

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования "Красноярский государственный медицинский
университет имени профессора В.Ф.Войно-Ясенецкого" Министерства
здравоохранения Российской Федерации

Кафедра нервных болезней с курсом ПО

Реферат

На тему: «Ретикулярная формация»

Выполнил:

ординатор 2 года обучения
кафедры нервных болезней с курсом ПО
специальности 31.08.42 Неврология
Очиров Алдар Андреевич

Красноярск 2021

Оглавление

Оглавление.....	2
1. Анатомическое строение и волоконный состав.....	3
2. Неспецифические нисходящие влияния.....	3
3. Восходящие влияния.....	5
4. Свойства ретикулярных нейронов.....	8
5. Выводы.....	9
Список литературы.....	10

1. Анатомическое строение и волоконный состав

Ретикулярная формация - совокупность нейронов и соединяющих их нервных волокон, расположенных в стволе мозга и образующих сеть.

Ретикулярная формация простирается через весь ствол головного мозга от верхних шейных спинальных сегментов до промежуточного мозга. Анатомически она может быть разделена на ретикулярную формацию продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга. Вместе с тем, в функциональном отношении в ретикулярной формации разных отделов мозгового ствола есть много общего. Поэтому целесообразно рассматривать ее как единую структуру.

Ретикулярная формация представляет собой сложное скопление нервных клеток, характеризующихся обширно разветвленным дендритным деревом и длинными аксонами, часть из которых имеет нисходящее направление и образует ретикулоспинальные пути, а часть восходящее. В ретикулярную формацию поступает большое количество путей из других мозговых структур. С одной стороны, это коллатерали волокон, проходящих через ствол мозга сенсорных восходящих систем, эти коллатерали заканчиваются синапсами на дендритах и soma нейронов ретикулярной формации. С другой стороны, нисходящие пути, идущие из передних отделов мозга (в том числе, пирамидный путь), тоже дают большое количество коллатералей, которые входят в ретикулярную формацию и вступают в синаптические соединения с ее нейронами. Обилие волокон поступает к нейронам ретикулярной формации из мозжечка. Таким образом, по организации своих афферентных связей эта система приспособлена к объединению влияний из различных мозговых структур. Выходящие из нее пути могут оказывать в свою очередь влияния как на вышележащие, так и на нижележащие мозговые центры.

Нейронная организация ретикулярной формации до сих пор остается недостаточно изученной. В связи с чрезвычайно сложным переплетением в ней отростков различных клеток разобраться в характере межнейронных связей этой области очень трудно. Вначале широко распространенным было представление, что отдельные нейроны ретикулярной формации тесно связаны друг с другом и образуют нечто подобное нейропиллю, в котором возбуждение распространяется диффузно, захватывая большое количество разных клеток. Однако результаты прямого изучения активности отдельных нейронов ретикулярной формации оказались не соответствующими таким представлениям. При микроэлектродном отведении такой активности выяснилось, что близкорасположенные клетки могут обладать совершенно различными функциональными характеристиками. Поэтому приходится думать, что организация межнейронных связей в ретикулярной формации достаточно дифференцирована и отдельные ее клетки соединены между собой довольно специфичными связями.

2. Неспецифические нисходящие влияния

В 1946 г. американский нейрофизиолог Х.Мегоун и его сотрудники обнаружили, что ретикулярная формация мозгового ствола имеет непосредственное отношение к регуляции не только вегетативной, но и соматической рефлекторной деятельности. Раздражая различные точки ретикулярной формации, можно чрезвычайно эффективно изменять течение спинальных двигательных рефлексов. В 1949 г. совместные работы Х.Мегоуна и итальянского нейрофизиолога Дж.Моруцци показали, что раздражение ретикулярной формации эффективно влияет и на функции высших структур мозга, в

частности коры больших полушарий, определяя переход ее в активное (бодрствующее) или неактивное (сонное) состояние. Эти работы сыграли исключительно важную роль в современной нейрофизиологии, поскольку они продемонстрировали, что ретикулярная формация занимает особое место среди других нервных центров, определяя в значительной мере общий уровень активности последних.

Влияния на двигательную деятельность спинного мозга возникают, в основном, при раздражении ретикулярной формации заднего мозга. Участки, которые создают эти эффекты, в настоящее время довольно хорошо определены, они совпадают с гигантоклеточным ядром ретикулярной формации продолговатого мозга и ретикулярным ядром моста. Эти ядра содержат большие клетки, аксоны которых образуют ретикулоспинальные пути.

Первые работы Х.Мегоуна показали, что раздражение гигантоклеточного ядра вызывает ослабление в одинаковой мере всех спинальных двигательных рефлексов и сгибательных, и разгибательных. Поэтому он сделал вывод о том, что нисходящая система, берущая начало в вентрокаудальной части ретикулярной формации имеет неспецифическую тормозящую функцию. Несколько позже было обнаружено, что раздражение более дорсальных и оральных ее участков вызывало, наоборот, диффузное облегчающее действие на спинальную рефлекторную деятельность.

Микроэлектродные исследования эффектов, возникающих в нейронах спинного мозга при раздражении ретикулярной формации, действительно показали, что ретикулоспинальные влияния могут изменять передачу импульсации почти во всех рефлекторных дугах спинного мозга. Эти изменения оказываются очень глубокими и длительными, даже в том случае, когда ретикулярная формация раздражается всего несколькими стимулами, эффект в спинном мозге сохраняется сотни миллисекунд.

Одновременная активация большого количества ретикулоспинальных нейронов, которая имеет место в эксперименте с прямым раздражением ретикулярной формации и приводит к генерализованному изменению рефлекторной деятельности спинного мозга ситуация, конечно, искусственная. В естественных условиях такого глубокого сдвига этой деятельности, вероятно, не происходит; тем не менее, диффузное изменение рефлекторной возбудимости спинного мозга, несомненно, может иметь место при определенных состояниях мозга. Возможность диффузного ослабления рефлекторной возбудимости можно представить себе, например, при сне; оно приведет к снижению деятельности двигательной системы, характерному для сна. Важно учесть, что ретикулярное торможение захватывает также спинальные нейроны, участвующие в передаче афферентной импульсации в восходящем направлении, следовательно, оно должно ослаблять передачу сенсорной информации в высшие мозговые центры.

Синаптические механизмы диффузных влияний ретикулярной формации на нейроны спинного мозга изучены пока недостаточно. Как уже указывалось, эти влияния чрезвычайно длительны; кроме того, ретикулярное торможение устойчиво к действию стрихнина. Стрихнин является специфическим ядом, устраняющим постсинаптическое торможение мотонейронов, вызванное импульсацией из первичных афферентов и связанное, по всей вероятности, с выделением медиатора глицина. Нечувствительность диффузного ретикулярного торможения к стрихнину говорит, по-видимому, о том, что ретикулярные тормозящие эффекты создаются действием на спинальные клетки другого медиатора. Гистохимические исследования показали, что некоторое количество волокон в нисходящих путях, идущих из ретикулярной формации, является по своей природе адренэргическим. Однако пока неизвестно, имеют ли эти волокна отношение к диффузным ретикулоспинальным тормозящим эффектам.

Наряду с диффузными тормозящими влияниями, при раздражении определенных областей ретикулярной формации можно вызвать более специфические изменения деятельности спинальных элементов.

Если сравнить нисходящие влияния ретикулярной формации на нейронные структуры, регулирующие соматические и висцеральные функции, то можно обнаружить в них определенное сходство. Как сосудодвигательная, так и дыхательная функции ретикулярной формации строятся на сочетании деятельности двух реципрочно связанных между собой групп нейронов, оказывающих противоположное действие на спинальные структуры. Ретикулярные влияния на спинальные двигательные центры также состоят из противоположных, тормозящих и облегчающих компонентов. Поэтому создается впечатление, что реципрочный принцип организации нисходящих проекций представляет собой общее свойство ретикулярных структур; конечный эффект, соматический или вегетативный, определяется только тем, куда направлены аксоны соответствующих ретикулярных клеток. Такое сходство можно отметить и в других особенностях функционирования ретикулярных нейронов. Ретикулярные структуры, регулирующие вегетативные функции, отличаются высокой химической чувствительностью; влияния ретикулярной формации на двигательные центры также легко изменяются под влиянием таких химических факторов, как уровень CO_2 в крови и содержание в ней физиологически активных веществ (адреналина). Механизм действия адреналина на ретикулярные нейроны довольно долго вызывал споры. Дело в том, что адреналин даже при его введении непосредственно в мозговую артерию может оказывать на ретикулярные нейроны не прямое действие (путем, например, сужения мозговых сосудов с последующей аноксией мозговой ткани). Однако исследование реакций ретикулярных нейронов в ответ на прямое приложение к ним адреналина через внеклеточный микроэлектрод показало, что некоторые из них действительно являются адреноцептивными.

3. Восходящие влияния

Наряду с функциями, которые осуществляются через нисходящие пути, у ретикулярной формации есть не менее существенные функции, которые осуществляются через ее восходящие пути. Они связаны с регуляцией активности высших отделов мозга, главным образом, коры больших полушарий. Данные о том, что ретикулярная формация играет важную роль в поддержании нормальной деятельности коры больших полушарий, были получены еще в тридцатые годы нашего столетия, однако важность их в свое время не могла быть достаточно оценена. Бельгийский нейрофизиолог Ф.Бремер (1935), проводя перерезку головного мозга на различных уровнях и наблюдая за функциями отделенных от остальной центральной нервной системы участков головного мозга, обратил внимание на то, что имеется чрезвычайно существенное различие между животным, у которого перерезка проведена по межколликкулярному уровню (т.е. между передними и задними холмами четверохолмия), и животным, у которого линия разреза прошла между продолговатым и спинным мозгом.

Первый препарат был назван Бремером *cerveau isolee*, а второй *encephale isolee* (изолированный передний мозг и изолированный головной мозг). Межколликкулярная перерезка оставляет ниже места разреза почти всю ретикулярную формацию; перерезка же ниже продолговатого мозга оставляет в связи с высшими отделами мозга все стволовые структуры. У животного с *cerveau isolee* остаются связанными с корой головного мозга такие важнейшие афферентные системы, как обонятельная и зрительная. Однако такое животное не реагирует на световые и обонятельные раздражения; глаза у

него закрыты, и оно фактически не вступает в контакт с внешним миром. У животного же с *encephale isolee* реакции полностью сохраняются; такое животное открывает глаза на свет, реагирует на запахи, т.е. ведет себя как бодрствующее, а не как спящее животное. Бремер сделал вывод, что для бодрствующего состояния высших отделов мозга необходимо непрерывное поступление к ним афферентной импульсации, в частности от такой обширной рецептивной зоны, как зона тройничного нерва. Предполагалось, что эта импульсация поступает в кору больших полушарий по восходящим афферентным путям и поддерживает высокую возбудимость ее нейронов.

Однако дальнейшие исследования показали, что для поддержания бодрствующего состояния коры больших полушарий важно не просто поступление к ней импульсации по афферентным системам. Если сделать перерезку ствола мозга так, чтобы не повредить основные афферентные системы (например, систему медиальной петли), но перерезать восходящие связи ретикулярной формации, то животное тем не менее впадает в сонное состояние, конечный мозг перестает активно функционировать.

Следовательно, для поддержания бодрствующего состояния конечного мозга важно, чтобы афферентная импульсация первоначально активировала ретикулярные структуры мозгового ствола. Влияния же из ретикулярных структур по восходящим путям каким-то образом определяют функциональное состояние конечного мозга. Проверить такой вывод можно путем прямого раздражения ретикулярных структур. Такое раздражение через погружные электроды было проведено Дж.Моруцци и Х.Мегоуном и затем воспроизводилось во многих лабораториях в условиях хронического или полухронического опыта. Оно всегда дает однозначные результаты в виде характерной поведенческой реакции животного. Если животное находится в сонном состоянии оно просыпается, у него появляется ориентировочная реакция. После прекращения раздражения животное снова возвращается в сонное состояние. Переход от сонного к бодрствующему состоянию в период раздражения ретикулярных структур отчетливо проявляется не только в поведенческих реакциях, он может быть зарегистрирован по объективным критериям деятельности коры больших полушарий, в первую очередь по изменениям ее электрической активности.

Для коры больших полушарий характерна постоянная электрическая активность. Эта электрическая активность состоит из небольших по амплитуде (30-100 мкВ) колебаний, которые легко отводятся не только от открытой поверхности мозга, но и от кожи головы. У человека в спокойном дремотном состоянии такие колебания имеют частоту 8-10 в секунду и являются довольно регулярными (альфа-ритм). У высших позвоночных этот ритм менее регулярен, а частота колебаний варьирует от 6-8 у кролика до 15--20 у собаки и обезьяны. Во время активности регулярные колебания сменяются сразу же значительно меньшими по амплитуде и более высокочастотными колебаниями (бета-ритм). Появление периодических больших колебаний ясно говорит о том, что электрическая активность каких-то элементов в коре развивается синхронно. Когда правильные колебания большой амплитуды сменяются низковольтными, частыми колебаниями, то это, очевидно, говорит о том, что клеточные элементы коры начинают функционировать менее синхронно, поэтому такой тип активности называется реакцией десинхронизации. Таким образом, переход от спокойного, неактивного состояния коры к активному связан в электрическом отношении с переходом от синхронизированной активности ее клеток к десинхронизированной.

Характерным эффектом восходящих ретикулярных влияний на корковую электрическую активность является именно реакция десинхронизации. Эта реакция закономерно сопровождает описанную выше поведенческую реакцию, характерную для ретикулярных

влияний. Реакция десинхронизации не ограничивается каким-нибудь одним участком коры, а регистрируется от больших ее областей. Это говорит о том, что восходящие ретикулярные влияния являются генерализованными.

Описанные изменения в электроэнцефалограмме не являются единственным электрическим проявлением восходящих ретикулярных влияний. В определенных условиях можно выявить более прямые эффекты ретикулярной импульсации, поступающей к коре больших полушарий. Они впервые были описаны в 1940 г. американскими исследователями А.Форбсом и Б.Моррисоном, которые исследовали вызванную электрическую активность коры при различных афферентных влияниях. При раздражении какой-либо афферентной системы в соответствующей проекционной зоне коры обнаруживается электрический ответ, указывающий на приход к этой области афферентной волны, этот ответ получил название первичного ответа. Кроме этого локального ответа, афферентное раздражение вызывает длиннотентный ответ, возникающий в обширных областях коры мозга. Этот ответ Форбс и Моррисон назвали вторичным ответом.

То обстоятельство, что вторичные ответы возникают со скрытым периодом, значительно превышающим скрытый период первичного ответа, ясно говорит о том, что они связаны с поступлением афферентной волны в кору не по прямым, а по каким-то окольным связям, через дополнительные синаптические переключения. Позже, когда было применено прямое раздражение ретикулярной формации, было показано, что оно может вызвать ответ такого же типа. Это позволяет заключить, что вторичный ответ является электрическим проявлением поступления в кору больших полушарий афферентной волны через ретикулокортикальные связи.

Через ствол мозга проходят прямые афферентные пути, которые после синаптического перерыва в таламусе поступают в кору больших полушарий. Приходящая по ним афферентная волна вызывает первичный электрический ответ с соответствующей проекционной зоне с коротким скрытым периодом. Одновременно афферентная волна по коллатералям ответвляется в ретикулярную формацию и активирует ее нейроны. Затем по восходящим путям от нейронов ретикулярной формации импульсация тоже поступает в кору, но уже в виде задержанной реакции, возникающей с большим скрытым периодом. Эта реакция охватывает не только проекционную зону, но и большие участки коры, вызывая в них какие-то изменения, важные для бодрствующего состояния.

Нисходящие функции ретикулярной формации включают в себя, как правило, облегчающие и тормозящие компоненты, которые осуществляются по реципрокному принципу. Швейцарский физиолог В. Гесс (1929) впервые показал, что в стволе мозга можно найти точки, при раздражении которых у животного наступает сон. Гесс назвал эти точки центрами сна. Позже Дж.Морuzzi и сотр. (1941) также обнаружили, что, раздражая некоторые участки ретикулярной формации заднего мозга, можно у животных вызвать в коре вместо десинхронизации синхронизацию электрических колебаний и соответственно перевести животное из бодрствующего состояния в пассивное, сонное. Поэтому можно думать, что в составе восходящих путей ретикулярной формации действительно существуют не только активирующие, но и инактивирующие подразделения, последние каким-то образом снижают возбудимость нейронов конечного мозга.

Нейронная организация восходящей системы ретикулярной формации не вполне ясна. При разрушении ретикулярных структур среднего и заднего мозга в коре больших полушарий не обнаруживается существенного количества дегенерирующих окончаний, которые могли бы быть отнесены к прямым ретикулярным волокнам. Значительная дегенерация окончаний в коре возникает только при разрушении неспецифических ядер

таламуса. Поэтому возможно, что восходящие ретикулярные влияния передаются в кору больших полушарий не по прямым путям, а через какие-то промежуточные синаптические соединения, локализованные, вероятно, в промежуточном мозге.

Любопытно отметить, что гистологические и электрофизиологические данные указывают на характерную деталь хода аксонов многих ретикулярных нейронов. Аксоны нейронов гигантоклеточного ядра, т. е. основного ядра ретикулярной формации, очень часто делятся Т-образно, и один из отростков идет вниз, образуя ретикулоспинальный путь, а второй вверх, направляясь в верхние отделы головного мозга. Создается такое впечатление, что и восходящие, и нисходящие функции ретикулярной формации могут быть связаны с деятельностью одних и тех же нейронов. По функциональным свойствам ретикулярные структуры, создающие восходящие влияния, также имеют много общего со структурами, обеспечивающими нисходящие влияния. Восходящие влияния несомненно носят тонический характер, они легко изменяются гуморальными факторами и высокочувствительны к фармакологическим веществам. Снотворное и наркотическое действие барбитуратов основано, по-видимому, именно на блокировании в первую очередь восходящих влияний ретикулярной формации.

4. Свойства ретикулярных нейронов

Большой интерес представляют результаты исследований общих закономерностей деятельности нейронов ретикулярной формации. Этим исследованиям положили начало работы Дж.Моруцци, который впервые подробно описал функциональные свойства ретикулярных нейронов, используя при этом внеклеточное микроэлектродное отведение. При этом сразу же обратила на себя внимание их способность к стойкой импульсной активности. Если деятельность ретикулярной формации исследуется в условиях отсутствия наркоза, то большинство ее нейронов постоянно генерирует нервные разряды с частотой порядка 5-10 в секунду. Различные афферентные влияния суммируются с этой фоновой активностью ретикулярных нейронов, вызывая в одних из них ее учащение, а в других торможение. Причина постоянной фоновой активности в этих условиях, по-видимому, двоякая. С одной стороны, она может быть связана с высокой химической чувствительностью мембраны ретикулярных клеток и постоянной ее деполяризацией гуморальными химическими факторами. С другой стороны, она может определяться особенностями афферентных связей ретикулярных нейронов, а именно, конвергенцией к ним коллатералей от огромного количества различных сенсорных путей, поэтому даже в случае, когда организм не подвергается действию каких-нибудь специальных раздражителей в ретикулярную формацию могут непрерывно поступать импульсы от всевозможных неконтролируемых воздействий. Эти импульсы, приходя к клеткам через многочисленные синаптические входы, вызывают также дополнительную деполяризацию мембраны. В связи с таким характером активности ретикулярных клеток их влияния на другие структуры также носят постоянный, тонический характер. Если, например, искусственно прервать связь ретикулярной формации со спинным мозгом, то это сразу же вызовет существенные стойкие изменения рефлекторной деятельности последнего; в частности, облегчаются рефлексы, осуществляющиеся по полисинаптическим путям. Это ясно говорит о том, что спинальные нервные элементы находятся под тоническим, преимущественно тормозящим. контролем со стороны ретикулярной формации.

Исследования реакций отдельных нейронов ретикулярной формации на раздражения различных афферентных систем хорошо показывают особенности организации их

афферентных связей. Почти все нейроны ретикулярной формации оказываются полисенсорными, т.е. отвечающими на раздражения самых различных рецепторов. Тем не менее, конвергенция различных путей на этих нейронах не является совершенно гомогенной, один из них реагирует на кожные раздражения и на свет, другие на звуковые и кожные раздражения и т. д. Таким образом, полного смешивания афферентных сигналов в ретикулярных нейронах не происходит; в их связях есть какая-то внутренняя дифференциация.

При изучении деятельности отдельных нейронов ретикулярной формации обнаруживается еще одно очень существенное их свойство. Оно вытекает из высокой химической чувствительности ретикулярных нейронов и проявляется в легком блокировании их деятельности фармакологическими веществами. Особенно активными оказываются соединения барбитуровой кислоты, которые даже в небольших концентрациях, не действующих на спинальные нейроны или на нейроны коры больших полушарий, полностью прекращают активность ретикулярных нейронов. Эти соединения очень легко связываются с хемоцептивными группировками мембраны последних.

5. Выводы

- Ретикулярная формация - это продолговатая структура в стволе мозга. Она представляет собой важный пункт на пути восходящей неспецифической соматосенсорной чувствительности. К ретикулярной формации приходят также пути от всех других афферентных черепных нервов, т.е. практически от всех органов чувств. Дополнительная афферентация поступает от многих других отделов головного мозга - от моторных областей коры и сенсорных областей коры, от таламуса и гипоталамуса.
- Имеется также множество эфферентных связей нисходящие к спинному мозгу и восходящие через неспецифические таламические ядра к коре головного мозга, гипоталамусу и лимбической системе.
- Большинство нейронов образует синапсы с двумя - тремя афферентами разного происхождения, такая полисенсорная конвергенция характерна для нейронов ретикулярной формации.
- Другими их свойствами являются большие рецептивные поля поверхности тела, часто билатеральные, длительный латентный период ответа на периферическую стимуляцию (вследствие мультисинаптического проведения), слабая воспроизводимость реакции.
- Функции ретикулярной формации изучены не полностью. Считается, что она участвует в следующих процессах:
 - в регуляция уровня сознания путем воздействия на активность корковых нейронов, например, участие в цикле сон – бодрствование.
 - в придании аффективно-эмоциональной окраски сенсорным стимулам, в том числе болевым сигналам, идущим по переднебоковому канатику, путем проведения афферентной информации к лимбической системе.
 - в вегетативных регулирующих функциях, в том числе во многих жизненно важных рефlekсах, при которых должны взаимно координироваться разные афферентные и эфферентные системы.
 - в позных и целенаправленных движениях в качестве важного компонента двигательных центров ствола мозга.

Список литературы

1. «Анатомия человека» в двух томах под ред. М.Р. Сапина М. «Медицина» 1986 г.
2. М.Г. Привес, Н.К. Лысенков, В.И. Бушкович «Анатомия человека» М. «Медицина» 1985 г.
3. Костюк П.Г. «Ретикулярная формация мозгового ствола»

Рецензия

На реферативную работу Очирова Алдара Андреевича

«Ретикулярная формация»

Ретикулярная формация - совокупность нейронов и соединяющих их нервных волокон, расположенных в стволе мозга и образующих сеть.

Ретикулярная формация простирается через весь ствол головного мозга от верхних шейных спинальных сегментов до промежуточного мозга. Анатомически она может быть разделена на ретикулярную формацию продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга. Вместе с тем, в функциональном отношении в ретикулярной формации разных отделов мозгового ствола есть много общего. Поэтому целесообразно рассматривать ее как единую структуру.

В реферате рассматриваются вопросы анатомического строения, нисходящих и восходящих влияний, а также свойств ретикулярной формации. Особое внимание уделено особенностям строения, физиологии, касающихся ретикулярной формации и ее связей с другими системами мозга. Нейронная организация ретикулярной формации до сих пор остается недостаточно изученной, вследствие чего данная тема еще длительное время будет оставаться актуальной. Реферат выполнен в информативной форме, написан грамотным, научным языком. Тема реферата раскрыта достаточно, работа может быть оценена положительно.

Ассистент кафедры

нервных болезней с курсом ПО

Субочева С.А.

Суб-