Formación reticular

CONCEPTOS GENERALES

Se denomina **formación reticular** al conjunto de neuronas ubicadas en el tegmento del tronco del encéfalo y que no forman parte de núcleos específicos de los nervios craneales u otros núcleos bien definidos como los núcleos del puente, los núcleos sensitivos de las vías sensoriales o los colículos. Puede decirse que llena todo el espacio entre los núcleos mencionados y los tractos nerviosos que transitan por el tronco del encéfalo. La forma y la disposición de sus neuronas semeja una red o retícula, y de ahí procede el nombre que le dieron los primeros neuroanatomistas. Por su extremo rostral, la formación reticular troncoencefálica se continúa con los núcleos intralaminares del tálamo y, por su extremo caudal, se prolonga en la sustancia gris intermedia de la médula espinal.

Como habrá ocasión de ver, la formación reticular va estar conectada de modo directo o indirecto con todos los niveles del sistema nervioso; este hecho, junto con su posición estratégica dentro del gran pasillo de comunicación que representa el tronco del encéfalo, explica su contribución a la regulación de múltiples funciones.

Desde el punto de vista estructural, las **neuronas reticulares** pueden ser pequeñas, medianas o grandes. En ocasiones, se agrupan por tamaño y dan lugar a poblaciones que se denominarán *parvocelulares* o *gigantocelulares*. Una característica singular de estas neuronas es que tienen un árbol dendrítico muy grande que se extiende por una amplia superficie. Debido a ello, pueden recibir e integrar sinapsis de múltiples fuentes. Los axones de las neuronas reticulares pueden ser cortos o largos y, generalmente, siguen trayectos ascendentes o descendentes. Tanto los axones cortos como los largos dan múltiples colaterales que contribuyen a integrar las distintas neuronas de la formación reticular; por ello, puede decirse que la formación reticular es una estructura unitaria que funciona globalmente. Mediante los axones largos ascendentes, la formación reticular se proyecta hacia el diencéfalo, los ganglios basales y la corteza cerebral. Mediante los axones descendentes, se proyecta hacia la médula espinal.

ORGANIZACIÓN NUCLEAR

Las neuronas de la formación reticular han sido estudiadas con muy diferentes métodos. Progresivamente, se ha ido observando que la formación reticular no está organizada al azar, sino que sus neuronas, en virtud de su citoarquitectura, de sus conexiones o de su actividad funcional, se pueden agrupar en poblaciones más o menos definidas que han sido denominadas **núcleos reticulares**. En la actualidad, existe un cierto consenso en el hecho de que estos núcleos están organizados, a cada lado, en tres bandas que siguen el eje mayor del tronco del encéfalo: **banda medial**, **banda intermedia** y **banda lateral** (Fig. 12-1).

Antes de continuar con esta descripción, es preciso señalar aquí que las neuronas de la formación reticular utilizan diferentes neurotransmisores. Aquellas neuronas que utilizan un determinado neurotransmisor (noradrenalina, acetilcolina, dopamina, serotonina, etc.) se organizan en poblaciones denominadas *grupos*. Estos grupos neuronales (serotoninérgicos, noradrenérgicos, etc.) pueden coincidir con los núcleos de las bandas, ser parte de ellos o ser independientes; dado que se encuentran también en diferentes partes del cerebro, se estudiarán aparte en otro capítulo (v. Cap. 18).

Banda reticular medial o núcleos del rafe

La banda medial, como su nombre indica, ocupa el rafe troncoencefálico, extendiéndose desde la porción caudal del bulbo raquídeo hasta el límite rostral del mesencéfalo.

Se trata de núcleos bien definidos que se caracterizan por producir el neurotransmisor *serotonina* y ser, por lo tanto, el origen de las vías serotoninérgicas.

En el bulbo raquídeo, se observan el **núcleo pálido** y el **núcleo oscuro**, ocupando el primero una posición ventral con respecto al segundo.

En el puente, se encuentran el **núcleo magno del rafe** y el **núcleo pontino del rafe**. El magno del rafe, voluminoso como indica su nombre, ocupa una posición caudal e invade el bulbo raquídeo; el pontino del rafe se dispone más rostralmente.

En el mesencéfalo, se observan el **núcleo dorsal del rafe** y el **núcleo central superior**. El núcleo dorsal del rafe se sitúa en la parte ventral de la sustancia gris periacueductal, de la que es una diferenciación. El núcleo central superior ocupa gran parte del rafe de la zona tegmental.

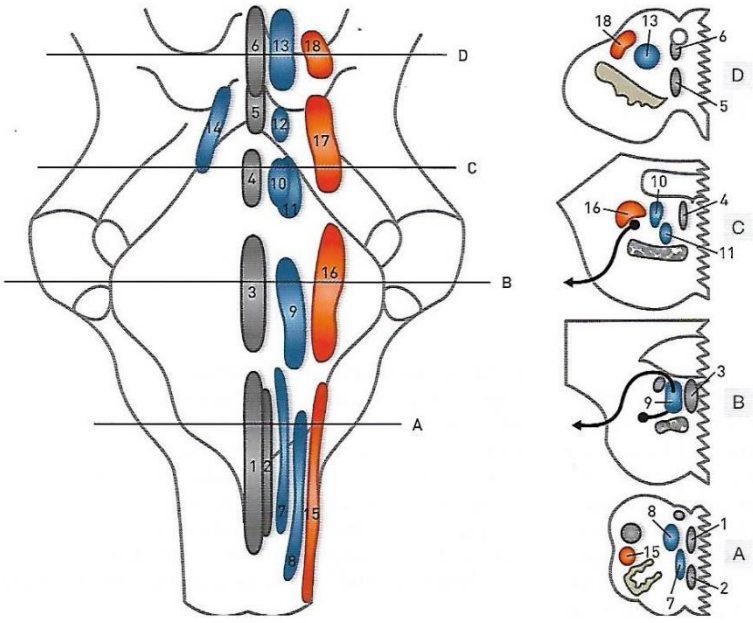

Figura 12-1. Representación esquemática de los núcleos de la formación reticular. En la imagen de la izquierda, se observa la organización longitudinal en bandas: banda medial (gris); banda intermedia (azul); banda lateral (rojo). En la imagen de la derecha, se representan algunos de estos núcleos en cuatro niveles transversales del tronco del encéfalo (**A, B, C, D**). Banda medial: núcleo oscuro (1); núcleo pálido (2); núcleo magno del rafe (3); núcleo pontino del rafe (4); núcleo central superior (5); núcleo dorsal del rafe (6). Banda intermedia: núcleo reticular paramediano (7); núcleo reticular central del bulbo (8); núcleo reticular gigantocelular (9); núcleo reticular caudal del puente (10); núcleo reticulotegmental del puente (11); núcleo reticular oral del puente (12); núcleo cuneiforme (13); locus cerúleo (14). Banda lateral: núcleo reticular lateral del bulbo (15); núcleo reticular parvocelular (16); núcleos parabraquiales (17); núcleo tegmental pedunculopontino (18).

Banda reticular intermedia

Las bandas intermedias se intercalan, a cada lado, entre la banda medial y la banda lateral, ocupando toda la altura del tronco del encéfalo.

En el bulbo raquídeo, se encuentran el **núcleo reticular paramediano** (inmediatamente lateral al oscuro) y el **núcleo reticular central del bulbo**.

En el tránsito bulbopontino, se observa el **núcleo reticular gigantocelular**, una población bien definida que, como indica su nombre, está formada mayoritariamente por neuronas con soma grande.

En el puente, se disponen el **núcleo reticular oral del puente**, el **núcleo reticular caudal del puente** y el **núcleo reticulotegmental del puente** (medial al caudal).

En el mesencéfalo, se encuentran los núcleos reticulares mesencefálicos (núcleo cuneiforme, núcleo subcuneiforme y profundo).

Numerosos autores incluyen dentro de la banda intermedia a un núcleo de singular interés: el **locus cerúleo**. Se trata de un núcleo fuertemente pigmentado que se asoma al suelo del cuarto ventrículo en la zona de tránsito entre el puente y el mesencéfalo. Sus neuronas sintetizan *noradrenalina* y forman el denominado *grupo A6*.

Banda reticular lateral

Las bandas laterales ocupan la franja más externa del tegmento troncoencefálico desde la parte caudal del bulbo hasta el mesencéfalo. La mayor parte de los núcleos están formados por neuronas de tamaño pequeño.

En el bulbo, se observa, extendiéndose por toda su longitud, el **núcleo reticular lateral del bulbo**.

En el puente, se encuentra el núcleo **reticular parvocelular**, que se dispone en la proximidad de los núcleos motores del facial y del trigémino.

En el mesencéfalo, y por detrás del lemnisco, se encuentran los **núcleos parabraquiales medial y lateral** y el **núcleo tegmental pedunculopontino**. Los núcleos parabraquiales (área parabraquial) se sitúan en la parte baja del mesencéfalo junto al pedúnculo cerebeloso superior, de donde reciben su nombre. El núcleo tegmental pedunculopontino ocupa una posición más rostral.

CONEXIONES

Dada su situación estratégica en el gran pasillo de interconexión neural que es el tronco del encéfalo, la formación reticular constituye un sistema de integración de varios tipos de información procedente de todos los sistemas sensoriales y de la corteza cerebral, el diencéfalo, el sistema límbico y el cerebelo. Prácticamente la totalidad del sistema nervioso influye sobre la formación reticular; a su vez, las neuronas reticulares proyectan axones sobre casi todo el sistema nervioso y, de ese modo, modulan múltiples funciones (Fig. 12-2).

Algunos núcleos de las bandas reticulares tienen conexiones específicas o preferentes, no muy bien caracterizados en el cerebro humano, y, por lo tanto, se realizará una visión de conjunto de las conexiones. Al analizar algunas funciones de la formación reticular, se insistirá en aquellos núcleos o grupos neuronales que están más directamente implicados en cada una de ellas.

Entradas a la formación reticular (aferencias)

La formación reticular recibe axones procedentes de la médula espinal, de núcleos del tronco del encéfalo, del cerebelo, del diencéfalo, de los núcleos basales, del sistema límbico y de la corteza cerebral.

Aferencias de la médula espinal

Las **fibras espinorreticulares** se desprenden del tracto espinotalámico durante el trayecto por el tronco del encéfalo. Forman parte de una vía de proyección al tálamo (vía espinorreticulotalámica) especializada en la transmisión de aspectos de la sensibilidad térmica y dolorosa.

Aferencias del tronco del encéfalo

Los núcleos sensitivos de los pares craneales (el núcleo espinal del trigémino, el núcleo solitario y el núcleo vestibular) u otros núcleos sensitivos, como el núcleo grácil y cuneado, dan colaterales a la formación reticular. Las fibras procedentes del núcleo solitario aportan información visceral a la formación reticular. Como, a su vez, la formación reticular da colaterales a los núcleos motores y vegetativos del tronco del encéfalo, ésta se transforma en un mediador de numerosos reflejos suprasegmentarios.

El colículo superior establece importantes conexiones con la formación reticular que forman parte de los circuitos de control de los movimientos oculares.

La sustancia gris periacueductal da colaterales a la formación reticular que contribuyen a los mecanismos de regulación del dolor.

La sustancia negra, como parte de los núcleos basales, envía colaterales axónicas a la formación reticular mesencefálica que participan en el control de los movimientos automáticos.

Aferencias del cerebelo

El espinocerebelo envía conexiones extensas a la formación reticular (**fibras cerebelorreticulares**). Constituyen un sistema de control indirecto sobre las motoneuronas de los núcleos motores del tronco del encéfalo y de la médula espinal.

Aferencias del cerebro

El hipotálamo y el sistema límbico –especialmente, la amígdala y los núcleos septales– envían fibras a la formación reticular mesencefálica. Estas conexiones median en la regulación de las funciones vegetativas, así como en la influencia que las emociones y las motivaciones ejercen sobre los núcleos motores y los núcleos del sistema autónomo.

Las áreas motoras de la corteza cerebral envían **fibras corticorreticulares** que terminan, preferentemente, en las zonas de la formación reticular, de donde parten los tractos reticuloespinales. Forman parte de una importante vía motora denominada *corticorreticuloespinal.*

Salidas de la formación reticular (eferencias)

Las fibras eferentes de la formación reticular pueden ser clasificadas en: *ascendentes, descendentes, cerebelosas* y *propias del tronco del encéfalo.*

Fibras ascendentes

Las fibras ascendentes proyectan sobre gran parte de las formaciones cerebrales: el tálamo, el hipotálamo,

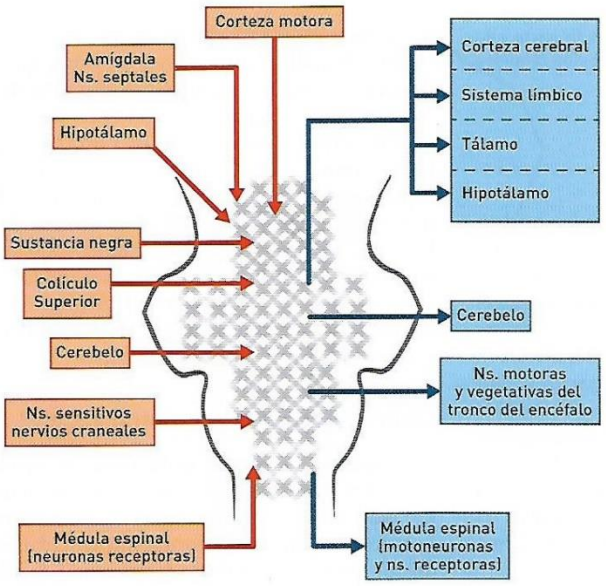

Figura 12-2. Esquema de las conexiones de entrada (rojo) y de salida (azul) de la formación reticular.

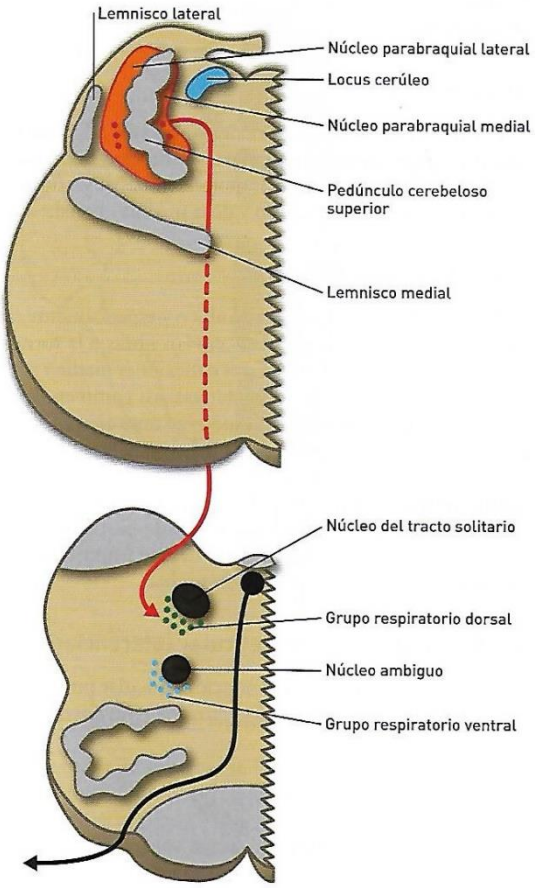

Figura 12-3. Representación esquemática de los grupos neuronales que constituyen el centro respiratorio. En la imagen de arriba, se representa una sección transversal de la parte alta del puente; en la imagen inferior, una sección del bulbo raquídeo (v. explicación en el texto).

los núcleos basales, el sistema límbico y la corteza cerebral.

Las proyecciones talámicas terminan sobre los núcleos intralaminares, que se convierten en una importante estación sináptica de enlace con la corteza cerebral. Numerosas fibras terminan en el hipotálamo. Las proyecciones directas a la corteza cerebral son extraordinariamente extensas y difusas; prácticamente todas las áreas corticales reciben aferencias de la formación reticular. En su trayecto, se desprenden numerosas colaterales, también muy difusas, para el sistema límbico y los núcleos basales. Estas proyecciones son de gran importancia para el mantenimiento de la actividad cortical y, en consecuencia, de los estados conscientes y de atención. Además, muchas de ellas forman parte de las vías monoaminérgicas ascendentes que modulan de forma difusa la actividad nerviosa central.

Fibras descendentes

Las fibras descendentes proyectan a la médula espinal mediante los **tractos reticuloespinales**. Estos tractos tienen su origen en la formación reticular del puente (**tracto pontorreticuloespinal**) y en la del bulbo raquídeo (**tracto bulborreticuloespinal**). Constituyen parte de las vías motoras centrales que regulan la actividad de las motoneuronas alfa y gamma, y se describen con aquéllas en el capítulo correspondiente (v. Cap. 29). Estos tractos dan también colaterales a los núcleos receptores sensitivos del asta posterior, contribuyendo a regular la transmisión del dolor. Su papel en el control de la sensibilidad y de la actividad motora durante el sueño se analiza en el capítulo 33.

Fibras cerebelosas

Las fibras cerebelosas forman el **tracto reticulocerebeloso**, que, desde varios núcleos de la formación reticular, alcanza el cerebelo por el pedúnculo cerebeloso inferior y contribuye a la función reguladora de este último órgano. Estos núcleos reciben aferencias espinorreticulares, de la corteza cerebral, de los núcleos vestibulares y del colículo superior.

Fibras propias

Las fibras propias son axones cortos que conectan con los núcleos motores y vegetativos del tronco del encéfalo. Forman parte de la cadena neuronal de circulación de las actividades reflejas que implican a los nervios craneales y que han sido descritas anteriormente.

SÍNTESIS FUNCIONAL

Generalidades

La formación reticular participa en la modulación y control de múltiples funciones nerviosas que se analizan de manera específica en diferentes capítulos de este libro.

Entre ellas, destacan las siguientes: control del movimiento corporal y de los ojos (v. Cap. 29); regulación de reflejos troncoencefálicos, control del ritmo vigilia-sueño y, por lo tanto, de los estados de consciencia (v. Cap. 33); modulación de la percepción del dolor (v. Cap. 21); regulación de las emociones, principalmente de los estados de ánimo (v. Cap. 32); y control de la actividad visceral, incluyendo funciones vitales como la respiración y la función cardíaca. Este último aspecto se desarrolla a continuación dentro de este capítulo.

Centros y circuitos del control visceral

La formación reticular contribuye a la regulación de las funciones de las vísceras y del estado de contracción de los vasos sanguíneos. Esta función se comprende bien si se tiene presente que la formación reticular sirve de mediador entre el hipotálamo (gran centro regulador de las

funciones autónomas) y el sistema límbico, por un lado, y los núcleos vegetativos del tronco del encéfalo y de la médula espinal, por otro. Esta mediación se ejerce continuamente para mantener una actividad visceral apropiada y constante. Y se manifiesta de modo especial cuando, ante determinadas situaciones emocionales, el sujeto responde con alteraciones del ritmo cardíaco, de la movilidad digestiva, de la secreción salival o de la sudoración.

Dos funciones merecen especial atención: el *control de la respiración* y el *control cardiovascular*.

Centro respiratorio

El denominado **centro respiratorio** (Fig. 12-3) está formado por una red de grupos neuronales distribuidos por algunas regiones de la formación reticular a los que se les ha dado nombres singulares. Hay tres grupos de neuronas: el **grupo respiratorio ventral**, el **grupo respiratorio dorsal** y el **centro neumotáxico**. Los dos primeros se encuentran en el bulbo raquídeo, y el último, en el tránsito entre el puente y el mesencéfalo. Su función es regular las dos fases de la respiración y el ritmo respiratorio.

El grupo respiratorio ventral corresponde a neuronas dispuestas por delante del núcleo ambiguo. No se conoce bien la función exacta de este grupo de neuronas; algunos datos apuntan a que, durante la respiración normal, están inactivas, y sólo se pondrían en funcionamiento cuando se requiriera una mayor ventilación pulmonar.

El grupo respiratorio dorsal incluye neuronas pertenecientes al núcleo del tracto solitario y de la formación reticular vecina. Este grupo genera el ritmo básico respiratorio y su estimulación provoca una respuesta inspiradora.

El llamado **centro neumotáxico** está formado por neuronas de los núcleos parabraquiales del mesencéfalo. Su función primordial es regular la actividad del grupo respiratorio dorsal limitando la inspiración y aumentando la frecuencia respiratoria.

Todos los grupos respiratorios reciben información directa del núcleo del tracto solitario, que, como se sabe, es el lugar donde terminan las aferencias procedentes del vago y del glosofaríngeo que aportan fibras que provienen de los quimiorreceptores carotídeo y aórtico, y de los receptores de distensión de las paredes bronquiales. Por otro lado, el centro respiratorio emite axones hacia las motoneuronas que activan los músculos de la respiración, como el núcleo motor del frénico y las motoneuronas de la parte alta de la médula cervical. El centro respiratorio mantiene una actividad constante de base que puede ser modificada según las variaciones que detectan los receptores periféricos. El funcionamiento detallado de estos mecanismos corresponde a los tratados de fisiología.

Centro cardiovascular

El **centro cardiovascular** (Fig. 12-4) está formado por una red en la que participan grupos neuronales situados en las bandas lateral e intermedia del bulbo raquídeo. Se han

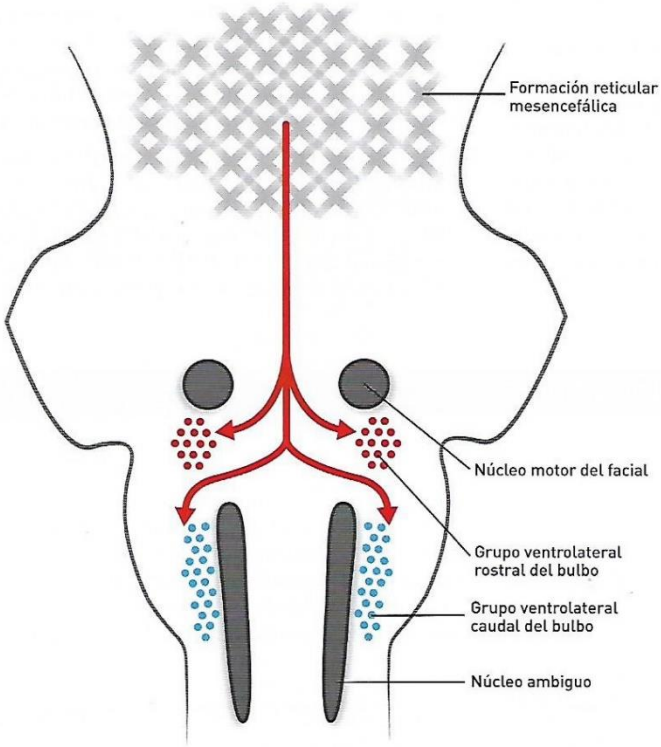

Figura 12-4. Representación esquemática, en una visión longitudinal del tronco del encéfalo, de los grupos neuronales que configuran el centro cardiovascular. Las aferencias procedentes de la formación reticular mesencefálica están representadas en rojo (v. explicación en el texto).

definido dos grupos funcionales: el **grupo ventrolateral rostral del bulbo** y el **grupo ventrolateral caudal del bulbo**. El grupo noradrenérgico A5 (v. Cap. 18) parece estar implicado también en la regulación cardiovascular, pero su papel exacto no es bien conocido. Los dos grupos tienen efectos antagónicos.

El grupo ventrolateral caudal del bulbo incluye neuronas próximas al núcleo ambiguo. Es un centro que produce vasodilatación y disminución de la frecuencia cardíaca. Su lesión experimental produce hipertensión y taquicardia. Las neuronas de este grupo utilizan varios neurotransmisores, entre ellos noradrenalina; de hecho, parte de él puede estar integrado en el grupo noradrenérgico A1.

El grupo ventrolateral rostral del bulbo corresponde a neuronas dispuestas caudalmente al núcleo motor del facial. Estas neuronas ejercen un efecto de vasoconstricción e incremento de la frecuencia cardíaca. Su lesión experimental provoca hipotensión y bradicardia.

Este grupo de neuronas utiliza adrenalina y glutamato como neurotransmisores y coincide parcialmente con el grupo adrenérgico C1.

El centro cardiovascular recibe aferencias del núcleo del tracto solitario, por donde le llega –a través de los nervios vago y glosofaríngeo– la información de los barorreceptores carotídeo y aórtico.

Sus neuronas tienen actividad espontánea como marcapasos y reciben influencias reguladoras de niveles más altos, como la formación reticular mesencefálica (especialmente, los núcleos parabraquiales), la sustancia gris periacueductal y el hipotálamo.

RESUMEN

- La **formación reticular** (FR) es el conjunto de neuronas del tronco del encéfalo que no forman parte de núcleos específicos de pares craneales o de núcleos asociados a vías nerviosas. Sus neuronas tienen un árbol dendrítico amplio que sirve para recibir señales de múltiples fuentes; sus axones ascendentes conectan con el cerebro y los descendentes con la médula espinal, al tiempo que dan colaterales para otras neuronas reticulares o de los núcleos del troncoencéfalo. La FR es una estructura integradora de la actividad nerviosa.
- En razón de su citoarquitectura, conexiones y actividad funcional, la FR puede dividirse en poblaciones neuronales más o menos definidas (**núcleos reticulares**). Estos núcleos se organizan en tres bandas longitudinales que se extienden por el tegmento a cada lado de la línea media: **banda medial** (**núcleos del rafe**), **banda intermedia** y **banda lateral**. Muchos de estos núcleos coinciden o forman parte de grupos de neuronas que utilizan determinados neurotransmisores monoaminérgicos que ejercen un efecto modulador difuso sobre la actividad del sistema nervioso y que son analizados en detalle en el capítulo 18.
- La FR recibe *aferencias* de la médula espinal (fibras espinorreticulares), de los núcleos sensitivos del tronco del encéfalo, la sustancia gris periacueductal, el colículo superior, la sustancia negra, el cerebelo, el hipotálamo, la amígdala, los núcleos septales y las áreas motoras corticales (fibras corticorreticulares).
- Por otro lado, la FR emite axones *eferentes* ascendentes hacia gran parte de las estructuras cerebrales; numerosas fibras terminan sobre los núcleos intralaminares del tálamo que constituyen una estación de enlace de la FR con la corteza cerebral. Los axones descendentes proyectan a los núcleos motores y sensitivos de la médula espinal (tractos reticuloespinales). Otras fibras van al cerebelo (tracto reticulocerebeloso) y otras, cortas, terminan sobre núcleos motores o vegetativos de los nervios craneales, y están al servicio de diversos reflejos.
- La FR ejerce una acción integradora y moduladora de gran parte de las actividades nerviosas, entre las que destacan: el control del movimiento, la regulación del ritmo vigilia-sueño –y los estados de consciencia–, la percepción del dolor, los estados emocionales, la regulación visceral y el control cardiorrespiratorio.