

ових подразненнях виникає відчуття гострого болю (*гіперпатії*). Доторкування до поверхні шкіри може викликати відчуття паління. При надмірному збудженні таламічних ядер відчуття стають погано локалізованими: укол пальця викликає відчуття болю в усій руці. Виключення таламічних ядер призводить до зниження шкірної й больової чутливості – *анестезії й аналгезії*.

Функції неспецифічних ядер таламусу

До неспецифічних ядер відносять *інтраламінарні, центральне, медіанний центр*. Багато з них належать до ретикулярної формації. Волокна ретикулярних нейронів створюють сітку, яка з'єднує між собою різні структури мозку. Більша частина неспецифічних ядер не має прямих зв'язків з корою великих півкуль, а ті, котрі мають (вентральне переднє, ретикулярне), надсилають свої волокна дифузно в різні ділянки кори. Сигнали зі спинного мозку доходять до цих ядер палео-спино-таламічним трактом і непрямо – спино-ретикулярним. Їх роль є модулюючою, тобто регулюючою рівень активності всіх коркових ділянок.

Неспецифічні ядра мають зв'язки між собою, з асоціативними й переключаючими ядрами Т, з гіпоталамусом, лімбічними структурами та іншими підкорковими утвореннями. Важливо, що неспецифічні ядра Т не проводять аферентації певної модальності (звідси їх назва). До них надходять сигнали головним чином з ретикулярної формації стовбура мозку, що пояснює їх участь у регуляції загального рівня активності мозку, а також причетність до змін стану сну на неспання.

Імпульсація, що надходить по неспецифічній висхідній системі таламусу, підтримує рівень збудливості нейронів кори, необхідний для збереження свідомості. Волокна неспецифічних ядер Т закінчуються в усіх шарах кори. Крім того, неспецифічні ядра Т забезпечують орієнтувальні реакції, що швидко виникають і важливі для організації концентрованої уваги й робочого настроювання організму.

Таким чином, таламус здійснює наступні функції.

1. *Переключення всієї сенсорної аферентації (окрім нюхової), що прямує до вищих відділів мозку й забезпечення розпізнавання модальності подразнення без біологічної оцінки.*
2. *Опрацювання сенсорної й моторної інформації.*
3. *Участь у міжцентральному взаємодіях.*
4. *Регуляція рівня збудливості різних відділів мозку, у тому числі кори великих півкуль і звідси – участь у зміні сну й неспання, в організації уваги, робочого настроювання організму.*
5. *У таламусі є також несенсорні ядра, котрі перемикають імпульси від різних відділів ЦНС на моторну кору в зворотньому напрямку (вентролатеральне ядро – двобічний зв'язок з мозочком, переднє бокове вентральне ядро – для базальних ядер та ін.).*

Лекція 7. ГІПОТАЛАМУС. ЛІМБІЧНА СИСТЕМА. ЕМОЦІЇ. АВТОНОМНА (ВЕГЕТАТИВНА) НЕРВОВА СИСТЕМА

Гіпоталамус

Гіпоталамус (Г) – філогенетично старий відділ проміжного мозку, який відіграє важливу роль у підтриманні сталості внутрішнього середовища й забезпеченні інтеграції функцій вегетативної, ендокринної та соматичної систем.

У гіпоталамусі виділяють декілька десятків ядер, які топографічно утворюють п'ять груп: *преоптична, передня, середня, зовнішня, задня*.

Гіпоталамус рясно кровообезпечується (2600 капілярів/мм², при тому що для кори тільки 400).

Більшість ядер Г мають нечітко виділені межі й, за малим виключенням (супраоптичне й паравентрикулярне ядра), їх не можна розглядати як центри з вузькою локалізацією специфічних функцій. Більш перспективним є поділ Г на ділянки, які володіють певною функціональною специфікою. Наприклад, деякі ядра преоптичної й передньої груп об'єднуються в *гіпофізотропну* ділянку, нейрони якої продукують *рилізінгфактори (ліберіни) й* інгібіруючі фактори (*статини*), котрі регулюють діяльність передньої частки гіпофіза – *аденогіпофіза*.

Середня група ядер формує *медіальний Г*, де є своєрідні нейрони-датчики (хемо-, термо-, осморецептори), які реагують на зміни внутрішнього середовища організму (температуру крові, водно-електролітний склад плазми, вміст гормонів у крові). Через нервові й гуморальні механізми медіальний Г керує діяльністю гіпофіза.

У *латеральному Г* нервові клітини розташовані дифузно, без організації ядер. Через латеральний Г проходять провідникові шляхи (медіальний пучок переднього мозку) до верхнього й нижнього відділів стовбура мозку.

Регуляція вегетативних функцій

Гіпоталамус є важливим *інтегративним центром вегетативних, соматичних й ендокринних функцій*, який відповідає за реалізацію складних гомеостатичних реакцій і входить в ієрархічно організовану систему відділів головного мозку, які реалізують вісцеральні функції з забезпеченням гомео-

стазу. Г вважається вищим вегетативним центром, який забезпечує вегетативний компонент поведінкових реакцій.

До регуляції вегетативних реакцій за участю Г залучається ціла система центрів, які представлено на всіх рівнях головного мозку. Г є одним з рівнів даної системи, і це багато в чому визначає складність й адаптивний характер вегетативних реакцій, які він регулює.

Терморегуляторна функція гіпоталамусу

Гіпоталамус є *інтегративним центром терморегуляції*. Тому при перетинанні стовбурової частини мозку в кішки на рівні верхньої межі середнього мозку, що відокремлює Г від нижчерозташованих структур мозку, порушується терморегуляція й гомойотермна тварина перетворюється на пойкилотермну.

Локальне подразнення *задніх* відділів Г свідчить, що тут знаходяться структури, які регулюють процес теплопродукції. При цьому інтенсифікується обмін речовин, збільшується частота серцевих скорочень, звужуються кровоносні судини і з'являється тремтіння м'язів. Пошкодження задніх відділів Г викликає пригнічення теплопродукції й зниження температури тіла.

Передні відділи Г (паравентрикулярне ядро) відповідають за інтеграцію процесів тепловіддачі. Подразнення цієї ділянки викликає розширення судин шкіри, підсилення потовиділення, інтенсифікацію дихання. Пошкодження переднього Г супроводжується порушенням тепловіддачі й підвищенням температури тіла – гіпертермією. У передньому Г виявлено «*теплові*» *нейрони*, у яких локальне нагрівання викликає збільшення частоти імпульсної активності. Ці нейрони можна віднести до категорії внутрішніх терморецепторів, які в природних умовах реагують на температуру крові й разом з терморецепторами шкіри рефлекторно збуджують еферентні нейрони Г, що контролюють тепловіддачу на периферії.

Гіпоталамо-гіпофізарна система

Однією з найважливіших функцій Г є *регуляція діяльності гіпофіза*.

У нейросекреторних клітинах супраоптичного й паравентрикулярного ядер Г синтезуються *окситоцин та антидіуретичний гормон (АДГ)*, який має ще назву *вазопресин*. Гормони в стані гранул транспортуються аксонами нейросекреторних нейронів і виділяються в капіляри нейрогіпофіза (задня частка). АДГ регулює реабсорбцію води в нирках і збільшує м'язовий тонус артеріол, підвищуючи таким чином артеріальний тиск. Окситоцин стимулює скорочення м'язів матки й молочних залоз.

У медіальному Г (гіпофізотропна ділянка гіпоталамусу) виділяються гормони, котрі є ніби-то гормонами гормонів. Їх поділяють на стимулюючі (*рилізінг-фактори – ліберини*) і гальмуючі секрецію (*інгібіруючі фактори – статини*). Звільнившись із нервових закінчень, гіпофізотропні гормони через судини гіпоталамо-гіпофізарної портальної системи попадають в аденогіпофіз (передню частку) і там впливають на клітини, що секретують тропні гормони – кортикотропін, тиреотропін, фолікулостимулюючий (ФСГ), лютеїнізуючий (ЛГ). Тропні гормони, у свою чергу, впливають на периферичні ендокринні залози – надниркові, щитоподібну, яєчник. Завдяки такій інтеграції ефективно функціонує ряд нервово-гормональних систем, наприклад, гіпоталамо-гіпофізо-наднирникова.

Секреція гіпофізотропних гормонів Г регулюється за принципом негативного зворотного зв'язку. При збільшенні в плазмі крові гормонів периферичних залоз зменшується надходження відповідних рилізінг-факторів у портальну гіпоталамо-гіпофізарну систему й тим самим знижується секреція того чи іншого тропного гормону аденогіпофізом. Паралельно з цим механізмом діяльність гіпоталамо-гіпофізарної системи може регулюватися за рахунок нервових впливів, які надходять від лімбічної системи й середнього мозку через латеральний Г. Відомо, що при сильних больових або інших стресорних впливах збільшується виділення кортикотропіну й знижується виділення гонадотропних гормонів. Механізм цієї реакції обумовлений змінами в секреції відповідних рилізінг-факторів, які викликаються імпульсацією в гіпофізотропну зону Г з лімбічної кори й середнього мозку. Таким чином за рахунок нервових впливів *секреція аденогіпофіза приводиться у відповідність з мотивацією й біологічною спрямованістю реакцій організму*.

Причетність до регуляції поведінкових реакцій

Електричне подразнення певних зон Г викликає *спрямовані на виживання організму поведінкові комплекси*, які включають моторні, вегетативні й гормональні компоненти. Так, у задньому Г виявлено ділянку, електричне подразнення якої викликає комплекс реакцій, що характерні для харчової поведінки: пошук їжі, слиновиділення, підсилення моторики й кровозабезпечення кишечника, зміни м'язового кровотоку.

Б.Ананд і Д.Бробек (1951) ідентифікували в Г дорослих щурів декілька зон, які відповідають за їждобувну поведінку. Вони встановили, що пошкодження невеликої ділянки в *латеральному* Г викликає відмову від їжі (*афагія*) і води (*адипсія*), виснаження і загибель тварини. Цю ділянку було названо авторами «зоною голоду».

Разом з тим, пошкодження *вентромедіальних* ядер Г викликає надмірне споживання їжі (*гіперфагію*) і ожиріння.

Тут локалізований «центр нагодовування», нейронам якого властива пряма хімічна чутливість до складу крові. При споживанні їжі вони активуються й гальмують центр голоду, що викликає усунення комплексу реакцій їждобувної поведінки.

Гіпоталамус причетний до організації біологічних «циркадійних» ритмів (періодики змін стану сну й неспання). Цьому сприяє регуляція гіпоталамусом вироблення кортикотропіну, діяльність гормонів епіфізу. Зміна цих станів супроводжується змінами соматичних (м'язовий тонус) і вегетативних (частота серцевих скорочень, перистальтика кишечника) процесів, інтеграція яких здійснюється гіпоталамусом.

За рахунок впливів Г на вироблення статевих гормонів забезпечується певна тривалість менструального циклу. Крім того, у складі медіального пучка переднього мозку й заднього Г виявлено ділянки, подразнення яких впливає на статеву поведінку. Гіпоталамус визначає вірну періодичність процесів розмноження.

Причетність Г до організації стресу обумовлена впливом на вироблення глікокортикоїдів. Через утворення в Г й гіпофізі нейрорегуляторних енкефалінів й ендорфінів забезпечується зниження стресу.

Велике значення має Г в організації емоцій за рахунок формування мотивацій при зрушеннях у внутрішньому середовищі й вироблення надлишку адреналіну та норадреналіну. Гіпоталамус приймає

участь у регуляції агресивної поведінки тварин.

Лімбічна система

Лімбічна система (ЛС) - морфо-функціональне об'єднання, що включає в себе філогенетично старі відділи кори, а також ряд підкоркових структур, які регулюють функції внутрішніх органів, забезпечують емоційне забарвлення поведінки та її відповідність наявному суб'єктивному досвіду, а також процеси навчання й пам'яті.

До лімбічної системи відносять наступні філогенетично різні коркові й підкоркові структури (рис. 4.32):

- древня кора – препіріформна кора, нюхові структури (горбик та цибулина), прозора перетинка;
- стара кора – закрутка пояса, гіпокамп, зубчаста фасція;
- мезокортекс – острівцева кора, парагіпокампальна звивина;
- підкіркові структури – мигдалина, гіпоталамус, переднє таламічне ядро, мамілярні тіла, ядро перетинки.

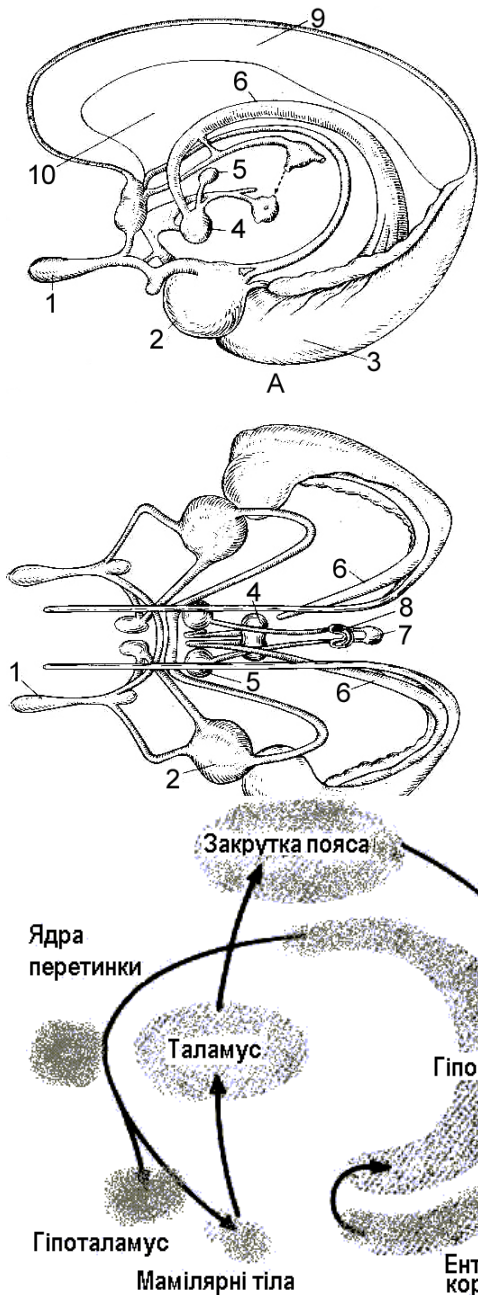


Рис. 4.32. Схема лімбічної системи (А, Б) (за

Л.О.Бадалян, 1975).

1 – нюхова цибулина; 2 – мигдалина; 3 – нога морського коня; 4 – мамілярні тіла; 5 – переднє таламічне ядро; 6 – склепіння; 7 – епіфіз; 8 – повідець; 9 – мозолисте тіло; 10 – прозора перетинка.

Аферентні й еферентні зв'язки лімбічної системи

Між лімбічними структурами утворені двобічні зв'язки та кола. Звідси забезпечення можливості для довготривалої циркуляції збудження, отже підтримання єдиного стану й нав'язування такого іншим системам мозку.

Для ЛС характерні **численні ланцюги збудження** (рис. 4.33).

Коло Папеса – замкнутий шлях, який складається з парагіпокампальної закрутки, гіпокампа, склепіння, мамілярного тіла, переднього відділу таламусу, закрутки пояса. Коло Папеса є важливим нервовим утворенням, яке відповідає за **емоції і формування слідів пам'яті, отже й навчання.**

Друге коло (амігдала – гіпоталамус - мезенцефальні структури – амігдала) має відношення до організації захисно-агресивної поведінки, а також їжових та статевих форм поведінки. Ці кола пов'язані з іншими відділами ЦНС, додатковими, що надає певної специфіки поведінці.

Лімбічна система зв'язана з новою корою: лобовою і скроневою ділянками. **Лобові ділянки** є головними відділами нової кори, які регулюють діяльність ЛС. Крім того, з усієї нової кори тільки ці ділянки мають безпосередні зв'язки з гіпоталамусом.

Функції лімбічної системи

Гіпокамп. Цій структурі властива поліфункціональність. Будова його модульна – складається з пов'язаних між собою мікросіток, які стереотипно повторюються. Серед функцій – створення настороженості, підвищення уваги й забезпечення орієнтовних реакцій (стартл-рефлексів), участь в організації емоційної напруги (страху, агресії, голоду, спраги), пам'яті та навчання. Нейрони гіпокампа поліфункціональні; звідси здатність реагувати на різні сенсорні стимули довготривалими реакціями (до 12 с) при значній поширеності збудження, з охопленням до 60% нейронів.

Мигдалина – забезпечення захисної поведінки, вегетативних реакцій. Цій структурі теж властива полісенсорність нейронів. Мигдалина причетна до організації рухових, емоційних реакцій, мотивацій, умовнорефлекторної поведінки. Завдяки зв'язкам із

Рис. 4.33 “Коло Папеса”.

гіпоталамусом виражений вплив на вегетативні функції, переважно парасимпатикотропний. Подразнення мигдалини спричиняє облизування, жування, ковтання, саливацію, зміну перистальтики кишечника. Визначено вплив на діяльність нирок та сечового міхура.

У цілому, ЛС контролює **емоційну поведінку**, керуючи тим самим усією сукупністю внутрішніх факторів, котрі мотивують діяльність людини й тварини. Вона забезпечує **загальне поліпшення пристосування** організму до умов навколишнього середовища, що постійно змінюються. Якщо внаслідок пошкодження ЛС це пристосування порушується, поведінка втрачає адекватність: порушується **їжодобувна поведінка**, страждає діяльність, спрямована на **збереження індивіда й вида**, порушується **соціально-статева поведінка**. Усі ці акти, нервовий субстрат яких закладено в гіпоталамусі та верхніх відділах середнього

мозку, керуються ЛС. У тварин вони складають *видоспецифічну поведінку*. *Емоційна поведінка людини*, яка мабуть є аналогом видоспецифічної поведінки тварини, при пошкодженні ЛС порушується.

Завдяки ЛС інформація з внутрішнього середовища організму та навколишнього середовища набуває домінуючого значення й прирікає цілеспрямовану діяльність на подолання та зміну жорстких видоспецифічних програм. Тобто в такій ситуації усвідомлюються потреби, спрямовані на об'єкт, який забезпечує їх задоволення. Таким чином забезпечується адекватність поведінки.

Регулюючий вплив ЛС здійснюється через посередництво розташованих нижче вегетативних центрів. Скоріш за все, змінюючи в той чи інший бік збудливість гіпоталамічних центрів, ЛС визначає знак відповідної *вегетативної реакції*.

Емоційне забарвлення поведінкових реакцій визначається не тільки вегетативними компонентами, але й відповідними *ендокринними зрушеннями*. У цьому плані істотним є вплив ЛС на діяльність залоз внутрішньої секреції. Змінюючи гормональний фон, ЛС в природних умовах може приймати участь у формуванні *спонукань до дії (мотивацій)* та регулювати реалізацію самих дій, спрямованих на усунення спонукань, підсилюючи або послаблюючи емоційні фактори поведінки.

Емоції

Генетично запрограмована цілеспрямована активність у людини, як і у тварин з високорозвинutoю нервовою системою, спрямовується двома механізмами, а саме: мотиваціями та емоціями.

Значення мотивацій

Мотивація (англ. motivation, від motive – спонукання) – **це фізіологічний стан, який виникає в разі необхідності задовольнити ту чи іншу потребу організму**. Суб'єктивно він проявляється відчуттями, оскільки зрозуміти потребу можливо тільки через власні відчуття (голод, спрагу тощо). Об'єктивними показниками мотивацій є зміни електричної активності мозку, а також стану внутрішнього середовища (зміна осмотичного тиску, вмісту цукру, статевих гормонів тощо).

Мотивації – це особливий комплекс збуджень, які спонукують людину або тварину до пошуку специфічних агентів зовнішнього середовища, що можуть задовольнити існуючу потребу.

Коли параметри знаходяться в межах фізіологічної норми, виникає відчуття задоволення, яке зветься *гедоністичним станом* (гр. hedone – приємне самопочуття, насолода). При відхиленні параметрів гомеостазу або при порушенні ультраструктур клітин виникає неприємне самовідчуття – відхилення від

гедоністичного стану. Саме ці неприємні відчуття складають початковий етап мотивації – актуалізацію потреб. Вони є безпосереднім фізіологічним механізмом, що запускає енграми рухових структур, здатних усунути порушення гомеостазу.

Мотивації можуть бути як усвідомленими, так і неусвідомленими. Неусвідомлені мотиви зветься **спонуканнями** або **потягами**. Вони відбивають внутрішні зміни організму, пов'язані з біологічними потребами (голод, спрага, статевий потяг тощо). Складні форми мотивації людини, які проявляються на усвідомленому рівні, є **інтересами**.

Одночасно з появою потреби виникає особливий стан, який зветься емоціями.

Характеристика емоцій

Емоції (Е) (лат. emoveo – збуджувати, хвилювати) – **це фізіологічний стан організму, який характеризується активацією великої кількості функцій організму, підвищеною чутливістю та яскраво вираженим особистим ставленням людини до навколишньої дійсності й до себе**.

В емоціях розрізняють **два «компоненти»**.

1. **Суб'єктивний**, який проявляється переживаннями – тривогою, пристрастю, люттю, задоволенням тощо.
2. **Об'єктивний**, для якого властива напруга фізіологічних систем організму.

Зміни в діяльності вегетативних систем можуть бути настільки значними, що призводять до стану, який зветь «вегетативною бурєю». Ця «буря» проявляється різким підвищенням діяльності серцево-судинної, дихальної, м'язової систем; у цей час блокуються механізми втоми, активуються процеси катаболізму й гальмуються процеси анаболізму. Ці реакції виникають і закріплюються в процесі еволюції тваринного світу як форма термінової мобілізації всіх енергетичних і пластичних ресурсів при небезпечних для життя обставинах.

Головне призначення Е – *мобілізує*; їх біологічне значення для організму – *вижити*. Це древні реакції. Серед них є такі, що притаманні як тваринам, так і людині (**загальнобіологічні**), тобто базові. Пов'язані вони з порушенням гомеостазу та спрямовані на задоволення життєво необхідних потреб – потреба в їжі, питті, самозахисті (збереження індивіда), розмноженні (збереження виду). Звідси виділяють Е їждобувні, орієнтовно-дослідницькі, агресивно-захисні, статеві.

Особливо різноманітними є Е **людські**, які пов'язані з задоволенням особистих та соціальних потреб – інтелектуальних, моральних, естетичних, взаємодії з іншими членами групи, самозбереження тощо. Ці вищі Е розвиваються на базі свідомості й тому здійснюють гальмівний контролюючий вплив на нижчі Е.

Емоції поділяють також на **негативні** (незадоволеного пошуку) і **позитивні** (задоволеного пошуку).

Задоволення нижчих Е викликає насичення. Ця біологічна реакція спрямована на запобігання перевантаження організму.

Задоволення вищих Е викликає позитивні відчуття (радість), які тим сильніші, чим краще була виражена мотивація. Постійним джерелом радості є збільшення інформаційних ресурсів, а оскільки інформація є

вирішальним фактором боротьби з невідомістю, тому для людини характерним є пошук додаткової інформації, відчуття «інформаційного голоду», «спрага знань», «принадність новизни». Тому інформаційний потік, як джерело позитивних Е, практично невичерпний. Припинення інформаційного потоку викликає нудьгу, яка супроводжується негативними Е. Виникнення позитивних Е під час опанування нової інформації і розвиток нестерпної нудьги при припиненні цього потоку стають могутнім стимулом для навчання і творчості.

Згідно *інформаційної теорії* П.В.Симонова, доповненій Г.І.Косицьким, знак Е може бути визначений наступним рівнянням:

$RH = M(i \times E_i \times C_i - i_n \times E_n \times C_n)$, де **RH** – реакція напруги (емоція), **M** – мета, завдання, потреба, мотивація, **I** – інформація, **E** – енергія, **C** – час; **i** – існуючі, **n** – необхідні.

Емоції виникають у тому випадку, коли перед організмом постає будь-яке завдання (потреба, мета), а засобів для вирішення його (задоволення, досягнення) недостатньо. Засобами є три названі фактори: інформація, енергія та час. Оскільки будь-яка новина приховує в собі невідомість, тобто дефіцит інформації, тому ступінь емоційної напруги буде залежати від ступеня обізнаності (інформації) про характер події (небезпеки). Важливими є також внутрішні можливості (запас енергії), необхідної для подолання перешкоди, або для вирішення проблеми. Нарешті, необхідний певний запас часу як на підготовку до боротьби, так і на саму боротьбу. Чим менша інформація, що необхідна для вирішення завдання, тим більший ступінь емоційної напруги.

Розрізняють **чотири ступеня емоційної напруги** людини.

Перший характеризується підвищенням уваги, мобілізацією інтелектуальних і фізичних ресурсів організму. Під час емоційного підйому особливо гостро сприймаються впливи навколишнього середовища. У людини з'являється **натхнення, радість творчості**.

Другий ступінь включає стеничні, негативні Е, коли спостерігається максимальна мобілізація ресурсів

організму. Психологічно другий ступінь проявляється станом **обурення, гніву, люті**.

Третій ступінь – астенічних негативних Е виникає тоді, коли для подолання перешкоди або вирішення завдання необхідно значно більше сил і часу, ніж є в розпорядженні організму. Психологічно ця стадія проявляється **відчуттям жаху, нудьги**. При цьому знижуються інтелектуальні й енергетичні ресурси організму, зменшується імунологічний захист. «Вегетативна буря» може перейти в «безладдя». «Страх, нудьга, смуток – пошкоджують тіло, відкриваючи доступ різним захворюванням» (І.П.Павлов). Цей ступінь є своєрідним захистом – людина вимушено відмовляється від розв'язання завдання. Але якщо значущість мети зберігається, розвивається фінальний ступінь.

Четвертий ступінь – **невроз, розлад регуляторних механізмів (виснаження), хвороба**.

Кожен із ступенів може виникати й без попередніх.

У складі будь-якої Е є **3 компоненти**.

1. Мотивація, тобто фізіологічний стан, який виникає в разі необхідності задовольнити ту чи іншу потребу організму. Суб'єктивно він проявляється відчуттями (голоду, спраги, страху, люті, задоволення, незадоволення, радості, тривоги, любові тощо). Принципову відміну суб'єктивних проявів негативних та позитивних Е прекрасно відмічено в романі Л.Толстого «Анна Кареніна»: «Усі щасливі сім'ї подібні одна на одну, кожна нещаслива сім'я нещаслива по-своєму». Варіантів відчуттів з негативними знаками значно більше.

2. Ефекторний (руховий, ендокринний) компонент зовнішньоповедінкових реакцій – рух до їжі або відмова від неї, споживання їжі; втеча; комплекс реакцій по відношенню до особи протилежної статі (ритуальні танці птахів, бої оленів, поведінка закоханих у різні періоди); міміка з наданням різних виразів обличчя, інтонація голосу (об'єктивна психологічна оцінка радіопереговорів з космонавтами під час польоту; ряд порад центру керування польотами для створення позитивного емоційного настрою). Л.М.Толстой в романі «Війна і мир» описує 100 видів посмішки. Б.Шоу писав, що слово «так» можна сказати 50-ма способами, слово «ні» – 500. Почерк у людей в різному емоційному стані різний. (Графологія в психологічному плані – ціла наука).

3. Вегетативний компонент має свої особливості – це зміни діяльності серцево-судинної, дихальної систем, потовиділення, слиновиділення тощо. Якщо перших два компоненти можна загальмувати (у цьому виявляється рівень вихованості, самоконтролю, майстерності гри актора), тоді третій, вегетативний, завжди залишається. З урахуванням цього запропоновано використання поліграфа – «детектора брехні». У деякій мірі можна керувати й цим компонентом завдяки аутотренінгу, використанню системи йоги, гіпнозу тощо.

Автономна (вегетативна) нервова система

Усі функції організму можна умовно поділити на дві групи: *соматичні (анімальні, тваринні) і вегетативні (вісцеральні, рослинні)* (від лат. vegetativus – рослинний). Такий поділ запропонував у 1801 р. М.Біша.

До *соматичних* відносять сприймання зовнішніх подразнень і рухові реакції поперечно-смугастих м'язів, а до *вегетативних* – процеси, що забезпечують обмін речовин, травлення, дихання, кровообіг, виділення, розмноження тощо.

Відповідно до розподілу функцій нервову систему також поділяють на соматичну й вегетативну.

У 1903 році Д.Ленглі ввів поняття *«автономна нервова система»*, підкреслюючи, що її функціонування майже не залежить від нашої свідомості, і запропонував поділ на *симпатичну й парасимпатичну* частини (в останній час виділяють ще *метасимпатичну* частину).

У 1916 році Гаскел запропонував термін «*мимовільна*».

В поняття **автономна нервова система (АНС)** включається **комплекс центральних і периферичних нервових клітинних структур, котрі регулюють функціональний рівень внутрішнього середовища, необхідний для адекватних реакцій всіх систем. Досягається це шляхом іннервації гладеньких м'язів усіх органів, серця і залоз.**

Структурно-функціональні особливості автономної (вегетативної) нервової системи

АНС має наступні **відмінності** порівняно з соматичною.

1. Еферентний відділ рефлекторної дуги АНС має два нейрони – ефекторний і вставний (рис. 4.34). Ефекторний нейрон розташований поза межами ЦНС і входить до складу одного з вузлів АНС. Вставний нейрон міститься в середині мозку, внаслідок чого зветься центральним. Саме ця властивість вважається принциповою ознакою вегетативної нервової системи на відміну від соматичної

2. Еферентні волокна, які виходять з центрів АНС, на шляху до органа перериваються в тих чи інших вузлах і відповідно називаються *прегангліонарними й постгангліонарними*.

Прегангліонарні волокна належать до типу В; вони володіють тонкою мієліновою оболонкою, швидкість розповсюдження збудження по них 3–18 м/с.

Постгангліонарні волокна АНС належать до типу С; вони не мають мієлінової оболонки, тонкі (діаметр їх не перебільшує 7 мкм), збудження по них розповсюджується повільно (1-3 м/с), у них триваліші рефрактерний період та хронаксія.

3. Центральні й периферичні відділи АНС розміщені нерівномірно, осередками. Центральні відділи локалізуються в спинному й головному мозку, а периферичні мають багато нервів, нервових сплетень і вузлів.

Центри симпатичної частини АНС розташовані в торако-люмбальному (грудно-поперековому) відділі спинного мозку. **Центри парасимпатичної частини АНС** розташовані в сакральному (крижовому) відділі спинного мозку, у середньому (в ядрі III черепного нерва) та довгастому (ядра VII, IX, X пар) мозку (рис. 4.35).

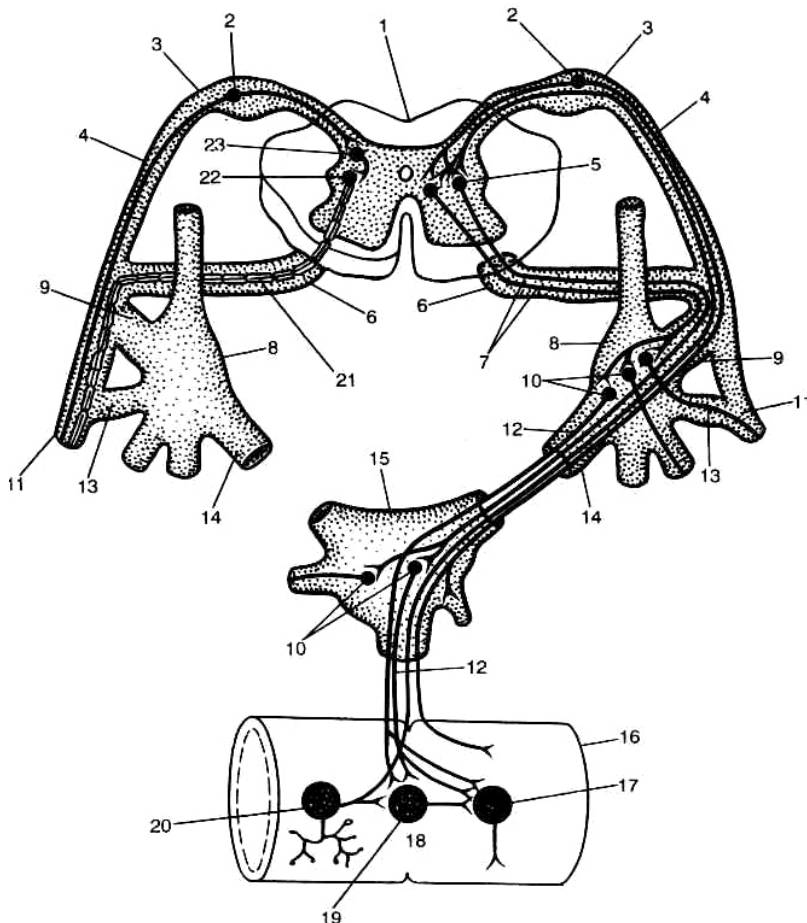


Рис. 4.34. Принципова схема дуги автономного (праворуч) і соматичного (ліворуч) рефлексів (за А.Д.Ноздрачевим, 1991).

1 – спинний мозок; 2 – тіло чутливого нейрона; 3 – спинальний ганглії; 4 – задній корінець; 5 – вставний (прегангліонарний) нейрон дуги автономного рефлекса; 6 – передній корінець; 7 – прегангліонарне волокно; 8 – паравертебральний ганглії; 9 – біла з'єднувальна гілка; 10 – еферентний (постгангліонарний) нейрон дуги автономного рефлекса; 11 – соматичний нерв; 12 – постгангліонарне волокно; 13 – сіра з'єднувальна гілка; 14 – вісцеральна гілка; 15 – превертебральний ганглії (аортальне, брижове верхнє, підчеревні верхнє і нижнє сплетення); 16 – кишка; 17 – ефекторний нейрон функціонального модуля метасимпатичної нервової системи; 18 – функціональний модуль метасимпатичної нервової системи; 19 – інтернейрон функціонального модуля; 20 – чутливий нейрон функціонального модуля; 21 – рухове соматичне волокно; 22 – руховий нейрон соматичної рефлекторної дуги; 23 – вставний нейрон соматичної рефлекторної дуги.

Симпатичний відділ АНС іннервує все тіло.

Парасимпатичний відділ не іннервує скелетні м'язи, потові

залози, більшість кровоносних судин (за виключенням зовнішніх статевих органів і слинних залоз), мозковий шар надниркових залоз, сечоводи, матку, ЦНС.

Симпатична частина автономної нервової системи

Центральний відділ розташований у бокових рогах спинного мозку від I грудного до III поперекового сегмента. **Периферичний відділ** складається з нервових волокон і вузлів *паравертебральних (біляхребтових) і превертебральних (передхребтових)*. Паравертебральні вузли розташовані посегментно двома ланцюжками по боках хребта, утворюючи правий і лівий симпатичні стовбури.

Превентебральні вузли – це вузли периферійних сплетень у грудній і черевній порожнинах (аортальне, брижове верхнє, підчеревні верхнє і нижнє). Симпатичні нервові волокна виходять зі спинного мозку в складі передніх корінців спинномозкових нервів, а потім через *прегангліонарні (передвузлові) волокна* – білу сполучну гілку – прямують до відповідного вузла симпатичного стовбура. Там частина волокон переходить на *постгангліонарний (післявузловий) нейрон*, і до органів доходять його волокна. Друга частина проходить через вузол симпатичного стовбура не перериваючись, і підходить до превентебральних вузлів, перемикається в них, а звідти до органів тягнуться постгангліонарні волокна. Симпатична частина АНС складається з центрального й периферичного відділів (рис. 4.36).

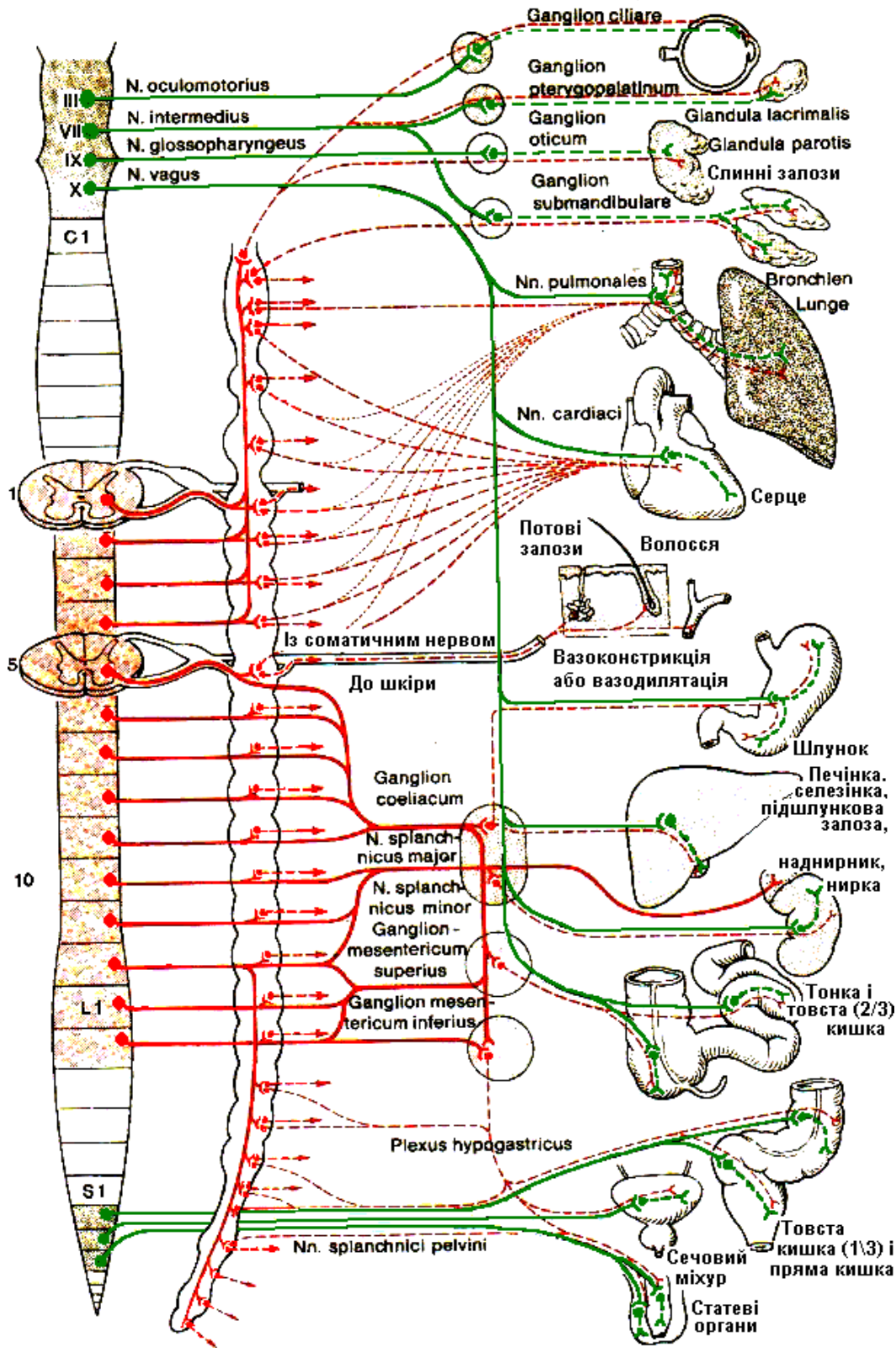


Рис. 4.35. Еферентна ланка периферичної автономної нервової системи та органи, які нею іннервуються.

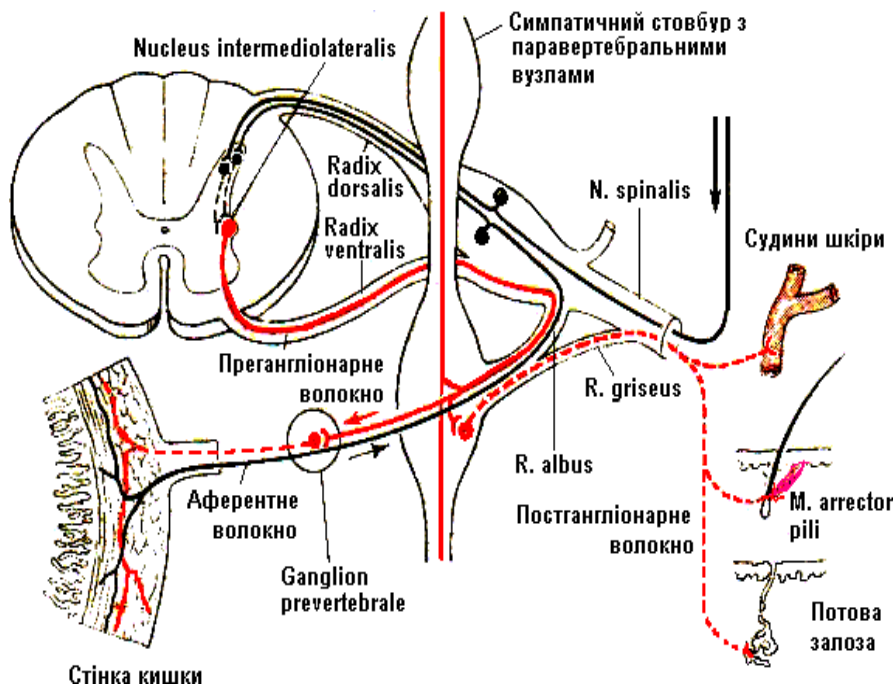


Рис. 4.36 Хід пре- і постгангліонарних симпатичних волокон і організація симпатичного стовбура.

Існує думка, що, окрім еферентних волокон, симпатична нервова система має **власні чутливі шляхи**. Залежно від локалізації клітинних тіл, ходу й довжини гілок вони можуть бути поділені на дві групи. *Перша група* периферійних аферентних нейронів включає клітини, тіла яких локалізуються в превертебральних симпатичних вузлах. Одна з довгих гілочок прямує на периферію, інша – у бік спинного мозку, куди входить у складі дорзальних корінців. *Друга група* характеризується тим, що

довга гілочка цих чутливих клітин пов'язана з робочим органом, короткі ж розподіляються в самому вузлі, синаптично контактують із вставними нейронами, а через них – з ефекторними нейронами й створюють тут **місцеву рефлексорну дугу**.

Парасимпатична частина автономної нервової системи

Парасимпатична частина АНС також має центральний і периферичний відділи. **Центральний відділ** складається з парасимпатичних ядер, закладених у середньому та довгастому мозку й крижових сегментах (II – IV) спинного мозку. **Периферичний відділ** – це вузли й волокна, що входять до складу окорухового (III пара), лицевого (VII пара), язикоглоткового (IX пара), блукаючого (X пара) і тазових нервів.

У середньому мозку на дні водопроводу лежить парасимпатичне **додаткове окорухове ядро (ядро Якубовича-Едінгера-Вестфаля)**, відростки клітин якого прямують у складі окорухового нерва, переключаються у **війковому вузлі** (міститься в очній ямці) і закінчуються в м'язі, який звужує зіниці, та у війковому м'язі.

У ромбоподібній ямці поряд з ядром лицевого нерва міститься **слиновидільне черепне (верхнє) ядро**. Відростки його клітин входять до складу проміжного нерва, потім лицевого. Разом із гілками лицевого, а також трійчастого нервів парасимпатичні волокна досягають слізної залози, залоз слизової оболонки носової і ротової порожнин (перемикаються в **крилопіднебінному вузлі**) та піднижньощелепної і під'язикової залоз (перемикаються у розташованому поряд **піднижньощелепному вузлі**).

Слиновидільне хвостове (нижнє) ядро дає початок парасимпатичним (секреторним) волокнам привушної залози, які виходять з мозку в складі IX пари (язикоглоткового нерва) і перемикаються у **вушному вузлі**.

Основна маса парасимпатичних волокон, які виходять з довгастого мозку, входять до складу **блукаючого нерва**. Вони починаються від його парасимпатичного **спинного (дорзального) ядра** на дні ромбоподібної ямки. Передвузлові волокна тягнуться до органів шиї, грудної та черевної порожнин, закінчуючись в інтрамуральних (всередині органів) вузлах щитоподібної та вилочкової залоз, у бронхах, легенях, серці, стравоході, шлунку, кишках (до селезінкового вигину), у підшлунковій залозі, печінці, нирках. Від інтрамуральних вузлів відходять післявузлові волокна, які іннервують ці органи.

Від крижових сегментів спинного мозку парасимпатичні передвузлові волокна прямують у складі **центрального корінця крижових нервів**, а відділившись від них, утворюють **нутряні тазові нерви**. Їхні гілки входять до підчеревного сплетення і закінчуються на клітинах інтрамуральних вузлів. Післявузлові волокна іннервують гладкі м'язи й залози нижніх відділів травного апарату, сечовидільні, зовнішні й внутрішні статеві органи.

Головним колектором **чутливих шляхів** парасимпатичної нервової системи є **блукаючий нерв**.

Аферентні волокна його шийного відділу складають 80–90%. Приблизно 20% з них є мієлінізованими, решта – тонкі безмієлінові. Ці волокна передають інформацію від травного тракту, органів грудної та черевної порожнин. Утворені цими волокнами рецептори реагують на механічні, термічні, больові впливи, сприймають зміни рН і електролітного складу.

Надзвичайно важлива фізіологічна роль чутливої гілки блукаючого нерва – *депресорного нерва*. Він є потужним провідником, що сигналізує про рівень артеріального тиску в аорті. Клітинні тіла аферентних шляхів блукаючого нерва розташовано здебільшого в яремному вузлі, а їх волокна вступають у довгастих мозок на рівні олив.

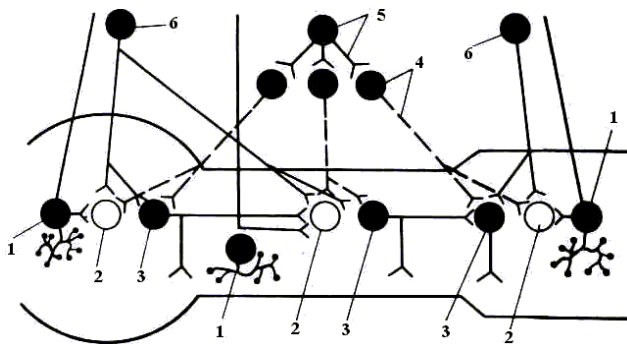
У складі *синусного нерва*, що є гілочкою IX пари, міститься близько 300 товстих аферентних волокон, які зв'язані з великою кількістю рецепторів різної модальності. У цьому сприймаючому комплексі особлива роль належить *каротидному клубочку*, який розташовано між внутрішньою і зовнішньою сонними артеріями в місці поділу спільної сонної артерії (сонній пазусі, sinus caroticus).

Метасимпатична нервова система

Багато внутрішніх органів після перетинання симпатичних і парасимпатичних шляхів, або навіть після вилучення з організму, продовжують здійснювати властиві їм функції без особливих змін. Зберігає координовану перистальтичну й всмоктувальну функції кишка, скорочується серце. Сегменти або смужки матки, сечоводу, жовчного міхура продовжують скорочуватися з частотою й амплітудою, що властива кожному органу. **Ця функціональна автономія пояснюється наявністю в стінках органів, яким притаманна автоматія, гангліозної системи, котра здійснює регуляторний вплив на них. Для здійснення автономної рефлекторної та інтегративної діяльності є всі ланцюги – чутливі, вставні, рухові, а також медіатори. Цю систему виділено в метасимпатичну частину АНС (рис. 4.37).**

Метасимпатична нервова система володіє багатьма **ознаками**, які відрізняють її від інших частин АНС.

- Іннервує тільки внутрішні органи, які володіють власною моторною активністю, тобто автоматією; у сфері її іннервації знаходяться гладкі м'язи, всмоктувальний і секретуючий епітелій, локальний кровообіг, місцеві ендокринні елементи.
- Одержує синаптичні входи від симпатичної та парасимпатичної нервової системи й не має прямих синаптичних контактів з еферентною частиною соматичної рефлекторної дуги.
- Поряд із загальним вісцеральним аферентним шляхом має власний сенсорний ланцюг.
- Не знаходиться в антагоністичних відносинах з іншими частинами нервової системи, але являючи собою істинно базову іннервацію, володіє значно більшою, ніж симпатична й парасимпатична нервова системи, незалежністю від ЦНС.
- Органи з пошкодженими або з вимкненими за допомогою гангліоблокаторів метасимпатичними шляхами втрачають властиву їм здатність до координованої ритмічної моторної функції.



- Метасимпатична нервова система володіє власним медіаторним ланцюгом.

Рис. 4.37. Функціональний модуль метасимпатичної частини автономної нервової системи.

1 – чутливий нейрон; 2 – інтернейрон; 3 – еферентний нейрон; 4 – постгангліонарний симпатичний нейрон і його волокно; 5 – прегангліонарний симпатичний нейрон і його волокно; 6 – прегангліонарний парасимпатичний нейрон і його волокно.

Отже, метасимпатична система звільняє ЦНС від надмірної інформації та разом з тим забезпечує надійність регуляції функцій. Метасимпатична система – це своєрідний мікропроцесор, розташований поблизу від ефекторів (гладеньких м'язів, екскретуючого, всмоктуючого епітелію, ендокринних елементів). Апарат метасимпатичної системи ініціює та програмує роботу ефекторів, здійснюючи біжучу регуляцію заради підтримання постійності внутрішнього середовища. Поряд із цим, АНС (разом з іншими відділами ЦНС) діє як головний комп'ютер, виконує призначення стратегічного керування в якості модулятора, особливо на початку і в кінці дії. У ЦНС записано певні програми для забезпечення сенсомоторної регуляції та координації ефекторних структур цілісного організму.

Рефлекси із залученням ланок автономної рефлекторної дуги

Процеси в автономній і соматичній системах тісно пов'язані, хоча при подразненні автономних чутливих волокон обидві системи залучаються до відповіді в різному ступені. Рефлекси в цьому випадку поділяються на *вісцero-вісцeralьні*, *вісцerosоматичні*, *вісцerosенсорні*.

Вісцero-вісцeralьний рефлекс обумовлений шляхами, у котрих збудження виникає й завершується у внутрішніх органах. Прикладами вісцero-вісцeralьних рефлексів можуть бути: класичний *дослід Гольца*, який ілюструє сповільнення серцевих скорочень при механічному подразненні брижі; зміни артеріального тиску, частоти серцевих скорочень при подразненні каротидної й аортальної рефлексогенних зон.

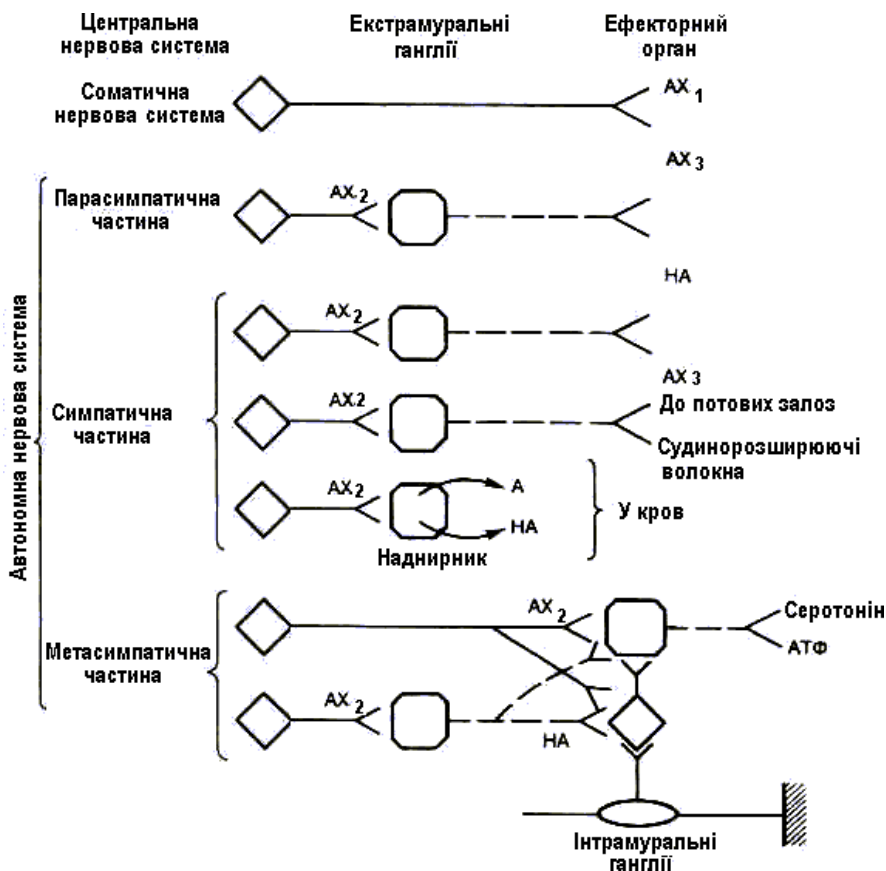
Вісцеросоматичний рефлекс забезпечується шляхами, збудження яких, на доповнення до вісцеральних, викликає також соматичні відповіді. Відомо, що подразнення хемо- і механорецепторів каротидної зони супроводжується гальмуванням загальної рухової активності тощо.

Вісцеросенсорний рефлекс забезпечується шляхами, у котрих у відповідь на подразнення автономних чутливих волокон виникають реакції не тільки у внутрішніх органах, м'язах, але й змінюється соматична чутливість.

Соматовісцеральний рефлекс – активація вісцерорецепторів і соматичних аферентних волокон викликає зміни у вісцеральних органах. Прикладом можуть бути реакції судин при термічних впливах на рецептори шкіри.

З наявністю спряжених рефлексів між вісцеральною й соматичною системами ми зустрічаємось у клініці. У разі патологічної інтероцептивної імпульсації від ураженого органу виявляються вісцеродермальні рефлекси, як наслідок аферентації від патологічного вогнища. Проявами можуть бути локальне потовиділення, почервоніння та підвищена електропровідність шкіри (відповідно з зонами Захар'їна-Гада).

Класичною ознакою вісцеро-моторного рефлексу є захисне напруження м'язів черевного пресу (defense) у ділянці проєкції ураженого запальним процесом органу з відповідною частиною перитонеуму. До такої ж категорії захисних рефлексів можна віднести й певну вимушену позу. Прикладом соматовісцерального рефлексу є знеболююча дія теплої грілки на шкіряну зону, де спроектовано уражений орган.



Медіатори автономної нервової системи

Особливості й механізми синаптичної передачі в автономній нервовій системі принципово такі ж, як і в соматичній. Однак в автономній нервовій системі пре- і постсинаптичні утворення значно різноманітніші. Це нейрони, клітини гладких м'язів, залоз та міокарду (рис. 4.38).

В АНС нараховується більше десятка медіаторів – ацетилхолін, норадреналін, серотонін та інші біогенні аміни, АТФ й амінокислоти. У зв'язку з цим нейрони, що їх утворюють, називають холінергічними, адренергічними, серотонінергічними, пурінергічними, і т.п. Існує також багато типів гіпоталамічних нейронів, які продукують нейрогормони.

Рис. 4.38. Принципова схема

хімічної передачі збудження в еферентній ланці рефлексорної дуги соматичного й автономного (вегетативного) рефлексу (за В.М.Покровським і Г.Ф.Коротько, 1997).

АХ – ацетилхолін; А – адреналін; НА – норадреналін; АХ₁ – блокується ядом кураре; АХ₂ – блокується гангліоблокаторами (гексонієм); АХ₃ – блокується атропіном.

Ацетилхолін (Ах) звільняється в закінченнях усіх прегангліонарних (і симпатичних, і парасимпатичних) нейронів і більшості постгангліонарних парасимпатичних нейронів. Крім того, частина постгангліонарних симпатичних нейронів, які прямують до потових залоз і, можливо, симпатичні нейрони, що викликають розширення судин скелетних м'язів, також здійснюють передачу за допомогою Ах.

У тканинах є фермент, що руйнує Ах – **ацетилхолінестераза**.

Дія Ах може бути відтворена за допомогою фармакологічних препаратів. Так, **нікотин** викликає подібний ацетилхоліну ефект при дії на постсинаптичну мембрану постгангліонарного нейрона, токсин мухомора **мускарин** – на мембрану ефекторного органа. Така різниця в реакціях стала основою для виділення двох типів холінорецепторів: нікотинового (**Н-холінорецептора**) і мускаринового (**М – холінорецептора**).

Фармакологічні препарати, які впливають на ефекторний орган аналогічно постгангліонарному пара-

симпатичному нейрону, одержали назву *парасимпатоміметиків*.

□ **М-холіноміметики** (збуджують М-холінорецептори): *пілокарпін, ацеклідін*.

□ **Н-холіноміметики** (збуджують Н-холінорецептори): *цитизин*.

□ **Антихолінестеразні** (блокують холінестеразу, при цьому ацетилхолін, який виділяється, не руйнується і його ефект підсилюється й пролонгується; ефективніше діють на органи з М-холінорецепторами): *прозерин, оксазил* – діють переважно на нервово-м'язову передачу; *фосфакол, езерин* – діють на ЦНС.

Існують речовини (**холінолітики**), які вибірково блокують синаптичну передачу в холінергічних синапсах.

❖ Блокатори М-холінорецепторів: *атропін і скополамін*.

❖ Блокатори Н-холінорецепторів:

а) **гангліоблокатори** – *бензогексоній, пентамін*; б) **курареподібні** (м'язові релаксанти, взаємодіють з Н-холінорецепторами скелетних м'язів, у т.ч. і дихальних) – *тубокурарина хлорид, диплацин, дитилін*.

Окрім медіаторної ролі, Ах володіє і загально-біологічною дією. Він пригнічує роботу серця, підсилює легеневу вентиляцію, скорочує м'язи бронхів, підсилює шлунково-кишкову перистальтику, активує секрецію травних залоз. Унаслідок короткочасності ефекту сам Ах не використовується, але використовуються його похідні метахолін і карбамілхолін.

Норадреналін й адреналін. Норадреналін відрізняється від адреналіну відсутністю метилового радикалу в бічному ланцюгу. Звідси й виникла його назва (від німецького Nitrogen ohne Radical – NOR). Норадреналін є медіатором у постгангліонарних симпатичних закінченнях судин серця, печінки, селезінки. Його вміст досягає 10% від загальної кількості катехоламінів у ділянках симпатичної іннервації. У мозковому шарі надниркових залоз, клітини яких гомологічні постгангліонарному симпатичному нейрону, вміст норадреналіну досягає 20%, решта припадає на адреналін. У тканинах є фермент моноаміноксидаза, який руйнує адреналін. Є ще й третій природний катехоламін у тканинах – дофамін.

Потрапляючи на постсинаптичну мембрану, норадреналін взаємодіє з її специфічними структурами – *адренорецепторами*. На адренорецептори може діяти не тільки медіатор, але й аналогічні фармакологічні речовини, які називають *адреноміметичними*.

Відповідно з чутливістю до різних катехоламінів адренорецептори поділяють на ***α-адренорецептори та β-адренорецептори***.

У більшості вісцеральних органів знаходяться обидва види адренорецепторів, а результати їх збудження бувають, як правило, протилежними. Наприклад, у гладких м'язах артерій скелетних м'язів є α- і β-адренорецептори. Збудження α-адренорецепторів призводить до звуження артеріол, а збудження β-адренорецепторів – до їх розширення. У кишках також є обидва види адренорецепторів, однак вплив на ті та інші викликає гальмування активності гладких м'язів.

У серці й бронхах немає α-адренорецепторів, і тут норадреналін і адреналін збуджують тільки β-адренорецептори (відповідно β₁ та β₂), що призводить до вазоділятації судин серця і до підсилення його скорочень та розширення бронхів.

Норадреналін, як і ацетилхолін, викликає ефект не тільки на постсинаптичній мембрані, але одночасно впливає й на *процес виділення медіатора* з пресинаптичних терміналей. Це досягається завдяки наявності в пресинаптичних закінченнях адренорецепторів. При взаємодії норадреналіну з пресинаптичним α-адренорецептором виділення медіатора знижується. І навпаки, при взаємодії норадреналіну з пресинаптичним β-адренорецептором виділення медіатора підсилюється.

Норадреналін й адреналін при дії на гладкі м'язи активують розташовану в них *аденілатциклазу*. Воно, у свою чергу, при наявності іонів магнію, каталізує утворення цАМФ з АТФ, що активує енергетичний обмін.

Норадреналін збільшує силу серцевих скорочень, викликає підвищення систолічного й діастолічного тиску без прискорення серцевого ритму. Унаслідок звуження ниркових судин норадреналін викликає гальмування діурезу й затримку натрію. Під впливом норадреналіну знижується секреція залоз шлунково-кишкового тракту, розслаблюються гладкі м'язи кишки, у той же час слиновиділення підсилюється.

Адреналін характеризується більшим діапазоном симпатикотропної дії, ніж норадреналін. Збільшує хвилинний об'єм серця. Справляє розширюючу й антиспазматичну дію на бронхи, рефлекторно знижує частоту й амплітуду дихання. Адреналін є антидіуретиком, знижуючи виділення з сечею іонів калію й натрію. Він гальмує шлунково-кишкову моторику, розслаблює стінки органів, але скорочує сфінктери сечостатевої й шлунково-кишкової систем, гальмує травну секрецію. Адреналін підвищує скоротливість скелетних м'язів, що особливо виявляється на фоні їх втоми.

Речовини, що відтворюють ефекти подразнення постгангліонарних симпатичних нейронів, одержали назву *адреноміметики*; речовини, що попереджують цю дію – *адреноблокатори й симпатолітики*.

- **Адреноміметики** прямої дії (безпосередньо впливають на адренорецептори, збуджуючи їх): *норадреналін* (діє на α-адренорецептори), *адреналін (α β)*, *ізадрин (β)*, *мезатон (α)*, *нафтизин (α)*.
- Адреноміметики непрямої дії (пригнічують дію фермента моноаміноксидази (МАО-аза), що призводить до накопичення адреналіну в нервових закінченнях): *ефедрин (α β)*, *фенамін (α β)*.
- **Адреноблокатори** (блокують адренорецептори):
 - α-адреноблокатори: *фентоламін, тропафен*;
 - β-адреноблокатори: *корданум, атенолол* (кардіоселективні), *анаприлін, транзкор, віскен* (загальної

дії), *кордарон* (змішаної дії).

- **Симпатолітики** (зменшують вміст медіатора в нервових закінченнях): *октадин, метилдофа, резерпін, раунатин*.

Трансдуктори. Для виконання своїх функцій і підтримання гомеостазу АНС, поряд зі звичайними нейронами, має особливі клітини, сприймання інформації в яких здійснюється звичайним шляхом, а відповіді – ендокринним способом. Такі клітини зветься трансдукторами.

До трансдукторів відносять:

- хроматофінні клітини мозкового шару надниркових залоз, які відповідають на холінергічний передавач прегангліонарного симпатичного волокна виділенням адреналіну й норадреналіну;
- юктагломерулярні клітини нирок, які відповідають на адренергічний передавач постгангліонарного симпатичного волокна виділенням у кров'яне русло реніну;
- нейрони супраоптичного й паравентрикулярного ядер гіпоталамусу, які реагують на адренергічний, холінергічний та інші передавачі виділенням вазопресину й окситоцину;
- нейрони ядер гіпоталамусу, які виділяють у судинну систему фактори регуляції.

Серотонін (С) виділено в 1937 р. з enteroхромафінних клітин кишки. 90% С синтезується в шлунково-кишковому тракті й відкладається в гранулах цитоплазми. Під час травлення частина С звільняється в просвіт кишечника. Певна кількість його потрапляє в портальну систему.

У мозку С міститься головним чином в структурах, що мають відношення до регуляції вісцеральних органів. Особливо багато його в лімбічній системі, ядрах шва.

На судинний апарат С справляє прямий і рефлекторний вплив, що виражається вазоконстрикцією або вазодилатацією. Вазоконстрикція більш чітко виявляється на денервованих судинах. У скелетних м'язах і шкірі переважає судинорозширююча дія, підвищується капілярна проникність. При прямій дії С зростає сила серцевих скорочень, хоча цей ефект маскується баро- і хеморецепторними впливами.

На дихальний апарат С також справляє як прямий, так і рефлекторний вплив. При прямому відбувається скорочення бронхіальних м'язів; при рефлекторному (унаслідок стимуляції рефлексогенних ділянок і аферентних шляхів) – зміна частоти дихання й легеневої вентиляції.

На травний апарат С особливо сильно впливає у людини. Уведення С викликає початкову спастичну реакцію, яка переходить у ритмічне скорочення з підвищенням тонуусу й завершується гальмуванням спонтанної моторної діяльності.

Серотонін виконує *медіаторні функції* в метасимпатичній нервовій системі, а також у центральних утвореннях.

Аденозинтрифосфат (АТФ). Роль АТФ в енергетичному обміні добре відома. Однак, крім того, АТФ є синаптичним передавачем, широко представленим у різних органах й особливо в ефекторних нейронах метасимпатичної нервової системи, де локалізується в пресинаптичних терміналіях. У зв'язку з тим, що при стимуляції цих терміналей виділяються продукти пуринового розпаду – аденозин та інозин, ця передача одержала назву пуринергічної.

Пуринергічні нейрони, можливо, складають головну антагоністичну гальмівну систему по відношенню до холінергічної збуджуючої системи, наприклад у механізмі кишкової пропульсії.

Імовірні кандидати в медіатори

Серед можливих кандидатів у медіатори розглядали велику кількість біологічно активних речовин: гліцин, γ -аміномасляну кислоту (ГАМК), субстанцію Р, гістамін.

Гліцин гальмує крижові парасимпатичні нейрони. Гліцинова депресія блокується стрихніном.

ГАМК приймає участь у виникненні постсинаптичного й пресинаптичного гальмування.

Субстанція Р може бути медіатором чутливих нервових клітин у місці їх перемикання на вставні нейрони.

Гістамін. Найбільша його концентрація в шлунково-кишковому тракті, легенях, шкірі. У нервовій системі багатими на гістамін ділянками є постгангліонарні симпатичні волокна. У вільному стані гістамін надзвичайно активний і може викликати різноманітні ефекти – зниження тиску крові, уповільнення серцевих скорочень, стимуляцію симпатичних центрів. Класичною вважається розширююча дія гістаміну на капіляри й підвищення капілярної проникності.

Активні фактори

Існує велика кількість біологічно активних речовин, які одержали назву *активних факторів* або *місцевих гормонів*. Зокрема, це простагландини, плазмакініни; вони мають значний вплив на тонуус і дії АНС.

Назва **простагландини** пов'язана з простатичними залозами, у секреті котрих вони були відкриті. Більшість простагландинів збуджує гладкі м'язи, пригнічує шлункову секрецію, послаблює бронхіальні м'язи, змінює ниркову фільтрацію, регулює артеріальний тиск спільно з ренін-ангіотензиногенною системою.

Плазмакініни – поліпептиди, що утворюються з плазматичних глобулінів. Найбільш відомі плазмакініни: *брадикінін, калідин, метіонілкалідин*. Їх вазодилататорний ефект майже в 10 разів переважає дію гістаміну й у рівній мірі розповсюджується на судини скелетних м'язів і внутрішніх органів, у тому числі, і на коронарні судини.

Ренін-ангіотензиногенна система. Ренін є речовиною пресорної дії. Секретується юктагломерулярним апаратом ниркових клубочків. У комплексі ренін-ангіотензин ренін виконує функцію фермента, ангіотензин володіє фізіологічними властивостями. Найсильніша серед них кардіостимулююча й вазоконстрикторна дія, що перевищує вплив норадреналіну в 50 разів.

Центральні нейрони АНС утворюють системи в залежності від медіаторів, котрі вони виділяють. Серотонінергічні починаються від ядер шва. Адренергічні – від ростральньо-вентролатеральних відділів довгастого мозку. Норадренергічні – від мосту. Пептидергічні (вазопресинергічні, окситоцинергічні) – від паравентрикулярних ядер гіпоталамусу. Кожен із шляхів закінчується на на прегангліонарних нейронах.

Вплив автономної нервової системи на діяльність ефektorних органів

АНС координує й адаптує діяльність органів, які приймають участь у збереженні динамічної рівноваги життєвоважливих функцій, регулюючи метаболізм, збудливість, автоматизм внутрішніх органів і ЦНС (рис. 4.39).

У фізіологічних умовах між тонусом симпатичного й парасимпатичного відділів АНС має місце «відносна рівновага». При перевазі тонузу одного з них тонус іншого знижується. Аналогія з відомим для скелетних м'язів принципом реципрокності стає основою для уявлення про «антагоністичні» відносини між симпатичним і парасимпатичним відділами АНС. Однак таке уявлення знаходиться в протиріччі з рядом фактів. Наприклад, слиновиділення стимулюється як симпатичними, так і парасимпатичними волокнами. Крім того, існує ряд органів, які іннервуються тільки симпатичними або тільки парасимпатичними волокнами.

Згідно сучасних уявлень головна *роль парасимпатичної й метасимпатичної систем* полягає в здійсненні механізмів різних функцій, що *забезпечують гомеостаз* – відносну динамічну постійність внутрішнього середовища й стійкість головних фізіологічних функцій.

Симпатична нервова система розглядається як *система тривоги*, мобілізації захисних сил і ресурсів для активної взаємодії з факторами середовища. З цього випливає, що, забезпечуючи максимальну напруженість функцій органів і систем для захисту організму, симпатична нервова система дестабілізує постійність внутрішнього середовища. Завдання відновлення й підтримання цієї постійності, порушеної внаслідок збудження симпатичної нервової системи, беруть на себе парасимпатична й метасимпатична системи.

Особливу роль автономної нервової системи в організмі обгрунтував Л.А.Орбелі. Якщо стимуляцією рухового нерва досягти втоми скелетного м'яза жаби, а потім одночасно подразнювати симпатичний стовбур, тоді працездатність втомленого м'язу підвищується – *феномен Орбелі-Гінецинського*. Таке підвищення працездатності м'язу є результатом стимулюючого впливу на обмінні процеси. Дослідженнями школи Л.А.Орбелі показано, що симпатична іннервація впливає на функціональний стан усіх без винятку органів і тканин, у тому числі й ЦНС. Таким чи-

ном було сформульовано струнке вчення про **адаптаційно-трофічну** функцію АНС.

Збудження симпатичної нервової системи є обов'язковою умовою стресорних станів, воно стає першою ланкою запускання складного ланцюга гормональних реакцій.

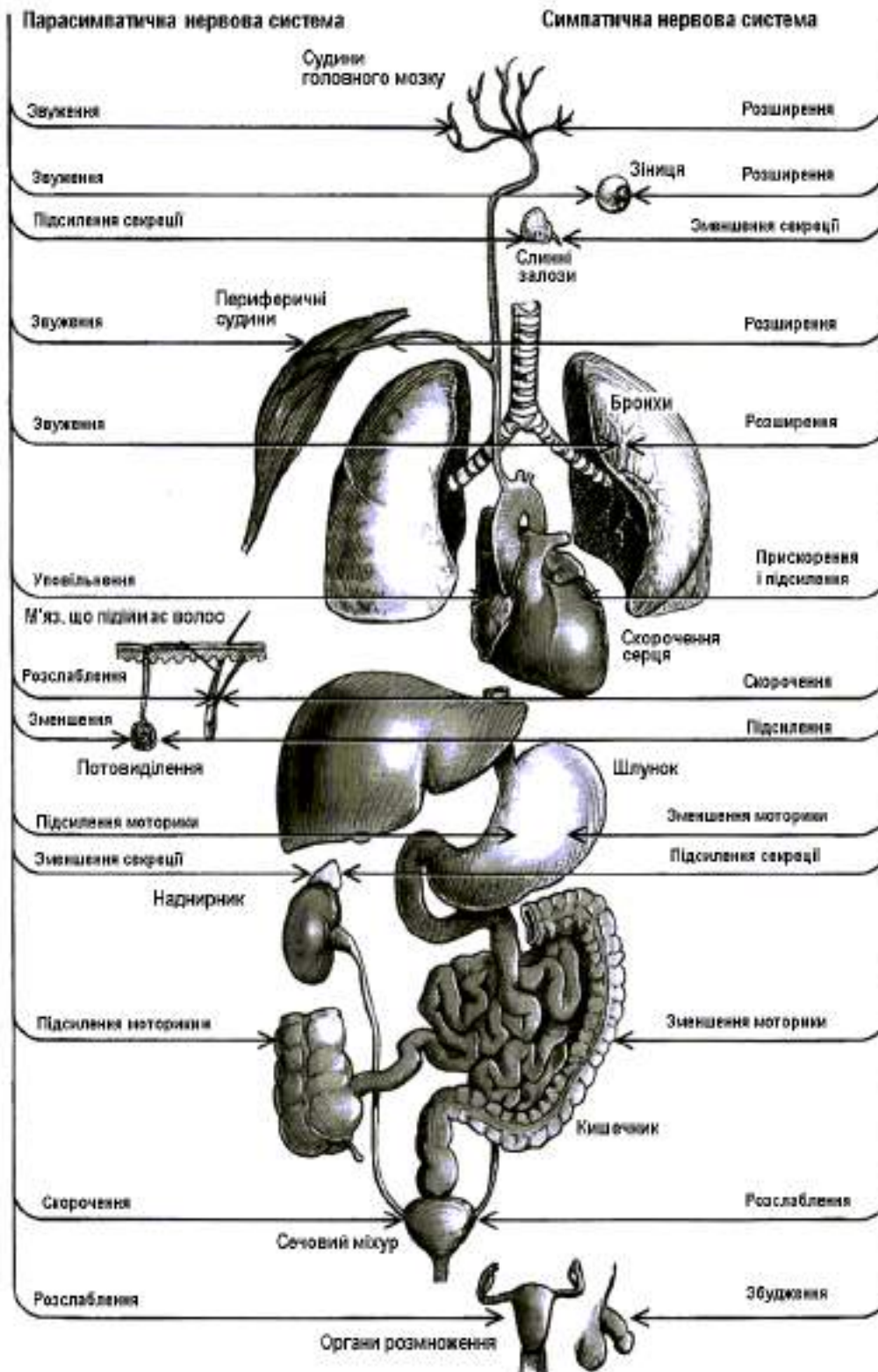


Рис. 4.39. Вплив симпатичного й парасимпатичного відділів вегетативної нервової системи на органи, які нею іннервуються (за Ф.Блум та ін., 1988).

Багато з внутрішніх органів мають подвійну й навіть потрійну (симпатичну, парасимпатичну й метасимпатичну) іннервацію. Вивчення ролі кожної з них здебільшого здійснюють електричним подразненням, хірургічним чи фармакологічним виключенням.

Дія подразнення симпатичних або парасимпатичних волокон ілюструється в таблиці 4.2.

Таблиця 4.2

Показники змін функцій різних органів при стимуляції симпатичних і парасимпатичних нервів.

Орган або система	Симпатичні нерви й адренорецептори		Парасимпатичні нерви й холінорецептори
Травна система: поздовжні і циркулярні м'язи сфінктери	Розслаблення Скорочення	α, β α	Скорочення Розслаблення
Сечовий міхур: детрузор внутрішній сфінктер	Розслаблення Скорочення	β α	Скорочення -
Бронхіальні м'язи	Розслаблення	β	Скорочення
Внутрішньочні м'язи: розширюючий зіницю сфінктер зіниці війковий	Скорочення - Розслаблення	α - β	- Скорочення Скорочення
Піломоторні м'язи	Скорочення	α	-
Статеві органи: сім'яні пухирці сім'яносна протока	Скорочення Скорочення	α α	- -
Серце: ритм сила скорочень	Прискорення Збільшення	β β	Уповільнення Зменшення
Кровоносні судини: артерії шкіри артерії черевної порожнини артерії скелетних м'язів артерії коронарні судини мозку артерії статевих органів вени	Звуження Звуження Звуження Розширення Звуження Звуження Звуження	- - - β α α α	- - - - Розширення (?) Розширення
Екзокринні залози: слинні слізні травні потові	Секреція - Зниж. секреції Секреція (холінергічні волокна)	α - α -	Секреція Секреція Секреція -
Метаболізм: печінка жирові клітини секреція інсуліну	Глікогеноліз, глюконеогенез Ліполіз Зменшення	- - β β	- - - -

Яскраво участь симпатичної нервової системи виявляється у формуванні емоційних реакцій людини незалежно від причини, що їх викликала. Симпатична нервова система має розгалужену систему зв'язків, яка забезпечує миттєву генералізовану відповідь усіх органів і систем. Значним доповненням є вихід у кров з надниркових залоз і хромафінної тканини «рідкої симпатичної нервової системи» – адреналіну й норадреналіну.