

1. ВЕГЕТАТИВНАЯ (АВТОНОМНАЯ) НЕРВНАЯ СИСТЕМА

В нервной системе различают два морфофункциональных отдела:

1) *соматическая нервная система* – обеспечивает регуляцию сокращения соматических (скелетных) мышц;

2) *вегетативная нервная система (ВНС)* – обеспечивает нервную регуляцию функций остальных органов.

1.1. Роль ВНС в регуляции физиологических функций

ВНС оказывает разностороннее влияние на функции всех органов, прямо действуя на самые разные структуры организма: гладкие мышцы сосудов и внутренних органов, сердечную и скелетные мышцы (влияет на метаболизм скелетных мышц), экзокринные железы (например, пищеварительные и потовые), эндокринные железы, органы чувств (например, регулирует диаметр зрачка) и даже на некоторые структуры в ЦНС (например, на эпифиз).

Влияние ВНС на органы можно условно разделить на три типа.

1. *Функциональный контроль* – регуляция специфических функций органа (например, изменение частоты и силы сердечных сокращений).

2. *Сосудодвигательный контроль* – влияние на работу органа путем изменения его кровоснабжения (например, изменение скорости образования мочи через изменение почечного кровотока).

3. *Трофический контроль* – управление обменом веществ в клетках органа. Пример: если стимуляцией двигательного нерва довести скелетную мышцу до утомления, а затем одновременно раздражать симпатический нерв, то работоспособность утомленной мышцы повышается (феномен Орбели-Гинецинского – адаптационно-трофическое действие симпатической нервной системы).

1.2. Функциональная организация ВНС

Как и нервная система в целом, вегетативная нервная система подразделяется на центральный и периферический отделы.

К центральному отделу ВНС относятся:

1) *надсегментарные центры* – в разных структурах головного мозга (ствол, мозжечок, кора конечного мозга, подкорковые структуры);

2) *сегментарные центры (ядра)*:

- в боковых рогах (столбах) ряда отделов спинного мозга;
- в стволе головного мозга (некоторые ядра черепных нервов);

Сегментарные центры ВНС представляют собой скопления тел эфферентных нейронов, аксоны которых выходят из ЦНС на периферию.

В периферический отдел ВНС входят:

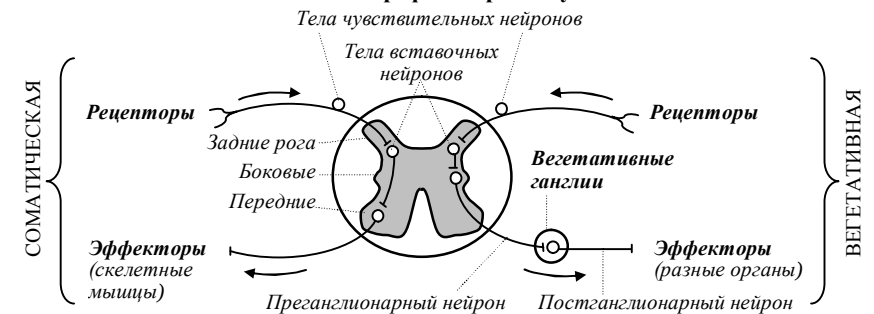
1) *вегетативные нервные волокна*, проходящие в составе различных нервов и нервных сплетений;

2) *вегетативные нервные узлы (ганглии)* – структуры, характерные только для ВНС. В них происходит переключение сигнала с аксонов первого эфферентного нейрона – *преганглионарного* (его тело лежит в ЦНС) на второй – *постганглионарный*, тело которого находится в ганглии, а аксоны направляют к эффекторам.



1.3. Сравнительная характеристика вегетативной и соматической нервных систем

Соматическая и вегетативная рефлекторные дуги



Основные различия вегетативной и соматической нервных систем

ЭФФЕРЕНТНОЕ ЗВЕНО – главные различия.

1. *Эффе́кторы*: ВНС – иннервирует практически все органы, соматическая НС – только скелетные мышцы.

2. *Эффе́рентные пути* ВНС прерываются в *вегетативных ганглиях* и, следовательно, являются *двухнейронными*. Тела первых нейронов лежат в ЦНС (в сегментарных центрах спинного мозга и ствола головного мозга), их аксоны (преганглионарные волокна) идут за пределы ЦНС к вегетативным ганглиям, где образуют синапсы на вторых нейронах, аксоны которых (постганглионарные волокна) образуют синапсы с клетками эффе́кторов.

Напротив, соматический эффе́рентный путь – *однонейронный*: аксоны соматических двигательных нейронов, выходя из ЦНС на периферию, идут, не прерываясь, до иннервируемой скелетной мышцы.

3. В вегетативных ганглиях возможно замыкание *местных рефлексов*. Благодаря этому ВНС может работать относительно *автономно* от ЦНС (отсюда название «автономная нервная система»). Работа же соматической нервной системы целиком зависит от ЦНС.

ЦЕНТРАЛЬНОЕ ЗВЕНО – различия меньше.

4. На сегментарном уровне ЦНС соматические ядра располагаются практически на всех уровнях, а вегетативные – в нескольких очагах (например, только в некоторых отделах спинного мозга). Поэтому, ВНС в целом не имеет столь строгого *сегментарного строения*, как соматическая НС.

5. Работа ВНС осуществляется независимо от сознания (*непроизвольно*), а работа соматической НС может контролироваться сознанием (*произвольно*).

Вместе с тем, на надсегментарном уровне организации различия между вегетативными и соматическими центрами стираются: одна и та же структура головного мозга может участвовать в регуляции и соматических и вегетативных функций.

АФФЕРЕНТНОЕ ЗВЕНО – различий практически нет.

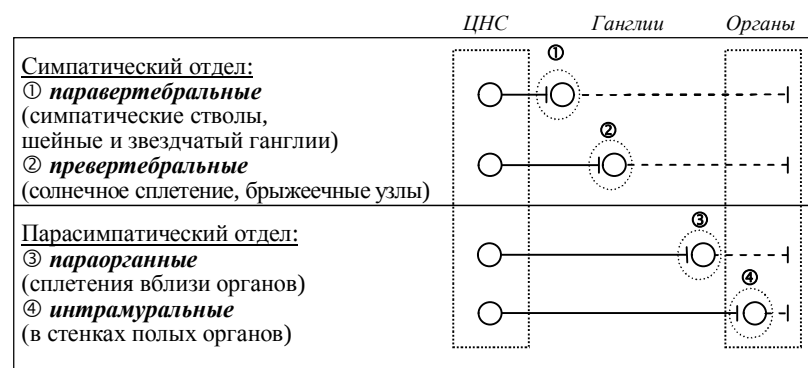
ВНС и соматическая НС могут использовать одни и те же *аффе́рентные (чувствительные) пути* от одних и тех же рецепторов. Например, раздражение болевых рецепторов вызывает как соматическую двигательную реакцию (защитные рефлексы), так и вегетативную (увеличение ЧСС и др.).

1.4. Сравнительная характеристика отделов ВНС

ВНС подразделяется на два отдела: *симпатический* и *парасимпатический*. Эти отделы различаются по ряду структурно-функциональных признаков.

Признак	Симпатический отдел	Парасимпатический отдел
Область иннервации	<i>Диффузная</i> (иннервирует практически все внутренние органы кровеносные сосуды)	<i>Ограниченная</i> (например, нет в большинстве сосудов и в надпочечниках)
Локализация сегментарных центров (тела пре-ганглионарных нейронов)	<i>Торако-люмбальная:</i> • спинной мозг – боковые рога грудного и поясничного отделов (сегменты C ₈ , Th ₁ -L ₂₍₃₎)	<i>Кранио-сакральная:</i> • спинной мозг – боковые рога крестцового отдела (сегменты S ₂ -S ₄) • головной мозг (ствол) – парасимпатические ядра черепных нервов (III, VII, IX, X пары)
Локализация ганглиев	<i>Ближе к ЦНС:</i> – паравертебрально – превертебрально	<i>Ближе к эффекторам:</i> – параорганно – интрамурально
Эффекты действия	<i>Эрготропные</i>	<i>Трофотропные</i>

Локализация вегетативных ганглиев



1.5. Эффекты действия отделов ВНС

Большинство органов иннервируются и симпатическим и парасимпатическим отделами ВНС. Обычно эти отделы оказывают противоположное действие на функции иннервируемых органов.

Симпатический отдел ВНС оказывает *эрготропные эффекты* (от *ergon* – работа). Эти эффекты направлены на приспособление организма к повышенной внешней активности, требующей затрат энергии («реакции борьбы или бегства»). Соответственно, симпатические влияния стимулируют работу систем, обеспечивающих такую активность, и тормозят деятельность систем, менее значимых в условиях стресса. Например, симпатические влияния активируют работу сердца, но тормозят деятельность органов пищеварения.

Симпатические влияния усиливают в мозговом веществе надпочечников секрецию *адреналина* – одного из главных гормонов стресса. Этот гормон, в частности, усиливает катаболизм гликогена и жиров, что приводит к высвобо-

ждению энергии. Поэтому, симпатический отдел ВНС и мозговое вещество надпочечников иногда объединяют под названием *симптоадренальная система*. Основная роль этой системы – мобилизация организма при стрессе.

Парасимпатический отдел ВНС оказывает *трофотропные эффекты* (от *trophos* – питание). Эти эффекты направлены на запасание энергии организмом и наиболее выражены в условиях покоя (сон – «царство вагуса»). Как уже отмечалось, они в целом противоположны эрготропным симпатическим эффектам. Так, например, под влиянием парасимпатки активируются процессы пищеварения, а работа сердца, наоборот, затормаживается.

Парасимпатические влияния усиливают секрецию большинства экзокринных желез. В случае пищеварительных желез это непосредственно относится к трофотропным эффектам. Усиление же секреции слезной жидкости, бронхиальной слизи, а также выделение обильной жидкой слюны (например, при действии кислот) относят к *защитным* парасимпатическим реакциям.

Возбуждение парасимпатических волокон поджелудочной железы усиливает секрецию *инсулина*. Этот гормон активирует анаболические процессы, ведущие к запасанию энергии в организме (например, синтез жира и гликогена). Таким образом, по действию на обмен веществ, инсулин является синергистом парасимпатического отдела ВНС и антагонистом адреналина и симпатического отдела ВНС.

Влияние ВНС на функции различных органов

(«+» – повышение; «-» – понижение; «0» – не действует)

ОРГАН	Симпатика	Парасимпатика
Глаз – зрачок – аккомодация глаза	расширение на зрение вдаль	сужение на зрение вблизи
Сердце (частота и сила сокращений)	+	-
Кровеносные сосуды	сужение	0*
Бронхи – тонус гладких мышц – секреция слизи	0** -	+ +
ЖКТ – секреция – перистальтика – тонус сфинктеров	- - +	+ + -
Мочевой пузырь – тонус детрузора – тонус сфинктера	- +	+ -
Потовые железы (секреция)	+	0
Эндокринные железы – надпочечники (секреция адреналина) – pancreas (секреция инсулина)	+ -	0 +

*В подавляющем большинстве областей организма кровеносные сосуды иннервируются только симпатическими сосудосуживающими волокнами. Однако сосуды челюстно-лицевой области и половых органов (соответственно кранио-сакральной локализации парасимпатических центров) иннервируются *парасимпатическими сосудорасширяющими волокнами*.

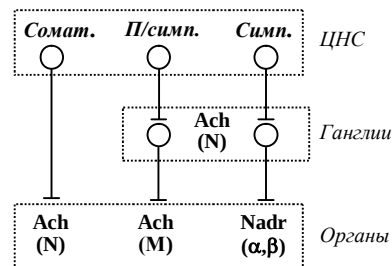
** У человека гладкие мышцы бронхов не имеют симпатической иннервации.

1.6. Медиаторы и мембранные рецепторы ВНС

Основными медиаторами ВНС являются *ацетилхолин* и *норадреналин*. Они действуют на различные типы мембранных рецепторов.

Тип и подтипы рецепторов	Стимулирующие вещества (миметики)
Холинорецепторы	Холиномиметики
М-холинорецепторы (мускариновые)	ацетилхолин, мускарин (токсин мухомора)
Н-холинорецепторы (никотиновые)	ацетилхолин, никотин
Адренорецепторы	Адреномиметики
α-адренорецепторы	адреналин, норадреналин (в меньшей степени)
β-адренорецепторы	адреналин, норадреналин (в меньшей степени)

Локализация медиаторов и их рецепторов в ВНС



Исключения:

1. В потовых железах постганглионарные симпатические волокна выделяют ацетилхолин (↑ секреции пота).
2. Мозговое вещество надпочечников является аналогом симпатического ганглия, и соответственно этому иннервируется симпатическими преганглионарными волокнами, выделяющими, как и везде, ацетилхолин.

Действие медиаторов ВНС на иннервируемые структуры

Медиатор могут оказывать самые разнообразные эффекты на иннервируемые клетки, например, ацетилхолин тормозит деятельность сердца, но усиливает секрецию слюны. Эффект действия медиатора на конкретную клетку определяется ее мембранными рецепторами.

Н-холинорецепторы расположены во всех вегетативных ганглиях. Они обеспечивают проведение сигналов из ЦНС к органам. Блокада этих рецепторов различными веществами (ганглиоблокаторами) приводит к «вегетативной денервации» органов. Конечный эффект этого зависит от преобладания того или другого отдела ВНС в регуляции конкретного органа.

Пример. Подавляющее большинство кровеносных сосудов иннервируется только сосудосуживающими симпатическими волокнами. Поэтому, введение ганглиоблокаторов вызывает расширение большинства сосудов и снижение АД.

М-холинорецепторы расположены в органах, иннервируемых парасимпатическими постганглионарными волокнами. Стимуляция этих рецепторов ацетилхолином (или другими веществами) вызывает *эффекты действия парасимпатического отдела ВНС*. Соответственно, блокада М-холинорецепторов (например, атропином) оказывает противоположное действие.

Примеры.

1. При отравлении мухоморами (содержат мускарин), наблюдаются симптомы гиперактивности парасимпатки: снижение ЧСС и АД, сужение бронхов, повышение секреции в них и связанное с этим затруднение дыхания, слюнотечение, рвота, понос и др. Противоядием в этом случае может служить атропин.
2. Атропин может использоваться и при подготовке к хирургическим операциям – для предупреждения возможных неблагоприятных последствий парасимпатических влияний на различные органы и системы, например, рефлекторной остановки сердца, рвоты, ухудшения проходимости бронхов и т.п.

Адренорецепторы разных подтипов расположены в органах, иннервируемых симпатическими постганглионарными волокнами. Стимуляция этих рецепторов норадреналином, адреналином или другими веществами вызывает *эффекты действия симпатического отдела ВНС*.

Локализация и эффекты стимуляции адренорецепторов в мышечных тканях

β ₁	β ₂	α ₁
сердечная мышца	гладкие мышцы (сосуды, бронхи, ЖКТ, матка, мочевые пути, радужка)	
увеличение частоты и силы сокращений	расслабление	сокращение

В немышечных клетках расположены адренорецепторы тех же подтипов. Например, торможение секреции инсулина осуществляется через α₁-адренорецепторы.

На *пресинаптических* мембранах симпатических нервных окончаний располагаются α₂-адренорецепторы. Их стимуляция тормозит выделение норадреналина (по механизму отрицательной обратной связи).

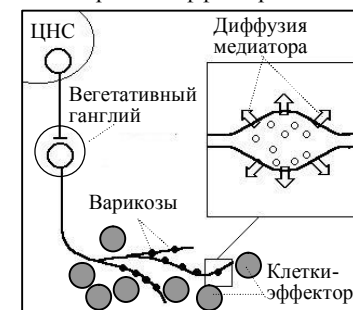
Механизмы действия медиаторов ВНС на функции клеток-эффекторов

Обычно медиаторы ВНС оказывают свое действие на клетки через длинную цепочку, в которой участвуют различные мембранные рецепторы и ферменты, цитоплазматические молекулы – *вторичные посредники*, ионные каналы и внутриклеточные белки (см. темы «Синапсы» и «Эндокринная система»).

Пример: механизм сокращения гладких мышц бронхов под действием ацетилхолина. Ацетилхолин стимулирует М-холинорецепторы гладких мышц, что приводит к активации мембранного фермента фосфолипазы С. Под действием этого фермента возрастает содержание в цитоплазме вторичного посредника – инозитолтрифосфата (ИТФ). ИТФ стимулирует выход Ca²⁺ из СРР, что усиливает степень сокращения гладкомышечной клетки.

1.7. Вегетативные синапсы

Вегетативные синапсы образуются между нейронами вегетативных ганглиев, а также между аксонами постганглионарных вегетативных нейронов и клетками органов-эффекторов.



Особенности вегетативных синапсов (по сравнению с нервно-мышечными синапсами в соматической нервной системе).

1. Аксон постганглионарного вегетативного нейрона в тканях не оканчивается в виде одного расширения, а образует по своему ходу несколько тысяч утолщений (*варикозов*). Из этих утолщений в разные стороны секретируется медиатор.

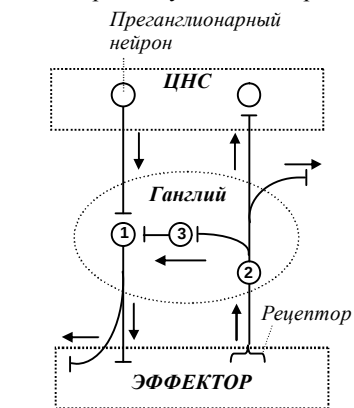
2. Нет четкого соответствия пре- и постсинаптической мембран, расстояние между ними очень велико. Следовательно, нет конкретной адресации действия медиатора: диффундирующие от одного варикоза молекулы медиатора оказывают влияние на многие клетки-эффекторы.

3. В ряде случаев главным эффектом действия медиатора в вегетативных синапсах являются не сдвиги мембранного потенциала в клетке-эффекторе (т.е. возникновение постсинаптических потенциалов), а изменение ее внутриклеточных процессов. Так, например, под влиянием симпатических волокон тормозится секреция инсулина в β -клетках островков поджелудочной железы и повышается сила сокращений кардиомиоцитов.

1.8. Вегетативные ганглии

Вегетативные ганглии – особые структуры периферической нервной системы, в которых расположены тела нейронов ВНС. Вегетативные ганглии классифицируются по их удаленности от ЦНС и от эффекторов (см. выше).

Вегетативные ганглии содержат нейроны разных типов и осуществляют, благодаря этому, несколько разных функций.



Функции вегетативных ганглиев

1. **Проводниковая** – постганглионарные эфферентные нейроны получают сигнал из ЦНС и передают его к эффектору. При этом происходит расширение зоны влияния ЦНС, т.к. из ганглиев выходит в тысячи раз больше волокон, чем входит.

2. **Сенсорная** – собственные афферентные нейроны ганглиев получают информацию от рецепторов в органах и передают ее вставочным нейронам ЦНС или вегетативных ганглиев.

3. **Рефлекторная** – за счет наличия вставочных (ассоциативных) нейронов в ганглиях возможно замыкание периферических рефлексов без участия ЦНС: как между разными внутренними органами

(интерорганные рефлексы), так и внутри одного органа (интраорганные рефлексы). Эти рефлексы являются основой относительной автономии ВНС.

Интрамуральные ганглии и интраорганные рефлексы

Наибольшая автономия характерна для работы интрамуральных вегетативных ганглиев, которые располагаются в стенках полых мышечных органов (органы ЖКТ, желче- и мочевыводящие пути, сердце, матка).

Эти ганглии имеют полный набор структурно-функциональных элементов, обеспечивающих интегративную функцию нервной системы: афферентные, эфферентные и ассоциативные нейроны. Таким образом, интрамуральные ганглии представляют собой полноценные нервные центры, как бы собственный «мозг» внутренних органов.

Интрамуральные ганглии осуществляют местную нервную регуляцию функций внутренних органов. Ее основой являются интраорганные рефлексы – рефлексы, дуги которых полностью лежат внутри стенок органа. Интраорганные рефлексы играют важную роль в саморегуляции работы внутренних органов.

Примером действия интраорганных рефлексов служит координация кишечной перистальтики. Гладкая мускулатура кишки способна к автоматической (миогенной) сократительной активности. Однако, чтобы организовать движение перистальтической волны вдоль кишки, собственные сокращения гладких мышц кишечной стенки надо координировать. В участке сжатия тонус

мышц должен быть повышен, в участке расширения – снижен. Такая координация осуществляется благодаря многочисленным рефлекторным дугам, замыкающимся в интрамуральных кишечных ганглиях. Она практически не нарушается при денервации кишки, т.е. осуществляется автономно от ЦНС. В то же время при фармакологической блокаде интрамуральных ганглиев (или их врожденном отсутствии – болезнь Гиршпрунга), координированная перистальтика полностью исчезает, хотя автоматические сокращения гладких мышц кишечной стенки при этом остаются.

В конце 19 в. интрамуральные кишечные ганглии и сплетения были выделены в самостоятельный отдел ВНС – *энтеральную (кишечную) нервную систему*. В конце 20 в. для комплекса вегетативных ганглиев и сплетений, расположенных в стенках разных полых мышечных органов ленинградский ученый А.Д. Ноздрачев предложил термин *метасимпатическая нервная система*.

1.9. Сомато-висцеральные и висцеро-соматические рефлексы

В этих рефлексах осуществляется взаимодействие между внутренними (висцеральными) органами, а также между внутренними органами и соматическими образованиями – скелетными мышцами (или кожей).

Висцеро-висцеральные рефлексы

• Рецептор – во внутреннем органе; эффектор – внутренний орган.

• Примеры.

1. Повышение АД → возбуждение барорецепторов дуги аорты и синокаротидной зоны → активация парасимпатических волокон (п. vagus) → снижение ЧСС.

2. Раздражение рецепторов брюшной полости → активация парасимпатических волокон (п. vagus) → снижение ЧСС вплоть до остановки сердца (*рефлекс Гольца*). Для подавления этой реакции при операциях на органах брюшной полости в некоторых случаях в брыжейку кишки вводят новокаин, что прерывает афферентное звено рефлекса Гольца.

Сомато-висцеральные рефлексы

• Рецептор – в скелетной мышце или в коже; эффектор – внутренний орган.

• Примеры.

1. При физической работе происходит раздражение проприорецепторов в сокращающихся скелетных мышцах конечностей, что приводит к рефлекторному повышению ЧСС.

2. При таких лечебных процедурах, как наложение горчичников, массаж, иглорефлексотерапия, происходит раздражение рецепторов кожи или скелетных мышц, что приводит к изменению работы внутренних органов (усиление кровотока в легких, расширение бронхов и пр.).

Висцеро-соматические рефлексы

• Рецептор – во внутреннем органе; эффектор – скелетная мышца.

• **Пример.** Раздражение рецепторов брюшины при ее воспалении вызывает напряжение мышц передней брюшной стенки (симптом «мышечной защиты» при различных воспалительных заболеваниях органов живота)¹.

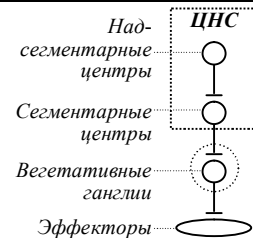
¹ Так называемые «висцеро-сенсорные рефлексы» (с ними связывают существование зон Захарьина – Геда и феномен отраженных болей), строго говоря, не являются рефлексами (подробнее см. «Общую физиологию ЦНС).

1.10. Роль отделов ЦНС в регуляции вегетативных функций

Центральная регуляция вегетативных функций осуществляется сегментарными и надсегментарными центрами, расположенными в разных отделах ЦНС.

Сегментарные центры ВНС – скопления тел преганглионарных нейронов – находятся в ядрах боковых рогов спинного мозга и в ядрах черепных нервов ствола мозга.

Надсегментарные центры ВНС лежат в выше-расположенных структурах ЦНС, начиная от ствола мозга до коры полушарий конечного мозга.



Спинной мозг содержит сегментарные центры ВНС.

В верхних сегментах спинного мозга (C_8, Th_{1-2}) расположен симпатический *спиноцилиарный центр*. Его стимуляция сопровождается, в частности, расширением зрачка.

В сегментах Th_{1-5} расположены центры симпатической иннервации *сердца и бронхов*. Их стимуляция приводит к повышению ЧСС и расширению бронхов.

На всем протяжении симпатического ядра (сегменты $C_8, Th_1-L_{2(3)}$) расположены центры симпатической иннервации *кровеносных сосудов и потовых желез*.

В крестцовых сегментах (S_{2-4}) находятся парасимпатические *центры дефекации, мочеиспускания, половых рефлексов*.

Ствол мозга (продолговатый мозг, мост, средний мозг).

Сегментарные центры: парасимпатические ядра глазодвигательного (III), лицевого (VII), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) нервов. С их участием осуществляются различные сложнорефлекторные акты: *сосание, жевание, глотание, слюноотделение, рвота, чихание, кашель, слезотечение, аккомодация глаза и зрачковый рефлекс*.

Надсегментарные центры: например, *центр кровообращения*, нейроны которого расположены в ретикулярной формации ствола мозга. Различные зоны этого центра регулируют состояние сердца и сосудов через соответствующие симпатические и парасимпатические сегментарные центры.

Гипоталамус содержит важнейшие надсегментарные центры регуляции вегетативных функций. В задних ядрах гипоталамуса находится представительство *симпатического*, а в передних ядрах – *парасимпатического отдела* ВНС. Соответственно, раздражение задних ядер приводит к расширению зрачков, увеличению ЧСС и АД, торможению моторики ЖКТ, а раздражение передних ядер – к противоположным эффектам. На уровне гипоталамуса осуществляется координация деятельности отделов ВНС.

Лимбическая система – включает в себя ряд структур коры (гипокамп, поясная извилина и др.), подкорковых ядер (миндалина и др.), гипоталамуса и некоторых других отделов головного мозга. Эта система играет важную роль в возникновении *эмоций* и их вегетативных проявлений (например, при сильном волнении учащается деятельность сердца, появляется потливость, сухость во рту, бледнеет или краснеет кожа).

Кора полушарий конечного мозга осуществляет свое влияние на деятельность внутренних органов через нижележащие отделы ЦНС. В частности, раздражение коры лобных долей приводит к изменениям ЧСС, АД, слюноотделения, моторики ЖКТ. В коре лежат центры *всех условных вегетативных рефлексов* (например, слюноотделительного).