



The carotid rete mirabile: its history and its function

Title in Spanish: *La rete mirabile carotídea: su historia y su función*

Godofredo Diéguez Castrillo^{1,*}

¹ Profesor Emérito, Facultad de Medicina, Universidad Ceu-San Pablo, c/Julio Palacios, 29, Madrid, Spain.

ABSTRACT: The carotid rete mirabile is an arterial plexus that during many years, from its first description (century III B.C.) until century XVIII, it was considered that it was also present in humans. At present it is known that this plexus is mostly placed within the cranium, proximal to the Circle of Willis, and it is formed by medium sized, muscular arteries of short length that are freely anastomosed, and are poorly innervated. This rete is present in many animal species but not in human beings. About its function, it has been proposed several hypotheses: biochemic/metabolic, counter-current heat exchanger, and hemodynamic. Since it has a close anatomical relation with the cerebral circulation, the hypothesis more attractive is that it is probably involved in the regulation of cerebral hemodynamics, but how is this function performed remains uncertain. In the first part of this review, a historical review is made from its first description, and how its knowledge was transmitted through the following centuries. In the second part, several studies about morphology and function of the rete are commented. Some studies show that retial arteries have low contractile capacity, and the rete could participate in the regulation of cerebral circulation by producing passive changes in vascular resistance, thus protecting brain vasculature from abrupt, exaggerated hemodynamic alterations. The influence of the classical, old ideas about the carotid rete yet remains in the description of some clinical cases about patients with cerebral ictus where the authors refer to cerebrovascular malformations as rete mirabile.

RESUMEN: La rete mirabile carotídea es un plexo arterial que durante muchos años, desde su primera descripción (siglo III AC) hasta el siglo XVIII, se creyó que también estaba en los seres humanos. Hoy sabemos que suele estar dentro del cráneo, proximal al Círculo de Willis, y está formado por arterias de tamaño medio y de corta longitud, que se anastomosan libremente entre sí y tienen poca innervación. Está presente en numerosas especies de animales, pero no en los seres humanos. Sobre su función, se han propuesto varias hipótesis: bioquímica/metabólica, intercambiador térmico y hemodinámica. Dada su relación anatómica con la circulación cerebral, la hipótesis más atractiva es su probable participación en la regulación de la hemodinámica cerebral, pero aun no está claro cómo realiza esta función. En la primera parte de esta revisión se hace un recuerdo histórico de cómo se empezó a conocer la rete carotídea y cómo se fue transmitiendo este conocimiento a través del tiempo. En la segunda parte se comentan varios estudios encaminados a conocer su morfología y función. Algunos estudios indican que sus arterias tienen poca capacidad para contraerse, y la rete podría participar en la regulación de la circulación cerebral produciendo cambios pasivos en la resistencia vascular, evitando modificaciones hemodinámicas bruscas y exageradas en los vasos sanguíneos cerebrales. Aun sigue vigente la influencia de las ideas clásicas y ya pretéritas sobre esta rete; pues algunos autores aún siguen llamando rete mirabile a ciertas malformaciones cerebrovasculares observadas en algunos pacientes que presentan ictus cerebrales.

*Corresponding Author: godofredo.dieguez@gmail.com

Received: October 3, 2016 Accepted: January 17, 2017

An Real Acad Farm Vol. 82, N° 4 (2016), pp. 372-407

Language of Manuscript: Spanish

1. INTRODUCCIÓN

Los plexos vasculares, en particular los formados por arterias, han atraído el interés de los estudiosos desde la antigüedad. Este interés fue mayor cuando estos plexos tenían relación con las arterias que nutren las vísceras como, por ejemplo, el cerebro. Los antiguos se dieron cuenta de la importancia que debían de tener las arterias que llevan la sangre al cerebro para la función de este órgano, y el estudio del sistema arterial cerebral desde el punto de vista anatómico empezó muy pronto; mucho más reciente es su estudio desde el punto de vista fisiológico y clínico. El origen del nombre de las arterias que llevan la sangre al cerebro es variado, y la importancia que debían

tener las arterias para la función del cerebro se refleja, por ejemplo, en el nombre que se dio a una de las principales arterias que riegan el cerebro, la carótida. Este nombre deriva de “caros”, que significa sueño, probablemente porque los antiguos ya se dieron cuenta de que la oclusión en el cuello de ambas carótidas inducía “sueño o somnolencia” (en realidad, inducía pérdida de conocimiento). La relación entre las arterias y el cerebro aparece en textos antiguos: en el Papiro de Smith (2800 años A.C.) se describe que en los obreros que trabajan en la construcción de las pirámides y sufrían un traumatismo craneoencefálico, a través de las heridas del cráneo se veía que el cerebro pulsaba en sincronía con el pulso de las

arterias. Los asirios comprimían las carótidas en los varones jóvenes para amortiguar el dolor durante la circuncisión. Parece ser que Galeno llevó a cabo la ligadura de las carótidas y de las venas yugulares en el cuello, y observó que esta maniobra causaba pérdida de conocimiento de forma irreversible.

Entre las primeras estructuras anatómicas intracraneales que empezaron a llamar la atención de los que se ocupaban de la anatomía intracraneal y que empezaron a describirse en la literatura con nombre específico fueron el cerebro con su sistema ventricular, los senos venosos de la duramadre y la rete mirabile. A conocer esta última estructura se dedica la presente revisión.

En general, se entiende por **rete mirabile** (red maravillosa; en plural, **retia mirabilia**) un complejo de arterias (rete arterial), venas (rete venosa) o ambos tipos de vasos, que se forma por la división de una o más arterias o una o más venas, dando lugar a muchos vasos de corta longitud que se anastomosan profusa y libremente entre sí, y después se reúnen para formar, a su salida, una o varias arterias o venas. Esta estructura vascular adopta la forma de red u ovillo, se encuentra localizada en sitios específicos del organismo de múltiples especies de vertebrados y debe distinguirse de una anastomosis vascular sencilla (**Figura 1**).

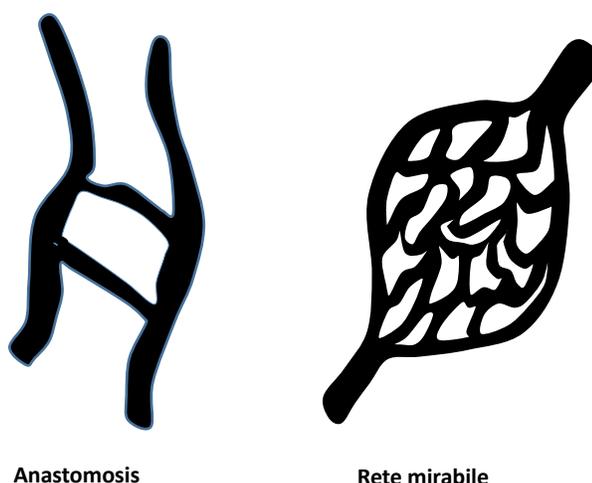


Figura 1. Representación esquemática de una anastomosis vascular sencilla y de una rete mirabile.

Se han descrito retia mirabilia en múltiples especies de peces, batracios, reptiles, aves y en la mayoría de los órdenes de los mamíferos. Los territorios vasculares donde asienta una rete son muy variados: la base del cráneo, la coroides del globo ocular, la órbita ocular, el espacio epidural del canal espinal, el tórax, el sistema intercostal, los vasos mesentéricos, la vejiga natatoria, la cavidad pélvica, las extremidades y la cola.

Las formas que adoptan estos plexos también son muy variadas y se pueden clasificar de diversas maneras. Una manera las clasifica en fasciculada, reticulada, serpiginosa (sinuosa), como una pluma. La más común es la forma fasciculada (p.e., en las extremidades de algunos mamíferos como los lemúridos y perezosos) y la más infrecuente es la que tiene forma de pluma (p.e., en el sistema vascular de la pared intestinal de tiburones y pseudobranquias de algunos peces). La forma reticulada está representada por la rete mirabile carotídea, situada en la base del cerebro, y la forma serpiginosa está

representada por el plexo intercostal de los delfines. Según su posición anatómica, se han descrito una rete arterial baso-craneal, una rete arterial carotídea extracraneal, una rete arterial carotídea intracraneal (rete mirabile carotídea), una rete arterial cervical, una rete arterial etmoidal, una rete arterial intercostal, una rete arterial oftálmica, una rete arterial espinal, una rete arterial torácica.

La verdadera rete mirabile es la que está presente en todos los miembros de una especie animal y su localización en el sistema vascular es constante y específica. El nombre de la rete viene dado por el principal vaso que la forma y así existe una rete mirabile carotídea, torácica, oftálmica, espinal, tibiotarsal, caudal, etc. Aquí se tratará de las **retia** que están interpuestas entre el corazón y el cerebro, en particular la **rete mirabile carotídea** (rete mirabile caroticum, rete mirabile precerebralis, rete mirabile cerebri, rete de Galeno).

La rete mirabile carotídea es un plexo arterial, intra o extracraneal, situado frecuentemente entre las carótidas

externas y el polígono de Willis. Esta estructura vascular está presente en una gran variedad de especies animales y en las especies de animales que la tienen, toda o gran parte de la sangre que llega a su cerebro pasa a través de la rete.

La rete mirabile carotídea está presente en una amplia variedad de órdenes de animales: edentados, roedores, carnívoros, cetáceos, sirénidos, artiodáctilos y perisodáctilos. Dentro de un mismo orden, la rete puede estar presente en algunas especies y ausente en otras; donde es más frecuente es en los ungulados y cetáceos. No parece estar relacionada su presencia con la vida terrestre o acuática, ni con la postura de la cabeza (aunque en un principio se pensaba que su presencia guardaba relación con la postura de la cabeza y longitud del cuello). Su tamaño y desarrollo es muy variable entre las especies que la tienen. Las arterias aferentes a la rete son, en general, las siguientes: arteria vertebral, arteria occipital, arteria espinal, arteria carótida interna o arteria carótida externa. Esta última parece ser la más frecuente, pudiéndose decir que la rete mirabile carotídea está más presente en las especies en las que la arteria carótida externa es la principal fuente de riego sanguíneo al cerebro.

No se ha encontrado una clara relación, si es que la hay, entre las especies de animales que tienen el privilegio de estar dotadas de este plexo vascular. Tal vez la relación se deba a su función.

Cuando se ve esta estructura arterial con una lupa o un microscopio no sorprende que se le diera el nombre de rete mirabile ya que su aspecto es realmente maravilloso, admirable. Este nombre parece que se lo dio por primera vez Herófilo de Calcedonia o alguno de sus colaboradores (1).

Erik Ask-Upmark (1901-1985), sueco, fue Profesor de Medicina en la Universidad de Uppsala (Suecia) de 1946 a 1978. En 1935 publicó una extensa revisión y un extenso estudio sobre la circulación cerebral, el seno carotídeo y la rete mirabile carotídea (2). Su estudio

anatómico lo llevó a cabo en 18 especies de animales y en él planteó su hipótesis sobre la función de la rete.

Tras el análisis de la literatura y de sus propios estudios, E. Ask-Upmark llegó a la conclusión de que se pueden distinguir varios patrones del sistema arterial que riega el cerebro de los mamíferos. Estos patrones se pueden resumir en dos: a) la sangre que llega al cerebro lo hace sin pasar por una rete mirabile, y b) la sangre que llega al cerebro pasa a través de una rete mirabile. Dentro de estos dos grupos, existen las siguientes variantes:

- a) Cuando no hay rete mirabile carotídea:
 - La sangre llega al cerebro a través del sistema carotídeo y del sistema vertebral.
 - La carótida interna aporta toda o casi toda la sangre al cerebro.
 - La arteria vertebral representa el principal aporte sanguíneo al cerebro.
- b) Cuando sí hay rete mirabile carotídea:
 - Toda la sangre que llega al cerebro pasa a través de la rete.
 - La sangre que llega al cerebro pasa solo parcialmente a través de la rete, y el resto lo hace directamente a través de arterias.

Por lo tanto, el cerebro de los mamíferos se riega a través de uno o más de los siguientes sistemas:

- a) sistema arterial anterior (arteria carótida interna o arteria carótida externa), o
- b) de un sistema arterial posterior (arteria vertebral o arteria occipital).

En su trabajo, Ask-Upmark publicó varios diagramas con algunos de los patrones del aporte sanguíneo al cerebro de diversos mamíferos. Estos diagramas se resumen en la **Figura 2**.

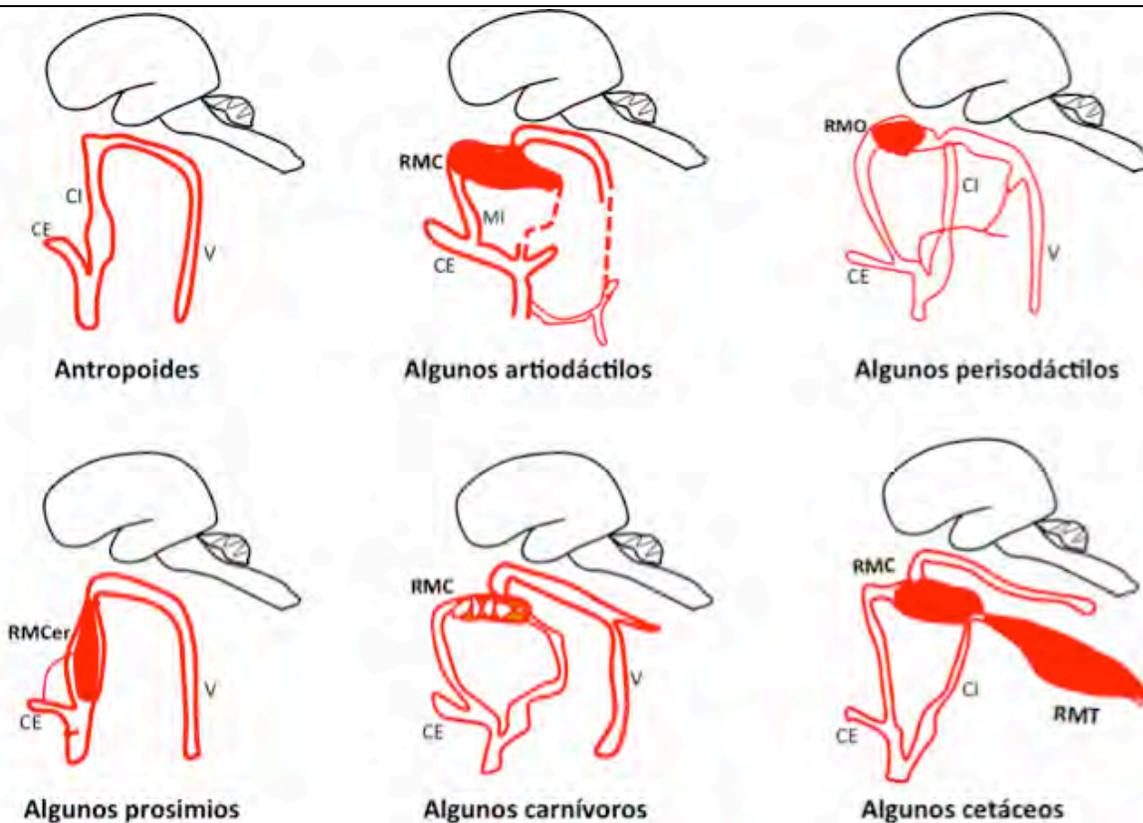


Figura 2. Tipos de aporte sanguíneo arterial al cerebro de varias especies de mamíferos. Adaptada de figuras publicadas por E. Ask-Upmark (2).
 RMC = rete mirabile carotídea; RMO = rete mirabile oftálmica; RMCer = rete mirabile cervical; RMT= rete mirabile torácica. CE = arteria carótida externa; CI = arteria carótida interna; V = arteria vertebral.

En 1985, **A. L. García Villalón** realizó su Tesis Doctoral sobre el estudio morfológico y funcional de la rete mirabile de los artiodáctilos y en esta Tesis presenta un esquema de la rete mirabile carotídea y de sus principales arterias nutricias, correspondientes a varias especies de mamíferos (**Figura 3**) (3).

Los seres humanos no tienen rete mirabile carotídea, pero durante muchos años se consideró que era una estructura anatómica normal en la especie humana. En la medicina moderna, el término rete mirabile aún se conserva en la clínica para referirse a una anomalía congénita de los vasos cerebrales.

Dada la especial situación anatómica de la rete carotídea y su presencia en un gran número de especies de animales, no es sorprendente que durante muchos años se

haya tenido interés por conocer su función, la cual no es bien conocida todavía. La mayoría de las hipótesis propuestas para explicar su función se basan en especulaciones; realmente son muy pocos los estudios que se han realizado para conocer su función o funciones. Como el sistema vascular cerebral de cada especie guarda relación filogenética, para entender cómo evoluciona este sistema en respuesta al medio ambiente es conveniente comparar anatómicamente, funcionalmente y el grado de desarrollo de este sistema y de la rete en las diferentes especies. El grado de desarrollo de la rete podría estar relacionado con su función, la cual podría ser diferente en cada especie (4).

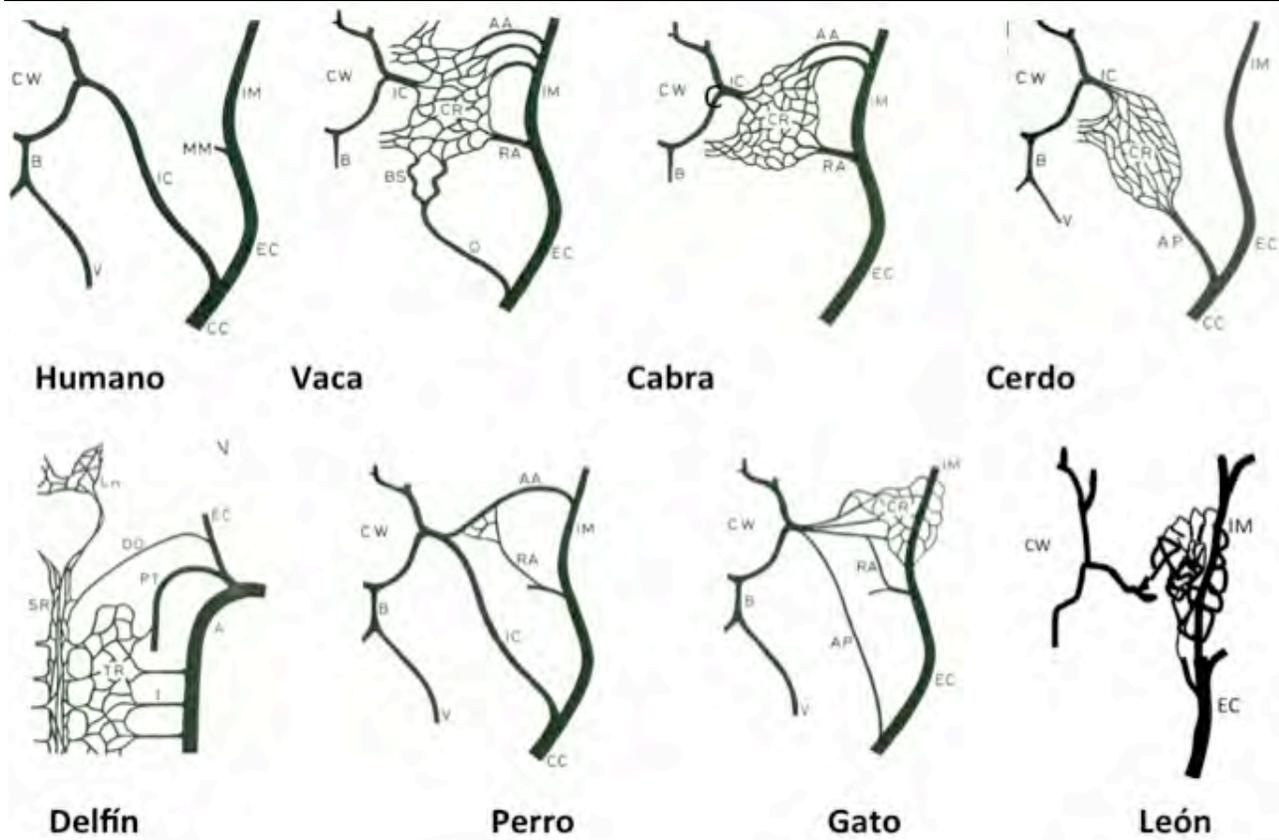


Figura 3. Esquemas de la rete mirabile carotídea y de sus principales arterias nutricias en diversas especies de animales (tomada en su mayor parte de la Referencia 3).

CR = rete mirabile carotídea; TR = rete torácica; SR = rete espinal; CW = círculo de Willis; AA = arteria anastomática; RA = ramo anastomático; IC = arteria carótida interna; EC = arteria carótida externa; IM = arteria maxilar interna; PA = arteria faríngea; B = arteria basilar; V = arteria vertebral.

2. LA RETE MIRABILE EN EL PERIODO ANTIGUO Y MEDIEVAL

La rete mirabile carotídea se conoce desde la antigüedad, y los griegos y romanos estuvieron fascinados por ella. En el periodo antiguo podríamos destacar dos personalidades que han marcado un hito en esta particular historia: Herófilo de Calcedonia y Claudio Galeno.

Herófilo de Calcedonia (siglo III A.C.) (5, 6) nació en Calcedonia (Bitinia, actual Turquía) y se fue a vivir a Alejandría, llamado por Ptolomeo I Soter. Al parecer presionado por el Faraón, Herófilo hizo disecciones en cadáveres humanos pero no está claro que hiciera vivisecciones en criminales sentenciados a muerte. Siguió las ideas racionalistas o dialécticas de Hipócrates y pensaba que las partes principales del cuerpo debían ser accesibles a los sentidos. Llevó a cabo estudios anatómicos y enseñó Anatomía en el Museo de Alejandría; se considera el padre de la Anatomía y quizá el fundador de la Neuroanatomía. Su mayor contribución la hizo al conocimiento del sistema nervioso: describió los ventrículos cerebrales, meninges, vasos meníngeos, plexos coroideos, distinguió cerebro y cerebelo, distinguió nervios y tendones, y relacionó los nervios con el cerebro y el movimiento; distinguió varios pares craneales. Describió la confluencia de los senos venosos de la duramadre en

una estructura que lleva su nombre (prensa torcular de Herófilo). Dijo que el cerebro es la sede de la inteligencia, del movimiento y de la sensación, y que los ventrículos cerebrales son la sede del alma. En el cerebro, el espíritu vital (aire, pneuma) se convierte en espíritu animal (pneuma psíquico). Consideró al cerebro como el órgano más importante del cuerpo, como lo entendía Hipócrates, y no el corazón como pensaban Aristóteles y Praxágoras.

También contribuyó a conocer el sistema cardiovascular y distinguió arterias y venas, aurículas y ventrículos. Contó el pulso arterial con el reloj de agua, comentó las fases del corazón (sístole y diástole) y dijo que el pulso tenía cuatro propiedades: frecuencia, ritmo, tamaño y fuerza, y que el pulso era consecuencia de los movimientos del corazón. Demostró que la pared de las arterias es seis veces (ó más) más gruesa que la de las venas, y que contienen sangre durante la vida pero se quedan vacías al morir.

Cuando estaba en Alejandría, Herófilo, o alguno de sus colaboradores, parece ser que fueron los primeros en identificar y dar nombre a la “red maravillosa” al observarla en el interior del cráneo de algunos ungulados y probablemente creyeron que estaba presente en la cabeza de los seres humanos (1). Claudio Galeno así lo acredita y

él mismo le prestaría mucha atención a esta curiosa estructura vascular (1).

Claudio Galeno (130-200 AD) (1, 7, 8) nació en Pérgamo (actual Bergama, Turquía), en el seno de una familia acomodada. Su padre, Nicón, tuvo un sueño durante el cual el dios Asclepio le ordenó que su hijo estudiara Medicina, así que a los 16 años de edad, Claudio Galeno ingresó como aprendiz con Sátiro, un médico local.

A los 21 años de edad Galeno viajó por varios sitios para seguir estudiando medicina, y llegó a Alejandría, en donde recibió las enseñanzas de Herófilo y Erasístrato. En Alejandría estudió anatomía, en la que llegó a ser un experto a pesar de que no realizó disecciones en cadáveres humanos. Después de casi 12 años en Alejandría, Galeno regresó a Pérgamo y fue nombrado cirujano de gladiadores. Tres años después, Galeno viajó a Roma donde (con una breve ausencia de un par de años) permaneció el resto de su vida. Allí tuvo gran éxito, al principio como anatomista y experimentador, y posteriormente como médico y polemista.

Sus escritos son los más voluminosos de la Antigüedad y abarca toda la medicina; su ídolo es Hipócrates, cuyos escritos cree conocer mejor que nadie y además los interpreta con la mayor fidelidad. Los textos de Galeno representan una síntesis del conocimiento médico antiguo y contienen varios esquemas generales que posteriormente fueron copiados, interpretados y comentados a lo largo de toda la Edad Media, hasta el Renacimiento. La palabra de Galeno se transformó en la última corte de apelación de todas las discusiones en Medicina hasta la época de Andrés Vesalio.

Combinando las ideas humorales hipocráticas con las antiguas teorías pitagóricas de los cuatro elementos, a los que agregó su propio concepto de un *pneuma* presente en todas partes, Galeno procedió a explicar absolutamente todo. Abandonó la anotación cuidadosa de los hechos, tan importante para Hipócrates, y uno de sus grandes errores fue asumir que la anatomía del hombre no difería sustancialmente de la anatomía de animales que él disecó (monos, cerdos, vacas, osos, perros).

Aceptó el *pneuma* (anima) como espíritu vital esencial para la vida y que era obtenido en la respiración; entraba a través de la tráquea (arteria rugosa) hasta los pulmones y desde aquí por la arteria venosa (vena pulmonar) pasaba al ventrículo izquierdo. Como hizo Platón, distinguió tres tipos de *pneuma*: animal, situado en el cerebro; vital, situado en el corazón, y natural, situado en el hígado. Cada uno de ellos tenía una identidad material.

Desarrolló su idea sobre la circulación de la sangre, en la que aparece una de sus falacias más brillantes: parte de la sangre del ventrículo derecho pasaba al ventrículo izquierdo por poros del tabique interventricular; fue la única forma que encontró para transportar la sangre de un ventrículo al otro. En el ventrículo izquierdo la sangre se encontraba por primera vez con *pneuma* o espíritu del mundo exterior que desde los pulmones llega al ventrículo izquierdo por la vena pulmonar (arteria venalis). La respiración tenía el propósito de proporcionar aire para la

vida y para enfriar el fuego que hay en el ventrículo izquierdo. Esta sangre purificada se distribuía, desde el ventrículo izquierdo, por el sistema arterial a todas las partes del cuerpo. La dirección de la sangre era gobernada por válvulas de una dirección situadas en las cuatro cavidades del corazón. Creía que el corazón no era un músculo por lo que no se puede mover voluntariamente, y su dilatación “pulsística” hacía que la sangre pasara de la vena cava al ventrículo derecho. En resumen, consideraba que sólo una pequeña parte de la sangre se desplazaba por el cuerpo en forma de flujo y reflujo (Figura 4).

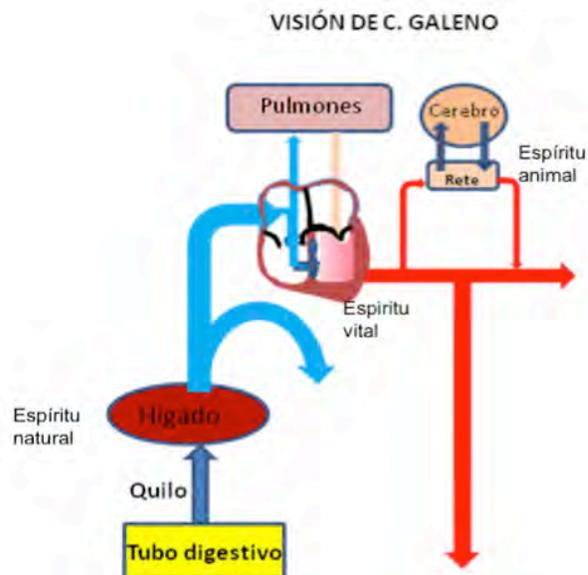


Figura 4. Representación esquemática de la circulación sanguínea según la idea de C. Galeno; obsérvese la posición de la rete mirabile (Rete) (8).

Habló del pulso y lo describió con gran detalle, conocía la mecánica respiratoria, conoció en detalle el sistema muscular y describió la unidad funcional entre el cerebro, médula espinal y nervios periféricos. El cerebro era la sede del pensamiento, y su actividad era proporcionada por el *pneuma* psíquico, dejando sin respuesta la cuestión de la naturaleza del espíritu.

Todo su conocimiento permaneció casi sin cambiar hasta los tiempos modernos. Sus aciertos predominan sobre sus errores, y probablemente la Fisiología de Galeno representa el mayor logro en la Medicina de la Antigüedad. Es asombrosa su aceptación durante más de catorce siglos y tanta fue su influencia en la Medicina que en 1649 Jean Rioloano declaró que si en las disecciones se encontraba algo distinto a lo dicho por Galeno es que la Naturaleza había cambiado.

Galeno "El Sereno" fue un gigante intelectual. Heredó, discutió y sintetizó todo el saber filosófico, filológico, científico y médico acumulado durante ocho siglos por las civilizaciones griega y helenística. Su mayor logro en la fisiología cardiovascular fue su concepto de movimiento unidireccional de la sangre y del aire a través de los pulmones, concepto que duró hasta W. Harvey. En Roma adquirió gran fama, llegando a ser médico y amigo del

emperador Marco Aurelio y de su hijo Comodo (también emperador). Sus colegas le encontraban arrogante y con una ostentación insufrible (no tuvo discípulos), aunque reconocían su talento y saber. Llegó a ser dogmático y a proponer fuerzas indemostrables y conceptos fisiológicos para explicar los fenómenos naturales.

Parece ser que Galeno vio la rete en el interior de la cabeza de terneras y ovejas, le prestó gran atención y la describió con verdadero entusiasmo, asignándole una función importantísima, transformar el espíritu vital en espíritu animal (psíquico). Galeno fue médico de gladiadores durante unos dos años y medio cuando estuvo en Pérgamo, a su regreso de Alejandría. Algunos historiadores piensan que Galeno no solía explorar con mucho detalle lo que había dentro del cráneo de los gladiadores heridos, y cuando levantaba el cerebro veía que había abundantes plexos venosos y sangre en la base del cerebro. Es probable que pensara que estos plexos y sangre eran la rete, lo que le llevó a pensar que la rete también estaba presente en la cabeza de los seres humanos. Esta idea de Galeno se mantendría vigente durante varios siglos como iremos viendo a lo largo de este texto.

Para Galeno, la rete mirabile jugaba un papel crucial, pues al extraer los espíritus animales de la sangre y refinarla, la rete convertía el espíritu vital en espíritu animal, lo cual consideraba que era necesario para que el cerebro pudiera formar el razonamiento, transmitir la fuerza a las partes del cuerpo y causar el movimiento, ideas que también perdurarían durante siglos.

Durante todo el periodo medieval se aportó muy poco al conocimiento de la rete y se mantuvieron prácticamente intactas las ideas de Galeno.

3. LA RETE MIRABILE EN LOS SIGLOS XVI-XVIII

Después de Galeno y hasta las que hicieron Leonardo da Vinci y Magnus Hundt, las representaciones iconográficas de la rete mirabile son muy escasas; no le daban una forma orgánica ni una situación precisa.

Leonardo da Vinci (1452-1519), italiano (9, 10), fue probablemente el hombre más sobresaliente del Renacimiento y es el padre de la ilustración médica. Estaba dotado de un enorme talento y su campo de interés era muy amplio; en todos los campos ha sido una figura sobresaliente: pintura, geología, geografía, astronomía e ingeniería. Sus dibujos anatómicos son numerosos y extraordinarios donde incluye las características del corazón y los grandes vasos coronarios; intentó esquematizar los “poros invisibles” de Galeno en el tabique interventricular.

Señaló que la fuerte contracción del corazón empuja la sangre, que al rozar con las paredes cardíacas se calentaba y producía el espíritu vital. Cuando la sangre colisionaba con las válvulas y las cerraba, se creaba un tono que se transmitía por todo el sistema arterial. Todas las venas y arterias se originaban en el corazón y no en el hígado, y los pulmones son como esponjas conteniendo bronquios que se ramifican en terminaciones ciegas. No creyó que el aire pudiera pasar de los pulmones a los vasos y al corazón,

puesto que los pulmones aislados se mantienen llenos de aire cuando se insuflan. Los pulmones seguían pasivamente los movimientos del tórax, el cual era movido por los músculos costales; el tórax y el diafragma actuaban como dos campanas. Los músculos están formados por finas fibras y están conectados con un nervio, y éste transmitía el impulso para hacerlos contraer.

Describió los ventrículos cerebrales, así como la conexión entre cerebro, médula espinal y nervios. Utilizó modelos mecánicos para explicar la función de algunos órganos, pero la idea de circulación sanguínea seguía oscura, y es improbable que L. da Vinci conociera la circulación pulmonar. Consideró los músculos como palancas y los ojos como lentes. Relacionó la muerte de muchos ancianos con lo que hoy conocemos como arteriosclerosis.

Antes de él, los esquemas anatómicos eran surrealistas, como pinturas de niños. En sus dibujos sobre Anatomía Humana, da Vinci representaba la rete de forma difusa en la base del cerebro; seguía la tradición sobre la presencia de la rete mirabile en la cabeza humana, derivada de las ideas de C. Galeno (**Figura 5**).

No publicó sus dibujos y se los dio a un amigo. La historia no ha podido autenticar cuantas creaciones aportó, cuantas anotó.

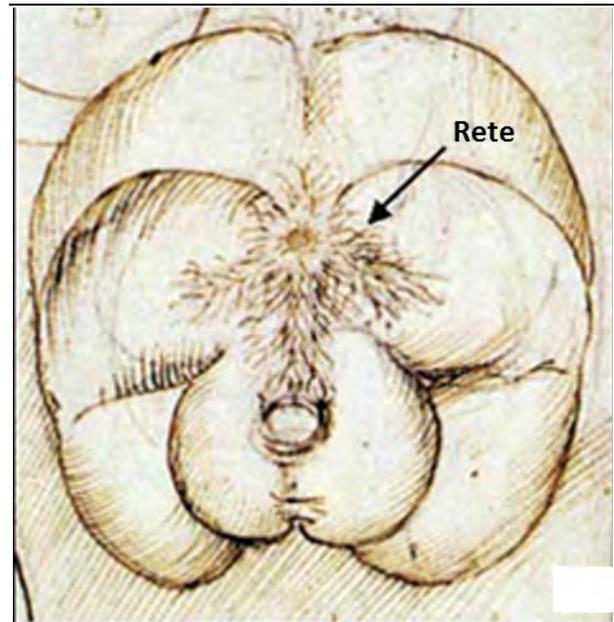


Figura 5. Leonardo da Vinci también representó la rete mirabile, en la base del cerebro, tal como muestra este dibujo tomado de sus libros de notas.

Magnus Hundt (1449-1519), teólogo, médico y filósofo alemán (7, 11). Es considerado uno de los fundadores de la antropología moderna. Comenzó a estudiar a los 33 años de edad y llegó a ser Rector de la Universidad de Leipzig (Alemania). Su obra más destacada fue “Antropologium de hominis dignitate, natura, et proprietatibus, de elementis, partibus et membris humani corporis”, publicada en 1501, donde expone el cuerpo humano no solo desde el punto de vista anatómico y fisiológico, sino también desde el punto

Jacobo Berengario de Capri (1470-1550), anatomista italiano, (14, 15). Fue profesor de Anatomía en Bolonia y médico en Ferrara. Publicó su obra “Isagogae” (1522) y realizó uno de los primeros experimentos en los que inyectó agua tibia en las arterias y estudió su circulación. En otra obra mencionó la dilatación cardiaca y fue de los primeros en utilizar mercuriales para tratar la sífilis. Describió por primera vez los ventrículos laterales del cerebro, la glándula pineal y los plexos coroideos. Siguió aceptando las ideas de Galeno.

Parece ser que fue el primero en negar la presencia de la rete en los seres humanos.

Andreas Vesalio (1514-1564), anatomista flamenco nació en el seno de una familia acomodada, y sirvió al emperador Maximiliano como boticario, y luego a su nieto Carlos V como valet de chambre (7, 16-18).

Fue el más brillante de los anatomistas de la fructífera escuela de Padua, así como la figura más sobresaliente de la medicina europea después de Galeno y antes de W. Harvey. Al principio, Vesalio defendía las tesis de Galeno, pero quiso diseccionar cadáveres con sus propias manos y observarlos directamente. Por primera vez en XIV siglos se retó la doctrina de Galeno con hechos, de forma acalorada e incansable, y consideró a Galeno como humano y no infalible. Describió e ilustró las arterias coronarias y no pudo demostrar su origen. Al no poder encontrar los poros del tabique estuvo cerca de descubrir la circulación pulmonar.

Siguió los estudios de Medicina en la Universidad de París, donde estudió las teorías de Galeno bajo la dirección de Jacques Dubois (Jacobus Sylvius) y de Jean Fernel. Fue en esta época cuando empezó a interesarse por la Anatomía: para mejorar sus conocimientos sobre osteología.

Se vio obligado a abandonar París en 1536 a causa de la guerra entre Francia y el Sacro Imperio Romano Germánico, y regresó a Lovaina. Allí completó sus estudios bajo la dirección de Johannes Winter von Andernach, y se graduó al año siguiente. Se instaló durante un tiempo en Venecia y en 1536 se trasladó a la Universidad de Padua, donde se doctoró en 1537. Inmediatamente después de su graduación le fue ofrecido el puesto equivalente a una Cátedra de Cirugía y Anatomía, en la misma Universidad. Enseñó también en las Universidades de Bolonia y de Pisa. Su método de enseñanza era revolucionario: tradicionalmente el profesor enseñaba leyendo los textos clásicos (principalmente la obra de Galeno) y su exposición era seguida de la disección de un animal, realizada por un barbero-cirujano bajo la dirección del profesor. Vesalio, en cambio, convirtió la disección en la parte más importante de la clase, llevándola a cabo por sí mismo, rodeado por sus alumnos. Para Vesalio, la observación directa era la única fuente fiable, lo que suponía una importante ruptura con la práctica medieval, basada fundamentalmente en la lectura de los textos. Estudiantes, médicos y colegas asistían a sus clases para verlo y escucharlo.

Recopiló sus dibujos de Anatomía, para uso de sus

estudiantes, en tablas anatómicas ilustradas. Cuando descubrió que algunos de ellos estaban siendo copiados, los publicó en 1538 con el título de *Tabulae Anatomicae Sex* (Venecia, 1538). Las tres láminas osteológicas fueron realizadas, a instancia suya, por Kalkar, discípulo de Tiziano; las tres relativas a las vísceras las realizó el propio Vesalio.

En 1539 un juez de Padua, interesado por los trabajos de Vesalio, hizo que se le facilitasen para su disección los cadáveres de los criminales ejecutados. Esto le permitió mejorar sus diagramas anatómicos.

En 1541, mientras estaba en Bolonia, Vesalio descubrió que las investigaciones de Galeno estaban basadas en la disección de animales, y no de seres humanos. Como la disección humana había estado prohibida en la antigua Roma, Galeno había diseccionado monos, creyendo que serían anatómicamente similares al ser humano. Vesalio, apoyándose en sus propias observaciones, publicó una corrección de las *Opera omnia* de Galeno, y comenzó a escribir su propio texto de Anatomía.

Vesalio, fiel a sí mismo, continuó provocando controversias, esta vez no demostrando los errores de Galeno, sino de Mondino de Luzzi, e incluso de Aristóteles: los tres habían hecho suposiciones acerca de las funciones y estructura del corazón que eran claramente erróneas. Por ejemplo, Vesalio descubrió que el corazón tenía cuatro cavidades, que el hígado tenía dos lóbulos y que los vasos sanguíneos comenzaban en el corazón, y no en el hígado.

En 1543, Vesalio publicó en Basilea, en siete volúmenes, su obra *De humani corporis fabrica* (Sobre la estructura del cuerpo humano, que dedicó a Carlos V y que fue ilustrada por Jan Stephen van Kalkar. Esta es una de las obras más influyentes sobre los textos de Anatomía Humana. Pocas semanas después publicó una edición compendiada, para uso de estudiantes, *Andrea Vesalii suorum de humani corporis fabrica librorum epitome*, que dedicó al príncipe Felipe, hijo y heredero de Carlos V. Su modelo anatómico contrasta poderosamente con los vigentes en el pasado.

Poco después de la publicación de su obra cumbre, le fue ofrecido el puesto de médico imperial en la corte de Carlos V, donde tuvo problemas en sus relaciones con los otros médicos, que lo consideraban un “barbero”. Durante doce años Vesalio viajó con la corte, tratando heridas de guerra y torneos, realizando operaciones quirúrgicas y autopsias, y escribiendo cartas privadas acerca de cuestiones médicas específicas. Tras la abdicación de Carlos V, continuó ejerciendo como médico en la corte de Felipe II, quien le recompensó con una pensión vitalicia y el nombramiento de conde palatino.

Recibió numerosos ataques y fue condenado a la hoguera por algunas oscuras prácticas, pero Felipe II cambió esta sentencia por una peregrinación a Tierra Santa, la cual emprendió en 1564. Se embarcó con la flota veneciana de Giacomo Malatesta, vía Chipre. Cuando llegó a Jerusalén recibió un mensaje del senado de Venecia

instándole a aceptar su antiguo puesto en la Universidad de Padua, que había quedado vacante a la muerte de su amigo y alumno Falopio. Tras luchar durante varios días con vientos adversos en el Mar Jónico, su barco tuvo que atracar en la isla de Zante. Allí murió poco después, cuando contaba solo cincuenta años de edad.

Sobre la rete:

Negó la presencia de la rete en los seres humanos, lo cual iba en contra de lo que había dicho Galeno. Él mismo dejó escrito: “Cuando disecaba un cadáver, llevaba conmigo la rete de un cordero o de una ternera, para mostrarla al público y no ponerme en evidencia por mi incapacidad para encontrar algo que era tan familiar”; años más tarde dijo: “cuan lejos están estas cosas de la verdad y cuanta indiferencia por la naturaleza...” Y terminó por enfrentarse a la realidad y negar la existencia de la rete en los seres humanos.

Un año después de que lo hiciera Johann Dryander, Vesalio publicó una ilustración de la rete mirabile (1538) (Figuras 9 y 10). En la tercera lámina de su obra, Vesalio todavía mostraba la rete en el centro, en el medio de la cabeza, y al menos hasta 1540, creía que la rete estaba también presente en los seres humanos y la veía en el

centro de la más noble de las tres cavidades del cuerpo, el cráneo.

Pocos años después, Vesalio abandonó esta idea y negó su existencia en el hombre, aunque seguía representándola en sus ilustraciones, pero de forma diferente: aparecía como entidad independiente y fuera del cráneo. Seguía aceptando algunos aspectos de la Anatomía de Galeno, pero poco a poco iba separando la rete del cuerpo humano. Vesalio se opuso a esta idea demostrando con claridad que no es así; esta oposición la hizo con cierta cautela por lo que en aquel entonces aún suponía oponerse a las ideas de Galeno. En su libro De humani corporis fabrica, Vesalio negó la existencia de la rete en los seres humanos y siguió demostrando su presencia en la cabeza de ovejas, indicando así que no verla en la cabeza humana no era debido a su incapacidad para encontrarla. Defendía la idea de que tiene más valor lo que se ve en la Naturaleza que en lo que se lee en los escritos de otros. Refutando las ideas de Galeno, se daba comienzo a la moderna Anatomía (15).

A pesar de que Vesalio demostró que los seres humanos no la tienen, la idea de una rete dentro del cráneo de la especie humana perduraría hasta el siglo XVIII.

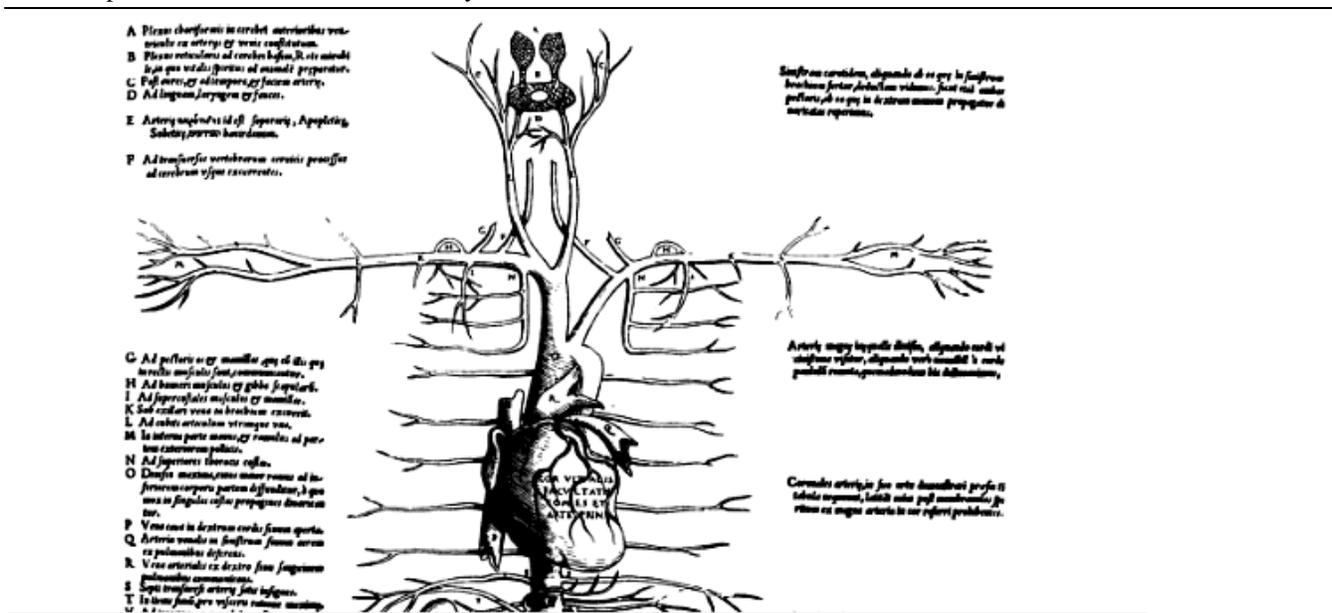


Figura 9. En esta lámina aparece la rete mirabile en el centro de la cabeza (A. Vesalio, Tabulae Anatomicae Sex, 1538) (7).

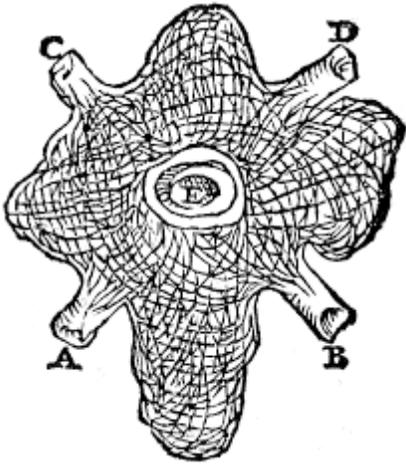


Figura 10. Representación de la rete mirabile hecha por A. Vesalio (De humani corporis fabrica, 1543) (7).

Andreas Laurentius (André du Laurens, 1558-1609), anatomista francés (7, 19) Fue profesor de Anatomía en Montpellier y escribió “Opera anatomica” (1593) e “Historia anatomica” (1600). Sus descripciones no son originales, pero su obra tuvo mucha influencia a lo largo del siglo XVII. Acuñó el término “Cauda equina”.

En sus láminas de Anatomía representa la rete en la base del cerebro y se basan en las láminas realizadas por A. Vesalio. Llegó a ser médico de la familia real francesa.

Jean Riolan el Joven (1577-1657), anatomista francés (7, 20). Fue hijo de Jean Riolan el Viejo (1539-1605) y, como su padre, fue un miembro influyente de la Facultad de Medicina de París. Tenía una visión tradicional de la Medicina y era defensor de las doctrinas de Galeno, y a su vez, contrario a las ideas de Vesalio y de Harvey. Concretamente, se opuso a las ideas de Harvey sobre la circulación de la sangre. Fue médico de María de Médicis y se opuso a la práctica de la vivisección.

Una de sus obras más conocidas es Anthropographie (1618), que trata de la anatomía humana. También escribió Opuscula anatomica (1649), donde critica a Harvey por su visión de la circulación de la sangre. Hay varias estructuras en la Anatomía Humana que llevan su nombre.

Como buen seguidor de Galeno, J. Riolan el Joven defendió que la rete estaba presente en la cabeza de los seres humanos. Merece ser recordada una de sus célebres frases: “...si alguien encuentra en sus disecciones de cadáveres algo diferente a lo observado por Galeno, es que ha cambiado la Anatomía...”.

Julius Casserius (c. 1552-1616), anatomista italiano (7, 21, 22). Este personaje, poco conocido, ocupa, cronológicamente, el cuarto lugar en la lista de seguidores de Vesalio en la Escuela de Padua (23).

Obtuvo el Grado de Medicina en la Universidad de Padua, donde fue ayudante de Fabricius. Destacó como anatomista y mantuvo controversias y rivalidad con su mentor Fabricius; más tarde sucedió a este como Profesor

de Anatomía en la Universidad de Padua.

Caserius fue de los primeros en publicar un compendio de anatomía y falleció cuando estaba en la cima de su fama y preparando una obra donde incorporaba nuevas estructuras anatómicas; no llegó a ver editada esta obra. Es considerado un pionero en el conocimiento de la anatomía humana, sus láminas fueron utilizadas posteriormente por otros profesores de varios sitios en Europa e influyó mucho en la enseñanza de la anatomía en los siglos posteriores. Prestó especial atención al estudio anatómico de los órganos de la audición y de la vocalización. Este personaje, innovador en el conocimiento y enseñanza de la anatomía, seguía representando en sus láminas de anatomía la rete en la cabeza humana.

Adriaan van der Spiegel (1578-1625), anatomista belga (7, 24, 25). Nacido en Bruselas, estudió en las Universidades de Lovaina y de Leiden, y posteriormente en la de Padua. En esta última fue alumno de Fabricio y Casserio, y se graduó en 1604. Spiegel fue nombrado médico de estudiantes y ayudó a Fabricio en su práctica privada de la Medicina. Practicó la Medicina con gran éxito en Padua. Publicó Isagoge in rem herbariam libri duo (1606) y De humani corporis fabrica libri X tabulis aere icisis exornati (1627), cuyo título se asemeja mucho al del libro de su colega A. Vesalio

En 1607 compitió sin éxito por una Cátedra de Medicina en Padua. En 1612 dejó Italia y se fue a Bélgica, para finalmente viajar por Alemania y asentarse en Moravia. En 1616 el Senado Veneciano le nombró profesor de Anatomía y Cirugía, sucediendo a Caserio, quien a su vez había sucedido a Fabricio.

En 1617 Spiegel llevó a cabo una demostración de Anatomía en público en Padua donde acudían estudiantes a verle. En 1623 fue elegido Caballero de San Marcos. Murió en 1625 dejando varios manuscritos que se publicarían después, como p.e., De humani corporis fabrica editado por Bucretius e ilustrado con láminas hechas por Josias Murerus (Joseph Maurer) y por Julius Casserius (c. 1552-1616). Julius Casserius fue predecesor de Spiegel como Profesor de Anatomía en Padua (23). El nombre de Spiegel aparece en dos estructuras anatómicas: la línea Spigelii (la línea semilunar situada entre el músculo y la aponeurosis del músculo transversus abdominis, y el lobus caudatus hepatis (Spigelii), el cual ya había sido descrito anteriormente por Eustachio y otros.

Spiegel fue el último hombre de la línea de Vesalio en la Escuela de Padua y seguía representando la rete de manera algo diferente de Vesalio. Spiegel no tenía duda de su existencia en el hombre, aunque admitía que era difícil de encontrarla y era más fácil encontrarla en los animales irracionales (Figura 11).

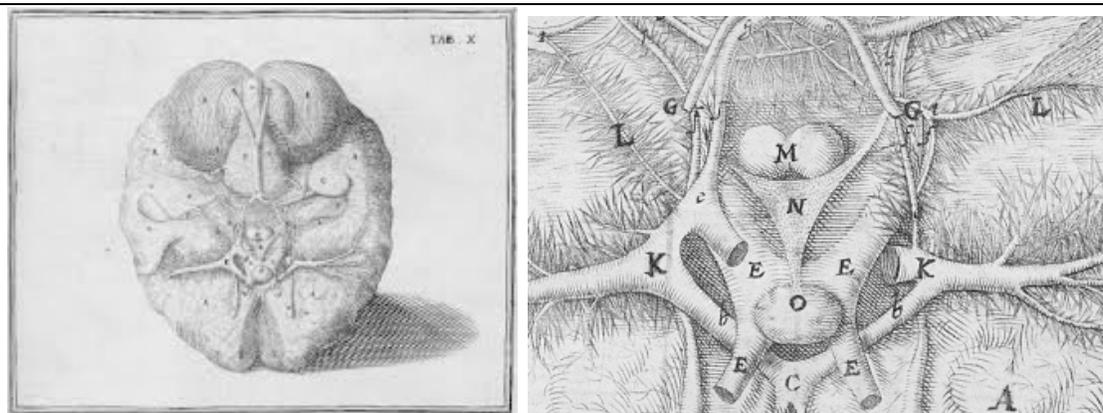


Figura 11. Izquierda: representación de la rete en la base del cerebro. Derecha: detalle de la figura de la izquierda donde se aprecia mejor la representación de la rete (letra L) (A. van der Spiegel, ‘De humani corporis fabrica’, 1627) (7).

Johan Vesling (1598-1649), anatomista alemán (7, 26). Estudió Medicina en Leyden y en Bolonia. Estuvo en Egipto como médico personal del Cónsul de Venecia en este país. Regresó a Padua donde enseñó Anatomía y sucedió como Profesor a A. der Spiegel.

Su libro Syntagma Anatomicum se editó en 1641 y contiene Anatomía y Fisiología. Aunque no fue alumno de Fabricio, lo invoca con frecuencia. Describe el sistema linfático, las cuatro venas pulmonares, el círculo cerebral (antes de hacerlo Willis). Su texto fue muy utilizado en Europa durante los siglos XVII y XVIII, y se tradujo a varios idiomas.

Su libro Syntagma anatomicum, publicis dissectionibus, in auditorum usum, diligenter aptatum se basa en las disecciones que hizo en Padua. En este libro es donde representa el cerebro visto desde abajo, como hacía Spiegel, pero en contra de este, Vesling no presentaba la rete saliendo de la carótida, sino que emergía dentro del plexo coroideo y después se extendía sobre la superficie del cerebro (letra P) (Figura 12).

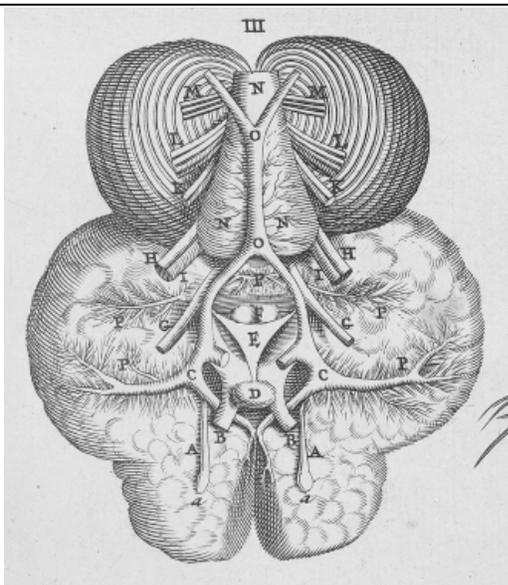


Figura 12. Lámina donde se representa la rete mirabile (letra P) (J. Vesling, Syntagma anatomicum, 1647) (7).

Vesling mantenía la idea de que la rete estaba en el hombre y en ella se formaba el espíritu animal a partir de la sangre, como había dicho Galeno. No obstante, propuso que podía haber otros órganos donde se podía producir también el espíritu animal. Como pensaba que la rete era diferente en los hombres y animales, esta diferencia explicaba las diferencias mentales entre ambos. Esta visión de la rete influiría en los autores de los siglos XVII y XVIII.

En la segunda mitad del siglo XVII, la estructura y función del cerebro atrae la atención de los anatomistas y aparecen las destacadas obras de Johann Jakob Wepfer (Observaciones anatómicas, 1658), Thomas Willis (Cerebri anatome, 1664) y Nicolaus Steno (L’anatomie du cerveau, 1669).

Nicolaus Steno (Niels Steensen, 1638-1686), anatomista y científico danés (7, 27). Estudió la anatomía del cerebro y estructuras relacionadas como las meninges. En 1669 dijo: “El cerebro, pieza maestra de la creación, es casi desconocido para nosotros”. Como consecuencia del azar, dirigió sus pasos hacia la botánica y los fósiles, y es considerado el padre de la Geología. Tras convertirse al catolicismo, murió como obispo misionero; fue beatificado recientemente por el Papa Juan Pablo II. En sus estudios anatómicos no menciona la rete pero su metodología para el estudio anatómico fue muy útil para aclarar la cuestión de la existencia de la rete en el hombre, y con ello dónde se produce el espíritu animal.

Johann J. Wepfer (1620-1695), médico suizo (7, 28, 29). Es recordado por sus estudios de la anatomía vascular del cerebro y de las enfermedades cerebrovasculares; publicó un libro sobre la vascularización del cerebro y la apoplejía. Parece ser que también describió el polígono arterial en la base del cerebro antes de que lo hiciera T. Willis. Utilizando el método de N. Steno, fue el primero en proponer la hipótesis de que el ictus cerebral es causado por hemorragia o por obstrucción de una de las arterias cerebrales. Asimismo, en sus estudios en cadáveres humanos llegó a la idea de que las carótidas y vertebrales aportan sangre al cerebro.

También aborda el tema de la rete y señala que las ramas de la carótida se reúnen y forman una red arterial,

pero después de varios años llega a la conclusión de que esta estructura no existe en el hombre. Entonces ¿dónde se refina la sangre y se produce el espíritu animal en los seres humanos?. Wepfer abandonó la idea de que el espíritu animal se produce en la rete o en los ventrículos cerebrales, y en su lugar propuso que este refinamiento de la sangre se produce en la sustancia blanca del cerebro. Así daba solución al problema de dónde se produce el espíritu animal en los seres humanos.

Thomas Willis (1621-1675), médico británico (7, 30, 31). Estudió Medicina en Oxford, donde estaba William Harvey, quien le enseñó, de primera mano, los nuevos conocimientos sobre la circulación de la sangre.

Es una figura muy destacada en la historia de la Anatomía y de la Neurología. Fue uno de los fundadores de la Royal Society londinense. Describió el cerebro con mucho detalle en varias especies animales, incluida la especie humana, y lo hizo con una idea funcionalista (se le reconoce como el padre de la Anatomía Comparada). Fue uno de los primeros en atribuir a las estructuras cerebrales funciones cognitivas precisas. Su obra más renombrada es "Cerebri anatome" (1664) y en esta obra incluyó también la figura, ya clásica, del polígono arterial que lleva su nombre, a pesar de haber sido descrito antes por J Vesling y por J. J. Wepfer.

Fue partidario de las ideas de Vesalio y de Harvey, y parece ser que describió por primera vez la diabetes mellitus y quien empleó por primera vez la palabra "neurología".

Consideró que la rete está formada por arterias, venas y nervios. Tomando las ideas de J. Wepfer sobre la rete, en su obra "Cerebri anatome" señala que en el hombre y el caballo la carótida entra en el cráneo y llega directamente al cerebro (no hay rete), mientras que en otros animales la carótida se ramifica formando la rete. Esto le llevó a discusiones sobre el origen del espíritu animal y a decir que la ausencia de la rete era la base para considerar al hombre superior a los animales. Willis tuvo la brillante idea de adscribir a la rete la función de regular la presión de la sangre que llega al cerebro y también la de facilitar el drenaje venoso del cerebro.

A diferencia de J. Wepfer, T. Willis no negaba con rotundidad la presencia de la rete en el hombre y decía que podía estar en algunos sujetos de tipología especial o con algún tipo de anomalía, recalcando la idea de que la presencia de la rete significa una naturaleza imperfecta. Estimaba que el espíritu animal se formaba en la corteza cerebral. Como los seres humanos, los caballos tampoco tienen rete por lo que consideró a este animal como "noble", aunque su cerebro fuera menos desarrollado que el de los humanos

Willis muestra sus reservas sobre la presencia de la rete en los seres humanos con la siguiente frase: "If that be true as some affirm, that the wonderful Net is some times also found in a human Brain, I believe it is only in those sort of men who being of a slender wit or unmoved disposition, and destitute of all force and ardor of the mind, are little better than dull working beasts in fortitude and wisdom

Wepfer y Willis influirían notablemente en los autores que vinieron después. Pero estos autores cogían unas ideas y omitían otras. Muchos de ellos, incluso figuras destacadas de la Medicina, se resistían a aceptar que el hombre no tuviera rete; entre estos estaban el francés Raymond de Vieussens, el inglés Henry Ridley, el holandés Ysbrand van Diemberbroeck y el flamenco Philip Verheyen. No obstante, en general se estaba de acuerdo con la teoría especulativa de que la rete intervenía en la regulación del riego sanguíneo cerebral.

Raymond de Vieussens (1641-1716), médico francés (7, 32, 33). Sobre todo es recordado por su obra pionera en el campo de la cardiología. También hizo estudios anatómicos sobre el cerebro y la médula espinal.

Se cree que Vieussens fue el primer médico que dio una descripción exacta del ventrículo izquierdo, así como varios vasos sanguíneos del corazón. También fue el primero en realizar una descripción exhaustiva sobre la estenosis mitral. Describió la posición, estructura y cambios patológicos del corazón. Fue el primero en describir correctamente el curso de las arterias coronarias y el seno coronario, y avanzó la idea de que los vasos coronarios tienen comunicación con las cavidades cardíacas. Hizo el primer diagnóstico de aneurisma aórtico durante la vida del paciente. También contribuyó al conocimiento del sistema nervioso, del oído y de la acción fermentativa de la saliva.

Sobre la rete, rechazó la idea de Willis de que estuviera formada por arterias, venas y nervios. Vieussen consideraba que solo estaba formada por arterias y venas, se podía encontrar en animales y solo en muy raras ocasiones se podía encontrar en seres humanos. Aceptó, como Willis, que la rete regulaba el aporte de sangre al cerebro y que refinaba la sangre en los animales que la tenían.

Steven Blankaart (1650-1704), médico holandés (7, 34). Proclamó que la rete podía estar solo en algunas especies de animales, pero no en el hombre ni en el caballo como antes había afirmado T. Willis. Y consideró que una de las funciones de la rete era regular el flujo sanguíneo cerebral.

La incertidumbre sobre la rete continuó durante todo el siglo XVII, y su representación aun continuaba en los textos de Anatomía del siglo XVIII. El médico escocés James Keill (1673-1719) publicó su obra "The anatomy of the humane body" que se editó 16 veces hasta 1771 y en ella no se refería a si la rete estaba o no en los seres humanos, aunque decía que regulaba la velocidad de la sangre que llega al cerebro. Para el inglés James Drake la rete tenía la función en los animales que tenía la hipófisis en el hombre, y consideraba que la rete está ausente en el hombre (1707). En su obra "Anatomy of the brain", Humphrey Ridley (1653-1708) señala que la rete no está totalmente ausente en el hombre, pero es mucho más pequeña que en los animales; la llamó Seno Circular.

En este momento, el asunto de la presencia de la rete en los seres humanos todavía era contradictorio, pero iba perdiendo fuerza e interés. Por ello, sus representaciones

disminuyen notablemente. La mayoría de los anatomistas, aunque no todos, ya aceptaban que la rete estaba ausente en la cabeza de los seres humanos.

Lorenz Heister (1683-1758), anatomista alemán (7, 35). Fue un destacado médico y cirujano, y fue Profesor de Anatomía en la Universidad de Helmstedt (Alemania). Participó como médico en la Guerra de Sucesión Española (1701-1714).

En su obra "Compendium anatomicum" (1717) añadió más confusión al asunto de la rete. Confirma que la rete está presente en los seres humanos, aunque es poco evidente y de poca consideración, y "su función es desconocida" En posteriores ediciones de su obra, reafirma la presencia de la rete en el hombre y se molestó porque Frederik Ruysch no aceptara con firmeza su presencia a pesar de presentar un grabado con esta estructura.

Frederik Ruysch (1638 -1731), botánico y anatomista holandés (7, 36). Es recordado por sus avances en la preservación de las piezas anatómicas. En 1699 publicó su obra "Epístola anatómica problemática" y en la lámina duodécima muestra el cerebro de un joven de 10 años de edad, y lo representa visto desde la base como lo hacían der Spiegel y Vesling. La rete aparece a la izquierda y derecha del nervio óptico, pero Ruysch lo comenta con poca consideración, como si fuera un cuento de hadas. Esta representación, realizada por Jan Wandelaar para la obra "Epístola Anatómica", era diferente y menos prominente que las realizadas por Wepfer y por der Spiegel (Figura 13). Parecía que esta representación iba a ser la última en la que se mostraba la rete como parte de la anatomía humana, pero no sería así.



Figura 13. Izquierda: dibujo de la rete hecho por Jan Wandelaar para la obra "Epístola Anatómica" de F. Ruysch (1721) (39). Jan Wandelaar (1690-1759) fue un pintor y grabador holandés. Derecha: detalle de la parte izquierda; la letra T indica la rete mirabile.

La rete mirabile seguía apareciendo en algunas publicaciones anatómicas del siglo XVIII; por ejemplo, aparece en la obra "An essay on comparative anatomy" (1744) del anatomista escocés Alexander Monro el primero. En esta obra, el autor insistía en la presencia de la rete en el hombre. Su hijo, Alexander Monro el segundo, mantenía la opinión de su padre (7).

En la familia Monro hubo tres generaciones de anatomistas en la Universidad de Edimburgo (Escocia) representadas por los tres Alejandro: Alejandro Monro: el primero (1697-1767), el segundo (1733-1817) y el tercero (1773-1859). Esta dinastía ocupó la Cátedra de Anatomía en dicha Universidad durante 126 años y alcanzó tal fama que muchos de los doctores escoceses, e incluso de otros países, se iban a formar a la Escuela de Medicina escocesa.

Alexander Monro el segundo (1733-1817), anatomista escocés (7, 37). De los tres Monro, el más famoso es el Segundo, quien publicó "Observations on the structure and function of the nervous system" (1783). Destacó por sus estudios sobre el Sistema Nervioso, los ventrículos cerebrales, el líquido cefalorraquídeo y la hidrocefalia. Ha contribuido a dar su nombre a la Doctrina de Monro-Kelly sobre la regulación de la circulación cerebral durante la

hipertensión intracraneal. En el primer capítulo de esta obra trata de la circulación de la sangre en la cabeza y hace una breve descripción de la rete mirabile. Dice que es más fácil encontrarla en los animales que en el hombre y representa una rete del feto de una ternera; dice que tiene la función de regular el aporte de sangre al cerebro.

A finales del siglo XVIII, los Monro se encuentran prácticamente solos en su defensa de la presencia de la rete en los seres humanos.

Albrecht von Haller (1708-1777), fisiólogo suizo (7, 38). Fue el mayor fisiólogo del siglo y es considerado el padre de la Fisiología moderna. Fue Profesor de Anatomía, Cirugía y Botánica en Inglaterra. Fue un prolífico escritor contribuyendo con más de 13000 artículos, varios de ellos relacionados con el corazón y la circulación. Describió con precisión la estructura del corazón y señaló los cambios que se producen durante la sístole. Probó el automatismo cardiaco dando la base de la teoría miogénica de la actividad cardiaca, la cual no se formularía hasta el siglo siguiente. También describió la estructura del pericardio y la de las válvulas correctamente, y fue el primero en describir la calcificación del pericardio. Describió la pulsación del corazón en un embrión de pollo. Publicó su

gigantesco trabajo sobre fisiología “*Elementa Physiologiae Corporis Humani*” en 9 volúmenes entre 1759 y 1769. Sus estudios no se limitaron al campo cardiovascular, sino también a otras áreas. Su “*Bibliothecae*” incluía 52000 trabajos, dando idea de su capacidad de lectura.

También publicó el texto de Anatomía “*Iconum anatomicarum*” (1743-1756) donde ilustró y discutió mucho sobre la rete. Llegó a la conclusión de que no estaba en el cuerpo humano y consideró que era una estructura inútil para los seres humanos.

John Bell (1763-1820), cirujano y anatomista británico (7, 39). Estudió con Alexander Monro el segundo. Escribió un texto sobre Anatomía que publicó en 1797 y tituló “*Anatomy of the human body*”, estudiando con detalle el sistema nervioso central.

Destacó como médico e impartió clases privadas de Anatomía, especialmente dirigidas a cirujanos. Como asistían muchos alumnos, construyó una escuela donde enseñó Anatomía durante 13 años. Hizo con sus manos las láminas para su libro. Dejó escrito que “...dissection is the first and last business of the student...”. Después de esta actividad como docente, se dedicó a la práctica de la cirugía.

Sobre la rete mirabile, mantuvo la idea de Haller y escribió en 1797 que “no hay el menor vestigio de una rete mirabile en el cuerpo humano” y “que debido a su posición erecta, el hombre no necesita una estructura para regular la entrada de sangre en la cabeza”.

Samuel T. Soemmering (1733-1830), anatomista alemán de origen polaco (7, 40), estudió Medicina en la Universidad de Gotinga (Alemania) y llegó a ser Decano de su Facultad de Medicina. Describió la organización de los pares craneales y publicó varios temas sobre Anatomía, Neuroanatomía y otras ramas de la ciencia. También fue el primero en escribir sobre la estructura del esqueleto de las mujeres.

Estudió diversos sistemas del organismo, en particular los sistemas vascular y nervioso, y lo hizo de forma ordenada y meticulosa. El estudio del sistema vascular y del sistema nervioso lo hizo de forma separada, y consideró que el sistema vascular estaba para nutrir los tejidos y el sistema nervioso para transmitir la información sensorial. Consideró los nervios como fibras y no como tubos que transportaran “el jugo nervioso”: En consecuencia, consideró que la rete mirabile, que tendría la función de transferir una sustancia de un sistema a otro, no tenía sentido que existiera en los seres humanos.

Se llegó, por fin, a la idea de que la rete mirabile era exclusiva de algunas especies de animales y de que estaba ausente en los seres humanos. A finales del siglo XVIII, esta estructura vascular había desaparecido de la Anatomía Humana y ello se reflejaría ya en los textos de Anatomía de los diferentes autores. La presencia de una estructura tal que la rete, que transformaría el espíritu vital en espíritu animal, ya no tendría sentido en los seres humanos.

En resumen, asombra la duración que tuvo la creencia de que una rete mirabile carotídea estaba presente en los

seres humanos. Aunque esta creencia fue perdiendo fuerza a lo largo del siglo XVII, algunos autores de renombre la mantuvieron viva hasta finales del siglo XVIII.

En la medicina moderna el término rete mirabile aún se conserva para referirse a una anomalía vascular congénita de los vasos cerebrales. Se han descrito varios casos clínicos que a menudo debutan con un accidente cerebrovascular agudo y en estos pacientes la angiografía o la resonancia magnética demuestran la presencia de una malformación vascular unilateral o bilateral, nutridas por la arteria carótida externa. A esta malformación se le ha llamado, con frecuencia, rete mirabile. Varios especialistas, entre ellos angioradiólogos, no comparten la idea de llamar a esta malformación rete mirabile porque ello puede confundirse con la rete mirabile propiamente dicha, que existe en numerosas especies animales pero no en los seres humanos. Por ejemplo, en 1972 se describió un caso de malformación vascular cerebral en un paciente con ictus cerebral. En esta publicación, los autores describen la historia de “este fascinante y mitológico órgano” y recomiendan abandonar el uso de este término en la clínica humana, pues las malformaciones vasculares cerebrales vistas en los pacientes son muy diferentes a la rete mirabile (41).

No obstante, a pesar de la llamada hecha por diversos especialistas, todavía se puede ver en la literatura dar el nombre de rete mirabile a ciertas malformaciones cerebrovasculares, a pesar de que comparten muy poco, excepto el nombre, con la mítica estructura que le da nombre. Como muestra de que aún sigue apareciendo su nombre en la clínica, a continuación se mencionan dos citas publicadas recientemente (Line E, Linfante I, Dabus G. Unilateral rete mirabile as a result of segmental agenesis of the ascending petrous segment of the internal carotid artery: embryology, differential diagnosis and clinical implications. *Interv Neuroradiol*, 19 (1):73-7, 2013; Eric Homero Albuquerque Paschoal, Vitor Nagai Yamaki, Fernando Mendes Paschoal Júnior, Ronie Leo Piske, Manoel Jacobsen Teixeira, Edson Bor-Seng-Shu. Carotid rete mirabile associated with subarachnoid hemorrhage from intracranial aneurysm: A case report and systematic review, *Interv Neuroradiol* February: 21 (1) 55-60, 2015).

4. LA RETE MIRABILE EN LOS SIGLOS XX Y XXI

En este periodo empiezan a aparecer datos más objetivos sobre las características morfológicas y sobre la posible función de este plexo vascular.

4.1. Características morfológicas

4.1.1. Anatomía

La rete mirabile carotídea, ausente en los seres humanos, está presente en una gran variedad de especies animales: cetáceos (delfines, ballenas), sirénidos (manatí, dugongo), artiodáctilos (hipopótamo, jirafa, ciervo, camello, llama, antílopes, cabra, oveja, vaca, cerdo), carnívoros (gato, hiena, perro, tigre, león) y primates primitivos (lémures, gálagos), por lo que en estas especies de animales, toda o gran parte de la sangre que llega a su cerebro pasa a través de la rete.

En la gran mayoría de los mamíferos que la tienen, la rete carotídea está dentro del cráneo, en la base del cerebro. En algunos como el gato y los lemúridos la rete es extracraneal, y en el cerdo hay una rete extracraneal que se continúa con otra más desarrollada situada dentro del cráneo.

Cuando es intracraneal, la rete está situada dentro de un lago venoso (seno cavernoso), suele tener dos partes simétricas, a ambos lados de la hipófisis, y es proximal al Círculo de Willis. En los cetáceos, la rete está embebida en tejido conectivo graso y no está rodeada de sangre (2, 4).

En 1906, J. Tandler describió en algunos ungulados que la rete se forma a partir de botones vasculares de la carótida interna, la cual después se atrofia. Posteriormente, la carótida externa pasa a ser la principal arteria nutricia de la rete y este plexo arterial se encierra dentro del seno cavernoso. La degeneración de la carótida interna en animales que tienen rete también fue descrita por otros investigadores en cetáceos, felinos y artiodáctilos (42-44).

Como el sistema vascular cerebral guarda relación filogenética, para entender cómo evoluciona este sistema en respuesta al medio ambiente es conveniente comparar anatómicamente, funcionalmente y el grado de desarrollo de este sistema y de la rete en las diferentes especies. El grado de desarrollo de la rete podría estar relacionado con su función, que podría ser diferente en cada especie (4).

Estudios en cetáceos

En los cetáceos, el patrón de la circulación es similar al de otros mamíferos y el aporte sanguíneo al cerebro pasa a través de un sistema vascular tóraco-espinal. Estos animales acuáticos presentan una rete mirabile muy desarrollada, que incluye una parte intracraneal, otra torácica y otra espinal, que podría representar la adaptación de una vida terrestre anterior a la actual totalmente acuática. Esta rete arterial en la región torácica probablemente fue descrita por primera vez en marsopas por E. Tyson (1680) (45) y más tarde diseccionada con detalle en el narval por H. S. Wilson (1880) (46). Después vendrían otros estudios. En el narval y en el delfín beluga se ha observado que la rete se origina de las principales arterias cervicales, torácicas y lumbares. Después se extiende por el canal espinal y la cavidad craneal. La rete aparece embebida en una matriz grasa y rara vez se relaciona con sangre venosa. Entre estas dos especies, la rete muestra algunas diferencias: 1) en la cantidad de rete originada en las arterias intercostales, y 2) en el tamaño de la rete. Ambos aspectos son más grandes en el narval que en el delfín, al igual que ocurre con los valores del hematocrito y hemoglobina en el plasma sanguíneo, que

son más elevados en el narval. Esto sugiere que la rete está ligada a la capacidad de los cetáceos para hacer inmersiones acuáticas más profundas y más duraderas, para lo cual parece estar más dotado el narval que el delfín (47).

En un estudio realizado mediante angiografías en delfines anestesiados, disecciones anatómicas y obtención de castings, se muestra que las carótidas internas y arterias vertebrales están presentes en los embriones pero después se atrofian y el aporte sanguíneo al cerebro de los delfines se hace completamente a partir de una extensa rete tóraco-espinal e intracraneal. La rete torácica está situada retropleural en la pared posterior del tórax y se nutre de ramas procedentes de la aorta torácica. A través de los agujeros intervertebrales, ramas de la rete torácica penetran en el canal raquídeo para formar una extensa rete espinal, la cual avanza y penetra en el cráneo a través del foramen magnum. Este plexo intracraneal da ramas meníngeas y se forma la rete oftálmica interna. Del complejo vascular intracraneal emergen las arterias que nutren el cerebro, dando lugar a posibles arterias homólogas con la arteria cerebral media, cerebral anterior y cerebral posterior, pero no hay equivalencias con el Círculo de Willis (Figura 14). Las paredes de las arterias de la rete contienen gran cantidad de tejido colágeno. La rete tóraco-espinal parece tener un efecto amortiguador de la presión arterial y quizá actúe como reservorio de oxígeno para aportarlo al corazón y cerebro durante las prolongadas inmersiones acuáticas.

La rete mirabile, aunque no es exclusiva de los mamíferos acuáticos, ha alcanzado su mayor desarrollo en cetáceos (ballenas, delfines y marsopas) y está algo menos desarrollada en los sirenios. En los pinnípedos (mamíferos acuáticos carnívoros, con pies en forma de aletas) no hay rete y el cerebro está regado por las carótidas internas y arterias vertebrales como en la mayoría de los animales terrestres. Parece existir una clara filogenia en la evolución de los sistemas arteriales que riegan el cerebro; en los mamíferos primitivos la sangre llega al cerebro solo a través de las carótidas internas, y en los mamíferos más evolucionados, al sistema carotídeo interno se añaden las arterias vertebrales. En varias de las especies de mamíferos también se añade retina mirabilia en el aporte sanguíneo al cerebro, probablemente con una función diferente en cada especie. Debido a esta posibilidad es conveniente comparar anatómicamente, funcionalmente y el grado de desarrollo de la rete en las diferentes especies para entender cómo evolucionan los sistemas biológicos en respuesta al medio ambiente (4).

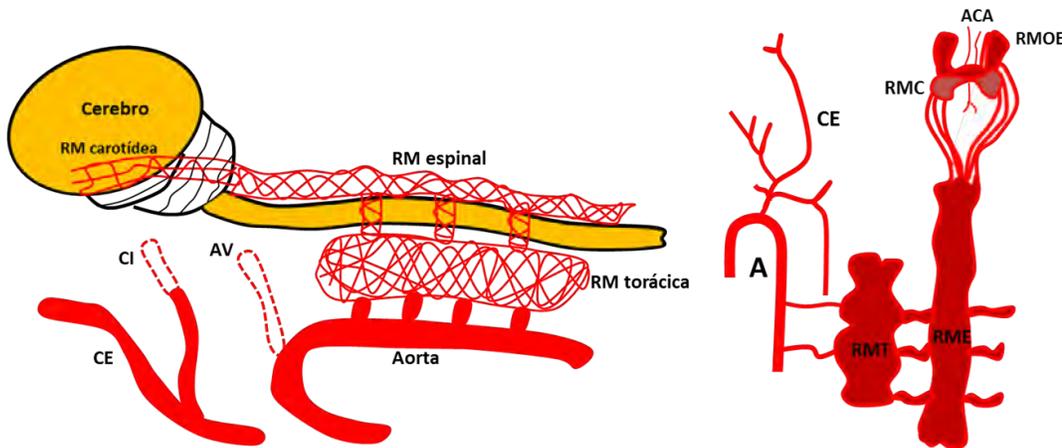


Figura 14. . Izquierda: esquema general de la rete mirabile (RM) espinal y torácica de los cetáceos. CI=vestigio de la carótida interna; AV=vestigio del arteria vertebral; CE=carótida externa (Esta figura está modificada de la realizada por McFarland et al.) (4). Derecha: esquema de la rete mirabile torácica (RMT), espinal (RME) y carotídea (RMC) de los delfines. A=aorta; CE=carótida externa; ACA=arteria cerebral anterior; RMOE=rete mirabile oftálmica externa. (Esta figura está modificada de la realizada por McFarland et al.) (4).

Estudios en carnívoros

El patrón del aporte sanguíneo al cerebro de los carnívoros es muy diverso. Hay carnívoros como el gato y la hiena que tienen una rete muy desarrollada, mientras que otros carnívoros no tienen rete aunque sí tienen abundantes anastomosis entre los sistemas carotídeos externo e interno.

Gato:

Diversos tipos de estudios muestran que en el gato, la rete tiene dos componentes: uno extracraneal que se continúa con otro intracraneal (Figuras 3 y 15). La parte

extracraneal recibe la sangre de la arteria maxilar interna, y de la cara medial de esta rete nacen ramos que pasan por la fisura orbitaria al interior del cráneo para formar la porción intracraneal que está dentro del seno cavernoso. Esta porción intracraneal se reúne para formar la carótida interna (la porción cervical de esta arteria es un vestigio). Esta arteria carótida interna, con la del otro lado, forma el equivalente al Círculo de Willis; no hay arteria comunicante anterior (3, 48).

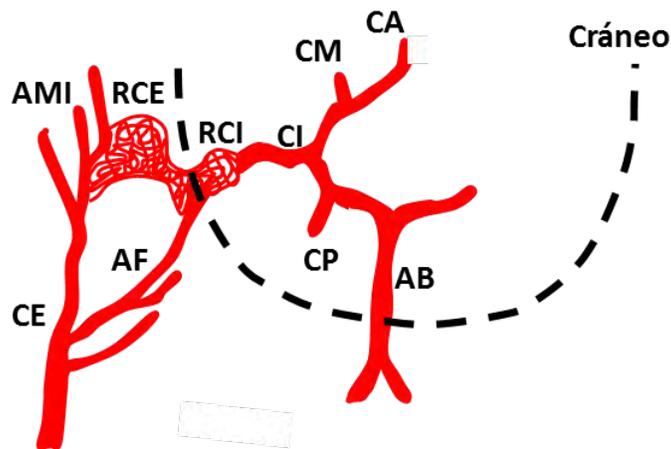
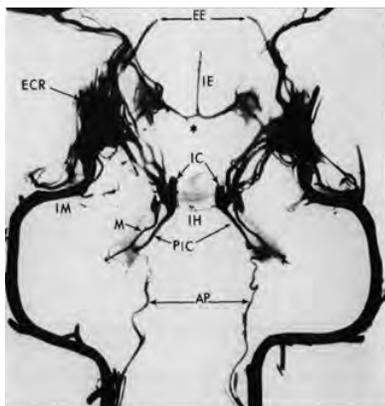


Figura 15. Izquierda: Radiografía del aporte sanguíneo cerebral del gato (48). Derecha: representación esquemática del aporte sanguíneo cerebral del gato.

ECR= rete carotídea extracraneal.; ICR=rete carotídea intracraneal; AP=arteria faríngea ascendente; EC=carótida externa; IC=carótida interna; IM= arteria maxilar interna; PIC= carótida interna primitiva.

León:

La rete del león es muy parecida a la del gato. En el león, es extracraneal y se nutre a partir de la arteria maxilar interna. De esta rete salen ramas que penetran en el cráneo a través de la fisura orbitaria donde se reúnen para formar la carótida interna, totalmente intracraneal. La carótida

interna extracraneal es un vestigio. De esta rete también salen ocho arterias eferentes y es la principal fuente de sangre que llega al cerebro (49, 50) (Figura 3)

Perro:

En el perro doméstico, la parte proximal de la carótida interna es pequeña. Como en el gato, la principal fuente de

sangre al cerebro se hace a través de la arteria maxilar interna, de la cual se forma la rete, que es intracraneal (está situada dentro del seno cavernoso). De la rete emerge la carótida interna que es intracraneal. A diferencia del gato, en el perro no hay rete extracraneal y su equivalente con respecto al gato es el ramus anastomótico (2, 3, 51) (Figura 3).

Estudios en artiodáctilos

Los artiodáctilos representan las especies mas numerosas de los ungulados, mas de 220 de las 237 especies de ungulados que existen. En los artiodáctilos es donde más estudios de la rete se han realizado (3, 52-54).

En un estudio llevado a cabo en 257 cabezas de animales de 50 especies del orden de los artiodáctilos, los autores llegan a la conclusión de que las arterias que nutren la rete varían según la especie, e incluso puede

variar dentro de una misma especie, en lo que se refiere a las arterias aferentes, así como al lugar de origen, número y diámetro de estas arterias. De todas las arterias del cuello, la que es más constante en contribuir a la formación de la rete en las distintas especies es la arteria carótida externa (52). En un gran número de estas especies, la rete se forma habitualmente a partir de una o más ramas que salen de la arteria carótida externa, y después se ramifican para formar este plexo. Después, se vuelven a reunir para formar una arteria única (arteria carótida interna, totalmente intracraneal), que con la carótida interna del otro lado forman el Círculo de Willis. En muchas especies de artiodáctilos, la rete ocupa el sitio del sifón carotídeo y ambas estructuras están dentro del seno cavernoso (Figura 19).

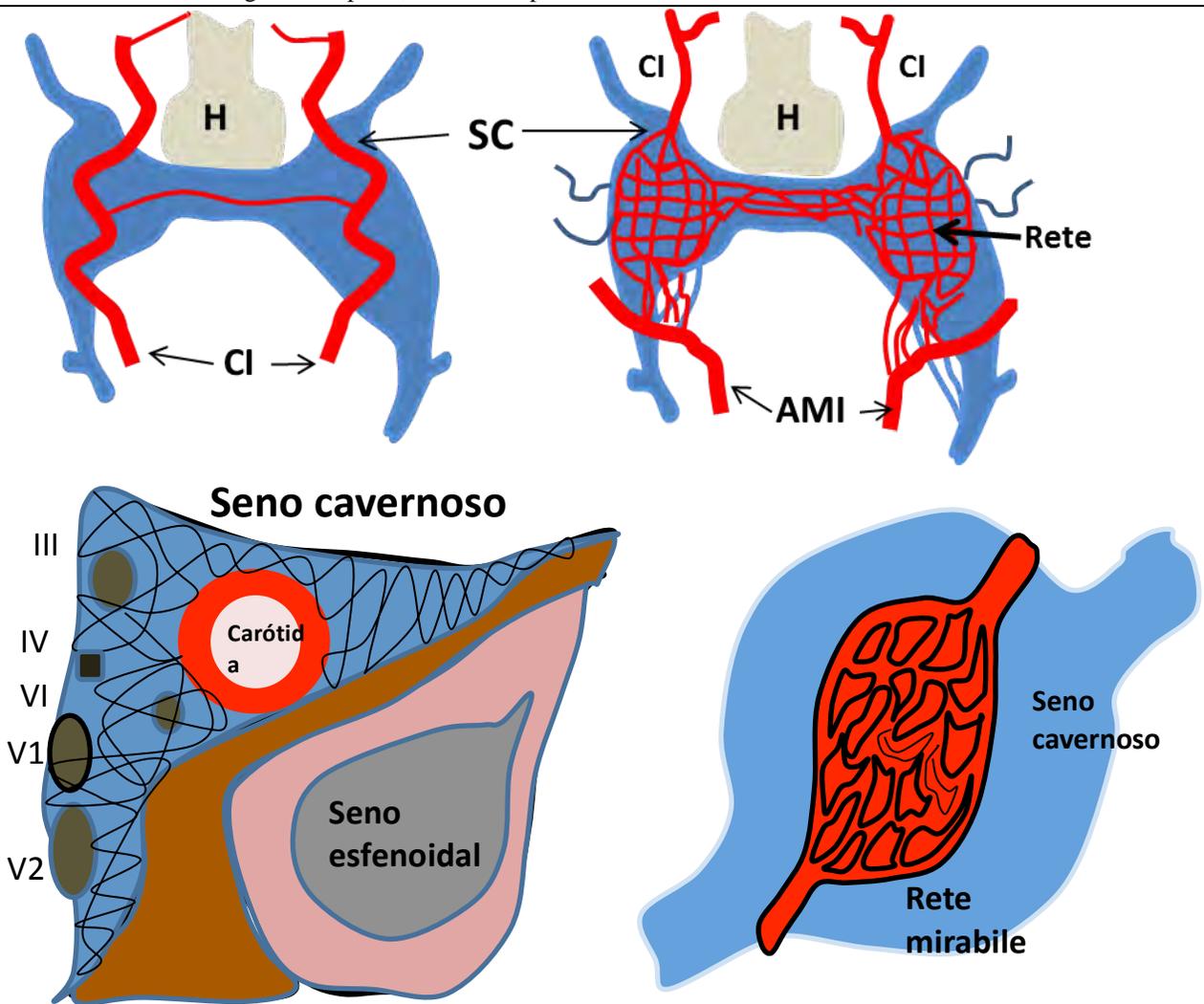


Figura 16 Izquierda: esquema del seno cavernoso con el segmento intracavernoso de la carótida interna en los seres humanos. Derecha: esquema del seno cavernoso con la rete mirabile en su interior en los artiodáctilos.

H=hipofisis; CI=arteria carótida interna; AMI=arteria maxilar interna; SC=seno cavernoso.

Estudios anatómicos realizados en el cerdo, buey y oveja muestran que en estos artiodáctilos no hay carótida interna extracraneal y tienen una rete carotídea intracraneal

que se forma a partir de ramas de la arteria maxilar interna, a su vez rama de la carótida externa. De esta rete surge una carótida interna que es totalmente intracraneal, que junto

con la del lado opuesto forma el Círculo de Willis. En las tres especies, la arteria basilar tiene muy pocas conexiones con las arterias vertebrales y la arteria basilar tiene una dirección caudal. La rete está dentro del seno cavernoso. El caballo no tiene rete carotídea (52).

Utilizando la inyección de contraste radiopaco o de látex de neopreno, en el gato, oveja, cabra, buey y cerdo se encontró una rete bien desarrollada, en el perro era rudimentaria y no existía en la rata ni en el conejo. En la oveja, cabra, buey y cerdo es intracraneal y está situada dentro del seno cavernoso. En el gato hay una rete extracraneal y otra intracraneal, dentro de un lago venoso. La rete está formada por una compacta red de arterias de corta longitud que se anastomosan libremente entre sí. Cuando es intracraneal, la rete de un lado se comunica con la del otro lado mediante arterias muy finas. En la cabra, oveja y cerdo no había carótida interna proximal a la rete, pero sí había una carótida interna distal que comunica la rete con el Círculo de Willis.

Los principales vasos que nutren la rete son la arteria maxilar interna (habitualmente a través del ramus anastomotico y la arteria anastomótica), la arteria faríngea ascendente y la arteria occipital. En el gato, oveja, cabra y buey la principal es la arteria maxilar interna, pero en el cerdo es la faríngea ascendente. En el buey también hay una notable contribución de la arteria occipital. Se sugiere que el ramus anastomotico y la arteria anastomótica son homólogas a la arteria meníngea recurrente y a la arteria meníngea media del conejo y de los seres humanos. El Círculo de Willis parece derivar de una o más de cinco fuentes: la carótida interna, carótida externa, arteria faríngea ascendente, arteria vertebral a través de la arteria basilar, y la arteria occipital (52, 53)

Oveja y buey:

Mediante preparados obtenidos con látex de neopreno se estudió la anatomía de la irrigación arterial del cerebro de ovejas y bueyes. En estas dos especies la sangre destinada al Círculo de Willis pasa por una rete carotídea intracraneal bien desarrollada. En la oveja, la principal fuente de suministro de sangre a la rete es la arteria carótida externa, y lo hace a través de ramas de la arteria maxilar interna. Tanto en la oveja como en el buey, la arteria carótida interna está poco desarrollada y emerge como una arteria eferente de la rete, que se divide para formar, con la del otro lado, el Círculo de Willis. En el buey, la sangre que llega a la rete lo hace a partir de la carótida externa, a través de ramas de la arteria maxilar interna, y a partir de las arterias vertebrales, a través del plexo arterial basi-occipital. La arteria basilar, tanto en ovejas y bueyes, tiene sólo tenues conexiones con la arteria vertebral, se estrecha en sentido caudal y se continúa como la arteria espinal ventral. Es decir, que la arteria basilar puede ser considerada como una rama en dirección caudal del Círculo de Willis en estas dos especies de animales (55).

Cabra, vaca y cerdo:

La cabra, vaca y cerdo pertenecen al orden de los Artiodáctilos y tienen una rete carotídea de estructura similar y situada dentro del seno cavernoso. La arteria maxilar interna es la principal arteria que nutre la rete en las tres especies, pero en el cerdo también interviene de forma notable la arteria faríngea ascendente (3, 55-57). La Figura 17 muestra un esquema de la rete en estas tres especies.

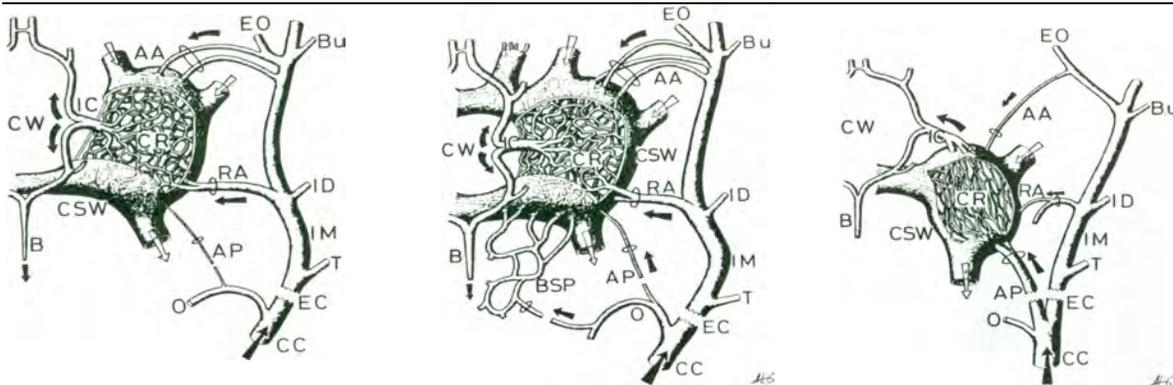


Figura 17. Representación esquemática del aporte sanguíneo de la rete mirabile carotídea de cabra (Izquierda), vaca (Centro) y cerdo (Derecha) (3, 57).

CR = rete mirabile carotídea; CW = círculo de Willis; AA = arteria anastomótica; RA = ramo anastomotico; IC = arteria carótida interna; EC = carótida externa; IM = arteria maxilar interna; PA = arteria faríngea ascendente; B = arteria basilar; V = arteria vertebral.

Jabalí:

Estudios realizados en 32 cabezas de jabalíes salvajes muestran que la carótida común se divide en carótida externa y carótida interna. Esta última emite las arterias occipital y condilar, y después se ramifica para dar lugar a la rete mirabile rostral epidural. La carótida externa se continúa como arteria maxilar interna, de la que emerge la

arteria meníngea media y la arteria oftálmica externa; esta contribuye a la formación de la rete mirabile rostral epidural. La rete mirabile rostral izquierda y derecha se anastomosan entre sí y forman una red en forma de H, de la cual nacen las arterias cerebrales. La rete mirabile epidural caudal se forma principalmente a partir de la arteria occipital, arteria condilar y arteria vertebral; de esta

rete nace la arteria basilar (56) (Figura 18).

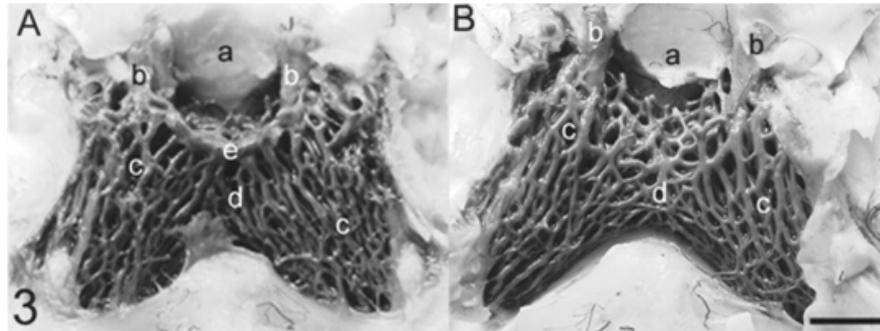


Figura 18. Detalle de la rete mirabile epidural rostral del jabalí, después de separar la duramadre (56).

Yak y vaca:

Para estudiar y comparar la rete del yak y la de la vaca, se utilizó la técnica de corrosión en 12 cabezas de yak y 10 cabezas de vaca. El aspecto y la forma exterior de las dos

retes era similar en ambas especies, aunque era algo más grande especialmente hacia la base occipital en el yak que en la vaca. La contribución de la arteria maxilar interna también era similar (58, 59) (Figura 19).

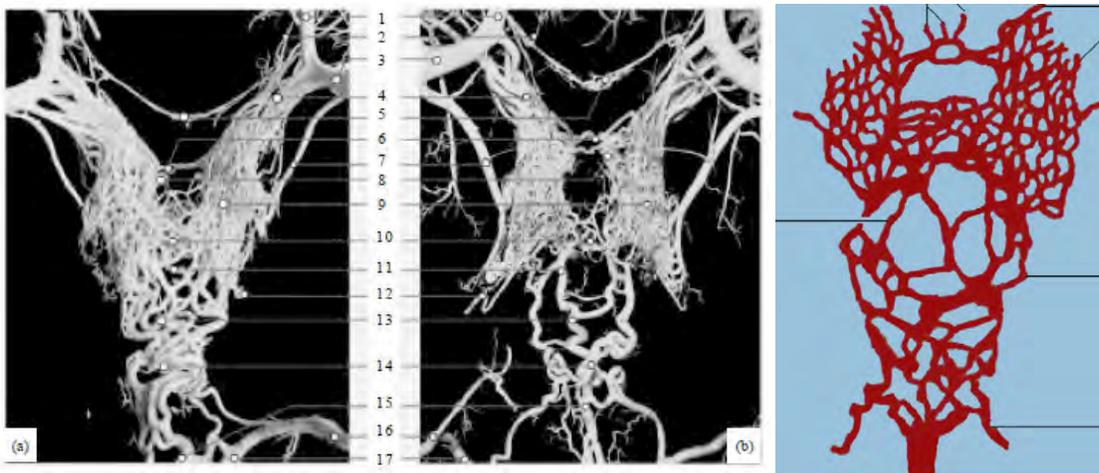


Figura 19. Reproducción de la rete mirabile del yak (a) y de la vaca (b) utilizando técnicas de corrosión tras la inyección de un polímero acrílico (58). A la derecha, un esquema de la rete del yak (59).

(3)=arteria maxilar interna; (8)=arteria carótida cerebral; (12)=arteria carótida interna; (15)=arteria vertebral; (16)=arteria occipital.

En terneras se ha descrito la presencia de una rete epidural formada por dos partes, una parte principal situada dentro de un seno circular y formada por dos lóbulos, y otra parte en forma de V situada en el foramen óptico. La rete recibe el aporte sanguíneo de la arteria maxilar interna, del plexo arterial occipital y de la carótida interna (esta está poco desarrollada). De la rete salen la carótida cerebral (interna) y la oftálmica interna. El seno circular recibe sangre venosa de la región facial, cornetes, órbitas y fosas nasales. La sangre de este seno drena en el plexo venoso basilar y a través de cuatro venas emisarias. Las arterias de la parte principal de la rete son de tipo muscular (60).

Jirafa:

El estudio se realizó en 12 cabezas de jirafa a las que se les inyectó látex y supercloruro de vinilo disuelto en acetona. Como en otros rumiantes, el segmento extracraneal de la carótida interna está obliterado. Tienen una rete mirabile intracraneal que se nutre de la arteria maxilar interna, y de la rete emerge el segmento

intracraneal de la carótida interna. Esta arteria, con la del otro lado, forma el círculo de Willis, del cual salen las arterias que riegan el cerebro. La arteria basilar es delgada y tal vez no contribuya al aporte sanguíneo al cerebro (61).

Recientemente se ha realizado otro estudio en jirafas, donde se describe los patrones de las arterias craneales, desde que nacen hasta que alcanzan la senescencia. En este estudio se muestran imágenes muy demostrativas y elegantes (62).

Antílopes:

En tres subespecies de antílopes se observó que el círculo arterial de la base del cerebro se forma a partir de la carótida interna intracraneal de ambos lados, la cual emerge de la rete mirabile que es totalmente intracraneal. El segmento extracraneal de la carótida interna está obliterado y la rete se nutre principalmente de la arteria maxilar interna (63) (Figura 20).

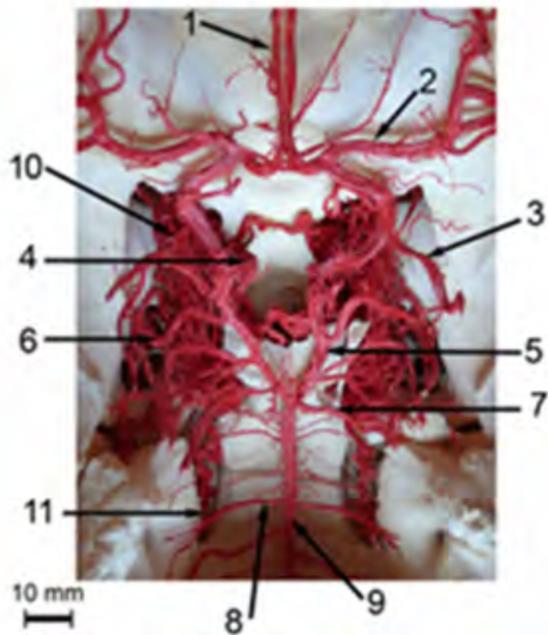


Figura 20. Vista del círculo arterial de la base del cerebro del eland común de la sabana (63).

1=Rostral cerebral artery, 2=arteria cerebral media; 4=arteria carótida interna; 6=arteria cerebral caudal; 7=arteria cerebral rostral; 9=arteria basilar; 10=rete mirabile epidural rostral; 11=rama de la asrteria condilar.

En el mismo laboratorio del estudio anterior y utilizando el mismo procedimiento (63), se examinaron 106 cabezas y arterias cerebrales de 8 especies de cérvidos. En todos ellos se encontró una rama de la arteria condílea que se dirige a la rete mirabile epidural rostral, como también ocurre en la jirafa. Asimismo, se sugiere que el patrón vascular del encéfalo es universal en los cérvidos y

difiere del de los rumiantes por tener una conexión entre la rete mirabile y la arteria condílea (63, 64).

4.1.2. Histología

De un estudio histológico realizado en la rete de dos toros y cuatro ovejas, y publicado en 2007, se concluye, entre otras cosas, lo siguiente (64):

La limitación de la capacidad para dilatarse que impone el seno cavernoso

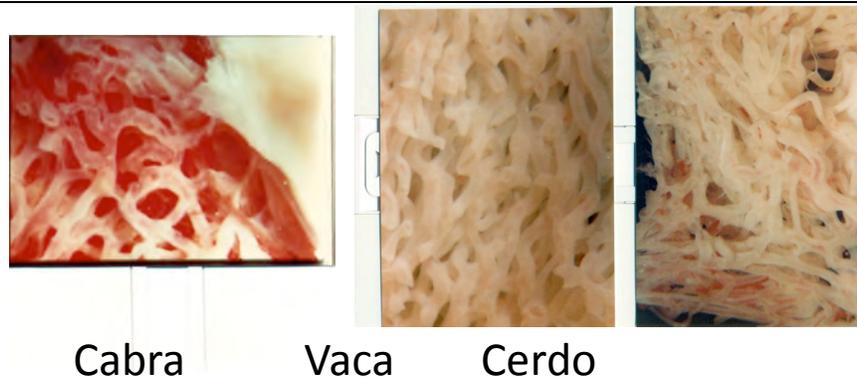
a la rete mirabile, induce el polimorfismo de esta estructura como plexo.

b) La rete está cubierta por fibras nerviosas que se originan principalmente en el sistema simpático por encima del esfenoides, así como en los pares craneales 3º, 4º y 6º. Histológicamente, estas fibras nerviosas están separadas de la pared vascular por tabiques de tejido conjuntivo.

c) La capa media de las arterias está formada por capas concéntricas de células de músculo liso; son abundantes las fibras elásticas.

d) Las arterias de la rete están tapizadas, en su luz, por endotelio arterial y, en su superficie externa, por endotelio del seno venoso.

En la cabra, vaca y cerdo, las arterias que componen la rete de estas tres especies son de corta longitud, tamaño medio y de pared relativamente gruesa; en fresco tienen un diámetro externo de 50-600 µm. Los estudios histológicos muestran que las arterias son musculosas y tienen una capa media muscular y una capa externa de tejido conectivo (adventicia) bien desarrolladas. La luz interna está tapizada por una capa de endotelio de tipo arterial y la cara externa está tapizada a su vez por un endotelio de tipo venoso (Figuras 21-23) (3, 65, 66).



Cabra

Vaca

Cerdo

Figura 21. Fotografías de fragmentos de la rete carotídea de cabra, vaca y cerdo, sumergidos en suero salino fisiológico.

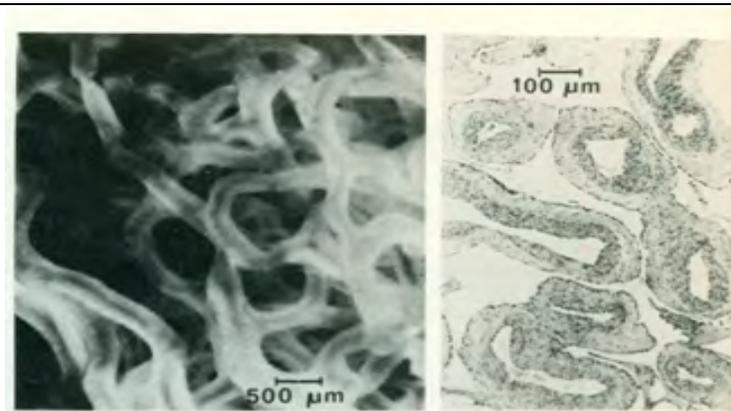


Figura 22. Izquierda: fotografía de un fragmento de rete de cabra sumergida en suero salino fisiológico. Derecha: corte histológico de arterias de rete de cabra (71).

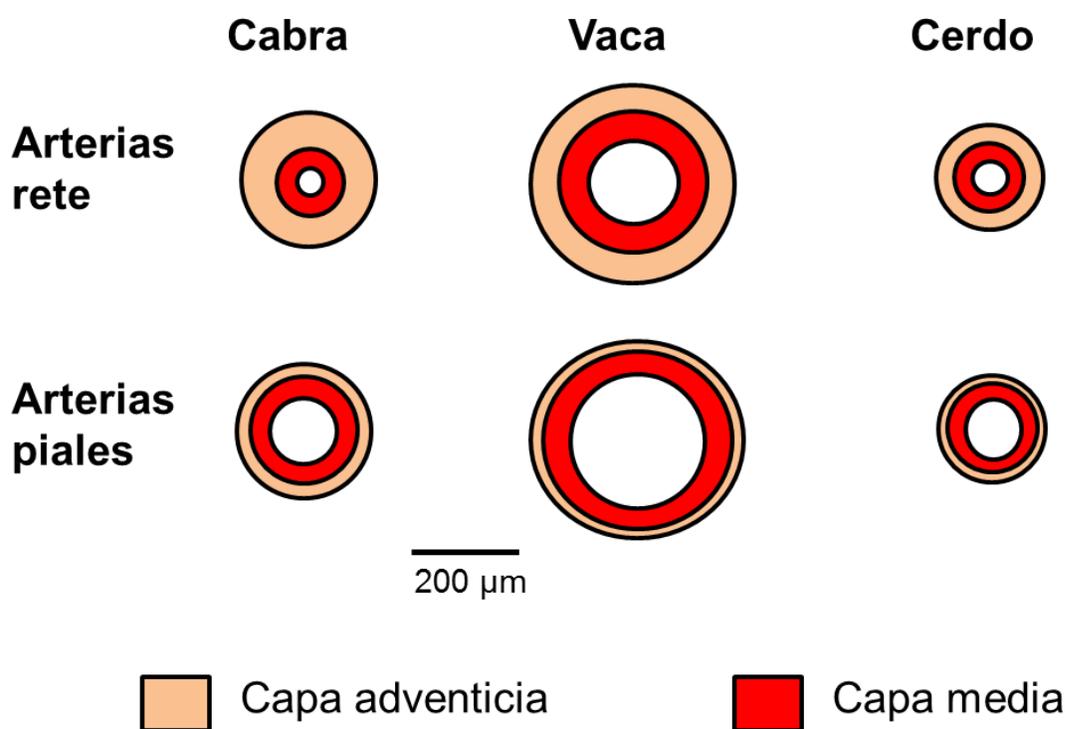


Figura 23. Representación esquemática y comparativa de cortes transversales de arterias de rete y arterias piales de cabra, vaca y cerdo, mostrando el grosor de la capa media (muscular) y de la capa adventicia (tejido conectivo). Este esquema resume los hallazgos histológicos de la Referencia 3.

4.1.3. Inervación

Los estudios sobre la inervación de las arterias de rete son escasos.

Mediante técnicas de histofluorescencia se ha demostrado que la rete mirabile, en las especies en las que se ha examinado, tiene pobre inervación simpática, lo cual contrasta con la notable inervación simpática observada en las arterias cerebrales de las mismas especies. De todas las especies estudiadas, solo en el gato la rete parece tener una considerable inervación simpática. En la rete extracraneal del gato se ha observado que sus arterias contienen abundantes fibras situadas entre la adventicia y la media.

Estas fibras nerviosas son ricas en acetilcolinesterasa, noradrenalina, polipéptido pancreático, péptido intestinal vasoactivo y sustancia P (67).

En 1991 se observó que la rete de la jirafa tiene muy poca inervación simpática, lo cual contrasta con la marcada inervación que tienen las arterias cerebrales de esta misma especie. Estos estudios morfológicos sugieren que la rete no debe tener un papel activo en la respuesta vasoconstrictora durante los cambios posturales de la cabeza (68).

En el narval *Monodon monoceros*, utilizando procedimientos de histofluorescencia y microscopía

electrónica, se observó que las arterias de la rete están pobremente inervadas con fibras adrenérgicas; solo la parte caudal de la rete espinal tienen abundante inervación adrenérgica. Esto sugiere que la rete mirabile de los cetáceos probablemente no está bajo control nervioso simpático (47).

En las arterias de rete de cabra, cuando se mide el contenido de noradrenalina como indicador indirecto de la densidad de inervación simpática, se ha encontrado que este contenido en las arterias de rete es aproximadamente solo el 13% del contenido en las arterias cerebrales de esta misma especie animal (3, 65).

La microscopía electrónica demostró la presencia de fibras adrenérgicas en arterias cerebrales y en arterias de rete de cabra, pero la densidad de inervación fue mucho menor en las arterias de rete que en las arterias cerebrales.

En resumen, los datos disponibles en la literatura permiten decir que en todos los mamíferos en los que se ha estudiado la rete carotídea, esta estructura presenta las siguientes características comunes:

Está formada por un plexo de arterias cortas anastomosadas libremente entre sí.

Aunque sus vías aferentes varían según las especies de animales, está situada entre las principales arterias que riegan el cerebro, proximal al Círculo de Willis.

Es intra y/o extracraneal y está dentro de un lago venoso, excepto en los cetáceos, que está rodeada de grasa.

Las arterias son de tamaño medio y su pared tiene una capa de músculo liso bien desarrollada, son pobres en tejido elástico y tienen, en general, pobre inervación simpática (de los conocidos, solo en el gato la rete tiene una considerable inervación simpática adrenérgica).

4.2. Función de la rete mirabile

Aunque no existe rete en los seres humanos, la función de la rete mirabile carotídea sigue siendo una cuestión intrigante. Dada su especial situación anatómica, su relación anatómica con la circulación cerebral y su presencia en un gran número de especies de animales, no es sorprendente que durante muchos años se haya tenido interés por conocer su función, la cual no es bien conocida aun. La mayoría de las hipótesis propuestas para explicar su función se basan en especulaciones y realmente son muy pocos los estudios que se han realizado con este fin.

A lo largo del tiempo se le han atribuido principalmente las siguientes funciones:

A) Siglo II: C. Galeno dice que la rete es donde se transforma el espíritu vital en espíritu animal (psíquico). Este aspecto se ha comentado anteriormente.

B) Siglos XVII-XVIII: se le atribuye la función de regular la presión y el flujo de sangre que llega al cerebro

C) Siglo XX: se le atribuye la función de actuar como intercambiador de temperatura, así como una función hemodinámica.

Galeno estudió la rete con verdadero entusiasmo y le asignó una función importantísima, pues creía que en la rete se refinaba la sangre y el espíritu vital se transformaba

en espíritu animal, el cual se transportaba desde el cerebro por los nervios, supuestamente huecos, a todos los músculos del cuerpo. Este espíritu animal causaba la distensión muscular y su ausencia causaba la contracción muscular. Este espíritu animal también servía para que el cerebro pudiera producir el razonamiento. Probablemente esta supuesta función contribuyó a que la idea de una rete en los seres humanos perdurara tanto tiempo porque de no haber rete en el hombre ¿dónde se realizaría esa función tan importante?. Con el tiempo, no solo desapareció la rete de la anatomía humana sino también desapareció la necesidad de una función de tal naturaleza.

En su estudio publicado en 1935, E. Ask-Upmak (2) llama la atención sobre la presencia de una rete en tan amplia variedad y número de especies de animales y también hace referencia a las posibles funciones de este plexo arterial.

Ask-Upmark comenta lo siguiente:

A) La rete, al estar presente en especies tan diferentes entre sí, llevaría a cabo funciones muy similares en todas las especies. No obstante, esta hipótesis no es fácil de aceptar porque entre estas especies las hay que tienen marcadas diferencias entre sí, tal como ocurre entre el delfín, el leopardo y el armadillo.

B) Basado en el aspecto morfológico, sugirió la existencia de una relación genética entre las especies que poseen rete. Es decir, que estas especies tendrían tendencia a desarrollar una rete y que estas especies tendrían tendencia a desarrollar un sistema cerebrovascular similar.

Estas dos hipótesis en principio se pueden descartar porque no hay datos que permitan apoyarlas. Los estudios sobre la morfología y desarrollo del sistema cerebrovascular en las diferentes especies son más bien escasos.

C) Dada su relación anatómica con las arterias que llevan la sangre al cerebro y su cercanía anatómica con este órgano y con la hipófisis, parece razonable que se haya propuesto la hipótesis de que este plexo arterial podría tener tres funciones principales:

- 1) Modificar la composición de la sangre.
- 2) Influir en la circulación de la sangre a través de reflejos.
- 3) Regular el aporte de sangre al cerebro.

Aparte de la proposición hecha por Ask-Upmark, recogiendo lo descrito en la literatura, al menos tres funciones pueden atribuirse hipotéticamente a la rete:

a) Regular el flujo y presión de la sangre que llega al cerebro. La rete está mejor desarrollada en animales que tienen un cuello relativamente largo y cuando mueven la cabeza, hacia arriba y hacia abajo, pueden variar su altura notablemente; en este caso la rete amortiguaría los cambios hidrodinámicos y, por tanto, la llegada de sangre al cerebro al desplazar la cabeza (30, 31). Esta función amortiguadora de la presión arterial parece que podría ocurrir también en los cetáceos, que obviamente no tienen el cuello largo (69). Esta hipótesis que propone que la rete tendría una función hemodinámica está apoyada por

observaciones experimentales en animales terrestres (artiodáctilos) (70, 71).

b) Transferir sustancias de la sangre venosa que viene de la mucosa nasal a la sangre arterial de la rete (72). En artiodáctilos primitivos que dependen en gran parte de la información olfatoria, la transferencia de sustancias de la sangre venosa que procede la mucosa nasal hacia la sangre de la rete para llegar después al cerebro sería de importancia para el comportamiento de estos animales.

c) Los animales que tienen rete (p.e., los artiodáctilos) tendrían ventaja frente a los animales que no la tienen (p.e., los perosidáctilos) porque la rete, al participar en la regulación térmica del cerebro estarían en mejores condiciones de resistir las situaciones en que aumente la temperatura corporal por diferentes motivos (73, 74).

En las marsopas, como en otros cetáceos, la rete torácica y espinal está rodeada de grasa. El nitrógeno es unas 6 veces más soluble en grasa que en el agua. Los autores del estudio realizado en esta especie animal sugieren que el nitrógeno en sangre pasa a la grasa por difusión cuando la sangre pasa por la rete. Esto evitaría que se formen burbujas de nitrógeno y pasen al cerebro cuando los animales ascienden a la superficie desde las profundidades del agua (75).

Como ya se ha comentado anteriormente, el narval y el delfín beluga son dos especies que tienen rete, pero entre estas dos especies existen dos diferencias principales relacionadas con este plexo vascular: tanto la cantidad de rete originada en las arterias intercostales como el tamaño de la rete torácica son más grandes en el narval que en el delfín. Curiosamente ocurre algo parecido con los valores del hematocrito y hemoglobina, que también son más elevados en el narval. Estas diferencias sugieren que el narval estaría dotado de una mayor capacidad para hacer inmersiones acuáticas más profundas y más duraderas que el delfín (47).

Funciones más aceptadas actualmente:

4.2.1. Intercambiador de calor

La temperatura corporal es un elemento esencial para el mantenimiento del medio interno de las células de los diferentes tejidos, por lo que la regulación térmica del organismo es una función crucial. Asimismo, se acepta la presencia de mecanismos que enfrían selectivamente el

cerebro de los animales (74, 75) así como el enfriamiento selectivo del cerebro humano durante la hipertermia (76)

En 1966, C. R. Taylor descubrió que cuando las cabras presentan hipertermia, la temperatura del cerebro aumenta menos que la temperatura del resto del cuerpo; a esto se le llamó “enfriamiento selectivo del cerebro” y esta peculiaridad se identificó también en muchos otros miembros de los artiodáctilos. De forma intuitiva se pensó que este fenómeno protegería al cerebro del daño térmico (87). Sin embargo, esto choca con la organización general de los mecanismos termorreguladores de los mamíferos (78).

En la década de los 1970, M. A. Baker realizó una serie de estudios encaminados a dilucidar si la rete actúa o no como intercambiador de temperatura para enfriar la sangre arterial que llega al cerebro. De sus estudios, la autora sugirió que la rete actúa como un intercambiador de temperatura entre la sangre arterial que entra y circula por su interior y la sangre venosa que sale y la baña, evitando así el calentamiento del cerebro en los días calurosos y particularmente en situaciones en que aumenta la temperatura corporal (p.e., durante una carrera). A modo de ejemplo, se ha dicho que la presencia de rete en el perro le permite alcanzar a la liebre que no tiene rete; al primero no se le calienta el cerebro y puede seguir corriendo mientras que a la segunda si se le calienta el cerebro y tiene que detenerse; el cerebro es muy sensible al calentamiento. Esta función de la rete también explica, probablemente, la tolerancia del cerebro a las altas temperaturas ambientales en carnívoros y ungulados que tienen rete. (74, 77-79).

En la Figura 24, mostrada a continuación, se trata de indicar, esquemáticamente, que la rete y el seno cavernoso actúan como un intercambiador de temperatura al circular la sangre en sentido opuesto (contracorriente); así, se transfiere calor de la sangre arterial de la rete que va a entrar al cerebro, y está más caliente, a la sangre venosa del seno cavernoso, el cual recoge sangre fría que procede de las vías respiratorias altas. Este enfriamiento de la sangre de las vías respiratorias altas se produce bien porque el aire que entra por las fosas nasales está frío o bien porque ese aire se enfría durante el jadeo.

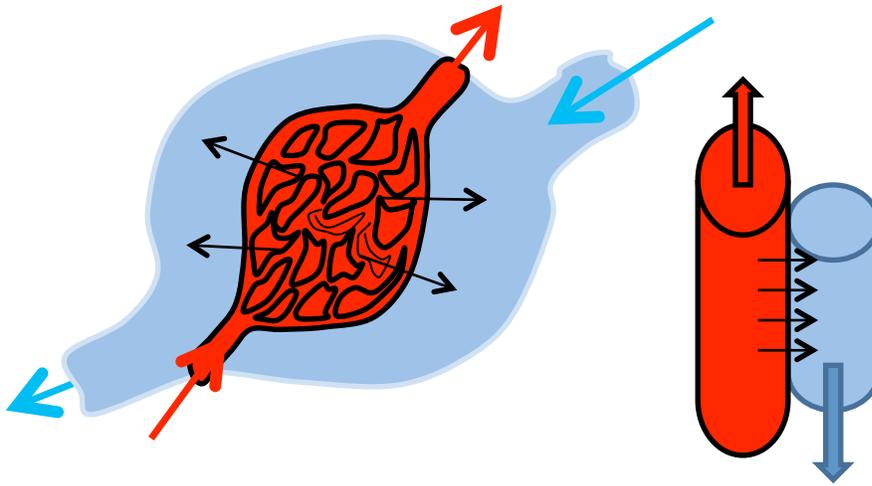


Figura 24. Esquemas mostrando el sistema vascular contracorriente entre la sangre arterial y la sangre venosa, que permite la transferencia térmica de la sangre arterial a la venosa. En la izquierda se muestra lo que ocurriría entre la sangre de la rete que pasa al cerebro y la sangre del seno cavernoso que sale del cráneo.

En una de sus publicaciones, G. Mitchell y A. Lust (73) comentan el interesante hecho de la evolución que han seguido dos especies de animales tales como los Artiodáctilos y los Perisodáctilos. Parece ser que desde el Eoceno se ha incrementado la diversidad de los Artiodáctilos, mientras que la de los Perisodáctilos ha disminuido. Se han dado dos razones principales para explicar esta diferente evolución: la especialización del tubo digestivo y la mejor adaptación a la locomoción. En los Artiodáctilos, la capacidad del tubo digestivo para la rumia ha facilitado la fermentación de los alimentos y ha actuado como reservorio de agua y de energía en ambientes calurosos, permitiéndoles pastar a largas distancias de las reservas de agua; esta especialización del tubo digestivo no ha ocurrido en los Perisodáctilos, por lo que estos animales no deben alejarse mucho de las fuentes de agua. Desde el Eoceno y Mioceno, el número de especies dentro de los Artiodáctilos ha crecido y el de los Perisodáctilos ha disminuido. Esta diferencia en la evolución del número de especies entre los Artiodáctilos y los Perisodáctilos también se ha atribuido a otros factores, como por ejemplo la interacción competitiva entre ambas especies, y a la adaptación y supervivencia a los cambios y adversidades térmicas (73). En esta capacidad de adaptación a la temperatura ambiental parece intervenir la presencia de la rete.

Como se ha indicado en varias ocasiones en este texto, los Artiodáctilos tienen rete carotídea y los Perisodáctilos no la tienen. G. Mitchell y A. Lust (73) sugieren que la presencia de una rete carotídea en los Artiodáctilos también ha desempeñado un relevante papel en la diferente evolución de ambas especies de animales. A los Artiodáctilos, la rete les conferiría la capacidad para regular la temperatura del cerebro de forma independiente de la del resto del cuerpo. En los Perisodáctilos, que no tienen rete, la temperatura del cerebro y la del resto del cuerpo cambian de forma paralela y la termorregulación requiere abundante alimentación y agua para calentar o

enfriar el cuerpo. En consecuencia, los Perisodáctilos ocupan hábitats de pocos cambios estacionales y con abundante disposición de alimentos y de agua, tal como los bosques tropicales. Por el contrario, la flexibilidad adaptativa térmica de los Artiodáctilos, que sí tienen rete, les permitiría la invasión de nuevas zonas que van desde el Círculo Ártico a las sabanas tropicales (73).

Las gacelas viven en las sabanas de África y están expuestas a altas temperaturas y a la depredación de los grandes felinos, por lo que con frecuencia desarrollan elevadas temperaturas y les es difícil eliminar el calor de su cuerpo. El cerebro es muy sensible a las altas temperaturas y para evitar su daño, estos Artiodáctilos han desarrollado un mecanismo de contracorriente que eliminaría calor de la sangre antes de que esta llegue al cerebro. Este mecanismo protector térmico del cerebro lo realizaría la rete carotídea, la cual intercambiaría calor entre la sangre arterial de la rete (sangre caliente) y la sangre venosa que procede de las fosas nasales (sangre fría). De esta manera la sangre arterial que llega al cerebro estaría menos caliente. Durante una carrera, la temperatura corporal de una gacela es 2,7°C superior a la del cerebro. Esta diferencia no tiene lugar en los felinos, por lo que durante una carrera en un día caluroso a estos se les calienta mucho el cerebro y no pueden seguir corriendo tras la gacela. El mantener el cerebro fresco gracias a la rete, dota a las gacelas de un medio de adaptación y de supervivencia (73).

En 1998, Claus Jessen publicó un estudio en el que demuestra que los Artiodáctilos utilizan un sistema de enfriamiento selectivo para el cerebro durante la hipertermia experimental. Sin embargo, observó que en los animales en estado libre este sistema específico funciona cuando la temperatura es baja pero no funciona cuando la temperatura está cerca de 42°C. Curiosamente, el principal efecto de este sistema específico es ajustar la actividad de los mecanismo de pérdida de calor a la situación de estrés producida por el calor en sentido general, más que a la

protección del propio cerebro frente al daño térmico (80).

Un hecho importante de este sistema específico es que el intercambio térmico en la rete podría no ser obligatorio en todo momento. La sangre fresca de las fosas nasales drena fundamentalmente por dos rutas (80) (Figura 25) : a) una, por la vena angularis oculi y si sigue esta ruta llega sangre fresca al seno cavernoso, se enfría la sangre arterial de la rete y el sistema específico de enfriamiento cerebral entra en funcionamiento; y b) la otra ruta, por la vena facial, que va a la yugular interna y no pasa por el seno cavernoso, por lo que no enfría la sangre arterial de la rete ni el cerebro. Que pase por una u otra vena dependerá de la actividad de las fibras simpáticas que inervan el esfínter situado en las venas antes de dividirse en vena facial y

vena angularis oculi. Cuando aumenta la actividad simpática se inhibe el enfriamiento cerebral y aumenta la eliminación de calor. ¿Cómo se regula esta actividad simpática? Parece ser que depende de la temperatura que alcance el cerebro: si aumentan la temperatura cerebral y corporal a la vez, se produce jadeo pero no se activa el sistema específico de enfriamiento cerebral, pero si aumenta la temperatura cerebral y se mantiene baja la corporal, entonces se activa este sistema específico y no hay jadeo. Por tanto, en el rango de hipertermia parece ser que el cerebro tiene la capacidad de regular su propia temperatura de forma separada del resto del cuerpo (80).

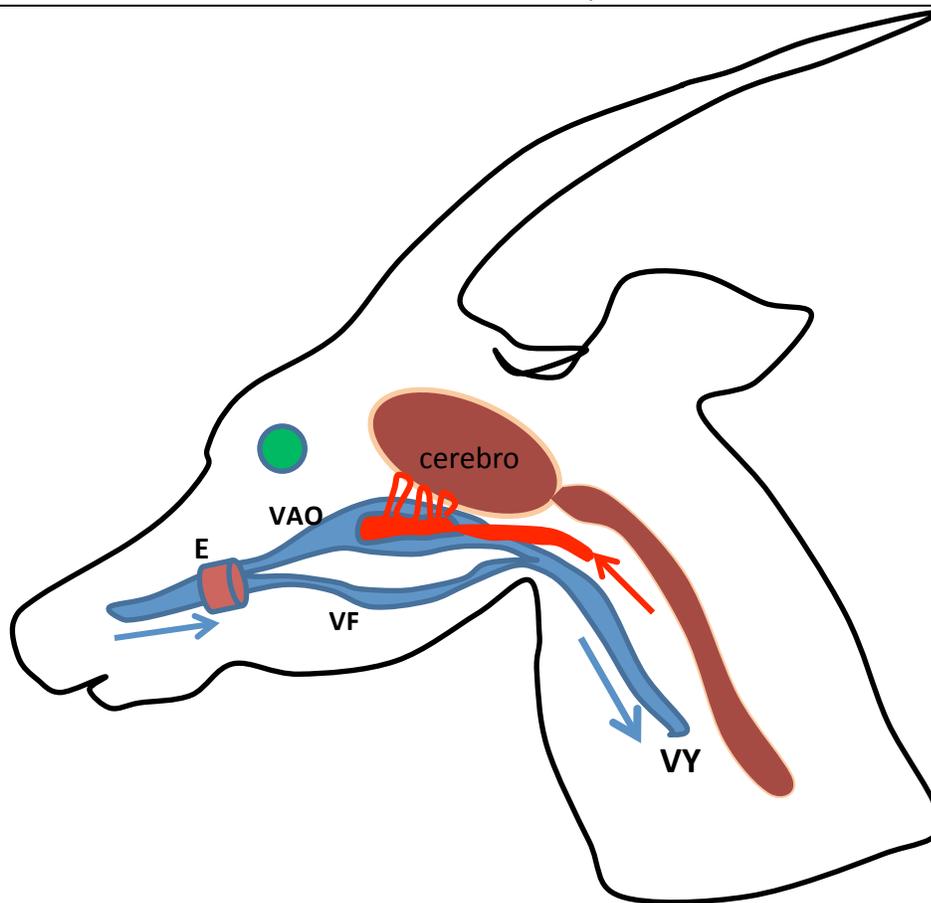


Figura 25. Representación esquemática del aporte sanguíneo al cerebro a través de la rete en los Artiodáctilos (80).

VAO=vena angularis oculi; VF=vena facial; VY=vena yugular interna; E=esfínter venoso.

4.2.2. Facilitador del drenaje venoso intracraneal

En 1961, Barnett y Marsden realizaron experimentos en ovejas y con los resultados obtenidos estos autores sugieren que la rete podría contribuir a facilitar el retorno venoso desde el interior del cráneo mediante pulsaciones rítmicas transmitidas desde sus arterias a la sangre del seno cavernoso (81).

La jirafa es un animal espectacular y desde la antigüedad ha llamado la atención, sobre todo por tener un cuello tan largo; este animal parece como una anomalía de la naturaleza. Una jirafa adulta suele medir 4.5-5.5 m de

altura y el corazón está a mitad de camino entre las pezuñas y la cabeza (Figura 26). Su corazón tiene que generar una presión muy alta para hacer llegar la sangre al cerebro; a nivel del corazón la presión arterial sistólica es de 200-300 mm Hg y la diastólica es de 100-170 mm Hg. Las paredes de las arterias y las de los ventrículos del corazón son relativamente muy gruesas. Esta especie animal también tiene rete carotídea y se ha especulado que podría intervenir en la regulación de la presión arterial que llega al cerebro (82).

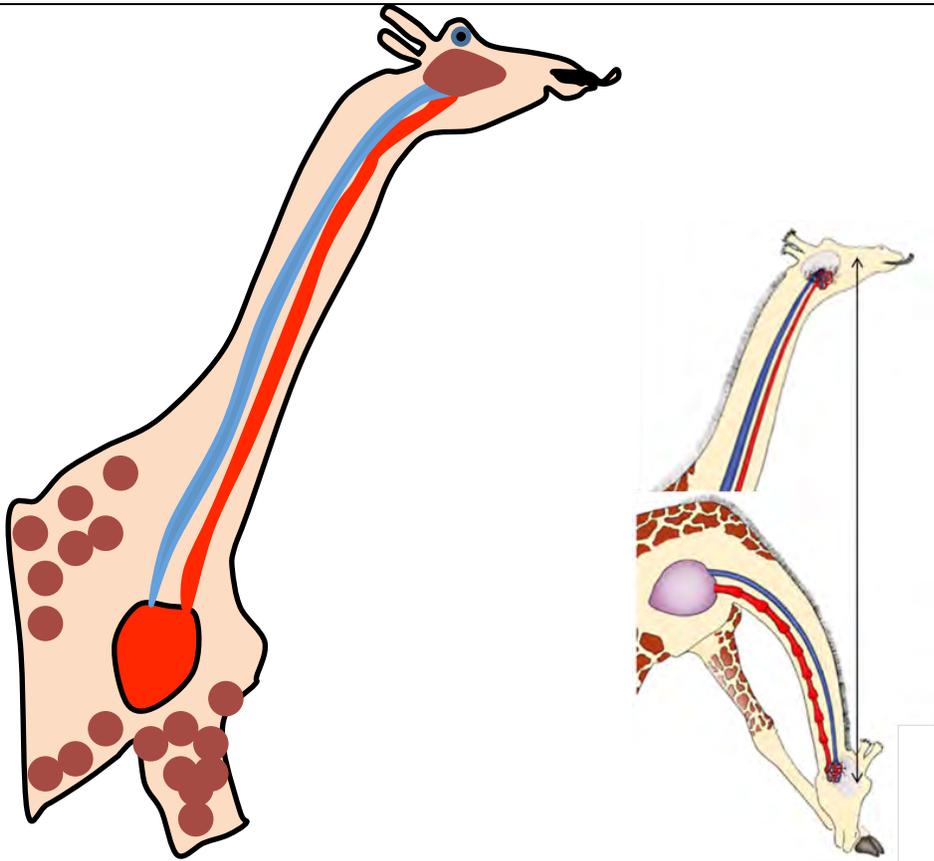


Figura 26. Izquierda: Esquema mostrando la longitud del cuello de la jirafa, dando idea de la fuerza que debe generar el corazón para hacer llegar la sangre arterial al cerebro cuando el animal tiene la cabeza levantada. Derecha: Esquema mostrando la distancia que puede variar la posición de la cabeza cuando la tiene levantada o bajada. Cuando baja la cabeza, debe disponer de mecanismos que faciliten el drenaje de la sangre intracraneal.

Las especies de animales que tiene el cuello largo, como la jirafa, cuando bajan la cabeza tendrían dificultades para drenar la sangre venosa del interior del cráneo, porque tiene que vencer el efecto hidrostático de toda la sangre que se aloja en las venas yugulares. Esta situación puede ser especialmente comprometida en la jirafa cuando baja su cabeza para beber agua (**Figura 26**): en esta especie, al tener un cuello largo, sus venas yugulares son también largas y alojan un gran volumen de sangre (puede alcanzar unos 11 litros). Estas características anatómicas dificultan el drenaje venoso de la cavidad craneal. En esta especie, el pulso de las arterias de la rete empujaría la sangre del seno cavernoso, facilitando así la salida de la sangre intracraneal y empujaría la sangre de las venas yugulares hacia el corazón (**83**). Esta idea concuerda con la propuesta hecha anteriormente por Barnett y Marsden (**81**).

4.2.3. Función bioquímica o metabólica

La rete está muy cerca de la hipófisis y en algunas especies, incluso la rodea. Debido a esta cercanía la sangre que pasa por la rete podría recibir, entre otras, sustancias liberadas por la hipófisis, especialmente de su lóbulo posterior. Estas hormonas, al pasar a la sangre de la rete, llegarían al cerebro donde ejercerían sus efectos (**72**).

La rete también podría actuar como almacén de sangre

oxigenada o de glucosa, lo cual permitiría a los animales acuáticos (p. e., cetáceos) llevar a cabo inmersiones profundas y duraderas, pues en esas circunstancias podrían utilizar el O₂ almacenado en la sangre de la rete. En estos animales existe una rete tóraco-espinal muy desarrollada y es relativamente muy grande, como ya se ha indicado anteriormente (**69**).

4.2.4. Función hemodinámica

Esta es la hipótesis más difundida y ya fue sugerida en los siglos XVII-XVIII por el inglés T. Willis y el holandés S. Blankaart. Estos autores propusieron que, dada su situación anatómica, la rete podría intervenir en la regulación de la presión y del flujo sanguíneo que llega al cerebro.

En 1953, P. M. Daniel et al. (**53**), de sus estudios anatómicos en varias especies de animales, sugieren que dada su situación anatómica la rete debe tener un significado hemodinámico en relación con la circulación cerebral. Y, a juicio de estos autores, esto debe tenerse en cuenta cuando se aborda el estudio de la regulación de la circulación cerebral en animales que tengan esta estructura vascular. Las hipótesis planteadas por estos autores son meramente especulativas y realmente no llegaron, en este aspecto, mucho más lejos que T. Willis y S. Blankaart.

En 1963, Baldwin y Bell realizaron estudios

hemodinámicos en la oveja y en la ternera (83), y concluyen principalmente lo siguiente:

- a) El flujo sanguíneo es mayor en las carótidas que en las arterias vertebrales, y el flujo de las arterias vertebrales es mayor en la ternera que en la oveja.
- b) En las dos especies, la oclusión de una carótida común produce un aumento inmediato en la otra carótida común y en las arterias vertebrales, sin cambiar la presión arterial sistémica.
- c) En las dos especies, la oclusión de una arteria vertebral produce un aumento inmediato del flujo en la otra arteria vertebral pero no cambia el flujo en las carótidas.

d) Se sugiere que la circulación cerebral depende de cambios físicos, principalmente de cambios en los gradientes de presión arterial.

En 1968, Nagel et al. llevaron a cabo estudios en el delfín (*Tursiops truncatus*), especie dotada de una rete intracraneal y una extensa rete cervico-torácica situada entre el sistema arterial sistémico y las arterias cerebrales (Figura 27). En estos estudios los autores realizaron mediciones de la presión arterial y revelan que la presión arterial en la rete es relativamente no-pulsátil. A partir de estos datos, sugieren que esta estructura debe tener un efecto amortiguador de la presión de la sangre que llega al cerebro. De esta manera, las arterias cerebrales estarían protegidas en situaciones en que se produzca un aumento excesivo de la presión arterial sistémica (69).

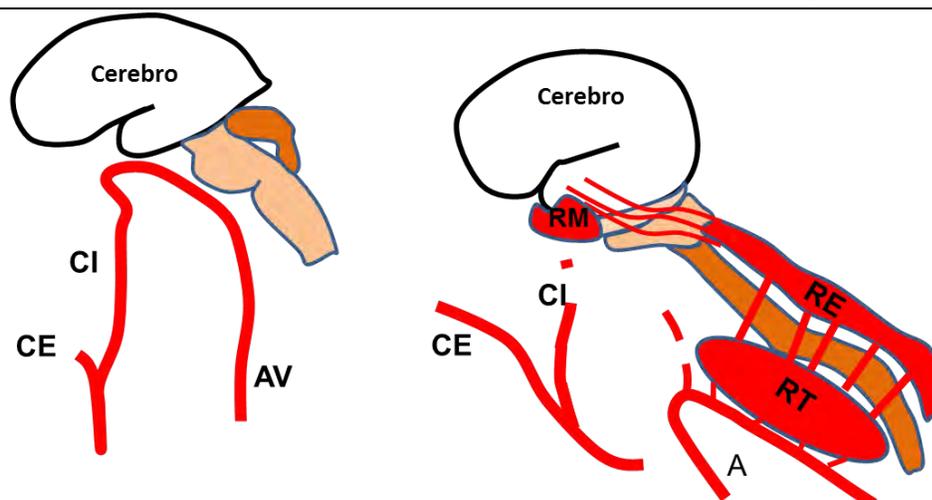


Figura 27. Fotografía de un delfín (Izquierda) y esquemas del aporte arterial al cerebro humano (Centro) y al cerebro del delfín (Derecha) (basada en la Ref. 69).

RM=rete mirabile carotídea; RE=rete espinal; RT=rete torácica.

Es destacable el hecho de que entre la rete del narval y la del delfín beluga hay dos notables diferencias: 1) la cantidad de rete originada en las arterias intercostales, y 2) el tamaño de la rete torácica. Ambos aspectos están más desarrollados en el narval que el delfín, al igual que ocurre, curiosamente, con los valores del hematocrito y hemoglobina que también son más elevados en el narval. Esto sugiere que la rete está ligada a la capacidad de los animales para hacer inmersiones acuáticas, las cuales parecen estar más desarrolladas en el narval que en el delfín (47).

Probablemente el estudio hemodinámico más detallado sobre la rete, con mediciones de varios parámetros funcionales, lo haya realizado S. Lluch y sus colaboradores a finales del pasado siglo XX. Estos investigadores, en la década de los años 1980, llevaron a cabo varios estudios en la rete de cabra, vaca y cerdo. Estos resultados se resumen a continuación.

Salvador Lluch López (1936-), médico y fisiólogo español (84). Nació y estudió Medicina en Valencia (España). Durante su estancia en USA colaboró al desarrollo de un modelo experimental para medir el flujo sanguíneo cerebral en animales sin anestesiarse.

A su regreso a España en 1972, fue Profesor de Fisiología en la Facultad de Medicina, UAM, y en 1986 se trasladó a la Facultad de Medicina de Valencia, donde es actualmente Profesor Emérito. Probablemente es la persona que más ha contribuido a la investigación cardiovascular en España por su trabajo y por la formación de investigadores en este campo.

Este grupo de investigadores llevaban varios años estudiando la regulación de la circulación cerebral, en particular la función de la inervación simpática de los vasos cerebrales en esta regulación. Estos estudios los realizaban en un modelo experimental en la cabra despierta, especie que tiene una rete mirabile carotídea bien desarrollada. Cuando trataban de publicar sus observaciones y presentaban sus estudios en los diferentes congresos, era muy frecuente que otros investigadores pusieran objeciones a los resultados porque estos iban en contra de la opinión dominante sobre el papel de la inervación simpática en la regulación de la circulación cerebral. S. Lluch y colaboradores veían que la inervación simpática juega un papel activo en la regulación de la circulación cerebral en condiciones normales, mientras que la mayoría de los investigadores veían que este papel era

muy pobre o nulo. Las objeciones que ponían otros investigadores probablemente encontraban apoyo en una recomendación aparecida en una publicación de 1953 hecha por P. M. Daniel y colaboradores (53). Estos investigadores indican que la rete debe tenerse en cuenta cuando se aborda el estudio de la regulación de la circulación cerebral en animales que tengan esta peculiar estructura vascular.

Ante esta situación, S. Lluch y colaboradores decidieron estudiar la función hemodinámica de la rete, primero en la cabra y después en la vaca y cerdo; estas dos últimas especies también tienen una rete mirabile carotídea bien desarrollada como en el caso de la cabra.

La cabra, vaca y cerdo pertenecen al orden de los Artiodáctilos y en ellas la rete carotídea es intracraneal y está situada entre la carótida externa y el polígono de Willis, dentro del seno cavernoso, a ambos lados de la hipófisis. La rete se forma a partir de dos ramas (arteria anastomótica y ramo anatómico) de la arteria maxilar interna (rama de la carótida externa), de las cuales se forma una profusa red de arterias de corta longitud que se

anastomosan libremente entre sí, y después se reúnen para formar un vestigio de la carótida interna que es totalmente intracraneal; esta arteria con la del lado opuesto forma el Círculo de Willis como se ha dicho anteriormente. Los estudios morfológicos de las arterias de rete de estas especies aparecen resumidos en páginas anteriores.

Estudios funcionales (S. Lluch y col.)

Estudios in vitro:

Utilizando segmentos de arterias aisladas (diámetro externo=150-600 μm ; longitud=2 mm) se observó que las arterias de rete tienen una capacidad para distenderse pasivamente similar a la de las arterias piales de diámetro externo comparable. Sin embargo, ambos tipos de arterias diferían en su capacidad para contraerse activamente: las arterias de rete mostraron una capacidad contráctil menor (aproximadamente un 40%) que las arterias cerebrales (3, 85). (Figura 28).

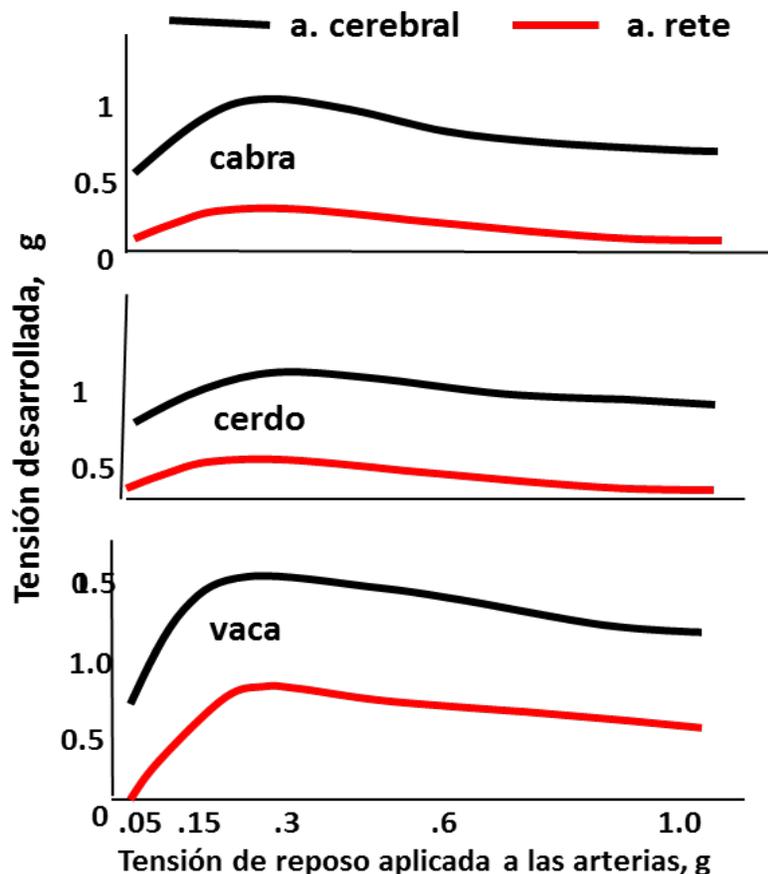


Figura 28. Capacidad de contracción de las arterias de rete y de las arterias cerebrales de cabra, cerdo y de vaca, cuando se aumenta la tensión pasiva de la pared (también aumenta el radio vascular) y se activan con KCl (Adaptada de la referencia 3). Se puede observar que la capacidad contráctil de las arterias de rete es claramente menor que la de las arterias cerebrales (piales).

Asimismo, la capacidad de respuesta frente a estímulos nerviosos, adrenérgicos, serotoninérgicos e histaminérgicos también era mucho menor en las arterias

de rete que en las arterias piales (3, 65, 66) (Figura 29). Esta pobreza en la respuesta contráctil de las arterias de rete contrasta con la notable presencia de una capa media

(muscular) bien desarrollada en este tipo de arterias y está en consonancia con la pobre densidad de inervación

adrenérgica observada en los estudios morfológicos.

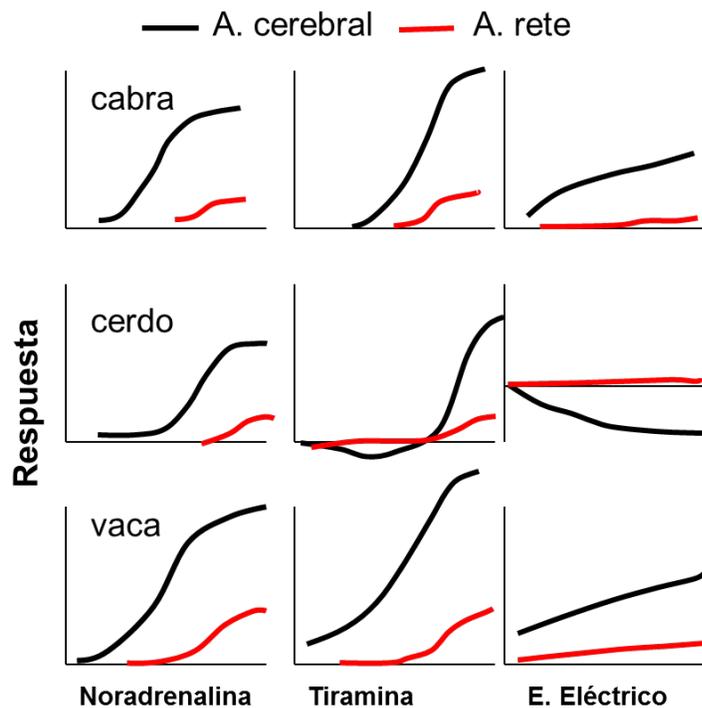


Figura 29. Resumen de los efectos de la noradrenalina, tiramina y estímulo eléctrico de campo en las arterias cerebrales y arterias de rete de cabra, cerdo y vaca (Adaptada de la referencia 66). Se puede observar que la respuesta in vitro de las arterias de rete a la estimulación adrenérgica es mucho menor que la de las arterias cerebrales (piales).

Estos datos sugieren que la rete mirabile de los artiodáctilos, al estar formada por arterias con muy poca capacidad contráctil, debe tener muy poco significado funcional en el control activo del aporte de sangre al cerebro, especialmente en las situaciones en las que se produzca activación nerviosa/adrenérgica. Es decir, que tiene poca capacidad para cambiar activamente la resistencia al paso de sangre, lo cual se confirmaría

posteriormente en los estudios realizados en la cabra anestesiada.

Estudios in vivo:

Estos experimentos se llevaron a cabo en cabras anestesiadas, cuya preparación experimental se muestra en el esquema de la **Figura 30**.

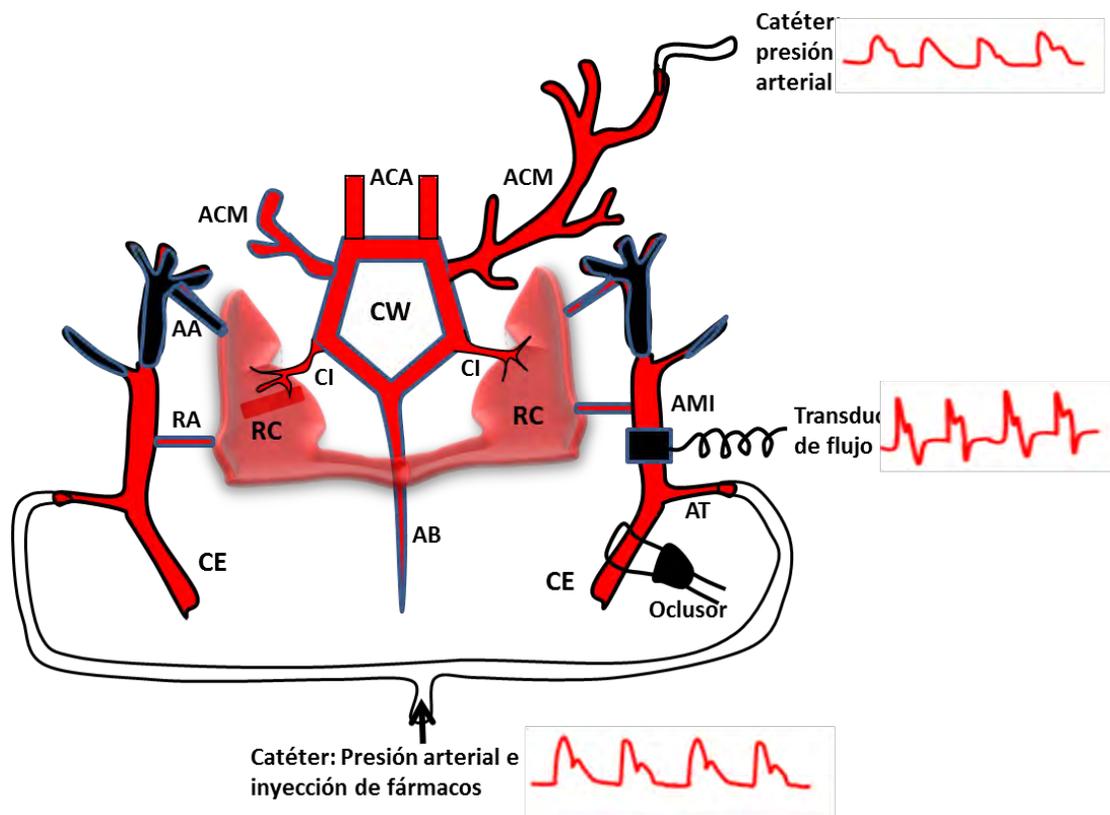


Figura 30. Representación esquemática del preparado experimental utilizado en la cabra anestesiada. A la derecha, se muestran registros de la presión en una rama de la arteria cerebral media (MCA) (arriba), del flujo en la arteria maxilar interna (IMA) (medio) y de la presión en la arteria carótida externa (ECA) (abajo) (Adaptada de la referencia 71).

IAM=arteria maxilar interna; ICA=arteria carótida interna; ECA=arteria carótida externa; TA=arteria temporal; MCA=arteria cerebral media.

En cabras anestesiadas se midió la presión en la arteria maxilar interna (proximal a la rete) y en la arteria cerebral media (distal a la rete) y se produjo hipertensión arterial mediante constricción de la aorta torácica e hipotensión arterial mediante constricción de la vena cava inferior (71). Durante la hipertensión, la resistencia a través de la rete disminuye y durante la hipotensión aumenta; los cambios de la resistencia en las arterias cerebrales fueron en sentido

opuesto a los observados en la rete (Figura 31). Esto sugiere que la rete, al disminuir pasivamente su resistencia, actuaría como un sistema facilitador del paso de sangre en situaciones en que los vasos cerebrales se contraen. Por el contrario, al incrementar su resistencia al paso de sangre durante la hipotensión, la rete limitaría el paso de sangre cuando los vasos cerebrales se dilatan.

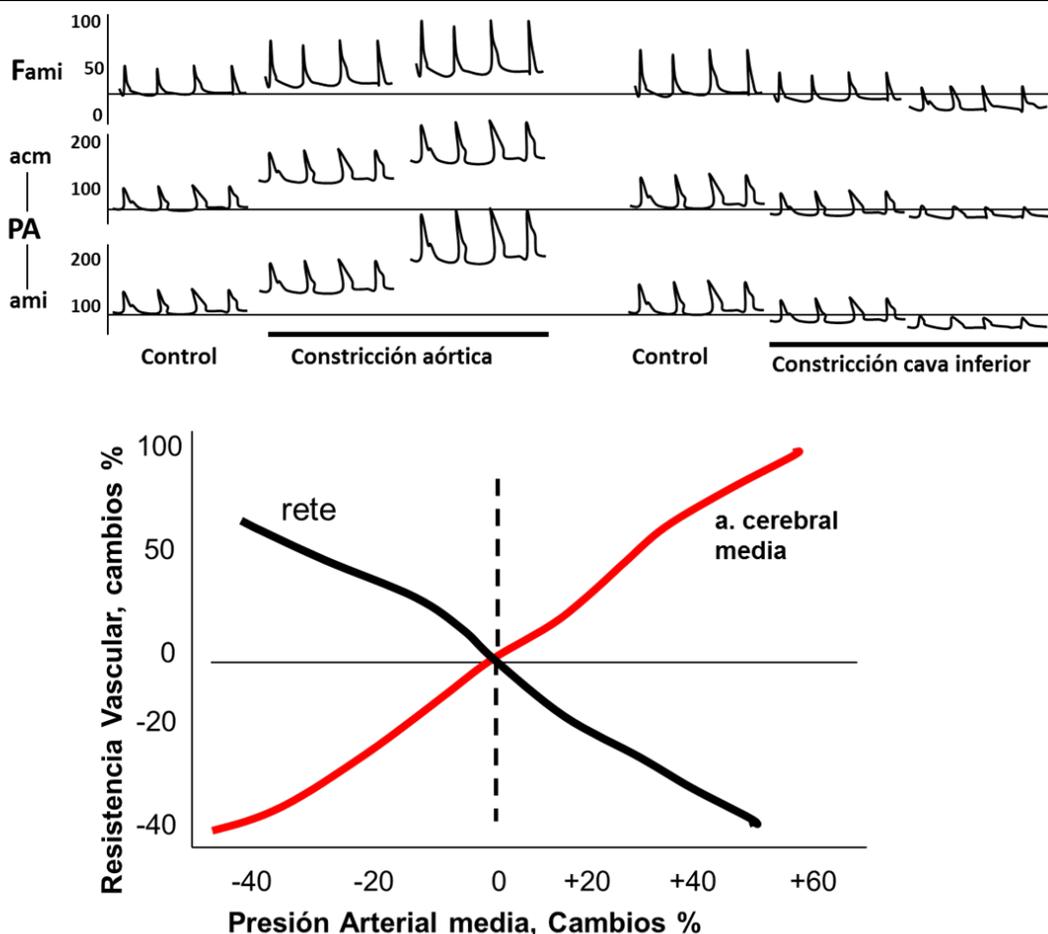


Figura 31. Arriba: registros de la presión en la arteria maxilar interna (**ami**, arteria sistémica) y en la arteria cerebral media (**acm**), así como del flujo en la arteria maxilar interna (**ami**), del mismo lado, durante la hipertensión arterial inducida mediante constricción de la aorta torácica, y durante la hipotensión arterial inducida mediante constricción de la vena cava inferior (adaptada de la que aparece en la referencia 71). Abajo. Resumen de los cambios de la resistencia vascular (RV) a través de la rete y a través de la arteria cerebral media durante la hipertensión arterial inducida mediante constricción de la aorta torácica y durante la hipotensión arterial inducida mediante constricción de la vena cava inferior (adaptada de la que aparece en la referencia 71).

En otro grupo de cabras anestesiadas, se observó que en condiciones control, la presión en la arterial cerebral media (distal a la rete) es un 18 % menor que en la arteria maxilar interna (proximal a la rete) (70). El gradiente de presión a través de la rete no cambia cuando la presión arterial sistémica aumenta (mediante inyección i.v. de noradrenalina) o cuando disminuye (mediante inyección i.v. de isoproterenol) (Figura 32). La hipercapnia o la inyección de isoproterenol o de acetilcolina en la arteria maxilar interna aumenta el flujo sanguíneo y disminuye la

presión en la arteria cerebral media, mientras que la inyección de noradrenalina disminuye el flujo sanguíneo y aumenta la presión en la arteria cerebral media (Figura 33). En estos casos, el gradiente de presión a través de la rete no cambiaba. Por tanto, la respuesta activa de la rete a estas sustancias es muy pequeña y se sugiere que la rete podría tener una función amortiguadora frente a los cambios del flujo sanguíneo al mantener la resistencia al flujo sanguíneo cuando cambia el calibre de los vasos sanguíneos cerebrales (70).

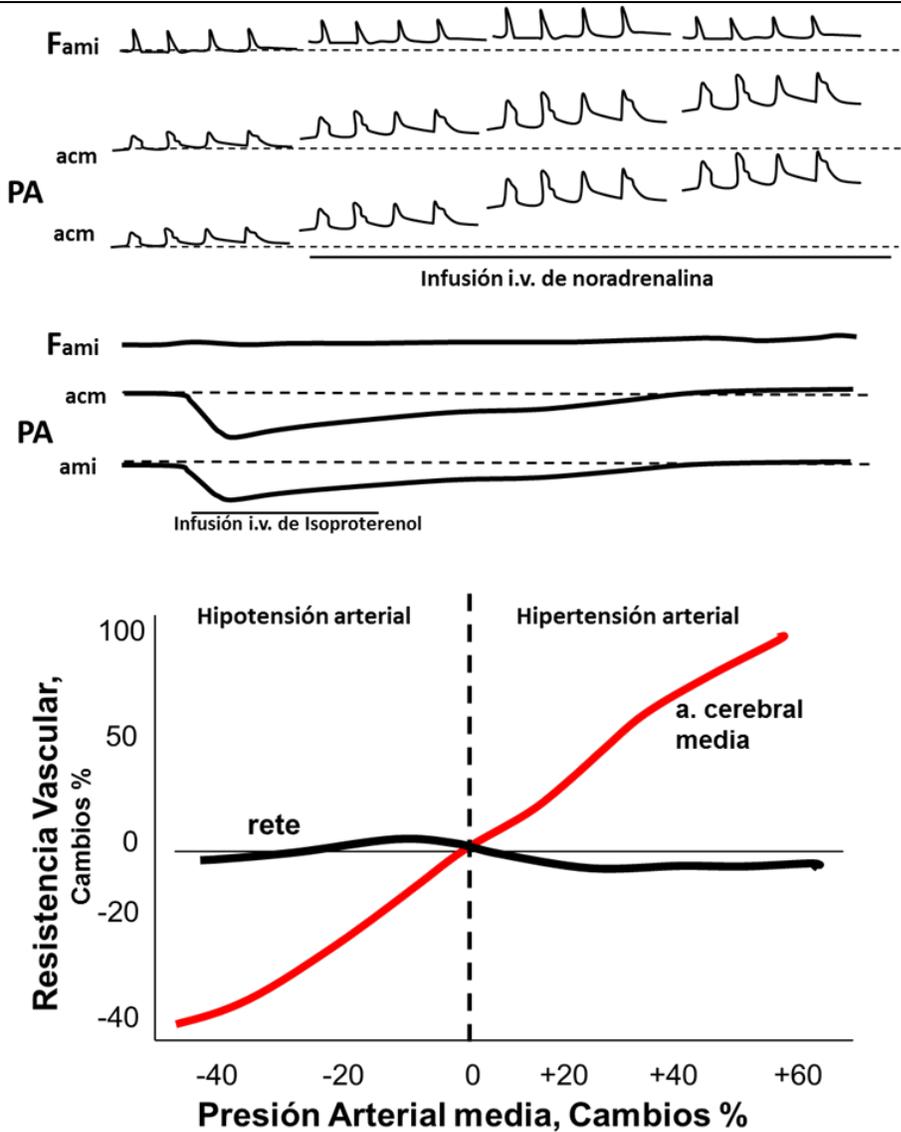


Figura 32. Arriba: registros de la presión en la arteria maxilar interna (**ami**, arteria sistémica) y en la arteria cerebral media (**acm**), así como del flujo en la arteria maxilar interna (**ami**), del mismo lado, durante la hipertensión arterial inducida mediante infusión i.v. de noradrenalina, y durante la hipotensión arterial inducida mediante infusión i.v. de isoproterenol (Adaptada de la que aparece en la referencia 70). Abajo: Resumen de los cambios en la resistencia vascular a través de la rete y de la arteria cerebral media durante la hipertensión arterial inducida con noradrenalina i.v. (parte derecha) y durante la hipotensión arterial inducida con isoproterenol i.v. (parte izquierda) (adaptada de la referencia 70).

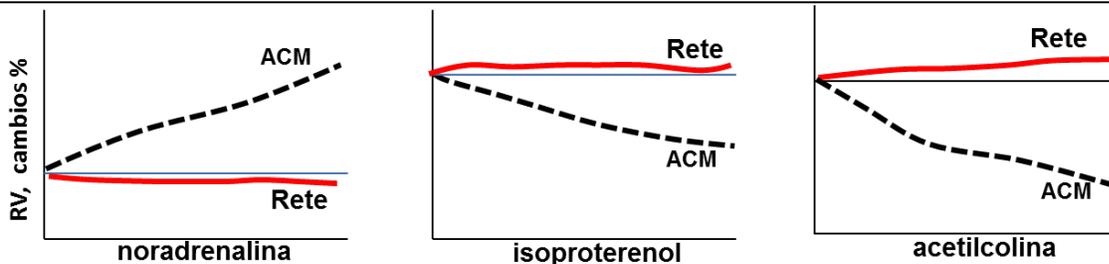


Figura 33. Resumen de los cambios en la resistencia vascular (RV) a través de la rete y de la arteria cerebral media (ACM) durante la inyección en la arteria maxilar interna de noradrenalina, isoproterenol o acetilcolina en la cabra anestesiada (Adaptadas de la referencia 70).

Estos estudios sugieren que las arterias de la rete mirabile carotídea tienen poca capacidad activa para

regular el aporte de sangre al cerebro y, por otro lado, también sugieren que la rete podría desempeñar un papel fundamentalmente pasivo para amortiguar los cambios de la presión arterial sistémica. De esta manera, la rete protegería a los vasos cerebrales de los cambios excesivos de la presión arterial, lo cual puede ser de importancia ya que los vasos cerebrales son relativamente frágiles.

Con estos estudios, además de contribuir a conocer la función hemodinámica de esta curiosa estructura vascular, también se daba respuesta a aquellos autores que creían que era la rete la responsable de los efectos vasculares que veíamos en nuestro laboratorio cuando aplicábamos diversos tipos de estímulos en nuestro laboratorio y que nosotros atribuíamos a los cambios en los vasos cerebrales y no en la rete. Es decir, que los efectos que veíamos en aquellos estudios en el animal despierto eran debidos principalmente a los cambios que se producían en la resistencia vascular cerebral y no en la resistencia a través de la rete, como S. Lluch y col. defendían.

5. RESUMEN Y CONCLUSIONES

Los datos de la literatura permiten sugerir que la rete mirabile carotídea:

1. Está presente en numerosas especies de animales, pero no en los seres humanos.
2. Está situada dentro y/o fuera del cráneo, en el interior de un lago venoso, excepto en los cetáceos que está rodeada de grasa.
3. Esta formada por un plexo de arterias de corta longitud, anastomosadas libremente entre sí, y está situada entre las principales arterias que llevan sangre al cerebro, proximal al Círculo de Willis.
4. Las arterias son de tamaño medio, son musculosas, tienen poca capacidad contráctil. y en la mayoría de los casos están pobremente inervadas.
5. Parece intervenir en la regulación de la temperatura del cerebro contribuyendo a evitar el calentamiento excesivo de este órgano en situaciones de hipertermia exógena o endógena.

Parece participar en la regulación de la presión y del flujo sanguíneo arterial cerebral, produciendo cambios, fundamentalmente pasivos, en la resistencia vascular, evitando así modificaciones hemodinámicas bruscas y exageradas en los vasos sanguíneos cerebrales.

6. REFERENCIAS

1. Forester JM. The Marvelous Network and the History of Enquiry into Its Function. *J of the History of Medicine and Allied Sciences* 2002; 57 (2): 198-221.
2. Ask-Upmark E. The Carotid Sinus and the Cerebral Circulation. *Acta Psychiatr Neurol Scand Suppl.* 1935; 6: 1-374.
3. García Villalón AL. La rete mirabile de los artiodáctilos: estudio morfológico y funcional, Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, 1985.
4. McFarland WL, Jacobs MS, Morgane PJ. Blood supply to the brain of the dolphin, *Tursiops truncatus*, with comparative observations on special aspects of the cerebrovascular supply of other vertebrates,

- Neuroscience and Biobehavioral Reviews 1979; Vol 3, Suppl 1.
5. Diéguez G. Herofilo de Calcedonia. In: *El corazón: de ayer a hoy*. Madrid: CEU, 2012; pp. 32-33.
6. Pearce JMS. The Neuroanatomy of Herophilus. *Europ Neurol* 2013; 69: 292-5.
7. Pranghoffer S. It could be Seen more Clearly in Unreasonable Animals than In Humans: Representation of the Rete Mirabile in Early Modern Anatomy. *Med Hist* 2009; 53(4): 561-86.
8. Diéguez G. Claudio Galeno. In: *El corazón: de ayer a hoy*. Madrid: CEU, 2012; pp. 37-41.
9. Gross CG. Leonardo Da Vinci on the Brain and Eye. In: *Brain, Vision, Memory: Tales of the History of Neuroscience*. Massachusetts: Technology Institute, 1999; cap. 2.
10. Diéguez G. Leonardo da Vinci. In: *El corazón: de ayer a hoy*. Madrid: CEU, 2012; pp. 50-51.
11. Magnus H. Historical Anatomies in the Web, *Hystory of Medicine Division, U.S. National Library of Medicine*, 2012.
12. Ragen W, Foster R. Dryander of Marburg and the first textbook of neuroanatomy. *Neurosurgery* 1990; 26 (3):489-98.
13. Walter Herrmann Ryff. <https://medicablogs.diariomedico.com>.
14. Diéguez G. Jacobo Berengario de Capri. In: *El corazón: de ayer a hoy*. Madrid: CEU, 2012; p. 11.
15. Malomo AO. Lessons from History: Human Anatomy, from the Origin to the Renaissance. *Int. J. Morphol* 2006; 24(1):99-104.
16. Diéguez G. Andreas Vesalio. In: *El corazón: de ayer a hoy*, Madrid: CEU, 2012; pp. 53-56.
17. Bataille B, Wager M, Lapiere F, et al. The significance of the rete mirabile in Vesalius's work: an example of the dangers of inductive inference in medicine. *Neurosurgery* 2007; 60(4):761-8.
18. Maurits Biesbrouck. *Vesaliana, An Updated Vesalius Bibliography Including all Known Publications on Andreas Vesalius (1514-1564) and His Works Roeselare (Belgium)*, January 2016.
19. André de Laurens. *Portraits of European Neuroscientists*. N. Wade, M. Piccolino and A. Simmons. Images, 2012.
20. Jean Riolan el Joven. <https://www.biografasyvidas.com>.
21. Hunt D. Jr. Julius Casserius. *Boston Medical Surg J* 1878; 98: 629-31.
22. Wysocki M, Saganiak K, Zwinczewska H, et al. Iulius Casserius: revolutionary anatomist, teacher and pioneer of the sixteenth and seventeenth century, *Anatomical Science International Article*, January 2016.
23. Adriaan van der Spiegel. *Complete Dictionary of Scientific Biography, Encyclopedya.com*, 2008.
24. Adriaan van der Spiegel (1578–1625): Anatomist, physician, and botanist. S. Ghosh, S. Sharma, S. Biswas and S. Chakraborty, *Clinical Anatomy, Article*

- first published online: 9 May 2014, DOI: 10.1002/ca.22414.
25. Martin J. The Vesalian School of Anatomy in Renaissance Padua. Books at Iowa 1973; 18, 3-17.
 26. Ghosh SK. Johann Vesling (1598-1649): seventeenth century anatomist of Padua and his Syntagma Anatomicum. Clin Anat 2014; 27(8):1122-7.
 27. Nicolaus Steno. <http://www.ucmp.berkeley.edu/history/steno.html>.
 28. Karenberg A. Johann Jakob Wepfer (1620–1695). Journal of Neurology 2004; 251 (4): 501-2.
 29. Luzzatti C, Whitaker H, Schenck J, et al. Jakob Wepfer: Clinical and anatomical observations in the prehistory of neurolinguistics and neuropsychology. J Neurolinguist 1996; 9 (3): 157-64.
 30. Hughes JT. Thomas Willis 1621-1675: His life and work. New England Journal of Medicine 1993; 328: 816-7.
 31. Thomas Willis. <https://www.historiadelamedicina.org>.
 32. Diéguez G. Raymond de Viieussens. In: El corazón: de ayer a hoy, Madrid: CEU, 2012; pp. 76-77.
 33. Raymond de Vieussens. <https://www.encyclopedia.com>
 34. Steven Blankaart. <http://ebling.library.wisc.edu/historical/bts/bts>
 35. Lorenz Heister. <https://www.encyclopedia.com>
 36. Kooijmans L. Frederik Ruysch: The Artist of Death. <http://publicdomainreview.org/2014/03/05/frederik-ruysch-the-artist-of-death>.
 37. Alenxander Monro el Segundo. <http://rea.uninet.edu/index.php>
 38. Buess H. Albrecht von Haller and his 'Elementa Physiologiae' as the beginning of pathological physiology. Med Hist 1959; 3(2): 123-31.
 39. John Bell. <https://.historyofscience.com>.
 40. S. T. Von Sömmering (1755-1830). <http://www.mcncbiografias.com/app-bio/do/>.
 41. de Gutiérrez-Mahoney CG, MM. The myth of the rete mirabile in man, Neuroradiology 1972; 4(3): 141-58.
 42. Tandler J. Zur vergleichenden anatomie der kopfarterien bei den Mammalia. Denksch der kais. Akad der Wiss. Math Naturwiess, Wien, 1899; 67: 677-784.
 43. Lawrence WE, Rewel RE. The cerebral blood supply in the giraffidae. Proc. Zool. Soc. London 1948; 118: 202-12.
 44. Viamonte M, Morgane PJ, Galliano RE et al. Angiography in the living dolphin and observations on blood supply to the brain. Am J Physiol 1968; 214: 1225-49.
 45. Tyson E. Phocæna, or the Anatomy of a Porpess, Dissected at Gresham College: with a Præliminary Discourse Concerning Anatomy, and a Natural History of Animals. London: Benjamin Tooke, 1860.
 46. Wilson HS. The rete mirabile of the narwhal. J Anat Physiol 1879;14: 377-400.
 47. Vogl W, Fisher HD. Arterial retia related to supply of the central nervous system in two small toothed whales– narwhal (*Monodon monoceros*) and beluga (*Delphinapterus leucas*). Journal of Morphology 1982; 174 (1): 41-56.
 48. Kamijyo Y, García JH. Carotid Arterial Supply of the Feline Brain Applications to the study of regional cerebral ischemia. Stroke 1974; 6: 361-9.
 49. Frackowiak H. The rete mirabile of the maxillary artery of the lion (*Panthera leo*, L. 1758), Ant Histol Embryol 1989; 18(4): 342-348.
 50. Hasieh HM, Takemura A. The rete mirabile of the maxillary artery in the lion (*Panthera leo*). Okajimas Follia Anat Jpn 1994; 71(1): 1-11.
 51. Gillilan LA. Extra- and intra-cranial blood supply to brain of dog and cat. Am J Anatomy 1976; 146 (3): 237-53.
 52. Gillilan LA. Blood supply to brain of ungulates with and without a rete mirabile caroticum Journal of Comparative Neurology 1974; 153 (3): 275-90.
 53. Daniel PM, Dawes JDK Prichard ML. Studies of the Carotid Rete and Its Associated Arteries. Phil Trans R Soc London B 1953; 237 (645): 173-20.
 54. O'Brien HD, Gignac PM, Hieronymus TL, et al. A comparison of postnatal arterial patterns in a growth series of giraffe (*Artiodactyla: Giraffa camelopardalis*). Peer J 4:e1696 <https://doi.org/10.7717/peerj.1696>, 2016.
 55. Baldwin BA. The anatomy of the arterial supply to the cranial regions of the sheep and ox. Am J Anat 1964; 115_ 101-118.
 56. Oliveira JCD, Campos R. The rostral and caudal epidural rete mirabile and its blood supply source in wild boar (*Sus scrofa scrofa*). Cienc Rural 2004; 34 (3): 795-802.
 57. Diéguez G, García AL, Conde MV et al. In vitro studies of the carotid rete mirabile of Artiodactyla. 1987; 33 (2): 143-54.
 58. Wan XR, Liu Y, Zhsang LP, et al. Comparativer anatomical study of the eopidural retia mitabile in the yak and cattel. Asian J. of Animal and Veterinary Advances 2012; 7: 884-90.
 59. Ding Y, Shao B, Wang J. The arterial supply to the brain of the yak (*Bosgrunniens*). Ann Anat 2007; 189 (1): 31-8.
 60. Uehara M, Kudo N, Sugimura M. Morphological studies on the rete mirabile epidurale in the calf. Jap J Vet Res 1978; 26: 11-18.
 61. Frackowiak H, Jakubowski H. Arterial Vascularization in the Giraffe Brain. Annales Zoologici Fennici 2008; 45 (4): 353-9.
 62. Kiełtyka-kurc A, Frackowiak H, Brudnicki W. The Arteries of Brain Base in Species of the Cervid Family. Anat Rec 2015; 298: 735-40.
 63. Frackowiak H, Zdun M, Kowalczyk K, et al. Comparison of cerebral base arteries in antelopes of *Tragelaphus*, *Taurotragus* and *Boselaphus* genera. Zoomorphology 2014.
 64. Dumitrescu I, Predoi G, Cornila N, et al. A histological study of the rete mirabile at domestic mammals. Lucrari Stinifice Medicina Veternara, Vol. XL, 2007 (Timisoara).

65. Diéguez G, Conde MV, Gómez B, et al. Rete mirabile of goat: in vitro effects of adrenergic stimulation. *Brain Res* 1983; 289 (1-2): 281-4.
66. Diéguez G, García AL, Conde MV, et al. In vitro studies of the carotid rete mirabile of *Artiodactyla*. *Microvasc Res* 1987; 33(2): 143-54.
67. Uddman R, Edvinsson L, Malm L. Perivascular nerves in the feline carotid rete. *Cell Tissue Res* 1982; 226: 301-8.
68. Kimami JK, Opole IO, Ogeng'o JA. Structure and sympathetic innervation of the intracranial arteries in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *J Morphol* 1991; 208(2):193-203.
69. Nagel OL, Morgane WL, McFarland WL, et al. Rete mirabile of dolphin: its pressure-damping effect on cerebral circulation. *Science* 1968; 30,161 (3844):898-900.
70. Lluch S, Diéguez G, García AL, et al. Rete mirabile of goat: its flow-damping effect on cerebral circulation. *Am J Physiol*. 1985; R482-9.
71. Diéguez G, García-Villalón AL, Gómez B et al. Hemodynamic significance of the carotid rete during changes in arterial blood pressure. *Am J Physiol* 1988; 254: R770-R775.
72. Grzegorzewski WL, Skipor J, Wasows B et al. Countercurrent transfer of I-125-LHRH in the perihypophyseal cavernous sinus—carotid rete vascular complex, demonstrated on isolated pig heads perfused with autologous blood. *Domest Anim Endocrinol* 1997; 14: 149-60.
73. Mitchell G, Lust A. Artiodactyl success and the carotid rete. *Biol Lett* doi: 10.1098/rsbl.2008.0138, 2008.
74. Baker MA. Brain cooling in endotherms in heat and exercise. *Annu Rev Physiol*. 1982; 44: 85-96.
75. Blix AS, Walloe L, Messelt EB. On how whales avoid decompression and why they sometimes strand. *J Exp Biol* 2013; 216 (18): 3385-7.
76. Mitchel D., Maloney SK, Jessen C et al, A. Fuller. Adaptative heterothermy and selective brain cooling in arid-zone mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 2002; 131: 571-85.
77. Baker MA. A brain cooling system in mammals. *Scientific American* 1979; 240: 114-122.
78. Cabanac M. Selective brain cooling in humans: fancy or fact? Maastricht, The Netherlands, Nov 1992; 2-6.
79. Taylor CR. The vascularity and possible thermoregulatory function of the horns in goats. *Physiol Zool* 1966; 39: 127-139.
80. Jessen C. Brain cooling: An Economy Mode of temperature Regulation in Artiodactyls. *Physiol* 1998; 13: 281-286.
81. Barnett CH., Marsden D. Functions of the Mammalian Carotid Rete Mirabile. *Nature* 1961; 191: 88 -9.
82. Warren JB. The Physiology of the Giraffe. *Scientif American* 1974; 231 (5).
83. Baldwin BA, Bell FR. Arteries of the sheep and calf. *J Physiol* 1963; 167: 448-62.
84. Diéguez G, Salvador Lluch. In: *El corazón: de ayer a hoy*. Madrid: CEU, 2012; p.137.
85. García-Villalón AL, Diéguez G, Gómez B, et al. Mechanics of arteries forming the carotid rete of goat and cattle. *Microvascular Research* 1989; 37: 204-17.