

Ретикулярная (сетчатая) формация

Ретикулярная формация

- Термин «Ретикулярная формация», введённый немецким учёным О. Дейтерсом, отражает лишь морфологические её особенности
- (от лат. *reticulum* - сеточка, *formatio* - образование), сетевидное образование, совокупность нервных структур, расположенных в центральных отделах стволовой части мозга (продолговатом и среднем мозге, зрительных буграх).
- -продолговатая структура в стволе мозг, совокупность нейронов отростки которых образуют своеобразную сеть в пределах ЦНС.
- представляет собой скопления нейронов, различных по функции и размерам, связанных множеством нервных волокон, проходящих в разных направлениях и образующих сеть на всем протяжении ствола мозга, что и определяет ее название. Нейроны расположены либо диффузно, либо образуют ядра.

Ретикулярная формация открыта Дейтерсом, изучалась В. Бехтеревым

РФ располагается в толще серого вещества продолговатого, среднего, промежуточного мозга и изначально связана с РФ спинного мозга

Нейроны, составляющие Ретикулярная формация, разнообразны по величине, строению и длине аксонов; их волокна густо переплетаются.. Ретикулярная формация морфологически и функционально связана со спинным мозгом, мозжечком, лимбической системой и корой больших полушарий головного мозга. В области Ретикулярная формация осуществляется взаимодействие поступающих в неё как восходящих - афферентных, так и нисходящих - эфферентных импульсов. Возможна также циркуляция импульсов по замкнутым нейронным цепям. Т. о., существует постоянный уровень возбуждения нейронов Ретикулярная формация, вследствие чего обеспечиваются тонус и определённая степень готовности к деятельности различных отделов центральной нервной системы. Степень возбуждения Ретикулярная формация регулируется корой больших полушарий головного мозга. Сетевые связи нейронов РФ между собой позволили Дейтерсу назвать ее ретикулярной формацией мозга.

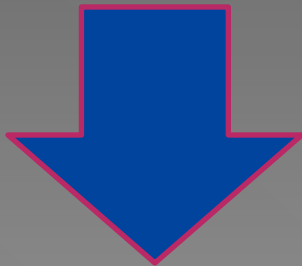
Ретикулярная формация простирается через весь ствол головного мозга от верхних шейных спинальных сегментов до промежуточного мозга. Анатомически она может быть разделена на ретикулярную формацию продолговатого мозга, варолиевого моста и среднего мозга. Вместе с тем, в функциональном отношении в ретикулярной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

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 соме нейронов ретикулярной формации. Некоторые дендриты выходят за пределы ствола мозга и доходят до поясничного отдела спинного мозга - они образуют нисходящий ретикулоспинальный путь.

С другой стороны, нисходящие пути, идущие из передних отделов мозга, 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.

РФ имеет прямые и обратные связи с корой большого мозга, базальными ганглиями, промежуточным мозгом, мозжечком, средним, продолговатым и спинным мозгом.

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.



Изучением функций занимались в 40-е гг. XX века Мэгуном и Морucci. Они проводили опыты на кошках, помещая электроды в различные ядра ретикулярной формации.

Считается, что она участвует в следующих процессах:

- **Основной функцией РФ** является регуляция уровня активности коры большого мозга, мозжечка, таламуса, спинного мозга.
- 1. в регуляции уровня сознания путем воздействия на активность корковых нейронов, например, участие в цикле сон / бодрствование,
- 2. в придании аффективно-эмоциональной окраски сенсорным стимулам, в том числе болевым сигналам, идущим по переднебоковому канатику, путем проведения афферентной информации к лимбической системе,
- 3. в вегетативных регулирующих функциях, в том числе во многих жизненно важных рефлексах (циркуляторных рефлексах и дыхательных рефлексах, рефлекторных актах глотания, кашля, чихания), при которых должны взаимно координироваться разные афферентные и эфферентные системы,
- 4. в целенаправленных движениях в качестве важного компонента двигательных центров ствола мозга.

Функциональные особенности нейронов ретикулярной формации:

- *Полимодальность* - для нейронов ретикулярной формации характерна полисенсорная (т.е. отвечающими на раздражения самых различных рецепторов конвергенция), они принимают коллатерали от нескольких сенсорных путей, идущих от разных рецепторов;
- *Тоническая активность*, в покое равная 5-10 имп/с;
- *Высокая чувствительность* к некоторым веществам крови (например, адреналину, СОг) и лекарствам (барбитуратам, аминазину и др.);
- *Более выраженная возбудимость* по сравнению с другими нейронами;
- *Высокая лабильность* - до 500-1000 имп/с.

- Нейроны ретикулярной формации имеют длинные маловетвящиеся дендриты и хорошо ветвящиеся аксоны, которые часто образуют Т-образное ветвление: одна из ветвей аксона имеет нисходящее, а вторая - восходящее направление. Нейроны и ядра ретикулярной формации входят в состав центров, регулирующих функции внутренних органов (кровообращения, дыхания, пищеварения), тонус скелетной мускулатуры, активность коры большого мозга. Обширны связи ретикулярной формации с другими отделами ЦНС и рефлексогенными зонами: она получает импульсацию от различных рецепторов организма и отделов ЦНС и в свою очередь посылает импульсы во все отделы мозга. При этом выделяют восходящие и нисходящие влияния ретикулярной формации.

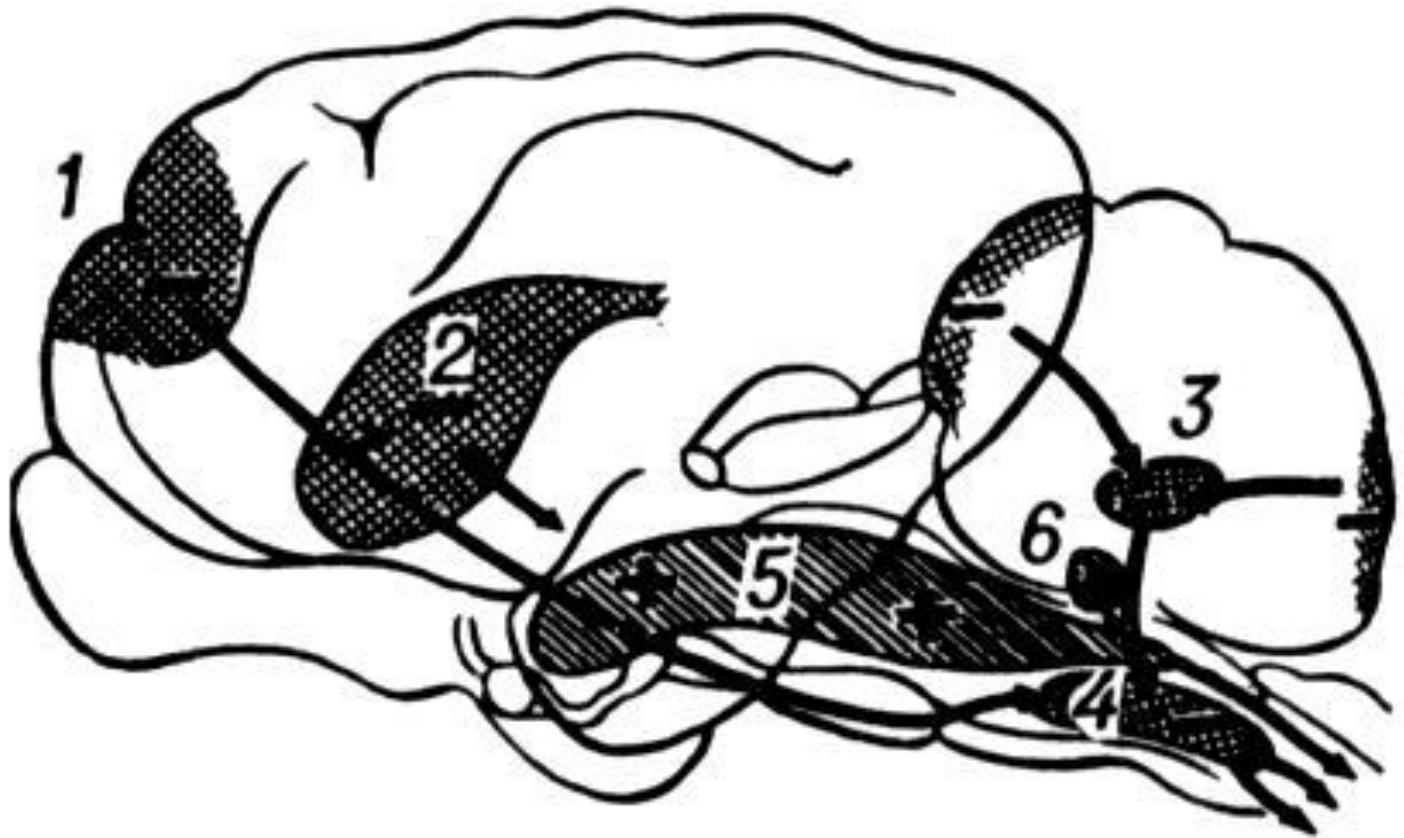
Нисходящие Влияния

В Рф различают области, которые оказывают тормозящие и облегчающие влияния на двигательные реакции спинного мозга. Зависимость между раздражением различных областей ствола мозга и спинномозговыми рефлексами впервые отметил в 1862 Сеченов. В 1944-46 американский нейрофизиолог Х. Мэгоун показал, что раздражение различных участков Рф продолговатого мозга оказывает облегчающее или тормозящее влияние на двигательные реакции спинного мозга. Раздражение рф эффективно влияет на функции высших структур мозга, в частности коры больших полушарий, определяя переход в активное (бодрствующее) или неактивное (сонное) состояние. Все тормозные эффекты двусторонние, но на стороне раздражения такой эффект нередко наблюдается при близком пороге раздражения. Некоторые проявления тормозящих влияний Рф продолговатого мозга соответствуют картине центрального торможения. Раздражение латеральной области Рф продолговатого мозга по периферии области, оказывающей тормозящие влияния, сопровождается облегчающим действием на моторную активность спинного мозга. Область Ретикулярная формация, оказывающая облегчающие влияния на спинной мозг, не ограничивается продолговатым мозгом, а распространяется кпереди, захватывая область Варолиева моста и среднего мозга. Рф может воздействовать на различные образования спинного мозга, например на альфа-мотонейроны, иннервирующие основные (экстрафузальные) волокна мышц, участвующих в произвольных движениях. Увеличение латентных периодов ответов мотонейронов при раздражении тормозящих отделов Ретикулярная формация позволяет предполагать, что тормозящие влияния ретикулярных структур на двигательные реакции спинного мозга осуществляются с помощью вставочных нейронов, возможно клеток Реншоу. Механизм влияния Рф на мышечный тонус раскрыт шведским нейрофизиологом Р. Гранитом, показавшим, что Рф влияет также на активность гамма-мотонейронов, аксоны которых идут к так называемым интрафузальным мышечным волокнам, осуществляя важную роль в регуляции позы и фазных движений организма.

Нисходящие влияния ретикулярной формации на моторные спинальные центры. От ретикулярного гигантоклеточного ядра продолговатого мозга идет частично перекрещенный латеральный ретикулоспинальный тракт, волокна которого оканчиваются на вставочных нейронах спинного мозга. Через эти интернейроны они возбуждают α - и γ -мотонейроны мышц-сгибателей мускулатуры конечностей и реципрокно тормозят с помощью тормозных интернейронов мышцы-разгибатели. От каудальных и оральных ретикулярных **ядер моста** идет неперекрещенный медиальный ретикулоспинальный тракт, волокна которого оканчиваются на интернейронах спинного мозга. Через них осуществляется стимуляция α - и γ -мотонейронов мышц-разгибателей, а через тормозные интернейроны тормозятся мышцы-сгибатели.

Электрическое раздражение медиальной части Рф продолговатого мозга у наркотизированных и децеребрированных кошек и обезьян сопровождается полным прекращением движений, вызываемых как рефлекторно, так и стимуляцией двигательных участков коры мозга

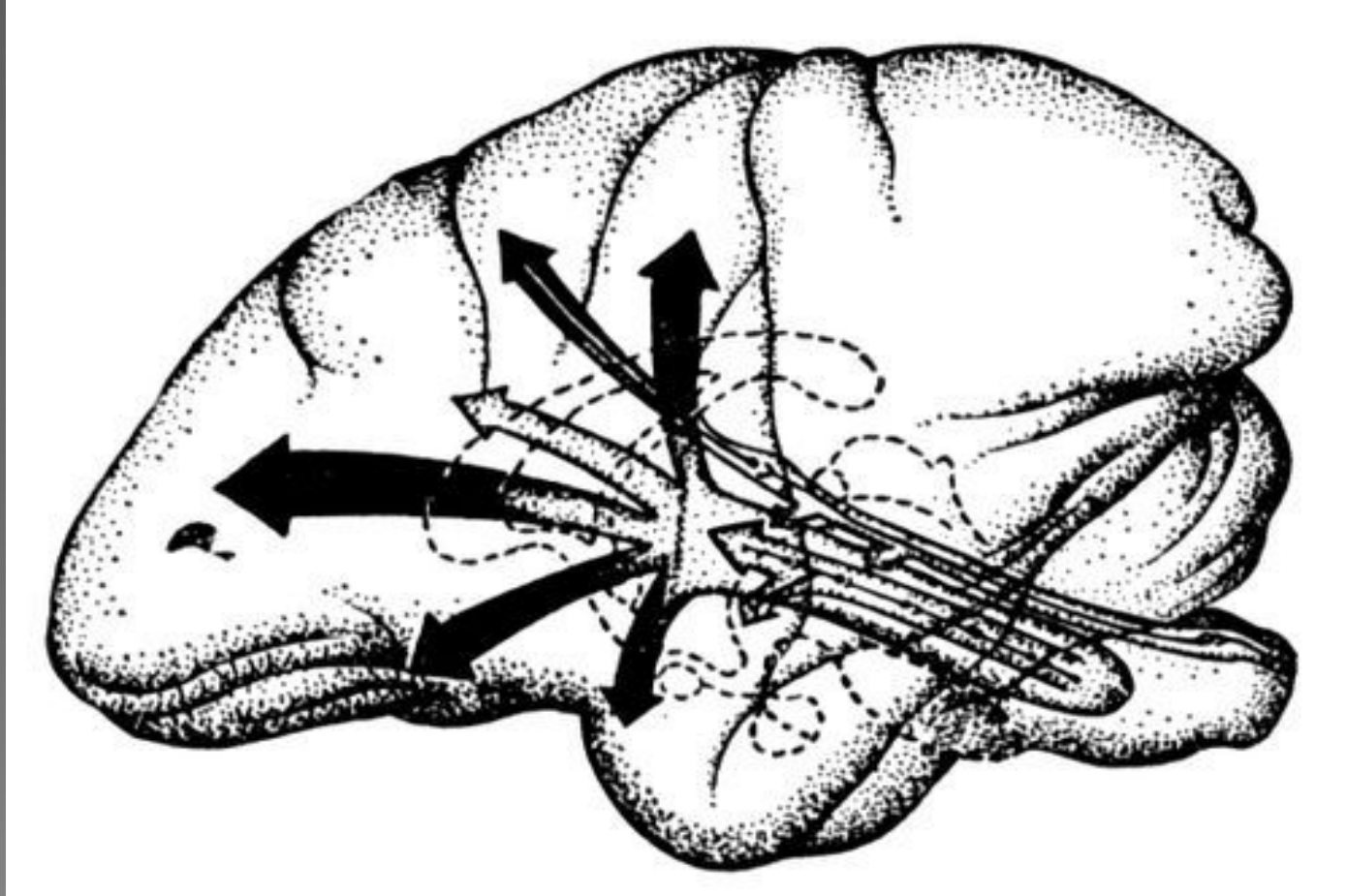
Схематическое изображение мозга кошки, на котором указаны облегчающие (5) и тормозящие (4) зоны ретикулярной формации ствола мозга, а также связи, идущие к ней от коры мозга (1), переднебазальных ядер подкорки (2), мозжечка (3) и вестибулярных ядер (6).



Восходящие влияния.

- Различные отделы Ретикулярная формация (от промежуточного до продолговатого мозга) оказывают возбуждающие генерализованные влияния на кору мозга, т. е. вовлекают в процесс возбуждения все области коры больших полушарий. В 1949 итальянский физиолог Дж. Моруцци и Мэгоун, исследуя биоэлектрическую активность мозга, установили, что раздражение Ретикулярная формация ствола мозга изменяет медленные синхронные высоковольтные колебания, характерные для сна, на низкоамплитудную высокочастотную активность, характерную для бодрствования. Изменение электрической активности коры мозга сопровождается у животных внешними проявлениями пробуждения. Ретикулярная формация тесно связана анатомически с классическими проводящими путями, и возбуждение её осуществляется с помощью экстеро- и interoцептивных афферентных (чувствительных) систем. На этом основании ряд авторов относит Ретикулярная формация к неспецифической афферентной системе мозга. Однако применение различных фармакологических веществ при изучении функции Ретикулярная формация, открытие избирательного действия химических препаратов на реакции, осуществляемые с участием Ретикулярная формация, позволили П. К. Анохину сформулировать положение о специфичности восходящих влияний Ретикулярная формация на кору мозга. Активирующие влияния Ретикулярная формация всегда имеют определённое биологическое значение и характеризуются избирательной чувствительностью к различным фармакологическим веществам (Анохин, 1959, 1968). Введённые в организм наркотические средства вызывают торможение нейронов Ретикулярная формация, блокируя тем самым её восходящие активирующие влияния на кору мозга.

Изображение мозга обезьяны (вид сбоку), иллюстрирующее восходящую ретикулярную формацию в средней части ствола мозга, получающую коллатерали от афферентных путей и широко проецирующуюся на различные области коры.



Восходящие влияния РФ на большой мозг могут быть как активирующими, так и тормозными. Импульсы ретикулярных нейронов продолговатого мозга (гигантоклеточное, латеральное и вентральное ретикулярные ядра), моста (особенно каудальное ретикулярное ядро) и среднего мозга поступают к неспецифическим ядрам таламуса и после переключения в них проецируются в различные области коры. Кроме таламуса восходящие влияния поступают также в задний гипоталамус, полосатое тело.

В эксперименте после перерезки ствола мозга между верхними и нижними холмиками четверохолмия (изолированный передний мозг) у животного не нарушалось поступление в кору большого мозга возбуждения по важнейшим сенсорным системам - зрительной и обонятельной. Однако животное вело себя как спящее: у него был нарушен контакт с внешним миром, оно не реагировало на световые и обонятельные раздражители (спящий мозг по Бремеру). На ЭЭГ у таких животных преобладали медленноволновые регулярные ритмы. У человека аналогичные ритмы возникают при спокойном бодрствовании и в дремотном состоянии. Такое же состояние головного мозга (спящий мозг) наблюдается при повреждении только восходящих путей ретикулярной формации.

Стимуляция ретикулярной формации вызывает пробуждение животного [Мегун Г., Моруцци Дж., 1949]. На ЭЭГ медленные ритмы сменяются при этом высокочастотными ритмами (реакция десинхронизации), свидетельствующими об активированном состоянии коры головного мозга. На основании полученных данных сложилось представление о том, что важнейшей функцией восходящей ретикулярной формации является регуляция цикла сон/бодрствование и уровня сознания.

Тормозное влияние ретикулярной формации на большой мозг изучено значительно хуже. В.Гесс (1929), Дж. Моруцци (1941) установили, что раздражением некоторых точек ретикулярной формации ствола мозга можно перевести животное из бодрствующего состояния в сонное. При этом возникает реакция десинхронизации

Г. Бремер (1935) показал

- , что если перерезать мозг между передними и задними буграми четверохолмия, то животное перестает реагировать на все виды сигналов; если же перерезку произвести между продолговатым и средним мозгом (при этом РФ сохраняет связь с передним мозгом), то животное реагирует на свет, звук и другие сигналы. Следовательно, поддержание активного анализирующего состояния мозга возможно при сохранении связи с передним мозгом.

В ретикулярной формации ствола мозга различают 2 отдела:

- Ростральный (таламический,) - ретикулярная формация на уровне промежуточного мозга;
- Каудальный (мезэнцефалический) - ретикулярная формация продолговатого мозга, моста и среднего мозга.

Каудальный отдел Р. ф. определяет диффузную, неспецифическую систему влияний на сравнительно обширные отделы и зоны головного мозга, тогда как ростральный отдел Р. ф. — специфическую систему, оказывающую относительно локальные влияния на определенные зоны коры больших полушарий.

Несмотря на многообразие форм влияния Р. ф. на деятельность нервной системы, можно выделить два основных направления воздействия ретикулярной формации:

- ретикулоспинальные влияния;
- ретикулокортикальные взаимоотношения;

Ретикулоспинальные влияния

- Ретикулоспинальные влияния носят облегчающий или тормозной характер и играют важную роль в координации простых и сложных движений, в реализации влияний психической сферы на осуществление сложной двигательной поведенческой деятельности человека.

Ретикулокортикальные взаимоотношения

- Ретикулокортикальные взаимоотношения разноплановы. Из клинической практики известно, что при поражении определенных отделов ствола головного мозга наблюдаются снижение двигательной активности, сонливость, ареактивность, нарушение смены состояний сна и бодрствования, подавление психической деятельности, т.е. снижение активирующих влияний на процессы корковой интеграции. Показано также, что раздражение определенных участков Р. ф. вызывает в обширных зонах коры больших полушарий реакцию активации. Эти данные позволили сформулировать концепцию о диффузной, восходящей, активирующей системе ретикулярной формации.

Особенности нейронов ретикулярной формации:

1. постоянная спонтанная электрическая активность - обеспечивается гуморальным влиянием и влиянием вышележащих отделов центральной нервной системы. Эта активность не имеет рефлекторного происхождения;
2. явление конвергенции - к ретикулярной формации идут импульсы по коллатералям различных проводящих путей. у нейронов ретикулярной формации высокая чувствительность к действию гуморальных факторов: биологически активных веществ, гормонов (адреналина), избытку CO_2 , недостатку O_2 и т. д.;
3. в состав ретикулярной формации входят нейроны с различными медиаторами: адренэргические, холин-, серотонин-, дофаминэргические.

- Открытие свойств Ретикулярная формация, её взаимоотношений с другими подкорковыми структурами и областями коры мозга позволило уточнить нейрофизиологические механизмы боли, сна, бодрствования, активного внимания, формирования целостных условно-рефлекторных реакций, развития различных мотивационных и эмоциональных состояний организма. Исследования Ретикулярная формация с использованием фармакологических средств открывают возможности медикаментозного лечения ряда заболеваний центральной нервной системы, обуславливают новый подход к таким важнейшим проблемам медицины, как наркоз и др.
- В РФ моста, продолговатого, среднего мозга имеются нейроны, которые реагируют на болевые раздражения, идущие от мышц или внутренних органов, что создает общее диффузное дискомфортное, не всегда четко локализуемое, болевое ощущение «тупой боли».

- РФ ствола мозга имеет прямое отношение к регуляции мышечного тонуса, поскольку на РФ ствола мозга поступают сигналы от зрительного и вестибулярного анализаторов и мозжечка. От РФ к мотонейронам спинного мозга и ядер черепных нервов поступают сигналы, организующие положение головы, туловища и т. д.
- РФ ствола мозга участвует в передаче информации от коры большого мозга, спинного мозга к мозжечку и, наоборот, от мозжечка к этим же системам. Функция данных связей заключается в подготовке и реализации моторики, связанной с привыканием, ориентировочными реакциями, болевыми реакциями, организацией ходьбы, движениями глаз.
- Ретикулярная формация оказывает влияние не только на рефлекторные движения (физические рефлексy), но и на тонус скелетной мускулатуры (тонические рефлексy).



Нарушения функции Р. ф. развиваются главным образом вследствие поражений ее ядер или афферентных и эфферентных связей на различных уровнях, проявляются в виде расстройств движения, нарушений сна, сознания, вегетативной дисфункции.

ИТОГ

- 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.
- Сетевое строение обеспечивает высокую надежность функционирования РФ, устойчивость к повреждающим воздействиям, так как локальные повреждения всегда компенсируются за счет сохранившихся элементов сети. С другой стороны, высокая надежность функционирования РФ обеспечивается тем, что раздражение любой из ее частей отражается на активности всей РФ данной структуры за счет диффузности связей.
- 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.