

Лекция 1.10а. Вегетативная функция ЦНС

ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ. НЕДОСПАСОВ В.О.

ИСТОЧНИК: [HTTPS://AUPAM.RU/PAGES/MEDIZINA/FIZIOLOGIYA_ZNS/INDEX.HTML](https://aupam.ru/pages/medizina/fiziologiya_zns/index.html)

Под вегетативной (от лат. vegetare – расти) деятельностью организма понимают работу внутренних органов, которая обеспечивает энергией и прочими необходимыми для существования компонентами все органы и ткани.

В конце XIX века французский физиолог Клод Бернар (Bernard C.) пришёл к выводу, что "постоянство внутренней среды организма – залог его свободной и независимой жизни".

Как отмечал он ещё в 1878 году, внутренняя среда организма подчиняется строгому контролю, удерживающему её параметры в определённых рамках.

В 1929 году американский физиолог Уолтер Кэннон (Cannon W.) предложил обозначать относительное постоянство внутренней среды организма и некоторых физиологических функций термином гомеостаз (греч. homoios – равный и stasis – состояние). Есть два механизма сохранения гомеостаза: нервный и эндокринный. В этой главе будет рассмотрен первый из них.

11.1. Вегетативная нервная система

Вегетативная нервная система иннервирует гладкие мышцы внутренних органов, сердце и внешнесекреторные железы (пищеварительные, потовые и т.д.).

Иногда эту часть нервной системы называют висцеральной (от лат. *viscera* – внутренности) и очень часто – автономной.

Последнее определение подчёркивает важную особенность вегетативной регуляции: она происходит лишь рефлекторно, т. е. не осознаётся и не подчиняется произвольному контролю, тем самым принципиально отличаясь от соматической нервной системы, иннервирующей скелетные мышцы.

В англоязычной литературе как правило используется термин автономная нервная система, в отечественной её чаще называют вегетативной.

В самом конце XIX века британский физиолог Джон Лэнгли (Langley J.) подразделил вегетативную нервную систему на три отдела: симпатический, парасимпатический и энтеральный.

Эта классификация остаётся общепризнанной и в настоящее время (хотя в отечественной литературе энтеральный отдел, состоящий из нейронов межмышечного и подслизистого сплетений желудочно-кишечного тракта, довольно часто называют метасимпатическим).

В этой главе рассматриваются первые два отдела вегетативной нервной системы. Кэннон обратил внимание на их разные функции: симпатический управляет реакциями борьбы или бегства (в английском рифмующемся варианте: fight or flight), а парасимпатический необходим для покоя и усвоения пищи (rest and digest).

Швейцарский физиолог Вальтер Хесс (Hess W.) предложил называть симпатический отдел эрготропным, т.е. способствующим мобилизации энергии, интенсивной деятельности, а парасимпатический – трофотропным, т.е. регулирующим питание тканей, восстановительные процессы.

11.2. Периферический отдел вегетативной нервной системы

Прежде всего необходимо отметить, что периферический отдел вегетативной нервной системы является исключительно эфферентным, он служит только для проведения возбуждения к эффекторам. Если в соматической нервной системе для этого нужен всего лишь один нейрон (мотонейрон), то в вегетативной используются два нейрона, соединяющиеся через синапс в специальном вегетативном ганглии (Рис. 11.1).

Тела преганглионарных нейронов расположены в стволе мозга и спинном мозгу, а их аксоны направляются к ганглиям, где находятся тела постганглионарных нейронов. Рабочие органы иннервируются аксонами постганглионарных нейронов. Симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы отличаются прежде всего местом нахождения преганглионарных нейронов. Тела симпатических нейронов расположены в боковых рогах грудного и поясничного (два-три верхних сегмента) отделов.

Преганглионарные нейроны парасимпатического отдела находятся, во-первых, в стволе мозга, откуда аксоны этих нейронов выходят в составе четырёх черепно-мозговых нервов: глазодвигательного (III), лицевого (VII), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X). Во-вторых, парасимпатические преганглионарные нейроны содержатся в крестцовом отделе спинного мозга (Рис. 11.2).

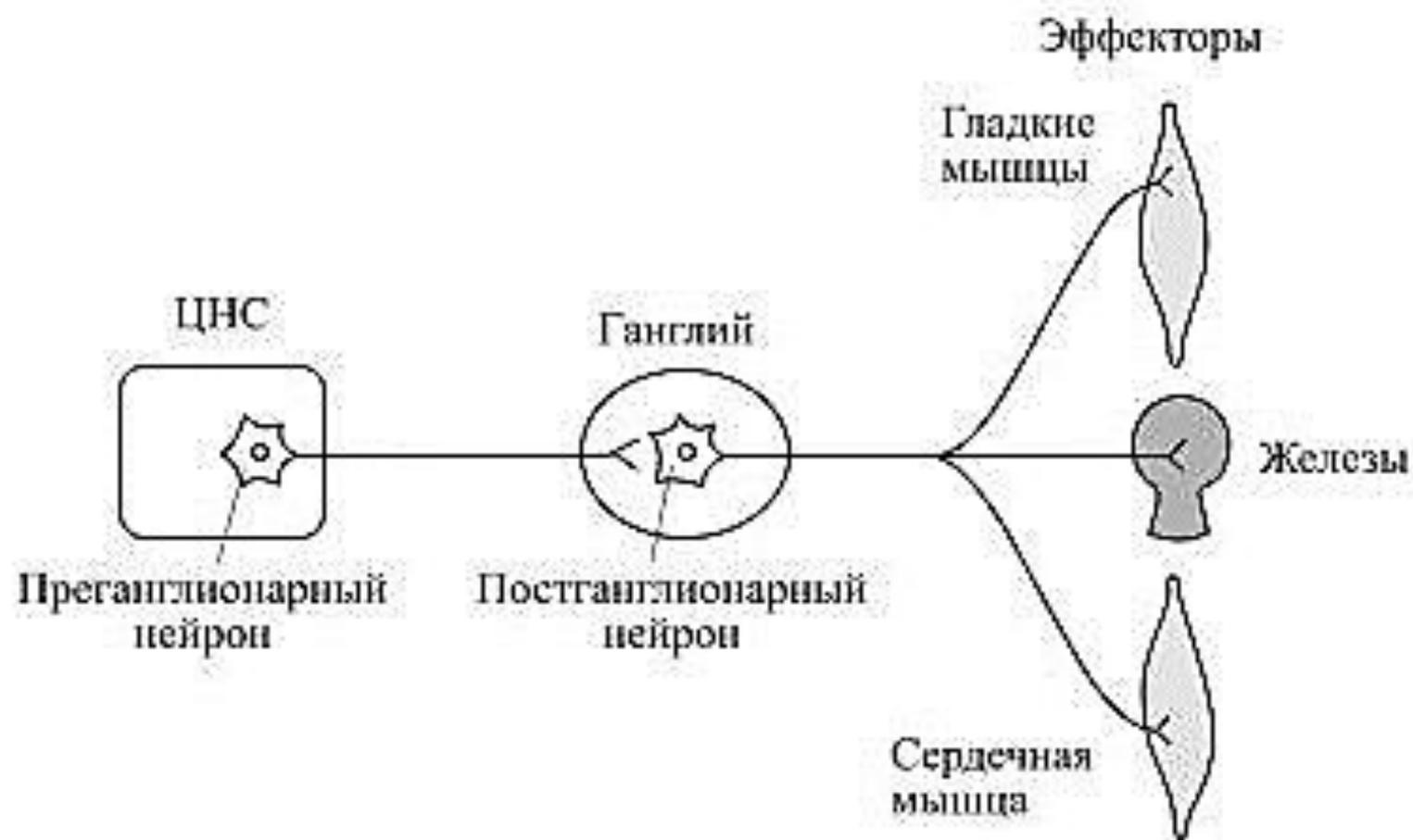


Рис. 11.1. Двухнейронная организация вегетативной нервной системы

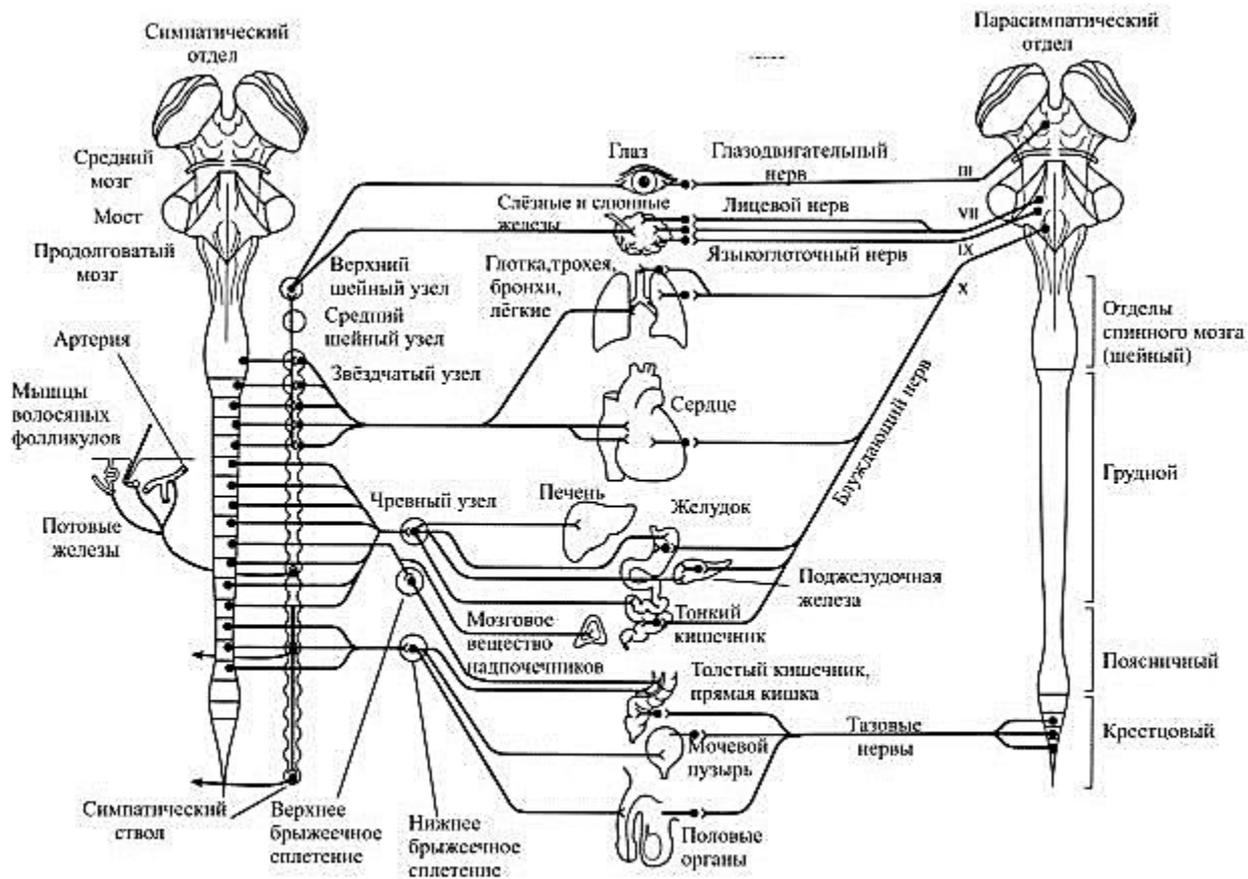


Рис. 11.2. Строение вегетативной нервной системы

Симпатические ганглии принято подразделять на два типа: паравертебральные и превертебральные. Паравертебральные ганглии образуют т.н. симпатические стволы, состоящие из соединённых продольными волокнами узлов, которые располагаются по обе стороны от позвоночника на протяжении от основания черепа до крестца. В симпатическом стволе большинство аксонов преганглионарных нейронов передают возбуждение постганглионарным нейронам. Меньшая часть преганглионарных аксонов проходит через симпатический ствол к превертебральным ганглиям: шейным, звёздчатому, чревному, верхнему и нижнему брыжеечным – в этих непарных образованиях так же, как и в симпатическом стволе, находятся симпатические постганглионарные нейроны.

Кроме того, часть симпатических преганглионарных волокон иннервирует мозговое вещество надпочечников. Аксоны преганглионарных нейронов тонкие и, несмотря на то, что многие из них покрыты миелиновой оболочкой, скорость проведения возбуждения по ним значительно меньше, чем по аксонам мотонейронов. В ганглиях волокна преганглионарных аксонов ветвятся и образуют синапсы с дендритами многих постганглионарных нейронов (явление дивергенции), которые, как правило, мультиполярны и имеют в среднем около десятка дендритов.

На один преганглионарный симпатический нейрон приходится в среднем около 100 постганглионарных нейронов. Вместе с тем, в симпатических ганглиях наблюдаются и конвергенция многих преганглионарных нейронов к одним и тем же постганглионарным. Благодаря этому происходит суммация возбуждения, а значит повышается надёжность передачи сигнала. Большинство симпатических ганглиев располагается достаточно далеко от иннервируемых органов и поэтому у постганглионарных нейронов довольно длинные аксоны, которые лишены миелинового покрытия.

В парасимпатическом отделе преганглионарные нейроны имеют длинные волокна, часть которых миелинизирована: они оканчиваются вблизи иннервируемых органов или в самих органах, где и находятся парасимпатические ганглии. Поэтому у постганглионарных нейронов аксоны оказываются короткими. Соотношение пре- и постганглионарных нейронов в парасимпатических ганглиях отличается от симпатических: оно составляет здесь лишь 1: 2.

Большинство внутренних органов имеет как симпатическую, так и парасимпатическую иннервацию, важное исключение из этого правила составляют гладкие мышцы кровеносных сосудов, которые регулируются только симпатическим отделом. И лишь артерии половых органов имеют двойную иннервацию: и симпатическую, и парасимпатическую.

11.3. Тонус вегетативных нервов

Многие вегетативные нейроны обнаруживают фоновую спонтанную активность, т.е. способность самопроизвольно генерировать потенциалы действия в условиях покоя. Это означает, что иннервируемые ими органы при отсутствии какого-либо раздражения из внешней или внутренней среды всё равно получают возбуждение, обычно с частотой от 0,1 до 4 импульсов в секунду. Такая низкочастотная стимуляция по-видимому поддерживает постоянное небольшое сокращение (тонус) гладких мышц. После перерезки или фармакологической блокады определённых вегетативных нервов иннервируемые органы лишаются их тонического влияния и такая утрата сразу же обнаруживается

Так, например, после односторонней перерезки симпатического нерва, контролирующего сосуды уха кролика, обнаруживается резкое расширение этих сосудов, а после перерезки или блокады блуждающих нервов у экспериментального животного учащаются сокращения сердца. Снятие блокады восстанавливает нормальную частоту сокращений сердца. После перерезки нервов частоту сокращений сердца и сосудистый тонус можно восстановить, если искусственно раздражать периферические отрезки электрическим током, подобрав его параметры так, чтобы они были близки к естественному ритму импульсации. В результате различных влияний на вегетативные центры (что ещё предстоит рассмотреть в этой главе) их тонус может изменяться.

Так, например, если по симпатическим нервам, контролирующим гладкие мышцы артерий, проходит 2 импульса в секунду, то ширина артерий типична для состояния покоя и тогда регистрируется нормальное артериальное давление. Если тонус симпатических нервов повысится и частота поступающих к артериям нервных импульсов увеличится, например до 4-6 в секунду, то гладкие мышцы сосудов будут сокращаться сильнее, просвет сосудов уменьшится, а артериальное давление возрастет.

И наоборот: при снижении симпатического тонуса частота поступающих к артериям импульсов становится меньше обычного, что приводит к расширению сосудов и понижению артериального давления. Тонус вегетативных нервов имеет исключительно важное значение в регуляции деятельности внутренних органов. Он поддерживается благодаря поступлению к центрам афферентных сигналов, действию на них различных компонентов ликвора и крови, а также координирующему влиянию ряда структур головного мозга, в первую очередь – гипоталамуса.

11.4. Афферентное звено вегетативных рефлексов

Вегетативные реакции можно наблюдать при раздражении почти любой рецептивной области, но чаще всего они возникают в связи со сдвигами различных параметров внутренней среды и активацией интерорецепторов.

Так, например, активация механорецепторов, находящихся в стенках полых внутренних органов (кровеносные сосуды, пищеварительный тракт, мочевой пузырь и т.д.) происходит при изменении в этих органах давления или объёма.

Возбуждение хеморецепторов аорты и сонных артерий происходит вследствие повышения в артериальной крови напряжения углекислого газа или концентрации ионов водорода, а также при понижении напряжения кислорода.

Осморецепторы активируются в зависимости от концентрации солей в крови или в ликворе, глюкозорецепторы – в зависимости от концентрации глюкозы – любое изменение параметров внутренней среды вызывает раздражение соответствующих рецепторов и рефлекторную реакцию, направленную на сохранение гомеостаза.

Во внутренних органах есть и болевые рецепторы, которые могут возбуждаться при сильном растяжении или сокращении стенок этих органов, при их кислородном голодании, при воспалении.

Интерорецепторы могут принадлежать одному из двух типов чувствительных нейронов.

Во-первых, они могут быть чувствительными окончаниями нейронов спинальных ганглиев, и тогда возбуждение от рецепторов проводится, как обычно, в спинной мозг и затем, с помощью вставочных клеток, к соответствующим симпатическим и парасимпатическим нейронам.

Переключения возбуждения с чувствительных на вставочные, а затем и эфферентные нейроны часто происходит в определённых сегментах спинного мозга. При сегментарной организации деятельность внутренних органов контролируют вегетативные нейроны, находящиеся в тех же самых сегментах спинного мозга, к которым поступает афферентная информация от этих органов.

Во-вторых, распространение сигналов от интерорецепторов может осуществляться по чувствительным волокнам, входящим в состав самих вегетативных нервов. Так, например, большая часть волокон, образующих блуждающий, языкоглоточный, чревный нервы, принадлежит не вегетативным, а чувствительным нейронам, тела которых находятся в соответствующих ганглиях.

11.5. Характер симпатического и парасимпатического влияния на деятельность внутренних органов

Большинство органов имеют двойную, т.е. симпатическую и парасимпатическую иннервацию. Тонус каждого из этих отделов вегетативной нервной системы может быть уравновешен влиянием другого отдела, но при определённых ситуациях обнаруживается повышенная активность, преобладание одного из них и тогда проявляется подлинный характер влияния этого отдела. Такое изолированное действие можно обнаружить и в экспериментах с перерезкой или фармакологической блокадой симпатических или парасимпатических нервов.

После такого вмешательства деятельность рабочих органов изменяется под влиянием сохранившего с ним связь отдела вегетативной нервной системы.

Другой способ экспериментального изучения состоит в поочерёдном раздражении симпатических и парасимпатических нервов специально подобранными параметрами электрического тока – этим моделируется повышение симпатического или парасимпатического тонуса.

Влияние двух отделов вегетативной нервной системы на управляемые органы чаще всего противоположно по направленности сдвигов, что даже даёт повод говорить об антагонистическом характере отношений симпатического и парасимпатического отделов.

Так, например, при активации симпатических нервов, управляющих работой сердца, происходит увеличение частоты и силы его сокращений, растёт возбудимость клеток проводящей системы сердца, а при повышении тонуса блуждающих нервов регистрируются противоположные сдвиги: частота и сила сердечных сокращений уменьшаются, возбудимость элементов проводящей системы снижается. Другие примеры противоположного влияния симпатических и парасимпатических нервов можно видеть в таблице 11.1

Несмотря на то, что влияние симпатического и парасимпатического отделов на многие органы оказывается противоположным, они действуют как синергисты, т.е. содружественно. При повышении тонуса одного из этих отделов синхронно снижается тонус другого: это означает, что физиологические сдвиги любой направленности обусловлены согласованными изменениями активности обоих отделов.

**Характер симпатического и парасимпатического
влияния на некоторые органы и системы**

Орган или система	Активация	
	Симпатического отдела	Парасимпатического отдела
Сердце	Увеличение частоты и силы сокращений	Уменьшение частоты и силы сокращений
Бронхи	Расширение	Сужение
Бронхиальные железы	Уменьшение секреции	Повышение секреции
Слюнные железы	Выделение небольшого количества вязкой слюны	Обильное выделение водянистой слюны
Пищеварительные железы	Уменьшение секреции	Увеличение секреции
Мышцы желудка и кишечника	Ослабление моторики	Усиление моторики
Сфинктеры	Сокращение	Расслабление
Потовые железы	Секреция	—
Мышцы, поднимающие волосы	Сокращение	—
Зрачок	Расширение	Сужение
Слёзные железы	—	Секреция
Мочевой пузырь	Расслабление	Сокращение
Внутренний сфинктер	Сокращение	Расслабление
Расщепление углеводов и жиров	Стимуляция	—
Мозговое вещество надпочечников	Стимуляция секреции адреналина	—

11.6. Передача возбуждения в синапсах вегетативной нервной системы

В вегетативных ганглиях и симпатического, и парасимпатического отделов медиатором является одно и то же вещество – ацетилхолин (Рис. 11.3). Этот же медиатор служит химическим посредником для передачи возбуждения от парасимпатических постганглионарных нейронов к рабочим органам. Основным медиатором симпатических постганглионарных нейронов является норадреналин. Хотя в вегетативных ганглиях и в передаче возбуждения от парасимпатических постганглионарных нейронов на рабочие органы используется один и тот же медиатор, взаимодействующие с ним холинорецепторы не одинаковы. В вегетативных ганглиях с медиатором взаимодействуют никотин-чувствительные или N-холинорецепторы. Если в эксперименте смочить клетки вегетативных ганглиев 0,5% раствором никотина, то они перестают проводить возбуждение.

К такому же результату приводит введение раствора никотина в кровь экспериментальных животных и создание, тем самым, высокой концентрации этого вещества. В малой же концентрации никотин действует подобно ацетилхолину, т.е. возбуждает этот тип холинорецепторов. Такие рецепторы связаны с ионотропными каналами и при их возбуждении открываются натриевые каналы постсинаптической мембраны. Холинорецепторы, находящиеся в рабочих органах и взаимодействующие с ацетилхолином постганглионарных нейронов, принадлежат к другому типу: они не реагируют на никотин, зато их можно возбудить малым количеством другого алкалоида – мускарина или заблокировать высокой концентрацией этого же вещества. Мускарин-чувствительные или M-холинорецепторы обеспечивают метаболитное управление, в котором участвуют вторичные посредники, а вызываемые действием медиатора реакции развиваются медленнее и сохраняются дольше, чем при ионотропном управлении.

Медиатор симпатических постганглионарных нейронов норадреналин может связываться метаболитными адренорецепторами двух типов: α - или β , соотношение которых в разных органах не одинаково, что и определяет различные физиологические реакции на действие норадреналина. Например, в гладких мышцах бронхов преобладают β -адренорецепторы: действие медиатора на них сопровождается расслаблением мышц, что ведёт к расширению бронхов. В гладких мышцах артерий внутренних органов и кожи больше α -адренорецепторов и здесь мышцы под действием норадреналина сокращаются, что ведёт к сужению этих сосудов. Секрецию потовых желёз контролируют особые, холинэргические симпатические нейроны, медиатором которых является ацетилхолин. Есть сведения и о том, что артерии скелетных мышц тоже иннервируют симпатические холинэргические нейроны.

ЦНС

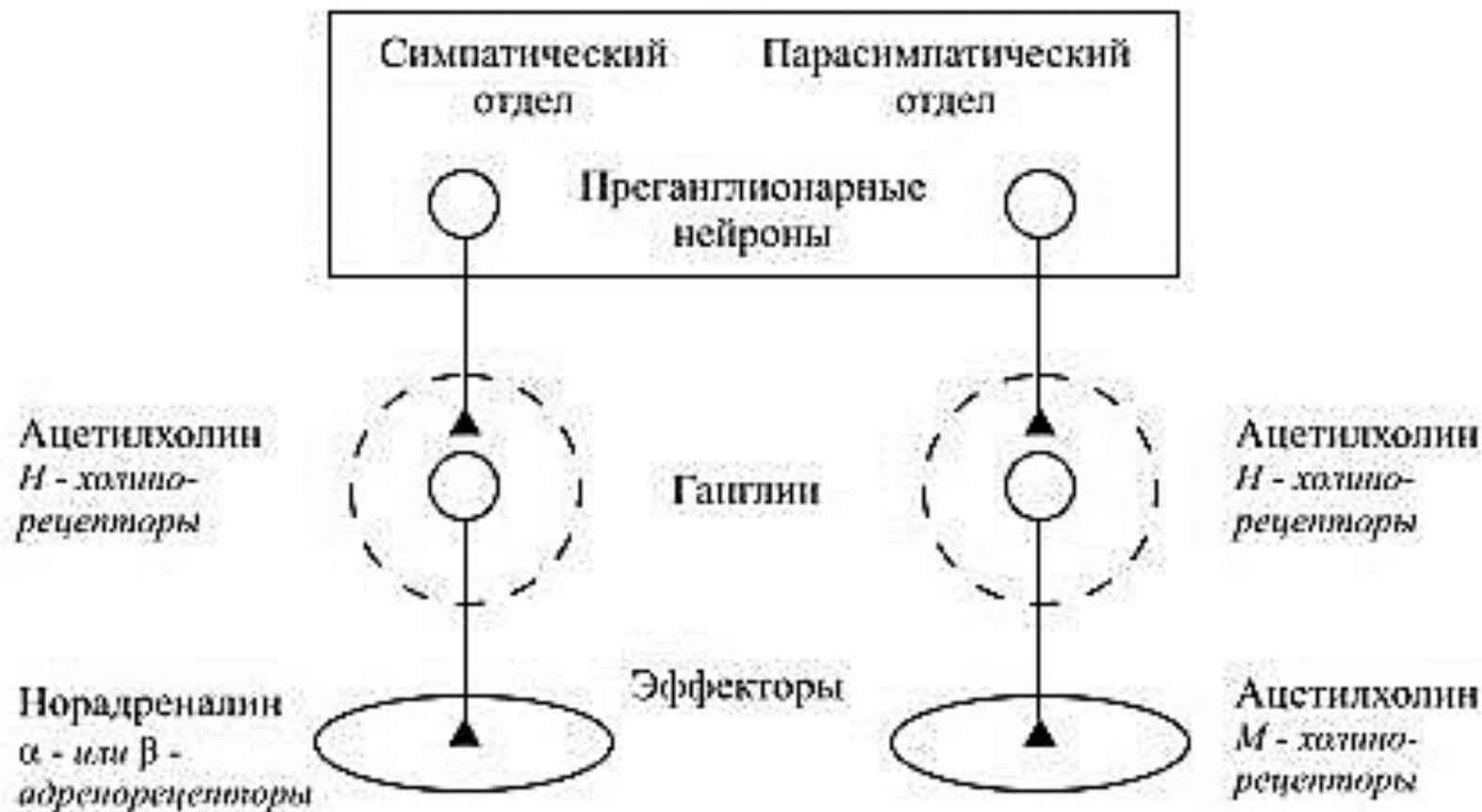


Рис. 11.3. Нейромедиаторы и постсинаптические рецепторы вегетативной нервной системы

Согласно другой точке зрения артерии скелетных мышц управляются адренэргическими нейронами, причём норадреналин действует на них через α -адренорецепторы. А тот факт, что при мышечной работе, всегда сопровождающейся повышением симпатической активности, артерии скелетных мышц расширяются, объясняют действием гормона мозгового вещества надпочечников адреналина на β -адренорецепторы

При симпатической активации адреналин в больших количествах выделяется из мозгового вещества надпочечников (следует обратить внимание на иннервацию мозгового вещества надпочечников симпатическими преганглионарными нейронами), и тоже взаимодействует с адренорецепторами. Это усиливает симпатическую реакцию, поскольку кровь приносит адреналин и к тем клеткам, вблизи которых нет окончаний симпатических нейронов. Норадреналин и адреналин стимулируют расщепление гликогена в печени и липидов в жировой ткани, действуя там на β -адренорецепторы.

В сердечной мышце β -рецепторы намного чувствительнее к норадреналину, чем к адреналину, тогда как в сосудах и бронхах их легче активирует адреналин. Эти различия послужили основанием для разделения β -рецепторов на два типа: β_1 (в сердце) и β_2 (в других органах). Медиаторы вегетативной нервной системы могут действовать не только на постсинаптическую, но и на пресинаптическую мембрану, где тоже имеются соответствующие рецепторы.

Пресинаптические рецепторы используются для регуляции количества выделяемого медиатора. Например, при повышенной концентрации норадреналина в синаптической щели он действует на пресинаптические α -рецепторы, что приводит к уменьшению его дальнейшего выделения из пресинаптического окончания (отрицательная обратная связь

Если же концентрация медиатора в синаптической щели становится низкой, с ним взаимодействуют преимущественно β -рецепторы пресинаптической мембраны, а это ведёт к повышению выделения норадреналина (положительная обратная связь).

По такому же принципу, т.е. с участием пресинаптических рецепторов, осуществляется регуляция выделения ацетилхолина. Если окончания симпатических и парасимпатических постганглионарных нейронов оказываются поблизости друг от друга, то возможно реципрокное влияние их медиаторов. Например, пресинаптические окончания холинэргических нейронов содержат α -адренорецепторы и, если на них подействует норадреналин, то выделение ацетилхолина уменьшится.

Таким же образом ацетилхолин может уменьшать выделение норадреналина, если присоединится к M -холинорецепторам адренэргического нейрона. Таким образом, симпатический и парасимпатический отделы конкурируют даже на уровне постганглионарных нейронов.

Очень многие лекарственные препараты действуют на передачу возбуждения в вегетативных ганглиях (ганглиоблокаторы, α -адреноблокаторы, β -блокаторы и т.д.) и поэтому широко применяются в медицинской практике для коррекции различного рода нарушений вегетативной регуляции.

11.7. Центры вегетативной регуляции спинного мозга и ствола

Многие преганглионарные и постганглионарные нейроны способны активироваться независимо друг от друга. Например, одни симпатические нейроны управляют потоотделением, а другие – кожным кровотоком, секрецию слюнных желёз повышают одни парасимпатические нейроны, а секрецию железистых клеток желудка – другие.

Существуют такие методы обнаружения активности постганглионарных нейронов, которые позволяют отличить сосудосуживающие нейроны кожи от холинэргических нейронов, управляющих сосудами скелетных мышц или от нейронов, действующих на волосковые мышцы кожи.

Топографически организованный вход афферентных волокон от разных рецептивных областей к определённым сегментам спинного мозга или разным областям ствола возбуждает вставочные нейроны, а они передают возбуждение преганглионарным вегетативным нейронам, замыкая таким образом рефлекторную дугу.

Наряду с этим для вегетативной нервной системы характерна интегративная деятельность, которая особенно выражена в симпатическом отделе. При определённых обстоятельствах, например, при переживании эмоций может повышаться активность всего симпатического отдела, а соответственно этому снижается активность парасимпатических нейронов.

Кроме того, активность вегетативных нейронов согласуется с деятельностью мотонейронов, от которых зависит работа скелетных мышц, но их снабжение необходимыми для работы глюкозой и кислородом осуществляется под контролем вегетативной нервной системы.

Участие вегетативных нейронов в интегративной деятельности обеспечивают вегетативные центры спинного мозга и ствола. В грудном и поясничном отделах спинного мозга находятся тела симпатических преганглионарных нейронов, которые образуют промежуточно-боковое, вставочное и небольшое центрально-вегетативное ядра.

Симпатические нейроны, контролирующие потовые железы, сосуды кожи и скелетных мышц располагаются латерально по отношению к нейронам, регулирующим деятельность внутренних органов.

По такому же принципу расположены в крестцовом отделе спинного мозга парасимпатические нейроны: латерально – иннервирующие мочевой пузырь, медиально – толстый кишечник.

После отделения спинного мозга от головного вегетативные нейроны способны ритмически разряжаться: например, симпатические нейроны двенадцати сегментов спинного мозга, объединённые внутриспинальными проводящими путями, могут, в определённой степени, рефлекторно регулировать тонус кровеносных сосудов.

Однако у спинальных животных число разряжающихся симпатических нейронов и частота разрядов оказываются меньше, чем у интактных. Это значит, что контролирующие тонус сосудов нейроны спинного мозга стимулируются не только афферентным входом, но и центрами головного мозга. В стволе мозга находятся сосудодвигательный и дыхательный центры, которые ритмически активируют симпатические ядра спинного мозга.

К стволу непрерывно поступает афферентная информация от барорецепторов и в соответствии с её характером вегетативные центры определяют изменения тонуса не только симпатических, но и парасимпатических нервов, контролирующих, например, работу сердца. Это рефлекторная регуляция, в которую вовлекаются и мотонейроны дыхательных мышц – они ритмически активируются дыхательным центром..

В ретикулярной формации мозгового ствола, где расположены вегетативные центры, используется несколько медиаторных систем, осуществляющих контроль важнейших гомеостатических показателей и находящихся в сложных отношениях между собой.

Здесь одни группы нейронов могут стимулировать деятельность других, тормозить активность третьих и одновременно испытывать влияние и тех, и других на себе.

Наряду с центрами регуляции кровообращения и дыхания здесь находятся нейроны, координирующие многие пищеварительные рефлексy: слюноотделение и глотание, выделение желудочного сока, моторику желудка; отдельно можно упомянуть защитный рвотный рефлекс.

Разные центры постоянно координируют свою деятельность друг с другом: например, при глотании рефлексорно закрывается вход в дыхательные пути и, благодаря этому, предупреждается вдох.

Активность стволовых центров подчиняет себе деятельность вегетативных нейронов спинного мозга

11. 8. Роль гипоталамуса в регуляции вегетативных функций

На гипоталамус приходится менее 1% объёма мозга, однако он играет решающую роль в регуляции вегетативных функций. Это объясняется несколькими обстоятельствами.

Во-первых, гипоталамус оперативно получает информацию от интерорецепторов, сигналы от которых поступают к нему через ствол мозга.

Во-вторых, сюда приходит информация от поверхности тела и от ряда специализированных сенсорных систем (зрительная, обонятельная, слуховая).

В-третьих, некоторые нейроны гипоталамуса имеют собственные осмо-, термо- и глюкорецепторы (такие рецепторы называются центральными).

Они могут реагировать на сдвиги осмотического давления, температуры и уровня глюкозы в ликворе и крови. В связи с этим следует напомнить, что в гипоталамусе меньше, по сравнению с остальным мозгом, проявляются свойства гематоэнцефалического барьера.

В-четвёртых, гипоталамус имеет двусторонние связи с лимбической системой мозга, ретикулярной формацией и корой больших полушарий, что позволяет ему координировать вегетативные функции с определённым поведением, например, с переживанием эмоций.

В-пятых, гипоталамус образует проекции на вегетативные центры ствола и спинного мозга, что позволяет ему осуществлять прямой контроль деятельности этих центров.

В-шестых, гипоталамус контролирует важнейшие механизмы эндокринной регуляции (См. главу 12).

Важнейшие для вегетативной регуляции переключения осуществляют нейроны ядер гипоталамуса (Рис. 11.4), в разных классификациях их насчитывают от 16 до 48.

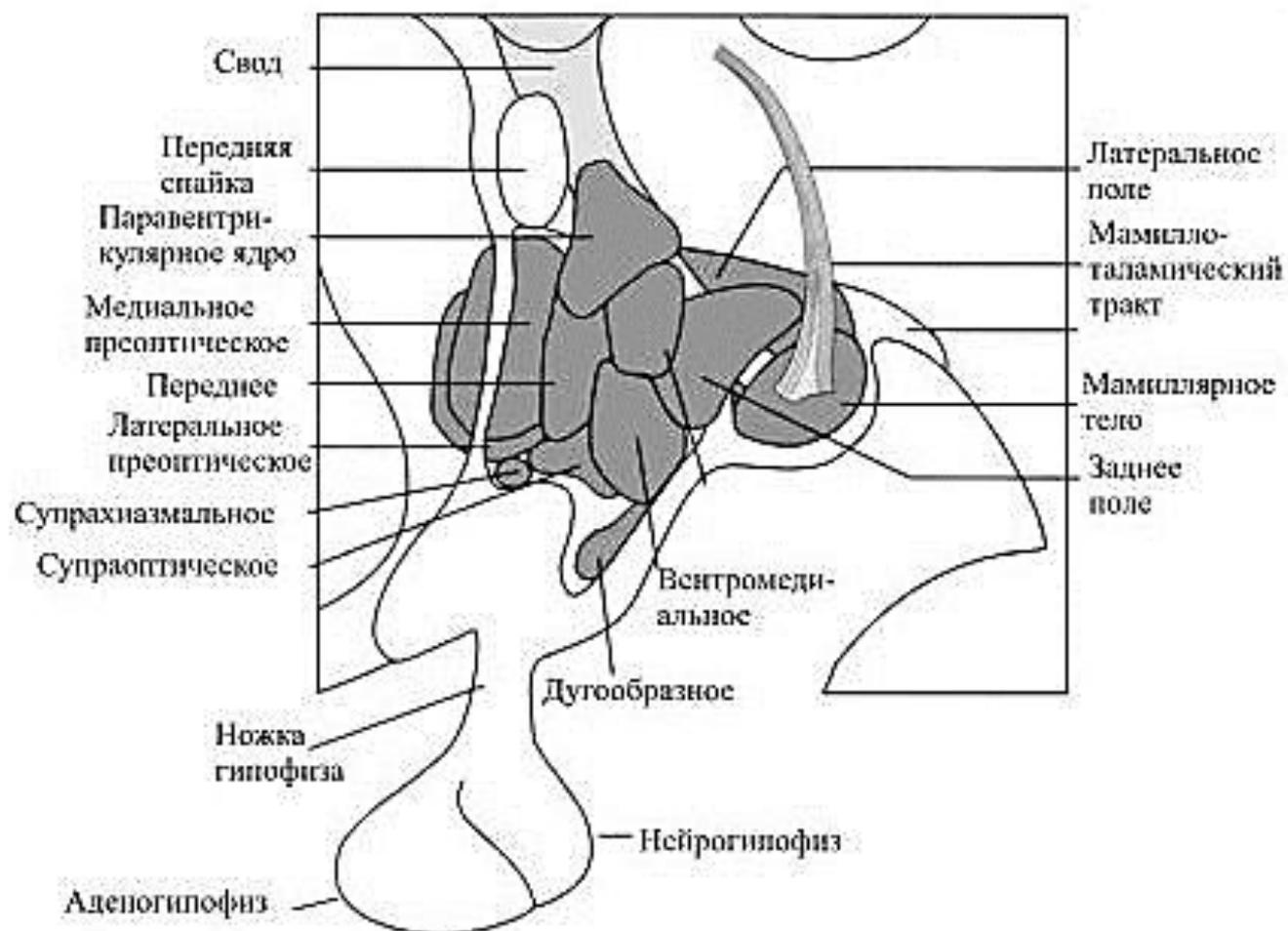


Рис. 11.4. Некоторые ядра гипоталамуса на сагиттальном разрезе (по Kandel E., Kupfermann I., 1995)

В 40-х годах XX века Вальтер Хесс (Hess W.) через введённые с помощью стереотаксической техники электроды последовательно раздражал разные области гипоталамуса у экспериментальных животных и обнаружил при этом разные комбинации вегетативных и поведенческих реакций. При стимуляции задней области гипоталамуса и прилегающего к водопроводу серого вещества у подопытных животных повышалось кровяное давление, увеличивалась частота сокращений сердца, учащалось и углублялось дыхание, расширялись зрачки, а также поднималась шерсть, изгибалась горбом спина и оскаливались зубы, т.е. вегетативные сдвиги говорили об активации симпатического отдела, а поведение было аффективно-оборонительным.

Раздражение ростральных отделов гипоталамуса и преоптической области вызывало у тех же животных пищевое поведение: они начинали есть, даже если были досыта накормлены, при этом увеличивалось выделение слюны и усиливалась моторика желудка и кишечника, а частота сердечных сокращений и дыхания уменьшалась, становился меньшим и мышечный кровоток, что вполне характерно для повышения парасимпатического тонуса.

Одну область гипоталамуса с лёгкой руки Хесса стали называть эрготропной, а другую – трофотропной; их отделяет друг от друга каких-нибудь 2-3 мм. Из этих и многих других исследований постепенно сложилось представление о том, что активация разных областей гипоталамуса запускает уже предуготованный комплекс поведенческих и вегетативных реакций, а значит роль гипоталамуса состоит в том, чтобы оценить поступающую к нему из разных источников информацию и на её основе выбрать тот или иной вариант, объединяющий поведение с определённой активностью обоих отделов вегетативной нервной системы. Само же поведение можно в этой ситуации рассматривать как деятельность, направленную на предупреждение возможных сдвигов внутренней среды.

Следует обратить внимание, что не только уже произошедшие отклонения гомеостаза, но и любое потенциально угрожающее гомеостазу событие может активировать необходимую деятельность гипоталамуса. Так, например, при внезапной угрозе вегетативные сдвиги у человека (увеличение частоты сокращений сердца, повышение кровяного давления и т.п.) происходят быстрее, чем он обратится в бегство, т.е. такие сдвиги уже учитывают характер последующей мышечной активности.

Непосредственный контроль тонуса вегетативных центров, а значит и выходной активности вегетативной нервной системы, гипоталамус осуществляет с помощью эфферентных связей с тремя важнейшими областями (Рис. 11.5):

- 1). Ядро солитарного тракта в верхнем отделе продолговатого мозга, которое является главным адресатом сенсорной информации от внутренних органов. Оно взаимодействует с ядром блуждающего нерва и других парасимпатических нейронов и участвует в контроле температуры, кровообращения и дыхания.
- 2). Ростральная вентральная область продолговатого мозга, имеющая решающее значение в повышении общей выходной активности симпатического отдела. Эта активность проявляется в повышении кровяного давления, увеличении частоты сокращений сердца, секреции потовых желёз, расширении зрачков и сокращении мышц, поднимающих волосы.
- 3). Вегетативные нейроны спинного мозга, на которые гипоталамус может оказывать прямое влияние.

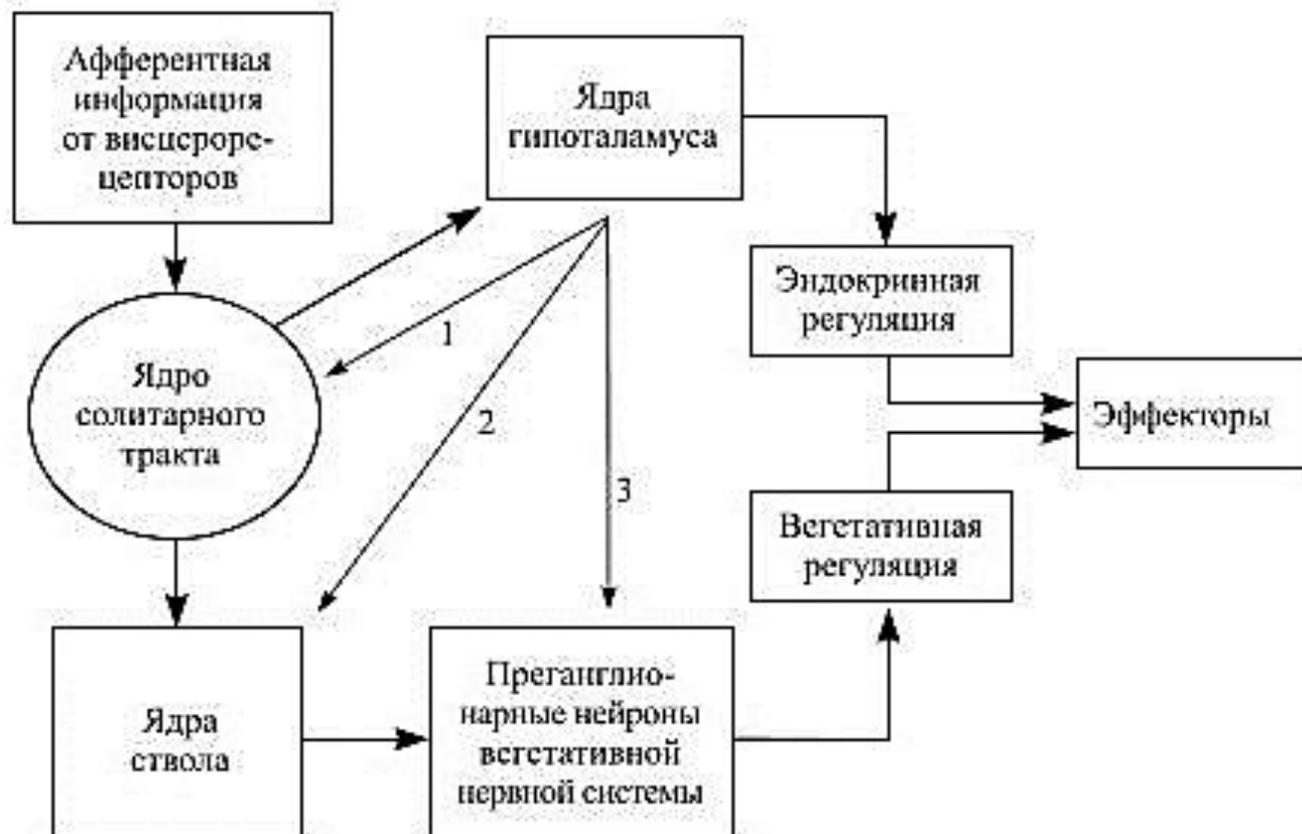


Рис. 11.5 Схема гипоталамического контроля деятельности вегетативной нервной системы (по Loewy A.D., Spyer K.M., 1990)
 1 - Эfferентный путь от гипоталамуса к ядру солитарного тракта.
 2 - Эfferентный путь от гипоталамуса к роstralной вентральной области продолговатого мозга.
 3 - Эfferентный путь от гипоталамуса к вегетативным нейронам спинного мозга.

11.9. Вегетативные механизмы регуляции кровообращения

В замкнутой сети кровеносных сосудов и сердца (Рис. 11.6) постоянно движется кровь, объём которой составляет в среднем 69 мл/кг массы тела у взрослых мужчин и 65 мл/кг массы тела у женщин (т.е. при массе тела 70 кг он составит соответственно 4830 мл и 4550 мл). В состоянии покоя от 1/3 до 1/2 этого объёма не циркулирует по сосудам, а находится в кровяных депо: капиллярах и венах брюшной полости, печени, селезёнки, лёгких, подкожных сосудов.

При физической работе, эмоциональных реакциях, стрессе эта кровь переходит из депо в общий кровоток. Движение крови обеспечивают ритмические сокращения желудочков сердца, каждое из которых изгоняет в аорту (левый желудочек) и лёгочную артерию (правый желудочек) приблизительно по 70 мл крови, а при тяжёлой физической нагрузке у хорошо тренированных людей этот показатель (его называют систолическим или ударным объёмом) может увеличиваться до 180 мл.

Сердце взрослого человека сокращается в покое приблизительно 75 раз в минуту, а значит за это время через него должно пройти свыше 5 литров крови ($75 \cdot 70 = 5250$ мл) – этот показатель называется минутным объёмом кровообращения.

При каждом сокращении левого желудочка давление в аорте, а затем в артериях повышается до 100-140 мм рт. ст. (систолическое давление), а к началу следующего сокращения опускается до 60-90 мм (диастолическое давление). В лёгочной артерии эти показатели меньше: систолическое – 15-30 мм, диастолическое – 2-7 мм – это связано с тем, что т.н. малый круг кровообращения, начинающийся от правого желудочка и доставляющий кровь к лёгким, короче большого, а потому оказывает меньшее сопротивление току крови и не требует высокого давления.

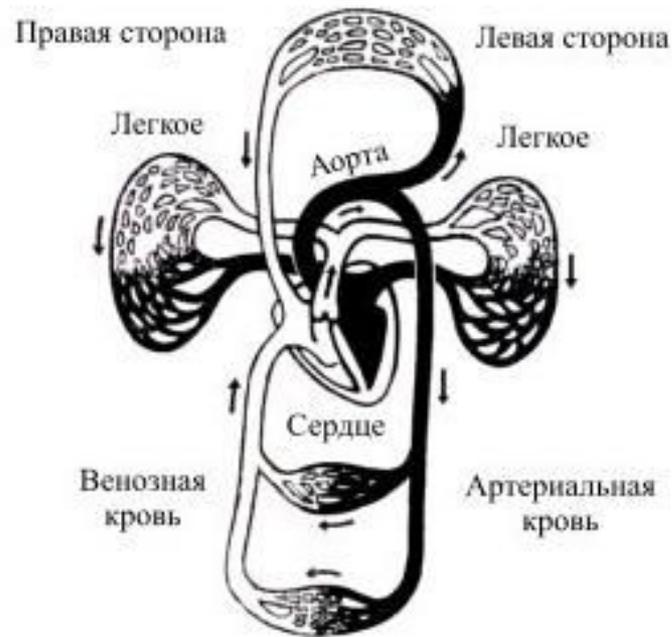


Рис. 11.6. Схема кровообращения

Артериальная кровь из левого желудочка сердца поступает в аорту, движется по сосудам большого круга кровообращения. Отдавая тканям кислород и забирая у них углекислый газ, кровь превращается в венозную и через верхнюю и нижнюю полые вены попадает в правое предсердие, а оттуда в правый желудочек. Из правого желудочка венозная кровь идет через лёгочную артерию в лёгкие, насыщается там кислородом и отдаёт углекислый газ, после чего через лёгочные вены поступает в левое предсердие, а затем в левый желудочек.

Таким образом, главными показателями функции кровообращения оказываются частота и сила сердечных сокращений (от неё зависит систолический объём), систолическое и диастолическое давление, которые определяются объёмом жидкости в замкнутой системе кровообращения, минутным объёмом кровотока и сопротивлением сосудов этому кровотоку.

Сопротивление сосудов изменяется в связи с сокращениями их гладких мышц: чем уже становится просвет сосуда, тем большее сопротивление кровотоку он оказывает.

Постоянство объёма жидкости в организме регулируют гормоны (См. главу 12), но какая часть крови будет находиться в депо, а какая циркулировать по сосудам, какое сопротивление окажут сосуды кровотоку – зависит от управления сосудами симпатическим отделом. Работу сердца, а значит и величину артериального давления, в первую очередь систолического, контролируют и симпатические, и блуждающие нервы (хотя эндокринные механизмы и местная саморегуляция здесь тоже играют важную роль).

Механизм слежения за изменениями важнейших параметров системы кровообращения довольно прост, он сводится к непрерывной регистрации барорецепторами степени растяжения дуги аорты и места деления общих сонных артерий на наружные и внутренние (эта область называется каротидным синусом).

Этого достаточно, поскольку растяжение указанных сосудов отражает и работу сердца, и сопротивление сосудов, и объём крови. Чем сильнее растягиваются аорта и сонные артерии, тем с большей частотой распространяются от барорецепторов нервные импульсы по чувствительным волокнам языкоглоточного и блуждающего нервов к соответствующим ядрам продолговатого мозга. Это приводит к двум последствиям: повышению влияния блуждающего нерва на сердце и понижению симпатического влияния на сердце и сосуды

. В результате уменьшается работа сердца (снижается минутный объём) и понижается тонус сосудов, оказывающих сопротивление кровотоку, а это приводит к уменьшению растяжения аорты и сонных артерий и соответственному уменьшению импульсации от барорецепторов.

Если она станет понижаться, то произойдёт повышение симпатической активности и снизится тонус блуждающих нервов, а в результате опять восстановится надлежащее значение важнейших параметров кровообращения. Непрерывное движение крови необходимо, в первую очередь, для того, чтобы доставлять работающим клеткам кислород от лёгких, а образующийся в клетках углекислый газ уносить к лёгким, где он выделяется из организма.

Содержание этих газов в артериальной крови поддерживается на неизменном уровне, который отражают значения их парциального давления (от лат. pars – часть, т.е. частичного от целого атмосферного): кислорода – 100 мм рт. ст., углекислого газа – около 40 мм рт. ст.

Если ткани станут работать интенсивнее, то они начнут забирать из крови больше кислорода и отдавать в неё больше углекислого газа, что приведёт соответственно к понижению содержания кислорода и повышению – углекислого газа в артериальной крови.

Эти сдвиги улавливают хеморецепторы, расположенные в тех же сосудистых областях, что и барорецепторы, т.е. в аорте и развилках сонных артерий, питающих мозг.

Поступление более частых сигналов от хеморецепторов в продолговатый мозг приведёт к активации симпатического отдела и уменьшению тонуса блуждающих нервов: в результате усилится работа сердца, повысится тонус сосудов и под большим давлением кровь станет быстрее циркулировать между лёгкими и тканями.

Одновременно с этим увеличенная по частоте импульсация от хеморецепторов сосудов приведёт к учащению и углублению дыхания и быстро циркулирующая кровь станет быстрее насыщаться кислородом и освобождаться от излишков углекислого газа: в итоге показатели газового состава крови нормализуются.

Таким образом, барорецепторы и хеморецепторы аорты и сонных артерий незамедлительно реагируют на сдвиги гемодинамических параметров (проявляющиеся увеличением или уменьшением растяжения стенок этих сосудов), а также на изменения насыщения крови кислородом и углекислым газом.

Вегетативные центры, получившие от них информацию, так изменяют тонус симпатического и парасимпатического отделов, что оказываемое ими на рабочие органы влияние приводит к нормализации отклонившихся от гомеостатических констант параметров.

Конечно, это лишь часть сложной системы регуляции кровообращения, в которой наряду с нервными существуют ещё гуморальные и местные механизмы регуляции.

Например, любой особенно интенсивно работающий орган потребляет больше кислорода и образует больше недоокисленных продуктов обмена, которые способны сами расширять сосуды, снабжающие орган кровью.

В результате он начинает забирать из общего потока крови больше, чем забирал прежде, а потому в центральных сосудах из-за уменьшающегося объёма крови понижается давление и возникает необходимость регулировать этот сдвиг уже с помощью нервных и гуморальных механизмов.

При физической работе система кровообращения должна прилаживаться и к мышечным сокращениям, и к повышенному потреблению кислорода, и к накоплению продуктов обмена, и к изменяющейся активности других органов.

При различных поведенческих реакциях, при переживании эмоций в организме происходят сложные изменения, отражающиеся на постоянстве внутренней среды: в таких случаях весь комплекс таких изменений, активирующих разные области мозга, непременно отражается на активности нейронов гипоталамуса, а он уже координирует механизмы вегетативной регуляции с мышечной работой, эмоциональным состоянием или поведенческими реакциями.

11.10. Основные звенья регуляции дыхания

При спокойном дыхании в лёгкие во время вдоха входит около 300-500 куб. см воздуха и такой же объём воздуха при выдохе уходит в атмосферу – это т.н. дыхательный объём.

После спокойного вдоха можно дополнительно вдохнуть 1,5-2 литра воздуха – это резервный объём вдоха, а после обычного выдоха можно изгнать из лёгких ещё 1-1,5 литра воздуха – это резервный объём выдоха.

Сумма дыхательного и резервных объёмов составляет т.н. жизненную ёмкость лёгких, которую обычно определяют с помощью спирометра. Взрослые люди дышат в среднем 14-16 раз в минуту, вентилируя за это время через лёгкие 5-8 литров воздуха – это минутный объём дыхания.

При увеличении глубины дыхания за счёт резервных объёмов и одновременном повышении частоты дыхательных движений можно в несколько раз увеличить минутную вентиляцию лёгких (в среднем до 90 литров в минуту, а тренированные люди способны удвоить и этот показатель).

Воздух поступает в альвеолы лёгких – воздушные ячейки, густо оплетённые сетью кровеносных капилляров, несущих венозную кровь: она мало насыщена кислородом и избыточно – углекислым газом (Рис. 11.7).

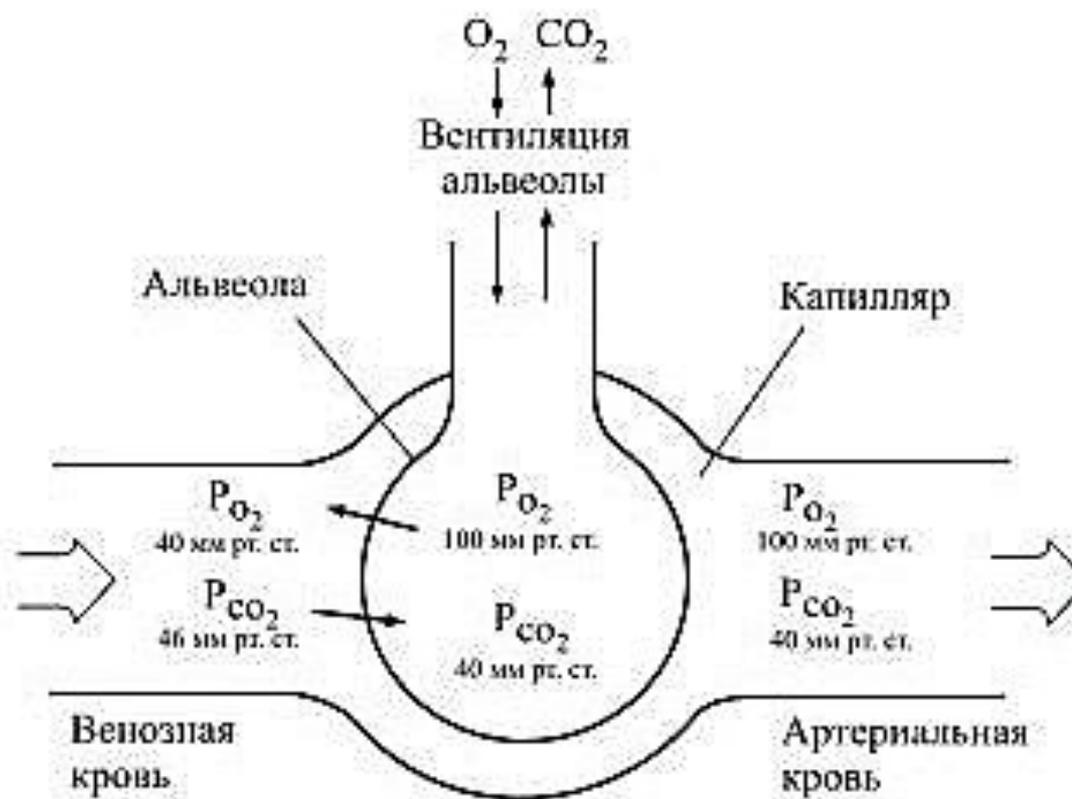


Рис. 11.7. Газообмен в альвеоле легких
 Кислород по градиенту парциального давления насыщает венозную кровь, а углекислый газ переходит из неё в альвеолу. Благодаря вентиляции в альвеолах поддерживается постоянное парциальное давление кислорода и углекислого газа.

Очень тонкие стенки альвеол и капилляров не препятствуют газообмену: по градиенту парциальных давлений кислород из альвеолярного воздуха переходит в венозную кровь, а углекислый газ диффундирует в альвеолы.

В результате от альвеол течёт артериальная кровь с парциальным давлением в ней кислорода около 100 мм рт. ст., а углекислого газа – не более 40 мм рт. ст..

Вентиляция лёгких всё время обновляет состав альвеолярного воздуха, а непрерывный кровоток и диффузия газов через лёгочную мембрану позволяют постоянно превращать венозную кровь в артериальную.

Вдох происходит благодаря сокращениям дыхательных мышц: наружных межрёберных и диафрагмы, которые управляются двигательными нейронами шейного (диафрагма) и грудного отдела спинного мозга (межрёберные мышцы).

Эти нейроны активируются нисходящими из дыхательного центра ствола мозга путями.

Дыхательный центр образуют несколько групп нейронов продолговатого мозга и моста, одна из них (дорсальная инспираторная группа) самопроизвольно активируется в условиях покоя 14-16 раз в минуту, а это возбуждение проводится к двигательным нейронам дыхательных мышц.

В самих лёгких, в покрывающей их плевре и в воздухоносных путях есть чувствительные нервные окончания, которые возбуждаются при растяжении лёгких и движении воздуха по дыхательным путям во время вдоха. Сигналы от этих рецепторов поступают в дыхательный центр, который на их основе регулирует продолжительность и глубину вдоха.

При нехватке кислорода в воздухе (например, в разрежённом воздухе горных вершин) и при физической работе насыщение крови кислородом уменьшается. При физической работе одновременно с этим растёт содержание углекислого газа в артериальной крови, поскольку лёгкие, работая в обычном режиме, не успевают очищать от него кровь до необходимой кондиции.

На сдвиг газового состава артериальной крови реагируют хеморецепторы аорты и сонных артерий, сигналы от которых поступают к дыхательному центру.

Это приводит к изменению характера дыхания: вдох происходит чаще и делается глубже за счёт резервных объёмов, выдох, обычно пассивный, становится при таких обстоятельствах форсированным (активируется вентральная группа нейронов дыхательного центра и начинают действовать внутренние межрёберные мышцы).

В результате этого увеличивается минутный объём дыхания и большая вентиляция лёгких при одновременно увеличенном потоке крови через них позволяет восстановить газовый состав крови до гомеостатического стандарта

Сразу после интенсивной физической работы у человека сохраняется одышка и учащённый пульс, которые прекращаются, когда кислородный долг будет погашен.

Ритм активности нейронов дыхательного центра приспособливается и к ритмической деятельности дыхательных, и других скелетных мышц, от проприоцепторов которых он непрерывно получает информацию.

Координацию дыхательной ритмики с другими гомеостатическими механизмами осуществляет гипоталамус, он же, взаимодействуя с лимбической системой и корой, меняет модель дыхания при эмоциональных реакциях.

Кора больших полушарий может оказывать прямое влияние на функцию дыхания, приспособляя его к разговору или пению.

Только непосредственное влияние коры позволяет произвольно изменять характер дыхания, намеренно задерживать его, урезать или учащать, но всё это возможно лишь в ограниченных пределах.

Так, например, произвольная задержка дыхания у большинства людей не превышает минуты, после чего оно произвольно возобновляется из-за чрезмерного накопления углекислого газа в крови и одновременного уменьшения в ней кислорода.

Резюме

Постоянство внутренней среды организма является гарантом его свободной деятельности.

Быстрое восстановление смещённых гомеостатических констант осуществляет вегетативная нервная система.

Она способна также предупреждать возможные сдвиги гомеостаза, связанные с изменениями внешней среды.

Два отдела вегетативной нервной системы одновременно контролируют деятельность большинства внутренних органов, оказывая на них противоположное влияние.

Повышение тонуса симпатических центров проявляется эрготропными реакциями, а повышение парасимпатического тонуса – трофотропными.

Активность вегетативных центров координирует гипоталамус, он согласует их деятельность с работой мышц, эмоциональными реакциями и поведением.

Гипоталамус взаимодействует с лимбической системой мозга, ретикулярной формацией и корой больших полушарий.

Вегетативные механизмы регуляции играют главную роль в осуществлении жизненно важных функций кровообращения и дыхания.

165. В каком отделе спинного мозга находятся тела парасимпатических нейронов?

- А. Шейный;
- Б. Грудной;
- В. Верхние сегменты поясничного отдела;
- Г. Нижние сегменты поясничного отдела;
- Д. Крестцовый.

166. Какие черепно-мозговые нервы не содержат волокон парасимпатических нейронов?

- А. Тройничные;
- Б. Глазодвигательные;
- В. Лицевые;
- Г. Блуждающие;
- Д. Языкоглоточные.

167. Какие ганглии симпатического отдела следует отнести к паравертебральным?

- А. Симпатический ствол;
- Б. Шейный;
- В. Звёздчатый;
- Г. Чревный;
- В. Нижний брыжеечный.

168. Какой из указанных ниже эффекторов получает в основном лишь симпатическую иннервацию?

- А. Бронхи;
- Б. Желудок;
- В. Кишечник;
- Г. Кровеносные сосуды;
- Д. Мочевой пузырь.

169. Что из перечисленного отражает повышение тонуса парасимпатического отдела?

- А. Расширение зрачков;
- Б. Расширение бронхов;
- В. Повышение частоты сокращений сердца;
- Г. Повышение секреции пищеварительных желёз;
- Д. Повышение секреции потовых желёз.

170. Что из указанного характерно для повышения тонуса симпатического отдела?

- А. Повышение секреции бронхиальных желёз;
- Б. Усиление моторики желудка;
- В. Повышение секреции слёзных желёз;
- Г. Сокращение мускулатуры мочевого пузыря;
- Д. Увеличенное расщепление углеводов в клетках.

171. Деятельность какой эндокринной железы контролируется симпатическими преганглионарными нейронами?

- А. Кора надпочечников;
- Б. Мозговое вещество надпочечников;
- В. Поджелудочная железа;
- Г. Щитовидная железа;
- Д. Околощитовидные железы.

172. С помощью какого нейромедиатора происходит передача возбуждения в симпатических вегетативных ганглиях?

- А. Адреналин;
- Б. Норадреналин;
- В. Ацетилхолин;
- Г. Дофамин;
- Д. Серотонин.

173. С помощью какого медиатора парасимпатические постганглионарные нейроны обычно действуют на эффекторы?

- А. Ацетилхолин;
- Б. Адреналин;
- В. Норэпинефрин;
- Г. Серотонин;
- Д. Вещество Р.

174. Что из указанного характеризует Н-холинорецепторы?

- А. Принадлежат постсинаптической мембране рабочих органов, регулируемых парасимпатическим отделом;
- Б. Ионотропные;
- В. Активируются мускарином;
- Г. Относятся только к парасимпатическому отделу;
- Д. Находятся только на пресинаптической мембране.

175. Какие рецепторы должны связаться с медиатором, чтобы в эффекторной клетке началось повышенное расщепление углеводов?

- А. α-адренорецепторы;
- Б. β-адренорецепторы;
- В. Н-холинорецепторы;
- Г. М-холинорецепторы;
- Д. Ионотропные рецепторы.

176. Какая структура мозга осуществляет координацию вегетативных функций и поведения?

- А. Спинной мозг;
- Б. Продолговатый мозг;
- В. Средний мозг;
- Г. Гипоталамус;
- Д. Кора больших полушарий.

177. Какой гомеостатический сдвиг окажет непосредственное действие на центральные рецепторы гипоталамуса?

А. Повышение артериального давления;

Б. Повышение температуры крови;

В. Увеличение объёма крови;

Г. Повышение парциального давления кислорода в артериальной крови;

Д. Снижение кровяного давления.

178. Чему равна величина минутного объёма кровообращения, если ударный объём равен 65 мл, а частота сокращений сердца – 78 в одну минуту?

А. 4820 мл;

Б. 4960 мл;

В. 5070 мл;

Г. 5140 мл;

Д. 5360 мл.

179. Где расположены барорецепторы, поставляющие информацию вегетативным центрам продолговатого мозга, осуществляющим регуляцию работы сердца и артериального давления?

- А. Сердце;
- Б. Аорта и сонные артерии;
- В. Крупные вены;
- Г. Мелкие артерии;
- Д. Гипоталамус.

180. В положении лёжа у человека рефлекторно уменьшается частота сокращений сердца и артериальное давление. Активация каких рецепторов вызывает эти изменения?

- А. Интрафузальные рецепторы мышц;
- Б. Сухожильные рецепторы Гольджи;
- В. Вестибулярные рецепторы;
- Г. Механорецепторы дуги аорты и сонных артерий;
- Д. Внутрисердечные механорецепторы.

181. Какое событие скорее всего произойдёт вследствие повышения напряжения углекислого газа в крови?

А. Уменьшение частоты дыхания;

Б. Уменьшение глубины дыхания;

В. Уменьшение частоты сокращений сердца;

Г. Уменьшение силы сокращений сердца;

Д. Повышение артериального давления.

182. Чему равна жизненная ёмкость лёгких, если дыхательный объём составляет 400 мл, резервный объём вдоха – 1500 мл, а резервный объём выдоха – 2 л?

А. 1900 мл;

Б. 2400 мл;

В. 3,5 л;

Г. 3900 мл;

Д. По имеющимся данным жизненную ёмкость лёгких определить невозможно.

183. Что может произойти вследствие непродолжительной произвольной гипервентиляции лёгких (частого и глубокого дыхания)?

- А. Повышение тонуса блуждающих нервов;
- Б. Повышение тонуса симпатических нервов;
- В. Повышение импульсация от сосудистых хеморецепторов;
- Г. Повышение импульсация от барорецепторов сосудов;
- Д. Повышение систолического давления.

184. Что понимают под тонусом вегетативных нервов?

- А. Их способность возбуждаться при действии раздражителя;
- Б. Способность проводить возбуждение;
- В. Наличие спонтанной фоновой активности;
- Г. Повышение частоты проводимых сигналов;
- Д. Любое изменение частоты передаваемых сигналов.