

29/25



# Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

ANALISIS ULTRAESTRUCTURAL DE LAS CELULAS DEL CAMPO  
TEGMENTAL GIGANTOCELULAR DEL GATO

TESIS PROFESIONAL  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G O  
P R E S E N T A :  
MARIA DEL CARMEN LOPEZ NARANJO

**FALLA DE ORIGEN**

Ciudad Universitaria MEXICO, D.F. 1989.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## INDICE.

1.- Resumen . . . . .	1
2.- Introducción. . . . .	3
3.- Antecedentes. . . . .	5
3.1.- Anatomía y Arquitectura de la formación reticular . . . . .	5
3.2.- Límites de la formación reticular . . . . .	11
3.3.- Citología . . . . .	13
3.4.- Citarquitectura. . . . .	14
3.5.- Histología y organización interna . . . . .	16
3.6.- Las conexiones de la formación reticular. . . . .	21
3.7.- Fisiología de la formación reticular. . . . .	26
3.8.- Influjos reticulares descendentes . . . . .	30
3.9.- Influjos reticulares ascendentes. . . . .	33
4.- Objetivo. . . . .	40
5.- Material y método . . . . .	41
6.- Resultados. . . . .	49
6.1.-Célula gigante . . . . .	49
6.2.-Célula grande . . . . .	55
6.3.-Célula mediana . . . . .	59
6.4.-Célula pequeña . . . . .	62
7.- Discusión . . . . .	69
8.-Conclusiones . . . . .	74
9.-Bibliografía . . . . .	75

## 1. - RESUMEN.

Con el fin de ampliar los estudios y las técnicas que nos permitan una mejor comprensión de la formación reticular se realizó un análisis ultraestructural de las células del campo tegmental giganteocelular (CTG).

Se tipifican las células del CTG que han sido descritas como gigantes, grandes, medianas y pequeñas según los métodos de Hissi y de Golgi para microscopía retinica; sin embargo, no se han realizado estudios de microscopía electrónica en esta región del tallo cerebral.

En este estudio se analizó ultraestructuralmente la formación reticular pontina del gato.

La técnica de perfusión que se realizó para este estudio fue la de Chan-Palay (1976), en la que se utilizaron 3 gatos adultos jóvenes para el desarrollo del proyecto.

Posteriormente se diseccionó el cerebro y se tomó una muestra que se fijó durante 48 horas, se tomó la porción del tejido de interés y se procesó con el método rápido para microscopía electrónica, donde se obtuvieron cortes semifinos y finos.

Los semifinos se tiñeron con azul de toluidina y los ultrafinos se contrastaron con acetato de uranilo-citrato de plomo para su posterior observación.

Se tomaron las microfotografías electrónicas que permitieron observar las características ultraestructurales de las células que forman parte esencial de la formación reticular pontina, especialmente la parte rostral del CTG.

Algunos de los resultados más sobresalientes fueron los siguientes: En las neuronas gigantes ( $>70 \mu\text{m}$ ) se observan mitocondrias con estructura relativamente compacta con crestas bien delimitadas, membranas paralelas y sustancia estromática bien identificable.

Abunda el retículo endoplásmico rugoso, no hay cisternas planas ni dilatadas y se distinguen perfectamente las crestas y los ribosomas.

Las membranas fundamentales de la envoltura nuclear son paralelas y sin expansiones, algunas veces es posible observar poros y en su totalidad presentan una o dos invaginaciones, con escurrimientos extendidos hasta el citoplasma, las cuales conectan la cisterna perinuclear con el retículo endoplásmico y el espacio intersticial.

La membrana celular es por lo regular completa e ininterrumpida.

El núcleo tiene contenido uniforme y finamente granular con un nucleolo bastante evidente, esférico y casi central que resalta en la palidez nuclear.

Las células no se retraen de modo que el espacio intercelular no se hincha ni se ensancha por lo que es uniforme.

La membrana citoplasmática no presenta interrupciones, es bastante regular.

En las células grandes (55  $\mu$ m) sigue un patrón parecido, el citoplasma es compacto, el núcleo rico en material genético presenta una sola invaginación, es casi central y de tamaño variable: nucleolo basófilo, membrana externa lisa y no tan compacta, retículo endoplásmico rugoso abundante respecto al tamaño neuronal, frecuentes anastomosis, retículo endoplásmico liso no tan evidente.

Las células medianas (40  $\mu$ m) con núcleo basófilo de membrana lisa, alargado, contenido uniforme, citoplasma rico en retículo endoplásmico rugoso, nucleolo central y de estructura compacta, retículo endoplásmico rugoso concentrado alrededor del núcleo, no hay tantas anastomosis, retículo endoplásmico liso no se ve claramente y tal vez no se relaciona mucho con estas neuronas.

Las neuronas pequeñas (20  $\mu$ m) tienen pocas mitocondrias con crestas bien delimitadas, sin estructura compacta pero tampoco irregular; retículo endoplásmico rugoso y aparato de Golgi no son abundantes, la observación de organelos en este tipo celular no es fácil de observar debido a la cantidad y al patrón distributivo.

Tienen una invaginación en la cubierta nuclear que le da la forma alargada o esférica que tal vez influya en el acomodo de sus organelos y en el intercambio de sustancias nutritivas o bien de desechos de la misma.

Todos los resultados nos permitieron reconocer los 4 tipos celulares del CTG, ya que cada uno de ellos presentó características particulares.

El presente trabajo contribuye a esclarecer el patrón ultraestructural del CTG, así como su posible explicación en el funcionamiento de los diferentes territorios neurales involucrados para que los organismos desempeñen determinadas funciones.

## 2.- INTRODUCCION.

El presente trabajo, forma parte de una serie de estudios enfocados hacia el conocimiento de la ultraestructura celular del campo tegmental gigante celular (CTG).

Numerosas investigaciones tratan como tema principal el desarrollo del ciclo sueño-vigilia en los gatos, las ondas ponto-geniculo-occipitales (PGO) y las diferentes funciones en las cuales podia intervenir esta region tan importante y que se encuentra presente en varios organismos, además se sugieren otros posibles regiones involucradas en diversas actividades pero no se habia dado una descripción detallada de los organelos presentes en los cuatro tipos celulares que conforman esta estructura.

Un punto primordial para poder describir las células del CTG sin alteraciones post-mortem fue encontrar la técnica adecuada de perfusión y que en este caso fue la de Chan- Palay (1978).

Para la realización de este trabajo se utilizaron 3 gatos adultos a los cuales se les inyectó hidrato de cloral para anestesia. Y utilizando la técnica de Chan- Palay se inyectó Nitrito de sodio, seguido de una dosis de heparina, se perfundieron con glutaraldehído-formaldehído al 1%, se sacó la porción a estudiar y se trató de acuerdo a la técnica rápida para microscopía electrónica, la cual nos permite ampliar claramente el conocimiento de la ultraestructura celular.

La importancia del presente trabajo radica primordialmente en ayudar a establecer una correlación morfológica e histológica con las evidencias fisiológicas conocidas respecto a esta región que se ha propuesto como generadora de la actividad PGO y al sitio o sitios relacionados con otras funciones a este nivel.

El trabajo cubre una revisión bibliográfica sobre los diversos aspectos teóricos referentes a la morfología, histología, microscopía electrónica, enfocados principalmente hacia lo que es el CTG, profundizando grandemente en las revisiones descriptivas de otras regiones del sistema nervioso que nos permitieron poder tomar un patrón descriptivo en cuanto a los organelos presentes en cada uno de los tipos celulares presentes en el CTG, las microfotografías amplían más la descripción y nos permiten conocer un poco más este campo de estudio

que se torna cada vez más interesante y se van esclareciendo poco a poco las cuestiones que se tenían con respecto a esta región tan compleja debido a la gran cantidad de fibras y núcleos.

### 3. - ANTECEDENTES.

#### 3.1. - ANATOMÍA Y ARQUITECTURA CELULAR DE LA FORMACIÓN RETICULAR

La formación reticular del tallo cerebral tiene una antigua historia filogenética. Los encéfalos de los vertebrados primitivos formados por grandes partes de tejidos nerviosos, no se encuentran bien organizado en núcleos y tractos. a esta disposición difusa de las neuronas se le denomina "reticular" (en forma de red).

En la evolución del cerebro de los mamíferos, la porción superior tuvo un desarrollo predominante, contribuyendo a la formación del tálamo y a la aparición de la neocorteza. Aparecieron tractos de fibras nerviosas para hacer conexión entre la médula espinal y el prosencéfalo y tales tractos necesariamente recorren al tallo cerebral. Los grandes núcleos, incluyendo el núcleo rojo, la sustancia negra y el núcleo olivar, también aparecieron o aumentaron de tamaño en el tallo cerebral de los mamíferos. La formación reticular primitiva no desapareció; por el contrario, persistió como un componente importante del tallo cerebral de los mamíferos en aquellas zonas no ocupadas completamente por verdaderos tractos y núcleos.

No es mucho lo que puede decirse del aspecto macroscópico de la formación reticular. La formación reticular del tallo cerebral incluye el bulbo, el puente y el mesencéfalo. El nombre de formación reticular apareció a fines del siglo pasado. Designaba entonces una zona especial del bulbo raquídeo compuesta de células nerviosas de diferente tamaño y carácter multipolar, incluidas en una masa de fibrillas que, al entrelazarse en todas direcciones, presentan el aspecto de una red (Fig 1).

Se consideraba a esta estructura como una especie de matriz uniforme e inespecífica en la que estaban incluidas las células y las fibrillas específicas de los núcleos de los nervios cerebrales así como el fascículo longitudinal posterior.

A. Koelliker expresaba en 1896, en la edición de su tratado de histología, al referirse a la formación reticular "En el bulbo raquídeo y en la protuberancia anular, las células nunca constituyen una masa densa de forma determinada e inmutable. (No habló de núcleos propiamente dichos pues existían zonas donde había formaciones mas





---

FIG. 1

**VAINA DE MIELINA DE LA FORMACION RETICULAR LATERAL EN EL RAPE  
DEL BULBO RAQUIDEO DEL CASTOR**

concentradas y numerosas en ciertas zonas que en otras. El tamaño de estas células diseminadas varía mucho; las más voluminosas llegan a medir 80-90µm y las más pequeñas 20 y 30µm. Todas las células grandes tienen forma de estrella y son multipolares, presentando gran semejanza con los elementos de los cuernos anteriores de la medula espinal" (Fig 2-3 y 4).

El primero que puso orden en esta estructura "difusa" fue el neurólogo de San Petesburgo, Wladimir Bechterew (1885, 1894, 1908) quien describió en la protuberancia anular, al lado del rafe, entre el fascículo longitudinal posterior y la cinta de Rolli media, un agregado de células que denominó núcleo reticular tegmenta. Posteriormente formuló la hipótesis de que el singular desarrollo de ese núcleo en el hombre era debido a su intervención en los reflejos posturales de la posición de pie. Por la misma época, Rollier delimitaba el núcleo central inferior mientras que Jacobson y col. (1909) y Crosby y col. (1960) identificaban, en los años siguientes, toda una serie de núcleos del cerebro humano.

Los trabajos de Olszewski y Baxter (1954), sobre el tallo cerebral del hombre y de Heessen y Olszewski (1949), sobre el tallo cerebral del conejo terminaron con esta división en parcelas.

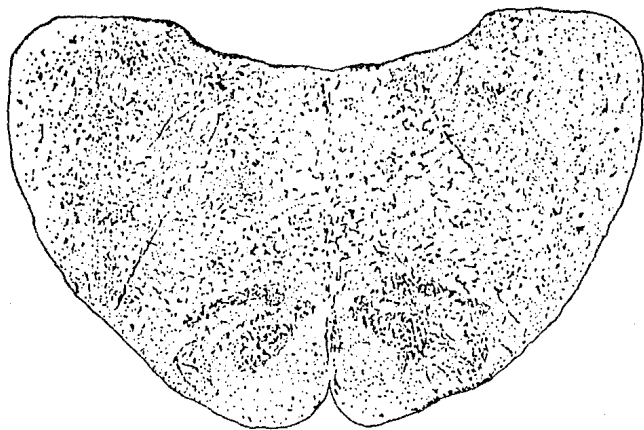
Olszewski (1954), discípulo de la escuela citoarquitectónica de Oskar Vogt, apoyándose únicamente en la tinción de Nissl, que sólo destaca el pericarión de las neuronas, llavo demasiado lejos la subdivisión que, por este motivo, carece de interés práctico, especialmente para un estudio de anatomía comparada.

Sin embargo, en la actualidad pueden considerarse establecidas con exactitud la definición y topografía de muchos núcleos, gracias al estudio de sus proyecciones.

En los mamíferos, según Brodal (1957) los núcleos más importantes son:

a) El núcleo del cordón lateral, o núcleo lateral del bulbo, es lateral e inferior a la oliva inferior o bulbar. En el gato, se subdivide en tres subnúcleos poco diferenciados: las partes parvicelular, magnocelular y subtrigémina.

b) El núcleo reticular del tagmento de Bechterew (1885) se halla situado inmediatamente encima de los núcleos del puente y se compone de voluminosas neuronas multipolares.



**FIG. 2** Células de la formación reticular bulbar en el cerebro del gato; el corte, efectuado a través de la oliva superior, muestra la región del núcleo reticular giganteo-celular (coloración con tionina, vista de conjunto).

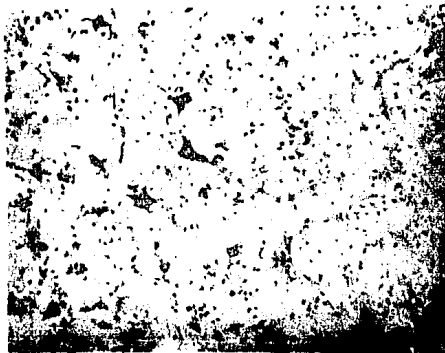


FIG. 3 Detalle del núcleo reticular gigante-celular con sus neuronas multipolares de tamaño variable. Castor del Canadá (Castor canadensis Kuhl).

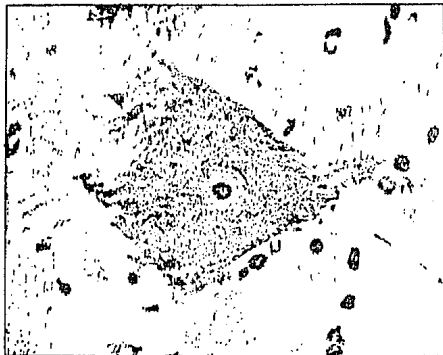


FIG. 4 Célula gigante del núcleo reticular gigante-celular en el bulbo raquídeo del castor del Canadá [*Castor canadensis* Kuhl]; la célula es muy tipolar y muy rica en tigróide (Cuerpos de Nissl).

c) El núcleo reticular paramediano que comprende un pequeño grupo de células que recubre la oliva inferior cerca del plano medio-sagital.

d) El núcleo reticular gigantocelular ocupa aproximadamente los dos tercios mediales de toda la formación reticular, desde la mitad anterior de la oliva inferior hasta el plano frontal del núcleo del nervio facial. Está formado por células nerviosas grandes, medianas y pequeñas.

e) El núcleo reticular caudal de la protuberancia de Meessen y Diczewski (1949) se halla situado debajo del núcleo reticular gigantocelular, con el que se confunde en parte, y está formado por grandes células nerviosas multipolares.

f) El núcleo reticular oral de la protuberancia no aparece bien delimitado respecto al núcleo reticular caudal e invade en dirección rostral la región reticular mesencefálica.

g) El núcleo reticular parvocelular es una pequeña formación de localización dorso-lateral respecto al núcleo reticular ventral, al núcleo de la protuberancia caudal y al núcleo reticular gigantocelular.

h) El núcleo reticular ventral prolonga el núcleo parvocelular en dirección rostral.

i) El núcleo reticular lateral de Diczewski está situado entre el núcleo reticular ventral y la superficie ventro-lateral del bulbo (Fig. 5).

### 3.2- LÍMITES DE LA FORMACION RETICULAR.

La formación reticular constituye gran parte del tallo cerebral y se extiende desde la región caudal del bulbo hasta el diencéfalo, continuándose a nivel de éste con ciertas formaciones reticulares propias del tálamo que han sido reunidas bajo la denominación de sistema reticular tálamico.

El sistema reticular es un poco vago, con criterios morfológicos puede ser caracterizado como un "agregado" de células de diferentes dimensiones, interconectadas por una rica red de fibras y cuya estructura es difusa, o con un enfoque más puramente morfológico, se puede definir como un sistema multilineal y polisináptico o de asociación multilineal, constituido en gran parte por cortas cadenas de núcleos intermediarios. Un detalle estructural conocido desde hace



muchos años, es la existencia de muchas neuronas cuyos largos axones y dendritas se dividen dicotómicamente dando una rama ascendente y otra descendente, mediante las cuales el sistema multineuronal y polisináptico se conecta con la médula espinal y con la corteza cerebral (Lopez, A. 1979).

La existencia de estas fibras representa el hecho morfológico fundamental para poder explicar las actividades funcionales más importantes del sistema nervioso.

Gracias a su construcción tan particular, la formación reticular puede actuar como un sistema de transmisión múltiple, puede recibir impulsos y no emitirlos y puede emitir impulsos sin haberlos recibido.

Las masas de neuronas de axones cortos que la constituyen, forman un dispositivo magnífico para poder integrar los impulsos nerviosos espacial y temporalmente. A la formación reticular llegan impulsos procedentes de todos los receptores periféricos, los cuales pueden ser detenidos, suprimidos o reforzados por su actividad intrínseca.

La formación reticular no es únicamente una estación de relevo para los impulsos nerviosos que la atraviesan, sino que ocupa una posición clave en el centro del encéfalo, que le permite efectuar eficazmente todas las funciones mencionadas anteriormente. (Laurence y cols., 1982; López, A. 1979).

### 3.3.- CITOLOGIA

Las células de la formación reticular presentan las mismas características estructurales de cualquier otra neurona, (teñida con técnicas argentícas), presentan citoplasma granuloso, núcleo muy ostensible y prolongaciones de diferentes tipos: expansiones dendríticas cortas y poco ramificadas que no muestran espinas ni varicosidades y un axón de longitud variable que emerge indistintamente del cuerpo celular. Este axón puede ser corto o largo, los axones largos constituyen las llamadas proyecciones ascendentes y descendentes de la formación reticular.

Se reconocen tres tipos morfológicos generales de neuronas a saber:

- 1.- Células multipolares de gran tamaño y abundante sustancia de Nissl, de somas alargados o fusiformes y cuyos axones se dirigen horizontalmente.
- 2.- Células pequeñas de soma irregularmente triangular y dendritas



de mediana longitud.

3.- Células grandes de bordes irregulares provistas de dendritas cortas y poseedoras de núcleos excéntricos y sustancia de Nissl dispuesta a la manera de hojas de una cebolla, es decir en capas yuxtapuestas (Lawrence y cols., 1982).

Las células de axón corto (tipo Golgi II), son poco abundantes, el tipo celular más común es el que posee un axón dicotomizado con una (y hasta dos) ramas ascendentes y un ramo descendente.

Las dendritas poseen forma y disposición variables: las células próximas a la línea media tienen dendritas que, en general se dirigen en dirección longitudinal, mientras que las dendritas de las células que están situadas en las partes laterales se dirigen hacia afuera, es decir hacia los lugares donde la formación reticular recibe sus principales fibras aferentes. También los axones se disponen de distinta manera, según la situación de los elementos celulares. Los de las células mediales (por ejemplo los de las células del núcleo gigante celular), se dividen en ramas ascendentes y descendentes en dirección longitudinal. Esto es debido a que las regiones laterales de ésta son de asociación o sensitivas en tanto que las regiones mediales actúan preferentemente como áreas erectoras.

Las neuronas situadas caudalmente dan origen a axones que ascienden a los niveles rostrales más altos y niveles caudales más bajos. (Lawrence y cols., 1982; López, A. 1979).

#### 3.4.- CITOARQUITECTURA.

El análisis histológico de la formación reticular es difícil ya que las neuronas que lo forman, en su mayor parte, no se encuentran dispuestas en grupos compactos. Sin embargo pueden reconocerse algunas zonas que semejan núcleos dadas sus características celulares y conexiones.

Cinco de esos "núcleos" se encuentran en el bulbo raquídeo:

1) El núcleo reticular lateral, notorio mediante tinción con método de Weigert; situado cerca de la superficie del bulbo raquídeo y que se extiende desde un punto situado caudalmente al núcleo olivar hasta el nivel medio de la oliva.

2) El núcleo paramediano se encuentra adyacente a la línea media del bulbo raquídeo.

Los núcleos lateral y paramedio tienen conexiones con el cerebelo.

Los tres núcleos reticulares restantes se encuentran en la región limitada ventralmente por el núcleo olivar; dorsalmente por los núcleos gracilis y cuneatus y el complejo nuclear vestibular y lateralmente, por el núcleo del tracto espinal del trigemino. Las células del núcleo reticular ventral están dispersas en los dos tercios mediales de dicha región a nivel de la mitad caudal del núcleo olivar (Fig. 6).

En la porción superior del núcleo reticular ventral, la formación reticular está formada de grandes neuronas mezcladas con células más pequeñas y se conoce como núcleo magnocelular (Fig. 7).

El núcleo parvicelular, donde las células nerviosas son pequeñas, ocupa una zona limitada por el núcleo magnocelular, el núcleo espinal del trigemino y el complejo bulbar vestibular; extendiéndose desde el nivel medio olivar al límite superior de la médula oblongada (Fig. 7) además, recibe aferencias de la médula espinal y del núcleo sensitivo del trigemino y proyecta hacia los núcleos reticulares más mediales por lo tanto se le considera como la zona "sensitiva" o de "asociación" de la formación reticular.

Los núcleos reticulares del tegmento pontino se describen separadamente de los del bulbo pero dos de ellos son extensiones superiores de los núcleos del bulbo. El núcleo reticular pontino caudal (Fig. 8) semejante al magnocelular, se sabe que es una extensión superior. En el puente el núcleo pontino reticular superior, situado en el área medial del tegmento, no tiene presentes neuronas grandes.

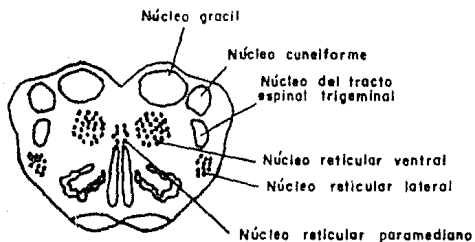
El núcleo reticular parvicelular, que ocupa el tegmento lateral del puente, es una extensión del mismo núcleo de la bulbo y forma parte de la región sensitiva o de asociación de la formación reticular.

La porción reticular del puente se prolonga al mesencéfalo, donde el núcleo reticular mesencefálico está constituido por células dispersas en una zona limitada por el tectum, el núcleo rojo y los lemniscos ascendentes.

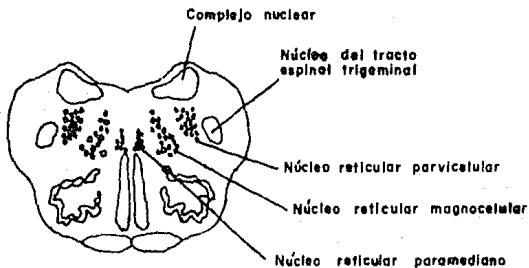
La formación reticular termina arriba en la región subtalámica del diencefalo donde constituye la zona incierta del subtalamo.

Funcionalmente el sistema reticular se considera formado por 3 regiones o grupos de "núcleos".

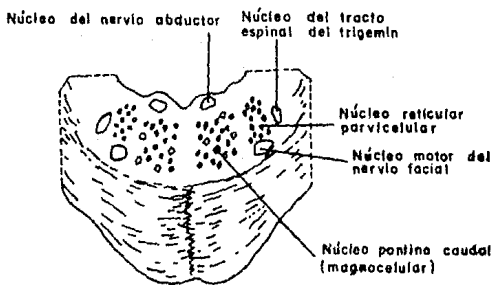
Grupo 1.-Núcleo lateral y paramediano del bulbo raquídeo, los



**FIG. 6** Núcleos reticulares a nivel de la porción caudal del núcleo olivar inferior.



**FIG. 7** Núcleos reticulares a nivel de la porción superior del núcleo olivar inferior.



*FIG. 8 Núcleo reticular en la región caudal del tegmento del puente.*

cuales tienen conexiones cerebelosas.

Grupo 2.-Núcleos parvocelulares del bulbo y el puente en la zona lateral del tallo cerebral que proyectan fibras a la porción medial de la formación reticular.

Grupo 3.-Núcleos de la parte medial del bulbo y del puente que se extienden al mesencéfalo (núcleo ventral y magnocelular del bulbo, núcleos pontino superior y núcleos reticulares mesencefálicos a los cuales se puede agregar la zona incierta del subtálamo). Estos núcleos reciben aferencias de la porción lateral o "sensitiva" de la formación reticular (núcleos parvocelulares) y de otras fuentes.

Los axones de las células corren longitudinalmente en el tallo cerebral emitiendo ramas colaterales que ascienden y descienden haciendo sinapsis con otras células reticulares.

Las colaterales hacen posible una gran interacción entre las neuronas y forman la base de vías polisinápticas características de la transmisión de impulsos a través de la formación reticular.

Los núcleos del bulbo, puente y mesencéfalo que componen la formación reticular están dispuestos en cuatro columnas longitudinales:

- Los núcleos del raté.
- El grupo nuclear reticular paramediano; a los lados del raté de la línea media.
- El grupo nuclear reticular central; que ocupa la columna medial de la porción central de la formación reticular del tallo cerebral.
- El grupo nuclear reticular lateral; colocado en la columna lateral de esta porción de la formación reticular (Lawrence, 1982).

### 3.5.- HISTOLOGIA Y ORGANIZACION INTERNA.

La "reazione nera" descubierta por Golgi es el único método que puede proporcionar detalles sobre histología de la formación reticular, entendiéndose por histología no sólo la descripción de grupos de cuerpos celulares preparados según Nissl sino, sobre todo, las conexiones neuronales del aparato axonal y dendrítico de la célula.

Este método, dado a conocer en los medios científicos en 1873 no ha sido superado al cabo de casi un siglo; por el contrario A. y M.

Scheibel (1958) lo han utilizado para estudiar la formación reticular.

En 1909 Cajal observó que los axones de la mayor parte de las células nerviosas reticulares se escindían en forma de T en una rama ascendente y otra descendente que se comunicaban longitudinalmente a través de varias formaciones nucleares con otros centros (Fig.9).

La mayoría de las células pertenecen al tipo I según Golgi, de cilindro largo. Las células tipo Golgi II, con axon corto, son muy raras. Las conexiones y la estructura de las sinapsis han sido bastante bien estudiadas: las neuronas reticulares están provistas de botones terminales de diverso tamaño (Cajal 1902, Rossi y Brodal, 1957). En algunos núcleos como en el reticular paramediano, estos botones son pequeños (Brodal y Gogstad, 1957).

Rasmussen (1955) demostró que el cuerpo y las dendritas de las neuronas se hallan recubiertos, en toda su superficie, por un espeso conjunto de botones terminales sinápticos.

Kositzyn, (1964) según métodos de Golgi y Betheka, observó en 1964 que las ramificaciones dendríticas de las células reticulares presentan el mismo número de sinapsis a 300  $\mu$ m de distancia del cuerpo celular que cerca de él. Estos botones terminales tienen estructura peculiar que ya se había notado al estudiar otros núcleos (cuerpo estriado de diversos mamíferos, Pillari, 1962). Además describe que las dendritas son paralelas a las fibras (piramidales o de otro tipo) lo que evidentemente aumenta la superficie de contacto sináptico.

A. y M. Scheibel (1958) estiman que la neurita de cada neurona de la formación reticular se comunica con otras 27,000 neuronas reticulares; las ramificaciones neuríticas se entrelazan en plexos lo cual hace suponer la existencia de redes nerviosas difusas.

El plexo intersticial se forma principalmente de colaterales de las neuronas sensoriales de segundo orden, las fibras espiño-talámicas, las colaterales del lemnisco lateral, las fibras trigéminas secundarias, fibras de la oliva superior, de los núcleos trigéminos, de los núcleos vestibulares (Brodal, Pompeiano y Walberg, 1962) y del fascículo solitario.

Leontovich y Zhukova (1963) trabajando con preparaciones de Golgi, llegan a la conclusión de que las neuronas de la formación reticular se diferencian de las neuronas de los núcleos motores y sensitivos específicos, aunque no mencionan claramente el porque de su

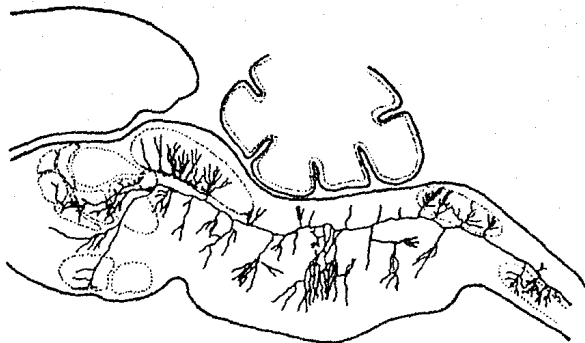


FIG. 9 Corte sagital, cerebro de ratón; detalle de las diversas ramas que envían terminales a diversos núcleos. Dibujo según Scheibel en Rossi y Zanchetti.

afirmación.

### 3.6.- LAS CONEXIONES DE LA FORMACION RETICULAR.

Brodal (1957) diferencia conexiones eferentes y aferentes utilizando la lesión cerebral en gatos de 10 días de nacidos y estudiando luego mediante los cortes en serie del cerebro las degeneraciones secundarias de las células nerviosas. (Utilizó gatos jóvenes pues la lisis cromófila de neuronas en cerebro es más marcada que en los adultos).

#### - Conexiones eferentes.

Comprenden:

- a) Fibras que van al cerebelo (retículo-cerebelosas).
- b) Fibras que descienden a la médula espinal (reticulospinales).
- c) Fibras que llegan a centros cerebrales superiores (retículo-cerebrales).

a) Fibras retículo-cerebelosas.

Abarca tres núcleos de la formación reticular: el núcleo del cordón lateral, el reticular paramediano y el tegmento protuberancial de Bechterew.

El núcleo del cordón lateral tiene una proyección homolateral difusa. Las aferencias del vermis provienen sobre todo de la parte parvicelular, las de los hemisferios del cerebelo y del paraflocculo de la parte magnocelular y las del flocculo de la parte sub-trigémina (Fig. 10).

El núcleo del cordón lateral recibe numerosas aferencias espinales, las cuales presentan en el núcleo una distribución somatotópica. Todas las fibras del núcleo reticulado paramediano van al cerebelo.

Los trabajos de Gudden revelaron que al extirpar el cerebelo, este núcleo pierde todas sus células ganglionares.

La proyección es predominantemente homolateral y solo con algunas fibras contralaterales.

El núcleo reticular del tegmento del puente de Bechterew envía fibras contralaterales a los hemisferios del cerebelo y fibras ipsilaterales y contralaterales al vermis.



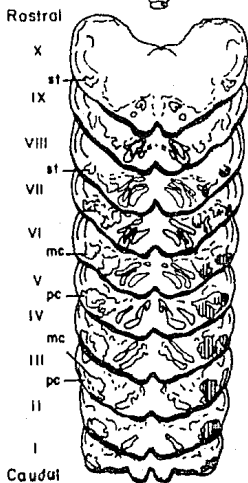
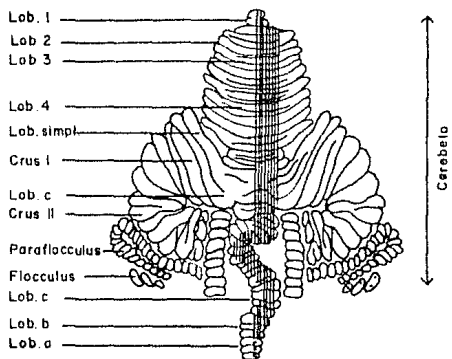


FIG. 10 Proyección cerebelosa del núcleo reticular lateral.

b) Fibras reticulospinales.

Kohnstamm (1809), van Gehuchten (1904), Pitts (1939), Sherrington (1948), Bodian (1947), Lewandowsky (1904) estudiaron mediante preparaciones de Marchi, las modificaciones axonales producidas en el tallo cerebral después de la lesión en médula espinal, y aunque no podían indicar el origen exacto de las fibras, estaban de acuerdo en que coincidían de la formación reticular protuberancial y bulbar siguiendo el fascículo ventrolateral de la médula espinal.

Brodal (1957) retoma estos datos y con sus estudios obtiene los siguientes resultados: Las fibras reticulospinales de la protuberancia desciende en forma homolateral siguiendo la porción anterior del cordón lateral.

Las fibras reticuloespinales bulbares, generalmente homolaterales siguen sobre todo la parte ventral del cordón lateral. Las fibras que son destinadas a la médula cervical no están especialmente separadas de las fibras que van a los centros medulares inferiores. No se han encontrado fibras que vayan a los segmentos lumbosacros de la médula espinal.

Según Torvik y Brodal (1957) más de la mitad de las células de la formación reticular envían sus proyecciones a la médula espinal.

Van Beusekom (1955) contó 3000-4000 fibras reticulares que llegan a la médula espinal. Las fibras pontinas proceden todas del núcleo reticular y del segmento caudal del núcleo reticular oral. Las fibras medulares nacen del núcleo gigantocelular y, una pequeña parte del núcleo reticular ventral (Fig. 11).

c) Fibras ascendentes que van a los centros cerebrales superiores.

Nauta estudió las terminaciones de estas fibras: observó que llegan al tálamo y terminan en la sustancia gris del núcleo centromediano, en los núcleos intralaminares y en el núcleo ventral posterior.

Otras fibras unen al hipotálamo y al núcleo lateral del tálamo.

Muchas alcanzan el núcleo caudado y el globo pálido, la región septal y la preóptica. Estableciéndose comunicaciones entre la formación reticular y estructuras del sistema límbico.

Brodal y Rossi (1955) después de producir lesiones a diversos niveles del tallo cerebral (mesencéfalo, puente) observaron cromatólisis y degeneración de las células reticulares gigantes, sobre

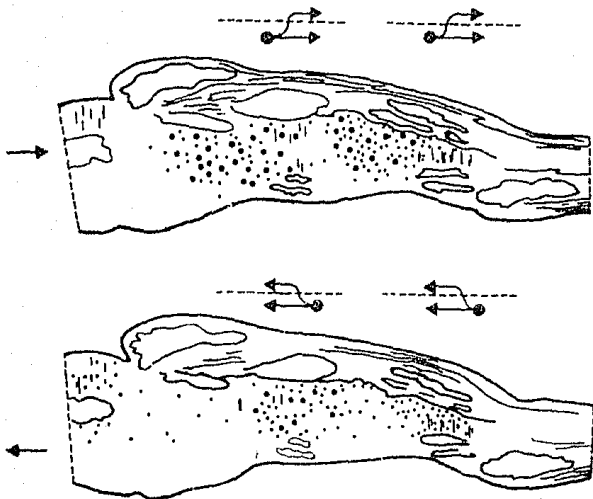


FIG. 11 Células de la formación reticular que envían largos axones descendentes a la médula espinal (a la derecha, ) o bien fibras ascendentes al mesen céfalo (a la izquierda, ). Ambos tipos de fibras se originan prácticamente en toda la extensión longitudinal de la formación reticular, prefiriendo ciertos puntos que, por lo demás, no son enteramente superponibles. La intensidad de la proyección se indica mediante puntos de mayor u menor tamaño

todo en la protuberancia, pero no en el bulbo raquídeo. Las modificaciones son muy patentes en la región ventral y rostral de la oliva inferior; se observan lesiones secundarias en la protuberancia, muy especialmente en el plano frontal de las fibras reticulares del nervio motor ocular externo. Las primeras corresponden al núcleo reticular gigantocelular (sobre la parte caudal), al núcleo reticular ventral y al núcleo del cordón lateral. En el campo de la protuberancia, las modificaciones más importantes están en la porción caudal del núcleo reticular caudal.

Según Brodal y Rossi, un tercio de las neuronas reticulares tienen un largo cilindro-eje ascendente que se separa por subdivisión dicotómica en una rama ascendente y otra descendente. La distribución de los axones explica la semejanza de la topografía e intensidad de las degeneraciones celulares secundarias provocadas por una lesión de la médula espinal o en un nivel más elevado.

Las fibras reticulares ascendentes tienen su origen en los dos tercios mediales de la formación reticular; su origen es distinto de las reticuloespinales aunque algunas veces se superponen.

Las fibras ascendentes de las que salen colaterales a lo largo de su recorrido son homolaterales en su mayoría y siguen la vía tegmental central.

#### Conexiones aferentes.

Brodal subdivide en tres grupos a las fibras que llegan a la formación reticular procedentes de: a) del cerebelo, b) de la médula espinal, c) de centros superiores.

##### a) Fibras cerebelo-reticulares.

Formadas por axones de las células de Purkinje con estaciones de relevo en los núcleos del cerebelo antes de llegar contralateralmente a la formación reticular. Brodal (1962) estima que el contingente de fibras que llegan directamente a la formación reticular es insignificante.

Las fibras aferentes salen del cerebelo por los pedúnculos cerebelosos superior e inferior.

En cuanto a las fibras fastigio-bulbares, algunas siguen una trayectoria directa y otras llegan al fascículo de Russell y bordean

las fibras del pedúnculo cerebeloso superior.

Las fibras fastigio-bulbares directas se prolongan en el eje del pedúnculo cerebeloso inferior y terminan en el mismo lugar que las del fascículo de Russel.

Es posible que algunas fibras del cerebelo que llegan al núcleo reticular paramediano provengan del núcleo fastigial.

El contingente principal de las fibras que proceden del núcleo dentado del cerebelo van al núcleo rojo y al tálamo.

Algunas fibras siguen la rama descendente del pedúnculo cerebeloso superior llegando por esta vía, al núcleo reticular del tegmento del puente (Carrea y Mettler, 1954).

#### b) Fibras espinoreticulares.

Gracias al estudio de las degeneraciones de Marchi se sabe que la formación reticular recibe fibras espinales.

Estas fibras ascendentes siguen el fascículo ventrolateral de la médula espinal.

Según Brodal y Rossi (1957) las fibras espinoreticulares tienen su origen en la médula torácica y lumbo-sacra y su proyección es en gran parte homolateral.

Terminan en el núcleo del cordón lateral y ventral, en la porción caudal del núcleo reticular giganteocelular y en los núcleos reticulares caudal y oral.

Estudios anteriores señalaban la reducción de las fibras espinotalámicas al nivel del núcleo del cordón lateral.

Brodal demostró que una parte de las fibras invade el núcleo y se disponía en su periferia; las fibras torácicas terminan en la superficie y en la parte caudal del núcleo y las cervicales en las partes más profundas y rostrales. El núcleo reticular paramediano recibe pocas aferencias espinales.

#### c) Fibras procedentes de los centros superiores del cerebro.

Entre ellas las fibras tectorreticulares procedentes del colículo superior (Cajal, 1909; Rasmussen, 1936). De las áreas 4 y 4s, así como de los lóbulos frontal, parietal y temporal salen fibras corticoreticulares que llegan a la formación reticular por vía piramidal.

Brodal demuestra que la mayoría de las fibras nacen en la región sensorio-motora, sobre todo en la región motora, para llegar a dos estaciones principales, una medular, dorsal a la silva inferior y la otra protuberancial, que comprenden el núcleo reticular gigantocelular gigantocelular, y los núcleos reticulares oral y caudal.

Las estaciones terminales de estas fibras corticales corresponden a las zonas de proyección de las fibras reticulospinales.

Se han observado degeneraciones de los botones terminales en el núcleo del cordón lateral y en el paramediano a consecuencia de las lesiones corticales de la región central.

### 3.7. - FISIOLÓGIA DE LA FORMACION RETICULAR.

El análisis anatómico revela que la formación reticular no presenta una organización difusa, sino que, está dividida en regiones que se caracterizan por su arquitectura celular, su estructura fina y sus propias fibras de conexión.

Sin embargo, estas regiones constituyen un todo fisiológico, un sistema funcional solidario.

La formación reticular pontina medial se ha subdividido en los núcleos pontis oralis y pontis caudalis (Eroski, 1957), estas 2 regiones han sido implicadas en estudios fisiológicos que incluyen mecanismos somático-motores.

La formación reticular es la intrincada red neuronal que forma la mayor parte del tegmento del tallo cerebral. El amplio sistema reticular no se limita al tallo cerebral, sino que se encuentra a lo largo de todo el sistema nervioso central (SNC). Se organiza en núcleos reticulares y vías reticulares ascendentes, descendentes (Beidler, 1971).

Se sabe que esta región es una columna de neuronas que se extiende de manera continua, con mínimas variaciones histológicas, a todo lo largo del bulbo, el tallo cerebral y las regiones basales del diencéfalo y el telencefalo.

El papel funcional del sistema reticular del tallo cerebral es objeto de amplios comentarios.

La formación reticular es receptora de información de la mayor parte de los sistemas sensitivos y tiene conexiones eferentes, directas o indirectas, a todos los niveles del neuroeje. En cierta forma constituye un "núcleo central" del encéfalo.

La formación reticular contribuye de manera importante en varios aspectos de la función cerebral, incluyendo su papel en el ciclo sueño-vigilia. El sistema reticular está integrado al sistema motor del cerebro y medula espinal e incluye "centros" que regulan las funciones viscerales. Las características "reticulares" primitivas persisten en la naturaleza multineuronal o polisináptica de sus vías intrínsecas.

La estimulación eléctrica de este sistema permite desencadenar los fenómenos siguientes: cambios respiratorios, vasomotores,

modificaciones de la tonicidad muscular y de los movimientos fásicos, cambios de la actividad eléctrica de la corteza, de la actividad de los centros subcorticales, efectos sobre las neuronas sensoriales, cambios bioeléctricos en el cerebelo.

Los ejemplos anteriores son algunos tipos de influjos que se distinguen de acuerdo al comportamiento de las conexiones fibrosas, los influjos ascendentes y los descendentes (Prodal, Rossi y Zanchetti, 1955).

La formación reticular es la estructura integradora más importante, debido a que es la región en donde convergen e interactúan los impulsos de todas las modalidades sensoriales, así como de las fuentes cerebrales y cerebelares. Esta región es capaz de modificar la actividad neural de dichas fuentes de estímulos y de suprimir o amplificar la excitabilidad de muchas neuronas. Por otra parte puede facilitar inhibir o modificar la transmisión de información neural aún a través de vías específicas. La estimulación de la formación reticular del tallo cerebral puede elevar la sensibilidad al dolor (Davies, C. 1971). A través de sus redes neurales el sistema reticular puede utilizar ligeros cambios en la interacción recíproca excitadora e inhibidora para dirigir impulsos y generar numerosas respuestas sin alterar de ninguna manera el sustrato neuroanatómico. Esto implica una labilidad funcional de gran importancia. El sistema reticular probablemente sea decisivo para evocar los innumerables matices que pueden originarse a partir de una estimulación, como por ejemplo el sonido; e incluye toda una gama de respuestas desde la falta de reacción hasta una intensa atracción o repulsión.

El sistema reticular interviene en toda la escala de expresiones conductuales, desde el estado de alerta y la concentración mental, hasta el sueño. La supresión de las influencias reticulares ascendentes puede producir sueño.

El sistema ascendente ha sido relacionado con los mecanismos neurales integradores asociados a muchos aspectos de la actividad conductual, como la emoción, la percepción, la motivación, la manera de conducirse, el estado de vigilia, el sueño y la habituación. La habituación es el mecanismo neural que lleva al organismo a no prestar atención a estímulos monótonos y repetidos. Lo anterior se refiere a la disminución de la sensibilidad a estímulos repetidos; en contraste,



la adaptación es la disminución de la sensibilidad a estímulos continuos.

El sistema reticular puede tomar parte en la reducción del impacto de los estímulos sobre la corteza cerebral. Un ejemplo podría ser la relativa falta de atención de un manejador a los ruidos persistentes del tránsito de vehículos (Dawes, C. 1971).

### 3.8.- INFLUJOS RETICULARES DESCENDENTES.

#### a) Efectos respiratorios.

Pitts, Magoun y Ranson (1939) sitúan el centro expiratorio en la parte dorsal de la formación reticular cerca del núcleo sub-ventricular.

Según Brodal (1957) corresponde al núcleo reticular gigantocelular, a la parte rostral del núcleo reticular ventral y una parte del núcleo del cordón lateral; los efectos expiratorios se producen por estimulación del núcleo reticular parvocelular y de la parte dorso rostral del núcleo gigantocelular.

La inspiración y expiración se efectúan según un ritmo autónomo que no puede ser abolido ni por desconexión de todas las excitaciones aferentes, ni por parálisis periférica de los movimientos respiratorios espontáneos, ni por ruptura de las comunicaciones que unen al centro respiratorio con los centros superiores (Pitts, 1939).

Las vías eferentes siguen la porción motora del neumogástrico y del nervio glossofaríngeo: surgen de los segmentos de la médula espinal y forman las fibras motoras de los nervios intercostales y las ramas del nervio frénico (Anderson, 1970). Mediante microelectrodos, se logran derivar, en los territorios inspiratorio y expiratorio, corrientes eléctricas espontáneas, sincronizadas con las fases del ritmo respiratorio. Estas microderivaciones recuerdan mucho los potenciales del nodo sinusal en el sistema de elaboración de la excitación cardíaca. Ambos centros son solidarios. La actividad de las neuronas inspiratorias produce la excitación de las neuronas expiratorias, las que a su vez inhiben a las neuronas inspiratorias. Al parecer, con cada serie de impulsos del centro inspiratorio llegan, por vía retrógrada, a la región protuberancial de la formación reticular, excitaciones que, integradas allí con otros influjos procedentes de centros superiores (región vegetativa de la corteza, ganglios

extrapiramidales ponen en actividad el centro expiratorio. (Blackett y Parry, 1977) que llama centro neumotáxico a esta región superior que modula la respiración.

Los experimentos de estimulación y destrucción demuestran la identidad del locus coeruleus y el centro neumotáxico. Este núcleo situado bilateralmente en el tectum opticum, está formado por voluminosas neuronas pigmentadas.

El centro apnéustico no ha podido localizarse con exactitud.

Probablemente abarca amplias regiones de la formación reticular protuberancial, mediana y caudal.

El centro apnéustico ejerce un efecto tónico pronunciado sobre el centro inspiratorio bulbar y ello explica la apnea que se produce cuando queda abolido el influjo expiratorio inhibitor del centro neumotáxico. La función de los centros apnéusticos y neumotáxico ha sido estudiada en detalle por Bernstein (1976).

#### b) Efectos vasomotores.

Se distinguen regiones que influyen preferencialmente en la actividad cardíaca o la tonicidad vascular.

La estimulación del núcleo gigantocelular o de la parte más rostral del núcleo reticular ventral produce efectos depresores mientras que las estructuras situadas fuera de la formación reticular ocasionan efectos presores.

Las neuronas depresoras tienen largos axones que llegan directamente a las neuronas simpáticas preganglionares de la médula espinal.

Las neuronas vasoconstrictoras no envían sus axones directamente hacia esas células sino que sus impulsos llegan a la médula espinal por vías polisinápticas.

Las neuronas presoras actúan inhibiendo células de efecto depresor sobre el tono (Halliday, 1964).

El aumento del tono en los centros vasomotores produce una elevación de la frecuencia y la intensidad de las contracciones cardíacas, una dilatación vascular en los territorios orgánicos en actividad, una constricción en los territorios de reposo, una constricción venosa y de vez en cuando unas cargas potencializadoras

de adrenalina o noradrenalina (Bignall, 1974). A la elevación de la presión arterial corresponde, sin embargo, una disminución de los impulsos emitidos por los presorreceptores en la aorta y en el seno carotideo: el tono de los centros simpáticos baja, el del neumogástrico, nervio parasimpático, se eleva y la presión arterial vuelve a descender (Círculo de retroacción entre los centros y la periferia).

El sector vasoconstrictor del centro vasomotor experimenta el influjo rítmico del centro respiratorio. También aquí se trata de una autorritmia independiente de las aferencias por los movimientos respiratorios. Esa autorritmia engendra oscilaciones lentas de la presión arterial.

c) Tono simpático y motilidad.

Dell y col., (1954) dicen que el control reticular de la motricidad espinal se gobierna en el seno carotideo: favoreciendo humoralmente las descargas de adrenalina y lo inhiben los presorreceptores por vía nerviosa.

Las descargas de adrenalina tienen un efecto central que aumenta la vigilancia y un efecto periférico que activa la motricidad.

Después de las experiencias de Dell (1954), Rinaidi y Himwich (1955) llegaron a la conclusión de que el sistema reticular no es adrenérgico sino colinérgico.

La cuestión dista todavía mucho de verse aclarada y el estudio neurofarmacológico de la formación reticular sigue siendo una de las tareas más difíciles.

d) Influjo sobre la actividad motora fásica y tónica.

En los 30s Marion Hines (1936) demostró que la hipertonia muscular y la hiperreflexia que se observan en la parálisis espástica son debidas a una lesión del área precentral 4a o de las fibras que surgen de ella. Más adelante Sherrington (1948) distingue una actividad motora fásica y otra tónica. En 1943 Magoun estudia la estimulación eléctrica de la formación reticular y sus efectos sobre la motilidad, además no cree que la espasticidad sea un fenómeno de desincronización, sino que resulta de un equilibrio de la región inhibidora y facilitadora del nivel de excitación motora de la medula.

Los impulsos inhibidores y facilitadores son dirigidos, a través de vías polisinápticas situadas en el cordón anterior y lateral de la médula espinal, a las interneuronas que los transmiten a las células del cuerno anterior.

Las dos partes del sistema están unidas, por un lado, con la corteza cerebral y por otro con el cerebelo (Buttner, 1977). Antes de estas experiencias, se explicaba la espasticidad por desinhibición de un mecanismo reflejo-espinal, debida a la disminución del efecto moderador de las vías piramidales. Desde los tensorreceptores del tejido muscular (husos musculares), que responden a la extensión, el arco reflejo, a través de fibras aferentes propioceptivas, llega a la célula del cuerno anterior, cuya neurita sale de la médula espinal por la raíz motora ventral como tramo final común.

Este reflejo de extensión sufre el influjo de sistemas de proyección que facilitan o frenan (neobestriado y paleobestriado, núcleo rojo, cerebelo, núcleos vestibulares) entre los que desempeñan también un papel las vías reticulospinales. Magoun (1946) no cree que la espasticidad sea un fenómeno de desinhibición para el, resulta de un desequilibrio de la regulación inhibidora y facilitadora del nivel de excitación motora de la médula.

### 3.9.- INFLUJOS RETICULARES ASCENDENTES.

a) La formación reticular y la actividad eléctrica de la corteza.

Moruzzi y Magoun estudiaron en 1949 el influjo del cerebelo sobre las células gigantes de Betz de la región motora para comprobar si el lóbulo anterior del cerebelo inhibe las descargas de las células gigantes. El animal intacto fue anestesiado con cloralosa, deseando alcanzar la estación de relevo de los impulsos cerebelosos ascendentes, eligiendo como zona de estimulación la región de la formación reticular logrando bloquear las ondas alfa sincrónicas lentas que caracterizan al electroencefalograma (EEG) bajo narcosis; las curvas aparecían apianadas y formadas por pequeñas ondas rápidas. Estos fisiólogos quedaron convencidos de que la formación reticular tenía un influjo inhibitor sobre el EEG cortical, sin embargo vieron que la estimulación reticular no influye en el EEG si se repetía la misma experiencia en un animal al que se hubiera practicado una sección alta de la médula cervical que corta las vías de comunicación

entre la formación reticular mesencefálica y la corteza y determina un EEG sincrónico de sueño.

La destrucción de las vías de proyección aferentes específicas no altera en nada el fenómeno.

b) Potenciales evocados y exámenes neuronográficos.

French, Hernández Peón y Livingston (1955) llevaron a cabo un estudio neurofisiológico minucioso de la proyección cortico-reticular; emplearon en el mono curarizado el método de los potenciales evocados y la neuronografía fisiológica. Demostraron que las proyecciones descendentes tienen su origen en las regiones corticales que determinan una reacción de alerta cuando se estimula la formación reticular. Estas regiones son el campo óptico motor frontal, la corteza sensorio-motora, la región paroccipital, la primera circunvolución temporal, el polo del lóbulo temporal, la corteza orbital y la región medial de la cara interior del hemisferio incluida la circunvolución del cuerpo calloso.

French (1960) ve en estas conexiones corticoreticulares la base material de un control cortical "consciente". Los potenciales corticofugos eran claros al nivel de las estructuras reticulares del mesencéfalo, subtálamo, hipotálamo dorsal y núcleos talámicos (centro mediano, núcleo parafascicular, núcleo controlateral, núcleo ventral anterior y núcleo retículo talámico).

Se descubrió un sistema cuya función mantiene al animal en estado de vigilia y cuya estimulación experimental con excitaciones naturales o eléctricas logra "despertar" al animal, interrumpe el sueño fisiológico, la narcosis o el efecto de una lesión hipnógena del tronco cerebral practicada debajo del punto de estimulación (Hodes, R. 1964).

Además se registran potenciales en el núcleo amigdalino el hipocampo y el cerebelo. Sintetizando las diferentes experiencias se concluye que: El sistema de neuronas por efecto de una estimulación eléctrica directa, desencadena por vía ascendente una desincronización cortical del EEG que está influido por impulsos procedentes de los receptores de los órganos sensoriales y por otro los estímulos cortifugos que van de la corteza a la formación reticular (Kitsai et al. 1976).

c) Investigaciones microfisiológicas.

Las experiencias macrofisiológicas (estructura directa, potenciales evocados, neuronografía fisiológicas) demostraron que las múltiples zonas de influjos eferentes se correspondían con una convergencia de impulsos aferentes procedentes de los más diversos niveles funcionales de los sistemas nervioso central y periférico.

Esta convergencia de aferencia está también demostrada por el estudio del comportamiento electrofisiológico de las diferentes células reticulares.

Akimoto y Creutzfeldt (1956) estudiaron la convergencia de los impulsos procedentes de la retina y de los núcleos no específicos del tálamo en el cerebro aislado del gato.

El proceso macrofisiológico y el microfisiológico son sincrónicos.

d) La formación reticular y la excitabilidad cortical, Caspers (1957) demuestra en la epilepsia experimental que la excitabilidad cortical variaba con el nivel de actividad de la formación reticular y el grado de sincronización del corticograma. Después de la estimulación eléctrica directa de la formación reticular o de la estimulación por aferencias sensibles específicas, observa una desincronización del EEG y una disminución paralela de la excitabilidad cortical. El descenso de la actividad reticular y la sincronización cortical por una ligera narcosis se ven acompañados de un claro aumento en la actividad cortical.

La activación colateral del sistema reticular ascendente por aferencias específicas constituye un mecanismo anticonvulsivo fisiológico.

Jung (1957) señala que un dolor repentino o un estímulo acústico que asusta puede interrumpir una crisis de pequeño mal, desapareciendo del EEG el patrón espiga-onda; además no pocos epilépticos experimentan sus ataques únicamente o casi únicamente durante el sueño.

Cornu y Pillari (1955) han llamado recientemente la atención sobre el papel patogénico que desempeñan las estructuras reticulares del tronco cerebral en la génesis de muchas formas sintomáticas de epilepsia centroencefálica. Se trataba de casos crónicos de encefalitis reumática, con localización selectiva de las manifestaciones in-

inflamatorias en la sustancia gris de la formación reticular, que no habían ocasionado una degeneración apreciable del parenquima.

e) La formación reticular y la conciencia.

Se ha demostrado que la conciencia es una función del cerebro.

Kretschmer (1950) la incluye dentro de las funciones centrales, junto con la afectividad y el impulso vital.

Tanto la conciencia como la afectividad están estrechamente enlazadas con las funciones neurovegetativas, por ello las variaciones del grado de conciencia condicionan modificaciones fundamentales del sistema neurovegetativo (respiración, vasomotricidad, metabolismo).

Así pues durante el sueño aumenta la irrigación cerebral.

Con el sueño se producen importantes cambios fisiológicos: la temperatura corporal desciende, el metabolismo basal se reduce, la respiración se hace más lenta y profunda, disminuye la secreción salival, se activa la musculatura lisa, las glándulas sudoríparas están más activas, la sangre es más diluida debido al agua procedente de los tejidos.

Desde Magoun y Moruzzi (1949) se sabe que la conciencia no es gobernada solo por la corteza.

Gurdjieff (1964) distingue cinco grados o niveles fisiológicos de conciencia:

- 1.- Sueño profundo sin ensueños.
- 2.- Sueño ligero con ensueños.
- 3.- Conciencia diurna ordinaria (el despertar de un sueño).
- 4.- La verdadera conciencia de sí mismo que solo se alcanza en raras y fugaces ocasiones.
- 5.- La conciencia cósmica, estado supraconsciente.

Los grados 4 y 5 son excepcionales.

En la clínica, se distinguen las siguientes formas principales de conciencia patológica:

- 1.- El sueño patológico (sueño permanente, inversión del ritmo y disociación entre el sueño cerebral y sueño corporal).
- 2.- Obnubilación.
- 3.- Somnolencia.
- 4.- Supor.
- 5.- Mutismo acinético.

- 6.- Narcolepsia.
- 7.- Ausencia epiléptica (pequeño mal).
- 8.- Pérdida de conciencia del gran mal.
- 9.- El "Dreamy state".
- 10.- Los delirios.
- 11.- Embraguez patológica.

Agregando los estados comatosos, pérdida de conciencia en la anoxia, narcosis, estados post-traumáticos.

En el estado actual de la investigación cabe admitir que los trastornos de la conciencia se originan en las estructuras reticulares.

Los centros funcionales superiores especialmente la corteza, participan en lo referente a los contenidos psíquicos diferenciados del delirio y estado crepuscular.

#### f) Relación entre la formación reticular y el sueño.

A fines de los 20s Walter Rudolf Hess (1928) proporcionaron amplios conocimientos sobre la función del diencefalo y la regulación subcortical de las funciones corticales. Los estímulos eléctricos de baja frecuencia sobre el talamo del gato despierto le permitieron inducir un sueño fisiológico, pero si se aplicaba a la misma región un estímulo más intenso o de alta frecuencia, se originaba un proceso inverso el gato dormido se despertaba.

Esa zona "hipnógena" o "somnia" que se presta a dicha estimulación, esta situada lateralmente en los 2 tercios inferiores de la masa intermedia del talamo y se extiende hacia adelante hasta los núcleos anteriores. Algunas observaciones neuropatológicas permiten establecer en el hombre un homólogo de la zona hipnógena del gato.

Pilleri en 1906 describe un caso de hipersomnia consecutivo a un foco de reblandecimiento unilateral en el talamo inespecifico (núcleo mediodorsal, núcleo circular, tracto mamilotalámico, y ciertas partes del núcleo lateral.)

Jasper y su escuela dieron el nombre de sistema de proyección difusa o "sistema reticular" del talamo a las regiones talámicas cuya estimulación induce potenciales de reclutamiento; también sugirió que el sistema reticular talámico tendría una "función integradora" como el fenómeno de la conciencia y la atención.



Jasper y col. (1949) y Starzl y Whitlock (1952) localizaron los núcleos de reclutamiento en las formaciones siguientes:

- 1.- Núcleos intralaminares (paracentral, controlateral, parafascicular, suprageniculado).
- 2.- Centro mediano.
- 3.- Núcleo de la línea mediana (centromediano, de la comisura gris del tálamo, sub-mediano, romboides).
- 4.- Núcleo reticulado del tálamo (según Jasper en su totalidad según Starzl y Whitlock solo en su parte anterior).
- 5.- Núcleo ventral anterior.

Las investigaciones de Moruzzi y Magoun han suscitado dudas sobre la teoría de la inhibición e incluso hacen suponer que el sueño sea resultado no de una inhibición sino de una activación cortical.

Moruzzi (1964) encontró, en el tallo cerebral caudal, centros que poseen un efecto antagónico sobre ascendente.

Algunas publicaciones se refieren a observaciones sobre estados de sueño sin sincronización cortical, de los que sería responsable un grupo de neuronas situado en la protuberancia (Moruzzi, 1964; Jouvét, 1965).

Aún no se ha hecho la delimitación anatómo-topográfica de estos centros. Según Moruzzi, se hallan en la protuberancia y actúan inhibiendo la formación reticular ascendente, activando la "zona somnígena" de Hess en el diencéfalo. Estos centros pueden ser estimulados fisiológicamente por aferencias descendentes de la corteza o por impulsos ascendentes de origen neurovegetativo o somático.

Dement y Kleitman (1957) relacionan las ensueñaciones, las fases de sueño con EEG desincronizado que se observa en el hombre.

El sueño desincronizado es más profundo que el sincronizado en el gato.

Whitlock, Arduini y Moruzzi (1953) observaron a través de los potenciales derivados de las neuronas de la corteza y la formación reticular mediante microelectrodos, que las fibras piramidales descargan durante el sueño a cada onda sincronizada de la corteza motora y dejan de descargar en cuanto se produce una reacción de alerta y el EEG pasa a la forma activada. En este caso, la sincronización de la corteza se había producido por sección transversal del tegmento del mesencéfalo.

Según Kruger y cols., (1971) hizo la clasificación fisiológica de las posibles vías relacionadas con la formación reticular, a continuación solo se dan las vías principales y las vías asociadas:

- 1.- Vías lemniscales ascendentes.
  - a)- Vías del dolor y de la temperatura.
    - Vías procedentes del cuerpo.
    - Vías de la cabeza.
  - b)- Vías del tacto y sensibilidad profunda.
    - Vías del cuerpo.
    - Vías de la cabeza.
    - Vías gustatorias.
    - Vía auditiva y vías vestibulares.
- 2.- Vías monoaminicas del sistema nervioso central (SNC).
  - Vía descendente noradrenérgica y vía descendente serotoninérgica.
  - Vía ascendente noradrenérgica.
  - Vías noradrenérgicas del locus coeruleus.
  - Vía ascendente serotoninérgica.
  - Vía dopaminérgica.
- 3.- Estructuras asociadas con el cerebelo.
  - Conexiones tegmentales.
  - Conexiones basilares.
  - Vías descendentes: impulsos aferentes de la formación reticular del tronco cerebral.
- 4.- Tractos descendentes somáticos de la formación reticular del tronco cerebral.
  - Tractos reticuloespinales.
  - Tractos reticuloespinales y fascículo longitudinal medial.
- 5.- Tractos rubroespinales y tectoespinales.
- 6.- Vías descendentes del sistema nervioso autónomo (SNA).
- 7.- Nervios craneales y sus núcleos.

#### 4.- OBJETIVO.

El objetivo primordial de este trabajo es el análisis ultraestructural del campo tegmental gigantocelular (CTG), enfocado hacia los 4 tipos celulares presentes en esta región (células gigantes, grandes, medianas y pequeñas) del cerebro de gato.

Así como el de realizar una comparación en cuanto a los organelos presentes en las células respecto unas de otras en cuanto a los 4 tipos celulares que existen en el campo tegmental gigantocelular.

## 5.-MATERIAL Y METODO.

Para el desarrollo de este trabajo se seleccionaron 3 gatos sanos de un peso aproximado de 2.300 kg.

Se obtuvo la relación del anestésico y de acuerdo con ello se le inyectó hidrato de cloral al 35% (0.1 ml) lo cual insensibiliza al animal durante 5 minutos.

Se aseguró al animal sujetándole las patas a la mesa de trabajo para que permaneciera en posición ventral, se procedió a rasurar el abdomen, parte media del tórax y del cuello; se perfundió según la técnica de Chan-Palay (1978) y consiste en lo siguiente: se preparó una jeringa con 1 ml de nitrito de sodio 1% y otra con heparina 0.1 ml. Mientras tanto se preparó la bolsa de perfusión con manguillo de presión.

Se revisó la respiración y se hizo una incisión en la parte del cuello para exponer la tráquea, separando los músculos y se hizo una T en los discos cartilagosos insertando una cánula con el propósito de iniciar la respiración artificial.

Se continuó con una incisión media ventral en el tórax que abarcó hasta el abdomen, se cortó la pared del diafragma.

Se expuso el corazón y los grandes vasos, se preparó la cánula de perfusión y se colocó hasta la raíz de la aorta, un poco antes se revisó la respiración y la frecuencia cardíaca. (Fig.12).

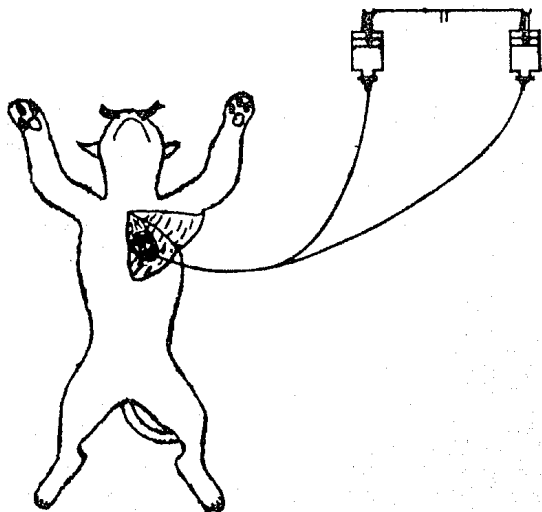
Se inyectó en el ventrículo izquierdo 1 ml de nitrito de sodio al 1% durante 1 minuto, seguido por una inyección de heparina 0.1 ml.

Al llegar a la aorta descendente, se amputó la cúspide del corazón y en seguida se conectó la respiración, insertando el sistema de perfusión con glutaraldehído-formaldehído al 1% en buffer de fosfatos con 0.02mM de CaCl (cloruro de calcio) y con un pH de 7.3, este paso se hizo rápidamente en el ventrículo izquierdo como es recomendable a través de la válvula aórtica, se cortó la aurícula derecha para permitir la salida del fijador; de 250 a 500 ml se pasaron rápidamente con la ayuda de un manguillo de baumanómetro y con la presión máxima durante un lapso aproximado de 5-10 minutos y el resto se pasó lentamente.

El primer signo de la fijación es el espasmo muscular.

Se tuvo mucho cuidado de evitar burbujas, pues éstas ocasionarían

FIG. 12 Perfusión intracardiaca (Chan-Palay 1978)  
con glutaraldehido-formaldehido 1%.



alteración post-mortem en el tejido a observar.

Después de la perfusión se decapitó y se disecó el cerebro dejándolo en la misma solución fijadora, se seleccionó la región y se dejó de 24 a 48 horas en el fijador, posteriormente se siguió la técnica rápida para microscopía electrónica se hicieron 3 lavados en solución buffer, se pasó a post-fijación en tetróxido de osmio 2X durante hora y media y se lavó 3 veces más con buffer.

Se sacó de refrigeración la resina y se procedió a homogeneizarla.

Los bloques de 1mm. se deshidrataron gradualmente en acetonas de concentración descendente (para quitar el buffer).

Se infiltraron en epon-setona 20 minutos y por último se incluyó en EPON y se pasaron las muestras a la estufa durante 1 hora a 100° C, luego se pasaron al congelador 5 minutos. Se desmoldó y se hizo la pirámide truncada para dejar libre el trozo de tejido. (Fig. 13).

Se seleccionaron las cuchillas para evitar mellas y se procedió a cortar semifino de 1 micra de espesor, se estiraron con vapores de Xilol y se seleccionaron de acuerdo al color sacándose con una pequeña asa o anillo metálico que permitió pasar los cortes al portaobjetos. (Fig. 14 y 15).

Se agregaron 1 ó 2 gotas de azul de toluidina a los cortes y se calentaron hasta observar un anillo metálico (Fig. 16), se retiró de la platina y se dejó enfriar, se enjuagó con agua corriente a chorro lento, se secaron y observaron al microscopio fotónico (Fig. 17, 18, 19, 20.) escogiendo la zona de estudio para microscopía electrónica (Fig. 21).

Se eliminó el tejido que no era de interés y se procedió a hacer los cortes finos entre 250-600 Å de grosor, se montaron en una rejilla de cobre y se contrastaron con acetato de uranilo de 20-25 minutos, se enjuagaron 3 veces con agua destilada y acto seguido se contrastó con citrato de plomo durante 20-25 minutos se enjuagaron y secaron y posteriormente se observaron bajo marea electrónica.

Y se tomaron las micrografías.

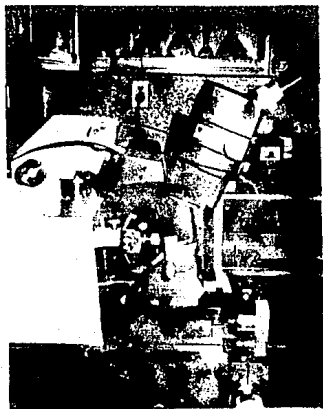
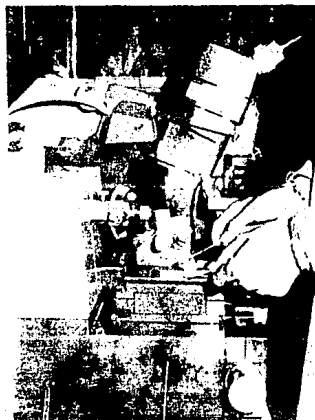


Fig.13.- Después de que se desmoldaron cada una de las muestras se procedió a hacer la pirámide truncada que nos permitió hacer los cortes semifinos y finos.



Fig.14.- Los cortes se  
estiraron con Xilol  
" se pescaron con  
un arillo metálico.

Fig.15.- Con ayuda del arillo  
se adhirieron al  
portaobjetos evitando  
las arrugas y quitando  
el exceso de agua.





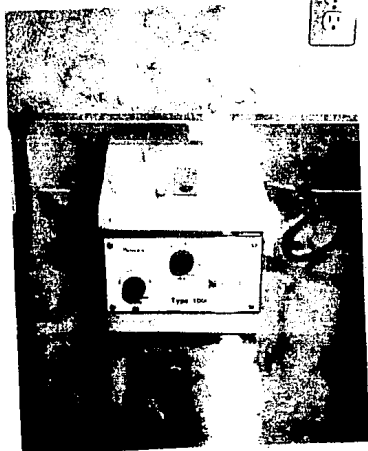


Fig.16.- Para observar la estructura del corte se agrega azul de Toluidina calentándose hasta observar el anillo metálico.

Fig.17.- Una vez que se ha teñido el corte se observa al microscopio fotónico y se localizó la región de interés.





Fig. 18.-Se delimito la zona de estudio que tenia los tipos celulares de interes y se fotografio a menor aumento. (10X).

Fig. 19.- Se amplificó el campo y se observó con mas claridad (40 y 60 X).



Fig. 20.- Para observar organelos se amplifica a 100 X y delimitamos la región para los cortes finos

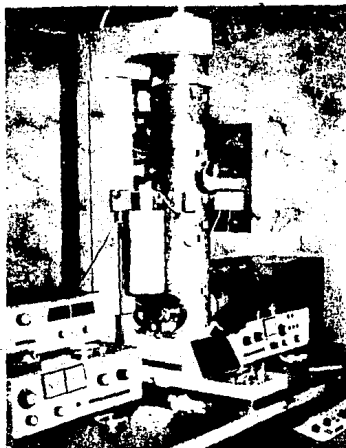
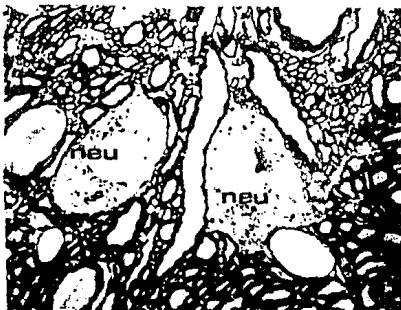


Fig. 21.- Una vez tratadas las rejillas con los cortes se procede a localizar en ellos los tipos celulares y a describir características.

## 6.- RESULTADOS.

Las neuronas son unidades vivas y fundamentales que mantienen todas las funciones básicas en el sistema nervioso. Curiosamente en la FR se han descrito 4 tipos celulares conocidos como gigantes (más de 70  $\mu\text{m}$ ), grandes (40-70  $\mu\text{m}$ ), medianas (20-40  $\mu\text{m}$ ), y pequeñas (menos de 20  $\mu\text{m}$ ).

Las neuronas GIGANTES, se distribuyen irregularmente en esta red neuronal, es decir, su densidad es muy baja, pero puede apreciarse claramente en las micrografías debido a su gran tamaño. Su rango va de 70-110  $\mu\text{m}$  (Fig. 22), y presentan característicamente el siguiente patrón estructural.

**Pericarión.**- Es la masa citoplasmática que rodea al núcleo y que se ha denominado como cuerpo celular o pericarión, contiene los organelos típicamente encontrados en las células de los mamíferos.

**Núcleo.**-Es pálido, intensamente basófilo con membrana lisa y redonda o poco alargada que se hace evidente con azul de Toluidina, las arrugas o pliegues varían en profundidad. Tiene un contenido uniforme y finamente granular. La membrana tiene muchos pliegues donde el citoplasma tiene gran cantidad de retículo endoplásmico rugoso (RER) y a veces ribosomas sueltos.

Su tamaño es variable pero el promedio es de 10-12  $\mu\text{m}$ , solo se presenta un núcleo, localizado en la parte central, la cubierta nuclear es bastante porosa, la doble membrana es paralela y sin expansiones, por lo regular presenta de 2 a 3 invaginaciones con escurrimientos extendidos hasta el citoplasma conectando cisterna perinuclear con retículo endoplásmico (RE) y espacio intersticial (Fig. 23.); la heterocromatina se encuentra ampliamente dispersa.

**Nucleolo.**- Es prominente y marcadamente basófilo, por lo tanto es muy evidente, esférico y casi central resaltando en la palidez nuclear y está compuesto de fibras y gránulos irregulares en las masas de cromatina centrales o periféricas (Fig. 24).

**La membrana celular.**- Es completa e ininterrumpida por lo regular es bilaminar presentando algunas modificaciones en las regiones



Fig. 22.- Las neuronas gigantes de 70 a 110  $\mu$ m tienen una densidad muy baja dentro de esta red neuronal comparadas con los tres tipos celulares restantes. (4000 X).

Fig. 23.- Estas células presentan de 2-3 invaginaciones en el núcleo y se extienden hasta el citoplasma. (8000 X).



sinápticas.

Mitocondrias.- Tienen una estructura relativamente compacta con crestas bien delimitadas, con membranas paralelas que varían de 0.1-0.6  $\mu\text{m}$  aunque la mayoría están en la mitad de este rango, la orientación de las crestas es bastante variable según el plano de corte. Las crestas se orientan transversalmente, mientras que los perfiles redondeados o alargados son longitudinales y no tienen relación topográfica con el retículo endoplásmico liso o retículo endoplásmico rugoso. Se alinean más o menos en forma paralela al núcleo (Fig. 25).

Retículo endoplásmico rugoso.- Es abundante pero es el componente más variable. Se presenta formando grandes masas localizadas cerca del núcleo o hacia la envoltura nuclear, aunque no se restringen a esta región, algunas están imbricadas o bien paralelas a las cisternas separadas por 0.2  $\mu\text{m}$ , a veces en la zona perinuclear, la cisterna es paralela a la envoltura nuclear, si se arreglan de otro modo su tendencia es periférica conforme al paralelismo (Fig. 26).

Las anastomosis de las cisternas son frecuentes especialmente 2 a 3 cisternas vacías.

La cisterna del RER inmersa en la matriz contiene multitud de ribosomas libres (Fig. 27).

Hay polisomas que ocupan parte del citoplasma e invaginaciones penetrando al mismo sitio desde la envoltura nuclear hasta lo más superficial de la célula siempre asociados al retículo endoplásmico rugoso extendiéndose hasta las membranas de los organelos, estos ribosomas libres son responsables de la difusa basofilia.

El retículo endoplásmico rugoso y los ribosomas libres no existen en los axones pero sí en las dendritas.

El retículo endoplásmico liso.- Es mínimo además no es posible observar claramente la agrupación de cisternas, tal vez no tenga mucho que ver con la ultraestructura celular.

El aparato de Golgi, no está muy desarrollado, es perinuclear.



Fig. 24.- Tienen Reticulo endoplasmico rugoso (RER) bastante abundante en la periferia nuclear. (8000 X).



Fig. 25.- Las crestas mitocondriales muestran perfiles distintos pero son paralelas entre si. (8000 X).



Fig. 26.- En las células gigantes el retículo endoplásmico rugoso forma masas que rodean la periferia nuclear. (12 000 X).

Fl. 27.- Las cisternas nucleares presentan asociación con el RER. (4000 X).





Sustancia de Nissi.- Está presente en el retículo endoplásmico rugoso y se distribuye ampliamente.

Las neuronas GRANDES tienen más o menos el mismo patrón estructural solo que su rango es de unos 30-70  $\mu\text{m}$  y presentan el citoplasma un poco más compacto.

Tienen un núcleo rico en material genético, redondo, casi central (Fig. 26), su tamaño es variable pero nunca alcanza a ocupar la mitad o la totalidad del cuerpo celular rico en retículo endoplásmico rugoso; el contenido es demasiado uniforme y presenta en ocasiones algunos ribosomas sueltos (Fig. 29 y 30), la cubierta nuclear no presenta tantos poros como en la neurona gigante, por lo regular presentan una sola invaginación que se prolonga desde la membrana hasta la parte central. La doble membrana ya está muy unida.

El nucleolo es bastante notable y basófilo de modo que resalta, se ven claramente la gran cantidad de fibras y gránulos que lo componen, su tamaño no es muy variable de una célula a otra.

La membrana celular es bastante regular y presenta 2 capas o láminas que en ocasiones parecen ser 3. (Lo anterior no se muestra en las figuras pero fue observado).

Mitocondrias.- tienen una forma un poco más alargada con una membrana externa lisa, ya no es tan compacta, varían de 0.4-0.5  $\mu\text{m}$  aunque la mayoría son de 0.4  $\mu\text{m}$ , su orientación sigue siendo irregular pero varía según el plano de corte. Los perfiles alargados son longitudinales y parece que no tienen ninguna relación con el retículo endoplásmico liso ni con retículo endoplásmico rugoso, se alinean casi en forma paralela al núcleo.

El retículo endoplásmico rugoso es bastante abundante en relación al tamaño de la neurona, aunque existen zonas más densas que otras, pero por lo regular su densidad aumenta conforme se acerca al núcleo (Fig. 31, 32 y 33).



Fig. 28.- Las neuronas grandes tienen un rango de 30-70  $\mu\text{m}$  pero a pesar de tener un patrón estructural muy parecido presentan el citoplasma un poco más compacto. (4000 X).



Fig. 29.- El cuerpo celular de estas neuronas también es rico en RER presentando un contenido bastante uniforme y en ocasiones también tiene numerosos ribosomas sueltos. (4000 X).

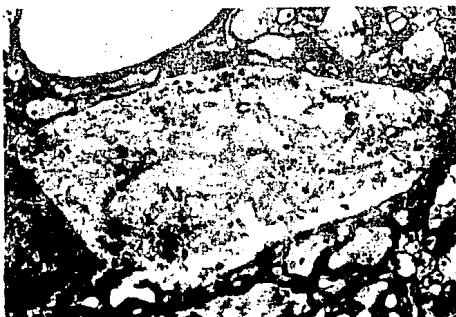


Fig. 30.- Las neuronas grandes grandes tienen un patrón estructural definido pero el RER no es tan abundante como en las gigantes. (6000 X).



Fig. 31.- El RER por lo regular se presenta del otro lado de la invaginación. Este patrón puede variar. (5000 X).

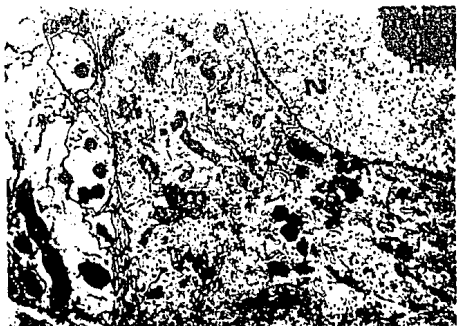


Fig. 32.- Algunas neuronas tienen una estructura mas compacta que otras, pero su patrón es muy constante. (5000 X).



Fig. 33.- El reticulo endoplasmico rugoso es fácil de observar a diferencia del liso que no se vio. (6000 X).

La sustancia de Nissl generalmente está dispersa en el pericarion a veces presenta basofilia muy intensa. el retículo endoplasmico rugoso y los ribosomas libres están alrededor de la matriz siendo el retículo endoplásmico rugoso el más variable.

Hay patrones estructurales que cambian dependiendo de la zona del sistema nervioso.

Las anastomosis de las cisternas son frecuentes y por lo regular se presentan 2 a 3 de ellas. El retículo endoplasmico rugoso con pequeños cuerpos de Nissl mucho más pleomórficos y menos regulares con 1 ó 2 ramas en las cisternas torcidas y a veces maltratadas forman el esqueleto de estos cuerpos. las cisternas son profundas. hay fenestraciones que están típicamente marcadas por ribosomas circundantes. la superficie de la cisterna es lisa y las regiones de las anastomosis también lo son.

La cisterna del retículo endoplásmico rugoso inmersa en la matriz contienen multitud de ribosomas libres. en contraste con esto hay polisomas que ocupan parte del citoplasma y van desde la envoltura nuclear hasta lo más superficial extendiéndose hasta los organelos. los ribosomas son los responsables de la difusa basofilia. El aparato de Golgi es más abundante que en las células pequeñas.

El retículo endoplásmico liso no es tan evidente. se podría considerar nulo y la independencia ribosomal hace que sea un poco menos notable.

Las neuronas MEDIANAS tienen un rango de 20-40  $\mu$ m, poseen el núcleo basófilo de membrana lisa y algo alargado, evidente contenido uniforme. el citoplasma es rico en RER pero solo es distinguible en la periferia del núcleo (Fig. 34 y 35).

El nucleolo se aleja casi siempre del centro y resalta debido a su estructura compacta (Fig. 36); el nucleolo presenta varias invaginaciones o escurrimientos irregulares que le hacen variar en cuanto a su forma. estas regiones tienen membranas bien delimitadas que ayudan a contener los organelos: la membrana es doble y es regularmente porosa.

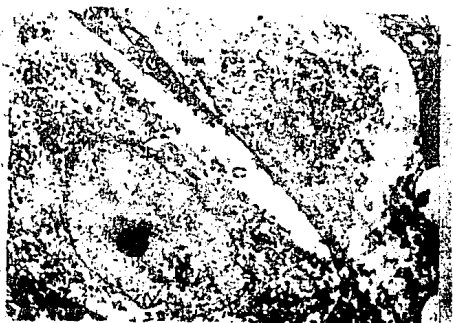


Fig. 34-35.- Las neuronas medianas tienen un rango de 20-40 $\mu$ m poseen un nucleo de membrana lisa y algo alargado contenido uniforme, citoplasma rico en RER en la periferia del nucleo. ( 5000 y 10 000 X).



Fig. 36.- El nucleolo es dividido por la irradiación que se presenta y esto hace variar la forma de las neuronas. (5000 X).



Fig. 37.- Las mitocondrias son más bien alargadas y compactas. El patron estructural no permitió ver Reticulo endoplásmico liso (7000 X).

Las mitocondrias van de un diámetro de 0.3 a 0.35  $\mu\text{m}$  donde tiene distribuidas las crestas de un modo no tan compacto aunque no por ello dejan de estar delimitadas, además este patrón no es fácil de observar debido al plano de corte (Fig. 37).

A veces las crestas se orientan transversalmente y otras veces no es fácil distinguir esto pues llegan a alinearse paralelamente al núcleo.

El retículo endoplásmico rugoso se concentra más alrededor del núcleo, es bien de reconocer debido a la gran cantidad de ribosomas y sustancia tigróide que presenta (Fig. 38 y 39). Las cisternas del RER están inmersas en la matriz y contienen algunos ribosomas libres.

Las cisternas no sufren anastomosis constantes aunque no siempre se cumple esta regla y se presentan algunas anastomosis bastante evidentes.

El retículo endoplásmico liso sigue sin presentarse claramente y tal vez no tenga relación alguna con la ultraestructura de este tipo de células que en ocasiones se distribuyen en núcleos pero rara vez se ven estos agregados.

El aparato de Golgi no es observable aun en los cortes delgados de microscopía electrónica y en las micrografías rara vez se hace evidente.

Las neuronas PEQUEÑAS son de tamaño variable pero el largo es menor a 20  $\mu\text{m}$ , no tienen abundantes mitocondrias pero cuando se presentan por lo regular miden 0.2  $\mu\text{m}$  de diámetro y se observan de 3 a 6 crestas bien delimitadas y notables y no tienen estructura compacta pero tampoco irregular más bien se considera como término medio (Fig. 40), están bien delimitadas y su patrón estructural varía de acuerdo al plano de corte (Fig. 41).

El retículo endoplásmico rugoso, el aparato de Golgi también son estructuras que no se presentan de modo abundante (Fig. 42), el patrón de distribución de los organelos contenidos en este tipo celular no es tan fácil de observar puesto que la cantidad y patrón distributivo ya no es parecido a los demás tipos celulares (Fig. 43).





Fig. 38-39.- Las neuronas medianas tienen RER más concentrado al núcleo, se reconoce fácilmente. (7000 X).



Fig. 40.- Amplificación de neurona pequeña que muestra el RER.  
(15 000 X).

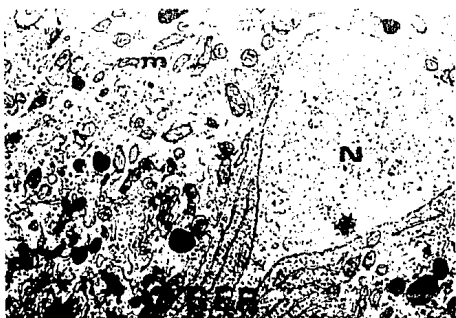


Fig. 41.- Detalle del RER anterior y mitocondrias. (18 000 X).



Fig. 42.- Detalle del aparato de Golgi difícil de observar y fotografiado a 27 000 X.

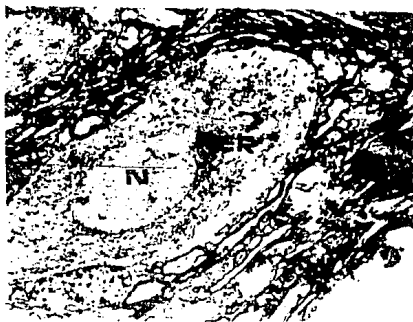


Fig. 43.- La composición estructural es demasiado compleja y difícil de interpretar, muestra RER y mitocondrias bastante abundantes con respecto a su tamaño. (12 000 X).

Lo que sí se sigue observando notablemente es la invaginación nuclear pero no en todas las neuronas, no es un patrón constante pero le da una forma alargada o bien esférica de modo que tal vez influya en la distribución de los organelos y en el intercambio de sustancias nutritivas y/o desechos de las mismas (Fig. 44).

Los lisosomas presentes son tan pequeños que solo se observan en masa regulares que no delimitan una de la otra pero permiten saber que es otro organelo presente que tal vez sea de vital importancia para el funcionamiento de la formación reticular pontina (FRP).

Lo que si se sigue observando notablemente es la invaginación nuclear pero no en todas las neuronas, no es un patron constante pero le da una forma alargada o bien esférica de modo que tal vez influya en la distribución de los organelos y en el intercambio de sustancias nutritivas y/o desechos de las mismas (Fig. 44).

Los lisosomas presentes son tan pequeños que solo se observan en masas regulares que no delimitan una de la otra pero permiten saber que es otro organelo presente que tal vez sea de vital importancia para el funcionamiento de la formacion reticular pontina (FRP).

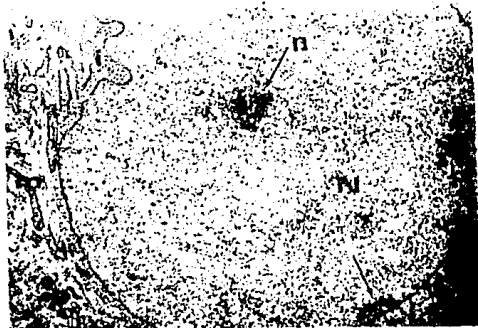


Fig. 44.- Las invaginaciones nucleares no aparecen en todas las neuronas, las formas neuronales varían y esto hace variar el acomodo de los organelos. (12 000 X).

## 7. - DISCUSION.

La formación reticular (todo el tallo cerebral en general), presenta una organización demasiado compleja y más variada en lo que respecta a las proyecciones que recibe de las regiones superiores e inferiores del mismo sistema nervioso (central y periférico).

Todo lo anterior nos lleva a la interpretación de los resultados obtenidos en la descripción ultraestructural de cada tipo celular que forma parte de la estructura reticular.

Aunque también debemos considerar que la densidad de cada tipo celular está estrechamente relacionado con la región, es decir que dependiendo del plano de corte que nosotros realicemos podemos encontrar mayor o menor abundancia de determinado tipo celular dependiendo entonces del nivel al que nos encontremos, aunque en lo particular sabemos que las neuronas más grandes se encuentran hacia el centro de la formación reticular y las más pequeñas se encuentran a los lados de la misma.

Los resultados obtenidos confirman que existen 4 tipos celulares que son: células gigantes, grandes, medianas y pequeñas, y que cada uno de estos tipos tiene características citológicas que permiten distinguirla de las demás, por otro lado hay que considerar que su patrón ultraestructural está estrechamente relacionado con la actividad que desempeñen dentro del sistema y de los mismos requerimientos de cada célula para poder subsistir en esta región tan especializada y compleja.

Todo lo anterior nos lleva a considerar el punto particular de la relación estrecha que hay entre todos los tejidos en el SNC.

Los resultados experimentales obtenidos nos llevan a pensar que esta estructura a pesar de ser considerada como compleja tiene amplios campos de estudio que permiten el poder estudiar con claridad la ultraestructura celular de los 4 tipos celulares aunque en realidad las descripciones obtenidas dejan campos aun no bien establecidos debido a los diferentes planos de corte, aunque el apoyo principal para este estudio fueron las mediciones celulares y los trabajos realizados por Chan-Palay (1978) en el SN de rata, seguimos su técnica y logramos obtener células bien preservadas, aunque algunos sistemas sufren grandes alteraciones debido tal vez a un proceso de perfusión o de post-fijación muy fuerte que daña las estructuras más sencillas

como el aparato de Golgi.

Además se sabe que en los gatos hay una fuerte tendencia a tener largos cuerpos de heterocromatina pero el 60% de ellas no muestran diferencia sexual. Este porcentaje sugiere pues que la diferencia no radica en el sexo sino en el ciclo metabólico; se observa fácilmente porque es extremadamente densa y se agrega en partículas más o menos de igual talla.

Por otro lado los lisosomas varían en tamaño y están presentes por lo regular en masas irregulares de unos cuantos micrones de diámetro, si son muy largos son visibles hasta en microscopía fotónica, según la edad los lisosomas se alargan y acoleccionan.

Las mitocondrias son variadas y regularmente largas. Cada 2-3 cortes se ven las crestas, esto varía según la orientación y el plano de corte. Su orientación es bastante irregular pero se pueden encontrar de modo transversal, es común ver largas mitocondrias acompañadas de cisternas de retículo endoplásmico liso algunas veces encerradas en ellas. Las mitocondrias se encorvan alrededor de las formas tubulares del retículo endoplásmico y se encuentran frecuentemente tanto durante su migración (Chan-Palay, 1978).

#### FIJACION

Dentro del trabajo se tuvo que manejar una fijación que nos dio como resultado el encontrar las mitocondrias con estructura relativamente compacta con crestas bien delimitadas, membranas paralelas y la sustancia del estroma bien identificable así como la observación de la mayoría de los organelos presentes en cada tipo celular; además la mayoría del retículo endoplásmico (RE) se presentó sin cisternas planas ni dilatadas, pero fue claramente observado en todos los tipos celulares a estudiar; las membranas fundamentales de la envoltura nuclear estuvieron perfectamente paralelas y sin expansiones, con poros visibles, membrana celular compacta e ininterrumpida.

El núcleo presentó contenido uniforme y finamente granular.

Las células se presentaron sin retracciones de manera que el espacio intercelular no apareció ensanchado ni hinchado, todo lo anterior fue comprobado con las experiencias de otros investigadores que en alguna ocasión manejaron la ultraestructura. (González-Santander, 1968).



## INCLUSION

La membrana citoplasmática no presentó interrupciones, por lo tanto las imágenes de las células y sus componentes no mostraron expansiones ni retracciones.

El espacio intercelular apareció uniforme.

La mayoría de los cortes no presentaron perforaciones ni burbujas aunque en ocasiones el corte tan fino expuesto a los electrones sufrió daños y se desgarró. (Bargallo y González-Santander, 1968).

Por otro lado muchas de las observaciones no se micrografiaron debido a la posición que presentó el tejido con respecto a los barros de las rejillas.

Además dependiendo de los niveles de corte los organelos presentaban formas diferentes aunque sus dimensiones fuesen iguales; los diferentes ángulos que se obtuvieron dificultaron la interpretación ya que los cortes en las zonas curvas dieron la impresión de estar más ensanchados en ciertas partes, en otros casos los órganos presentaron numerosos lóbulos y se hicieron las comparaciones a diferentes planos, ayudados también por otros reportes hechos en experimentos realizados con anterioridad.

En cuanto a los resultados obtenidos se cree que las invaginaciones son profundas y consisten solamente de RER, algunas veces encierra ribosomas libres.

Hay grandes depresiones en los sitios de confluencia y ramificaciones.

La cisterna que atraviesa el RER es irregular fenestrada por pequeñas interrupciones circulares de 400 Å o más de diámetro, a veces estas fenestraciones solo se restringen a la cisterna.

EL RER sintetiza proteínas hacia afuera de la célula (Presente en sustancia de Nissl pues es el lugar de intensa actividad sintetizadora de proteínas) Chan-Palay (1978).

En las neuronas grandes la sustancia de Nissl es grande y densa y en las pequeñas pueden ser partículas dispersas.

Algunas sustancias sintetizadas por Nissl pueden destinarse a secreción en forma de sustancia transmissora.

Aunque la mayor parte se utilizan en el mantenimiento de las proyecciones neuronales.

Los ribosomas sintetizan moléculas como: enzimas, reguladores, transportadores, receptores, transductores, elementos contráctiles, estructuras y membranas; por lo tanto es más susceptible de modificaciones o destrucción debido a distintas influencias.

En el sistema nervioso no se conoce bien el mecanismo funcional, las neuronas no secretan grandes gránulos como otras células, se investiga su relación con el retículo endoplásmico liso (REL) y aparato de Golgi con secreción de sustancias neurotransmisoras y neuromoduladoras.

Los lisosomas contienen enzimas hidrolíticas que degradan y digieren sustancia del interior y exterior celular.

Las mitocondrias son proveedoras de energía, a mayor demanda de energía más empaquetadas las crestas y a menor demanda menos empaquetada.

Se dice que la formación reticular (FR) es una estructura que no tiene límites bien definidos pues sus 4 tipos celulares se encuentran diseminados a todo lo largo de la formación reticular pontina (FRP).

La citoarquitectura neuronal, distribución y ultraestructura no tiene mucha variación en cuanto a organelos, sin embargo su abundancia es algo relativo, por lo general abundan las neuronas pequeñas y son contadas las neuronas gigantes.

Las características ultraestructurales se pudieron observar y describir en cada tipo celular con soma, organelos y partículas intracelulares. Novack y Demarest (1980).

Por lo general las neuronas gigantes presentan 2 invaginaciones con escurrimientos extendidos hasta citoplasma conectando cisterna perinuclear con RE y el espacio intersticial.

Con esta técnica las células no se retraen de modo que el espacio intersticial no se ensancha ni se hincha.

Aunque se ha reconocido esta región en gatos, ratas, cerdos de guinea y aún en el hombre es una de las regiones que sigue presentando lugares desconocidos.

La técnica de Chan-Palay permitió una mejor fijación del tejido, y la técnica rápida de microscopía nos facilitó la manipulación de las muestras.

La FR se encuentra involucrada en demasiadas funciones que forman parte esencial en la función del sistema nervioso central.

La FRP recibe terminales serotonérgicas del rate dorsal y del puente, genera actividad ECG y a su vez los induce.

En los gatos hay una fuerte tendencia a tener largos cuerpos de heterocromatina pero el ADN de ellos no muestran diferencia sexual (esto se ha comprobado con los estudios referidos al corpusculo de Bar presente en las hembras), lo cual indica que la diferencia radica posiblemente en el ciclo metabólico.

Se presentaron frecuentemente las anastomosis en las cisternas.

Dependiendo del tipo neuronal se hicieron mas evidentes algunos elementos celulares; en contraste con lo poco que pudo observarse el aparato de Golgi y el REL, de manera que se penso que se destruyeron desde el tratamiento para el experimento o bien son estructuras tan delicadas que no resistieron el bombardeo de electrones.

A pesar de que la FR es difusa sus potenciales pueden atravesar largos territorios siguiendo estimulaciones aferentes hasta un lugar especial, los estímulos se dan en la misma región.

La capacidad de integración es ampliamente conocida.

## 8.- CONCLUSIONES.

### 1.- CARACTERIZACION ULTRAESTRUCTURAL DE LA FRP.

- a) RETICULO ENDOPLASMICO RUGOSO Y RIBOSOMAS LIBRES mas abundantes en las células gigantes.
- b) CRESTAS MITOCONDRIALES más empaquetadas en las células gigantes.
- c) INVAGINACIONES en la membrana nuclear en células gigantes.
- d) LISOSOMAS en densidad regular.
- e) APARATO DE GOLGI Y RETICULO ENDOPLASMICO LISO son poco distinguibles.

## A P E N D I C E

N= núcleo  
n= nucleolo  
c= citoplasma  
i= invaginación  
m= mitocondria  
RER= reticulo endoplásmico rugoso  
AG = aparato de golgi  
nev= neurona

## 9. - BIBLIOGRAFIA.

- 1.- Aghajanian, G.K; I.M.Asher: Histochemical fluorescence of raphe neurons: selective enhancement by Tryptophan. Science. 172: 1159-1161, 1971.
- 2.- Aghajanian, G.K; Bloom F.E: Localization of tritiated serotonin in rat brain by electron microscopy autoradiography. J. Pharm. Exp. Ther. 156 (1): 23-30, 1957.
- 3.- Ariens Kappers, C.V., Hubber G.K., Crosby E.C.: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. Nueva York, Hafner Pub.Co. 1960.
- 4.- Akimoto, H., Creutzfeldt, O.: Reaktionen von neuronen des optischen cortex nach elektrischer reizung unspezifischer thalamusken. Arch. Psychiat. Nervenkr. (Alem.) 196, 494-519, 1958.
- 5.- Bargallo R: Nociones de Microscopia Electronica para Biologos. Ciencias Biol. Barcelona. 1958.
- 6.- Bechterew, W.: Uber langfaserzuge der formatio reticularis medullae oblongatae et pontis. Neurol. Zbl. Alemania. 1865, 337-346.
- 7.- Bechterew, W.: Die leitungsbahnen im gehirn und ruckenmark. Leipzig:Bozold, 1894.
- 8.- Bechterew, W.: Die funktionen der nerven centra. I. Heft: Einleitung, untersuchungs-methoden, ruckenmark und verlangertes mark. Jena: Fischer, 1908.
- 9.- Beaudet, A. y L. Descarries: The fine structure of central serotoninins neurons. J. Physiol. 77:193-203, 1961.
- 10.- Beusekom G.T van: Fibre analysis of the anterior and lateral funicull of the cord in the cat. Disertacion Liden E. Ijdo. N.V. 1955.
- 11.- Blackett, N.M; D.M Parry: A new method por analyzing electron microscope autoradiographs using hypothetical grain distributions. J. Cell Biol. 57: 9-15, 1973.
- 12.- Blackett N.M.; D.M. Parry: A simplified method of "Hypothetical grain" analysis of electron microscope autoradiographs. J. Histochem. 25:206-214, 1977.

- 13.- Bobillier, P.; S Séguin; A Deguorce; B.D Lewis; J.F. Pujol; The efferent connections of the nucleus raphe centralis superior in the rats as revealed by radioautography. Brain Res. 166:1-8, 1979.
- 14.- Brodal M.D. The Reticular formation of the Brain Stem anatomical aspects and functional correlations. Oliver & Boyd, Edinburg, 1957.
- 15.- Brodal, A., Gugstad, A. C.: Afferent connections of the paramedian reticular nucleus of the medulla oblongata of the cat. Acta anat. (Suiza) 30,133-151. 1957.
- 16.- Brodal, A., Pompeiano, O. Walberg, F.: The vestibular nuclei and their connections. Anatomy and functional correlations. Edimburgo, Londres: Oliver y Boyd, 1962.
- 17.- Brodal, A., Rossi, G. F: Ascending fibers in the brain stem reticular formation of cat. Arch. Neurol. Psychiat (EEUU): 74, 66-87, 1955.
- 18.- Cajal, S.R.: Contribucion al estudio de los ganglios de la substancia reticular del bulbo. Trab. Lab. inv. biol. Univ. Madrid (España) 7, 1909.
- 19.- Cajal, S.R.: Histologie du systeme nerveux de el hombre et des vertebrés., Cons. Sup. Invest. Cient. Madrid: Instituto. S.R. y Cajal. 1952.
- 20.- Camacho-Evangelista, Reynoso-Suárez, F: Activiting and synchronizing centers un cat brain: electroencephalograms after lesions. Science. 148: 258-270, 1964.
- 21.- Carrea, R.E., Mettler, F.A.: The anatomy of the primate brachium conjuntivum and associated structure. J. Comp. Neurol. (EEUU) 101, 565-690. 1954.
- 22.- Caspers, H.: Die beeinflussung der corticalen krampferrybarkeit durch das aufsteigende reticular system des hirnstammes. I. Reizwirkungen. Z. ges. exp. med. (alemania) 129, 128-144, 1957.
- 23.- Chan-Palay, V: Morphological correlates for transmitter synthesis, transport, release, uptake and catabolism: A study of serotonin neurons in the nucleus paragigantocellularis lateralis. Plenum Press, New York, 1978.
- 24.- Cornu, F., Pflieger, G.: Encephalitis rheumatica chronica als ursache von epileptischen anfallus und organischen demenzen; ens: Aktuelle fragen der Psychiatrie und Neurologie, Vol. 2, 11-28;

- Basilea: Karger, 1965.
- 25.- Corsi Cabrera M: *Psicofisiología del sueño*. Ed. Trillas, Mexico, 1963.
  - 26.- Dawes, Clinton J: *Biological Techniques in Electron Microscopy*. Barnes & Noble, INC, New York, 1971.
  - 27.- Deil, P., Bonvallet, M., Hugelin, A.: Tonus sympathique, adrenaline et controle reticulaire de la motricité spinale. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* (Canada) 6:599-618 (1954).
  - 28.- Dement, W., Kleitman, N.: The relation of eye movements during sleep to dreamy activity, an objective method for the study of dreaming. *J. exp. Psychol* (EEUU) 53, 339-446, 1957.
  - 29.- Demetrescu, M. Demetrescu M: Ascending inhibition and activation from the lower Brain Stem: the influence of pontine reticular stimulation on thalamo-cortical evoked potentials in cat. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 14:602-620, 1962.
  - 30.- Descarries L, K.C. Watkins, S. Garcia, A Beaudet: The serotonin Neurons in Nucleus Raphe Dorsalis of adult rat: a light and electron Microscopy. *The Journal of comparative Neurology*. 207:239-254, 1982.
  - 31.- Desmond Kay: *Techniques for Electron Microscopy*. Blackwell, Oxford, 1968.
  - 32.- Dodge, J.D: *An Atlas of Biological Ultrastructure*. Edward Arnold, LTD, London, 1968.
  - 33.- Fernández A.G; Roldán R.E: Efecto de la estimulación eléctrica de la corteza cerebral sobre unidades aisladas de la formación reticular mesencefálica. *Boi. Inst. Med. Biol.* 16:59-73, 1958.
  - 34.- French, J.D., Hdz. Peón, R., Livingston, R.B.: Projections from cortex to cephalic brain stem (reticular formation) in monkey. *J. Neurophysiol* (EEUU). 18, 74-95, 1955.
  - 35.- González-Santander R: *Técnicas de Microscopía Electrónica en Biología*. Aguilar, Madrid, 1968.
  - 36.- Graybiel A.M: Direct and indirect preculomotor Pathways of the Brain stem; an autoradiographic study of the pontine reticular formation in the cat. *L. Comp. Naur.* 175:37-78, 1974.
  - 37.- Halliday G.M.; I Tork: Electron Microscopic Analysis of the Mesencephalic ventromedial tegmentum in the cat. *The Journal of Comparative Neur.* 230:393-412, 1984.



- 38.- Hines, Marion.: The "Motor" cortex.-Bull Johns Hopk. Hosp. (EEUU) 60, 313-336. (1937).
- 39.- Hodes, R.: Ocular phenomena in the two stages of sleep in the cat. Exp. Neurol. 9:36-43, 1964.
- 40.- Jacobsohn, L.: Über die Kerne des menschlichen Hirnstammes (medulla oblongata, pons und pedunculus cerebri). Abh. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-math. Kl. 1909.
- 41.- Jasper, H.: Diffuse projection system the integrative action of the thalamic reticular system. Electroenceph. clin. Neurophysiol (Canada) 1:405-420. 1949.
- 42.- Jensen W.A; Park R.B: Cell Ultrastructure. Wodsworth Pub.Co. INC. Belmont, 1966.
- 43.- Jonsson G: Chemical Neurotoxins as Denervation tools in Neurobiol. Ann Rev. Neurosci. 3:169-167, 1980.
- 44.- Jouvet, M: The stages of sleep. Sci. Am. 216:67-72, 1967.
- 45.- Jouvet, M: Biogenic amines and states of sleep. Science, 163:32-41, 1969.
- 46.- Kitai, S.T.; J.D. Koosis, T. Kiyohara: Electrophysiological properties of Nucleus reticularis tegmenti Pontis Cells: antidromic and Synaptic activation. Expo Brain Res. 24:295-309, 1976.
- 47.- Koelliker, A.: Handbuch der gewebelehre des Menschen. Vol.2: Nervensystem des menschen und der tiere. Leipzig. Engelman. 1896.
- 48.- Kohnstam, O.: Über ursprungkerne spinaler bahnen im hirstamm, speciell über das atemcentrum-Arch. Psychiat. Nervenkr. (alem) 32. 681-684. 1899.
- 49.- Kositzyn, N.S.: Axo-dendritic relations in the brain stem reticular formation. J. Comp. Neurol. (EEUU). 122, 9-17. 1964.
- 50.- \* Lawrence y cols., 1982; López, A. 1979. (Referido en 64.-)
- 51.- Leontovich, T.A., Zhukova, G.P.: The specificity of the neuronal structure and topography of the reticular formation in the brain and spinal cord of carnivora. J. Comp. Neurol. (EEUU) 121, 347-379. 1963.
- 52.- Levitt, P; R.Y Moore: Developmental organization of raphe serotonin neuron groups in the rat. Anat. Embryol. 154; 241-251. 1978.

- 53.- Magoun, H.W.: An ascending reticular activating system in the brain. Arch. Neurol. Psychiat. (EEUU) 67, 145-154, 1952.
- 54.- Magoun, H.W., Rhines, R.: An inhibitory mechanism in the bulbar reticular formation. J. Neurophysiol. (EEUU) 9, 165-171, 1946.
- 55.- Mc. Carley, RW; Hobson J.A: Single neuron activity in cat gigantocellular tegmental field: selectivity of discharge in desynchronized sleep. Science. 174:1250-1252, 1971.
- 56.- Meek, G.A: Practical Electron Microscopy for Biologists. John Wiley & Sons. New York. 1978.
- 57.- Mercer, E.H& M.S.C. Birtek: Manual de Microscopía electrónica para Biólogos. Blume. Madrid. 1974.
- 58.- Meessen, H., Olszewski, J.: A cytoarchitectonic atlas of the rhombencephalon of the rabbit. Basilea, Nueva York: Karger. 1949.
- 59.- Moruzzi, G.: The physiological properties of the brain stem reticular formation. Oxford. Blackwell. 1954.
- 60.- Moruzzi, G.: Physiologie des schafes endeavour. (Ing)22, 31-36. 1963.
- 61.- Moruzzi, G.: Reticular influences on the EEG. Electroenceph. clin. Neurophysiol. (Holanda) 16, 2-17. 1964.
- 62.- Moruzzi, G., Magoun, H.W.: Brain stem reticular formation and activation of the EEG. Electroenceph. Clin. Neurophysiol. (Canadá). 1, 455-473. 1949.
- 63.- Nauta, W.J.H.: Hypothalamic regulation of sleep in rats and experimental study. J. Neurophysiol. 9:285-314, 1946.
- 64.- Noback, C. R y R. J Demarest: Sistema Nervioso Humano. Fundamentos de neurobiología. Mc. Graw Hill. Mexico. 1980.
- 65.- Oliva, A.H.: Ultraestructura celular. Paz Montalvo. Madrid., 1964.
- 66.- Olszewski, J.: The cytoarchitecture of the human reticular formation, en: Brain mechanism and consciousness. 54-80. Oxford:Blackwell, 1954.
- 67.- Olszewski, J., Baxter, D.: Cytoarchitecture of the human brain stem. Basilea, Nueva York: Karger. 1954.
- 68.- Palay S.L.: V.C. palay: Cerebellar Cortex. Citología And Organization. Springer. Verlag. New York. 1974.
- 69.- Palestini, M; Rossi G.F; Zanchetti A: An electrophysiological analysis of pontine reticular regions showing different anatomical organization. Arch ital Biol. 95:97-109, 1957.

- 70.- Pease D.C.: *Histological Techniques for electron Microscopy*. Academic Press. 1964.
- 71.- Pepeu G, P mantegazzini: *Midbrain Hemisection; Effect on cortical acetylcholine in the cat*. *Science*. 148:1069-1070, 1964.
- 72.- Feracchia, D; B.S. Mitler: *New Glutaraldehyde fixation procedures*. *J. Ultrastructure Research*. 39:57-64, 1972.
- 73.- Poltras D; A. Parent: *Atlas of the distribution of monoamine containing nerve cell bodies in the brain stem of the cat*. *J.Comp. Neurol*. 179:639-718, 1976.
- 74.- Pillery, G.: *Zur feineren struktur und vergleichenden anatomie des corpus striatum primitiver, Beutel-und Negetiere*. *Acta. anat.* (Suiza) 48, 347-367. 1962.
- 75.- Pitts, R.I., Magoun, H.W., Rauson, S.W.: *Localization of the medullary respiratory centres of the cat*. *Amer. J. Physiol*. 126, 673-688. 1939.
- 76.- Rasmussen, G.L.: *Descending or "feed-back" connections of auditory system of the cat*. *Amer. J. Physiol*. 183, 653. 1955.
- 77.- Rechtschaffen, A; Cornwell, P; Zimmerman, W: *Brain temperature variations with paradoxical sleep in the cat*. *Symposium sobre sueño y conciencia*. Lyon. Francia, 1965.
- 78.- Rhodin A.G. J: *Histology a text and atlas*. Library of congress catalogue. Oxford. 1974.
- 79.- Robertson T.R.; Lynch G.S; Thompson R.F. : *Diencephalic distributions of ascending reticular systems*. *Brain Res*. 55:309-322, 1973.
- 80.- Scheibel, M.E., Scheibel, A.B.: *Structural substrates for integrative pattern in the brain stem reticular core; en: Reticular formation of the brain*. Boston. Little, Brown and Co., 1958.
- 81.- Scheibel, M.E., Scheibel, A., Mollica, A., Moruzzi, G.: *Convergence and interaction of afferent impulses on single units of reticular formation*. *J. Neurophysiol.* (EEUU) 18, 309-331. 1955.
- 82.- Shaperd G.M. *Neurobiologia*. Labor. Barcelona. 1985.
- 83.- Sherrington, C.: *The integrative action of the nervous system*. Cambridge University. Press. 1948.
- 84.- Starzl, T.E., Whitlock, D.G.: *Diffuse thalamic projection system*

- in monkey, J. Neurophysiol. (EEUU) 15, 449-468, 1952.
- 85.- Taber E: The Cytoarchitecture of the Brain stem of the cat J. Comp. Neurol. 72:27-69, 1961.
- 86.- Torvik, A., Brodal, A.: The origin of reticulo-spinal fibers in the cat. An. Exp. study.-Anat. Rec. (EEUU) 126, 113-135, 1957.
- 87.- Walker, K.: El estado supra-conciente. Imagen. (Roche, basilea) 10, 11-14, 1964.
- 88.- Yang, D.W; Gottschaldt K.M.: Neurons in the Rostral Mesencephalic Reticular Formation of the cat. Responding Specifically to noxious Mechanical Stimulation. Exp. Neurology. 51:628-636, 1979.