

**И. В. Гайворонский**

# **НОРМАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ЧЕЛОВЕКА**

Том 2

Учебник для медицинских вузов  
10-е издание, переработанное и дополненное

*Рекомендован ГБОУ ВПО Первым Московским государственным  
медицинским университетом имени И. М. Сеченова в качестве учебника  
для студентов учреждений высшего профессионального образования,  
обучающихся по специальности 060101 «Лечебное дело» по дисциплине  
«Анатомия человека»*

Санкт-Петербург  
СпецЛит  
2020

Автор:

**Гайворонский Иван Васильевич** — академик  
Российской Военно-медицинской академии,  
дважды лауреат премии Правительства РФ в области образования,  
заслуженный работник высшей школы РФ, профессор,  
доктор медицинских наук, заведующий кафедрой нормальной анатомии  
Военно-медицинской академии, заведующий кафедрой морфологии СПбГУ

Рецензенты:

**Колесников Л. Л.** — заведующий кафедрой анатомии человека  
Московского государственного медико-стоматологического университета  
им. А. И. Евдокимова, академик РАН, профессор, доктор медицинских наук;  
**Козлов В. И.** — заведующий кафедрой анатомии человека  
Российского университета дружбы народов, заслуженный деятель науки РФ,  
профессор, доктор медицинских наук

### **Гайворонский И. В.**

Г12 Нормальная анатомия человека : учебник для мед. вузов : в 2 т. /  
И. В. Гайворонский. — 10-е изд., перераб. и доп. — Санкт-Петербург : СпецЛит,  
2020. — Т. 2. — 463 с. : ил. — ISBN 978-5-299-01080-0

Учебник нормальной анатомии человека рассчитан на студентов высших  
медицинских учебных заведений. Он также может служить пособием для врачей  
различных специальностей.

Все разделы учебника написаны с позиций функциональной морфологии. Мате-  
риал изложен кратко, систематично, с использованием современных достижений  
смежных теоретических и клинических медицинских дисциплин. В нем отсутствуют  
второстепенные для последующего клинического обучения данные сравнительной  
анатомии. В каждом разделе учебника представлены общая часть и частные вопросы  
преподавания дисциплины в объеме учебных программ для медицинских вузов. Тер-  
минология приведена в соответствии с международной анатомической номенклату-  
рой. Текст иллюстрирован классическими и оригинальными рисунками.

Важное место в учебнике отводится современным морфологическим методам  
исследования, широко используемым в клинической практике. В систематическом  
виде представлены основы рентгеноанатомии, эхолокации и магнитно-резонанс-  
ной томографии.

По всем темам материал излагается весьма подробно, поэтому учебник может  
служить в качестве руководства для преподавателей медицинских вузов и врачей  
различных специальностей.

**УДК 611 616**

Рецензия № 226 от 22 мая 2013 г.  
ФГАУ «ФИРО» Министерства образования и науки РФ

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Глава 1.</b> Анатомия центральной нервной системы . . . . .	8
Введение в изучение морфологии нервной системы . . . . .	8
Развитие нервной системы . . . . .	8
Классификация нервной системы . . . . .	10
Нейроны . . . . .	11
Нейроглия . . . . .	14
Нервные волокна . . . . .	15
Нервные окончания . . . . .	17
Общее понятие о рефлекторной деятельности . . . . .	21
Спинальный мозг . . . . .	24
Внешняя форма . . . . .	24
Внутреннее строение . . . . .	29
Сегментарный и проводниковый аппараты спинного мозга . . . . .	32
Состав канатиков спинного мозга и краткая характеристика содержащихся в них проводящих путей . . . . .	36
Оболочки и межоболочечные пространства спинного мозга . . . . .	41
Головной мозг . . . . .	43
Общие данные о головном мозге . . . . .	43
Продолговатый мозг . . . . .	46
<i>Внешняя форма</i> . . . . .	46
<i>Внутреннее строение</i> . . . . .	48
Мост . . . . .	52
<i>Внешняя форма</i> . . . . .	52
<i>Внутреннее строение</i> . . . . .	53
Мозжечок . . . . .	61
<i>Внешняя форма</i> . . . . .	61
<i>Внутреннее строение</i> . . . . .	64
<i>Связи мозжечка со спинным и головным мозгом</i> . . . . .	66
<i>Проводящие пути мозжечка</i> . . . . .	70
IV желудочек . . . . .	72
Средний мозг . . . . .	73
<i>Внешняя форма</i> . . . . .	73
<i>Внутреннее строение</i> . . . . .	75
Промежуточный мозг . . . . .	81
<i>Таламический мозг</i> . . . . .	81
<i>Гипоталамус</i> . . . . .	84
<i>III желудочек</i> . . . . .	86
<i>Пути и центры промежуточного мозга</i> . . . . .	87
Ретикулярная формация . . . . .	92
Сегментарный аппарат ствола головного мозга . . . . .	94

Конечный мозг . . . . .	95
<i>Кора полушарий большого мозга . . . . .</i>	95
<i>Рельеф верхнелатеральной поверхности полушарий . . . . .</i>	96
<i>Рельеф медиальной поверхности полушарий . . . . .</i>	98
<i>Рельеф нижней поверхности полушарий . . . . .</i>	100
<i>Строение коры полушарий большого мозга . . . . .</i>	101
<i>Динамическая локализация функций в коре полушарий большого мозга . . . . .</i>	105
<i>Белое вещество полушарий большого мозга . . . . .</i>	113
<i>Обонятельный мозг . . . . .</i>	117
<i>Базальные ядра . . . . .</i>	117
<i>Боковые желудочки . . . . .</i>	119
Понятие об экстрапирамидной системе . . . . .	121
Понятие о лимбической системе . . . . .	123
Обзорная характеристика головного мозга . . . . .	125
Оболочки головного мозга . . . . .	129
Лучевая анатомия центральной нервной системы . . . . .	133
Проводящие пути центральной нервной системы . . . . .	135
Общая характеристика проводящих путей центральной нервной системы . . . . .	135
Афферентные проводящие пути . . . . .	136
<i>Пути общей чувствительности . . . . .</i>	137
<i>Пути специальной чувствительности . . . . .</i>	148
Эфферентные проводящие пути . . . . .	162
<i>Пирамидные тракты . . . . .</i>	162
<i>Экстрапирамидные тракты . . . . .</i>	169
Ассоциативные проводящие пути . . . . .	175
<b>Контрольные вопросы . . . . .</b>	<b>178</b>
<b>Глава 2. Анатомия периферической нервной системы . . . . .</b>	<b>181</b>
Общие данные о периферической нервной системе . . . . .	181
Спинномозговые нервы . . . . .	183
Менингеальные ветви спинномозговых нервов . . . . .	185
Задние ветви спинномозговых нервов . . . . .	185
Передние ветви спинномозговых нервов . . . . .	186
<i>Шейное сплетение . . . . .</i>	187
<i>Плечевое сплетение . . . . .</i>	189
<i>Передние ветви грудных спинномозговых нервов . . . . .</i>	196
<i>Поясничное сплетение . . . . .</i>	197
<i>Крестцовое сплетение . . . . .</i>	201
<i>Копчиковое сплетение . . . . .</i>	206
Черепные нервы . . . . .	206
Обонятельные нервы . . . . .	209
Зрительный нерв . . . . .	210
Глазодвигательный нерв . . . . .	212

Блоковый нерв . . . . .	212
Тройничный нерв . . . . .	212
Отводящий нерв . . . . .	218
Лицевой нерв . . . . .	218
Преддверно-улитковый нерв . . . . .	222
Языкоглоточный нерв . . . . .	222
Блуждающий нерв . . . . .	224
Добавочный нерв . . . . .	227
Подъязычный нерв . . . . .	228
Вегетативная нервная система . . . . .	230
Симпатическая часть вегетативной нервной системы . . . . .	237
<i>Симпатический ствол</i> . . . . .	238
<i>Брюшное аортальное сплетение и вегетативные сплетения органов брюшной полости</i> . . . . .	243
<i>Верхнее и нижнее подгрудные сплетения</i> . . . . .	245
Парасимпатическая часть вегетативной нервной системы . . . . .	247
<i>Мезенцефалический отдел</i> . . . . .	248
<i>Понто-бульбарный отдел</i> . . . . .	248
<i>Крестцовый отдел</i> . . . . .	252
Принципы вегетативной иннервации внутренних органов . . . . .	252
<b>Контрольные вопросы</b> . . . . .	255
<b>Глава 3. Ангиология</b> . . . . .	258
Общая ангиология . . . . .	258
Артериальная система . . . . .	259
Гемомикроциркуляторное русло . . . . .	263
Венозная система . . . . .	266
Типы внутриорганной ангиоархитектоники . . . . .	269
Лимфатическая система . . . . .	270
Коллатеральное кровообращение . . . . .	270
Развитие кровеносных сосудов . . . . .	273
<i>Развитие артерий</i> . . . . .	273
<i>Развитие вен</i> . . . . .	275
<i>Аномалии развития сосудов</i> . . . . .	276
Артериальная система . . . . .	277
Артерии малого круга кровообращения . . . . .	277
Артерии большого круга кровообращения . . . . .	278
<i>Аорта</i> . . . . .	278
<i>Ветви восходящей части аорты</i> . . . . .	280
<i>Ветви дуги аорты</i> . . . . .	282
<i>Плечеголовной ствол</i> . . . . .	282
<i>Общая сонная артерия</i> . . . . .	283
<i>Наружная сонная артерия</i> . . . . .	284
<i>Внутренняя сонная артерия</i> . . . . .	290
<i>Подключичная артерия</i> . . . . .	293
<i>Подмышечная артерия</i> . . . . .	297

<i>Плечевая артерия</i> . . . . .	298
<i>Артерии предплечья и кисти</i> . . . . .	300
<i>Ветви грудной части аорты</i> . . . . .	303
<i>Ветви брюшной части аорты</i> . . . . .	305
<i>Общая подвздошная артерия</i> . . . . .	310
<i>Внутренняя подвздошная артерия</i> . . . . .	310
<i>Наружная подвздошная артерия</i> . . . . .	313
<i>Бедренная артерия</i> . . . . .	314
<i>Подколенная артерия</i> . . . . .	316
<i>Артерии голени и стопы</i> . . . . .	317
Венозная система . . . . .	323
Вены малого круга кровообращения . . . . .	323
Вены большого круга кровообращения . . . . .	324
<i>Вены сердца</i> . . . . .	324
<i>Система верхней полой вены</i> . . . . .	324
<i>Плечеголовые вены</i> . . . . .	326
<i>Внутренняя яремная вена</i> . . . . .	328
<i>Наружная яремная вена</i> . . . . .	335
<i>Передняя яремная вена</i> . . . . .	336
<i>Вены верхней конечности</i> . . . . .	337
<i>Подмышечная вена</i> . . . . .	339
<i>Подключичная вена</i> . . . . .	339
<i>Система нижней полой вены</i> . . . . .	340
<i>Общая подвздошная вена</i> . . . . .	341
<i>Внутренняя подвздошная вена</i> . . . . .	342
<i>Наружная подвздошная вена</i> . . . . .	344
<i>Вены нижней конечности</i> . . . . .	344
<i>Система воротной вены</i> . . . . .	347
<i>Кава-кавальные анастомозы</i> . . . . .	349
<i>Порто-кавальные анастомозы</i> . . . . .	351
Лимфатическая и иммунная системы . . . . .	353
Пути транспорта лимфы . . . . .	355
Лимфоидные органы . . . . .	359
<i>Красный костный мозг</i> . . . . .	360
<i>Тимус</i> . . . . .	361
<i>Селезенка</i> . . . . .	362
<i>Лимфатические узлы</i> . . . . .	363
<i>Лимфоэпителиальные образования пищеварительного тракта</i> . . . . .	364
Лимфатические сосуды и узлы нижней конечности . . . . .	365
Лимфатические сосуды и узлы таза . . . . .	367
Лимфатические сосуды и узлы брюшной полости . . . . .	368
Лимфатические сосуды и узлы грудной клетки и органов грудной полости . . . . .	374
Лимфатические сосуды и узлы головы . . . . .	376
Лимфатические сосуды и узлы шеи . . . . .	378

Лимфатические сосуды и узлы верхней конечности . . . . .	379
Фило- и онтогенез лимфатической системы . . . . .	383
Рентгеноанатомия кровеносных сосудов . . . . .	384
<b>Контрольные вопросы</b> . . . . .	393
<b>Глава 4. Анатомия органов чувств</b> . . . . .	395
Орган зрения . . . . .	395
Глазное яблоко . . . . .	396
Вспомогательные структуры глаза . . . . .	403
Развитие органа зрения . . . . .	408
Орган слуха и равновесия (преддверно-улитковый орган) . . . . .	409
Наружное ухо . . . . .	410
Среднее ухо . . . . .	414
Внутреннее ухо . . . . .	418
Развитие органа слуха и равновесия . . . . .	426
Кожа . . . . .	426
<b>Контрольные вопросы.</b> . . . . .	433
<b>Глава 5. Анатомические основы компьютерной, магнитно-резонанс-</b> <b>ной томографии и эхолокации</b> . . . . .	436
Метод рентгеновской компьютерной томографии . . . . .	436
Компьютерная томография органов брюшной полости . . . . .	437
Компьютерная томография органов грудной полости . . . . .	441
Компьютерная томография головы. . . . .	442
Метод ультразвукового исследования (эхолокация) . . . . .	445
Печень . . . . .	445
Желчный пузырь . . . . .	447
Поджелудочная железа . . . . .	447
Почки . . . . .	448
Мочевой пузырь . . . . .	449
Простата . . . . .	450
Матка . . . . .	450
Селезенка . . . . .	451
Орган зрения . . . . .	452
Щитовидная железа . . . . .	452
Метод магнитно-резонансной томографии . . . . .	453
Область головы и шеи . . . . .	454
Область шеи (позвоночник и спинной мозг) . . . . .	456
Область груди (сердечно-сосудистая система) . . . . .	457
Брюшная полость . . . . .	460
Костно-суставная и мышечная системы . . . . .	462
<b>Контрольные вопросы</b> . . . . .	463

## ГЛАВА 1

# АНАТОМИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

## ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

**Нервная система**, *systema nervosum*, — это совокупность анатомически и функционально взаимосвязанных структур, обеспечивающих регуляцию и координацию деятельности организма как единого целого и взаимодействие его с окружающей внешней средой. Она играет роль аппарата, воспринимающего раздражения, анализирующего поступающую информацию и обеспечивающего ответную реакцию организма.

Нервная система появилась в ходе эволюции как интегративная система, т. е. система, осуществляющая согласованность функций всех органов и адаптацию организма к условиям существования. В отличие от других интегративных систем (сердечно-сосудистая система обеспечивает гуморальную интеграцию, а эндокринная — гормональную интеграцию) нервная система выполняет свои функции очень быстро, прицельно и кратковременно. Так, от момента возникновения раздражения до его ощущения проходят сотые доли секунды. Реагирует на раздражение, как правило, конкретный орган или группа органов. После устранения действия раздражителя ответная реакция мгновенно прекращается.

## РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

**Филогенез нервной системы.** Эволюция нервной системы у животных проходила в течение длительного промежутка времени, и она условно может быть разделена на три этапа.

Первый этап характеризуется формированием наиболее просто устроенной *сетевидной (диффузной) нервной системы*, который имеется у примитивных животных, например, у губок. В ней различают два типа клеток:

— первые специализированы на приеме информации извне и называются рецепторными;

— вторые находятся в глубине организма, связаны отростками друг с другом и с клетками, обеспечивающими ответную реакцию; эти клетки называют эффекторными.

На втором этапе происходит формирование *узловой нервной системы*. Этот тип встречается, в основном, у червей, насекомых и др. В ходе эволюции в нервной системе у этих животных образовались узлы (скопление нервных клеток), которые соединяются между собой поперечными и продольными нервными стволами. От этих узлов отходят нервы, разветвления которых заканчиваются в пределах данного сегмента. В головном конце тела располагается одна пара более



крупных узлов. Эти узлы развиты сильнее других и являются прообразом головного мозга. Преимуществом такого типа строения нервной системы является то, что при раздражении определенных участков поверхности тела животного в ответную реакцию вовлекаются не все нервные клетки тела, а только нервные структуры данного сегмента.

Третий этап заключается в образовании нервными клетками непрерывного нервного тяжа, внутри которого имеется полость — *трубчатая нервная система*, которая характерна для всех хордовых. Трубчатая нервная система у высших представителей хордовых (в том числе и у человека) состоит из ряда однотипных, повторяющихся структур, или сегментов (метамерность строения). Отростки нейронов, входящих в состав данного нервного сегмента, иннервируют определенный участок тела и его мускулатуру. Типичным вариантом трубчатой нервной системы является спинной мозг.

**Онтогенез нервной системы.** Как отмечалось ранее (см. краткий очерк развития человеческого организма, том 1) в стадию гаструляции, которая в основном завершается в течение 2-ой недели внутриутробного развития, происходит превращение зародыша в трехслойное полостное образование. К концу этого периода отчетливо определяются зародышевые листки: эктодерма, мезодерма и энтодерма. Из эктодермы в дальнейшем развивается кожа и все её производные, а также она дает начало нервной системе.

На ранних стадиях онтогенеза в дорсальных отделах туловища зародыша эктодермальные клетки трансформируются в *нервную (медуллярную) пластинку* (рис. 1). Последняя вначале состоит из одного слоя клеток. В связи с тем, что

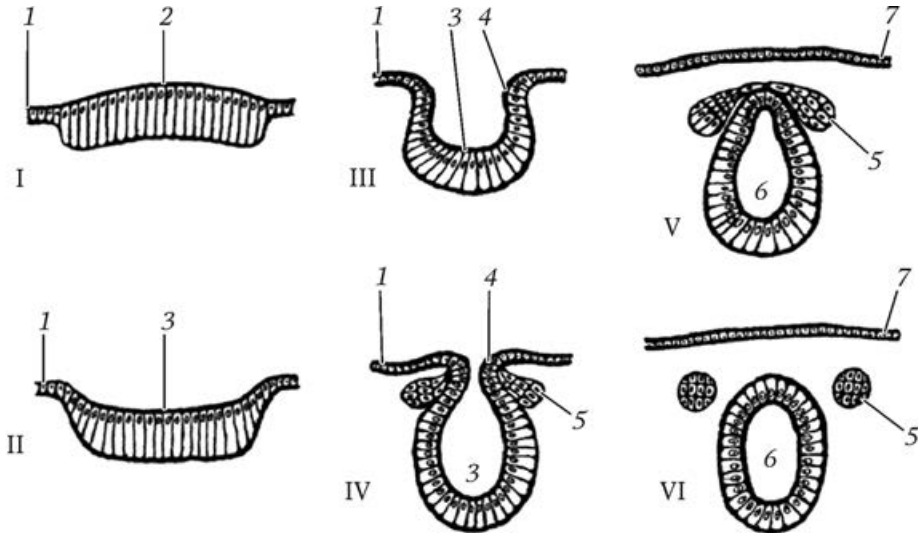


Рис. 1. Развитие трубчатой нервной системы:

I — формирование нервной пластинки; II — образование нервного желобка; III, IV — формирование нервной трубки; V, VI — обособление эпидермиса и ганглиозной пластинки; 1 — эктодерма; 2 — нервная пластинка; 3 — нервный желобок; 4 — нервный валик; 5 — ганглиозная пластинка; 6 — нервная трубка; 7 — эпидермис

интенсивность размножения клеток в различных участках медуллярной пластинки неодинакова, последняя прогибается и постепенно приобретает вид бороздки или нервного желобка.

Рост боковых отделов этой нервной бороздки приводит к тому, что ее края сближаются, а затем — срастаются. Следовательно, медуллярная бороздка, замыкаясь в своих дорсальных отделах, превращается в первичную нервную трубку. В период замыкания нервной трубки состоит уже из трех слоев: из внутреннего слоя в дальнейшем развивается эпендимальная выстилка центрального канала спинного мозга и полостей желудочков мозга; из среднего (плащевое) слоя в дальнейшем развивается серое вещество мозга; наружный слой в дальнейшем превращается в белое вещество мозга.

В период замыкания нервной трубки образуются ганглиозные пластинки, располагающиеся сбоку и кзади от нервной трубки. Впоследствии из ганглиозной пластинки формируются чувствительные узлы спинномозговых и черепных нервов, а также периферический отдел вегетативной нервной системы.

Вслед за обособлением ганглиозной пластинки нервная трубка в её краниальном (головном) конце заметно утолщается. Задняя (каудальная) часть нервной трубки в дальнейшем превращается в спинной мозг. Головной (краниальный) отдел нервной трубки является зачатком, из которого развивается головной мозг.

## КЛАССИФИКАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

**По топографо-анатомическому принципу** нервную систему подразделяют на *центральную* и *периферическую*. В состав центральной нервной системы включают головной и спинной мозг, в состав периферической — все нервные структуры, расположенные за пределами головного и спинного мозга. Структуры, связанные со спинным мозгом, составляют спинномозговой отдел периферической нервной системы. К нему относят: чувствительные узлы спинномозговых нервов, корешки спинномозговых нервов, стволы и ветви спинномозговых нервов, сплетения спинномозговых нервов, симпатические нервные узлы, нервные окончания. Спинномозговой отдел обеспечивает иннервацию туловища, конечностей, частично — шеи и внутренних органов.

Структуры, связанные с головным мозгом, составляют краниальный отдел периферической нервной системы. К нему относят: чувствительные узлы черепных нервов, черепные нервы, ветви черепных нервов, парасимпатические нервные узлы и нервные окончания. Краниальный отдел обеспечивает иннервацию головы, частично — шеи и внутренних органов. Следует отметить, что подразделение нервной системы на центральную и периферическую является условным, так как в анатомическом и функциональном отношениях эти отделы тесно взаимосвязаны.

**По функции** нервную систему делят на *соматическую (анимальную)* и *вегетативную (автономную)*. Соматическая нервная система отвечает за иннервацию тела (сомы) — кожи, мышц, скелета. Вегетативная нервная система обеспечивает иннервацию внутренних органов, желез и сосудов. В свою очередь она включает симпатический и парасимпатический отделы.

**Центральная нервная система** состоит из миллиардов высокоспециализированных клеток — нейроцитов и клеток глии, которые обеспечивают деятельность нервных клеток (поддерживают, защищают и выполняют трофическую роль). Нейроциты на основе общности выполняемых функций группируются в соответствующие центры спинного и головного мозга. К этим центрам от различных рецепторов органов чувств (кожи, мышц, внутренних органов, органа зрения, слуха и равновесия, вкуса и обоняния) постоянно поступает информация, порой противоречивая. Задача центральной нервной системы заключается в том, чтобы после получения информации в течение долей секунды произвести ее оценку и принять соответствующее решение. В осуществлении последнего не оценима способность головного мозга к хранению и воспроизведению в нужный момент ранее поступившей информации (память). Величайшим достижением эволюции нервной системы является мыслительная способность. Она осуществляется в результате анализа и синтеза нервных импульсов в высших центрах головного мозга и составляет высшую нервную деятельность человеческого организма.

Центральная нервная система обладает и собственной инициативой. Она активно влияет не только на сосуды, мышцы, железы, побуждая их к работе, но и на сенсорные органы, регулируя их функцию.

**Периферическая нервная система** связывает спинной и головной мозг с рецепторами (чувствительными аппаратами органов) и с эффекторами (аппаратами, передающими нервные импульсы на рабочие органы). Рабочие органы отвечают на внешние и внутренние раздражения приспособительными реакциями организма, такими, как сокращение мышц или выделение секретов железами.

**Соматическая нервная система** иннервирует кожу, мышцы, скелет, некоторые внутренние органы (язык, глотку, гортань и др.), осуществляет связь организма как целостной системы с внешней средой. Она воспринимает раздражения из внешней среды, анализирует их и обеспечивает ответную реакцию на них — управляет скелетной (поперечнополосатой) мускулатурой.

**Вегетативная нервная система** иннервирует внутренние органы и кровеносные сосуды, управляет гладкой мускулатурой и работой желез. Она объединяет отдельные части организма в единую целостную систему и осуществляет адаптационно-трофическую функцию в организме.

Прежде чем приступить к изучению морфологии спинного и головного мозга, целесообразно рассмотреть общие принципы строения нервной системы.

## НЕЙРОНЫ

Структурной единицей нервной системы является *нервная клетка — нейрон*, или *нейроцит* (рис. 2).

В нейроне выделяют следующие основные части: тело, отростки и их окончания.

Тело нейрона представляет собой скопление цитоплазмы (нейроплазмы), в которой располагается крупное круглое ядро. В нервных клетках вегетативной нервной системы может встречаться по 2—3 ядра. Количество ядрышек в ядре также составляет от одного до трех. Увеличение числа ядрышек и их объема свидетельствует об усилении функциональной активности нейрона.

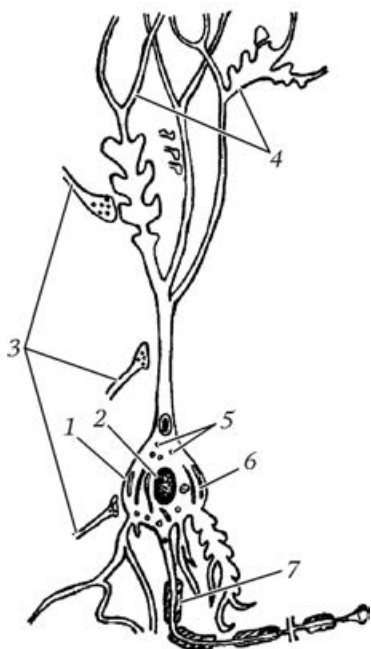


Рис. 2. Схема строения нейрона:

1 — тело нейрона; 2 — ядро; 3 — окончания других нервных клеток; 4 — дендриты; 5 — секреторные гранулы; 6 — нейрофибрилярный аппарат; 7 — аксон

Ядро является носителем генетической информации, определяющей свойства нейрона, и осуществляет регуляцию синтеза белков. В цитоплазме нейрона находятся органеллы общего назначения (митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы, комплекс Гольджи и т. д.) и специализированные структуры (нейрофибриллы, хроматофильное вещество и синаптические пузырьки).

Нейрофибриллы бывают двух видов — нейрофиламенты и нейротрубочки. Нейрофиламенты в теле нейрона представляют собой сеть тонких белковых нитей диаметром 6–10 нанометров (нм). В отростках нити располагаются продольно. Они выполняют опорную функцию, придают клетке определенную форму.

Нейротрубочки (нейротубулы) также образованы белковыми нитями, которые имеют спиральную ориентацию. Диаметр трубочек составляет 20–30 нм, толщина стенки — 10 нм. Нейротубулы осуществляют транспорт веществ в пределах нейрона.

Хроматофильное (тигроидное) вещество: базофильные глыбки, или вещество Ниссля также представляет собой скопление белков — рибонуклеопротеидов. Это вещество находится в цитоплазме тела клетки и дендритов, в аксонах оно не обнаруживается.

Синаптические пузырьки находятся преимущественно в цитоплазме концевго аппарата аксона, но могут располагаться и в теле нейрона. Они содержат медиаторы (ацетилхолин, норадреналин, гамма-аминомасляную кислоту и т. д.), которые обеспечивают химическую передачу нервного импульса с одного нейрона на другой или с нейрона на рабочий орган.

Поверхность нейрона представлена оболочкой (цитолеммой), которая определяет границы клетки и обеспечивает ее обмен с окружающей средой. Кроме того, цитолемма содержит большое количество белковых структур, выполняющих хеморецепторную функцию. Оболочка нервных клеток отличается способностью проводить нервное возбуждение (нервный импульс).

Различают два вида отростков нервных клеток — дендриты и аксон (нейрит), которые являются выростами цитоплазмы. Дендриты проводят нервный импульс только по направлению к телу нервной клетки. Они начинают древовидно ветвиться уже вблизи тела клетки, постепенно истончаются и заканчиваются в окружающих тканях. Дендриты многократно увеличивают воспринимающую поверхность нервной клетки. Количество дендритов варьиabelно: от одного до десяти. Редко встречаются нервные клетки, не имеющие дендритов. У таких клеток восприятие раздражений осуществляется телом клетки.

Помимо дендритов нервная клетка всегда имеет только один аксон (нейрит). Этот отросток всегда более крупный, длинный и менее ветвистый. Редкие боковые ветви у него появляются лишь в самом конце. Имеется зависимость между величиной тела нервной клетки и длиной аксона. Чем больше величина тела клетки, тем длиннее и крупнее аксон. Аксон проводит нервный импульс только от тела нервной клетки. Следовательно, нервная клетка со своими отростками строго динамически поляризована: нервный импульс проходит по дендритам к телу и от тела — по аксону.

Нервные клетки могут отличаться друг от друга по форме и размерам тела, по числу отростков, по функциональной значимости.

**По форме тела** различают клетки: пирамидные, грушевидные, веретенообразные, многоугольные, овальные, звездчатые, круглые и др.

**По размерам тела** выделяют 3 группы нейронов: мелкие (от 4 мкм до 20 мкм); средние (от 20 мкм до 60 мкм); крупные (от 60 мкм до 130 мкм).

**По количеству отростков** различают следующие виды нейронов (рис. 3): одноотростчатые (униполярные), двухотростчатые (биполярные), ложноодноотростчатые (псевдоуниполярные) и многоотростчатые (мультиполярные). В составе нервной системы человека наиболее часто встречаются биполярные, псевдоуниполярные и мультиполярные нервные клетки.

**По функциональной значимости** в составе рефлекторной дуги выделяют 3 группы нейронов:

1) рецепторные (чувствительные), имеющие чувствительные нервные окончания (рецепторы), которые способны воспринимать раздражения из внешней или внутренней среды;

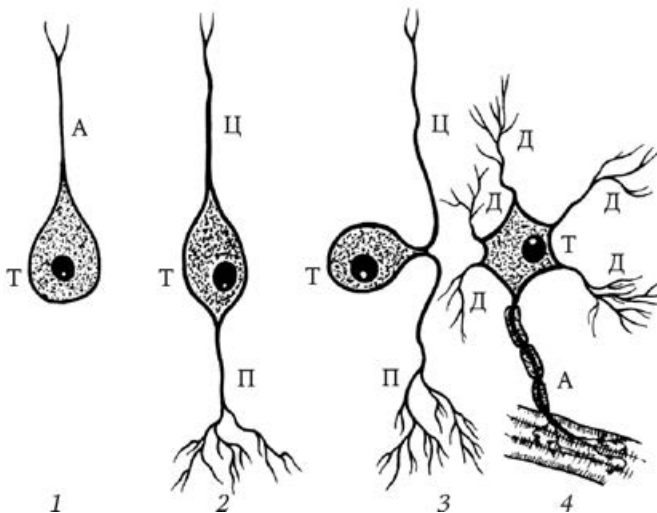


Рис. 3. Основные типы нервных клеток:

1 — униполярная нервная клетка; 2 — биполярная нервная клетка; 3 — псевдоуниполярная нервная клетка; 4 — мультиполярная нервная клетка. Обозначения: Т — тело; А — аксон; Д — дендрит; П — периферический отросток; Ц — центральный отросток

2) эффекторные (эфферентные), имеющие на окончаниях аксона эффекторы, которые передают нервный импульс на рабочий орган;

3) ассоциативные (вставочные), являющиеся промежуточными в составе рефлекторной дуги и передающие информацию с чувствительного нейрона на эффекторные. В сложных рефлекторных дугах ассоциативных нейронов может быть несколько.

Существует связь структуры и функции нервных клеток. Так, псевдоуниполярные нейроны являются рецепторными (общечувствительными). Они воспринимают такие раздражения, как боль, изменения температуры и прикосновение. Биполярные нервные клетки являются клетками специальной чувствительности. Они воспринимают световые, обонятельные, слуховые и вестибулярные раздражения. Мелкие мультиполярные нейроны — ассоциативные, средние и крупные — мультиполярные и пирамидные нейроны — двигательные.

Следует обратить внимание, что у рецепторных нейронов (биполярных и псевдоуниполярных) отростки называют не дендритом и аксоном, а соответственно периферическим и центральным. Эти названия связаны с положением отростков по отношению к центральной нервной системе и к телу нервной клетки. Периферический отросток направляется от тела клетки на периферию, а центральный — к спинному или головному мозгу.

## НЕЙРОГЛИЯ

Составной частью нервной ткани кроме самих нейронов, является нейроглия. Глиальных клеток в структурах центральной нервной системы в десятки раз больше, чем собственно нейронов. Нейроглия неоднородна: в ней различают микроглию и макроглию (рис. 4).

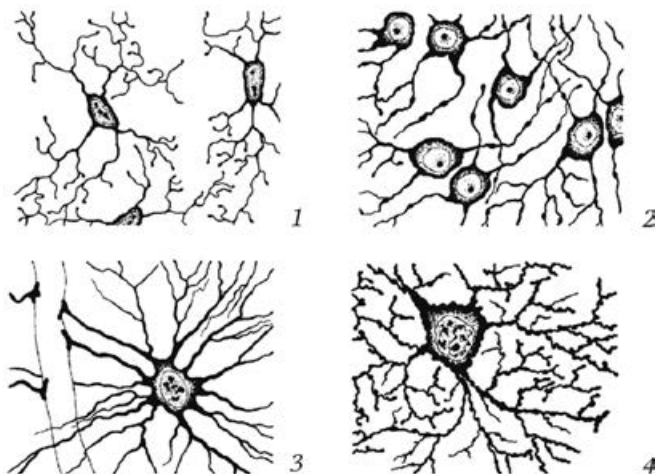


Рис. 4. Виды глиальных клеток:

1 — микроглия; 2 — олигодендроциты; 3 — волокнистый астроцит; 4 — протоплазматический астроцит

**Микроглия** представлена мелкими, продолговатой формы клетками с большим количеством сильноветвящихся отростков. В микроглиальных клетках мало цитоплазмы, слабо развита эндоплазматическая сеть, небольшое количество рибосом, присутствуют мелкие митохондрии. Микроглиальные клетки выполняют роль фагоцитов (утилизируют поврежденные и погибшие нейроны) и играют важную роль в иммунных реакциях, протекающих в центральной нервной системе.

**Макроглия** представлена тремя основными видами клеток: олигодендроглиоцитами, астроцитами и эпендимоцитами.

Олигодендроглиоциты — наиболее распространенные клетки макроглии. Они представляют собой мелкие, овальные клетки с тонкими, короткими, маловетвящимися, немногочисленными отростками. Находятся в сером и белом веществе центральной нервной системы вокруг нейронов, входя в состав миелиновых оболочек. Эти клетки (в виде Швановских клеток) окружают осевой цилиндр аксона. Они выполняют трофическую функцию, участвуют в процессах рецепции и передачи нервных импульсов, играют определенную роль в механизмах образования кратковременной памяти.

Астроциты — мелкие клетки с многочисленными отростками, которые располагаются между нервными клетками и кровеносными сосудами мозга. Данные клетки создают пространственную сеть, являющуюся опорой нейронов: они изолируют нервные волокна и нервные окончания друг от друга и других клеточных элементов, формируют барьер между кровью и тканями мозга, а также обеспечивают поступление питательных веществ из крови к нейронам.

Эпендимоциты — это клетки макроглии, которые образуют плотный слой, выстилающий спинномозговой канал и желудочки головного мозга. Эпендимоциты принимают участие в образовании спинномозговой жидкости, которой заполнены полости спинного и головного мозга.

## НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА

Нервные волокна — это покрытые снаружи глиальной оболочкой отростки нервных клеток, осуществляющие проведение нервных импульсов.

Отросток нервной клетки (аксон или дендрит), расположенный в центре нервного волокна, называют осевым цилиндром. Осевой цилиндр представляет собой вырост нейроплазмы тела нервной клетки с содержащимися в ней органеллами, покрытый оболочкой (аксолеммой).

В зависимости от наличия или отсутствия в составе глиальной оболочки миелина различают два вида нервных волокон — миелиновые и безмиелиновые. В миелиновых волокнах глиальная оболочка толще и составляет на поперечном разрезе  $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$  диаметра всего нервного волокна. Содержащийся в миелиновых волокнах миелин придает им белый цвет.

Миелиновые волокна по диаметру делят на 3 группы: толстые (12–20 мкм), средние (6–12 мкм) и тонкие (1–6 мкм). Через каждые 1–3 мм нервное волокно резко истончается, образуются узловые перехваты (перехваты Ранвье) шириной 1 мм. В области перехватов миелиновый слой отсутствует — это место соединения соседних глиальных (шванновских) клеток. В зависимости от диаметра волокна различается скорость проведения нервного импульса.

В толстых миелиновых волокнах она составляет примерно 80–120 м/с, в средних — 30–80 м/с, в тонких — 10–30 м/с. При этом скорость прохождения импульсов в определенной группе волокон не зависит от силы раздражения.

В настоящее время установлено, что толстые миелиновые волокна являются преимущественно двигательными, средние по диаметру волокна проводят импульсы тактильной и температурной чувствительности, а тонкие — болевой. Таким образом, по составу волокон можно дать функциональную характеристику нерва (двигательный, чувствительный, смешанный).

Миелиновая оболочка предотвращает распространение идущих по волокну нервных импульсов на соседние ткани, т. е. она выполняет роль диэлектрика (изолятора). Миелинизация нервных волокон начинается на 4–5 месяце внутриутробного развития и имеет неодинаковую продолжительность в различных отделах нервной системы. В процессе развития глиальная оболочка (мезаксон шванновской клетки) послойно наматывается вокруг осевого цилиндра. Образуется плотная слоистая оболочка, содержащая во внутренних слоях преимущественно миелин (белково-липидные соединения), а в наружных — цитоплазму и оболочки шванновских клеток (леммоцитов). Завершение процесса миелинизации нервных волокон свидетельствует о зрелости нервных структур. Так, нервные волокна полушарий большого мозга, ответственные за эмоционально-психические функции, миелинизируются только к 12–13 годам.

Безмиелиновые волокна имеют небольшой диаметр — 1–4 мкм и проводят нервные импульсы со скоростью 1–2 м/с. Причем, в отличие от миелиновых волокон, импульсы в них проводятся не скачкообразно, а непрерывно. Безмиелиновые нервные волокна являются эфферентными волокнами вегетативной нервной системы. Они обеспечивают иннервацию внутренних органов, желез и сосудов.

В одном безмиелиновом волокне содержится не один осевой цилиндр, а несколько (до 20). Они окутаны в виде муфты оболочкой из леммоцитов (рис. 5).

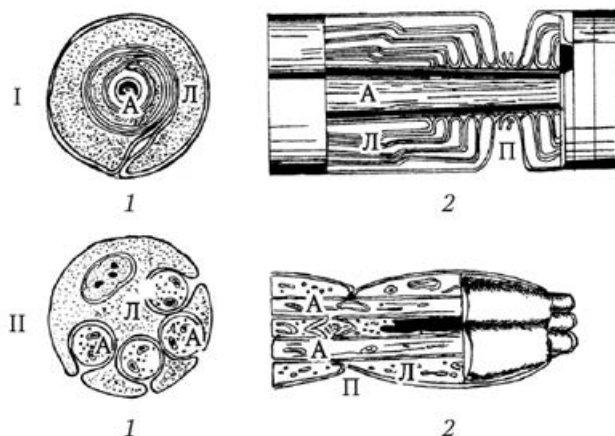


Рис. 5. Схема строения нервного волокна:

I — соматической нервной системы; II — вегетативной нервной системы;  
1 — поперечный разрез; 2 — продольный разрез. Обозначения: А — аксон; Л — леммоцит;  
П — перехват Ранвье



В зависимости от направления проведения нервного импульса по отношению к центральной нервной системе различают 2 группы волокон: центроостремительные и центробежные. Центроостремительные волокна направляются к спинному или головному мозгу и функционально являются афферентными (восходящими). Центробежные волокна идут от головного или спинного мозга к рабочим органам (мышца, сосуд, железа) и называются эфферентными.

Нервные волокна, расположенные в пределах центральной нервной системы, составляют белое вещество спинного и головного мозга.

## НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ

Нервные окончания — это концевые отделы нервных волокон. В зависимости от выполняемой функции различают три вида окончаний: рецепторы, эффекторы и межнейронные контакты — синапсы.

**Рецепторы** — это нервные окончания периферических отростков чувствительных (рецепторных) нейронов, обеспечивающие восприятие специфических раздражений из внешней или внутренней среды и трансформацию энергии раздражения в нервный импульс.

По локализации рецепторы делят на четыре группы: экстероцепторы, проприоцепторы, интероцепторы и рецепторы специализированных органов чувств (рис. 6).

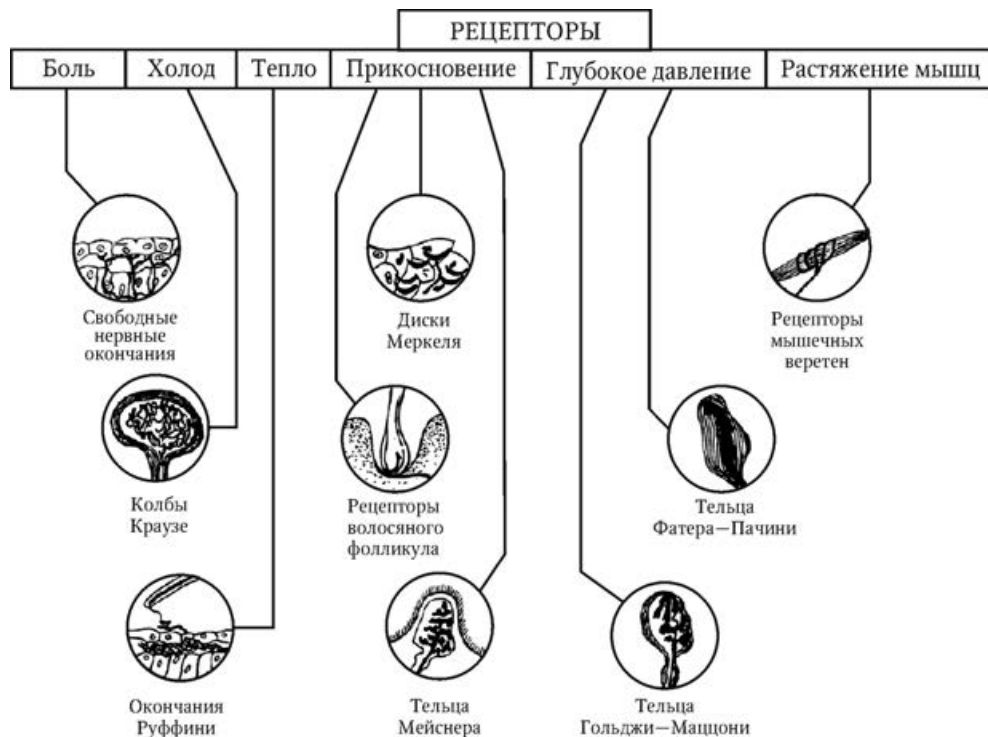


Рис. 6. Основные типы рецепторов соматической нервной системы

Экстероцепторы располагаются в коже и слизистых оболочках полости рта, носа и органа зрения (в конъюнктиве). Они воспринимают тактильные, температурные и болевые раздражения из внешней среды.

Интероцепторы находятся во внутренних органах. Адекватными раздражителями для них являются преимущественно химические вещества и механические воздействия. Интероцепторы воспринимают химический состав определенных веществ (вкус, запах и т. д.), степень наполнения органов или болевые ощущения.

Проприоцепторы, или глубокие рецепторы, локализируются в мышцах, сухожилиях, фасциях, надкостнице, связках и суставных капсулах. Они воспринимают такие раздражения, как прикосновение (тактильные), чувство веса, давления, вибрации, положение частей тела, степень напряжения мышц.

Экстеро-, интеро- и проприоцепторы являются преимущественно рецепторами общей чувствительности.

Рецепторы специализированных органов чувств (орган зрения, слуха, равновесия, обоняния и вкуса) составляют группу рецепторов специальных видов чувствительности. Они воспринимают зрительные (свет и цвет), слуховые (звук и шум), вестибулярные (угловые и вертикальные ускорения), обонятельные (запахи) и вкусовые раздражения.

Рецепторы, воспринимающие раздражения путем непосредственного контакта с раздражителем, называются контактными. Рецепторы, воспринимающие раздражения на значительном удалении от организма, являются дистантными.

По строению рецепторы делят на три группы: свободные нервные окончания, инкапсулированные нервные окончания и нервные окончания, представленные первично чувствующими клетками. Свободные нервные окончания воспринимают боль; инкапсулированные — тактильные, температурные и проприоцептивные раздражения; первично чувствующие клетки — зрительные, слуховые, вестибулярные и вкусовые раздражения.

**Синапс** — это специализированное морфофункциональное образование, предназначенное для передачи нервного импульса контактным способом с одного нейрона на другой или с нейрона на рабочий орган.

По локализации синапсы могут быть *межнейронными* и *нейротканевыми*. В первой группе в зависимости от контактирующих частей нейрона выделяют: аксо-соматические (аксон—тело), аксо-дендритические (аксон—дендрит), аксо-аксональные (аксон—аксон). Наиболее распространенными типами межнейронных синапсов (рис. 7) являются аксо-соматические (тер-

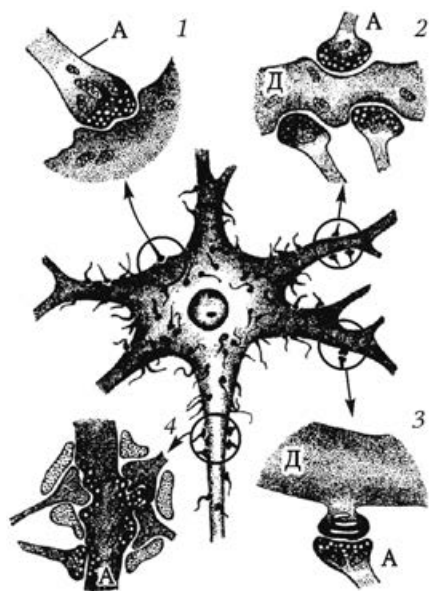


Рис. 7. Межнейронные синапсы:

1 — аксо-соматический синапс; 2 — аксо-дендритические синапсы; 3 — аксо-дендритический синапс шипиковой формы; 4 — дендро-аксональные синапсы дивергентного типа. Обозначения: А — аксон; Д — дендрит

минальные ветви аксона одного нейрона оканчиваются на теле другого) и аксо-дендритические (терминальные ветви аксона контактируют с дендритами другого нейрона). На одном нейроне может находиться до 10 000 синаптических образований. Особенно много их находится на дендритах, примерно  $\frac{4}{5}$  всего количества, и лишь  $\frac{1}{5}$  — на теле нейрона. Аксо-аксональные синапсы обеспечивают торможение импульсов, проходящих от одного нейрона к другому через аксо-дендритические и аксо-соматические синапсы.

Реже встречаются дендро-дендритические, дендро-соматические и сомато-соматические синапсы.

Нейротканевые синапсы по расположению делят на нервно-мышечные и нервно-секреторные.

По механизму передачи нервного импульса различают 3 группы синаптических структур:

1) синапсы с химической (медиаторной или трансмиттерной) передачей импульса;

2) синапсы с электрической передачей нервного импульса (эфапсы);

3) синапсы со смешанной передачей нервного импульса.

Морфологически синапс представляет собой утолщение в виде пуговки, бляшки, колбочки или нити. На ультраструктурном уровне в нем выделяют *пресинаптическую часть, синаптическую щель и постсинаптическую часть* (рис. 8).

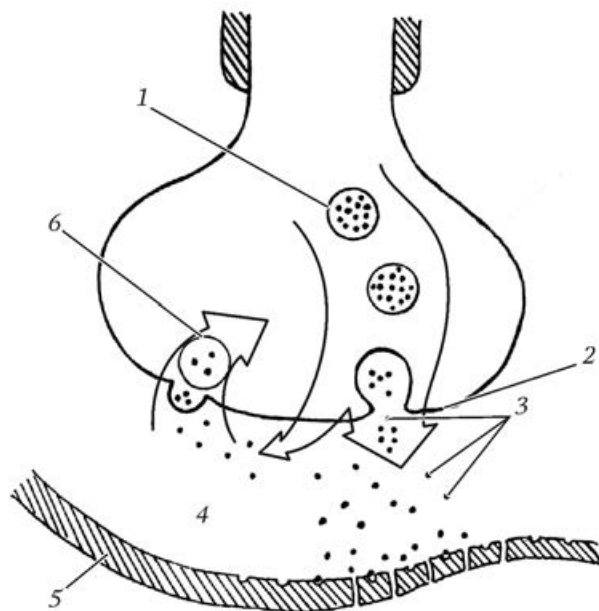


Рис. 8. Ультраструктура синапса:

1 — синаптические пузырьки; 2 — пресинаптическая мембрана; 3 — молекулы медиатора, проникающие путем экзоцитоза в синаптическую щель; 4 — синаптическая щель; 5 — постсинаптическая мембрана с находящимися на ней белковыми хеморецепторами; 6 — молекулы инактивированного медиатора, возвратившиеся в окончание аксона путем пиноцитоза

Пресинаптическая часть для синапсов с химической передачей обычно образована терминальным аппаратом аксона и содержит скопление пресинаптических пузырьков и митохондрий. Пресинаптические пузырьки наполнены медиатором. В качестве медиатора чаще выступают такие вещества, как ацетилхолин, норадреналин, гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), гистамин, дофамин, глицин, простагландины и т. д., всего более 30. По величине пресинаптических пузырьков можно судить о виде медиатора: ацетилхолин находится в мелких пузырьках диаметром 30–50 нм; норадреналин — в пузырьках средней величины — 50–90 нм; ГАМК — в крупных пузырьках — 100–120 нм. Один нейрон может синтезировать и выделять несколько медиаторов (3–5). В момент поступления нервного импульса в пресинаптическое окончание медиатор освобождается из связанного состояния и выбрасывается в виде пузырьков в синаптическую щель. В одном пузырьке содержится до 10 000 молекул медиатора.

Синаптическая щель имеет ширину 10–20 нм и заполнена гелем (межклеточным веществом). Более широкая синаптическая щель характерна для синапсов с химической передачей и узкая (до 10 нм) — для эфаспов.

Пройдя синаптическую щель, медиатор связывается с хеморецептором (белковая структура) на постсинаптической мембране. В зависимости от химической природы медиатора различают следующие основные виды хеморецепторов:  $\alpha$ -,  $\beta$ -адренорецепторы; М-, Н-холинорецепторы; пуринорецепторы, ГАМК-рецепторы и т. д.  $\alpha$ -,  $\beta$ -адренорецепторы реагируют с такими медиаторами, как адреналин, норадреналин, дофамин, т. е. с катехоламинами; М-, Н-холинорецепторы — с ацетилхолином; пуринорецепторы — с пуриновыми основаниями и ГАМК-рецепторы — с гамма-аминомасляной кислотой.

Прореагировав с хеморецептором, медиатор разрушается (инактивируется) имеющимися в хеморецепторе веществами (ацетилхолин — ацетилхолинэстеразой, норадреналин — моноаминоксидазой и т. д.). Инактивированные молекулы медиатора обратно всасываются через пресинаптическую мембрану, где подвергаются восстановлению.

Таким образом, при химической передаче нервных импульсов последовательно проходит 4 этапа: синтез медиатора, проникновение медиатора через пресинаптическую мембрану, взаимодействие с хеморецепторами постсинаптической мембраны, инактивация.

Ультраструктурные особенности строения синапса определяют закономерности его функционирования:

- 1) односторонность проведения нервного импульса (закон динамической поляризации синапса), обусловленная возможностями синтеза, проникновения и взаимодействия медиатора;

- 2) синаптическая задержка, связанная с затратой времени на диффузию медиатора и реакцию взаимодействия с хеморецептором (0,08 секунды);

- 3) изменение нервного импульса по частоте и силе;

- 4) высокая избирательная чувствительность хеморецепторов (они взаимодействуют только со специфичным медиатором);

- 5) утомляемость, вызванная расходом медиатора.

Электрические синапсы — беспузырьковые, характеризуются узкой синаптической щелью и отсутствием специфических хеморецепторов. Они обеспечивают

*Учебное издание*

**Иван Васильевич Гайворонский**

**НОРМАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ЧЕЛОВЕКА**

Т о м 2

*Учебник для медицинских вузов*

10-е издание, переработанное и дополненное

Редакторы: *Пугачева Н. Г., Атаманенко Н. Н.*

Корректор *Полушкина В. В.*

Дизайн и компьютерная верстка *Тархановой А. П.*

Подписано в печать 10.08.2020. Формат 70 × 100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Печ. л. 29. Тираж 3000 экз. Заказ №

ООО «Издательство „СпецЛит“».

190103, Санкт-Петербург, 10-я Красноармейская ул., 15–17,  
литер В, пом. 231

тел./факс: (812) 495-36-09, 495-36-12,

<http://www.speclit.ru>

Санкт-Петербургский филиал ФГУП «Издательство „Наука“».  
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12/28

ISBN 978-5-299-01080-0



9 785299 010800