

**ЛЕКЦІЯ № 9**  
**з курсу «Фізіологічні механізми регуляції**  
**гомеостазу» на тему: «РОЛЬ ВНС У МЕХАНІЗМАХ**  
**РЕГУЛЯЦІЇ ГОМЕОСТАЗУ»**

Викладач курсу: доцент кафедри  
фізіології, імунології і біохімії з курсом  
цивільного захисту та медицини  
Григорова Наталя Володимирівна

# ПЛАН

1. Функціональні особливості вегетативної нервової системи та її відділи.
2. Вегетативні синапси та їх властивості.
3. Інтраорганна (метасимпатична) нервова система та тканинні рецептори.
4. Взаємозв'язки симпатичної і парасимпатичної регуляції функцій.
5. Види вегетативних рефлексів.
6. Вищі центри вегетативної регуляції.

# РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Белан С. М., Карвацький І. М., Шевчук В. Г. Фізіологія : навч. посіб. Київ : Книга плюс, 2021. 172 с.
2. Ганонг В. Ф. Фізіологія людини / пер. з англ.; наук. ред.: М. Гжегоцький, В. Шевчук, О. Заячківська. Львів : БаК, 2002. 784 с.
3. Голл Дж. Е., Голл М. Е. Медична фізіологія за Ґайтоном і Голлом / пер. з англ. Київ : Медицина, 2022. 648 с.
4. Клінічна фізіологія : підручник / за заг. ред. К. В. Тарасової. 2-е вид., перероб. і доп. Київ : Медицина, 2022. 776 с.
5. Медична фізіологія за Ґайтоном і Голлом : підручник : пер. з англ. 14-го вид. : у 2 т. / Дж. Е. Голл, М. Е. Голл; наук. ред. пер.: К. Тарасова, І. Міщенко. Київ : ВСВ Медицина, 2022. Т. 1. 634 с.
6. Фізіологія : підручник / за ред. В. Г. Шевчука. 5-те вид. Вінниця : Нова книга, 2021. 448 с.
7. Філімонов В. І. Фізіологія людини : підручник. 4-е вид. Київ : Медицина, 2021. 488 с.
8. Яремко Є. О., Вовканич Л. С., Бергтраум Д. І., Коритко З. І., Музика Ф. В. Фізіологія людини : навч. посіб. 2-ге вид., допов. Львів : ЛДУФК, 2013. 207 с.

# 1. Функціональні особливості вегетативної нервової системи та її відділи

**Вегетативна нервова система (ВНС)** – це частина нервової системи, яка регулює роботу внутрішніх органів, просвіт судин, обмін речовин і енергії, що забезпечують гомеостаз. Автономною вегетативну частину нервової системи називають через те, що вона не підконтрольна свідомості людини і в мозковій корі не виявлені її вищі центри.

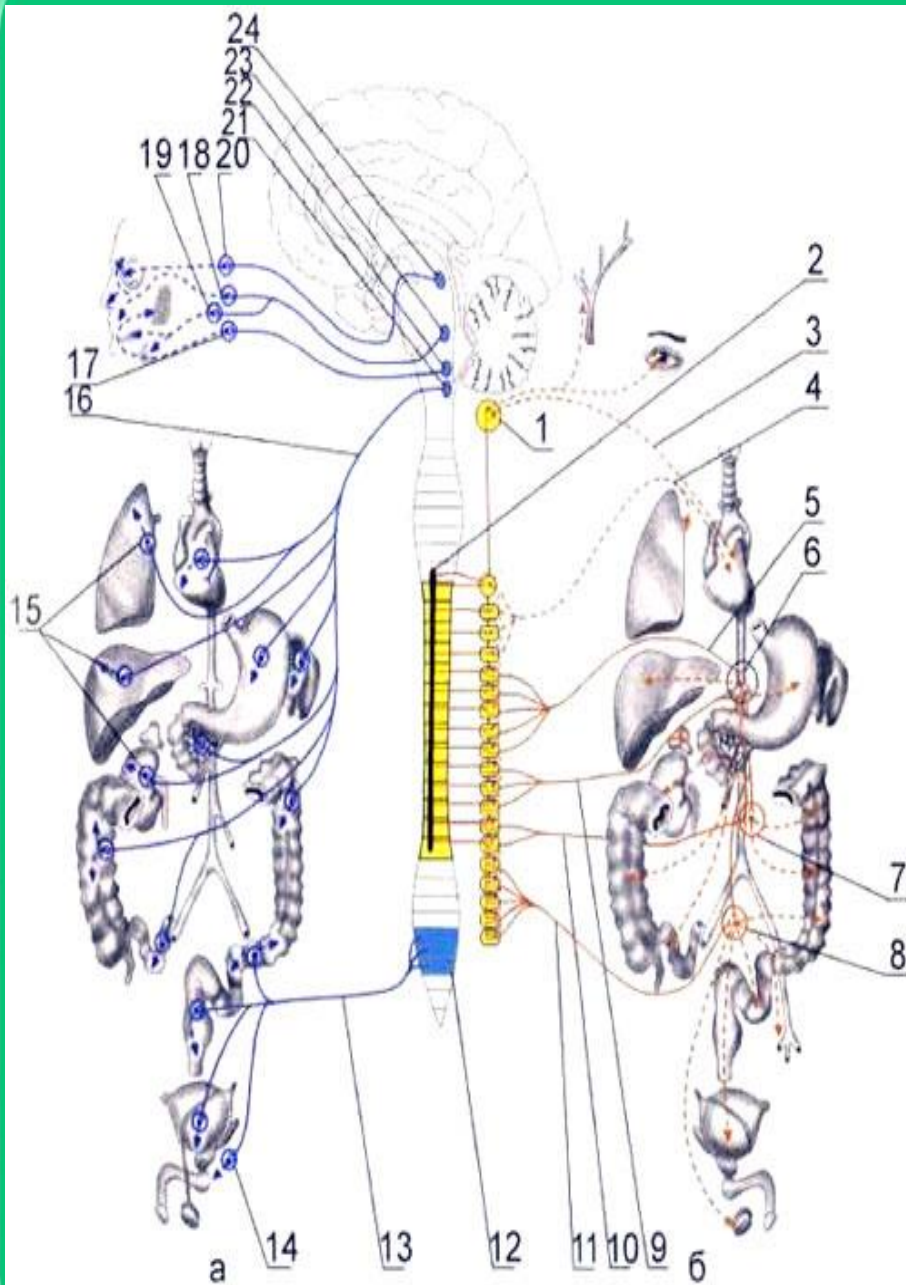
На підставі функціонального антагонізму та морфологічних відмінностей ВНС поділяють на симпатичну та парасимпатичну. ВНС має центральну та периферичну частини. **Центральна частина** – вищі та нижчі центри симпатичного та парасимпатичного відділів. **Вищі центри** розташовані в гіпоталамусі, вони контролюються лімбічною системою (вісцеральним мозком).

**Нижчі центри** симпатичного відділу ВНС розташовані в бічних рогах спинного мозку від VII шийного до III поперекового сегмента, парасимпатичного відділу – в стовбуровій частині головного мозку (парасимпатичні ядра окорухового, лицевого, язиковоглоткового та блукаючого нервів) і в бічних рогах II–IV крижових сегментів спинного мозку.

**Периферичні відділи** вегетативної нервової системи представлені нервовими стовбурами, вузлами і сплетеннями. Регуляція вісцеральних функцій здійснюється ВНС за допомогою **рефлексів**, які отримали назву **вегетативних**. Структурною основою вегетативних рефлексів, як і соматичних, є рефлекторна дуга (або зі зворотним зв'язком – кільце).

Відмінною особливістю вегетативних рефлекторних дуг є наявність двох ефекторних нейронів, у той час як у рефлекторних дугах соматичного відділу нервової системи є один ефекторний нейрон.

Вегетативна реакція на подразники на відміну від соматичної носить повільний і тривалий характер.

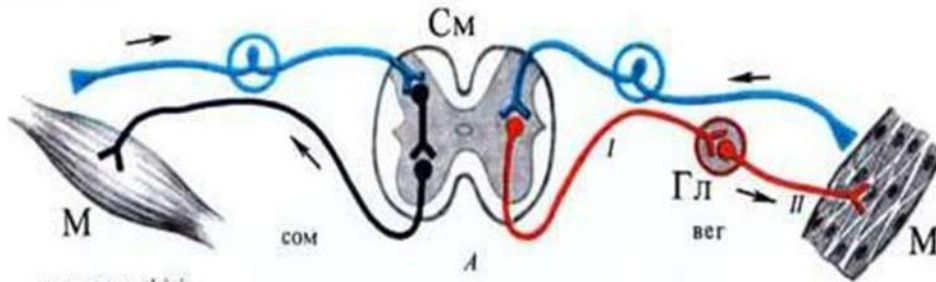


**Вегетативна іннервація внутрішніх органів:** а - парасимпатична частина, б - симпатична частина: 1 - верхній шийний вузол; 2 - латеральне проміжне ядро; 3 - верхній шийний серцевий нерв; 4 - грудні серцеві і легеневі нерви, 5 - великий черевний нерв; 6 – черевне сплетення; 7 - нижнє брижове сплетення; 8 - верхній і нижній підчеревні сплетення; 9 - малий черевний нерв; 10 - поперекові черевні нерви; 11 - крижові черевні нерви; 12 - парасимпатичні ядра крижових сегментів; 13 - тазові черевні нерви; 14 - тазові вузли; 15 - парасимпатичні вузли; 16 - блукаючий нерв; 17 - вушний вузол, 18 - піднижньощелепний вузол; 19 - крилопіднебінний вузол; 20 - війковий вузол, 21 - парасимпатичне ядро блукаючого нерва; 22 - парасимпатичне ядро язиковоглоткового нерва, 23 - парасимпатичне ядро лицевого нерва; 24 – парасимпатичне ядро окорухового нерва (по М.Р. Сапіну).

Особливістю ВНС є локалізація еферентної нейрона нервового центру, винесеного за межі центральної нервової системи і розташованого у вегетативних гангліях. У нервових центрах соматичних рефлексів і вставні, і еферентні нейрони розташовані в межах мозку, у вегетативних центрах вставні нейрони локалізовані в мозку, а еферентні – в ганглії. Для симпатичного відділу це превертебральні ганглії і симпатичні стовбури, що лежать по обидва боки хребетного стовпа, для парасимпатичного відділу – паравертебральні ганглії і нервові вузли, що лежать поблизу органів іннервації.

Нервові провідники, що відходять від вставних нейронів мозку та виходять у напрямку до гангліїв, отримали назву **прегангліонарних**, вони утворюють **синапси** на еферентних нейронах ганглія, тому і ці синапси називають **прегангліонарними**. Еферентні нервові провідники, що відходять від нейронів гангліїв, називають **постгангліонарними**, вони утворюють синапси на клітинах органів регуляції, або ефекторів, і ці **синапси** також називають **постгангліонарними**. Тому в симпатичному відділі прегангліонарні нервові волокна, як правило, короткі, а постгангліонарні – довгі. У парасимпатичному відділу, навпаки, прегангліонарні волокна, як правило, довгі, а постгангліонарні – короткі.

# Схема рефлекторних дуг



nn. sympathici



Превентраль-  
ный ганглий    Паравентраль-  
ный ганглий

Постганглионарный нейрон-  
в превентральном ганглии



Постганглионарный нейрон-  
в паравентральном ганглии



Постганглионарный нейрон  
отсутствует

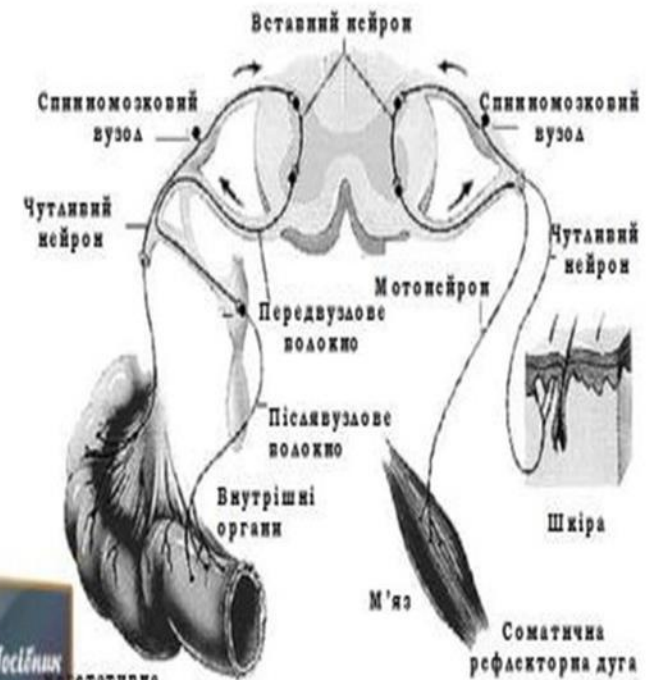
n. vagus



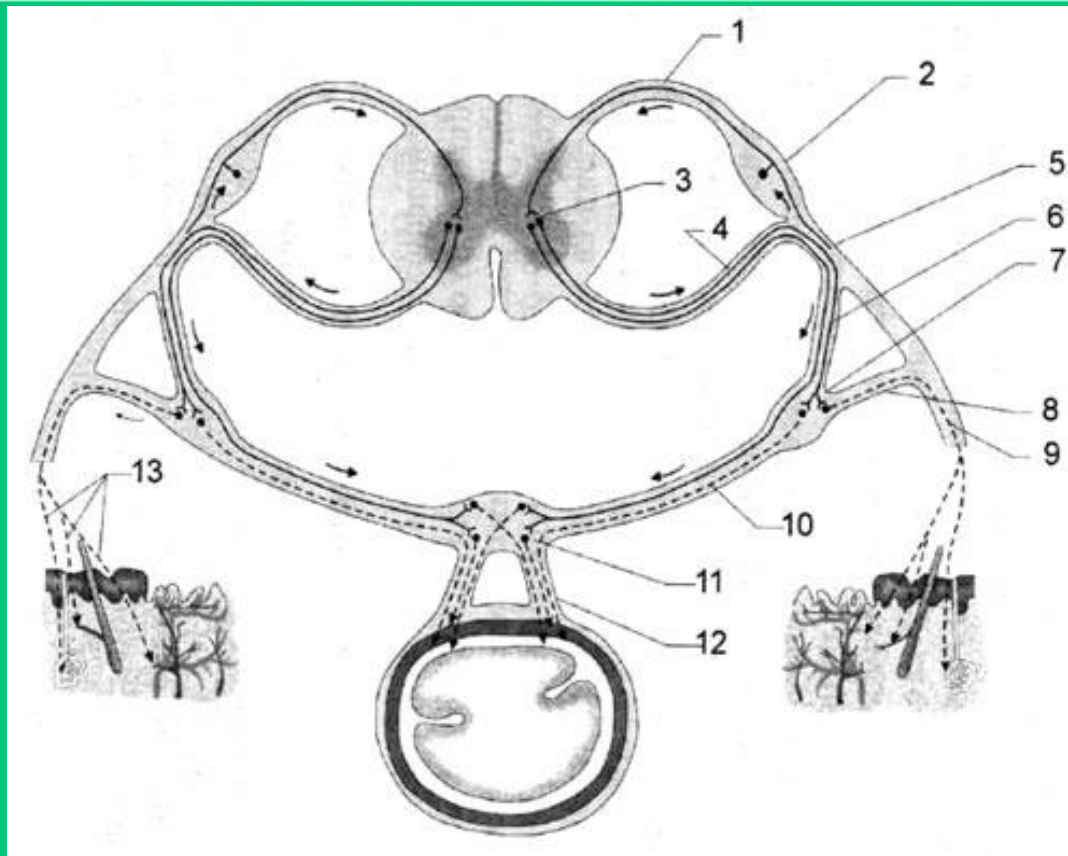
Постганглионарный нейрон-  
в интрамуральном ганглии

Б

## Будова вегетативної і соматичної рефлекторних дуг







**Схема вегетативної рефлекторної дуги:** 1 - чутливий задній корінець; 2 - спинномозковий вузол; 3 - бічні роги спинного мозку; 4 - прегангліонарні волокна в складі переднього корінця; 5 - спинномозковий нерв; 6 - білі сполучні гілки; 7 - біляхребтові вузли; 8 - сіра сполучна гілка; 9 - постгангліонарні волокна в складі спинномозкового нерва; 10 - постгангліонарні волокна в складі нутрощевого нерва; 11 - автономний ганглії вузол; 12 - постгангліонарні волокна в складі вісцеральних і судинних сплетень; 13 - постгангліонарні волокна до кровоносних судинах (по М.Р. Сапіну).

Рецептори вегетативних рефлексів розташовуються у внутрішніх органах, стінках кровоносних і лімфатичних судин, шкіри і навіть м'язах і зветься **інтероцепторами**.  
Всі вони відносяться до первинночутливих рецепторів, тобто є кінцевими утворами аферентних нервових волокон. Аферентні волокна проходять до нервових центрів або в складі вегетативних нервів, що містять як аферентні, так і еферентні провідники (наприклад, блукаючий нерв), або в складі соматичних аферентних нервів від м'язів і шкіри, тому такі **нерви** називають ще **змішаними**.

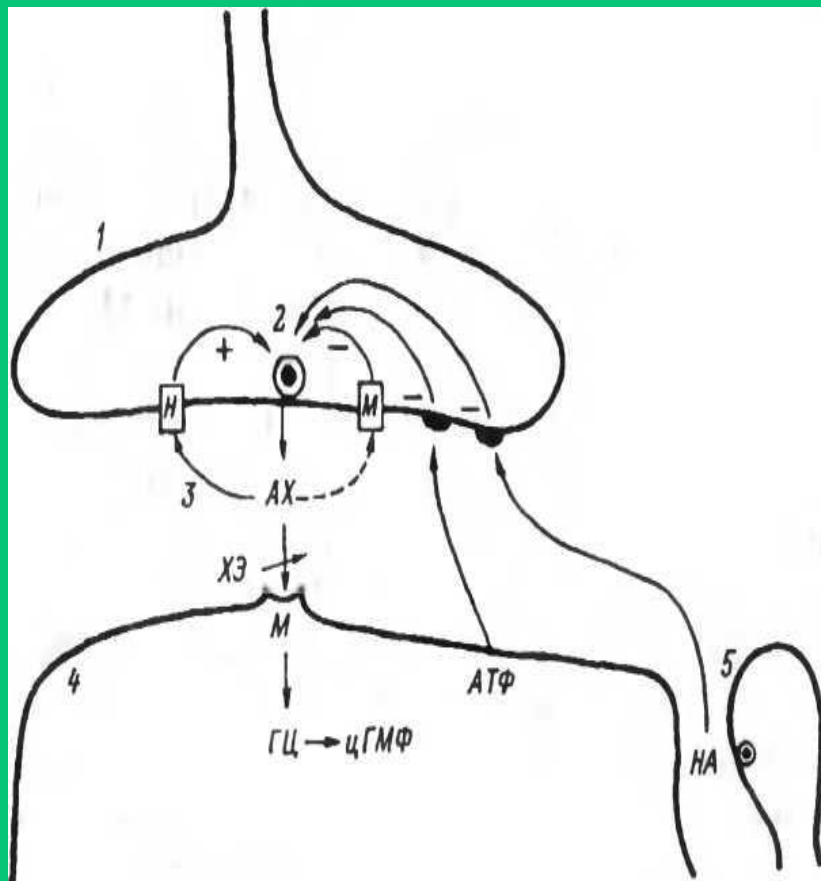
У ЦНС аферентні провідники утворюють значне число синапсів на вставних нейронах, при цьому за рахунок значної дивергенції інформація, що надходить, перемикається не тільки по напрямку еферентних нейронів гангліїв, а й на висхідному шляху до вищих вегетативних центрів головного мозку, корі великих півкуль і на нейрони соматичних рефлексорних дуг. Це забезпечує інтеграцію вегетативних рефлексів між собою і з соматичними рефlekсами для забезпечення соматичних функцій.

Прегангліонарні провідники симпатичної нервової системи залишають спинний мозок у складі передніх корінців сегментів спинного мозку і через білі сполучні гілки входять у превертебральні ганглії і симпатичні, або прикордонні, стовбури, де утворюють прегангліонарні синапси на нейронах гангліїв. Прегангліонарні провідники парасимпатичної нервової системи виходять із центрів краніального відділу в складі черепно-мозкових нервів. Постгангліонарні еферентні провідники симпатичного відділу, залишаючи ганглії, або входять в соматичні нерви через сірі сполучні гілки і в їх складі проходять до ефекторів, або утворюють самостійні симпатичні нерви. Короткі постгангліонарні парасимпатичні волокна розгалужуються в товщі самого органу, утворюючи синапси. Відмінною рисою еферентної вегетативної іннервації є мало виражена сегментарність. Постгангліонарні еферентні нерви містять тонкі (тип С) повільно провідні немієлізовані волокна. Еферентні симпатичні волокна іннервують практично всі без винятку тканини і органи, тоді як парасимпатичні волокна не іннервують скелетні м'язи, матку, головний мозок, кровоносні судини шкіри, черевної порожнини і м'язів, органи чуття і мозкову речовину надниркових залоз.

## 2. Вегетативні синапси та їх властивості

**Прегангліонарні синапси** утворюються нервовими відростками вставних нейронів вегетативних центрів на нервових клітинах вегетативних гангліїв. Число нейронів у вегетативному ганглії дуже велике і в 2-30 разів перевищує кількість прегангліонарних провідників, які входять до гангліїв. Тому кожне прегангліонарне волокно розгалужується і утворює синапси на декількох нейронах ганглія. У той же час, на кожному нейроні ганглія є численні синапси різних прегангліонарних волокон. Ці особливості забезпечують нейронам гангліїв високу здатність до просторової і часової сумації збудження.

Медіатором у всіх прегангліонарних синапсах і симпатичного, і парасимпатичного відділів ВНС є ацетилхолін. Хімічні клітинні рецептори постсинаптичної мембрани, що зв'язують ацетилхолін, називають **холінорецепторами** і відносять у прегангліонарних синапсах до нікотинчутливих, так як вони активуються ніотином (***H-холінорецептори***).



**Парасимпатичний синапс і його регуляція:** 1 - пресинаптичне закінчення, 2 - синаптичний пухирець, 3 - синаптична щілина з квантами ацетилхоліну (АХ), 4 - постсинаптична мембрана ефektorних клітини, 5 - поруч розташований адренергічний синапс. М - мускаринові холінорецептор, Н - нікотинівий холінорецептор, ХЕ - холінестераза, ГЦ-цГМФ - система вторинного посередника: гуанілатциклаза - циклічний гуанозинмонофосфат, НА - норадреналін, (+) - стимуляція вивільнення медіатора, (-) - пригнічене звільнення медіатора.

Постгангліонарні, або периферичні, синапси утворені еферентним провідником на ефекторі, відрізняються у двох описаних відділах ВНС. Симпатичні синапси утворюються не тільки в області численних кінцевих розгалужень симпатичного нерва, як у всіх інших нервових волокон, а й у мембран **варикозів** – численних розширень периферичних ділянок симпатичних волокон в області іннервуємих тканин. Варикози також містять синаптичні пухирці з медіатором, хоча і в менших концентраціях, ніж термінальні закінчення.

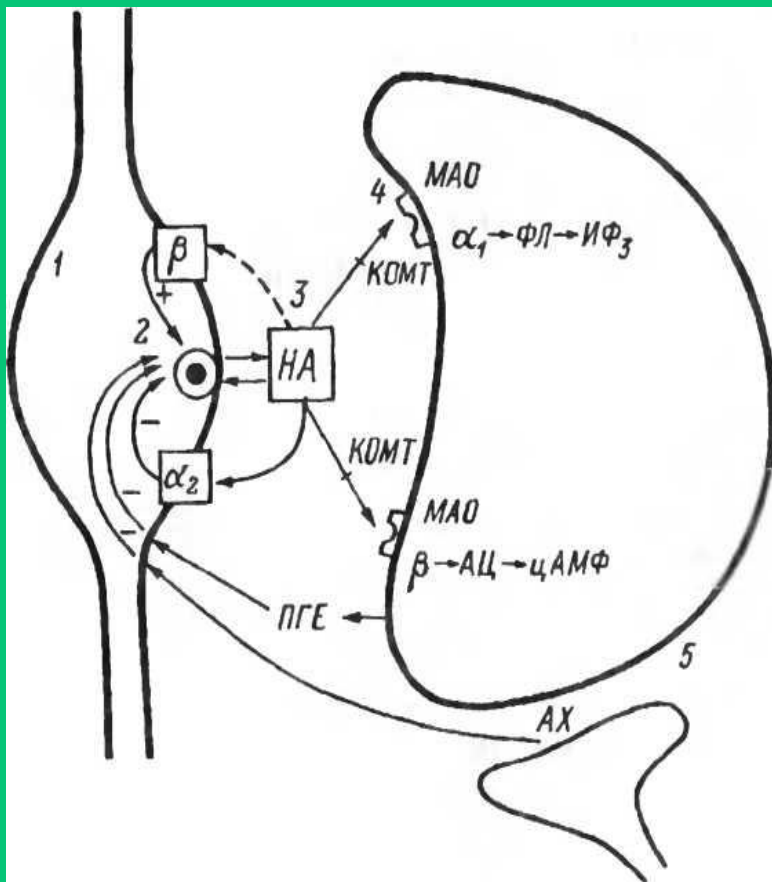
Розрізняють два типи **адренорецепторів** – альфа і бета, кожний з яких ділять на два підтипи – 1 і 2. Невелика частина симпатичних синапсів використовує медіатор ацетилхолін і такі синапси називають холінергічними, а рецептори – холінорецепторами. Холінергічні синапси симпатичної нервової системи виявлені в потових залозах. В адренергічних синапсах крім норадреналіну в суттєво менших кількостях містяться адреналін і дофамін, також відносяться до катехоламінів, тому медіаторна речовина у вигляді суміші трьох сполук раніше називали симпатином.

Кількість альфа-1 і бета-адренорецепторів у різних тканинах неоднаково, наприклад, в гладеньких м'язах артеріальних судин внутрішніх органів переважають альфа-адренорецептори, а в клітинах міокарда – бета-адренорецептори.

Бета-адренорецептори, також як і альфа-, ділять на 2 підтипи: бета-1 і бета-2. Бета-1-адренорецептори знаходяться в серцевому м'язі і їх стимуляція забезпечує активацію основних фізіологічних властивостей міокарда (автоматії, збудливості, провідності і скоротливості). Бета-2-адренорецептори розташовані в гладеньких м'язах артеріальних судин, особливо скелетних м'язів, коронарних артерій, бронхів, матки, сечового міхура і їх стимуляція викликає гальмівний ефект у вигляді розслаблення гладеньких м'язів.

Симпатична нервова система є найважливішим регулятором обміну речовин в організмі. Вона в основному гальмує анаболічні процеси (синтез речовин) і активізує катаболічні (розщеплення речовин), що сприяє підвищенню рівня енергетичного забезпечення тканин під час неспання організму та при формуванні пристосувальних реакцій.

З метаболічними ефектами симпатичної нервової системи пов'язана її трофічна дія на тканини.



**Симпатичний синапс і його регуляція:** 1 - синаптична везикула, 2 – синаптична пухирець, 3 - синаптична щілина, 4 - постсинаптична мембрана ефektorних клітини, 5 - поруч розташований холінергічний синапс. НА - норадреналін, MAO - моноаміноксидаза, КОМТ - катехол-О-метилтрансфераза (руйнують норадреналін ферменти). ФО-ІФ - система вторинних посередників: Фосфоліпаза С-інозитол-3-фосфат; АЦ-цАМФ - система вторинних посередників: аденилатциклаза-циклічний аденозинмонофосфат; α<sub>1</sub>, α<sub>2</sub>, β адренорецептори. (+) – стимуляція вивільнення медіатора, (-) - пригнічення вивільнення медіатора.



Класичним експериментальним підтвердженням трофічного впливу симпатичної нервової системи є **феномен Орбелі-Гінецинського**, суть якого полягає в наступному.

Реєструється амплітуда скорочень литкового м'яза жаби при подразненні передніх корінців спинного мозку, що його іннервують. Поступово розвивається стомлення і амплітуда скорочень падає. Якщо в цей момент провести подразнення симпатичного стовбура в цій області, то амплітуда скорочень відновлюється, тобто стомлення зникає. Вважають, що норадреналін, що виділяється з закінчень симпатичних постгангліонарів судинних сплетень, активуючи специфічні рецептори мембрани м'язових волокон, запускає каскад хімічних реакцій у цитоплазмі, що прискорюють її обмінні (трофічні) процеси. Надалі було встановлено, що подразнення симпатичних нервів покращує не тільки функціональні характеристики скелетних м'язів, але підвищує збудливість периферичних рецепторів і структур ЦНС.

Парасимпатичні постгангліонарні або периферичні синапси використовують в якості медіатора ацетилхолін, який знаходиться в аксоплазмі і синаптичних бульбашках пресинаптичних терміналей.

### 3. Інтраорганна (метасимпатична) нервова система та тканинні рецептори

Внутрішні органи після екстраорганної денервації – перерізання симпатичних і парасимпатичних нервів, продовжують функціонувати. Спочатку спостерігаються незначні дистрофічні явища, які швидко зникають. Через кілька тижнів чутливість внутрішніх органів до біологічно активних речовин і в першу чергу до медіаторів підвищується, їх функція поліпшується. Багато внутрішніх органів продовжують функціонувати, будучи ізольованими, перебуваючи в фізіологічному розчині: скорочуються перфузуєме серце, сечоводи, жовчний міхур, кишечник.

У травному тракті після перерізання симпатичних і парасимпатичних шляхів зберігаються всі види рухової активності: перистальтика, ритмічна сегментація, маятникоподібні рухи, триває всмоктування. Рухова активність травних органів після перерізання їх нервів регулюється рефлексорними дугами, що замикаються в межах м'язового і підслизового сплетень його стінок, а також в екстраорганних гангліях. Порушення аферентних нейронів кишкової стінки й дією харчової грудки призводить до виникнення рефлексів, при яких харчова грудка просувається в каудальному напрямку шляхом скорочення м'язів оральної ділянки кишки і одночасного розслаблення каудальної ділянки.

Дуги цих двох рефлексів, що обумовлюють перистальтику, лежать у межах стінки кишечника. Гальмівні нейрони цих дуг не є ні холінергічними, ні адренергічними; можливо, їх медіатором слугує АТФ.

Збудливі нейрони виділяють ацетилхолін, хоча не виключено, що їх дія може бути опосередкована й іншими медіаторами, наприклад серотоніном. Є спонтанно активні еферентні нейрони; на них можуть конвергувати інтра- і екстраорганні нервові волокна.

**Інтраорганна (метасимпатична) нервова система** містить всі елементи рефлекторної дуги: аферентний, вставний і ефекторний нейрони. Чутливі інтрамуральні нейрони – клітини Догеля II типу; вони утворюють першу ланку – рецептор, і другу – аферентний шлях рефлекторної дуги. Показано наявність механо-, хемо- і термочутливих клітин. Виявлені тонічні нейрони, що швидко і повільно адаптуються, збуджують і гальмують скорочення кишки.

На одну і ту ж клітину інтрамуральних гангліїв конвергують міжгангліонарні (вставні) і екстраорганні (постгангліонарні симпатичні і прегангліонарні парасимпатичні волокна). Парасимпатичні прегангліонарні волокна утворюють синапси на збудливих і, мабуть, гальмівних нейронах.

В інтраорганній нервовій системі багатий набір медіаторів і відповідних рецепторів. Тільки в ентеральній її частині функціонує близько 20 різних медіаторів і модуляторів. Найбільш вивчені ацетилхолін, катехоламіни, серотонін, ГАМК, пептиди, АТФ. Зокрема, серотонін виявлені в різних тканинах організму тварин. Однак найбільше серотоніну (90% від його загальної кількості, що міститься в організмі) припадає на **ентерохромафінні клітини травного тракту**. Серотонін викликає скорочення гладких м'язів внутрішніх органів, у тому числі кровоносних судин і бронхів. При прямій дії серотоніну зростає сила серцевих скорочень, хоча цей ефект маскується рефлексорними барорецептивними впливами протилежного напрямку. У центральному і периферичному відділах нервової системи виявлено кілька типів серотонінорецепторів: 5-HT<sub>1</sub>, -5-HT<sub>2</sub> (S<sub>1</sub>, – S<sub>2</sub> – по першій букві назви медіатора по аналогії з назвою гістамінорецепторів – H<sub>1</sub>, і H<sub>2</sub>, дофамінорецепторів – D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, пуринорецепторів – P<sub>1</sub>, і P<sub>2</sub>, N- і M-холинорецепторів). S<sub>1</sub>, j-рецептори знаходяться в гладенькому м'язі шлунково-кишкового тракту, S<sub>j</sub>-рецептори – у вегетативних гангліях, S<sub>4</sub>, s-рецептори виявлені в ЦНС. Установлено наявність не тільки пост-, а й пресинаптичних серотонінорецепторів.

## 4. Взаємозв'язки симпатичної і парасимпатичної регуляції функцій

Еволюційно більш древнім є парасимпатичний відділ, і він має більшу автономію, ніж симпатичний. Нейрони і нервові волокна, що утворюють сплетення в стінках порожнистих внутрішніх органів, таких як серце, шлунок, кишечник та ін., – це найбільш автономна частина вегетативної нервової системи.

Оскільки більшість ефектів симпатичної і парасимпатичної нервової регуляції є протилежними (табл.), їх взаємовідносини характеризують іноді як антагоністичні. Разом з тим, існуючі взаємозв'язки між вищими вегетативними центрами і навіть на рівні постгангліонарних синапсів у тканинах, які отримують подвійну іннервацію, дозволяють застосовувати поняття про **реципрокную регуляцію**. Прикладом реципрокних взаємин на рівні ефектора є акцентований антагонізм або взаємно посилююча протидія. Так, завдяки близькому розташуванню симпатичних і парасимпатичних синапсів на клітинах міокарда, відбувається взаємодія між ними як на рівні пресинаптичних, так і постсинаптичних мембран.

Зміна функцій ефекторів при стимуляції симпатичних і парасимпатичних нервів

Орган (система)	Симпатичні ефекти	Парасимпатичні ефекти
<u>Серце:</u> частота скорочень сила скорочень	збільшення збільшення	зменшення зменшення
<u>Травний тракт:</u> сфінктери інші гладкі м'язи слинні залози парієнтальні клітини шлунка головні клітини шлунка підшлункова секреція	скорочення розслаблення секреція зниження секреції секреція зниження секреції	розслаблення скорочення секреція секреція секреція секреція
<u>Бронхіальні м'язи</u>	розслаблення	скорочення
<u>Сечовий міхур:</u> детрузор внутрішній сфінктер	розслаблення скорочення	скорочення —
<u>Шкіра:</u> судини потові залози піломоторні м'язи	звуження секреція скорочення	— — —
<u>Судини скелетних м'язів</u>	розширення	—



Симпатичному відділу нервової системи належить провідна роль у реалізації пристосувальних реакцій організму при охолодженні і перегріванні, інтенсивних фізичних і психологічних навантаженнях, при голодуванні. Витрачені при цьому енергетичні запаси відновлюються за участю парасимпатичної нервової системи. Симпатичний і парасимпатичний відділи вегетативної нервової системи постійно знаходяться в стані тієї чи іншої міри активності (тону), завдяки чому підтримується певна активність функціонування іннервуємих органів.

Ефекти парасимпатичної регуляції переважають в нічні години і проявляються у вигляді стимуляції анаболічних і гальмуванні катаболічних процесів обміну речовин. Парасимпатичний відділ вегетативної нервової системи забезпечує підтримання гомеостазу в організмі в той час, як симпатична активація нерідко викликає зміни параметрів тих чи інших показників, наприклад, підвищення в крові рівня глюкози і жирних кислот для збільшення енергозабезпечення тканин, затримку в організмі води і ін.

Однак, взаємодія парасимпатичної і симпатичної нервової системи може бути не тільки по типу антагонізму, а й синергізму. Так, наприклад обидва відділу викликають підвищення слиновиділення. Найбільш яскраво синергізм проявляється у впливі на трофіку тканин. Взагалі, підвищення тону одного відділу вегетативної нервової системи зазвичай викликає приріст активності іншого відділу. Взаємодія двох відділів проявляється і при реалізації адаптивних реакцій, коли симпатична нервова система забезпечує швидку «аварійну» мобілізацію енергетичних ресурсів активує функціональні відповіді на подразники, а парасимпатична – коригує і підтримує гомеостаз, забезпечуючи резерви для аварійної регуляції. Тому вважається, що **симпатичні впливи забезпечують ерготропну регуляцію пристосування, а парасимпатичні – трофотропну регуляцію.**



## 5. Види вегетативних рефлексів

Вегетативні рефлекси по характеру взаємозв'язків аферентної і еферентної ланок, а також внутрішньоцентральних взаємин прийнято поділяти на:

- 1) **вісцеро-вісцеральні**, коли і аферентна і еферентна ланки, тобто початок і ефект рефлексу відносяться до внутрішніх органів або внутрішнього середовища (гастро-дуоденальний, гастро-кардіальний, ангиокардіальний і т.п.);
- 2) **вісцеро-соматичні**, коли рефлекс, який починається подразненням інтероцепторів за рахунок асоціативних зв'язків нервових центрів, реалізується у вигляді соматичного ефекту. Наприклад, при подразненні хеморецепторів каротидного синуса надлишком вуглекислоти посилюється діяльність дихальних міжреберних м'язів і дихання частішає;
- 3) **вісцеро-сенсорні** - зміна сенсорної інформації від екстероцепторів при подразненні інтероцепторів. Наприклад, при кисневому голодуванні міокарда має місце так званий **відбитий біль** у ділянках шкіри (**зони Хедда**), які отримують сенсорні провідники з тих же сегментів спинного мозку;

4) **сомато-вісцеральні**, коли при подразненні аферентних входів соматичного рефлексу реалізується вегетативний рефлекс. Наприклад, при термічному подразненні шкіри розширюються шкірні судини і звужуються судини органів черевної порожнини. До сомато-вегетативних рефлексів належить і рефлекс Даньїні-Ашнера - уповільнення пульсу при натисканні на очні яблука.

За рівнем замикання рефлекторної дуги розрізняють центральні (різного рівня) і периферичні рефлекси, які поділяються на **інтра- і екстраорганні**. Дуга екстраорганного периферичного рефлексу замикається в превертебральних симпатичних гангліях. Вегетативні рефлекси поділяють також на **сегментарні**, тобто реалізовані спинним мозком і стовбуровими структурами головного мозку, і **надсегментарні**, реалізація яких забезпечується вищими центрами вегетативної регуляції, розташованими в надсегментарних структурах головного мозку.

## 6. Вищі центри вегетативної регуляції

Крім описаних торако-люмбальних і краніо-сакральних центрів замикання вегетативних рефлексів, у структурах головного мозку є велика кількість взаємопов'язаних утворів, які змінюють вегетативну нервову діяльність в залежності від потреб організму. Виділяють три фізіологічних рівня центральної регуляції вегетативних рефлексів.

**Перший рівень регуляції** забезпечує інтеграцію симпатичних і парасимпатичних рефлексів з метою підтримки вегетативного гомеостазу при відсутності сильних впливів, що збурюють зовнішнє середовище і рухову активність. Цей базальний рівень інтеграції забезпечується центрами, розташованими в ділянці стовбура мозку та гіпоталамуса. У стовбурових відділах головного мозку розташовуються серцево-судинний і дихальний центри, центри ковтання, слиновиділення, чхання, блювання і т.п.

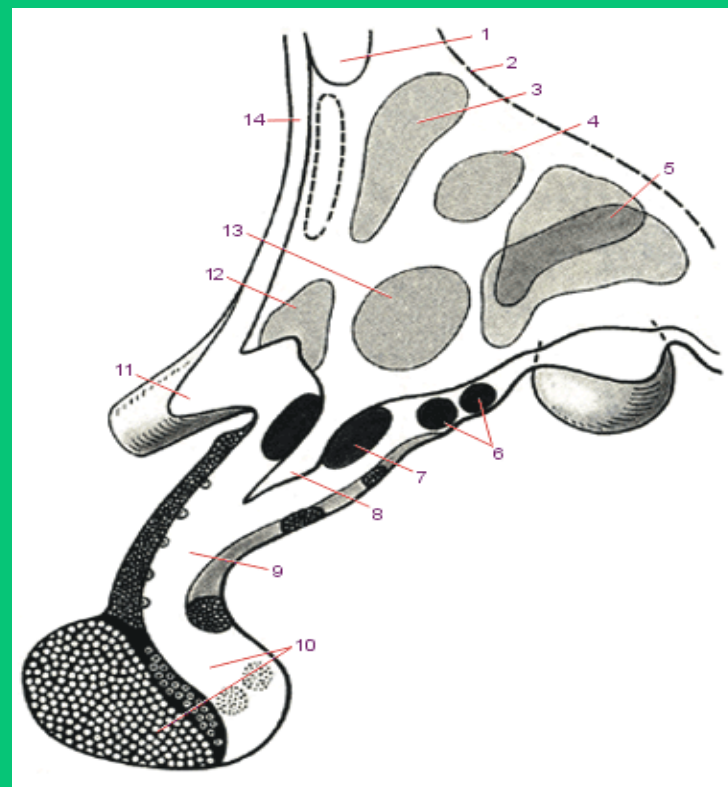
**Гіпоталамус** – вищий вегетативний центр, являє собою невеликий відділ головного мозку масою близько 5 г; містить до 50 пар ядер, які об'єднуються в 4 групи: преоптичну передню, середню, зовнішню, задню. Організація аферентних і еферентних зв'язків гіпоталамуса свідчить про те, що він є центром інтеграції вегетативних і соматичних функцій. Гіпоталамічні структури зумовлюють якість вегетативного забезпечення тієї чи іншої конкретної соматичної діяльності організму, приводячи режими роботи вегетативних ефекторів, параметри обміну речовин у відповідність з поточними потребами організму.



## Гіпоталамус має ряд структурно-функціональних особливостей.

1. Широкість нервових і гуморальних зв'язків з іншими ділянками ЦНС. Аферентні сигнали від поверхні тіла і внутрішніх органів надходять у гіпоталамус по висхідним шляхам через середній мозок і таламус. Еферентні зв'язки гіпоталамуса з вегетативними і соматичними ядрами стовбура мозку і спинного мозку утворені полісинаптичними шляхами, що йдуть в складі ретикулярної формації. Гіпоталамус має двосторонні зв'язки з лімбічною системою, з корою великого мозку, з центральною сірою речовиною середнього мозку. Особливістю зв'язків гіпоталамуса з іншими відділами ЦНС є те, що ці зв'язки здійснюються не тільки нервовими, але і нейросекреторними клітинами, аксони яких йдуть в лімбічну систему, таламус, довгастий мозок. Нейропептиди цих клітин (опіоїди, речовина П, соматостатин, нейротензин) виконують медіаторну і модулюючу функції.

2. Гіпоталамус здатний безпосередньо вловлювати зміни хімічного складу крові і цереброспінальній рідині. Це досягається, по-перше, за рахунок потужної мережі капілярів (до 2900 капілярів / мм<sup>2</sup>) і їх виключно високої проникності; по-друге, за рахунок того, що в гіпоталамусі є клітини, вибірково чутливі до змін параметрів крові. Наприклад, гіпоталамічні нейрони чутливі до відхилень рН крові, вмісту іонів, особливо K<sup>+</sup> і Na<sup>+</sup>, P<sub>O2</sub> і PCO<sub>2</sub>.

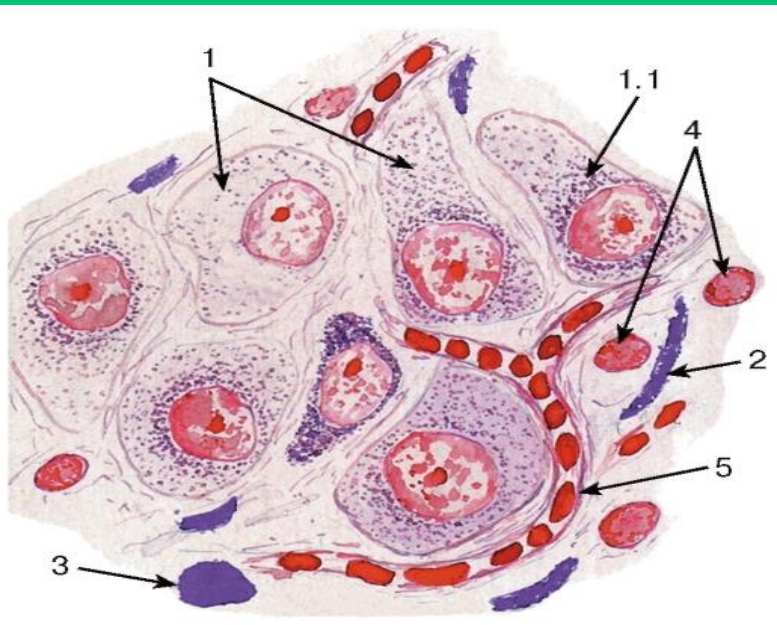


1. Передня спайка.
2. Гіпоталамічна борозна.
3. Паравентрикулярне ядро.
4. Дорсомедіальне (верхнемедіальне) гіпоталамічне ядро.
5. Група ядер заднього гіпоталамуса.
6. Ядра сірого горба.
7. Ядро лійки.
8. Заглиблення лійки.
9. Лійка.
10. Гіпофіз.
11. Перехрест зорових нервів.
12. Оптичне (надзорове) ядро.
13. Переднє гіпоталамічне ядро.
14. Термінальна пластинка.

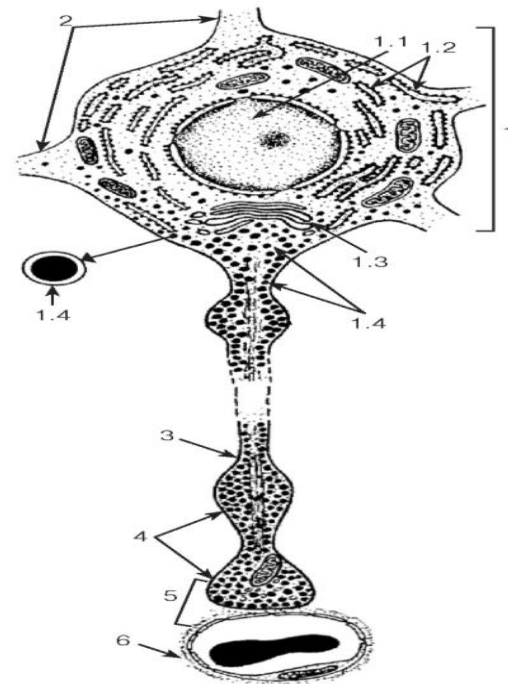
У супраоптичному ядрі містяться клітини, чутливі до зміни осмотичного тиску крові, в передньому гіпоталамусі – вмісту статевих гормонів, у вентромедіальному ядрі – концентрації глюкози. Є клітини, що сприймають зміни температури крові. Всі ці клітини фактично виконують функції рецепторів, вловлюючи зрушення констант внутрішнього середовища організму.

«Рецепторні» нейрони гіпоталамуса практично не адаптуються; вони генерують імпульси до тих пір, поки та чи інша константа організму не нормалізується в результаті адаптивної зміни роботи вегетативних ефекторів за рахунок еферентних впливів гіпоталамуса. Еферентні впливи на вегетативні ефектори гіпоталамус здійснює за допомогою симпатичної і парасимпатичної нервових систем, а також за допомогою ендокринних залоз.

3. Гіпоталамус виробляє власні гормони – ефекторні і ті, що регулюють вироблення гормонів тропних гормонів гіпофізом. Стимулюючий вплив здійснюється за допомогою рилізінг-гормонів (ліберини), а гальмівний – за допомогою гальмівних гормонів (статини). Гормони гіпоталамуса вивільняються з нервових відростків у ділянці серединного підвищення і через гіпоталамо-гіпофізарну портальну систему з кров'ю надходять до аденогіпофіза.



**Нейроендокринні клітини  
супраоптичного ядра гіпоталамуса**  
Забарвлення: паральдегід-фуксин и азан  
за Гейденгайном: 1 - нейроендокринні  
клітини в різних фазах секреторного  
циклу: 1.1 - перинуклеарне скупчення  
нейросекрета; 2 - відростки нейроендо-  
кринних клітин (нейросекреторні  
волокна) з гранулами нейросекрету;  
3 - нейросекреторне тільце (Герринга) -  
варикозне розширення аксона  
нейроендокринної клітини; 4 - ядра  
гліоцитів; 5 - кровоносний капіляр



**Схема ультраструктурної організації  
гіпоталамічної нейроендокринної  
клітини:**  
1 - перикаріон: 1.1 - ядро, 1.2 - цистерни  
гранулярної ендоплазматичної сітки, 1.3 -  
комплекс Гольджі, 1.4 - нейросекреторні  
гранули; 2 - початок дендритів; 3 - аксон з  
варикозними розширеннями; 4 – нейро-  
секреторні тільця (Герринга); 5 –  
нейросудин-ний (нейрогемальний) синапс;  
6 – кровоносний капіляр



Регуляція за принципом зворотного негативного зв'язку, в якій беруть участь медіальний гіпоталамус, гіпофіз і периферичні ендокринні залози, здійснюється навіть за відсутності впливів верхніх відділів ЦНС. Ефекторними гормонами гіпоталамуса є окситоцин і вазопресин. Вони виробляються в нейронах ядер передньої групи гіпоталамуса (супраоптичні, паравентрикулярні ядра) в неактивному стані, потім надходять в нейрогіпофіз, де активуються і потім секретуються в кров.

4. Окремі ядра гіпоталамуса виконують зазвичай декілька функцій, але у них є і основні функції. Роль різних груп ядер гіпоталамуса визначається їх зв'язком з симпатичним або парасимпатичних відділами ВНС. Подразнення передніх ядер гіпоталамуса викликає зміни в організмі, подібні до тих, які спостерігаються при активації парасимпатичної нервової системи. Зокрема, відзначені зменшення частоти серцебиття, зниження артеріального тиску, звуження зіниць і очної щілини, активація моторики шлунково-кишкового тракту, посилення активності шлункових залоз, гіпоглікемія внаслідок збільшення секреції інсуліну. Передні ядра гіпоталамуса стимулюють статеве дозрівання, регулюють процеси тепловіддачі (пошкодження центру фізичної терморегуляції веде до перегрівання організму в умовах підвищеної температури зовнішнього середовища).

Навпаки, подразнення задніх ядер гіпоталамуса супроводжується ефектами, аналогічними стимуляції симпатичної нервової системи: зростанням концентрації в крові адреналіну і норадреналіну, розширенням зіниць і очної щілини, збільшенням частоти серцевих скорочень, підвищенням кров'яного тиску, гальмуванням моторики шлунково-кишкового тракту. Задня область гіпоталамуса здійснює гальмівний вплив на статевий розвиток. Руйнування задніх ядер гіпоталамуса супроводжується порушенням обміну речовин, механізмів хімічної терморегуляції (теплоутворення).

Середня група ядер гіпоталамуса відіграє важливу роль у формуванні харчового поведінки. Стимуляція латерального ядра гіпоталамуса викликає посилення споживання їжі, а його двостороннє руйнування супроводжується афагією – відмовою від неї, що веде до виснаження і загибелі тварини. Подразнення вентромедіального ядра знижує рівень харчової мотивації, його руйнування призводить до гіперфагії – підвищеного споживання їжі, ожиріння. Подразнення ядер заднього і середнього гіпоталамуса викликає агресивну поведінку або емоції задоволення.

У гіпоталамусі локалізуються центри регуляції циклу сон-неспаня.

**Другий рівень** – забезпечує координацію соматичних і вегетативних рефлексорних актів, тобто зв'язків і відносин організму з зовнішнім середовищем з відповідним їх вегетативним забезпеченням за рахунок внутрішніх процесів життєдіяльності. Цей рівень інтеграції реалізує величезну кількість пов'язаних сомато-вегетативних рефлексів, здійснення яких координується центрами стовбура мозку, середнього мозку і ретикулярної формації, мозочка і лімбічної системи. На рівні стовбура, наприклад, локалізуються вестибулярні ядра, які отримують інформацію від рецепторів внутрішнього вуха і забезпечують регуляцію тонуусу скелетних м'язів і пози тіла при одночасній зміні їх кровопостачання.

Таламус обмежує надходження аферентної імпульсації в кору великого мозку від внутрішніх органів, забезпечуючи її більшу активність в регуляції соматичних функцій. Мозочок за допомогою симпатичної нервової системи і ендокринних залоз також бере участь в регуляції функцій внутрішніх органів. Про це свідчать результати дослідів з подразненням і видаленням окремих його структур. Так, подразнення структур мозочка викликає звуження кровоносних судин, розширення зіниці, почастишання серцебиття, зміна інтенсивності дихання, кровотворення, терморегуляторні реакції.

**Лімбічна система** включає структури давньої і старої кори (гіпокамп, періамігдалярна кора, грушоподібна звивина, енторінальна ділянка, поясна звивина) і підкіркові структури: область перегородки, мигдалеподібний комплекс, лімбічна зона середнього мозку, таламус і гіпоталамус. Подразнення окремих структур лімбічної системи може викликати зміни діяльності серцево-судинної, дихальної, травної та інших систем. Структури лімбічної системи, які беруть участь в організації мотивацій і емоційного поведінки, забезпечують і відповідні вегетативні компоненти емоцій, наприклад, почастищення серцевого ритму, блідість шкіри через спазм судин при гніві, підвищене потовиділення при страху і т.п. Ці впливи здійснюються за допомогою ВНС і ендокринних залоз.

Ретикулярна формація керує вегетативними функціями за допомогою активації симпатичної нервової системи, її нейрони формують життєво важливі центри довгастого мозку – дихальний, кровообігу. В ядрах ретикулярної формації розташовуються нейрони, що забезпечують координацію вегетативної регуляції травлення та виділення.

Нарешті, **третій рівень** – реалізує вегетативне забезпечення довільної діяльності, фізичної та розумової праці, поведінки людини. Центри цього рівня інтеграції локалізовані в різних відділах кори великих півкуль. У кінці минулого століття В. Я. Данилевський встановив, що подразнення лобових часток електричним струмом веде до зміни серцевої діяльності та дихального ритму. Пізніше було показано, що подразнення різних ділянок кори великого мозку, особливо лобових часток, може змінити діяльність будь-якого органу, що має вегетативну іннервацію. Стимуляція рухової зони кори викликає такі ж зміни діяльності серцево-судинної системи (збільшення хвилинного обсягу серця, посилення кровообігу в м'язах), як і активна м'язова діяльність. Завдяки численним синаптичним зв'язкам і широкій мережі асоціативних нейронів, аферентна інформація від інтероцепторів надходить і в кору великих півкуль, що дозволяє виробляти умовні рефлекси зі зміною вісцеральних функцій. Хоча довільна зміна вісцеральних функцій вдається не кожній людині, проте при гіпнотичному навіюванні подібна можливість реалізується майже у всіх. За допомогою спеціальних методів тренування здатністю довільно «керувати» діяльністю внутрішніх органів, наприклад різко сповільнювати частоту серцевого ритму, користуються йоги. Кора великих півкуль, як вищий рівень ієрархічної організації центрів вегетативної регуляції, підпорядковує і коригує діяльність двох інших рівнів інтеграції.

***ДЯКУЮ ЗА УВАГУ!***