol. 1955 Nov;18(6):547-58.
23. Saper CB. Regulación de la sensibilidad, el movimiento y la conciencia por el tronco encefálico. En: Kandel ER Schwartz JH, Jessell TM, editores. Principios de neurociencias. Madrid: MacGraw-Hill; 2001. p. 889-909.