

Сапин М.Р.

Анатомия человека. В 2 кн.: Учеб. для студ. биол. и мед. спец. вузов. Кн. 2/М.Р.Сапин, Г.Л.Билич Изд. 3-е, перераб. и доп. — М.: ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век»: 000 «Мир и Образование», 2002. — 431, [1] с: цв. илл.

Учение о нервной системе (неврология)	228
<u>Центральная нервная система</u>	250
Спинной мозг.....	250
<u>Головной мозг</u>	255
<u>Конечный мозг</u>	259
<u>Промежуточный мозг</u>	276
<u>Средний мозг</u>	280
<u>Задний мозг</u>	282
Мост.....	283
Мозжечок	283
Продолговатый мозг.....	287
<u>Проводящие пути головного и спинного мозга</u>	290
<i>Оболочки спинного и головного мозга</i>	304
Краткий очерк развития нервной системы в фило- и онтогенезе	311
<i>Периферическая нервная система</i>	317
<u>Черепные нервы</u>	320
<u>Спинальные нервы</u>	334
<u>Вегетативная (автономная) нервная система</u>	354
<u>Органы чувств</u>	371
<u>Орган зрения</u>	372
Краткий очерк развития органа зрения в фило- и онтогенезе	389
<i>Преддверно-улитковый орган</i>	392
Краткий очерк развития органа слуха и равновесия в фило- и онтогенезе	407
<u>Орган обоняния</u>	409
<i>Орган вкуса</i>	413
<i>Общий покров (кожа)</i>	416
Рекомендуемая литература.....	426
Предметный указатель.....	427

УЧЕНИЕ О НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ (НЕВРОЛОГИЯ)

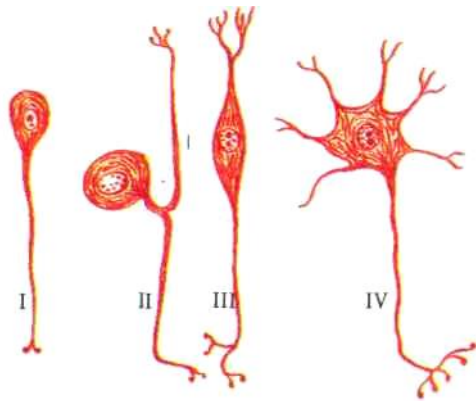
Нервная система управляет деятельностью различных органов, систем и аппаратов, составляющих целостный организм, осуществляет его связь с внешней средой, а также координирует процессы, протекающие в организме в зависимости от состояния внешней и внутренней среды. Нервная система обеспечивает связь всех частей организма в единое целое. Она осуществляет координацию кровообращения, лимфотока, метаболических процессов, которые, в свою очередь, влияют на состояние и деятельность нервной системы. И. П. Павлов писал: «Деятельность нервной системы направляется, с одной стороны, на объединение, интеграцию работы всех частей организма, с другой — на связь организма с окружающей средой, на уравнивание системы организма с внешним миром».

Нервную систему человека условно подразделяют по топографическому принципу на центральную и периферическую. К центральной нервной системе (*sistema nervosum centrale*) (ЦНС) относят *спинной и головной мозг*, к периферической (*sistema nervosum periphericum*) (ПНС) — парные нервы, отходящие от головного и спинного мозга: это *спинномозговые и черепные нервы с их корешками, их ветви, нервные окончания и ганглии* (узелки, образованные телами нейронов).

Существует еще одна классификация, согласно которой единую нервную систему также условно подразделяют на две части: соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную). **Соматическая нервная система** иннервирует главным образом органы сомы (тело, поперечнополосатые, или скелетные, мышцы, кожу) и некоторые внутренние органы (язык, гортань, глотка), обеспечивает связь организма с внешней средой. **Вегетативная (автономная) нервная система** иннервирует все внутренности, железы, в том числе и эндокринные, гладкие мышцы органов и кожи, сосуды и сердце, регулирует обменные процессы во всех органах и тканях. Вегетативная нервная система, в свою очередь, подразделяется на две части: *парасимпатическую* и *симпатическую*. В каждой из них, как и в соматической нервной системе, выделяют центральный и периферический отделы.

Нервная ткань состоит из *нейронов* и *нейроглии*, которая образована глиоцитами. *Нейроцит (нейрон)* с *отходящими от него отростками* является *структурно-функциональной единицей нервной системы*. Основная функция нейрона — это получение, пере-

работка, проведение и передача информации, закодированной в виде электрических или химических сигналов. В нейроне различают его тело, где информация обрабатывается, и отростки, отходящие от тела. Один или несколько древовидно ветвящихся отростков, по которым нервный импульсносится к телу нейрона, называется *дендритом*. Единственный отросток, по которому нервный импульс направляется от нервной клетки, — *аксон*, или *нейрит*. Нервная клетка дина-



Р и с. 192. Типы нейронов (по В. Г. Елисееву и др.):

I — униполярный, *II* — ложноуниполярный, *III* — bipolarный, *IV* — мультиполярный

мически поляризована, т. е. способна пропускать нервный импульс только в одном направлении — от дендрита к аксону.

В зависимости от количества отростков различают *униполярные*, или одноотростчатые (они имеются в эмбриональный период), *биполярные*, или двухотростчатые, и *мультиполярные*, или многоотростчатые, нейроны (рис. 192). Последние преобладают. К биполярным относятся и *ложноуниполярные нейроны* — рецепторные нейроны из спинномозговых ганглиев. Проксимальные отделы их отростков сливаются между собой, после чего вскоре Т-образно разветвляются на аксон и дендрит. Размеры тел нервных клеток колеблются в пределах от 4—5 до 130—140 мкм, а длина отростков может достигать 1 м и более. Форма тел нейронов, количество дендритов, степень их ветвления широко варьируют в зависимости от локализации нейронов и выполняемой ими функции. Так, например, ложноуниполярные клетки спинномозговых узлов имеют округлое тело и неветвящиеся отростки; ганглионарные мультиполярные нейроны спинного мозга имеют тело неправильной формы, множество слабо ветвящихся дендритов, отходящих в разные стороны, и длинный аксон, от которого отходят коллатерали. От треугольных тел больших пирамидных нейронов коры головного (большого) мозга отходит большое количество коротких горизонтальных слабо ветвящихся дендритов, усыпанных шипиками, аксон отходит от основания клетки. В отличие от дендритов диаметр аксона не меняется на всем протяжении.

Грушевидные нейроны коры мозжечка имеют два крупных сильно ветвящихся дендрита наподобие кроны дерева, их мелкие разветвления покрыты множеством шипиков. Длинный аксон отходит от вершины клетки. Мелкие звездчатые и корзинчатые

нейроны коры мозжечка богаты ветвящимися дендритами, их короткие аксоны не покидают коры мозжечка.

Различают два типа мультиполярных нейронов: *длинноаксонные* с большим количеством дендритов (типа Гольджи I) и *короткоаксонные* (типа Гольджи II) с множеством широких, сильно ветвящихся дендритов. К первому типу относятся нейроны симпатических и парасимпатических узлов, большие пирамидные нейроны коры головного мозга, грушевидные нейроны коры мозжечка, двигательные нейроны спинного мозга. Эти нейроны передают нервные импульсы на большие расстояния. Ко второму типу относится большинство клеток центральной нервной системы. Они передают нервные импульсы большому числу нейронов.

В сером веществе полушарий большого мозга и мозжечка нейроны располагаются слоями, в других отделах нервной системы образуют скопления (ядра).

Нервная клетка окружена *нейропилем* — петливой сетью, образованной аксонами, дендритами и отростками глиоцитов. Плазмалемма нейрона изменена в синаптических зонах и в местах межклеточных контактов, где имеется локальное утолщение цитоплазматической поверхности за счет плотного материала. Количество микропиноцитозных пузырьков, ассоциированных с мембраной, невелико.

Как правило, нейроны являются одноядерными клетками; два ядра имеют некоторые нейроны ганглиев вегетативной нервной системы. Сферическое ядро диаметром около 18 мкм в большинстве нейронов занимает центральное положение (рис. 193). Гетерохроматин располагается по всему ядру. Хорошо выражено базофильное ядрышко, иногда их несколько. В перикарионе находятся многочисленные сферические или удлинённые митохондрии диаметром около 0,1 мкм кристного или тубулярного типа. Вблизи ядра располагаются связанные между собой каналами диктиосомы развитого аппарата Гольджи. Часто в зоне Гольджи обнаруживаются мультивезикулярные тельца.

Основной особенностью строения нейронов является наличие многочисленных нейрофибрилл и скоплений хроматофильной субстанции (вещество Ниссля), которая представляет собой группы параллельных цистерн зернистой цитоплазматической сети и полирибосомы, богатые **РНК**. Элементы агранулярной эндоплазматической сети в теле клетки малочисленны. Они имеются лишь в аксонах и дендритах в виде трубочек, цистерн и пузырьков. Хроматофильная субстанция и свободные рибосомы располагаются по всей цитоплазме клетки и в дендритах, они отсутствуют в аксонном холмике и в аксоне. Между элементами эндоплазматического ретикулума расположены многочисленные митохондрии, лизосомы, гранулы липофусцина. Митохондрии находятся и в отростках нейронов. **Нейроны лишены центриолой.** Наружная поверхность цитолеммы нейрона покрыта множеством синапсов и отростков астроцитов. Нейрофибриллы, переходящие в отростки, образованы микротрубочками диаметром около 20 нм и нейрофи-

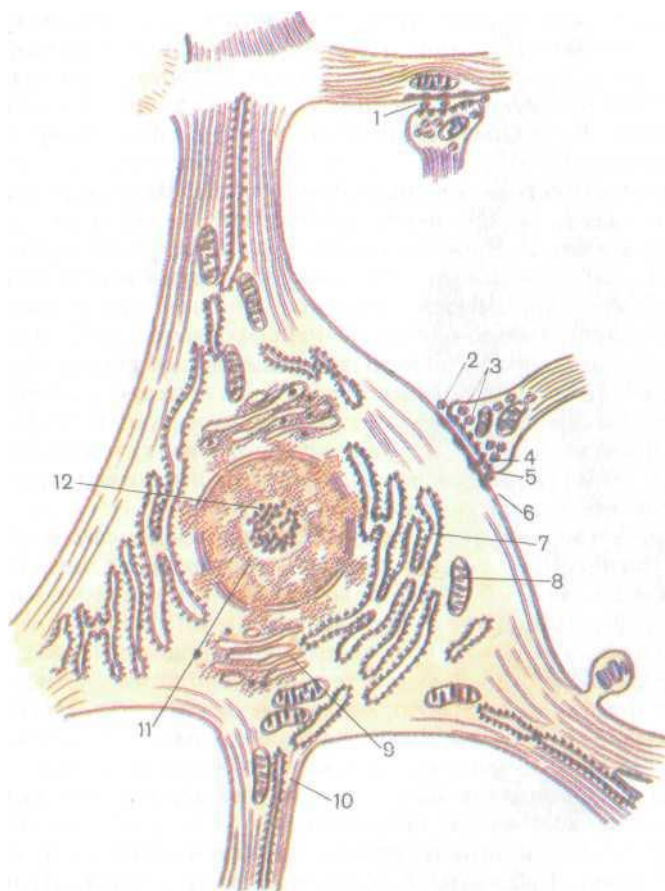


Рис. 193. Схема ультрамикроскопического строения нервной клетки:

1 — аксонодендритический синапс, 2 — аксоносоматический синапс, *i* — пресинаптические пузырьки, 4 — пресинаптическая мембрана, 5 — синаптическая щель, 6 — постсинаптическая мембрана, 7 — эндоплазматическая сеть, 8 — митохондрия, 9 — внутриклеточный сетчатый аппарат (Гольджи), 10 — нейрофибриллы, // — ядро, 12 — ядрышко

ламентами толщиной 7—10 нм. Нейрофибриллы формируют в перикарионе густую трехмерную сеть, в ячейках которой лежат лизосомы, а также пронизывают цитоплазму отростков. Нейрофибриллы обеспечивают прочность перикариона и отростков, осуществляют химическую интеграцию клетки.

Макромолекулы, синтезируемые в перикарионе, направляются в самые отдаленные участки отростков. Посредством постоянного *медленного транспорта* со скоростью 1—3 мм/сут доставляются ферменты, участвующие в синтезе медиаторов в пресинаптической части, и белки цитоскелета. *Быстрый антероградный транспорт* со скоростью около 400 мм/сут доставляет пузырьки в синапти-

ческие окончания. Кроме того, существует *ретроградный транспорт* от окончаний аксона к перикариону со скоростью 200—300 мм/сут, с помощью которого более крупные везикулы переносят обломки структур и вещества, подлежащие перевариванию в лизосомах. В дендритах также происходит медленный и быстрый транспорт.

Дендриты лишены миелиновой оболочки. Их поверхность покрыта множеством шипиков, количество и величина которых широко варьируют. В большинстве клеток их длина составляет около 0,2 мкм. Они состоят из узкой ножки и овоидной головки. В направлении длинной оси дендрита проходит множество нейротрубочек и небольшое количество нейрофиламентов. Они не вступают в дендритные шипики. В цитоплазме дендритов находятся удлинённые митохондрии и небольшое количество цистерн агранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭР). Субстанция Ниссля имеется в крупных дендритах, в мелких элементах гранулярный ЭР встречается реже. Терминальные отделы дендритов часто колбообразно расширены.

Большинство аксонов имеют миелиновую оболочку. Диаметр аксонов различных клеток вместе с оболочками колеблется в широких пределах (от 1 до 20 мкм). Широкие аксоны проводят нервные импульсы быстрее, чем узкие. Аксон отходит от конического аксонного холмика, вблизи которого от аксона ответвляются коллатерали. Аксон заканчивается *телодендроном* — множеством концевых разветвлений, которые образуют синапсы. Поверхность плазмалеммы аксона (аксолеммы) гладкая. Аксолема начального сегмента аксона и участка аксона в области перехвата Ранвье утолщена. В аксоплазме находятся тонкие удлинённые митохондрии, большое количество нейротрубочек и нейрофиламентов, пузырьки и трубочки агранулярного ЭР, единичные мультивезикулярные тельца. Рибосомы и элементы гранулярного ЭР отсутствуют в аксоплазме и имеются только в цитоплазме аксонного холмика, где расположены пучки нейротрубочек, в то время как количество нейрофиламентов здесь невелико.

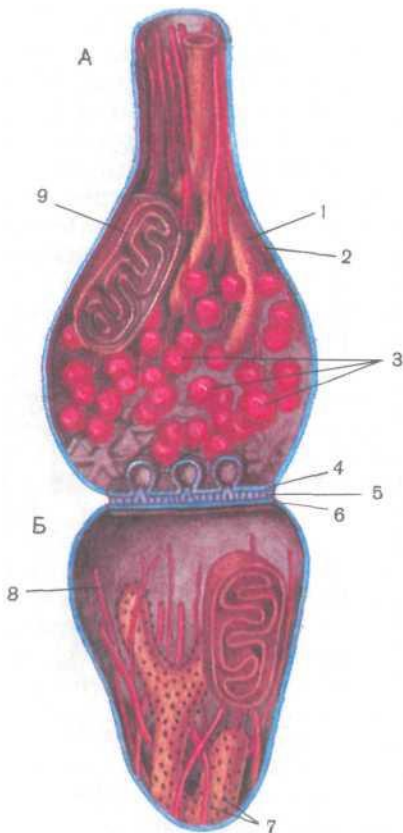
Итак, **нейроны воспринимают, проводят и передают электрические сигналы.** Этот вопрос подробно рассматривается в руководствах по физиологии. Однако для понимания цитофизиологии нейрона укажем, что в основе передачи им электрических сигналов лежит изменение мембранного потенциала, вызванного перемещением через мембрану ионов Na^+ и K^+ благодаря функционированию Na^+K^+ -насоса (Na^+ , K^+ -зависимой АТФазы).

Нейроны, которые передают возбуждение от точки восприятия раздражения в центральную нервную систему и далее к рабочему органу, связаны между собой с помощью множества межклеточных контактов — *синапсов* (от греч. *synapsis* — связь), передающих нервный импульс от одного нейрона к другому. **В синапсах происходит преобразование электрических сигналов в химические и обратно.** Нервный импульс вызывает, например, в парасимпатическом окончании высвобождение посредника-нейромедиатора, ко-

торый связывается с рецепторами постсинаптического полюса, что приводит к изменению его потенциала.

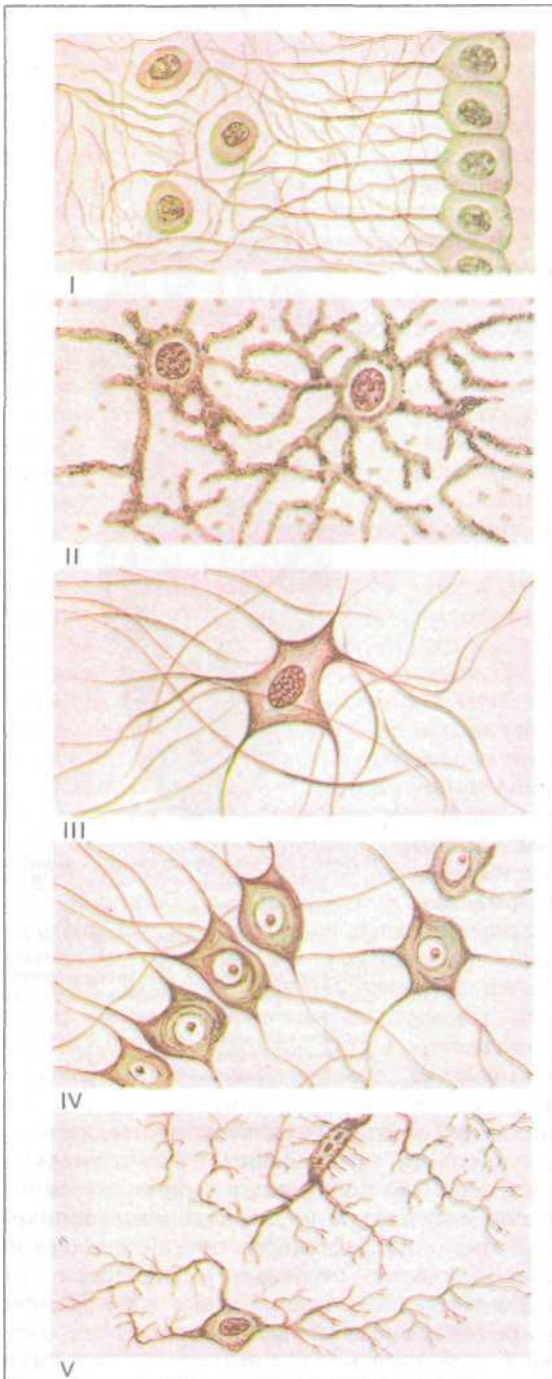
В зависимости от того, какие части нейрона связаны между собой, различают синапсы *аксосоматические*, когда окончания аксона одного нейрона образуют контакты с телом другого, *аксодендритические*, когда аксоны вступают в контакт с дендритами, а также *аксоаксонные*, когда контактируют одноименные отростки. Такое устройство цепочек нейронов создает возможность для проведения возбуждения по одной из множества цепочек нейронов благодаря наличию физиологических контактов в определенных синапсах и физиологическому разъединению в других (J. Eccles, 1964), в которых передача осуществляется с помощью биологически активных веществ (они называются химическими), а сами вещества, осуществляющие передачу, — *нейромедиаторами* (от лат. mediator — посредник).

Роль медиаторов выполняют две группы веществ: 1) *норадреналин, ацетилхолин, некоторые моноамины (адреналин, серотонин, дофамин) и аминокислоты (глицин, глутаминовая кислота ГАМК); 2) нейропептиды (энкефалины, нейротензин, ангиотензин II, вазоактивный кишечный пептид, соматостатин, вещество P и др.)*. В каждом межнейронном синапсе различают пресинаптическую и постсинаптическую части, разделенные синаптической щелью (рис. 194). Нервный импульс поступает по нервному окончанию в булавовидную пресинаптическую часть, которая ограничена пресинаптической мембраной. В цитоплазме пресинаптической части находится большое количество округлых мембранных *си-наптических пузырьков* диаметром от 4 до 20 нм, содержащих медиатор. Плазмалемма пресинаптической части утолщена за счет мелкозернистого тонкофибрилярного материала, образующего гексагональную сеть, ячейки которой имеют ширину около 50 нм.



Р и с. 194. Схема строения синапса. А — пресинаптическая часть, Б — постсинаптическая часть:

1 — гладкий эндоплазматический ретикулум, 2 — нейротрубочка, 3 — синаптические пузырьки, 4 — пресинаптическая мембрана с гексагональной сетью, 5 — синаптическая щель, 6 — постсинаптическая мембрана, 7 — зернистый эндоплазматический ретикулум, 8 — нейрофиламенты, 9 — митохондрия



Когда нервный импульс достигает пресинаптической части, открываются кальциевые каналы и Ca^{2+} проникает в цитоплазму пресинаптической части, в результате чего его концентрация кратковременно возрастает. Только при повышении содержания Ca^{2+} синаптические пузырьки внедряются в пресинаптическую мембрану и выделяют нейромедиатор через узкие диффузионные каналы в синаптическую щель шириной 20—30 нм, заполненную аморфным веществом умеренной электронной плотности. Чем выше содержание ионов кальция, тем больше синаптических пузырьков выделяют нейромедиаторы.

Поверхность постсинаптической мембраны имеет постсинаптическое уплотнение. Нейромедиатор связывается с рецептором постсинаптической мембраны, что

Рис. 195. Нейроглия (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

/ — эпендимоциты, // — протоплазматические астроциты, /// — волокнистые астроциты, IV — олигодендроциты, V — микроглия

ведет к изменению ее потенциала — *возникает постсинаптический потенциал*. Таким образом, постсинаптическая мембрана преобразует химический стимул в электрический сигнал. Когда нейромедиатор (лиганд) связывается со специфическим белком, встроенным в постсинаптическую мембрану, — рецептором (лигандзависимым ионным каналом или ферментом), — происходит изменение его пространственной конфигурации, в результате чего каналы открываются. Это ведет к изменению мембранного потенциала и возникновению электрического сигнала, величина которого прямо пропорциональна количеству нейромедиатора. Как только прекращается выделение медиатора, остатки его удаляются из синаптической щели, после чего рецепторы постсинаптической мембраны возвращаются в исходное состояние.

Однако не все медиаторы действуют таким путем. Так, например, норадреналин и дофамин, связываясь с рецептором, вызывают образование вторичного мессенджера из АТФ. В зависимости от осуществляемой функции различают *возбуждающие* и *тормозные синапсы*.

Каждый нейрон образует огромное количество синапсов — десятки, сотни тысяч. Исходя из этого становится ясным, что из всех постсинаптических потенциалов складывается суммарный потенциал нейрона, именно он и передается по аксону.

Кроме нейронов в нервной системе имеются клетки *нейроглии*, выполняющие многообразные функции: опорную, трофическую, защитную, изолирующую, секреторную (рис. 195). Среди них различают две группы: глиоциты, или макроглию (*эпендимоциты, олигодендроциты и астроциты*), и микроглию. R. Krstic (1984) подразделяет нейроглию на глию центральной нервной системы (эпендимоциты, астроциты, олигодендроциты, микроглия и эпителиальные клетки, покрывающие сосудистые сплетения) и глию периферической нервной системы (нейролеммоциты и амфициты). Мы отдаем предпочтение последней классификации.

Глия центральной нервной системы. Один слой *эпендимоцитов* кубической или призматической формы выстилает изнутри желудочки мозга и спинномозговой канал. В эмбриональный период от базальной поверхности эпендимоцита отходит разветвляющийся отросток, который, за редким исключением, у взрослого человека подвергается обратному развитию. Задняя срединная перегородка спинного мозга образована указанными отростками. Апикальная поверхность клеток в эмбриональный период покрыта множеством ресничек. У взрослого человека апикальная поверхность клеток покрыта микроворсинками, количество ресничек варьирует в разных отделах центральной нервной системы. В некоторых участках ЦНС реснички эпендимоцитов многочисленны (водопровод среднего мозга).

Эпендимоциты соединены между собой запирающими зонами и лентовидными десмосомами. От базальной поверхности некоторых эпендимных клеток — *таницитов* — отходит отросток, который проходит между подлежащими клетками, разветвляется и

контактирует с базальным слоем капилляров. Эпендимоциты участвуют в транспортных процессах, выполняют опорную и разграничительную функции, принимают участие в метаболизме мозга. Согласно гипотезе Р. Rakic (1972), в эмбриональный период отростки эмбриональных таницитов выполняют роль проводников для мигрирующих нейронов. Между эпендимоцитами залегают особые клетки, снабженные длинным апикальным отростком, от поверхности которого отходит несколько ресничек — так называемые *ликворные контактные нейроны*. Их функция пока неизвестна (R. Krstic, 1974). Под слоем эпендимоцитов лежит слой недифференцированных глиоцитов.

Среди астроцитов, являющихся основными глиальными элементами центральной нервной системы, различают *протоплазматические* и *волокнистые*. Первые имеют звездчатую форму, на их телах образуются многочисленные короткие выпячивания, служащие как бы опорой для отростков нейронов, отделенных от плазмалеммы астроцита щелью шириной около 20 нм. Многочисленные отростки плазматических астроцитов заканчиваются на нейронах и на капиллярах. Отростки астроцитов образуют сеть, в ячейках которой залегают нейроны. Указанные отростки расширяются на концах, переходя в широкие ножки, которые, контактируя между собой, со всех сторон окружают капилляры, покрывая около 80 % их поверхности (*вокругсосудистая глиальная пограничная мембрана*), и нейроны; не покрыты этой мембраной лишь участки синапсов. Отростки, достигающие своими расширенными окончаниями поверхности мозга, соединяясь между собой нексусами, образуют на ней сплошную *поверхностную глиальную пограничную мембрану*. К этой пограничной мембране прилежит базальная мембрана, отграничивающая ее от мягкой мозговой оболочки. Глиальная мембрана, образованная расширенными концами отростков астроцитов, изолирует нейроны, создавая для них специфическое микроокружение.

Волокнистые астроциты преобладают в белом веществе центральной нервной системы. Это многоотростчатые (20—40 отростков) клетки, тела которых имеют размеры около 10 мкм. Отростки располагаются между нервными волокнами, некоторые отростки достигают кровеносных капилляров.

В мозжечке присутствует еще одна разновидность астроцитов — *крыловидные астроциты* зернистого слоя коры мозжечка. Это клетки звездчатой формы с небольшим количеством крыловидных отростков, напоминающих капустные листья (R. Krstic, 1984), которые окружают базальный слой капилляров, нервные клетки и клубки, образованные синапсами между моховидными волокнами и дендритами мелких клеток-зерен. Отростки нейронов прорастают крыловидные отростки.

Олигодендроциты — мелкие клетки овоидной формы (6—8 мкм) с крупным, богатым хроматином ядром, окруженным тонким ободком цитоплазмы, в которой находятся умеренно развитые органеллы. Располагаются олигодендроциты вблизи нейронов и их

отростков. От тел олигодендроцитов отходит небольшое количество коротких конусовидных и широких плоских трапециевидных миелинообразующих отростков. Последние формируют миелиновый слой нервных волокон в центральной нервной системе. Миелинообразующие отростки каким-то образом спирально накручиваются на аксоны. Возможно, аксон крутится, наворачивая на себя миелин. Внутренняя миелиновая пластинка самая короткая, наружная — самая длинная, причем один олигодендроцит образует оболочку нескольких аксонов. По ходу аксона миелиновая оболочка сформирована отростками многих олигодендроцитов, каждый из которых образует один межузловой сегмент. Между сегментами находится *узловой перехват нервного волокна (перехват Ранвье)*, лишенный миелина. В области перехвата расположены синапсы. Олигодендроциты, образующие оболочки нервных волокон периферической нервной системы, называются *леммоцитами* или *шванновскими клетками*. Они описаны ниже. Есть сведения, что олигодендроциты и во взрослом организме способны к митотическому делению (А. Хэм, Д. Кормак, 1983).

Микроглия, составляющая около 5 % клеток глии в белом веществе мозга и около 18 % в сером, состоит из мелких удлинённых клеток угловатой или неправильной формы, рассеянных в белом и сером веществе центральной нервной системы (клетки Ортега). От тела клетки отходят многочисленные отростки различной формы, напоминающие кустики. Основание некоторых клеток микроглии как бы распластано на капилляре.

Нервные волокна. Нервные волокна представляют собой отростки нервных клеток, окруженные оболочками, образованными олигодендроцитами *периферической нервной системы (нейролеммоциты, или шванновские клетки)*. В настоящее время отсутствуют морфологические критерии, которые позволили бы отличить афферентные волокна от эфферентных. Различают лишь безмиелиновые и миелиновые волокна. У *безмиелиновых волокон* отростки нейронов (осевые цилиндры) прогибают плазматическую мембрану олигодендроцита (нейролеммоцита), которая смыкается над ним (рис. 196). Между плазматическими мембранами осевого цилиндра (нервного волокна) и олигодендроцита имеется узкий промежуток. В одну шванновскую клетку погружено множество нервных волокон, большинство из них полностью, так что каждое волокно имеет *мезаксон*, образованный дубликатурой клеточной оболочки нейролеммоцита (шванновской клетки). Однако некоторые волокна не покрыты со всех сторон шванновской клеткой и лишены мезаксона. Группа безмиелиновых нервных волокон, связанных с одним нейролеммоцитом, покрыта *эндоневрием*, образованным базальной мембраной последнего и тонкой сеточкой, состоящей из переплетающихся коллагеновых и ретикулярных микрофибрилл. Безмиелиновые нервные волокна не сегментированы.

Миелиновые нервные волокна образуются благодаря тому, что нейролеммоцит (шванновская клетка) спирально накручивается на осевой цилиндр (аксон) нервной клетки. При этом цитоплазма

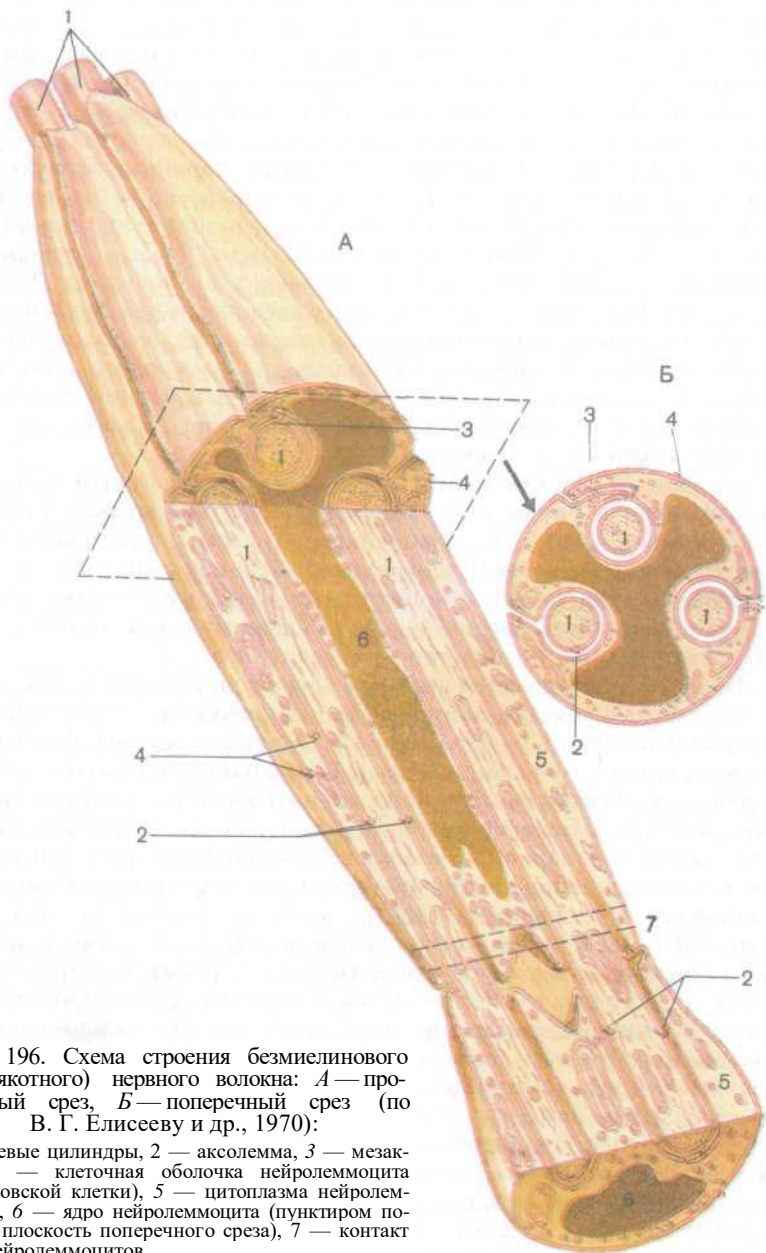


Рис. 196. Схема строения безмиелинового (безмякотного) нервного волокна: *А* — продольный срез, *Б* — поперечный срез (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

1 — осевые цилиндры, 2 — аксолема, 3 — мезаксон, 4 — клеточная оболочка нейролеммоцита (шванновской клетки), 5 — цитоплазма нейролеммоцита, 6 — ядро нейролеммоцита (пунктиром показана плоскость поперечного среза), 7 — контакт двух нейролеммоцитов

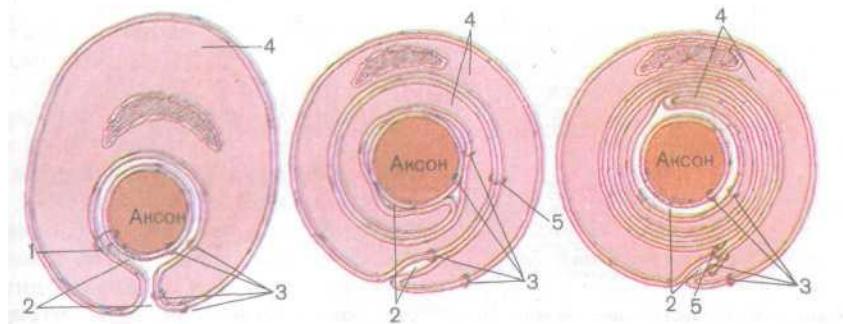


Рис. 197. Развитие миелинового (мякотного) нервного волокна (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

1 — контакт аксолеммы и клеточной оболочки нейролеммоцита (шванновской клетки), 2 — межклеточная щель, 3 — аксолема и клеточная оболочка нейролеммоцита, 4 — цитоплазма нейролеммоцита, 5 — мезаксон

нейролеммоцита выдавливается из него подобно тому, как это происходит при закручивании периферического конца тюбика с зубной пастой (рис. 197). Каждый нейролеммоцит окутывает только часть осевого цилиндра длиной около 1 мм, образуя межзудовой сегмент миелинового волокна. *Миелин* — это многократно закрученный двойной слой плазматической мембраны нейролеммоцита (олигодендроцита), который образует внутреннюю оболочку осевого цилиндра. Толстая и плотная миелиновая оболочка, богатая липидами, изолирует нервное волокно и предотвращает утечку тока (нервного импульса) из аксолеммы.

Наружная оболочка осевого цилиндра образована цитоплазмой нейролеммоцита, которая окружена его базальной мембраной и тонкой сеточкой из ретикулярных и коллагеновых фибрилл. На границе между двумя соседними нейролеммоцитами образуется сужение нервного волокна — узловой перехват нервного волокна (перехват Ранвье) шириной около 0,5 мкм, где миелиновая оболочка отсутствует (рис. 198). Здесь аксолема контактирует с переплетающимися между собой отростками нейролеммоцитов и, возможно, с базальной мембраной шванновских клеток.

Уплотненные отростки нейролеммоцита имеют на плоскости форму трапеции, поэтому внутренние пластинки миелина самые короткие, а наружные — самые длинные. Каждая пластинка миелина на концах переходит в конечную пластинчатую манжетку, которая посредством плотного вещества прикрепляется к аксолемме. Манжетки отделены одна от другой мезаксонами. В некоторых участках миелиновой оболочки пластинки миелина отделены друг от друга прослойками цитоплазмы шванновской клетки. Это так называемые насечки нейролеммы (Шмидта — Лантермана). Их роль окончательно не выяснена. Возможно, они повышают пластичность нервного волокна. Это тем более вероятно, что насечки отсутствуют в центральной нервной системе, где волокна не под-

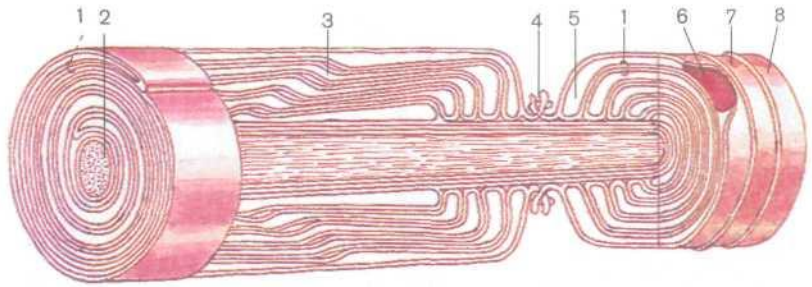


Рис. 198. Строение миелинового (мякотного) нервного волокна (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

1 — мезаксон, 2 — осевой цилиндр, 3 — насечки нейролеммы, 4 — узел нервного волокна, 5 — цитоплазма нейролеммоцита, 6 — ядро нейролеммоцита, 7 — нейролемма, 8 — эндоневрий

вергаются каким-либо механическим воздействиям (R. Krstic, 1984). Таким образом, между двумя шванновскими клетками сохраняются узкие участки обнаженной аксолеммы. Именно здесь сконцентрировано большинство натриевых каналов (3—5 тыс. на 1 мкм^2), в то время как плазмалемма, покрытая миелином, практически лишена их. Межузловые сегменты, покрытые миелином, обладают кабельными свойствами, и время проведения по ним импульса, т. е. его потенциал, приближается к нулю. В аксолемме на уровне перехвата Ранвье генерируется нервный импульс, который стремительно проводится к близлежащему перехвату, в мембране которого возбуждается следующий потенциал действия. Такой способ проведения импульса называется сальтаторным (перескакивающим). По существу, **в миелиновых нервных волокнах возбуждение происходит лишь в перехватах Ранвье.** В миелиновых нервных волокнах импульс распространяется со скоростью, превышающей 3 м/с. Скорость проведения нервного импульса по различным волокнам колеблется от 0,5 до 120 м/с.

Цитолемма нейронов отделена от цитолеммы глиоцитов жидкостью межклеточными щелями, ширина которых колеблется в пределах 15—20 нм. Все межклеточные щели сообщаются между собой и образуют межклеточное пространство. Интерстициальное (внеклеточное) пространство занимает около 17—20 % общего объема мозга. Оно заполнено основным веществом мукополисахаридной природы, которое обеспечивает диффузию кислорода и питательных веществ.

Между кровью и тканью мозга существует *гематоэнцефалический барьер* (ГЭБ), который препятствует прохождению многих макромолекул, токсинов, лекарств из крови в головной мозг. Учение о гематоэнцефалическом барьере разработала академик Л. С. Штерн. *Барьер состоит из эндотелия капилляров* (эндотелиоциты с нефенестрированной цитоплазмой). Эндотелиоциты соединены между собой плотными контактами (запирающими зонами), за которыми следует *периваскулярная пограничная мембрана*, оку-

танная нейропилем. Перикапиллярные пространства в ГЭБ отсутствуют.

В мозге имеются участки, лишенные ГЭБ, в которых фенестрированные капилляры окружены широкими перикапиллярными пространствами (сосудистые сплетения, эпифиз, задняя доля гипофиза, срединное возвышение, воронка среднего мозга).

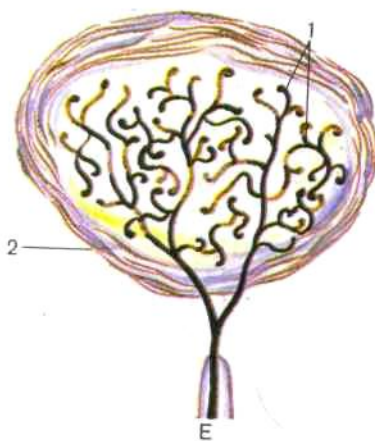
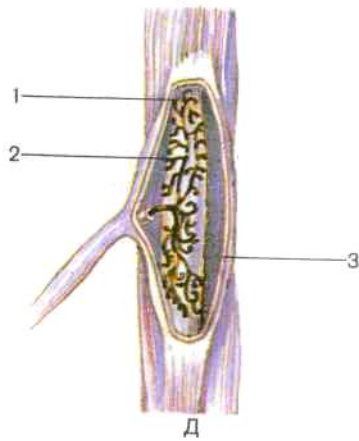
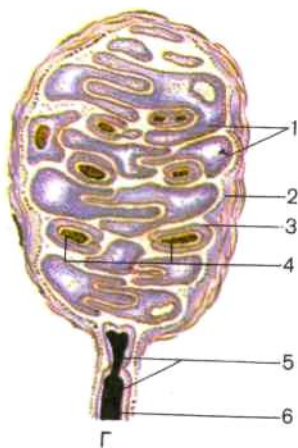
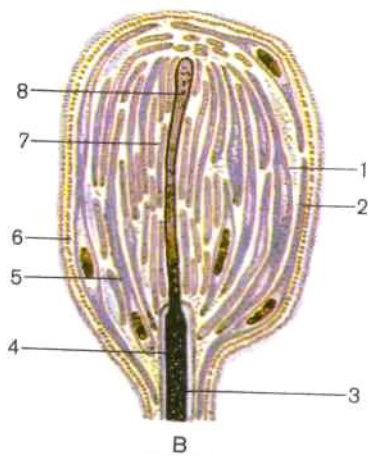
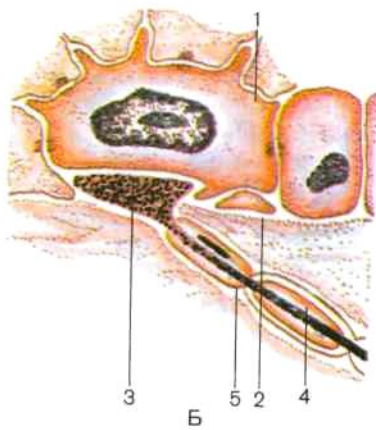
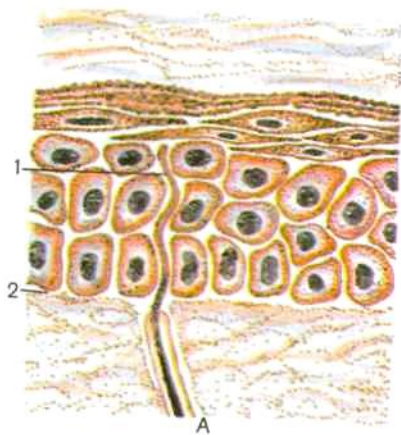
В зависимости от функции выделяют три основных типа нейронов: афферентные, ассоциативные и эфферентные. *Чувствительные, рецепторные, или афферентные, нейроны* (от лат. afferens — приносящий) проводят нервные импульсы от органов и тканей в мозг. Тела таких нейронов у человека лежат вне ЦНС; как правило, это биполярные (ложноуниполярные) нейроны. Один из отростков, отходящих от тела чувствительной нервной клетки, следует на периферию и заканчивается тем или иным чувствительным окончанием — *рецептором*, который способен трансформировать энергию внешнего раздражения в нервный импульс. Второй отросток направляется в центральную нервную систему — головной или спинной мозг.

В зависимости от локализации различают следующие виды нервных окончаний — *рецепторов*: 1. *Экстерорецепторы*, воспринимающие раздражение внешней среды, расположены в наружных покровах тела, в коже и слизистых оболочках, в органах чувств. 2. *Интерорецепторы* получают раздражение главным образом при изменении химического состава внутренней среды (*хеморецепторы*) и давления в тканях и органах (*барорецепторы, механорецепторы*). 3. *Проприорецепторы, или проприоцепторы*, воспринимают раздражение в тканях собственного тела, они заложены в мышцах, сухожилиях, связках, фасциях, костях, суставных капсулах и т. д.

В зависимости от характера раздражения различают *терморецепторы, механорецепторы и ноцирецепторы*. Первые воспринимают изменения температуры, вторые — различные виды механических воздействий (прикосновение к коже, ее сдавление), третьи — болевые раздражения. Среди нервных окончаний различают *свободные*, лишенные глиальных клеток, и *несвободные*, или концевые, нервные тельца, содержащие наряду с окончанием нервного волокна и клетки глии (рис. 199).

Свободные нервные окончания имеются в коже. Подходя к эпидермису, нервное волокно теряет миелин, проникает через базальную мембрану в эпителиальный слой. При этом базальные мембраны эпителия и нейролеммоцитов переходят одна в другую. Нервные волокна разветвляются между эпителиоцитами вплоть до зернистого слоя, их веточки диаметром менее 0,2 мкм расширяются колбообразно на концах. Аналогичные концевые нервные окончания имеются в эпителии слизистой оболочки и роговицы глаза. По-видимому, концевые свободные нервные окончания воспринимают боль, тепло и холод.

Другие нервные волокна, имеющие свободные окончания, проникают таким же образом в эпидермис и подходят к *осязательным эпителиоцитам (клеткам Меркеля)*. Эти клетки имеют множество



пальцевидных выростов, их цитоплазма богата электронно-плотными мембранными гранулами диаметром около 100 нм. Нервное окончание расширяется и образует с клеткой Меркеля синапсоподобный контакт. Эти окончания являются механорецепторзми, воспринимающими давление.

Несвободные нервные окончания могут быть *инкапсулированными* (покрытыми соединительнотканной капсулой) и *неинкапсулированными* (лишенными капсулы). Неинкапсулированные нервные окончания встречаются в соединительной ткани. К ним относятся также окончания в волосяных фолликулах. Инкапсулированными нервными окончаниями являются осязательные тельца (Мейсснера), пластинчатые (Фаттера — Паччини), луковичеобразные (Гольджи — Маццони), генитальные тельца (Руффини). Все эти нервные окончания являются механорецепторами. К группе инкапсулированных нервных окончаний относятся и концевые колбы (Краузе), являющиеся терморецепторами.

Пластинчатые тельца (Фаттера — Паччини) — самые крупные из всех инкапсулированных нервных окончаний. Они имеют овальную форму, достигают 3—4 мм в длину и 2 мм в толщину, располагаются в соединительной ткани внутренних органов и в подкожной основе. Большое число пластинчатых телец расположено в адвентиции крупных сосудов, в брюшине, сухожилиях и связках, по ходу артериоло-венулярных анастомозов. Под световым микроскопом на разрезе пластинчатые тельца напоминают луковицу, в центре которой располагается нервное волокно. Тельце снаружи покрыто соединительнотканной капсулой, имеющей пластинчатое строение и богатой гемокapиллярами. Под соединительнотканной оболочкой лежит *наружная луковича*, состоящая из 10—60 концентрических пластинок, образованных уплощенными *гексагональными периневральными эпителиоидными клетками*, соединенными между собой десмосомами и запирающими зонами.

В пространствах между пластинками, заполненных жидкостью, проходят коллагеновые микрофибриллы и единичные кровеносные капилляры. Войдя в тельце, нервное волокно вскоре теряет миелиновую оболочку, однако внутри тельца оно окружено шванновскими клетками, которые формируют *внутреннюю луковичу* (рис. 200). Внутренняя луковича образована двумя группами интердигитирующих полулуковиц — отростков шванновских клеток,

Рис. 199. Схема строения рецепторов (по А. Хэму и Д. Кормаку): *А: 1* — свободное нервное окончание, 2 — граница между дермой и эпидермисом. *Б: 1* — измененная клетка эпидермиса (клетка Меркеля), 2 — базальная мембрана, 3 — концевой диск афферентного волокна, 4 — миелин, 5 — нейролеммоциты; *В: 1* — субкапсулярное пространство, 2 — капсула, 3 — миелин, 4 — нейролеммоцит, 5 — наружная колба, 6 — базальная мембрана, 7 — внутренняя колба, 8 — терминальный отросток афферентного волокна; *Г: 1* — упрощенные нейролеммоциты, 2 — капсула, 3 — базальная мембрана, 4 — спиральные терминалы афферентного волокна, 5 — нейролеммоциты, 6 — миелин; *Д: 1* — пучки коллагеновых волокон в ядре тельца, 2 — терминальные веточки афферентного волокна, 3 — капсула; *Е: 1* — терминальные веточки афферентного волокна, 2 — капсул»

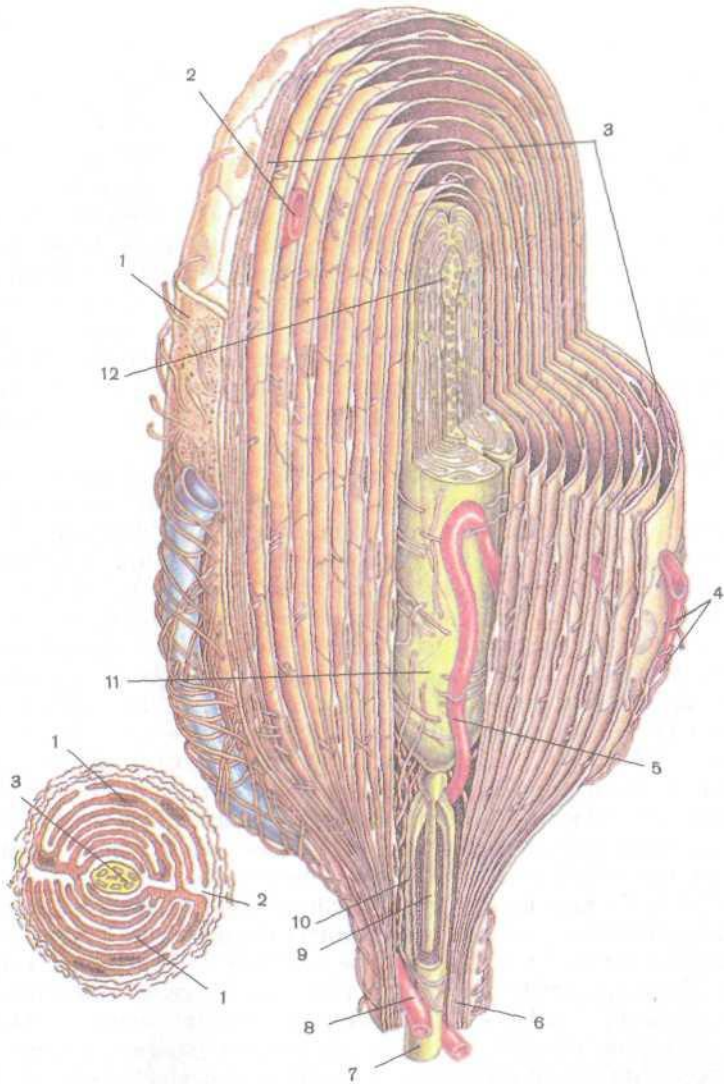


Рис. 200. Схема тельца Фаттера — Паччини (по R. Krstic, 1984, с изменениями):
А — продольный срез: 1 — соединительнотканная капсула, 2 — гемокапилляр, 3 — пластинки наружной луковичи, 4 — коллагеновые микрофибриллы, 5 — гемокапилляр, 6 — периневрий, 7 — миелиновое нервное волокно, 8 — гемокапилляр, 9 — аксон, 10 — миелин.
 11 — внутренняя луковича, 12 — окончание нервного волокна;
Б — поперечный срез: 1 — интердигтирующие полулуковичи внутренней луковичи, 2 — радиальная щель, 3 — нервное волокно

разделенных радиальной щелью. Нервное волокно, заканчивающееся колбообразным вздутием, содержит множество мелких сферических митохондрий и светлых синаптических пузырьков. Сдавление тельца передается жидкостью, циркулирующей между

пластинками, нервному окончанию, в котором возникает нервный импульс.

Мелкие (длиной 50-160 мкм, шириной около 60 мкм) овальные или цилиндрические *осязательные тельца (Мейсснера)* особенно многочисленны в сосочковом слое кожи пальцев. Они имеются также в коже губ, краев, век, наружных половых органов. 1 ельце образовано множеством удлинённых, уплощённых или грушевидных шванновских клеток, лежащих одна на другой. Их ядра обращены кнаружи. От ядродержащей базальной части клетки отходят уплощённые отростки цитоплазмы. Нервное волокно, входя в тельце, теряет миелин и располагается между цитоплазматическими отростками. Каждое волокно оканчивается колбообразным расширением, которое образует синапсopodobный контакт. Нервные волокна, расположенные внутри тельца, богаты митохондриями, окружены шванновскими клетками и снаружи покрыты базальной мембраной. Периневрий переходит в окружающую тельце капсулу, образованную несколькими слоями эпителиоидных периневральных клеток. Клетки тельца и капсулы как бы подвешены к эпидермису пучками коллагеновых микрофибрилл с отростками базальных эпителиоцитов эпидермиса. Сдавление последних передается мейсснеровскому тельцу, вызывая деформацию его клеток, что приводит к возникновению импульса в нервных волокнах. Таким образом, мейсснеровские тельца являются механорецепторами, воспринимающими прикосновение, сдавление кожи *Тельца Руффини* веретенообразной формы расположены в коже пальцев кисти и стопы, в капсулах суставов и стенках кровеносных сосудов. Каждое тельце окружено тонкой капсулой, образованной пластинками *эпителиоидных периневральных клеток*. Войдя в капсулу, нервное волокно теряет миелин и разветвляется на множество веточек, окруженных шванновскими клетками, которые заканчиваются колбообразными вздутиями. Нервные окончания плотно прилегают к фибробластам и коллагеновым волокнам, формирующим основу тельца. Тельца Руффини являются механорецепторами, также воспринимают тепло и являются проприорецепторами. *Концевые колбы (Краузе)* расположены в коже, конъюнктиве глаз, слизистой оболочке ротовой полости. Сферические тельца окружены толстой соединительнотканной капсулой, богатой коллагеновыми волокнами и фибробластами. Войдя в капсулу, нервное волокно теряет миелиновую оболочку и разветвляется в центре колбы, образуя множество веточек. Колбы Краузе воспринимают холод; возможно, они являются и механорецепторами.

В соединительной ткани сосочкового слоя кожи головки полового члена и клитора имеется множество *генитальных телец*, сходных с концевыми колбами. Они являются механорецепторами, тактильные раздражения кожи вызывают нервные импульсы, ответом на которые являются расширение сосудов пещеристых тел полового члена и клитора и их эрекция, секреция слизи бартолиновыми железами и в конечном итоге оргазм

Барорецепторы представляют собой ветвящиеся свободные нервные окончания, залегающие в адвентициальном слое крупных артерий грудной полости и шеи. Наиболее важные из них — это рецепторы, залегающие в стенках дуги аорты и сонного синуса. При растяжении стенки артерии под влиянием изменяющегося артериального давления они возбуждаются. Участие барорецепторов в регуляции артериального давления осуществляется по принципу обратной связи. При повышении артериального давления барорецепторы возбуждаются, афферентные импульсы направляются в продолговатый мозг и другие структуры ЦНС. Импульсы вызывают возбуждение соответствующих парасимпатических и торможение симпатических центров, что приводит к расширению сосудов, снижению артериального давления, уменьшению частоты и силы сердечных сокращений. При снижении артериального давления возбуждение барорецепторов уменьшается, что приводит к угнетению парасимпатических и возбуждению симпатических центров, в результате чего артериальное давление повышается.

Хеморецепторы отвечают появлением нервного импульса в ответ на взаимодействие между рецепторным белком и определенной химической молекулой. Органы вкуса и обоняния, являющиеся по существу хеморецепторами, описаны в разд. «Органы чувств». В *каротидном, аортальном и легочном гломусах* заложены *хеморецепторы*, которые воспринимают повышение парциального давления CO_2 (P_{CO_2}), снижение p_{O_2} и значения pH крови и преобразуют эти влияния в нервные импульсы. *Гломусы* представляют собой мелкие овальные или округлые тельца диаметром не более 2—3 мм, состоящие из гломусных клеток, свободных нервных окончаний, вегетативных нейронов. В гломусах имеется густая капиллярная сеть.

Различают два типа гломусных клеток: зернистые эндокриноциты и поддерживающие. Крупные круглые *зернистые эндокриноциты* имеют множество мелких мембранных гранул с электронно-плотной сердцевиной. Гранулы содержат норадреналин, дофамин и, возможно, 5-гидрокситриптамин. Уплотненные, разветвленные *поддерживающие клетки* содержат небольшое количество гранул также с электронно-плотной сердцевиной.

Окончания афферентных нервных волокон и постганглионарных волокон верхнего симпатического узла образуют синапсоподобные контакты с гломусными зернистыми эндокриноцитами, из которых в ответ на нервный импульс высвобождаются катехоламины. Однако полагают, что гломусные клетки не участвуют в хеморецепции (А. Rhodin, 1974). В гломусах имеются тонкие свободные нервные волокна, контактирующие со стенками гемокпилляров, которые и являются хеморецепторами. При снижении и, возникают нервные импульсы, которые направляются в сосудодвигательный и дыхательный центры продолговатого мозга. Это приводит к увеличению вентиляции легких и повышению артериального давления, результатом чего является улучшение снабжения тканей кислородом. Увеличение p_{CO_2} и снижение pH вызывают

генерацию нервных импульсов, которые направляются в дыхательный центр. Результатом является увеличение вентиляции легких.

Проприорецепторы воспринимают чувства сокращения мышц, натяжения сухожилий и суставных капсул, мышечной силы, необходимой для выполнения определенного движения или удержания частей тела в определенном положении. Проприорецепторы расположены в мышцах, сухожилиях и суставных сумках. Нервно-мышечные веретена расположены в брюшке мышц в их сухожилиях. Сухожильные органы (Гольджи) расположены внутри сухожилий поблизости от мышц. Мышечные веретена и сухожильные органы являются рецепторами, воспринимающими натяжение мышц.

Вставочный (замыкательный, ассоциативный или кондукторный) нейрон осуществляет замыкание или передачу возбуждения с чувствительного «центростремительного» нейрона на двигательный или секреторный — «центробежный». И. П. Павлов определил это явление как «явление нервного замыкания». Вставочные нейроны лежат в пределах ЦНС.

Тела *эфферентных (эффекторных, двигательных или секреторных) нейронов* (от лат. efferens — выносящий) находятся в ЦНС или в симпатических и парасимпатических узлах. Аксоны эфферентных нейронов несут импульсы к рабочим органам (мышцам или железам), а также ко всем органам и тканям для иннервации (регуляции) обмена веществ. Выделяют нервные окончания аксонов эфферентных нейронов — двигательные и секреторные. *Двигательные (моторные)* оканчиваются на мышечных волокнах скелетных мышц, где они образуют нервно-мышечные концевые пластинки. Аксоны двигательных нейронов разветвляются, и каждый из них иннервирует большое количество мышечных волокон. **Окончание одного двигательного нейрона и иннервируемое им поперечнополосатое мышечное волокно образуют двигательную единицу.**

Нервный импульс, достигающий концевой пластинки, приводит к выходу в синаптическую щель ацетилхолина (АХ), который связывается с рецепторами мембраны мышечного волокна, что приводит к открытию натриевого и калиевого каналов. Это вызывает местную деполяризацию постсинаптической мембраны — потенциал концевой пластинки, что приводит к сокращению мышечного волокна. АХ-рецепторы находятся только в постсинаптической мембране. Действие АХ длится около 1—2 с, после чего он инактивируется ацетилхолинэстеразой.

Нервные окончания гладкой мышечной ткани образуют вздутия, в которых также находятся синаптические пузырьки и митохондрии, содержащие норадреналин и дофамин. Большинство нервных окончаний и вздутий аксонов контактирует с базальной мембраной миоцита, лишь небольшое число их прободает базальную мембрану. В последних контактах аксолема отделена от плазмалеммы миоцита щелью толщиной около 10 нм.

И. М. Сеченов и С. Sherrington заложили основы рефлекторной теории. **Деятельность нервной системы носит рефлекторный ха-**

рактер. *Рефлекс* (от лат. reflexus — отражение) — это ответная реакция организма на то или иное раздражение, которая происходит при участии нервной системы.

Рассмотрим более детально рефлекторную дугу и рефлекторный акт как основной принцип деятельности нервной системы. Простые рефлексы осуществляются через «низшие» отделы ЦНС — спинной мозг. *Рефлекторная дуга* — это цепь нейронов, начинающаяся периферическим рецептором и идущая через центральную нервную систему к эффектору. *Рефлекторная дуга включает афферентный нейрон (и его рецепторы), один или более вставочных нейронов, залегающих в центральной нервной системе, эфферентный нейрон и эффектор* (мышечные волокна или гладкие миоциты, сердечная мышечная ткань, железы).

Простейшая рефлекторная дуга состоит из двух нейронов; чувствительного и двигательного. Тело первого нейрона (*афферентного*) находится в спинномозговом узле (или чувствительном узле черепного нерва). Периферические отростки этих клеток направляются в составе соответствующего спинномозгового или черепного нервов на периферию, где заканчиваются рецепторным аппаратом, который воспринимает раздражение.

В рецепторе энергия внешнего или внутреннего раздражителя перерабатывается в нервный импульс, который передается по нервному волокну к телу нервной клетки, а затем по аксону, который входит в состав заднего (чувствительного) корешка спинномозгового или соответствующего корешка черепного нерва, и следует в спинной или головной мозг. В сером веществе спинного или ядрах головного мозга этот отросток чувствительной клетки образует синапс с телом второго (*эфферентного*) нейрона. Аксон этого нейрона выходит из спинного (головного) мозга в составе переднего (двигательного) корешка спинномозгового или соответствующего черепного нерва и направляется к рабочему органу. У трехнейронной рефлекторной дуги между первым (чувствительным) нейроном и эффекторным (двигательным) располагается вставочный нейрон (рис. 201).

Чаще всего рефлекторная дуга состоит из многих нейронов. Между афферентным и эфферентным нейронами расположено несколько вставочных нейронов. В такой рефлекторной дуге возбуждение от чувствительного нейрона передается по его центральному отростку последовательно расположенным вставочным нейронам. Аксоны вставочных нейронов нередко разделяются Т-образно, их ветви идут к эфферентным клеткам передних рогов, пройдя несколько (от 1 до 3) сегментов в каудальном (нижнем) или краниальном (верхнем) направлениях. Помимо этого от каждого из описанных отростков отходят ответвления, направляющиеся к эфферентным клеткам тех сегментов (соседних), мимо которых они проходят. Поэтому раздражение одной точки тела может передаваться не только к соответствующему сегменту мозга, но и охватывать несколько соседних сегментов. В результате этого простой рефлекс перерастает в ответную реакцию, захватывающую

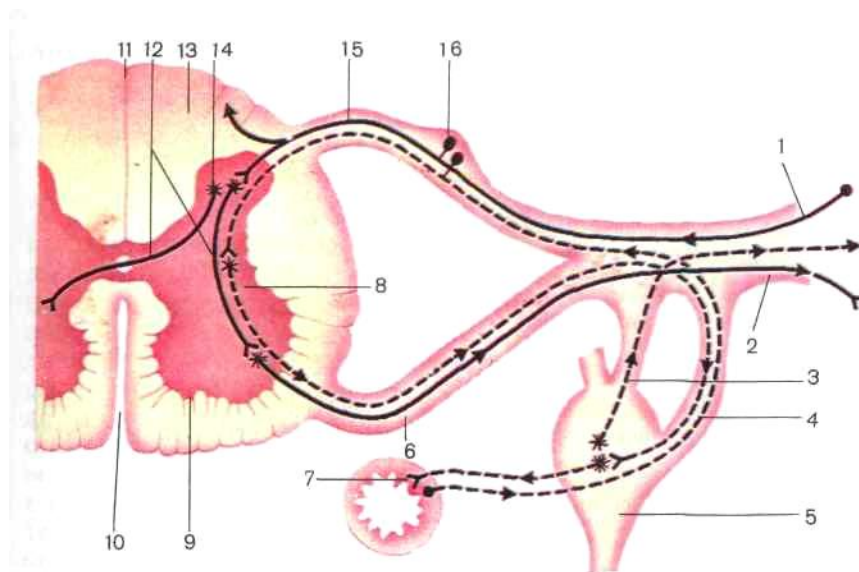


Рис. 201. Схема строения рефлекторной дуги: / - афферентное нервное волокно, 2 - эфферентное нервное волокно 3 - серая (соея)

(боковой, рог, 9 передний рог спинного мозга, /0 - ГрЕГнГр^инная ТеГ™ задняя срединная борозда, 12 - вставочный нейрон, «-белое вещество /Г-задний рог, 15 - задний корешок спинномозгового нерва, 16 - спинномозговой «ел- сплошной линией показана рефлекторная дуга соматической нервной системы, пунктирной -Гге" тативной нервной системы

несколько групп мышц. Возникает сложное, координированное рефлекторное движение.

П.К.Анохин и его ученики экспериментально подтвердили наличие так называемой обратной связи рабочего органа с нервными центрами — «обратную афферентацию». В тот момент когда из центров нервной системы эфферентные импульсы достигают исполнительных органов, в них вырабатывается ответная реакция (движение или секреция). Этот рабочий эффект раздражает рецепторы самого исполнительного органа. Возникшие в результате этих процессов импульсы по афферентным путям направляются обратно в центры спинного или головного мозга в виде информации о выполнении органом определенного действия в каждый данный момент. Таким образом, создается возможность точного учета правильности выполнения команд в виде нервных импульсов поступающих к рабочим органам из нервных центров, и постоянной их коррекции.

Существование «обратной афферентации» позволяет производить постоянную непрерывную коррекцию реакций организма на любые изменения условий внутренней и внешней среды. Без механизмов обратной связи немисливо приспособление живых организмов к окружающей среде. Так, на смену старым представле-

ниями о том, что в основе деятельности нервной системы лежит разомкнутая рефлекторная дуга, пришло представление о замкнутой цепи рефлекса.

Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие классификации нервной системы вы знаете?
2. Чем отличается аксон от дендрита (по строению и по функции)?
3. Какие выделяют виды нервных клеток (по форме и строению)?
4. Назовите известные вам виды синапсов.
5. Объясните строение синапса и механизм возникновения нервного импульса (постсинаптического потенциала).
6. Какие существуют виды нейроглии? Дайте характеристику нервного волокна.
7. Как построена оболочка миелинового и безмиелинового нервного волокна?
8. Как вы представляете себе строение гематоэнцефалического барьера? Какое значение он имеет?
9. Какие выделяют типы нейронов (по функции)?
10. Какие вы знаете виды нервных окончаний (по форме и строению)?
11. Дайте определение рефлекторной дуги.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Спинной мозг

Спинной мозг (*medulla spinalis*) взрослого человека — это тяж цилиндрической формы длиной в среднем 43 см (у мужчин 45 см, у женщин 41—42 см), массой около 34—38 г (около 2 % от массы головного мозга), который на уровне верхнего края первого шейного позвонка (атланта) переходит в продолговатый мозг, а внизу на уровне II поясничного позвонка оканчивается мозговым конусом. От последнего отходит *терминальная нить* (мозговые оболочки), прикрепляющаяся к II копчиковому позвонку. Верхний отдел терминальной нити длиной до 5 см (внутренняя ее часть), являющийся рудиментом каудального конца спинного мозга, еще содержит нервную ткань. На протяжении от II крестцового позвонка до тела II копчикового позвонка соединительнотканная терминальная нить (наружная часть) длиной около 8 см является продолжением всех трех оболочек спинного мозга.

Нить окружена корешками поясничных и крестцовых нервов и вместе с ними заключена в слепо заканчивающийся мешок, образованный твердой оболочкой спинного мозга.

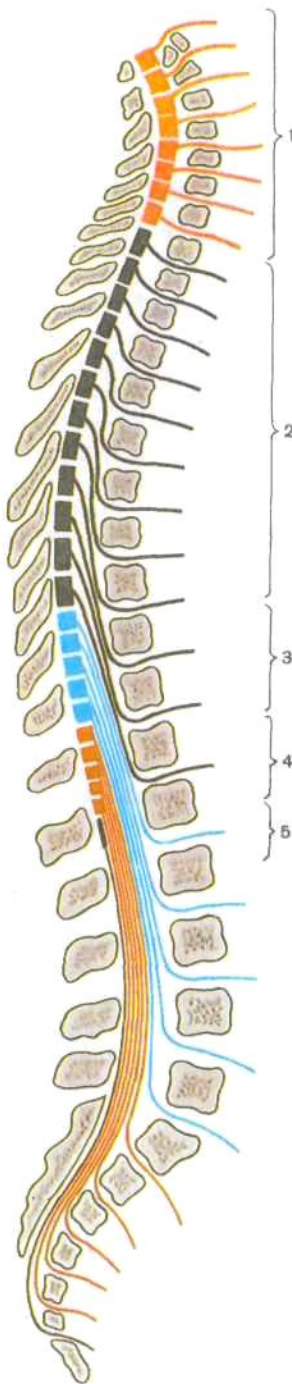
Спинной мозг располагается в позвоночном канале, повторяя его изгибы. Спинной мозг имеет два *утолщения*: *шейное* (от II шейного до II грудного позвонка) и *пояснично-крестцовое* (от X грудного до I поясничного позвонка), переходящее в *мозговой конус*. В этих зонах число нервных клеток и волокон увеличено в связи с тем, что здесь берут начало нервы, иннервирующие конечности. Спинной мозг разделен на две симметричные половины благодаря наличию более глубокой передней срединной щели и ме-

Рис. 202. Топография сегментов спинного мозга:

/ — шейные сегменты (Сi — Сvin), 2 — грудные сегменты (Thj — Thxn), 3 — поясничные сегменты (Li — Ly), 4 — крестцовые сегменты (Si — Sy), 5 — копчиковые сегменты (Coi — Com)

нее глубокой задней срединной борозды. В глубине последней имеется проникающая почти во всю толщину белого вещества глиальная задняя срединная перегородка, образованная отростками эпендимоцитов, доходящая до задней поверхности серого вещества спинного мозга. На боковых поверхностях симметрично в заднюю латеральную борозду входят задние (афферентные) спинномозговые корешки, а из передней латеральной борозды выходят передние (эфферентные) корешки. Указанные борозды делят каждую половину на *три канатика спинного мозга (передний, боковой и задний)*.

Передний корешок сформирован отростками двигательных нервных клеток, расположенных в переднем роге серого вещества спинного мозга, *задний корешок* — центральными отростками псевдоуниполярных нейронов спинномозгового узла, лежащего у места соединения заднего и переднего корешков. У внутреннего края межпозвоночного отверстия передний и задний корешки сближаются и, сливаясь друг с другом, образуют спинномозговую нерв. На всем протяжении спинного мозга с каждой его стороны отходит 31 пара корешков. **Участок спинного мозга, соответствующий каждой паре корешков, называется сегментом.** Сегменты обозначаются латинскими буквами С, Т, L, S и Со, указывающими *часть: шейную, грудную, поясничную, крестцовую, копчиковую.* Рядом с буквой ставят цифру, обозначающую номер сегмента данной области, например Тi — I грудной сегмент, S2 — II крестцовый сегмент.



Очень важна скелетотопия сегментов, т. е. их топографические взаимоотношения с позвоночным столбом. Напомним, что спинной мозг значительно короче позвоночного столба, поэтому порядковый номер сегментов спинного мозга и уровень их положения начиная с нижнего шейного отдела не соответствуют порядковым номерам одноименных позвонков (рис. 202).

Спинной мозг состоит из *серого вещества*, расположенного внутри, и окружающего его со всех сторон *белого вещества*. В центральной нервной системе серое вещество образовано телами нейронов, нейропилем и глиоцитами. Дендриты, входящие в состав нейропила, безмиелиновые, а аксоны имеют тонкую миелиновую оболочку. Белое вещество сформировано отростками нейронов, большинство из которых миелинизировано, и глиоцитами. На поперечном разрезе серое вещество спинного мозга выглядит как фигура летящей бабочки, в центре расположен *центральный канал*, выстланный одним слоем эпендимоцитов. Вокруг центрального канала находится центральное студенистое (серое) вещество. У взрослого человека центральный канал в различных отделах спинного мозга, а иногда и на всем протяжении зарастает. Центральный канал, являющийся остатком полости нервной трубки и содержащий спинномозговую жидкость, вверху сообщается с IV желудочком мозга, а внизу, несколько расширяясь, образует слепо заканчивающийся *терминальный (концевой) желудочек*.

Обе половины спинного мозга соединены между собой *промежуточным центральным веществом* — *серыми и белыми спайками*. В сером веществе спинного мозга различают симметричные *передние* и *задние столбы*. На участке от I грудного до II поясничного сегментов имеются еще *боковые столбы*. На поперечном сечении спинного мозга столбы называются соответствующими *рогами*: более широкий *передний рог*, узкий *задний* и *боковой*. Серое вещество образовано телами мультиполярных нейронов, безмиелиновыми и тонкими миелиновыми волокнами и глиоцитами. Клетки, имеющие одинаковое строение и выполняющие одинаковые функции, образуют *ядра серого вещества* (рис. 203). Строение ядер в различных отделах спинного мозга отличается по структуре нейронов, нервных волокон и глиии.

В сером веществе спинного мозга выделяют несколько типов нейронов, образующих его ядра: крупные *корешковые*, аксоны которых участвуют в формировании передних корешков; *пучковые*, аксоны которых образуют пучки белого вещества, соединяющие сегменты спинного мозга между собой или спинной мозг с головным; *внутренние*, чьи многочисленные отростки не выходят за пределы серого вещества, образуя в нем синапсы с другими нейронами спинного мозга.

В *передних рогах* спинного мозга расположены крупные мультиполярные корешковые двигательные (эфферентные) нейроны диаметром 100—150 мкм, образующие пять *ядер*, являющихся *моторными соматическими центрами*. Их аксоны выходят в соста-

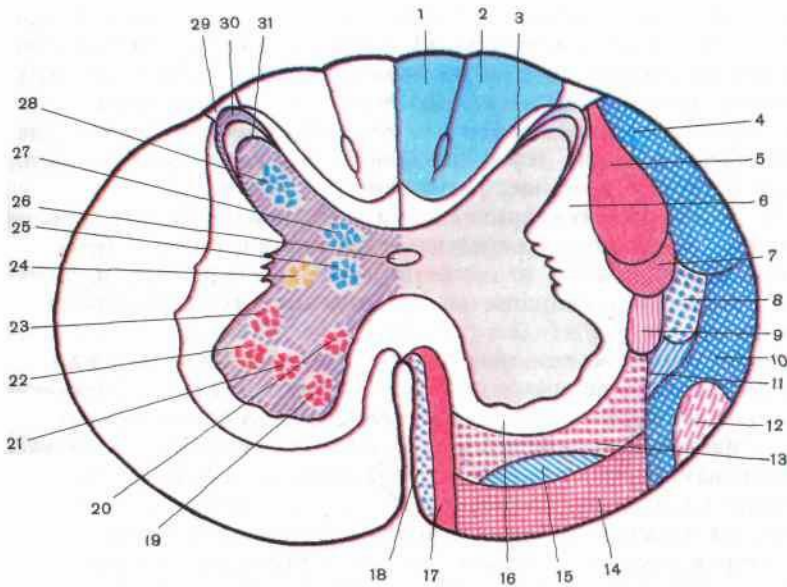


Рис. 203. Схема расположения проводящих путей белого вещества (1—18), ядер серого вещества (19—28) на поперечном срезе спинного мозга:

1, 2 — тонкий и клиновидный пучки, 3 — собственный (задний) пучок, 4 — задний спинномозжечковый путь, 5 — латеральный пирамидный (корково-спинномозговой) путь, 6 — собственный пучок (латеральный), 7 — красно-ядерно-спинномозговой путь, 8 — латеральный спинно-таламический путь, 9 — задний преддверно-спинномозговой путь, 10 — передний спинно-мозжечковый путь, 11 — спинно-покрышечный путь, 12 — оливо-спинномозговой путь, 13 — ретикуло-спинномозговой путь, 14 — преддверно-спинномозговой путь, 15 — передний спинно-таламический путь, 16 — собственный пучок (передний), 17 — передний пирамидный (корково-спинномозговой) путь, 18 — покрышечно-спинномозговой путь, 19 — переднемедиальное ядро, 20 — заднемедиальное ядро, 21 — центральное ядро, 22 — переднелатеральное ядро, 23 — заднелатеральное ядро, 24 — промежуточно-латеральное ядро, 25 — промежуточно-медиальное ядро, 26 — центральный канал, 27 — грудное ядро, 28 — собственное ядро (BNA), 29 — пограничная зона (BNA), 30 — губчатый слой, 31 — студенистое вещество

ве передних корешков, а затем спинномозговых нервов и направляются на периферию, иннервируя скелетные мышцы.

В *задних рогах* спинного мозга залегают ядра, образованные мелкими вставочными нейронами, к которым в составе задних, или чувствительных, корешков направляются аксоны псевдоуниполярных клеток, расположенных в спинномозговых узлах. В медиальной части основания заднего рога расположено *грудное ядро*, состоящее из крупных вставочных нейронов. Оно проходит в виде тяжа вдоль всего заднего столба серого вещества (*столб Кларка*). Отростки вставочных нейронов осуществляют связь с нервными центрами головного мозга, а также с несколькими соседними сегментами, с нейронами, расположенными в передних рогах своего, выше и ниже лежащих сегментов, т. е. связывают афферентные нейроны спинномозговых узлов с нейронами передних рогов.

Между передним и задним рогами расположена *промежуточ-*

ная зона серого вещества спинного мозга, где на участке от VIII шейного по II поясничный сегменты имеются *боковые рога*, в которых находятся *центры симпатической части вегетативной нервной системы*. Это несколько групп мелких нейронов, образующих *латеральное промежуточное (серое) вещество*. Аксоны клеток этих ядер проходят через передний рог и выходят из спинного мозга в составе передних корешков.

В белом веществе, прилежащем к серому, в шейных сегментах спинного мозга между передним и задним рогами и в верхнегрудных между боковыми и задними рогами расположена *ретикулярная формация*, состоящая из мультиполярных мягоотростчатых нейронов.

Серое вещество спинного мозга с его задними и передними корешками и собственными пучками белого вещества, окаймляющими серое вещество, образует *собственный, или сегментарный, аппарат* — филогенетически наиболее старую часть спинного мозга, осуществляющую врожденные рефлексy, которые И. П. Павлов назвал безусловными рефлексами.

Белое вещество разделено бороздами спинного мозга с каждой его стороны на три *канатика*: *передний* расположен между передней срединной щелью и передней латеральной бороздой; *задний* находится между задней срединной и задней латеральной бороздами; *боковой* расположен между передней и задней латеральными бороздами.

Белое вещество спинного мозга представлено отростками нервных клеток. Совокупность этих отростков в канатиках спинного мозга составляет три *системы пучков (тракты, или проводящие пути)* спинного мозга: 1) короткие пучки *ассоциативных волокон*, связывающие сегменты спинного мозга, расположенные на различных уровнях; 2) *восходящие (афферентные, чувствительные) пучки*, направляющиеся к центрам большого мозга и мозжечка; 3) *нисходящие (эфферентные, двигательные) пучки*, идущие от головного мозга к клеткам передних рогов спинного мозга.

Две последние системы пучков образуют новый (в отличие от филогенетически более старого сегментарного аппарата) надсегментарный проводниковый аппарат двусторонних связей спинного и головного мозга. В белом веществе передних канатиков находятся преимущественно нисходящие проводящие пути, в задних канатиках располагаются восходящие проводящие пути.

Во внутриутробный период спинной мозг вначале заполняет весь позвоночный канал. Начиная с 3-го месяца внутриутробной жизни позвоночник растет в длину быстрее, чем спинной мозг. Поэтому нижняя часть канала остается свободной, не заполненной спинным мозгом. Спинной мозг новорожденного ребенка длиной около 14 см (29,5 % длины тела). К 10 годам по сравнению с периодом новорожденное™ длина спинного мозга удваивается. Наиболее быстро растут грудные сегменты спинного мозга. Масса спинного мозга у новорожденного составляет около 4—5,5 г (0,1 % массы тела, у взрослого — 0,04 %), у детей 1 года — около

10 г. К 3 годам масса спинного мозга превышает 13 г, к 7 годам равна примерно 19 г. Объем белого вещества спинного мозга возрастает быстро, особенно за счет собственных пучков сегментарного аппарата, который формируется раньше, чем проводящие пути, соединяющие спинной мозг с головным.

Кровоснабжение спинного мозга. Спинной мозг кровоснабжается ветвями следующих артерий: *позвоночной* (из подключичной артерии), *глубокой шейной* (из реберно-шейного ствола), *задних межреберных, поясничных и латеральных крестцовых*. К спинному мозгу прилежат три длинных продольных артериальных сосуда. Передняя и две задние спинномозговые артерии, продолжающиеся до нижнего конца спинного мозга, получают на своем протяжении анастомозы от спинальных ветвей (ветви задних межреберных, поясничных и латеральных крестцовых артерий), проникающих в позвоночный канал через межпозвоночные отверстия.

Передняя спинномозговая артерия, прилежащая к передней продольной щели спинного мозга, образуется из двух аналогичных по названию артерий (ветвей правой и левой позвоночных артерий) в верхних отделах спинного мозга. Каждая из двух задних спинномозговых артерий прилежит к задней поверхности спинного мозга возле вхождения в него задних корешков. Передняя и две задние спинномозговые артерии соединяются между собой на поверхности спинного мозга многочисленными анастомозами и посылают в вещество мозга тонкие веточки.

Вены спинного мозга впадают во внутреннее позвоночное венозное сплетение.

Головной мозг

Головной мозг (encephalon) с окружающими его оболочками располагается в полости мозгового черепа, форма которого определяется рельефом мозга. Масса мозга взрослого человека составляет около 1500 г (от 1100 до 2000). В процессе эволюционного развития прогрессивно возрастает роль головного мозга. Уже у амфибий его масса преобладает над массой спинного. Особенно это заметно у млекопитающих животных. Так, например, у хищных это соотношение равно 4:1, у приматов — 8:1, у человекообразных обезьян — (20—25) :1, у человека — 45:1. Абсолютная и относительная масса мозга не является надежным критерием для суждения о степени развития организма. Так, масса головного мозга макака составляет 62 г, гиббона — 100, шимпанзе и орангутана — 400—420, гориллы — 500, кошки — 30, дельфина — 1800, кита — 7000, слона — 5000 г и т. д.

По относительной массе мозга по сравнению с массой тела многие млекопитающие (ряд низших обезьян, грызунов, птиц и др.) превосходят человека. Российский антрополог Я. Я. Рогинский предложил оригинальный «квадратный указатель мозга» — произведение абсолютной массы мозга на относительную. Приведенный указатель отражает уровень «цефализации», или «церебра-

лизации», т. е. «величину массы мозга при исключенном влиянии массы тела на массу мозга» (Я. Я. Рогинский, М. Г. Левин). По данным авторов, эта величина составляет у насекомых 0,06; грызунов — 0,19; неполнозубых — 0,25; копытных и хищных — 1,14; полуобезьян и американских когтистых обезьян — 1,37; низших обезьян Старого Света — 2,25; гиббонов — 2,51; ластоногих — 2,81; китообразных — 6,25; человекообразных обезьян — 7,35; слонов — 9,82; человека — 32,0. Сравнительный анализ «квадратного указателя мозга» позволяет говорить «о связи интеллекта с деятельностью анализирующей конечности (цепкого хвоста, хобота, руки) у животных с большой массой мозга, уже не говоря про человека» (Я. Я. Рогинский).

Абсолютная масса мозга не позволяет судить об интеллекте человека. Любопытные цифры приводит М. А. Гремяцкий: масса мозга Тургенева была равна 2012 г, Кромвеля — 2000, Байрона — 2238, Кювье—1830, Шиллера — 1871, Теккерея — 1294, поэта Уитмена — 1282, врача Деллингера — 1207, Анатоля Франса — 1017 г. Несмотря на то, что масса мозга А. Франса была почти в два раза меньше массы мозга И. Тургенева, оба они были гениальными писателями и мыслителями.

Головной мозг состоит из трех крупных составных частей: полушарий большого мозга, мозжечка и мозгового ствола. Самая развитая, крупная и функционально значимая часть мозга — это полушария большого мозга. Отделы полушарий, образующие *плащ*, наиболее новые в филогенетическом отношении. Они прикрывают собой все остальные части головного мозга. Полушария большого мозга отделены друг от друга *продольной щелью большого мозга*, в глубине которой залегает *мозолистое тело*, соединяющее оба полушария. *Поперечная щель большого мозга* отделяет затылочные доли полушарий от мозжечка. Кзади и книзу от затылочных долей расположены мозжечок и продолговатый мозг, переходящий в спинной.

Верхнелатеральная поверхность мозга выпуклая и образована полушариями большого мозга; *нижняя (основание)* уплощена и в основных чертах повторяет рельеф внутреннего основания черепа. На основание мозга выходят *12 пар черепных нервов*. На верхнелатеральной, медиальной и нижней (базальной) поверхностях полушарий большого мозга расположены *борозды*. Глубокие борозды разделяют каждое из полушарий на *доли большого мозга*, мелкие отделяют *извилины* большого мозга. Большую часть основания мозга занимают вентральные поверхности лобных (спереди) и височных (по бокам) долей полушарий, мост, продолговатый мозг и мозжечок (сзади) (рис. 204).

Если осматривать основание мозга спереди назад, на нем видны следующие анатомические структуры. В *обонятельных бороздах* лобных долей располагаются *обонятельные луковички*, небольшие утолщения, расположенные по бокам от продольной щели большого мозга. К вентральной поверхности каждой подходят 15—20 тонких *обонятельных нервов*, выходящие из полости носа

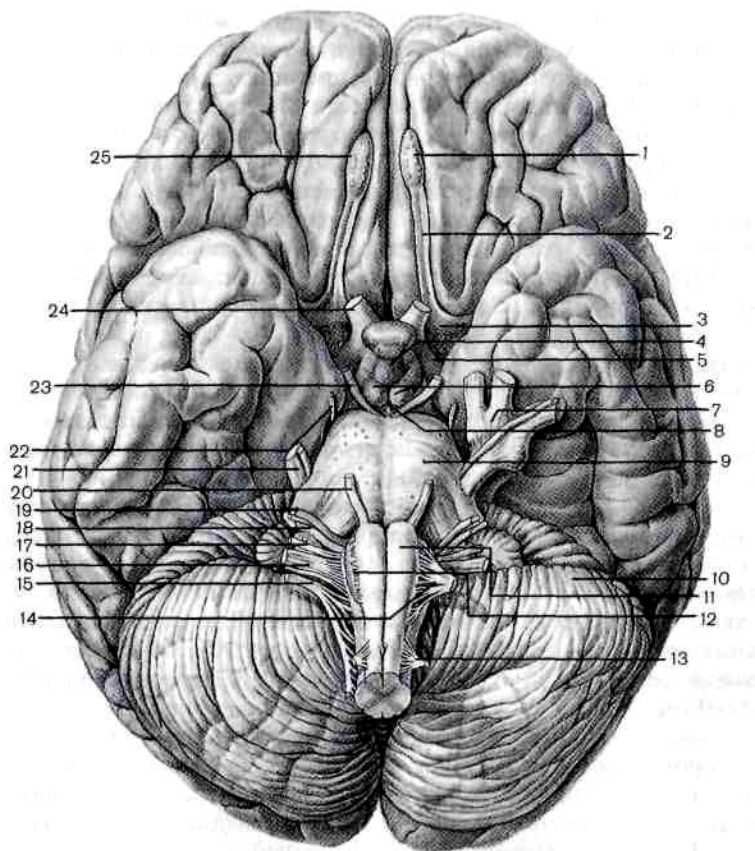


Рис. 204. Основание головного мозга и места выхода корешков черепных нервов: 1 — обонятельная луковица, 2 — обонятельный тракт, 3 — переднее продырявленное вещество, 4 — серый бугор, 5 — зрительный тракт, 6 — сосцевидные тела, 7 — тройничный узел, 8 — заднее продырявленное пространство, 9 — мост, 10 — мозжечок, 11 — пирамида, 12 — олива, 13 — спинномозговой нерв, 14 — подъязычный нерв, 15 — добавочный нерв, 16 — блуждающий нерв, 17 — языкоглоточный нерв, 18 — преддверно-улитковый нерв, 19 — лицевой нерв, 20 — отводящий нерв, 21 — тройничный нерв, 22 — блоковый нерв, 23 — глазодвигательный нерв, 24 — зрительный нерв, 25 — обонятельная борозда

через отверстия пластинки решетчатой кости. Обонятельная луковица переходит в *обонятельный тракт*, задний отдел которого утолщается, расширяется, образуя *обонятельный треугольник*. Его задняя сторона, в свою очередь, переходит в *переднее продырявленное вещество* — небольшую площадку с большим количеством малых отверстий, остающихся после удаления сосудистой оболочки. Через отверстия продырявленного вещества в глубь мозга проникают артерии.

Медиальное продырявленного вещества, замыкая на нижней поверхности мозга задние отделы продольной щели большого мозга, находится тонкая, серая, легко разрывающаяся *конечная*, или

терминальная, пластинка. Сзади к ней прилежит *зрительный перекрест*, образованный волокнами, следующими в составе зрительных нервов (III пара черепных нервов), проникающих в полость черепа из глазниц. От зрительного перекреста в заднелатеральном направлении отходят два *зрительных тракта*. К задней поверхности зрительного перекреста прилежит *серый бугор*. Нижние отделы серого бугра вытянуты в виде суживающейся книзу трубочки, которая получила название *воронки*. К нижнему концу воронки прикреплен круглый *гипофиз*, расположенный в полости черепа в ямке турецкого седла, поэтому при извлечении мозга из черепа гипофиз отрывается от воронки. Сзади к серому бугру прилежат два белых шарообразных *сосцевидных тела*.

Кзади от зрительных трактов расположены продольно ориентированные *ножки мозга*, между которыми находится *межножковая ямка*, ограниченная спереди *сосцевидными телами*. Дно ямки образовано *задним продырявленным веществом*, через отверстия которого в мозг проникают артерии.

Ножки мозга соединяют мост с полушариями большого мозга. На внутренней поверхности каждой ножки мозга возле переднего края моста проходит *III пара (глазодвигательный)*, а сбоку от ножки мозга — *IV пара (блоковой) черепных нервов*. Корешки IV пары выходят из мозга на дорсальной поверхности, позади *нижних холмиков крышки среднего мозга*, по бокам от *уздечки верхнего мозгового паруса*. От моста кзади и латерально расходятся *средние ножки мозжечка*, соединяющие мост с мозжечком. На границе между мостом и средней мозжечковой ножкой с каждой стороны выходит *корешок тройничного нерва (V пара)*.

Кaudальнее (ниже) моста находятся вентральные (передние) отделы *продолговатого мозга*, на которых медиально расположены *пирамиды*, отделенные друг от друга *передней срединной щелью*, а латеральнее — округлые *оливки*. На границе, разделяющей мост и продолговатый мозг, по бокам от передней срединной щели из мозга выходят корешки *отводящего нерва (VI пара)*. Латеральнее, между средней мозжечковой ножкой и оливкой, с каждой стороны последовательно расположены корешки *лицевого (VII пара) и преддверно-улиткового (VIII пара) нервов*.

На срединном сагитальном разрезе головного мозга, проведенном вдоль продольной щели большого мозга, видна *медиальная поверхность полушария большого мозга* (на которой имеются борозды и извилины), нависающая над значительно меньшими по размерам мозжечком и стволом мозга. Участки лобной, теменной и затылочной долей каждого полушария отделены от мозолистого тела одноименной бороздой.

Филогенетически самая древняя часть головного мозга — его *ствол* — включает *продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг*. Именно отсюда выходят черепные нервы.

Головной мозг состоит из следующих отделов: *передний мозг*, который делится на *конечный мозг* и *промежуточный*; *средний мозг*; *ромбовидный мозг*, включающий *задний мозг*, к которому

относятся *мост* и *мозжечок*; *продолговатый мозг*. Между ромбовидным и средним мозгом расположен *перешеек ромбовидного мозга*.

Конечный мозг

Конечный мозг (telencephalon) состоит из двух полушарий большого мозга, отделенных друг от друга продольной щелью. В глубине щели расположено соединяющее их *мозолистое тело*. Кроме мозолистого тела полушария соединяются также *передней, задней спайками* и *спайкой свода*. В каждом полушарии выделяются по три полюса: лобный, затылочный и височный. Три края (верхний, нижний и медиальный) делят полушарие на три поверхности: верхнелатеральную, медиальную и нижнюю. Каждое полушарие делится на доли. *Центральная борозда (роландова)* отделяет лобную долю от теменной, *латеральная борозда (сильвиева)* — височную от лобной и теменной, *теменно-затылочная борозда* разделяет теменную и затылочную доли (рис. 205). В глубине латеральной борозды располагается островковая доля. Более мелкие борозды делят доли на извилины.

Верхнелатеральная поверхность полушария большого мозга. **Лобная доля**, расположенная в переднем отделе каждого полушария большого мозга, ограничена снизу латеральной (сильвиевой) бороздой, а сзади — глубокой центральной бороздой (роландовой), расположенной во фронтальной плоскости. Спереди

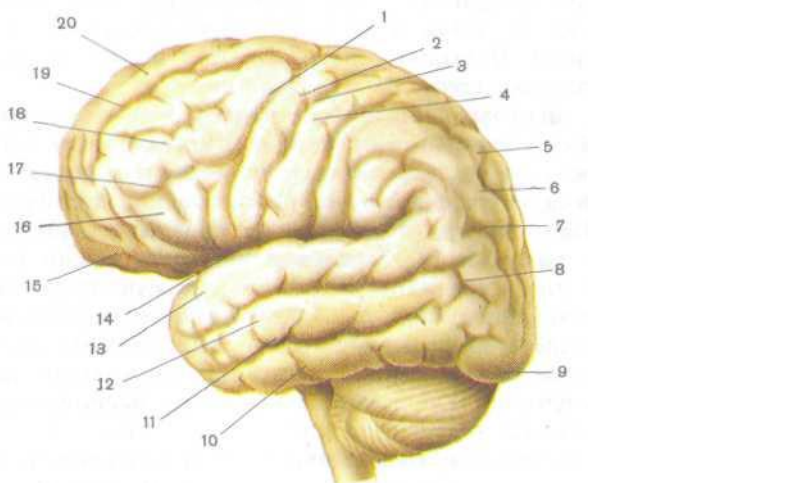


Рис. 205. Верхнелатеральная поверхность полушария большого мозга:

1 — предцентральная борозда, 2 — предцентральная извилина, 3 — центральная борозда, 4 — постцентральная извилина, 5 — верхняя теменная доля, 6 — внутритеменная борозда, 7 — нижняя теменная доля, 8 — угловая извилина, 9 — затылочный полюс, 10 — нижняя височная извилина, 11 — нижняя височная борозда, 12 — средняя височная извилина, 13 — верхняя височные извилины, 14 — латеральная (боковая) борозда, 15 — глазничная часть, 16 — нижняя лобная извилина, 17 — нижняя лобная борозда, 18 — средняя лобная извилина, 19 — верхняя лобная борозда, 20 — верхняя лобная извилина

от центральной борозды, почти параллельно ей, располагается *предцентральная борозда*. От предцентральной борозды вперед, почти параллельно друг другу, направляются *верхняя и нижняя лобные борозды*, которые делят верхнелатеральную поверхность лобной доли на извилины. Между центральной бороздой сзади и предцентральной спереди находится *предцентральная извилина*. Над верхней лобной бороздой лежит *верхняя лобная извилина*, занимающая верхнюю часть лобной доли.

Между верхней и нижней лобными бороздами проходит *средняя лобная извилина*. Книзу от нижней лобной борозды расположена *нижняя лобная извилина*, в которую снизу вдаются *восходящая и передняя ветви латеральной борозды*, разделяющие нижнюю часть лобной доли на мелкие извилины. *Покрышечная часть (лобная крышка)*, расположенная между восходящей ветвью и нижним отделом латеральной борозды, прикрывает островковую долю, лежащую в глубине борозды. *Глазничная часть* лежит книзу от передней ветви, продолжаясь на нижнюю поверхность лобной доли. В этом месте латеральная борозда расширяется, переходя в *латеральную ямку большого мозга*.

Теменная доля, расположенная сзади от центральной борозды, отделена от затылочной *теменно-затылочной бороздой*, которая располагается на медиальной поверхности полушария, глубоко вдаваясь в его верхний край. Теменно-затылочная борозда переходит на верхнелатеральную поверхность, где границей между теменной и затылочной долями служит условная линия — продолжение этой борозды книзу. Нижней границей теменной доли является задняя ветвь латеральной борозды, отделяющая ее от височной доли. *Пост центральная борозда* проходит позади центральной борозды, почти параллельно ей.

Между центральной и постцентральной бороздами располагается *постцентральная извилина*, которая вверху переходит на медиальную поверхность полушария большого мозга, где соединяется с предцентральной извилиной лобной доли, образуя вместе с нею *пред центральную дальку*. На верхнелатеральной поверхности полушария внизу постцентральная извилина также переходит в предцентральную извилину, охватывая снизу центральную борозду. От постцентральной борозды сзади отходит *внутритеменная борозда*, параллельная верхнему краю полушария. Кверху от внутритеменной борозды находится группа мелких извилин, получивших название *верхней теменной дольки*; ниже расположена *нижняя теменная долька*.

Самая маленькая **затылочная доля** располагается позади *теменно-затылочной борозды* и ее условного продолжения на верхнелатеральной поверхности полушария. Затылочная доля разделяется на несколько извилин бороздами, из которых наиболее постоянной является *поперечная затылочная борозда*.

Височная доля, занимающая нижнебоковые отделы полушария, отделяется от лобной и теменной долей латеральной бороздой. Островковая доля прикрывается краем височной. На боковой по-

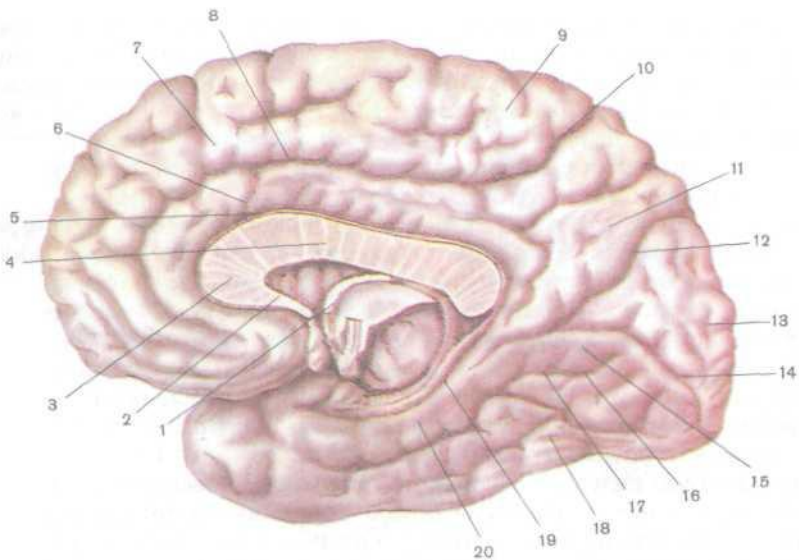


Рис. 206. Борозды и извилины медиальной и нижней поверхностей правого полушария большого мозга:

1 — свод, 2 — клев мозолистого тела, 3 — колено мозолистого тела, 4 — ствол мозолистого тела, 5 — борозда мозолистого тела, 6 — поясная извилина, 7 — верхняя лобная извилина, 8 — поясная борозда, 9 — парацентральная доля, 10 — поясная борозда, 11 — предклинье, 12 — теменно-затылочная борозда, 13 — клин, 14 — шпорная борозда, 15 — язычная извилина, 16 — медиальная затылочно-височная извилина, 17 — затылочно-височная борозда, 18 — латеральная затылочно-височная извилина, 19 — борозда гиппокампа, 20 — парагиппокампаальная извилина

верхности височной доли, почти параллельно латеральной борозде, проходят *верхняя* и *нижняя височные извилины*. На верхней поверхности верхней височной извилины видны несколько слабо выраженных поперечных извилин (*извилины Гешля*). Между верхней и нижней височными бороздами расположена *средняя височная извилина*. Под нижней височной бороздой находится *нижняя височная извилина*.

Островковая доля (островок) находится в глубине латеральной борозды, прикрытая покрывкой, образованной участками лобной, теменной и височной долей. Глубокая *круговая борозда островка* отделяет островок от окружающих его отделов мозга. Нижнепередняя часть островка лишена борозд и имеет небольшое утолщение — *порог островка*. На поверхности островка выделяют *длинную* и *короткие извилины*.

Медиальная поверхность полушария большого мозга (рис. 206). В образовании медиальной поверхности полушария большого мозга принимают участие все его доли, кроме островковой. *Борозда мозолистого тела* огибает его сверху, отделяя мозолистое тело от *поясничной извилины*, направляется книзу и вперед и продолжается в *борозду гиппокампа*.

Над поясной извилиной проходит *поясная борозда*, которая начинается спереди и книзу от клюва мозолистого тела. Поднимаясь вверх, борозда поворачивает назад и направляется параллельно борозде мозолистого тела. На уровне его валика от поясной борозды вверх отходит ее краевая часть, а сама борозда продолжается в под теменную борозду. Краевая часть поясной борозды сзади ограничивает *околоцентральный дольку*, а спереди — *предклинье*, которое относится к теменной доле. Книзу и кзади через перешеек поясная извилина переходит в *парагиппокампальную извилину*, которая заканчивается спереди *крючком* и ограничена сверху *бороздой гиппокампа*. *Поясную извилину, перешеек и паригиппокампальную извилину* объединяют под названием *сводчатой извилины*. В глубине борозды гиппокампа расположена *зубчатая извилина*. На уровне валика мозолистого тела от поясной борозды вверх ответвляется *краевая часть поясной борозды*.

Нижняя поверхность полушария большого мозга имеет наиболее сложный рельеф. Спереди расположена поверхность лобной доли, позади нее — височный полюс и нижняя поверхность височной и затылочной долей, между которыми нет четкой границы. Между *продольной щелью* полушария и *обонятельной бороздой* лобной доли расположена *прямая извилина*. Латеральнее от обонятельной борозды лежат *глазничные извилины*. *Язычная извилина* затылочной доли с латеральной стороны ограничена затылочно-височной (*коллатеральной*) бороздой. Эта борозда переходит на нижнюю поверхность височной доли, разделяя *парагиппокампальную* и *медиальную затылочно-височную извилины*. Кпереди от затылочно-височной борозды находится *носовая борозда*, ограничивающая передний конец парагиппокампальной извилины — *крючок*. *Затылочно-височная борозда* разделяет *медиальную и латеральную затылочно-височные извилины*.

На медиальной и нижней поверхностях выделяют ряд образований, относящихся к *лимбической системе* (от лат. *limbus* — кайма). Это *обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельный треугольник, переднее продырявленное вещество, сосцевидные тела*, расположенные на нижней поверхности лобной доли (периферический отдел обонятельного мозга), а также *поясная, парагиппокампальная* (вместе с *крючком*) и *зубчатая извилины* (рис. 207). Подкорковыми структурами лимбической системы являются *миндалина, септальные ядра и переднее таламическое ядро*.

Лимбическая система связана с другими областями мозга: с гипоталамусом, а через него со средним мозгом, с корой височной и лобной долей. Последняя, по-видимому, и регулирует функции лимбической системы. **Лимбическая система является морфологическим субстратом, контролирующим эмоциональное поведение человека, управляющим его общим приспособлением к условиям внешней среды.** Все сигналы, поступающие от анализаторов, на пути в соответствующие центры коры головного мозга проходят через одну или несколько структур лимбической систе-

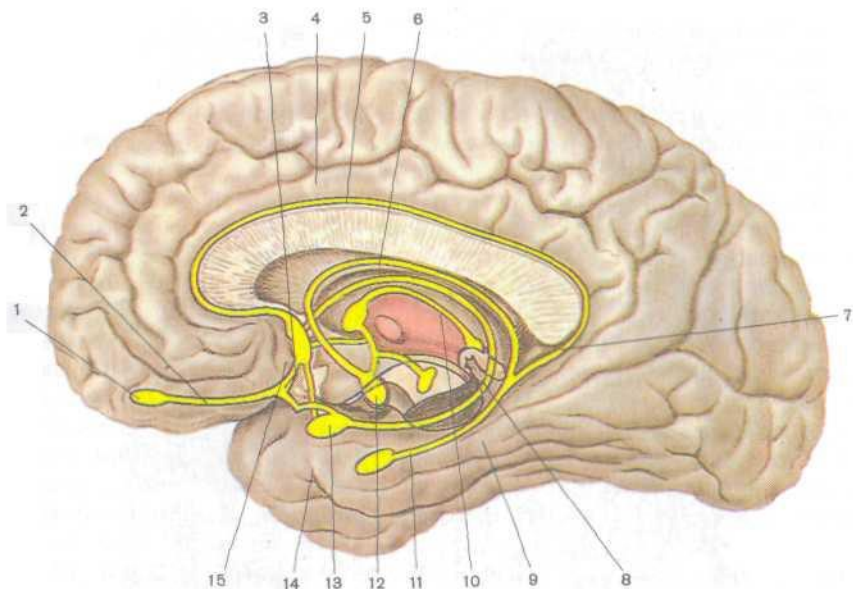


Рис. 207. Структуры лимбической системы головного мозга:

1 — обонятельная луковица, 2 — обонятельный тракт, 3 — обонятельный треугольник, 4 — поясная извилина, 5 — серый покров, 6 — свод, 7 — перешеек поясной извилины, 8 — терминальная полоска, 9 — парагиппокампальная извилина, 10 — мозговая полоска таламуса, 11 — гиппокамп, 12 — сосцевидное тело, 13 — миндалевидное тело, 14 — крючок, 15 — паратерминальная извилина

мы. Нисходящие сигналы, идущие от коры большого мозга, также проходят через лимбические структуры.

Строение коры большого мозга. Кора большого мозга образована серым веществом, которое лежит по периферии (на поверхности) полушарий большого мозга. В коре головного мозга преобладает *неокортекс* (около 90 %) — новая кора, которая возникла впервые у млекопитающих. Филогенетически более древние участки коры включают старую кору — *архекортекс* (*зубчатая извилина* и *основание гиппокампа*), а также древнюю кору — *палеокортекс* (*препериформная, преамигдаларная и энторинальная области*). Толщина коры в различных участках полушарий колеблется от 1,3 до 5 мм. Наиболее толстая кора находится в верхних участках предцентральной и постцентральной извилин и у парацентральной дольки. Кора выпуклой поверхности извилин толще, чем на боковых и на дне борозд. Площадь поверхности коры больших полушарий взрослого человека достигает 450 000 см², 1/3 которой покрывает выпуклые части извилин и 2/3 — боковые и нижние стенки борозд. В коре содержится 10—14 млрд. нейронов, каждый из которых образует синапсы примерно с 8—10 тыс. других.

Впервые отечественный ученый В. А. Бец показал, что строение

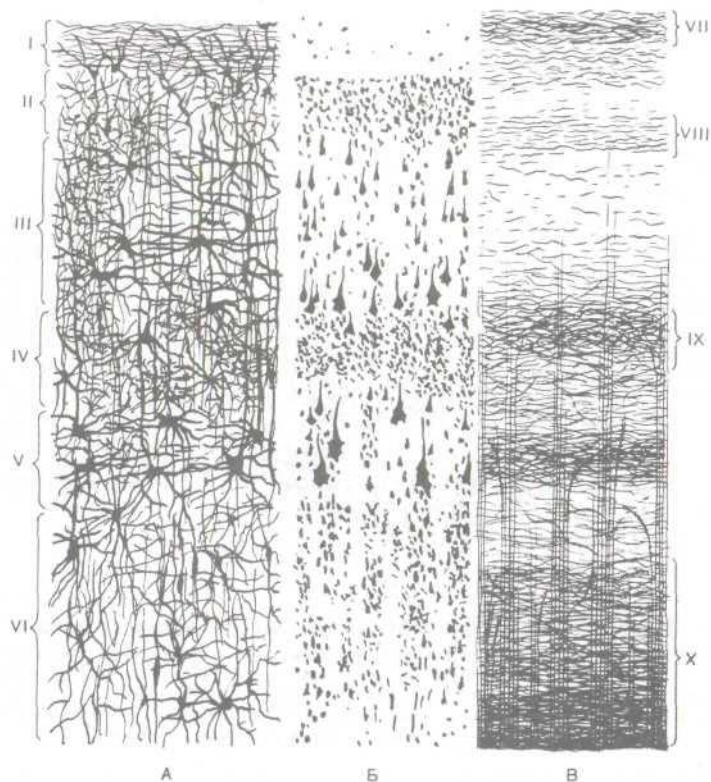


Рис. 208. Схема строения коры большого мозга. *A* — слои (пластинки) клеток, *Б* — типы клеток, *В* — слои волокон:

/ — молекулярная пластинка, *//* — наружная зернистая пластинка, *///* — наружная пирамидная пластинка, *IV* — внутренняя зернистая пластинка, *V* — внутренняя пирамидная пластинка, *VI* — мультиформная пластинка, *VII* — полоска молекулярной пластинки, *VIII* — полоска наружной зернистой пластинки, *IX* — полоска внутренней зернистой пластинки, *X* — полоска внутренней пирамидной пластинки

и взаиморасположение нейронов не одинаково в различных участках коры, что определяет ее *нейроциптоархитектонику*. Клетки более или менее одинаковой структуры располагаются в виде отдельных слоев (пластинок). В новой коре большого мозга тела нейронов образуют шесть слоев (рис. 208). В различных отделах варьируют толщина слоев, характер их границ, размеры клеток, их количество и т. д. В коре головного мозга преобладают клетки пирамидной формы различных размеров (от 10 до 140 мкм). Мелкие пирамидные клетки, расположенные во всех слоях коры, являются ассоциативными или комиссуральными вставочными нейронами. Более крупные генерируют импульсы произвольных движений, направляемые к скелетным мышцам через соответствующие двигательные ядра головного и спинного мозга.

Снаружи расположен *молекулярный слой*. В нем залегают мелкие мультиполярные ассоциативные нейроны и множество волокон — отростки нейронов нижележащих слоев, проходящие в составе тангенциального слоя параллельно поверхности коры. Второй слой — *наружный зернистый* — образован множеством мелких мультиполярных нейронов, диаметр которых не превышает 10 — 12 мкм. Их дендриты направляются в молекулярный слой, а аксоны — в белое вещество или также в молекулярный слой, где проходят в составе тангенциального слоя. Третий слой коры самый широкий. Это *пирамидный слой*, который содержит нейроны пирамидной формы, тела которых увеличиваются в направлении сверху вниз от 10 до 40 мкм. Этот слой лучше всего развит в предцентральной извилине. Аксоны крупных клеток этого слоя, покрытые миелиновой оболочкой, направляются в белое вещество, образуя ассоциативные или комиссуральные волокна. Аксоны мелких нейронов не покидают кору. Крупные дендриты, отходящие от верхушки пирамидных нейронов, направляются в молекулярный слой, остальные мелкие дендриты образуют синапсы в пределах этого же слоя.

Четвертый слой — *внутренний зернистый* — образован мелкими нейронами звездчатой формы. Этот слой развит неравномерно в различных участках коры. В пятом слое — *внутреннем пирамидном*, который наиболее хорошо развит в предцентральной извилине, — залегают *пирамидные клетки*, открытые В. А. Бецем в 1874 г. Это очень крупные нервные клетки (до 80 — 125 мкм), богатые хроматофильной субстанцией. Аксоны этих клеток покидают кору и образуют нисходящие корково-спинномозговые и корково-ядерные (пирамидные) пути. От аксонов отходят коллатерали, направляющиеся в кору, в базальные узлы (ганглии), красное ядро, ретикулярную формацию, ядра моста и олив. В шестом слое — *полиморфных клеток* — расположены нейроны различной формы и размеров. Аксоны этих клеток направляются в белое вещество, а дендриты — в молекулярный слой. Однако не вся кора построена таким образом. На медиальной и нижней поверхностях полушарий большого мозга сохранились участки старой (*archecortex*) и древней (*paleocortex*) коры, имеющей двух- и трехслойное строение.

В каждом клеточном слое помимо нервных клеток располагаются нервные волокна. Строение и плотность их залегания также неодинаковы в различных отделах коры. Особенности распределения волокон в коре головного мозга определяют термином «миелоархитектоника». К. Бродман в 1903 — 1909 гг. выделил в коре большого мозга 52 цитоархитектонических поля.

О. Фогт и Ц. Фогт (1919 — 1920) с учетом волоконного строения описали в коре большого мозга 150 миелоархитектонических участков. В Институте мозга Академии медицинских наук созданы подробные карты цитоархитектонических полей коры головного мозга человека (И. Н. Филимонов, С. А. Саркисов). Волокна коры полушарий большого мозга подразделяются на *комис-*

суральные, которые соединяют между собой участки коры обоих полушарий, *ассоциативные*, соединяющие различные функциональные зоны коры одного и того же полушария, и *проекционные*, которые соединяют кору большого мозга с нижележащими отделами мозга. Они формируют радиально ориентированные слои, которые заканчиваются на клетках пирамидного слоя. В молекулярном, внутреннем зернистом и пирамидном слоях проходят *тангенциальные пластинки* миелиновых волокон, которые образуют синапсы с нейронами коры.

J. Szentagothai (1975) разработал концепцию модульного устройства коры головного мозга. *Модуль* представляет собой вертикальную цилиндрическую колонку коры диаметром около 300 мкм, центром которой является кортико-кортикальное ассоциативное или комиссуральное волокно, отходящее от пирамидной клетки. Они оканчиваются во всех слоях коры, а в первом слое разветвляются на горизонтальные ветви. В коре полушарий большого мозга человека выделено около 3 млн. модулей.

Локализация функций в коре полушарий большого мозга. В коре большого мозга происходит анализ всех раздражений, которые поступают из окружающей внешней и внутренней среды. Наибольшее число афферентных импульсов поступает через ядра таламуса к клеткам третьего и четвертого слоев коры большого мозга. В коре большого мозга располагаются центры, регулирующие выполнение определенных функций. И. П. Павлов рассматривал кору большого мозга как совокупность корковых концов анализаторов. Под термином «анализатор» понимается сложный комплекс анатомических структур, который состоит из периферического рецепторного (воспринимающего) аппарата, проводников нервных импульсов и центра. *Корковый конец анализатора* — это не какая-либо строго очерченная зона. В коре большого мозга различают «ядро» сенсорной системы и «рассеянные элементы». *Ядро* — это участок расположения наибольшего количества нейронов коры, к которым приходят импульсы от структур периферического рецептора. *Рассеянные элементы* расположены вблизи ядра и на различных расстояниях от него. Если в ядре осуществляется высший анализ и синтез, то в рассеянных элементах — более простой. При этом зоны «рассеянных элементов» различных анализаторов не имеют четких границ и наслаиваются друг на друга. Рассмотрим локализацию ядер некоторых анализаторов.

В коре *постцентральной извилины* и *верхней теменной доли* залегают ядра *коркового анализатора проприоцептивной* и *общей чувствительности* (температурной, болевой, осязательной) противоположной половины тела. При этом ближе к продольной щели мозга расположены корковые концы анализатора чувствительности нижних конечностей и нижних отделов туловища, а наиболее низко у латеральной борозды проецируются рецепторные поля верхних частей тела и головы (рис. 209).

Ядро двигательного анализатора находится главным образом в *предцентральной извилине* и *парацентральной доле* на медиаль-

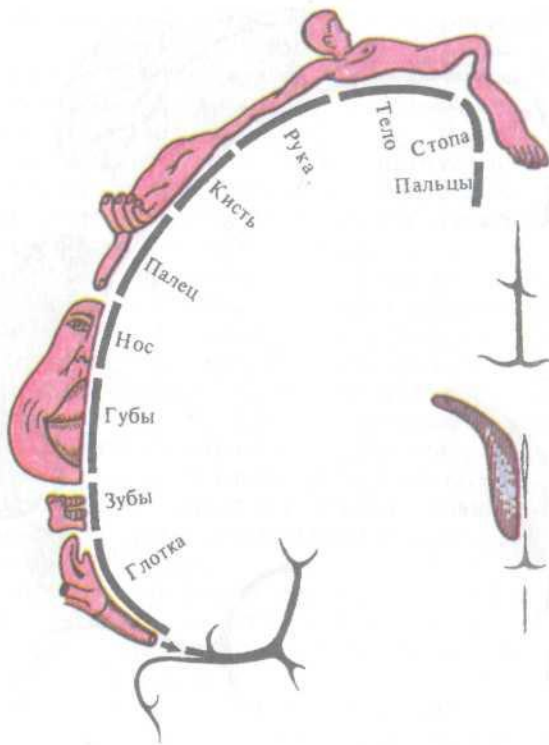


Рис. 209. Кортикальный центр общей чувствительности (чувствительный «гомункулус»; из В. Пенфилда и И. Расмуссена)

Изображения на поперечном срезе мозга (на уровне постцентральной извилины) и относящиеся к ним обозначения показывают пространственное представление поверхности тела в коре большого мозга

ной поверхности полушария («двигательная область коры»). В верхних участках предцентральной извилины и парацентральной доли расположены двигательные центры мышц нижних конечностей и самых нижних отделов туловища. В нижней части у латеральной борозды находятся центры, регулирующие деятельность мышц лица и головы (рис. 210). Двигательные области каждого из полушарий взаимодействуют со скелетными мышцами противоположной стороны тела. Мышцы конечностей изолированно связаны с одним из полушарий, мышцы туловища, гортани и глотки — с двигательными областями обоих полушарий. В обоих описанных центрах величина проекционных зон различных органов зависит не от размеров последних, а от их функционального значения. Так, зона кисти в коре полушария большого мозга значительно больше, чем зоны туловища и нижней конечности, вместе взятые. И. П. Павлов называл двигательную область коры полушарий большого мозга рецепторной, так как в ней также про-

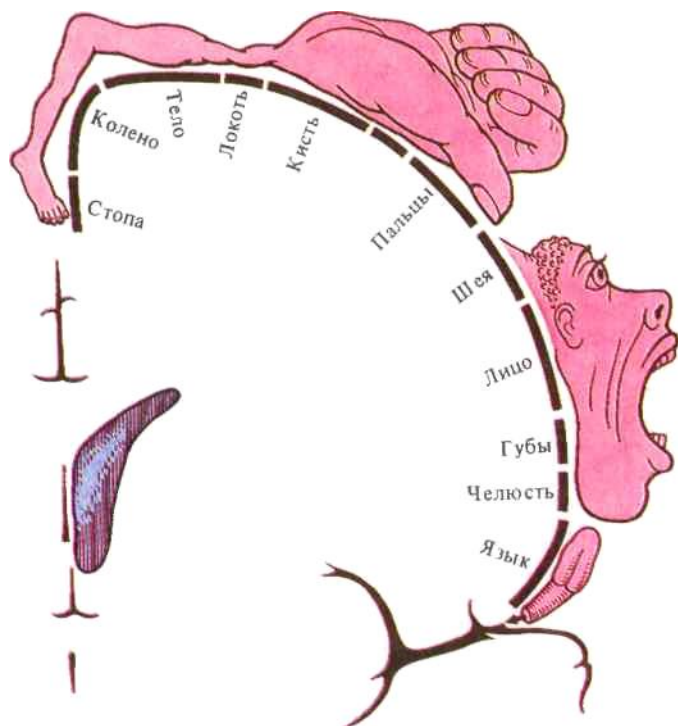


Рис. 210. Двигательная область коры (двигательный «гомункулос»; из В. Пенфилда и И. Расмуссена).

Изображение двигательного «гомункулоса» отражает относительные размеры областей представления отдельных участков тела в коре предцентральной извилины большого мозга

исходит анализ проприоцептивных (кинетических) раздражений, воспринимаемых рецепторами, заложенными в скелетных мышцах, сухожилиях, фасциях и суставных капсулах.

В глубине латеральной борозды, на обращенной к островку поверхностной *средней части верхней височной извилины*, находится *ядро слухового анализатора (извилины Гешля)*. К каждому из полушарий подходят проводящие пути от рецепторов органа слуха как левой, так и правой сторон, поэтому одностороннее поражение этого ядра не вызывает полной утраты способности воспринимать звуки.

Ядро зрительного анализатора располагается на медиальной поверхности затылочной доли полушария большого мозга по обеим сторонам («по берегам») *шпорной борозды*. Ядро зрительного анализатора правого полушария связано проводящими путями с латеральной половиной сетчатки правого глаза и медиальной половиной сетчатки левого глаза, левого — латеральной половиной сетчатки левого и медиальной половиной сетчатки правого глаза.

В области *нижней теменной доли*ки, в *надкраевой извилине*, находится асимметричное (у правой — в левом, а у левой — только в правом полушарии) *ядро двигательного анализатора*, осуществляющее координацию всех целенаправленных сложных комбинированных движений.

В коре *верхней теменной доли*ки находится *ядро кожного анализатора стереогнозии* (узнавания предмета на ощупь). Короткий конец этого анализатора в каждом полушарии связан с противоположной верхней конечностью.

Корковый конец обонятельного анализатора — это *крючок*, а также *старая и древняя кора*. *Старая кора* располагается в области *гиппокампа* и *зубчатой извилины*, *древняя* — в области *переднего продырявленного пространства*, *прозрачной перегородки* и *обонятельной извилины*. Благодаря близкому расположению ядер обонятельного и вкусового анализаторов чувства обоняния и вкуса тесно связаны между собой. Кроме того, в *нижних отделах постцентральной извилины* также расположена часть *ядра вкусового анализатора*. Ядра вкусового и обонятельного анализаторов обоих полушарий связаны проводящими путями с рецепторами как левой, так и правой сторон.

Описанные корковые концы анализаторов осуществляют анализ и синтез сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды организма, составляющих первую сигнальную систему действительности (И. П. Павлов).

В отличие от первой *вторая сигнальная система* имеется только у человека и тесно связана с развитием *членораздельной речи*.

Речь и мышление человека осуществляются при участии всей *коры*. В то же время в коре полушарий большого мозга человека имеются зоны, являющиеся центрами целого ряда специальных функций, связанных с речью. *Ядро двигательного анализатора произвольных движений*, связанных с письмом, расположено в *заднем отделе средней лобной извилины* вблизи участков коры *предцентральной извилины*, контролирующего движение руки и сочетанный поворот головы и глаз в противоположную сторону. *Ядро двигательного анализатора артикуляции речи*, или *речедвигательный анализатор*, располагается в *задних отделах нижней лобной извилины (центр Брока)*, вблизи отделов *предцентральной извилины*, которые являются анализаторами движений, производимых при сокращении мышц головы и шеи. В *речедвигательном анализаторе* осуществляется анализ движений всех мышц, участвующих в акте *членораздельной речи* (произношение слов и предложений). В *центре нижней лобной извилины* находится *ядро речевого анализатора*, связанного с пением.

Ядро слухового анализатора устной речи тесно связано с корковым центром слухового анализатора и также располагается в области *верхней височной извилины*, в ее задних отделах на поверхности, обращенной в сторону *латеральной борозды* полушария большого мозга. Его функция состоит в координации слухового

восприятия и понимания речи другого человека и контроле собственной речи.

В *средней трети верхней височной извилины* находится *корковый конец слухового анализатора*, который относится к *центрам второй сигнальной системы*, воспринимающим словесное обозначение предметов, действий, явлений, т. е. воспринимающие сигналы сигналов.

Вблизи ядра зрительного анализатора находится *ядро зрительного анализатора письменной речи*, расположенное в *угловой извилине нижней теменной доли*. Речевые анализаторы у правой локализируются лишь в левом полушарии, а у левой — только в правом.

У человека, как и у других млекопитающих, в новой коре имеются обширные участки, которые не являются корковыми центрами чувствительных или двигательных функций (неспецифические, или ассоциативные, области), но площадь их значительно превышает площадь двигательных и чувствительных центров. **Ассоциативные области** обеспечивают слабо развитые связи между чувствительными и двигательными центрами и, что наиболее важно, являются **морфологическим субстратом психической деятельности (сознания, мышления, научения, памяти, эмоций)**. В первую очередь это относится к *лобным долям*. Лобные доли играют важнейшую роль и в разработке стратегии поведения человека. Ассоциативная кора *теменных и височных долей* участвует в формировании речи, в восприятии и оценке расположения собственного тела и его частей в пространстве, а также трехмерного пространственного внешнего мира.

Базальные ядра и белое вещество конечного мозга. В толще белого вещества каждого полушария большого мозга имеются скопления серого вещества, образующего отдельно лежащие ядра (рис. 211). Эти ядра залегают ближе к основанию мозга и называются *базальными (подкорковыми, центральными)*. К ним относятся полосатое тело, которое у низших позвоночных составляет преобладающую массу полушарий, ограда и миндалевидное тело.

Полосатое тело (corpus striatum) на разрезах мозга имеет вид чередующихся полос серого и белого вещества. Наиболее медиально и впереди находится *хвостатое ядро*, расположенное латеральнее и выше таламуса, будучи отделенным от него коленом внутренней капсулы. Ядро имеет *головку*, залегающую в лобной доле, выступающую в передний рог бокового желудочка и примыкающую к переднему продырявленному веществу. *Тело* хвостатого ядра лежит под теменной долей, ограничивая с латеральной стороны центральную часть бокового желудочка. *Хвост* ядра участвует в образовании крыши нижнего рога бокового желудочка и достигает миндалевидного тела, лежащего в переднемедиальных отделах височной доли (кзади от переднего продырявленного вещества). *Чечевицеобразное ядро* расположено латеральнее от хвостатого ядра. Прослойка белого вещества — *внутренняя капсула* — отделяет чечевицеобразное ядро от хвостатого ядра и от таламуса.

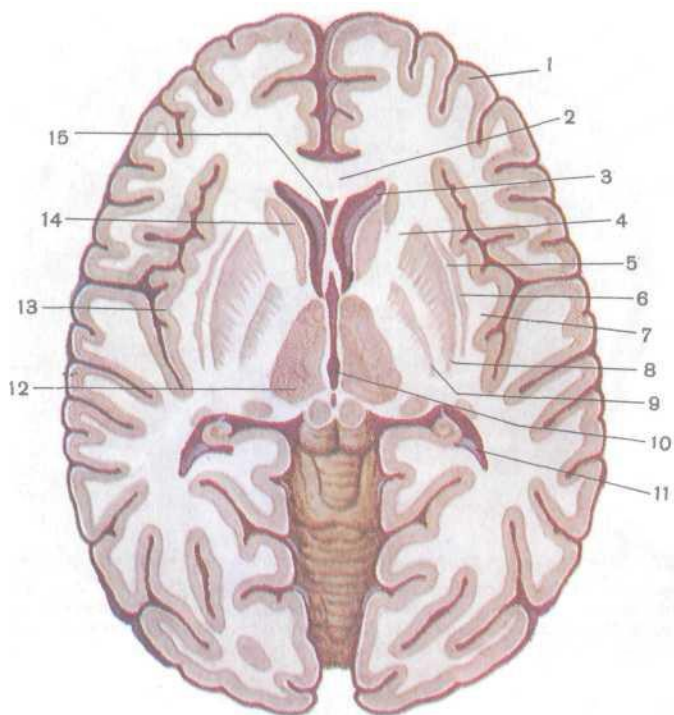


Рис. 211. Горизонтальный разрез головного мозга. Базальные ядра: 1 — кора большого мозга (плащ), 2 — колено мозолистого тела, 5 — передний рог бокового желудочка, 4 — внутренняя капсула, 5 — наружная капсула, 6 — ограда, 7 — самая наружная капсула, 8 — скорлупа, 9 — бледный шар, 10 — III желудочек, // — задний рог бокового желудочка, 12 — зрительный бугор, 13 — корковое вещество (кора) островка, 14 — головка хвостатого ядра, 15 — полость прозрачной перегородки

Нижняя поверхность переднего отдела чечевицеобразного ядра прилежит к переднему продырявленному веществу и соединяется с хвостатым ядром. Медиальная часть чечевицеобразного ядра на горизонтальном разрезе головного мозга суживается и углом обращена к колену внутренней капсулы, находящемуся на границе таламуса и головки хвостатого ядра. Выпуклая латеральная поверхность чечевицеобразного ядра обращена к основанию островковой доли полушария большого мозга.

На фронтальном разрезе головного мозга чечевицеобразное ядро также имеет форму треугольника, вершина которого обращена в медиальную, а основание — в латеральную сторону (рис. 212). Две параллельные вертикальные прослойки белого вещества делят чечевицеобразное ядро на три части. Наиболее латерально лежит более темная скорлупа, медиальнее находится «бледный шар», состоящий из двух пластинок: медиальной и латеральной. Хвостатое ядро и скорлупа относятся к филогенетически более новым образованиям, бледный шар — к более старым. Ядра полосатого

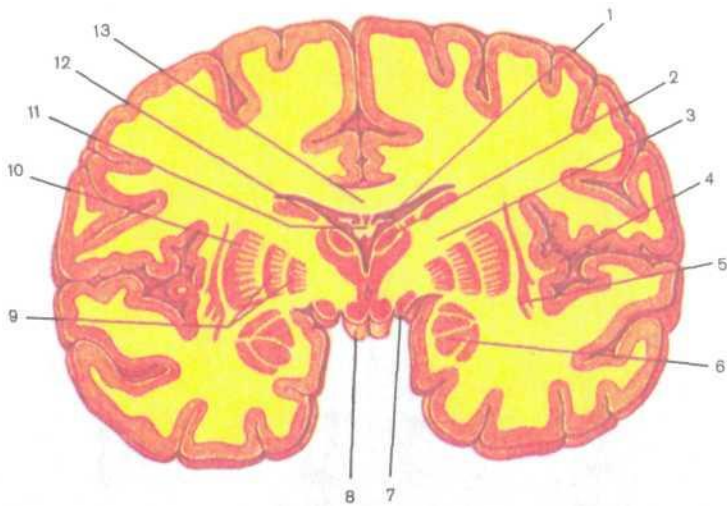


Рис. 212. Фронтальный разрез головного мозга на уровне сосцевидных тел: / — сосудистое сплетение бокового желудочка (центральная часть), 2 — таламус, 3 — внутренняя капсула, 4 — кора островка, 5 — ограда, 6 — миндалевидное тело, 7 — зрительный тракт, 8 — сосцевидное тело, 9 — бледный шар, 10 — скорлупа, // — свод мозга, 12 — хвостатое ядро, 13 — мозолистое тело

тела образуют *стриопаллидарную систему*, которая, в свою очередь, относится к *экстраталамической системе*, участвующей в управлении движениями, регуляции мышечного тонуса.

Тонкая вертикально расположенная *ограда*, залегающая в белом веществе полушария сбоку от скорлупы, между ней и корой островковой доли, отделена от скорлупы *наружной капсулой*, от коры островка — *самой наружной капсулой*. *Миндалевидное тело* залегает в белом веществе височной доли полушария, примерно на 1,5 — 2 см кзади от височного полюса.

К белому веществу полушария относятся *внутренняя капсула* и волокна, имеющие различное направление. Это волокна, проходящие в другое полушарие мозга через его спайки (*мозолистое тело, передняя спайка, спайка свода*) и направляющиеся к коре и базальным ядрам другой стороны (комиссуральные волокна); системы волокон, соединяющих участки коры и подкорковые центры в пределах одной половины мозга (ассоциативные), а также проекционные нервные волокна, идущие от полушария большого мозга к нижележащим его отделам и к спинному мозгу и в обратном направлении от этих образований.

Мозолистое тело (corpus callosum) образовано комиссуральными волокнами, соединяющими оба полушария. Свободная верхняя поверхность мозолистого тела, обращенная в сторону продольной щели большого мозга, покрыта тонкой пластинкой серого вещества. Средняя часть мозолистого тела — его ствол — спереди

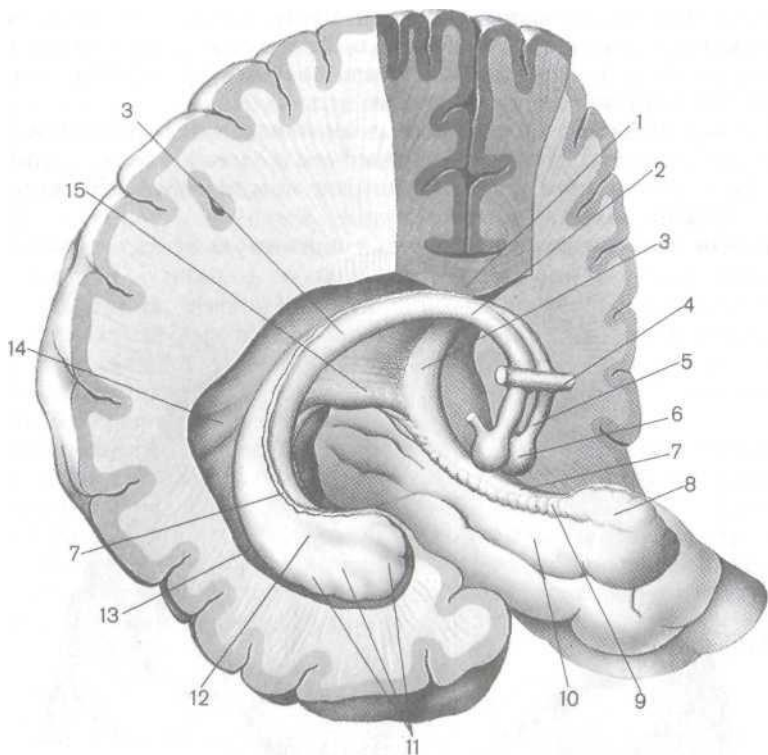


Рис. 213. Свод мозга и гиппокамп:

1 — мозолистое тело, 2 — ядро свода, 3 — ножка свода, 4 — передняя спайка, 5 — столб свода, 6 — сосцевидное тело, 7 — бахромка гиппокампа, 8 — крючок, 9 — зубчатая извилина, 10 — парагиппокампальная извилина, 11 — ножка гиппокампа, 12 — гиппокамп, 13 — боковой желудочек (вскрыт), 14 — птичья шпора, 15 — спайка свода

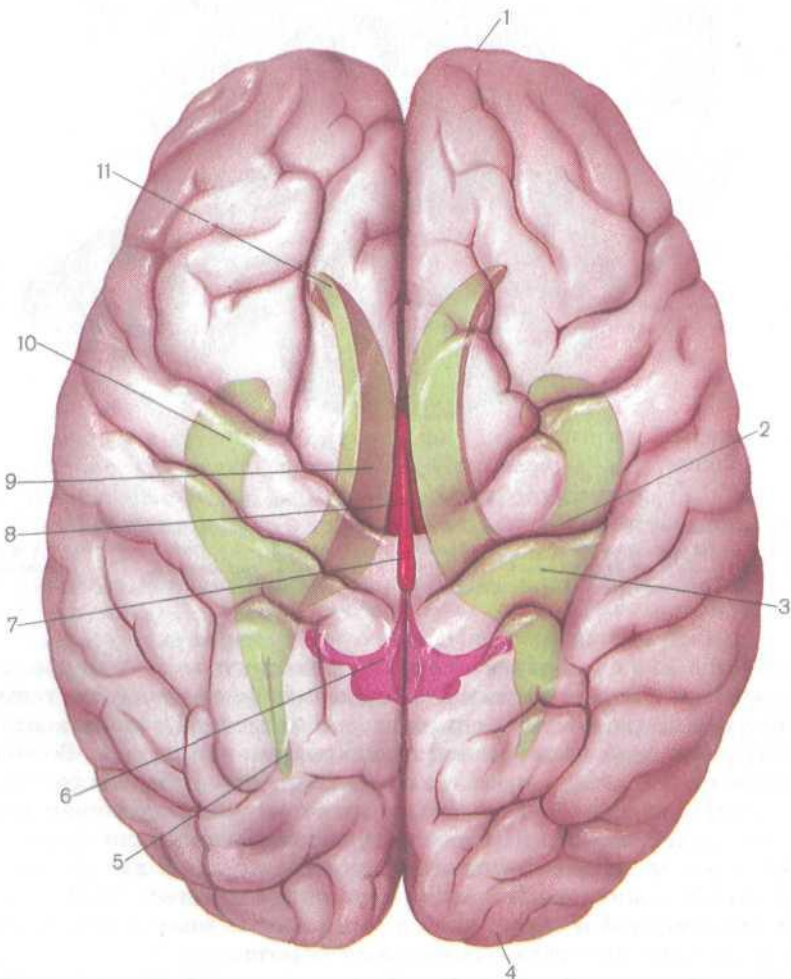
загибается книзу, образуя колено мозолистого тела, которое, истончаясь, переходит в клюв, продолжающийся книзу в терминальную (пограничную) пластинку. Утолщенный задний отдел мозолистого тела заканчивается свободно в виде валика. Волокна мозолистого тела образуют в каждом полушарии большого мозга его лучистость. Волокна колена мозолистого тела соединяют кору лобных долей правого и левого полушарий. Волокна ствола соединяют серое вещество теменных и височных долей. В валике располагаются волокна, соединяющие кору затылочных долей. Участки лобной, теменной и затылочной долей каждого полушария отделены от мозолистого тела одноименной бороздой.

Под мозолистым телом располагается тонкая белая пластинка — свод, состоящий из двух дугообразно изогнутых тяжей, соединенных в средней своей части поперечной *спайкой свода* (рис. 213). *Тело свода*, постепенно отдаляясь в передней части от мозолистого тела, дугообразно изгибается вперед и книзу и про-

должается в *столб свода*. Нижняя часть каждого столба свода вначале подходит к терминальной пластинке, а далее столбы свода расходятся в латеральные стороны и направляются вниз и кзади, заканчиваясь в сосцевидных телах.

Между ножками свода сзади и терминальной пластинкой спереди расположена поперечная *передняя (белая) спайка*, которая наряду с мозолистым телом соединяет между собой оба полушария большого мозга.

Кзади тело свода продолжается в плоскую *ножку свода*, сра-



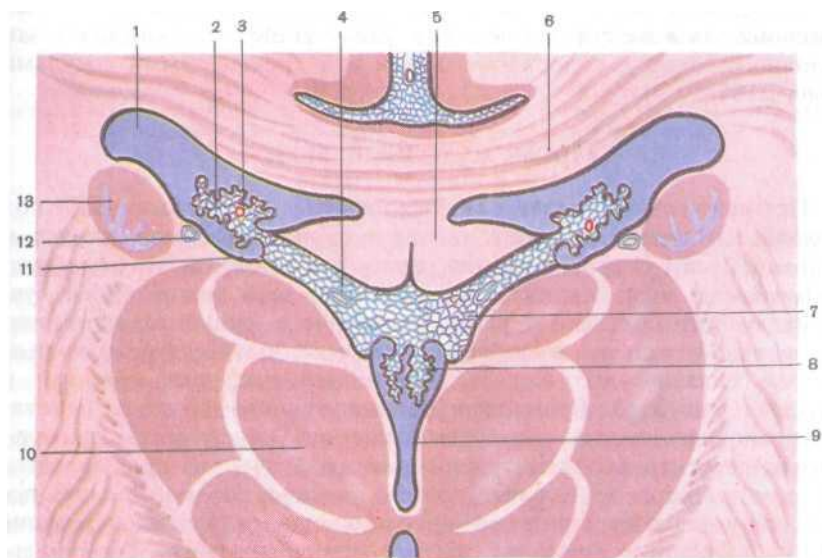
Р и с. 214. Проекция желудочков на поверхность большого мозга:

/ — лобная доля, 2 — центральная борозда, 3 — боковой желудочек, 4 — затылочная доля, 5 — задний рог бокового желудочка, 6 — IV желудочек, 7 — водопровод мозга, 8 — III желудочек, 9 — центральная часть бокового желудочка, 10 — нижний рог бокового желудочка, 11 — передний рог бокового желудочка

ценную с нижней поверхностью мозолистого тела. Ножка свода постепенно уходит латерально и вниз, отделяется от мозолистого тела, еще больше уплощается и одной своей стороной срастается с гиппокампом, образуя *бахромку гиппокампа*. Свободная сторона бахромки, обращенная в полость нижнего рога бокового желудочка, заканчивается в крючке, соединяя височную долю конечного мозга с промежуточным мозгом.

Участок, ограниченный сверху и спереди мозолистым телом, снизу — его клювом, терминальной пластинкой и передней спайкой, а сзади — ножкой свода, с каждой стороны занят сагиттально расположенной тонкой пластинкой — *прозрачной перегородкой*. Между пластинками прозрачной перегородки находится одноименная сагиттальная узкая полость, содержащая прозрачную жидкость. Пластинка прозрачной перегородки является медиальной стенкой переднего рога бокового желудочка.

Внутренняя капсула (capsula interna) — это толстая изогнутая под углом пластинка белого вещества, ограниченная с латеральной стороны чечевицеобразным ядром, а с медиальной — головкой хвостатого ядра (спереди) и таламусом (сзади). Внутренняя капсула образована проекционными волокнами, связывающими кору большого мозга с другими отделами центральной нервной системы. Волокна восходящих проводящих путей, расходясь в раз-



Р и с. 215. Фронтальный разрез головного мозга на уровне центральной части боковых желудочков:

/ — центральная часть бокового желудочка, 2 — сосудистое сплетение бокового желудочка, 3 — передняя ворсинчатая артерия, 4 — внутренняя мозговая вена, 5 — свод, 6 — мозолистое тело, 7 — сосудистая основа III желудочка, 8 — сосудистое сплетение III желудочка, 9 — III желудочек, 10 — таламус, // — прикрепленная пластинка, 12 — таламостриарная вена, 13 — хвостатое ядро

личных направлениях к коре полушария, образуют *лучистый венец*. Книзу волокна нисходящих проводящих путей внутренней капсулы в виде компактных пучков направляются в ножку среднего мозга.

Боковой желудочек (ventriculus lateralis). Полостями полушарий большого мозга являются боковые желудочки (I и II), расположенные в толще белого вещества под мозолистым телом (рис. 214). У каждого желудочка выделяют четыре части: *передний рог* залегает в лобной доле, *центральная часть* — в теменной, *задний рог* — в затылочной, *нижний рог* — в височной доле. Передний рог обоих желудочков отделен от соседнего двумя пластинками прозрачной перегородки. Центральная часть бокового изгибается сверху вокруг таламуса, образует дугу и переходит кзади в задний рог, книзу — в нижний рог. Медиальной стенкой нижнего рога является гиппокамп (участок древней коры), соответствующий глубокой одноименной борозде на медиальной поверхности полушария. Медиально вдоль гиппокампа тянется бахромка, являющаяся продолжением ножки свода (см. рис. 213). На медиальной стенке заднего рога бокового желудочка мозга имеется выпячивание — *птичья шпора*, соответствующая *шпорной борозде* на медиальной поверхности полушария. В центральную часть и нижний рог бокового желудочка вдается *сосудистое сплетение*, которое через межжелудочковое отверстие соединяется с сосудистым сплетением III желудочка.

Сосудистое сплетение бокового желудочка образуется за счет выпячивания в желудочек через сосудистую щель мягкой оболочки головного мозга с содержащимися в ней кровеносными сосудами (рис. 215).

Промежуточный мозг

Промежуточный мозг (diencephalon), расположенный под мозолистым телом, состоит из заднего таламуса, эпиталамуса и гипоталамуса. Серое вещество промежуточного мозга образует *подкорковые ядра*, являющиеся центрами всех видов общей чувствительности, а также ядра, участвующие в функциях вегетативной нервной системы, и *нейросекреторные ядра*. С промежуточным мозгом связаны две железы внутренней секреции: *гипофиз* и *эпифиз* (рис. 216). Границами промежуточного мозга на основании головного мозга являются передняя поверхность зрительного перекреста (спереди), передний край заднего продырявленного вещества и зрительные тракты (сзади). На дорсальной поверхности задней границей является борозда, отделяющая верхние холмики среднего мозга от заднего края таламусов. Терминальная полоска отделяет с дорсальной стороны промежуточный мозг от конечного.

Задний таламус (зрительный бугор) парный, яйцевидной формы, образован главным образом серым веществом. Его медиальная и задняя поверхности свободны, поэтому хорошо видны на разрезе мозга, передняя сращена с гипоталамусом. Передний конец (*не-*
276

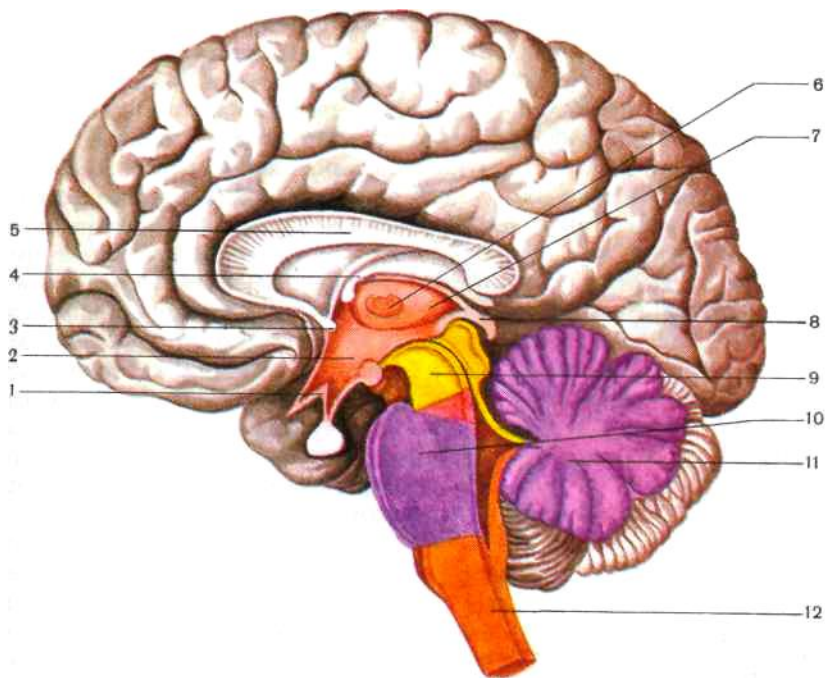


Рис. 216. Таламус и другие части головного мозга. Срединный продольный разрез:

1 — гипоталамус, 2 — полость III желудочка, 3 — передняя (белая) спайка, 4 — свод мозга, 5 — мозолистое тело, 6 — межталамическое сращение, 7 — таламус, 8 — эпителиальный мус, 9 — средний мозг, 10 — мост, // — мозжечок, 12 — продолговатый мозг

редний бугорок) таламуса несколько заострен, задний (*подушка*) закруглен. Медиальные поверхности зрительных бугров обращены друг к другу, они образуют боковые стенки полости промежуточного мозга — */// желудочка* — и соединены между собой *межталамическим сращением*. Латеральная поверхность таламуса книзу и кзади прилежит к внутренней капсуле.

Таламус является подкорковым центром всех видов общей чувствительности. В нем выделяют 40 ядер, разделенных тонкими прослойками белого вещества. С нервными клетками таламуса вступают в контакт отростки нервных клеток вторых (вставочных) нейронов всех чувствительных проводящих путей, несущих импульсы в полушарие большого мозга, кроме обонятельного, вкусового и слухового. Часть аксонов нейронов таламуса направляется к ядрам полосатого тела конечного мозга (в связи с этим таламус рассматривается как чувствительный центр экстрапирамидной системы), часть — к коре большого мозга — таламокортикальные пучки. Под таламусом располагается субталамическая область, куда из среднего мозга продолжают и там заканчиваются

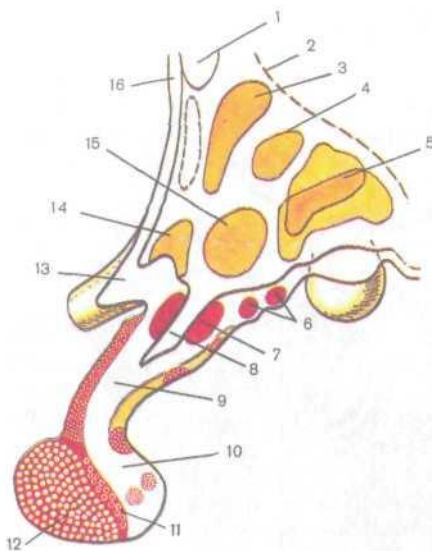


Рис. 217. Схема расположения ядер гипоталамуса. Сагиттальный разрез:

1 — передняя спайка, 2 — гипоталамическая борозда, 3 — околожелудочковое ядро, 4 — верхнемедиальное ядро, 5 — заднее ядро, 6 — серобугорные ядра, 7 — ядро воронки, 8 — углубление воронки, 9 — воронка гипофиза, 10 — задняя доля гипофиза (нейрогипофиз), 11 — промежуточная часть гипофиза, 12 — передняя доля гипофиза (аденогипофиз), 13 — зрительный перекрест, 14 — надзрительное ядро, 15 — нижнемедиальное ядро, 16 — терминальная пластинка

На нейронах медиального коленчатого тела заканчиваются волокна латеральной (слуховой) петли. *Латеральное коленчатое тело* расположено на нижнебоковой стороне подушки таламуса, его ядро вместе с ядрами верхних холмиков четверохолмия являются подкорковыми центрами зрительного анализатора. Ядра коленчатых тел связаны с корковыми центрами зрительного и слухового анализаторов.

Гипоталамус, представляющий собой вентральную часть промежуточного мозга, располагается впереди от ножек мозга, участвует в образовании дна III желудочка. Функциональная роль гипоталамуса очень велика, он **управляет функцией внутренней среды организма** и **обеспечивает гомеостаз**. В гипоталамусе расположены центры (ядра), управляющие вегетативной нервной системой. Нейроны гипоталамуса секретируют нейрогормоны (вазопрессин и окситоцин), а также факторы, стимулирующие или угнетающие выработку гормонов гипофизом (рис. 217).

Поперечно лежащий *зрительный перекрест*, образованный волокнами зрительных нервов, частично переходящими на противо-

красное ядро и черное вещество среднего мозга. Сбоку от черного вещества помещается субталамическое ядро.

Эпиталамус включает эпифиз, поводки и треугольники поводков. *Эпифиз*, или *шишковидное тело*, как бы подвешен на двух *поводках*, соединенных между собой спайкой поводков и связанных с таламусом посредством *треугольника поводка*. Эпифиз является железой внутренней секреции и описан в соответствующем разделе. В треугольниках поводков заложены ядра, относящиеся к обонятельному анализатору.

Метаталамус образован парными медиальным и латеральным коленчатыми телами, лежащими позади каждого таламуса и соединяющиеся с холмиками крыши среднего мозга при помощи *ручек верхнего и нижнего холмиков*. *Медиальное коленчатое тело* находится под подушкой таламуса, его ядро является наряду с ядрами нижних холмиков четверохолмия подкорковым

центром слухового анализатора.

положную сторону, продолжается с каждой стороны латерально и кзади в *зрительный тракт*. Проходя медиально и сзади от переднего продырявленного вещества, каждый зрительный тракт огибает ножку мозга с латеральной стороны и заканчивается двумя корешками в подкорковых центрах зрения (нижнем холмике и латеральном коленчатом теле).

Кзади от зрительного перекреста расположен *серый бугор*, стенки которого образованы тонкой пластинкой серого вещества, в котором залегают *серобугорные ядра*. Эти ядра оказывают влияние на эмоциональные реакции человека. Книзу серый бугор переходит в *воронку*, которая соединяется с гипофизом. По бокам от серого бугра расположены *зрительные тракты*. Со стороны полости III желудочка в область серого бугра и далее в воронку вдается суживающееся книзу, слепо заканчивающееся *углубление воронки*. Часть промежуточного мозга, расположенная ниже таламуса и отделенная от него гипоталамической бороздой, составляет *собственно подбугорье*.

Между серым бугром спереди и задним продырявленным веществом сзади расположены сферические *сосцевидные тела* диаметром около 0,5 см каждое, внутри них под тонким слоем белого вещества находится серое вещество, образованное *медиальными и латеральными ядрами сосцевидного тела*. В сосцевидных телах заканчиваются столбы свода. *Ядра сосцевидных тел являются подкорковыми центрами обонятельного анализатора*.

В направлении от терминальной пластинки к среднему мозгу различают три зоны с нечеткими границами, в которых располагается более 30 ядер. В медиальной зоне гипоталамуса расположена *гипофизотропная область гипоталамуса*, клетки которой продуцируют одноименные факторы, а также нейроны, воспринимающие все изменения, происходящие в крови и спинномозговой жидкости (температуру, состав). **Медиальный гипоталамус является связующим звеном между нервной и эндокринной системами.** В последние годы из гипоталамуса выделены *энкефалины* и *эндорфины* (пептиды), обладающие морфиноподобным действием. Считают, что они участвуют в регуляции поведения и вегетативных процессов.

В гипоталамусе имеются нейроны обычного типа и описанные нейросекреторные клетки. И те, и другие вырабатывают белковые секреты и медиаторы, однако в нейросекреторных клетках протеиносинтез преобладает, а нейросекрет выделяется в лимфу и кровь (Б. В. Алешин). **Клетки гипоталамуса трансформируют нервный импульс в нейрогормональный.**

Гипоталамус образует с гипофизом единый функциональный комплекс (*гипоталамо-гипофизарную систему*), в котором первый играет регулирующую, а второй — эффекторную роль. Крупные нейросекреторные клетки *супраоптического и превентрикулярного ядер* вырабатывают нейросекреты пептидной природы (первое — *вазопрессин*, или *антидиуретический гормон*, второе — *окситоцин*), которые по разветвлениям аксонов нейросекреторных клеток

поступают в заднюю долю гипофиза, откуда разносятся кровью. Мелкие нейроны ядер медиальной гипоталамической зоны вырабатывают *рилизинг-факторы*, или *либерины*, а также *тормозящие факторы*, или *статины*, поступающие в аденогипофиз, который передает эти сигналы в виде своих тропных гормонов периферическим эндокринным железам. В передней части воронки — *срединном возвышении* — аксоны ядер гипофизотропной области гипоталамуса оканчиваются на сосудах портальной системы, куда поступают нейросекреты, переносимые кровью в аденогипофиз. Ядра гипоталамуса связаны довольно сложно устроенной системой афферентных и эфферентных путей с различными отделами мозга.

Полость промежуточного мозга — **III желудочек (ventriculus tertius)** — представляет собой узкое, расположенное в сагиттальной плоскости щелевидное пространство, ограниченное с боков медиальными поверхностями таламусов, снизу — гипоталамусом, спереди — столбами свода, передней спайкой и терминальной пластинкой, сзади — эпиталамической (задней) спайкой, сверху — сводом, над которым располагается мозолистое тело. Собственно верхняя стенка образована сосудистой основой **III желудочка**, в которой залегают его сосудистое сплетение. Полость **III желудочка** кзади переходит в *водопровод среднего мозга*, а спереди по бокам через межжелудочковые отверстия сообщается с боковыми желудочками.

Средний мозг

В процессе эволюции **средний мозг (mesencephalon)** претерпел меньше изменений, чем другие отделы головного мозга. Его развитие связано со зрительным и слуховым анализаторами. К среднему мозгу относятся ножки мозга и крыша среднего мозга (рис. 218).

Ножки мозга — это белые округлые (довольно толстые) тяжи, выходящие из моста и направляющиеся вперед к полушариям большого мозга. Между ножками снизу расположена межножковая ямка, на дне которой видно заднее продырявленное вещество. Из борозды на медиальной поверхности каждой ножки выходит *глазодвигательный нерв* (III пара черепных нервов). Каждая ножка состоит из *покрышки* и *основания*. Границей между ними является *черное вещество*, цвет которого зависит от обилия меланина в его нервных клетках.

Черное вещество относится к экстрапирамидной системе, которая участвует в поддержании мышечного тонуса и автоматически регулирует работу мышц. *Основание ножки* образовано нервными волокнами, идущими от коры большого мозга в спинной и продолговатый мозг и в мост. *Покрышка ножек мозга* содержит главным образом восходящие волокна, направляющиеся к таламусу, среди которых залегают ядра. Самыми крупными являются *красные ядра*, от которых начинается двигательный красноеядро-спинно-

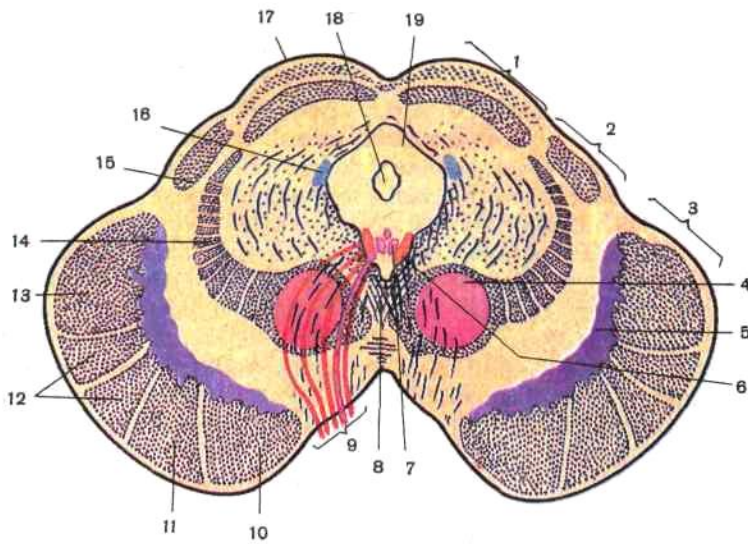


Рис. 218. Поперечный разрез среднего мозга:

/ — крыша среднего мозга, 2 — покрывка среднего мозга, 3 — основание ножки мозга, 4 — красное ядро, 5 — черное вещество, 6 — ядро глазодвигательного нерва, 7 — добавочное ядро глазодвигательного нерва, 8 — перекрест покрывки, 9 — глазодвигательный нерв, 10 — лобно-мостовой путь, // — корково-ядерный путь, 12 — корково-спинномозговой путь, 13 — затылочно-височно-теменно-мостовой путь, 14 — медиальная петля, 15 — ручка нижнего холмика, 16 — ядро среднемозгового пути тройничного нерва, 17 — верхний холмик, 18 — водопровод среднего мозга, 19 — центральное серое вещество

мозговой путь. Кроме того, в покрывке располагаются *ретикулярная формация* и *ядро дорсального продольного пучка* (промежуточное ядро).

В крыше среднего мозга различают *пластинку крыши* (*четверохолмие*), состоящую из четырех беловатых холмиков: двух верхних (*подкорковые центры зрительного анализатора*) и двух нижних (*подкорковые центры слухового анализатора*). В углублении между верхними холмиками лежит шишковидное тело. От каждого холмика по сторонам к промежуточному мозгу отходят ручки. *Ручка верхнего холмика* направляется к латеральному коленчатому телу; *ручка нижнего холмика* — к медиальному. Четверохолмие — это рефлекторный центр различного рода движений, возникающих главным образом под влиянием зрительных и слуховых раздражений. От ядер этих холмиков берет начало проводящий путь (подкрышечно-спинномозговой), заканчивающийся на клетках передних рогов спинного мозга.

Водопровод среднего мозга (силвиев водопровод) — это узкий канал, который соединяет III и IV желудочки. Сверху его ограничивает пластинка крыши, дно составляет покрывка ножек мозга. Длина водопровода не превышает 2 см. Вокруг водопровода располагается *центральное серое вещество*, в котором заложены реги-

кулярная формация, ядра III и IV пар черепных нервов, а также непарное срединное ядро и ядро среднемозгового пути тройничного нерва.

Перешеек ромбовидного мозга (isthmus rhombencephali) образован верхними мозжечковыми ножками, верхним мозговым парусом и парным треугольником петли. *Верхний мозговой парус* представляет собой тонкую пластинку, расположенную между мозжечком сверху и верхними мозжечковыми ножками по бокам. Последние вместе с верхним мозговым парусом формируют передневерхнюю часть крыши IV желудочка мозга. *Треугольник петли* ограничен спереди ручкой нижнего холмика, сверху и сзади — верхней мозжечковой ножкой, сбоку — латеральной бороздой, имеющейся на наружной поверхности ножки мозга. В толще треугольника петли расположена *латеральная (слуховая) петля*, представляющая собой часть слухового проводящего пути.

Задний мозг

Задний мозг (metencephalon) включает мост, расположенный вентрально, и лежащий позади моста мозжечок.

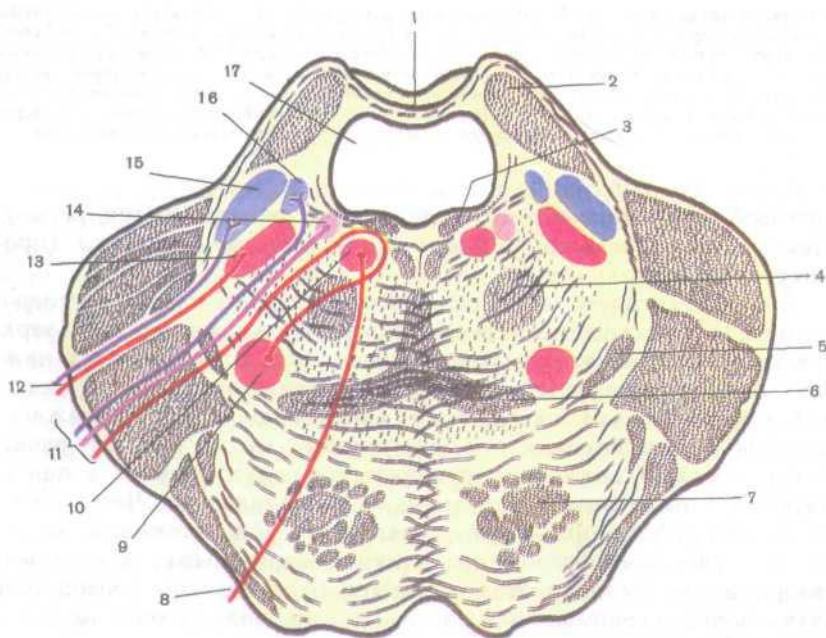


Рис. 219. Поперечный разрез моста на уровне верхнего мозгового паруса:

/ — верхний мозговой парус, 2 — верхняя мозжечковая ножка, 3 — задний продольный пучок, 4 — центральный покрывающий путь, 5 — латеральная петля, 6 — медиальная петля, 7 — пирамидный путь, 8 — отводящий нерв, 9 — ядро лицевого нерва, 10 — ядро отводящего нерва, 11 — лицевой нерв, 12 — тройничный нерв, 13 — двигательное ядро тройничного нерва, 14 — верхнее слонотделительное ядро, 15 — верхнее чувствительное ядро тройничного нерва, 16 — ядро одиночного пути, 17 — IV желудочек

МОСТ

Мост (варолиев мост) (pons) появляется лишь у млекопитающих в связи с развитием плаща головного мозга, у человека он достигает наибольшего развития. Мост выглядит в виде лежащего поперечно утолщенного валика, от латеральной стороны которого справа и слева отходит средняя мозжечковая ножка. Задняя поверхность моста, покрытая мозжечком, участвует в образовании ромбовидной ямки, передняя (прилежащая к основанию черепа) граничит с продолговатым мозгом внизу и ножками мозга вверх. Передняя поверхность поперечно исчерчена в связи с поперечным направлением волокон, которые идут от собственных ядер моста в средние мозжечковые ножки. На передней поверхности моста по средней линии продольно расположена *базиллярная борозда*, к которой прилежит одноименная артерия. На фронтальном разрезе через мост видны две его части: передняя (*основная, базиллярная*) и задняя (*покрышка*) (рис. 219).

Мост состоит из множества нервных волокон, образующих проводящие пути, среди которых находятся клеточные скопления — собственные ядра моста. Проводящие пути передней (базиллярной) части связывают кору большого мозга со спинным мозгом и с корой полушарий мозжечка. В задней части моста (покрышке) проходят *восходящие проводящие пути* и частично *нисходящие*, располагаются *ретикулярная формация, ядра V, VI, VII, VIII пар черепных нервов*. На границе между обеими частями моста лежит *трапецевидное тело*, образованное поперечно идущими волокнами проводящего пути слухового анализатора.

МОЗЖЕЧОК

Все позвоночные животные обладают **мозжечком (cerebellum)**, развитие которого зависит от характера движений. Мозжечок выполняет следующие функции: 1) регулирует позу и мышечный тонус; 2) контролирует выполнение быстрых целенаправленных произвольных движений; 3) направляет медленные целенаправленные движения и координирует их рефлексамии поддержания позы (Р. Шмидт, 1985). Наибольшего развития мозжечок достигает у человека в связи с прямохождением и приспособлением руки к труду. В этой связи у человека сильно развиты полушария (новая часть мозжечка). Мозжечок массой около 120—160 г располагается в задней черепной яме, кзади (дорсальнее) от моста и от верхней (дорсальной) части продолговатого мозга. Сверху над мозжечком нависают затылочные доли полушарий большого мозга, которые отделены от мозжечка поперечной щелью большого мозга. Две выпуклые поверхности мозжечка — верхняя и нижняя — разделены его поперечным задним краем, под которым проходит глубокая горизонтальная щель, начинающаяся в боковых отделах у места вхождения в мозжечок его средних ножек.

В мозжечке различают два полушария и непарную срединную филогенетически старую часть — червь (рис. 220).

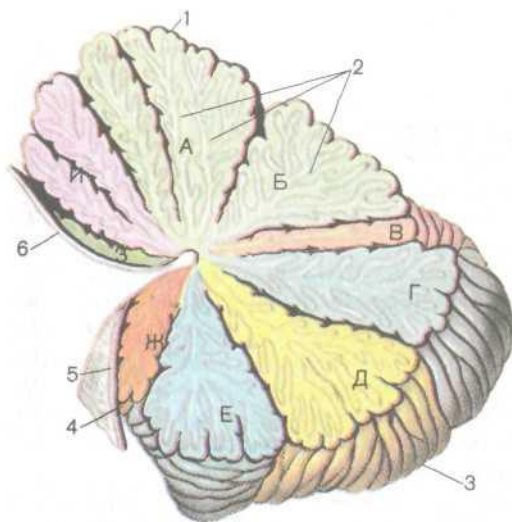


Рис. 220. Мозжечок. Срединный разрез через червь:

A — вершина, *B* — скат, *B* — листок червя, *Г* — бугор, *Д* — пирамида червя, *Е* — язычок червя, *Ж* — узелок, *З* — язычок мозжечка, *И* — центральная долька; 1 — червь, 2 — белые пластинки, 3 — полушарие мозжечка, 4 — сосудистая основа IV желудочка, 5 — нижний мозговой парус, 6 — верхний мозговой парус

Афферентные и эфферентные волокна, связывающие мозжечок с другими отделами, образуют три пары *мозжечковых ножек*: *нижние* направляются к продолговатому мозгу, *средние* — к мосту, *верхние* — к четверохолмию.

Поверхности **полушарий** и **червя** разделяют поперечные параллельные *борозды*, между которыми расположены узкие длинные *листки мозжечка*. Благодаря наличию листков (извилин) его поверхность у взрослого человека составляет в среднем 850 см^2 . В мозжечке различают *переднюю, заднюю* и *клочково-узелковую доли*, отделенные более

глубокими щелями. Группы листков, отделенных более глубокими сплошными бороздами, образуют дольки мозжечка. Борозды мозжечка сплошные и переходят с червя на полушария, поэтому каждая долька червя связана с правой и левой дольками полушарий. Парный *клочок* является наиболее изолированной и филогенетически старой долькой полушария. Клочок с каждой стороны прилежит к вентральной поверхности средней мозжечковой ножки и связан с узелком червя ножкой клочка, переходящей в нижний мозговой парус. Подобно коре полушарий большого мозга, в мозжечке различают следующие отделы в связи с их происхождением в филогенезе: **архиперебеллум** — древний мозжечок, включающий *клочок* и *узелок*; **палеоцеребеллум** — старый мозжечок, в состав которого входят участки червя, соответствующие *передней доле, пирамиды, язычок* и *область возле клочка*; **неоцеребеллум** — самый обширный новый мозжечок, к которому относятся *полушария* и *задние участки червя*.

Мозжечок состоит из серого и белого вещества. *Белое вещество*, проникая между серым, как бы ветвится, образуя белые полосы, напоминая на срединном разрезе фигуру ветвящегося дерева — «дерево жизни» мозжечка.

Кора мозжечка состоит из серого вещества толщиной 1 — 2,5 мм. Кроме того, в толще белого вещества имеются скопления серого — парные ядра. Самое крупное, наиболее новое *зубчатое*

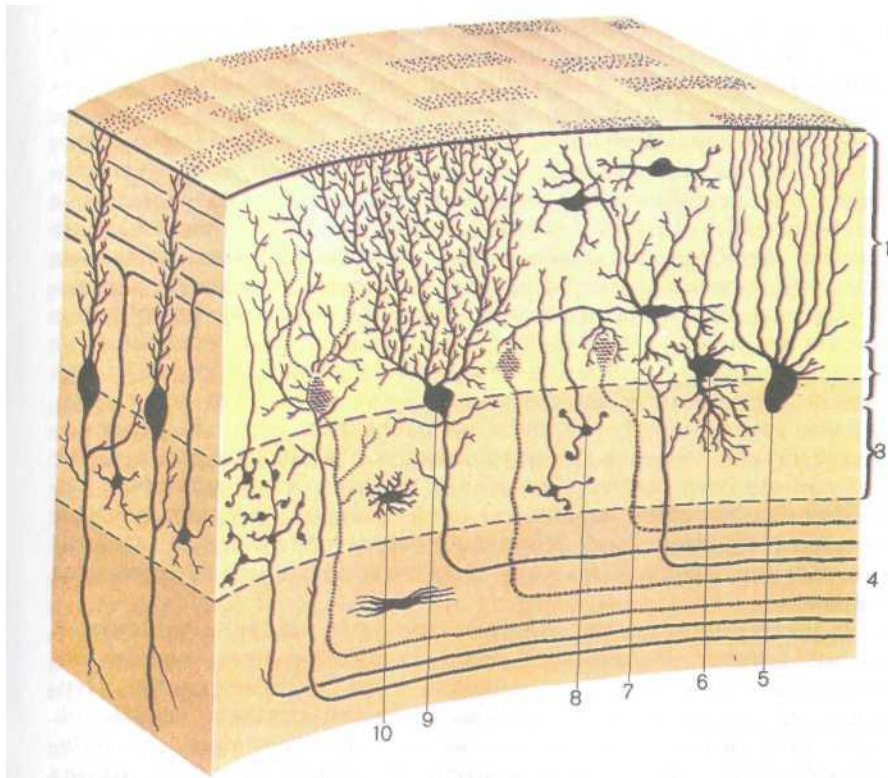


Рис. 221. Схема строения коры мозжечка:

1 — молекулярный слой, 2 — слой грушевидных нейронов, 3 — зернистый слой, 4 — белое вещество, 5 — глиальная клетка с султаном (бергмановское волокно), 6 — большая нервная клетка — зерно (клетка Гольджи), 7 — корзинчатая нервная клетка, <S — малые нейроны-зерна, 9 — ганглиозные нервные клетки (клетки Пуркинье), 10 — астроцит

ядро расположено латерально в пределах полушария мозжечка; медиальнее его — *пробковидное*, еще медиальнее — *шаровидное*, наиболее медиально находится *ядро шатра*.

Каждый *листок (извилина)* мозжечка представляет собой тонкую прослойку белого вещества, покрытого корой (серым веществом) толщиной 1 — 2,5 мм. В коре различают три слоя: наружный — *молекулярный*, средний — *слой грушевидных нейронов (ганглионарный)*, внутренний — *зернистый* (рис. 221). В молекулярном и зернистом слоях залегают в основном мелкие нейроны. Среди них различают мелкие зерновидные нейроны, расположенные в зернистом слое, их количество у человека достигает 10^{10} — 11^{10} . Аксоны зерновидных нейронов направляются в молекулярный слой, где они разделяются Т-образно. Каждая из ветвей длиной 1 — 2 мм проходит параллельно в молекулярном слое, образуя синапсы с дендритами всех типов клеток мозжечка.

В зернистом слое расположены также *большие звездчатые нейроны* (*клетки Гольджи*), аксоны которых образуют синапсы с *клетками-зернами* в этом же слое, а дендриты направляются в молекулярный слой.

Крупные *грушевидные нейроны* (*клетки Пуркинье*) размерами до 40 мкм, расположенные в среднем слое в один ряд, — это эфферентные нейроны коры мозжечка. Количество их у человека достигает 14—15 млн. Грушевидные нейроны уплощены, их обильно ветвящиеся, снабженные многочисленными шипиками дендриты расположены в молекулярном слое в плоскости, перпендикулярной поверхности листка мозжечка. Поэтому их форма в плоскости, через которую проходят дендриты, грушевидная, в перпендикулярной плоскости — веретенообразная. Каждая клетка своими ветвящимися дендритами как бы формирует один слой. Аксоны грушевидных нейронов направляются через белое вещество к ядрам мозжечка, образуя синапсы с их нейронами, а также к вестибулярным ядрам. Остальные нейроны коры мозжечка являются вставочными, ассоциативными, которые передают нервные импульсы грушевидным нейронам. Таким образом, все нервные импульсы, поступающие в кору мозжечка, достигают грушевидных нейронов.

В молекулярном слое залегают три типа клеток: *корзинчатые*, аксоны которых охватывают тела клеток Пуркинье, *звездчатые*, аксоны которых образуют синапсы с дендритами клеток Пуркинье, и, наконец, *клетки Лугаро*, функция которых неизвестна.

В кору мозжечка вступают *лиановидные (лазящие) восходящие двигательные волокна* — отростки нейронов ядер нижних олив, которые, минуя два нижних слоя, проникают в молекулярный. Каждое волокно отдает по одному отростку к 10 — 15 грушевидным волокнам. Каждый отросток образует многочисленные возбуждающие синапсы с дендритами одной клетки Пуркинье. Другой тип волокон — *моховидные волокна*. Они образуют множество возбуждающих синапсов с большим количеством клеток зерен, параллельные волокна которых, в свою очередь, образуют синапсы с остальными клетками. Синаптические клубки округлой или овоидной формы диаметром около 20 мкм образованы концевыми разветвлениями моховидных волокон, разветвлениями дендритов клеток-зерен, синаптическими разветвлениями аксонов клеток Гольджи. Соотношение между количеством клубочков и клеток-зерен составляет 1:5. Все синапсы в клубочке аксодендритические.

Подобно коре больших полушарий, кора мозжечка также устроена по типу вертикальных колонок диаметром около 1 мм, содержащих около 500 грушевидных нейронов, 600 корзинчатых, 50 больших звездчатых, около 3 млн клеток-зерен и около 600 тыс синаптических клубков.

Мозжечок получает из коры полушарий большого мозга, ствола и спинного мозга информацию, которая интегрируется клетками Пуркинье.

Продолговатый мозг

Продолговатый мозг (*medulla oblongata*) является непосредственным продолжением спинного мозга. Нижней его границей считают место выхода корешков I шейного спинномозгового нерва или перекрест пирамид, верхней — задний край моста. Длина продолговатого мозга около 25 мм, форма приближается к усеченному конусу, обращенному основанием вверх. Передняя поверхность разделена *передней срединной щелью*, по бокам которой располагаются *пирамиды*, образованные пучками нервных волокон пирамидных проводящих путей. Эти волокна частично перекрещиваются (*перекрест пирамид*) в глубине описанной щели на границе со спинным мозгом. Сбоку от пирамиды с каждой стороны располагается *олива*, отделенная от пирамиды *передней латеральной бороздой*.

Задняя поверхность продолговатого мозга (рис. 222) разделена *задней срединной бороздой*. По бокам от нее расположены продолжения задних канатиков спинного мозга, которые кверху расходятся, переходя в нижние мозжечковые ножки. Последние ограничивают снизу ромбовидную ямку. *Задний канатик* состоит из двух пучков — *клиновидного* (латеральнее) и *тонкого* (медиальнее), которые вблизи нижнего угла ромбовидной ямки заканчиваются соответствующими бугорками, содержащими клиновидное и тонкое ядра.

Продолговатый мозг построен из белого и серого вещества, последнее представлено ядрами IX—XII пар черепных нервов, олив, ретикулярной формацией, центрами дыхания и кровообращения. Белое вещество образовано длинными и короткими волокнами, составляющими соответствующие проводящие пути.

Ретикулярная формация представляет собой совокупность клеток, клеточных скоплений и соединяющих их нервных волокон, расположенных в стволе мозга (продолговатый мозг, мост и средний мозг) и образующих сеть. Ретикулярная формация связана со всеми органами чувств, двигательными и чувствительными областями коры большого мозга, таламусом и гипоталамусом, спинным мозгом. Она регулирует уровень возбудимости и тонуса различных отделов ЦНС, включая кору большого мозга, участвует в регуляции уровня сознания, эмоций, сна и бодрствования, вегетативных функций, целенаправленных движений. Большинство нейронов ретикулярной формации связаны синапсами с двумя или тремя афферентными волокнами различного происхождения.

Полостью заднего мозга является **IV желудочек (*ventriculus quartus*)**. Это полость ромбовидного мозга, книзу он продолжается в центральный канал спинного мозга, вверху через водопровод мозга соединяется с III желудочком.

Крыша IV желудочка образована *верхним мозговым парусом*, натянутым между верхними мозжечковыми ножками, и *нижним мозговым парусом*, который прикрепляется к ножкам клочка. Со стороны полости IV желудочка к нижнему мозговому парусу

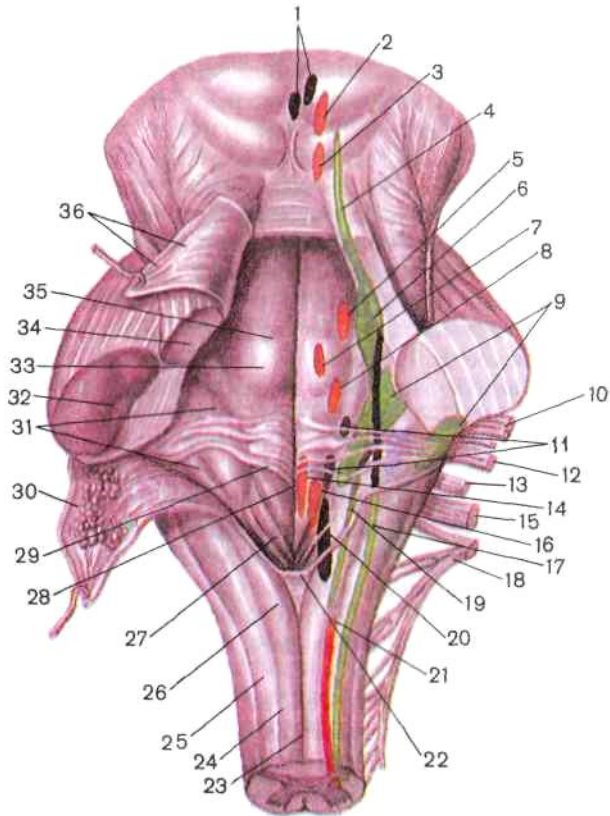


Рис. 222. Задняя поверхность моста и продолговатого мозга, проекция ядер (я.) черепных нервов на ромбовидную ямку:

1 — добавочное (парасимпатическое) ядро (я.) глазодвигательного нерва, 2 — я. глазодвигательного нерва, 3 — я. блокового нерва, 4 — я. среднемозгового пути тройничного нерва, 5 — двигательное я. тройничного нерва, 6 — мостовое я. тройничного нерва, 7 — я. отводящего нерва, 8 — я. лицевого нерва, 9 — я. предверно-улиткового нерва, 10 — корешок лицевого нерва (VII пара), // — верхнее и нижнее слонотделительные я., 12 — предверно-улитковый нерв (VIII пара), 13 — языкоглоточный нерв (IX пара), 14 — я. подъязычного нерва, 15 — блуждающий нерв (X пара), 16 — двойное ядро, 17 — я. спинномозгового пути тройничного нерва, 18 — добавочный нерв (XI пара), 19 — я. одиночного пути, 20 — дорсальное я. блуждающего нерва, 21 — спинномозговое я. добавочного нерва, 22 — задвижка, 23 — задняя срединная борозда, 24 — тонкий пучок, 25 — клиновидный пучок, 26 — бугорок *тонкого* я., 27 — треугольник блуждающего нерва, 28 — срединная борозда ромбовидной ямки, 29 — мозговые полоски, 30 — нижний мозговой парус (отвернут), 31 — предверное поле, 32 — средняя ножка мозжечка, 33 — *лицевой бугорок*, 34 — верхняя ножка мозжечка, 35 — срединное возвышение, 36 — верхний парус мозга (отвернут)

прилежит *сосудистая основа IV желудочка*. Паруса, соединяясь вверху, образуют угол, открытый книзу, который несколько вдается в мозжечок. Через три отверстия в крыше (*срединная* сзади и внизу и две *латеральные апертуры IV желудочка*) полость IV желудочка сообщается с подпаутинным пространством. В толще сосудистой основы IV желудочка имеется его сосудистое сплетение.

Дно IV желудочка благодаря своей форме называется *ромбовидной ямкой*. Она образована задней поверхностью продолговатого мозга и моста. По бокам ямку ограничивают верхние и нижние мозжечковые ножки. *Срединная борозда* делит дно ямки на две симметричные половины. По обоим сторонам борозды видны *медиальные возвышения*, расширяющиеся в середине ямки в правый и левый *лицевые бугорки*. В толще лицевого бугорка залегают *ядро VI пары черепных нервов* (отводящий нерв), глубже и латеральнее — *ядро VII пары* (лицевой нерв). Книзу медиальное возвышение переходит в *треугольник подъязычного нерва*, латеральнее которого находится *треугольник блуждающего нерва*. В треугольниках в толще вещества мозга залегают ядра одноименных нервов. Боковые отделы ромбовидной ямки получили название *вестибулярных полей*, где лежат *слуховые и вестибулярные ядра преддверно-улиткового нерва* (VIII пара черепных нервов). От слуховых ядер отходят к срединной борозде поперечные *мозговые полоски*, располагающиеся на границе между продолговатым мозгом и мостом и являющиеся волокнами проводящего пути слухового анализатора.

В толще ромбовидной ямки залегают ядра **V, VI, VII, VIII, IX, X, XI и XII пар** черепных нервов. Афферентные чувствительные ядра располагаются латерально, медиальнее их — вегетативные, наиболее медиально — двигательные. *Тройничный нерв (V)* имеет четыре ядра: двигательное, чувствительное, мостовое (нижнее) среднемозгового пути и ядро среднемозгового пути тройничного нерва; *отводящий нерв (VI пара)* имеет двигательное ядро; *лицевой нерв (VII пара)* — три ядра: двигательное и чувствительное ядра одиночного пути и парасимпатическое — верхнее слюноотделительное; *преддверно-улитковый нерв (VIII пара)* — две группы ядер: два слуховых (переднее и заднее) улитковых и четыре вестибулярных: медиальное, латеральное, верхнее и нижнее; *языко глот очный нерв (IX пара)* — три ядра: двигательное двойное, общее для IX и X пар, чувствительное ядро одиночного пути (общее для VII, IX, X пар) и парасимпатическое — нижнее слюноотделительное; *блуждающий нерв (X пара)* — три ядра: указанные двигательное двойное и чувствительное, а также парасимпатическое — заднее ядро; *добавочный нерв XI пара* — двигательное ядро; *подъязычный нерв (XII пара)* — одно двигательное ядро. Ядра, не имеющие специальных названий, именуется соответственно нерву.

ПРОВОДЯЩИЕ ПУТИ ГОЛОВНОГО И СПИННОГО МОЗГА

Проводящими путями называют пучки функционально однородных нервных волокон, соединяющие различные центры в центральной нервной системе, занимающие в белом веществе головного и спинного мозга определенное место и проводящие одинаковые импульсы.

Импульсы, возникающие при воздействии на рецепторы, передаются по отросткам нейронов к их телам. Благодаря многочисленным синапсам нейроны контактируют между собой, образуя цепи, по которым нервные импульсы распространяются только в определенном направлении — от рецепторных нейронов через вставочные к эффекторным. Это обусловлено морфофункциональными особенностями синапсов, которые проводят возбуждение только от пресинаптической мембраны к постсинаптической.

По одним цепям нейронов импульс распространяется центростремительно — от места возникновения в коже, слизистых оболочках, органах движения, сосудах к спинному или головному мозгу. По другим цепям нейронов импульс проводится центробежно из мозга на периферию, к рабочему органу — мышце, железе. В процессе эволюции и прогрессирующего развития центральной нервной системы строение рефлекторных дуг усложнилось. Возникли сложные рефлекторные дуги, образованные нейронами, расположенными в вышележащих сегментах спинного мозга, в базальных ядрах головного мозга и в коре большого мозга. Отростки нейронов направляются из спинного мозга к различным структурам головного мозга, а от них в обратном направлении к спинному и образуют пучки, соединяющие между собой нервные центры. Эти пучки и составляют проводящие пути.

В спинном и головном мозге выделяют три группы нервных волокон: ассоциативные, комиссуральные и проекционные.

Ассоциативные нервные волокна (короткие и длинные) соединяют между собой группы нейронов (нервные центры), расположенные в одной половине мозга. *Короткие* (внутридолевые) соединяют близлежащие участки серого вещества и располагаются, как правило, в пределах одной доли мозга. Среди них выделяют *дугообразные волокна большого мозга*, которые соединяют между собой серое вещество соседних извилин и не выходят за пределы коры (*интракортикальные*), и *экстракортикальные*, проходящие в белом веществе полушария. *Длинные* (междолевые) ассоциативные пучки соединяют между собой участки серого вещества, расположенные на значительном расстоянии друг от друга, обычно в различных долях. К ним относятся *верхний продольный пучок*, соединяющий кору лобной доли с теменной и затылочной; *нижний продольный пучок*, связывающий серое вещество височной доли с затылочной; *крючковидный пучок*, соединяющий кору в области лобного полюса с передней частью височной доли.

В спинном мозге ассоциативные волокна связывают между

собой нейроны, расположенные в различных сегментах, и образуют *собственные пучки спинного мозга* (межсегментарные пучки), которые располагаются вблизи серого вещества. Короткие пучки перекидываются через 2—3 сегмента, длинные соединяют далеко отстоящие друг от друга сегменты спинного мозга.

Комиссуральные (**спаечные**) **нервные волокна** связывают аналогичные центры (серое вещество) правого и левого полушарий большого мозга, образуя мозолистое тело, спайку свода и переднюю спайку. *Мозолистое тело* соединяет между собой новые, более молодые отделы коры большого мозга правого и левого полушарий, в которых волокна расходятся веерообразно, образуя лучистость мозолистого тела. Передние пучки волокон, проходящие в колене и клюве мозолистого тела, соединяют кору передних отделов лобных долей, образуя «лобные щипцы». Кору затылочных и задних отделов теменных долей большого мозга соединяют пучки волокон, проходящие в валике мозолистого тела. Они образуют так называемые *затылочные щипцы*. Волокна, проходящие в центральных отделах мозолистого тела, связывают кору центральных извилин, теменных и височных долей полушарий большого мозга. В *передней спайке* проходят волокна, соединяющие между собой участки коры височных долей обоих полушарий, принадлежащие обонятельному мозгу. Волокна спайки свода проходят между участками серого вещества гиппокампов и височных долей обоих полушарий.

Проекционные нервные волокна (проводящие пути) подразделяются на восходящие и нисходящие. Восходящие связывают спинной мозг с головным, а также ядра мозгового ствола с базальными ядрами и корой большого мозга, нисходящие идут в обратном направлении (табл. 65).

Восходящие проекционные пути афферентные, чувствительные. По ним к коре большого мозга поступают нервные импульсы, возникшие в результате воздействия на организм различных факторов внешней среды, включая импульсы, идущие от органов чувств, опорно-двигательного аппарата, внутренних органов и сосудов. В зависимости от этого восходящие проекционные пути делятся на три группы.

1. **Экстероцептивные пути** несут импульсы от кожного покрова (болевые, температурные, осязание и давления), от органов чувств (зрения, слуха, вкуса, обоняния). *Проводящий путь болевой и температурной чувствительности (латеральный спинно-таламический путь)* состоит из трех нейронов (рис. 223). Рецепторы *первого* (чувствительного) *нейрона*, воспринимающие указанные раздражения, располагаются в коже и слизистых оболочках, а его тело лежит в спинномозговом узле. Центральный отросток в составе заднего корешка направляется в **задний рог** спинного мозга и заканчивается синапсом на клетках **второго** нейрона. Все аксоны *вторых нейронов*, тела которых лежат в **заднем роге**, через переднюю серую спайку переходят на противоположную сторону спинного мозга, входят в боковой канатик, включаются в состав лате-

Т а б л и ц а 65. Проводящие пути головного и спинного мозга

Проводящие пути	I нейрон	II нейрон	Белое вещество спинного и головного мозга	III нейрон	Корковый конец (окончание проводящего пути)
Восходящие проекционные пути (чувствительные)					
Экстероцептивные пути					
Латеральный спинно-таламический путь (tractus spinothalamicus lateralis), путь болевой и температурной чувствительности	Тела нейронов (псевдоуниполярных клеток) спинномозговых узлов; периферические отростки — в составе спинномозговых нервов; рецепторы — в коже и слизистых оболочках; центральные отростки в составе задних корешков спинномозговых нервов направляются в задний рог	Тела нейронов в заднем роге спинного мозга, их аксоны переходят на противоположную сторону через переднюю серую спайку в боковой канатик спинного мозга	Аксоны II нейрона проходят в боковом канатике спинного мозга, продолговатом мозге (кзади ядра оливы), по крышке моста и среднего мозга — у наружного края медиальной петли	Тела нейронов — в заднелатеральном ядре таламуса, их отростки проходят через заднюю ножку внутренней капсулы, в составе лучистого венца направляются к коре полушария (тала-мотеменные волокна)	Аксоны III нейрона образуют синапсы с нейронами 4-го слоя коры постцентральной извилины (внутренняя зернистая пластинка)
Передний спинно-таламический путь [tractus spinothalamicus ventralis (anterior)], путь осязания и давления — тактильная чувствительность	То же	Тела нейронов — в заднем роге спинного мозга, большинство аксонов переходят на противоположную сторону через переднюю серую спайку в передний канатик спинного мозга	Аксоны II нейрона проходят в переднем канатике спинного мозга (часть волокон в составе заднего канатика спинного мозга), продолговатом мозге, где присоединяются к волокнам медиальной петли	То же	То же
Проприоцептивные пути					
Путь проприоцептивной чувствительности коркового направления — тонкий и клиновидный пучки (пучки Голля и Бурдаха) (tractus bulbothalamicus — BNA)	Тела нейронов (псевдоуниполярных клеток) спинномозговых узлов; периферические отростки — в составе спинномозговых нервов; рецепторы — в мышцах, сухожилиях, суставных капсулах, связках; центральные отростки в составе задних корешков спинномозговых нервов направляются в задний канатик, минуя задний рог	Тела нейронов — в ядрах тонкого и клиновидного пучков продолговатого мозга, аксоны переходят на противоположную сторону в межolivном слое продолговатого мозга, образуют перекрест медиальных петель	Аксоны II нейронов образуют волокна медиальной петли, которые проходят через покрывку моста между пучками трапециевидного тела, через покрывку среднего мозга и направляются в таламус. Часть аксонов II нейронов разделяется на два пучка: один пучок образует задние наружные дугообразные мозжечковые волокна, которые идут в кору червя мозжечка своей стороны; передние наружные дуговые волокна проходят на противоположную сторону и через нижнюю мозжечковую ножку идут в кору червя мозжечка	Аксоны II нейрона (волокна медиальной петли) образуют синапсы с нейронами заднелатерального ядра таламуса; отростки проходят через заднюю ножку внутренней капсулы и в составе лучистого венца направляются к коре	Аксоны III нейрона образуют синапсы с нейронами 4-го слоя коры постцентральной извилины (внутренняя зернистая пластинка)
Задний спинно-мозжечковый путь (пучок Флексига) мозжечкового направления [tractus spinocerebellaris dorsalis (posterior)]	Тела нейронов (псевдоуниполярных клеток) спинномозговых узлов; периферические отростки — в составе спинномозговых нервов; рецепторы — в мышцах, сухожилиях,	Тела нейронов грудного ядра спинного мозга (столб Кларка) лежат в медиальной части основания заднего рога	Аксоны II нейронов проходят в задней части бокового канатика спинного мозга своей стороны, поднимаются вверх, через нижнюю мозжечковую ножку направляются в мозжечок		Аксоны II нейронов образуют синапсы с клетками коры червя мозжечка (задненижние отделы)

Проводящие пути	I нейрон	II нейрон	Белое вещество спинного и головного мозга	III нейрон	Корковый конец (окончание проводящего пути)
Передний спинно-мозжечковый путь (пучок Говерса) [tractus spinocerebellaris ventralis' (anterior)]	суставных капсулах, связках; центральные отростки в составе задних корешков спинномозговых нервов направляются в задний рог Тела нейронов (псевдоуниполярных клеток) спинномозговых узлов; периферические отростки — в составе спинномозговых нервов; рецепторы — в мышцах, сухожилиях, суставных капсулах; центральные отростки в составе задних корешков спинномозговых нервов направляются в задний рог	Тела нейронов лежат в центральном промежуточном (сером) веществе спинного мозга; аксоны переходят на противоположную сторону через переднюю серую спайку, в переднюю часть бокового канатика	Аксоны II нейрона проходят в боковом канатике спинного мозга противоположной стороны, поднимаются вверх до уровня перешейка ромбовидного мозга, где образуют второй перекрест и возвращаются на свою сторону, через верхнюю мозжечковую ножку направляются в мозжечок		Аксоны II нейронов образуют синапсы с клетками коры червя мозжечка (передневерхние отделы)

Нисходящие проекционные пути (двигательные)

Проводящие пути	I нейрон	Белое вещество головного мозга	Место перекреста путей	Белое вещество спинного мозга	II нейрон	Корешки нервов
Корково-ядерный путь (tractus corticonucearis), управляет осознанными движениями мышц головы	Большие пирамидные нейроны (5-й слой коры большого мозга) нижней трети предцентральной извилины	Аксоны больших пирамидных нейронов спускаются к внутренней капсуле, проходят через ее колена, основание ножки мозга (медиальная часть пирамидных путей)	Пирамидные пути В среднем мозге, мосту и продолговатом мозге переходят на противоположную сторону к двигательным ядрам черепных нервов		Клетки двигательных ядер III, IV (средний мозг), V, VI, VII, (мост), IX, X, XI, XII (продолговатый мозг) пар черепных нервов	Аксоны II нейронов образуют двигательные корешки соответствующих черепных нервов
Латеральный и передний корково-спинномозговые пути [tractus corticospinales (pyramidales) lateralis et ventralis (anterior)], управляет осознанными движениями мышц туловища и конечностей	Большие пирамидные нейроны (5-й слой коры большого мозга) средней и верхней трети предцентральной извилины	Аксоны больших пирамидных клеток проходят через переднюю часть задней ножки внутренней капсулы (позади волокон корково-ядерного пути), основание ножки мозга (латеральнее волокон корково-ядерного пути) и мост в пирамиды продолговатого мозга	Волокна латерального корково-спинномозгового пути переходят на противоположную сторону на границе продолговатого мозга и спинного (перекрест пирамид) Волокна переднего корково-спинномозгового пути переходят на противоположную сторону через белую спайку спинного мозга на уровне окончания волокон на клетках ядер передних столбов (спинного мозга (посегментно))	Волокна латерального спинномозгового пути после перекреста идут в составе бокового канатика спинного мозга; волокна переднего корково-спинномозгового пути из пирамид спускаются в составе переднего канатика спинного мозга своей стороны	Волокна образуют синапсы с двигательными нейронами ядер передних рогов спинного мозга (передний путь заканчивается в шейных и грудных сегментах спинного мозга); аксоны II нейронов образуют передние (двигательные) корешки спинномозговых нервов	

Проводящие пути	I нейрон	Белое вещество головного мозга	Место перекреста путей	Белое вещество спинного мозга	II нейрон	Корешки нервов
Экстрапирамидные пути						
<p>Красноядерно-спинномозговой путь (пучок Монакова) (tractus rubrospinalis), поддерживает тонус скелетных мышц и управляет автоматическими привычными движениями</p> <p>Преддверно(вестибуло)-спинномозговой путь (пучок Левенталя) (tractus vestibulospinalis), поддерживает равновесие тела и головы в пространстве, обеспечивает установочные реакции тела при нарушении равновесия</p> <p>Ретикулярно-спинномозговой путь (tractus reticulospinalis), поддерживает тонус скелетных мышц, регулирует состояние спинномозговых вегетативных центров</p>	<p>Нейроны красного ядра среднего мозга</p> <p>Нейроны латерального (Дейтерса) и нижнего вестибулярных ядер продолговатого мозга и моста (преддверно-улитковый нерв)</p> <p>Нейроны ретикулярной формации ствола мозга (промежуточное ядро Кахаля, ядро эпителиамической — задней спайки (Даркше-вича)</p>	<p>Аксоны нейронов красных ядер проходят через покрывку мозжечка, покрывку моста и продолговатый мозг</p> <p>Аксоны нейронов вестибулярных ядер проходят в продолговатом мозге</p> <p>Аксоны нейронов ядер проходят через средний мозг, мост, продолговатый мозг</p>	<p>Аксоны нейронов красных ядер переходят на противоположную сторону (перекрест Фореля) в среднем мозге</p> <p>Аксоны нейронов промежуточного ядра не перекрещиваются; аксоны клеток ядра эпителиамической спайки проходят на противоположную сторону через эпителиамическую (заднюю) спайку</p>	<p>В составе бокового канатика спинного мозга (противоположной стороны)</p> <p>В составе переднего канатика спинного мозга на границе с боковым (своей стороны)</p> <p>Аксоны нейронов ретикулярной формации и промежуточного ядра проходят в составе переднего канатика СПИННОГО мозга своей стороны; аксоны нейронов ядра эпителиамической (задней) спайки — в составе переднего</p>	<p>Волокна образуют синапсы с двигательными нейронами ядер передних рогов спинного мозга</p> <p>То же</p>	<p>Аксоны II нейронов образуют передние (двигательные) корешки спинномозговых нервов</p> <p>То же</p>
Тектоспинальный путь— (tractus tectospinalis), осуществляет связи четверохолмия со спинным мозгом, передает влияние подкорковых центров зрения и слуха на тонус скелетной мускулатуры, защитные рефлексы	Нейроны ядер верхних и нижних холмиков четверохолмия среднего мозга	Аксоны нейронов ядер проходят через мост, продолговатый мозг	Аксоны нейронов ядер переходят на противоположную сторону под водопроводом мозга — фонтановидный (мейнертовский) перекрест	канатика противоположной стороны Аксоны нейронов ядер проходят в составе переднего канатика спинного мозга противоположной стороны		
Корково-мостомозжечковый путь (tractus corticopontocerebellaris), управляет функциями мозжечка, участвующего в координации движений головы, туловища и конечностей	Нейроны коры лобной, височной, теменной и затылочной долей	Аксоны нейронов лобной доли (лобно-мостовые — пучок Арнольда) проходят через переднюю ножку внутренней капсулы; аксоны нейронов височной, теменной и затылочной долей (теменно-височно-затылочномостовые — пучок Гюрка) проходят через заднюю ножку внутренней капсулы	Аксоны II нейронов (ядер основания моста) переходят на противоположную сторону (поперечные волокна моста) через среднюю мозжечковую ножку следуют в полушарие мозжечка противоположной стороны		Аксоны образуют синапсы с нейронами ядер основания моста своей стороны	

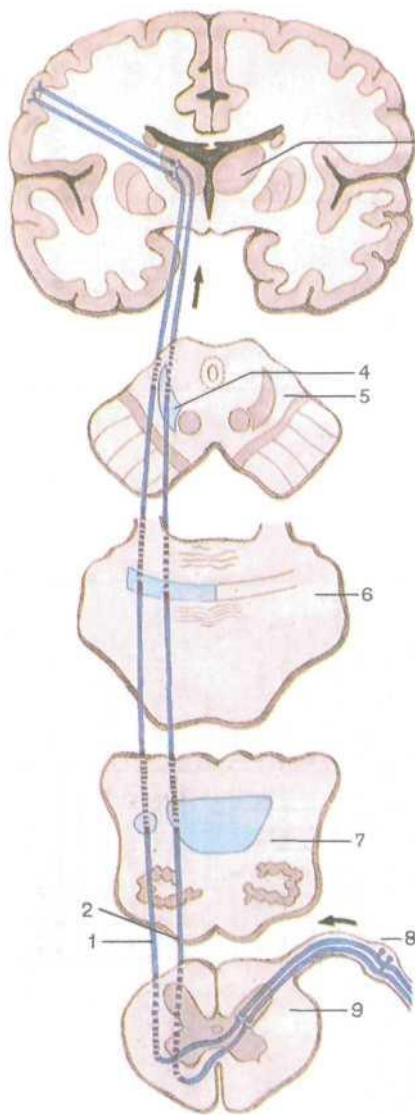


Рис. 223. Проводящие пути болевой и температурной чувствительности, осязания и давления (схема):

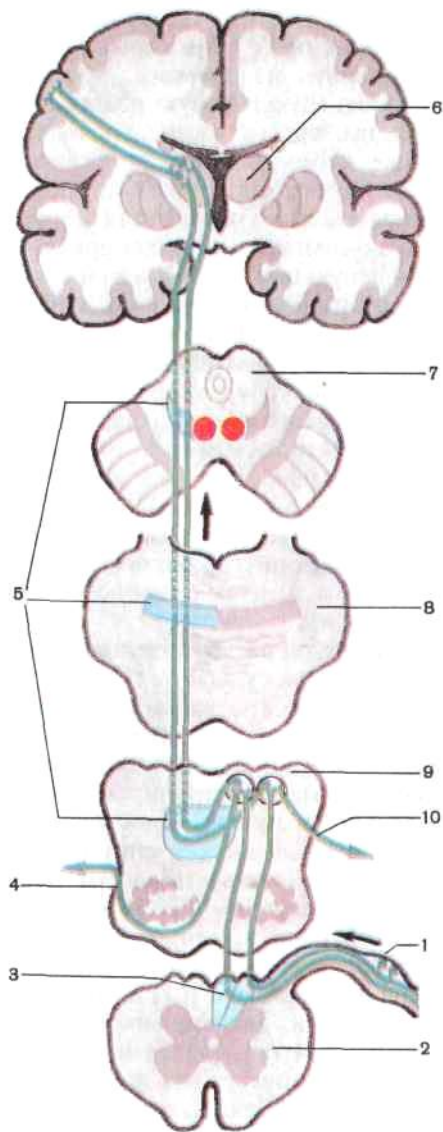
1 — латеральный спинно-таламический путь, 2 — передний спинно-таламический путь, 3 — таламус, 4 — медиальная петля, 5 — поперечный разрез среднего мозга, 6 — поперечный разрез моста, 7 — поперечный разрез продолговатого мозга, 8 — спинномозговой узел, 9 — поперечный разрез спинного мозга; стрелками показано направление движения нервных импульсов

рального спинно-таламического пути, который поднимается в продолговатый мозг, проходит в покрывке моста и в покрывке среднего мозга. Аксоны заканчиваются, образуя синапсы на клетках, расположенных в таламусе (*III нейрон*). Аксоны этих клеток направляются к внутренней зернистой пластинке коры (*IV слой*) постцентральной извилины, где находится корковый конец анализатора общей чувствительности.

Проводящий путь осязания и давления (передний спинно-таламический путь) несет импульсы от кожи, где лежат рецепторы, воспринимающие указанные раздражения, к клеткам коры постцентральной извилины. Ход волокон *первого нейрона* этого пути аналогичен предыдущему. Большинство аксонов *второго нейрона* также переходят на противоположную сторону спинного мозга через переднюю спайку, входят в передний канатик и в его составе следуют вверх, к тем же структурам головного мозга, что и латеральный спинно-таламический путь. Не все волокна, несущие импульсы осязания и давления, переходят в спинном мозге на противоположную сторону. Часть их идет в составе заднего канатика спинного мозга вместе с аксонами проводящего пути проприоцептивной чувствительности коркового направления.

2. Проприоцептивные пути проводят импульсы от мышц, сухожилий, суставных капсул, связок, они несут информацию о положении частей тела, объеме движений. *Проводящий путь проприоцептивной чувствительности*

тельности коркового на правления несет импульсы мышечно-суставного чувства к коре постцентральной извилины (рис. 224). Рецепторы первого нейрона, расположенные в мышцах, сухожилиях, суставных капсулах, связках, воспринимают сигналы о состоянии опорно-двигательного аппарата в целом, мышечном тоне, степени растяжения сухожилий. Проприцептивная чувствительность позволяет человеку оценивать положение частей своего тела в пространстве, анализировать собственные сложные движения и дает возможность проводить целенаправленную их коррекцию. Тела *первого нейрона* этого пути также лежат в спинномозговом узле. Их аксоны в составе заднего корешка, не входя в задний рога, направляют ся в задний канатик, где образуют *тонкий и клиновидный пучки*. Эти пучки следуют вверх в продолговатый мозг к *тонкому и клиновидному ядрам*, где заканчиваются синапсами на телах *вторых нейронов*. Аксоны вторых нейронов, выходящие из этих ядер, переходят на противоположную сторону, образуя *медиальную петлю*. Затем волокна медиальной петли проходят через покрывку моста и покрывку среднего мозга и заканчиваются в таламусе синапсами на телах *третьих нейронов*. Аксоны последних направ-



Р и с. 224. Проводящий путь проприоцептивной чувствительности коркового направления (схема):

1 — спинномозговой узел, 2 — поперечный разрез спинного мозга, 3 — задний канатик спинного мозга, 4 — передние наружные дугообразные волокна, 5 — медиальная петля, 6 — таламус, 7 — поперечный разрез среднего мозга, 8 — поперечный разрез моста, 9 — поперечный разрез продолговатого мозга, 10 — задние наружные дугообразные волокна; стрелками показано направление движения нервных импульсов

ляются в *кору постцентральной извилины*, где образуют синапсы с нейронами IV слоя коры. Другая часть волокон вторых нейронов по выходе из тонкого и клиновидного ядер направляется в нижнюю мозжечковую ножку и заканчивается в *коре червя* своей стороны, третья часть переходит на противоположную сторону и также через нижнюю мозжечковую ножку направляется к коре червя противоположной стороны. Они несут проприоцептивные импульсы к мозжечку для коррекции подсознательных движений опорно-двигательного аппарата. Кроме описанного имеются проприоцептивные *передний* и *задний спинно-мозжечковые пути*, которые несут в мозжечок информацию о состоянии опорно-двигательного аппарата и двигательных центров спинного мозга.

3. Интероцептивные пути проводят импульсы от внутренних органов, сосудов, тканей организма. Их рецепторы (механо-, баро-, хемо-) воспринимают информацию о состоянии гомеостаза (интенсивности обменных процессов, химическом составе крови и лимфы, давлении в сосудах и т. д.).

В кору большого мозга поступают импульсы по прямым восходящим чувствительным путям и из подкорковых центров. Кора (при участии сознания) управляет двигательными функциями организма непосредственно через пирамидные пути (произвольные движения).

Нисходящие двигательные пути являются эфферентными. Они проводят импульсы от коры большого мозга и подкорковых центров к нижележащим отделам центральной нервной системы — к ядрам мозгового ствола и к двигательным ядрам передних рогов спинного мозга. Эти пути подразделяются на две группы: пирамидные и экстрапирамидные. Первые являются главными двигательными путями. Они несут через соответствующие двигательные ядра головного и спинного мозга импульсы из коры большого мозга к скелетным мышцам головы, шеи, туловища, конечностей. Вторые несут импульсы от подкорковых центров и различных отделов коры к двигательным ядрам черепных и спинномозговых нервов, затем к мышцам, а также другим нервным центрам ствола головного мозга и к спинному мозгу.

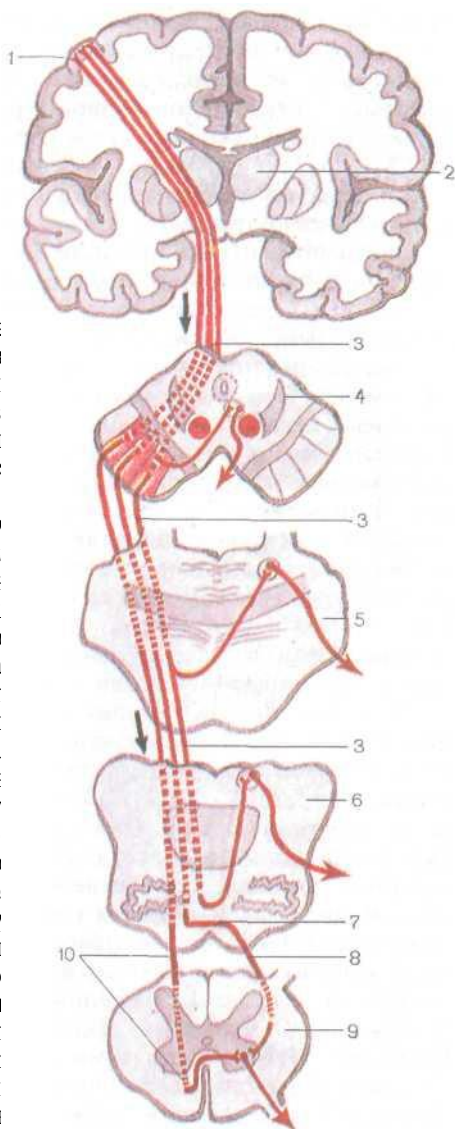
Главный двигательный, или пирамидный, путь представляет собой систему нервных волокон, по которым произвольные двигательные импульсы от пирамидной формы нероцитов (пирамидных клеток Беца), расположенных в коре предцентральной извилины (V слой), направляются к двигательным ядрам черепных нервов и передним рогам спинного мозга, а от них к скелетным мышцам. В зависимости от направления и расположения волокон пирамидный путь делится на две части: корково-ядерный путь, идущий к ядрам черепных нервов, и корково-спинномозговой путь. В последнем выделяют латеральный и передний корково-спинномозговые (пирамидные) пути, идущие к ядрам передних рогов спинного мозга (рис. 225).

Корково-ядерный путь представляет собой пучок аксонов гигантопирамидных клеток, залегающих в нижней трети *пред-*

центральной извилины, которые проходят через колена внутренней капсулы, основные ножки мозга. Волокна корково-ядерного пути переходят на противоположную сторону к двигательным ядрам черепных нервов: III и IV пар — в среднем мозге; V, VI, VII — в мосту; IX, X, XI и XII — в продолговатом мозге, где и заканчиваются сами на их нейронах. Аксоны двигательных нейронов указанных ядер выходят из головного мозга в составе соответствующих черепных нервов и направляются к скелетным мышцам головы и шеи.

Латеральный и передний корво-спинномозговые (пирамидные) пути начинаются от пирамидной формы нейроцитов (клеток Бека) расположенных в V слое коры средней и верхней трети переднецентральной извилины. Аксоны этих клеток направляются к внутренней капсуле, проходят через переднюю часть ее задней ножки, затем основную ножку мозга и моста, переходя в продолговатый мозг, образуя пирамиду. На границе продолговатого мозга со спинным мозгом переходит на противоположную сторону на границе продолговатого мозга со спинным. Затем волокна продолжают в боковой канале спинного мозга (латеральный корво-спинномозговой путь) и постепенно заканчиваются в передних рогах спинного мозга синапсами на двигательных клетках (корешковых нейронах) передних рогов.

Волокна корво-спинномозгового пути, не переходящие на противоположную сторону на границе продолговатого мозга со спинным, спускаются вниз в составе переднего канатика спинного моз-



Р и с. 225. Пирамидные пути (схема):

1 — переднецентральная извилина, 2 — таламус, 3 — корково-ядерный путь, 4 — поперечный разрез среднего мозга, 5 — поперечный разрез моста, 6 — поперечный разрез продолговатого мозга, 7 — перекрест пирамид, 8 — латеральный корво-спинномозговой путь, 9 — поперечный разрез спинного мозга, 10 — передний корво-спинномозговой путь; стрелками показано направление движения нервных импульсов

га, образуя передний корково-спинномозговой путь. Они посегментно переходят на противоположную сторону через белую спайку спинного мозга и заканчиваются синапсами на двигательных (корешковых) нейронитах передних рогов противоположной стороны спинного мозга. Аксоны клеток передних рогов выходят из спинного мозга в составе переднего корешка и, являясь частью спинномозговых нервов, иннервируют скелетные мышцы. Итак, все пирамидные пути являются перекрещенными.

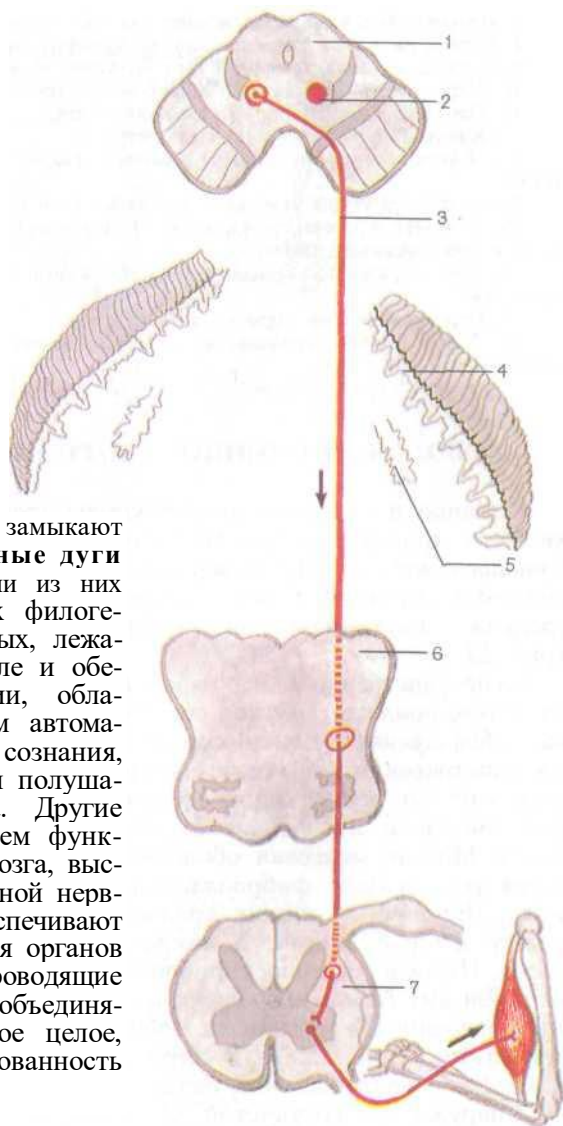
Экстрапирамидные проводящие пути являются филогенетически более старыми, чем пирамидные. Они имеют множество связей со стволом мозга и с корой большого мозга, которая управляет экстрапирамидной системой. В связи с этим общим началом экстрапирамидных путей можно считать кору полушарий большого мозга, а местом, где они оканчиваются, — двигательные ядра мозгового ствола и передних рогов спинного мозга. Влияние коры большого мозга осуществляется через ряд образований: мозжечок, красные ядра, ретикулярную формацию, связанную с таламусом и полосатым телом, через вестибулярные ядра. Одной из функций красного ядра является поддержание мышечного тонуса, необходимого для произвольного удержания тела в равновесии. Данное ядро, в свою очередь, получает импульсы из коры большого мозга, из мозжечка. От красного ядра нервные импульсы направляются в двигательные ядра передних рогов спинного мозга (красноядерно-спинномозговой путь) (рис. 226).

В осуществлении координации движений человека при нарушении равновесия важную роль играет *преддверно-спинномозговой путь*, который связывает вестибулярные ядра с передними рогами спинного мозга. *Первый нейрон* залегает в указанных ядрах **VIII** пары черепных нервов. Они связаны с мозжечком и посредством заднего продольного пучка с двигательными ядрами III, IV, VI пар черепных нервов. Это обеспечивает сохранение положения глазного яблока при движениях головы и шеи. Аксоны первых нейронов преддверно-спинномозгового пути спускаются в составе переднего канатика спинного мозга и заканчиваются синапсами на двигательных клетках передних рогов спинного мозга. Нейроны ретикулярной формации обеспечивают связь преддверно-спинномозгового пути с базальными ядрами.

Кора большого мозга управляет функциями мозжечка, участвующего в координации движений, через мост по *кортико-мосто-мозжечковому пути*. Тела клеток *первых нейронов* лежат в коре лобной, височной, теменной и затылочной долей. Их аксоны заканчиваются синапсами на клетках собственных ядер моста своей стороны (*вторые нейроны*). Аксоны этих нейронов образуют пучки поперечных волокон моста, которые переходят на противоположную сторону и через среднюю мозжечковую ножку направляются в полушарие мозжечка противоположной стороны. Мозжечок связан с красными ядрами и вестибулярным аппаратом. Таким образом, **проводящие пути головного и спинного мозга устанавливают связи между афферентными и эфферентными (эффек-**

Рис. 226. Красноядерно-спинномозговой путь (схема):

/ — разрез среднего мозга, 2 — красное ядро, 3 — краснойдерно-спинномозговой путь, 4 — кора мозжечка, 5 — зубчатое ядро, 6 — разрез продолговатого мозга, 7 — разрез спинного мозга; стрелками показано направление движения нервных импульсов



торными) центрами, замыкают сложные рефлекторные дуги в теле человека. Одни из них замыкаются на ядрах филогенетически более старых, лежащих в мозговом стволе и обеспечивающих функции, обладающие определенным автоматизмом, без участия сознания, хотя и под контролем полушарий большого мозга. Другие замыкаются с участием функций коры большого мозга, высших отделов центральной нервной системы и обеспечивают произвольные действия органов и систем органов. Проводящие пути функционально объединяют организм в единое целое, обеспечивают согласованность его действий.

Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Как называются борозды на поверхности спинного мозга? Что они разделяют?
2. Что называют сегментом спинного мозга?
3. Какие части выделяют в сером веществе спинного мозга?
4. Какие проводящие пути располагаются в каждом из канатиков спинного мозга?
5. Перечислите основные отделы головного мозга.
6. Укажите (назовите) границы между отделами головного мозга.

7. Назовите борозды, разделяющие доли полушарий большого мозга.
8. Перечислите слои коры полушария большого мозга.
9. Ядра каких анализаторов в коре большого мозга вы знаете?
10. Перечислите базальные (подкорковые) узлы большого мозга.
11. Перечислите части промежуточного мозга.
12. Какие ядра гипоталамуса вы знаете?
13. Какие скопления серого вещества (ядра) располагаются в среднем мозге?
14. Какие структуры относят к перешейку ромбовидного мозга?
15. Опишите заднюю (дорсальную) и переднюю (вентральную) поверхности моста и продолговатого мозга.
16. Чем образована крыша четвертого желудочка? Какие в ней имеются отверстия?
17. Перечислите слои коры мозжечка.
18. Какие группы проводящих путей вы знаете? Перечислите их, приведите примеры.

ОБОЛОЧКИ СПИННОГО И ГОЛОВНОГО МОЗГА

Спинной и головной мозг покрыты тремя оболочками мезенхимного происхождения. Оболочки головного мозга в области большого затылочного отверстия продолжают в одноименные оболочки спинного мозга: наружная — твердая оболочка мозга; средняя — паутинная; внутренняя — мягкая оболочка мозга (рис. 227).

Непосредственно к наружной поверхности мозга, головного и спинного, прилежит **мягкая сосудистая оболочка (*pia mater*)**, тонкая, образованная рыхлой соединительной тканью, богатой тонкими эластическими и коллагеновыми волокнами и кровеносными сосудами. От нее отходят соединительнотканые волокна, которые вместе с кровеносными сосудами проникают в вещество мозга. Мягкая мозговая оболочка содержит один или несколько слоев уплощенных фибробластов, плотно прилегающих к ткани мозга. Единичные тонкие коллагеновые фибриллы расположены между фибробластами, а также между последними и тканью мозга. Непосредственно к фибробластам мягкой мозговой оболочки прилежит *базальная мембрана*, за которой следует *поверхностная пограничная мембрана*, образованная ножками отростков астроцитов (рис. 228). В периваскулярных зонах встречаются макрофаги, прилежащие к базальной мембране.

Кнаружи от сосудистой оболочки располагается **паутинная оболочка (*arachnoidea*)**, образованная тонким слоем бедной сосудами рыхлой волокнистой соединительной ткани. В паутинной оболочке выделяют *клеточную мембрану* и *перекладки (трабекулы)*. Клеточная мембрана содержит 5—8 слоев уплощенных тесно прилежащих друг к другу фибробластов. Межклеточные контакты герметизируют субарахноидальное пространство, препятствуя просачиванию спинномозговой жидкости в субдуральное пространство. Паутинная и мягкая мозговые оболочки связаны между собой трехмерной сетью соединительнотканых перекладок, образованных тонкими коллагеновыми и эластическими воло-

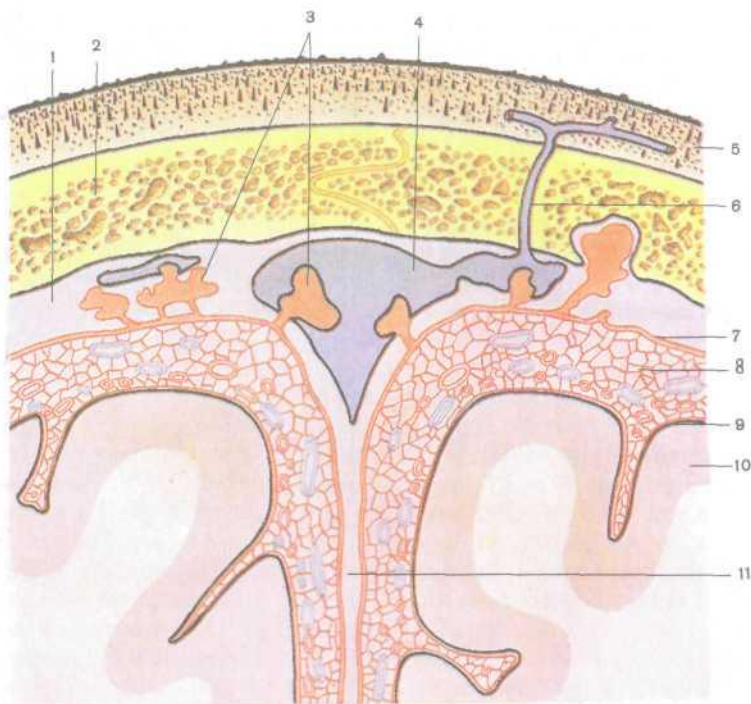


Рис. 227. Схема взаимоотношений оболочек мозга и верхнего сагиттального синуса со сводом черепа и поверхностью головного мозга. Фронтальный разрез:

1 — твердая оболочка головного мозга, 2 — свод черепа, 3 — грануляции паутинной оболочки, 4 — верхний сагиттальный синус, 5 — кожа, 6 — эмиссарная вена, 7 — паутинная оболочка головного мозга, 8 — подпаутинное пространство, 9 — мягкая оболочка головного мозга, 10 — головной мозг, 11 — серп большого мозга

нами, между которыми залегают отростчатые фибробласты, связанные между собой с помощью десмосом. Паутинная оболочка не проникает в щели и борозды мозга.

Между веществом мозга, покрытым мягкой оболочкой, и паутинной оболочкой находится **подпаутинное (субарахноидальное) пространство** шириной 120—140 мкм, заполненное спинномозговой жидкостью. В субарахноидальном пространстве между трабекулами проходят покрытые ретикулярными волокнами кровеносные сосуды. Сосуды, окруженные выростами субарахноидального пространства (каналы Вирхова — Робина), выстланные мягкой мозговой оболочкой, проникают в ткань мозга. По мере уменьшения калибра сосудов окружающий его слой волокон истончается. Капилляры полностью лишены этого покрытия, но отделены от ткани мозга внутренней глиальной мембраной. **Периваскулярное пространство**, окружающее более крупные сосуды (отсутствующее вокруг капилляров) и содержащее спинномозговую жидкость, сообщается с подпаутинным, вернее, периваскулярное пространство является частью подпаутинного. В нижней части позвоночно-

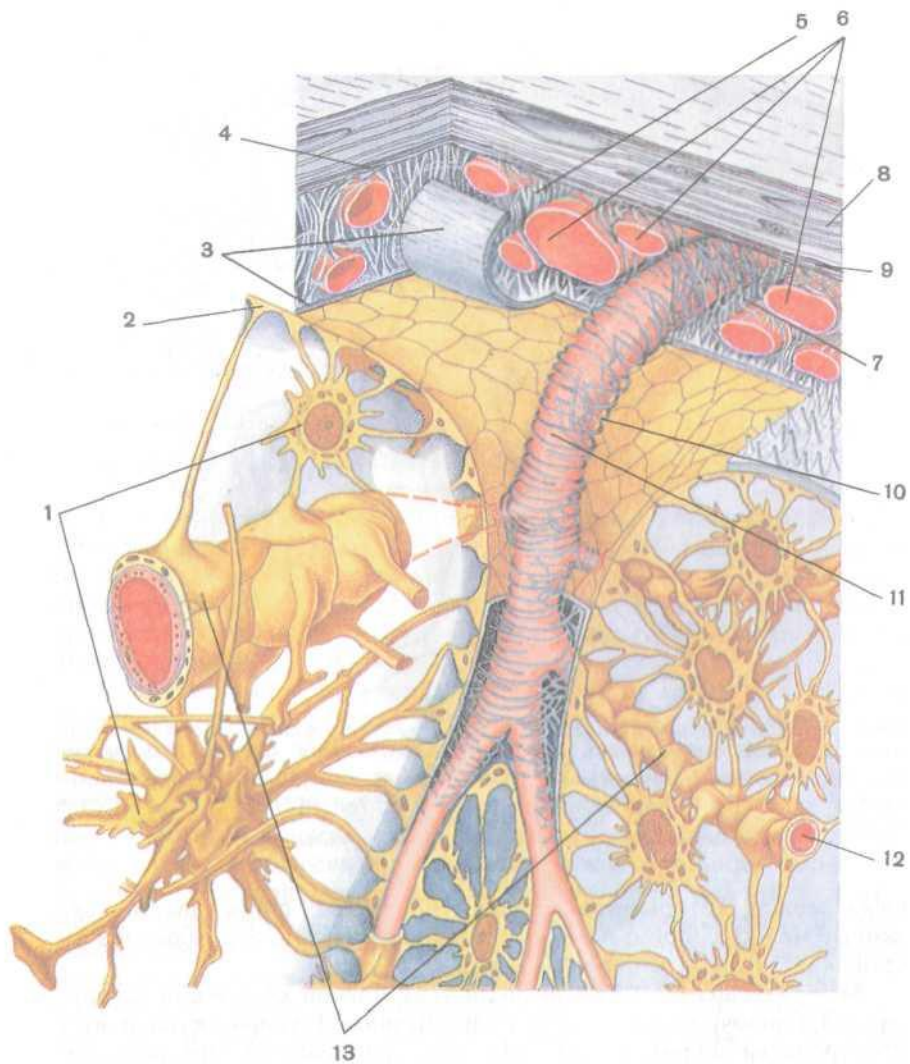


Рис. 228. Схема строения оболочек мозга и гематоэнцефалического барьера (по R. Krstic, 1984, с изменениями):

// — астроцит, 2 — поверхностная глиальная пограничная мембрана, 3 — мягкая оболочка мозга, 4 — паутинная оболочка, 5 — паутинная трабекула, 6 — кровеносные капилляры, 7 — подпаутинное пространство, 8 — твердая оболочка мозга, 9 — субдуральное пространство, 10 — периваскулярное пространство, 11 — артерия, 12 — гемокапилляр, 13 — периваскулярная глиальная пограничная мембрана

го канала в подпаутинном пространстве свободно плавают корешки спинномозговых нервов. Кверху подпаутинное пространство продолжается в одноименное пространство головного мозга.

Над крупными щелями и бороздами подпаутинное пространство широкое, образует вместилища, получившие названия *цистерн*.

Наиболее обширная из них — *мозжечково-мозговая*, лежащая между мозжечком и продолговатым мозгом. *Цистерна латеральной борозды* находится в области одноименной щели, соответствует передним отделам латеральной борозды полушария большого мозга. *Цистерна зрительного перекреста* расположена на основании головного мозга кпереди от зрительного перекреста. *Межножковая цистерна* (между ножками мозга) лежит книзу (кпереди) от заднего продырявленного вещества. Подпаутинные пространства головного и спинного мозга сообщаются между собой в месте перехода спинного мозга в головной.

В подпаутинное пространство оттекает спинномозговая жидкость, образуемая в желудочках головного мозга их сосудистыми сплетениями. Из боковых желудочков через правое и левое межжелудочковые отверстия спинномозговая жидкость поступает в III желудочек, где также имеется сосудистое сплетение. Из III желудочка через водопровод мозга спинномозговая жидкость течет в IV желудочек, а из него через непарное отверстие в задней стенке и парную латеральную апертуру — в мозжечково-мозговую цистерну подпаутинного пространства.

В боковых (I и II), III и IV желудочках мозга имеются сосудистые сплетения, которые состоят из рыхлой соединительной ткани, образующей множество отростков, каждый из которых содержит артериолу и ее капиллярную сеть, покрытую со стороны желудочка кубическим эпителием, продуцирующим спинномозговую жидкость. Капиллярные петли, извиваясь, формируют многочисленные *ворсинки*, покрытые однослойным однорядным кубическим эпителием, лежащим на базальной мембране. На свободной выпуклой поверхности эпителиоцитов, обращенной в просвет желудочков, имеется множество длинных микроворсинок. Базальная и боковые поверхности плазмалеммы формируют множество глубоких инвагинаций — базальный лабиринт.

Спинномозговая жидкость секретируется описанными клетками. В жидкости имеются следы белка и глюкозы, небольшое количество лимфоцитов. Жидкость защищает ткань мозга. Обратное всасывание спинномозговой жидкости осуществляется через *арахноидальные грануляции* — отростки паутинной оболочки, проникающие в просвет синусов твердой оболочки головного мозга (см. рис. 227). Полость арахноидальной грануляции содержит спинномозговую жидкость, отделенную от крови синуса тонкой паутинной оболочкой, через которую жидкость проходит в венозную кровь.

Гидростатическое давление в капиллярах ворсинок сосудистых сплетений повышено, что облегчает образование жидкости, а в венозных синусах, где находятся арахноидальные грануляции, гидростатическое и онкотическое давление понижены. Это обуславливает отток жидкости из грануляций в венозные синусы. Кроме того, жидкость оттекает в кровеносные и лимфатические капилляры у места выхода корешков черепных и спинномозговых нервов из полости черепа и позвоночного канала. Благодаря

этому механизму спинномозговая жидкость постоянно образуется и всасывается в кровь с одинаковой скоростью.

Снаружи от паутинной оболочки находится твердая оболочка мозга (*dura mater*), которая образована плотной волокнистой соединительной тканью и отличается прочностью. В позвоночном канале твердая оболочка спинного мозга представляет собой продолговатой формы мешок с довольно прочными и толстыми стенками, расположенный в позвоночном канале и содержащий спинной мозг с корешками спинномозговых нервов, спинномозговыми узлами и остальными оболочками. Наружная поверхность твердой оболочки спинного мозга отделена от надкостницы, выстилающей изнутри позвоночный канал надоболочечным (эпидуральным) пространством, заполненным жировой клетчаткой и венозным сплетением. В позвоночном канале твердая оболочка укреплена при помощи отростков, продолжающихся в периневральные оболочки спинномозговых нервов и срастающихся с надкостницей в каждом межпозвоночном отверстии.

От паутинной оболочки спинного мозга твердая оболочка отделена субдуральным пространством. Вверху субдуральное пространство спинного мозга свободно сообщается с аналогичным пространством в полости черепа, внизу оно слепо заканчивается на уровне II крестцового позвонка.

Твердая оболочка спинного мозга прочно срастается с краями большого (затылочного) отверстия и вверху переходит в твердую оболочку головного мозга. Твердая оболочка головного мозга срастается с надкостницей внутренней поверхности костей основания мозгового черепа, особенно в местах их соединения между собой и выхода черепных нервов из полости черепа, где она на некотором протяжении окружает нервы, образуя их влагалища. Твердая оболочка срастается также с краями отверстий, через которые эти нервы выходят из полости черепа. С костями свода черепа она связана непрочно. Поверхность твердой оболочки, обращенная в сторону мозга, гладкая, между ней и паутинной оболочкой образуется узкое субдуральное пространство, в котором имеется небольшое количество жидкости.

Твердая оболочка головного мозга состоит из двух *пластинок: наружной и внутренней*. Наружная образована плотноупакованными пучками коллагеновых волокон, не имеющих четкой ориентации, между которыми залегают фибробласты и проходят кровеносные сосуды, питающие оболочку и кость, а также чувствительные и вегетативные нервные волокна. В этой же пластинке залегают венозные синусы. Тонкая внутренняя пластинка также сформирована плотной волокнистой соединительной тканью. Она и является твердой оболочкой головного мозга. Изнутри твердая оболочка выстлана непрерывным слоем плоских эпителиоподобных клеток, напоминающих мезотелий, глиального происхождения. А. Rhodin (1974) называет эти клетки уплощенными фибробластами.

В некоторых участках твердая оболочка головного мозга глу-

боко впячивается в виде отростков в щели, отделяющие друг от друга части мозга. В местах отхождения отростков и в зонах прикрепления оболочки к костям внутреннего основания черепа оболочка расщепляется, образуя каналы треугольной формы, выстланные эндотелием, — это *синусы твердой мозговой оболочки*. Листки, образующие их стенки, туго натянуты и не спадаются. В синусы, лишенные клапанов, из мозга по венам оттекает венозная кровь, которая поступает затем во внутренние яремные вены.

Серп большого мозга, расположенный в сагиттальной плоскости, является самым крупным отростком, который проникает в продольную щель большого мозга, не достигая мозолистого тела. Серп отделяет друг от друга полушария большого мозга. В основании серпа большого мозга имеется расщепление листков твердой мозговой оболочки — *верхний сагиттальный синус*. Спереди серп большого мозга сращен с петушиным гребнем решетчатой кости, на уровне внутреннего затылочного выступа — с наметом мозжечка. По линии их сращения в расщеплении твердой оболочки головного мозга находится *прямой синус*. Намет мозжечка внедряется в поперечную щель мозга и отделяет затылочные доли полушарий от большого мозга и от мозжечка. *Намет мозжечка* прикрепляется к верхнему краю височных костей и к затылочной кости по краям борозды поперечного синуса, где образует *поперечный синус*. Неровный передний край намета мозжечка образует вырезку намета, к которой спереди прилежит ствол мозга. Сзади, там, где намет мозжечка переходит в твердую оболочку головного мозга, выстилающую изнутри затылочную кость, твердая оболочка головного мозга образует поперечный синус. Над гипофизарной ямкой натянута *диафрагма седла*, формирующая его крышу. Диафрагма отделяет гипофизарную ямку вместе с лежащим в ней гипофизом от полости черепа. *Серп мозжечка* разделяет его полушария, он расположен в сагиттальной плоскости и сзади прикрепляется к внутреннему затылочному гребню, где образует затылочный синус. Передний край его свободен.

В твердой мозговой оболочке имеются следующие синусы (рис. 229).

1. *Верхний сагиттальный синус* (непарный) проходит вдоль всего наружного (верхнего) края серпа большого мозга и впадает в поперечный синус.

2. *Нижний сагиттальный синус* (непарный) находится на нижнем крае серпа большого мозга, впадает в прямой синус.

3. *Прямой синус* (непарный) расположен на стыке серпа большого мозга и намета мозжечка. Он соединяет нижний и верхний сагиттальные синусы и впадает в поперечный синус.

4. *Затылочный синус* (непарный) лежит в основании серпа мозжечка по ходу внутреннего затылочного гребня. У заднего края большого затылочного отверстия синус разделяется на две ветви, каждая из которых впадает в сигмовидный синус соответствующей стороны. Верхний конец затылочного синуса сообщается с поперечным синусом.

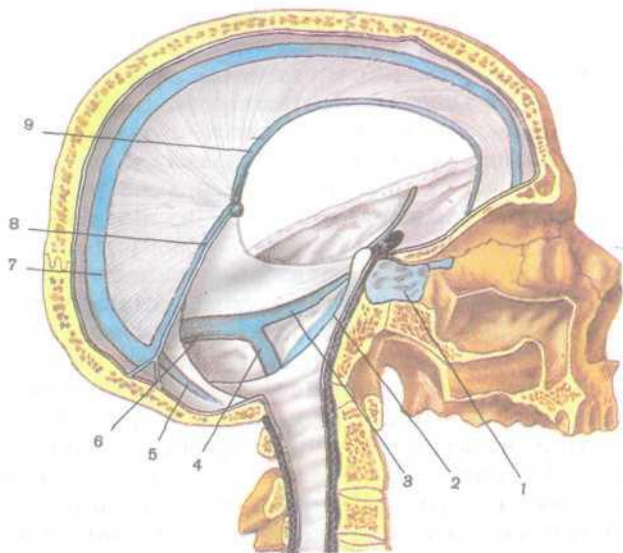


Рис. 229. Синусы (с.) твердой мозговой оболочки:

1 — пещеристый с, 2 — нижний каменный с, 3 — верхний каменный с, 4 — сигмовидный с, 5 — затылочный с, 6 — поперечный с, 7 — верхний сагиттальный с, 8 — прямой с, 9 — нижний сагиттальный с.

5. *Поперечный синус* (непарный) залегает в основании намета мозжечка. В него впадают верхний сагиттальный, затылочный и прямой синусы — это *синусный сток*, расположенный в области внутреннего затылочного выступа. Поперечный синус вправо и влево продолжается в сигмовидный синус своей стороны.

6. *Сигмовидный синус* (парный), расположенный в одноименной борозде височной кости, в области яремного отверстия переходит во внутреннюю яремную вену.

7. *Пещеристый синус* (парный) расположен по бокам от турецкого седла. Через него проходят внутренняя сонная артерия и VI пара нервов, III, IV пары и глазной нерв V пары лежат в толще его боковой стенки. Оба пещеристых синуса соединяются между собой передним и задним *межпещеристыми синусами*. Через *верхний и нижний каменные синусы*, лежащие вдоль одноименных краев пирамиды височной кости, они соединяются (соответственно) с поперечным и сигмовидным синусами.

8. *Клиновидно-теменной синус* (парный) проходит вдоль свободного заднего края малого крыла клиновидной кости и впадает в пещеристый.

Мозг кровоснабжается обильно, скорость мозгового кровотока около $750 \text{ мл} \cdot \text{мин}^{-1}$, что составляет около 13 % общего сердечного выброса, а поглощение O_2 — $46 \text{ мл} \cdot \text{мин}^{-1}$ (20 %), в то время как относительная масса мозга не превышает 2,5 %. Для сравнения укажем, что скорость кровотока скелетных мышц,

относительная масса которых достигает 43—45 %, составляет 1200 мл·мин⁻¹ (21 % общего сердечного выброса), а поглощение O₂ — 70 мл·мин⁻¹ (30 %). Скорость кровотока в сером веществе мозга (0,8—1,1 мл·г⁻¹·мин⁻¹) в несколько раз выше, чем в белом (0,15—0,20). Метаболические потребности мозга резко возрастают при интенсивной умственной деятельности — примерно на 50 %, в то время как при физической нагрузке они практически не изменяются.

Краткий очерк развития нервной системы в фило- и онтогенезе

Одноклеточные организмы реагируют на воздействия внешней среды благодаря чувствительности плазматической мембраны. Многоклеточные животные имеют специальные клетки эктодермального происхождения, которые воспринимают раздражения, трансформируют их в нервные импульсы и проводят к клеткам, отвечающим на внешнее воздействие.

Наиболее простая (диффузная) нервная система кишечнополостных образована клетками, воспринимающими раздражения (рецепторами), и эффекторными клетками, между которыми могут быть вставочные нейроны. Следующая стадия (узловая) эволюции нервной системы (например, у кольчатых червей) образована соединенными между собой нервными узлами, от которых отходят нервы, иннервирующие определенный сегмент тела этого животного.

Наконец, **трубчатая нервная система** хордовых животных имеет сегментарное строение, причем в ней происходит дифференцировка на двигательные (в вентральной части трубки) и чувствительные (в дорсальной части) нейроны. Последние получают импульсы от нейронов спинномозговых (черепных) нервных узлов. Уже у круглоротых передний конец нервной трубки утолщается, а его полость увеличивается. У черепных животных головной конец трубки на ранних стадиях эмбрионального развития состоит из трех расширений — пузырей: переднего, среднего и заднего (ромбовидного). В последнем в процессе эволюции формируются центры, регулирующие основные жизненные процессы. У низких рыб ромбовидный мозг преобладает над другими отделами в связи с возникновением у них статических и акустических органов. В связи с развитием зрения совершенствуется средний мозг.

Выход животных на сушу приводит к развитию в стенках переднего мозгового пузыря обонятельного органа. В процессе роста и развития головного мозга передний и задний мозговые пузыри делятся на два пузыря каждый. В результате из образовавшихся пяти мозговых пузырей формируются пять отделов головного мозга: конечный, промежуточный, средний, задний и продолговатый, расширяются полости головного мозга, которые в дальнейшем

превращаются в желудочки мозга. По мере усложнения организации животных развиваются новые центры, которые занимают главенствующее положение, подчиняя себе более древние. Зачаток полушарий большого мозга появляется у амфибий, у которых наряду с рептилиями они в основном представлены обонятельным мозгом.

В процессе эволюционного развития роль головного мозга прогрессивно возрастает, заметно увеличиваются его размеры, особенно размеры полушарий большого мозга, их поверхностный слой — кора. По данным И. Н. Филимонова (1949), площадь поверхности новой коры у ежа составляет только 82 мм^2 , у кролика — 471 , у собаки — уже 5480 , у макака — 6456 , у шимпанзе — $22\,730$, т. е. в $3,5$ раза больше, чем у макака, у человека — $80\,202 \text{ мм}^2$, т. е. в $3,5$ раза больше, чем у шимпанзе, и в $12,5$ раза больше, чем у макака.

У млекопитающих прогрессирует процесс **кортиколизации функций** — усиливается роль коры большого мозга. У млекопитающих развивается поверхностный слой полушарий большого мозга — *плащ*. Новая кора достигает большого развития, а древняя и старая смещаются в глубину полушарий и на их нижнюю поверхность, образуя гиппокамп с прилежащими зонами. Развитие коры большого мозга, естественно, приводит к увеличению числа ее связей с другими отделами, а следовательно, увеличению количества проводящих путей. И наконец, у человека кора большого мозга достигла наибольшего развития, причем количественные изменения перешли в качественные, появились вторая сигнальная система, мышление.

На ранних этапах развития человеческого зародыша из клеток эктодермы возникает *нервная пластинка*, образованная однослойным однорядным призматическим эпителием (нейроэпителием), под которым располагается хорда, индуцирующая возникновение нервной пластинки (рис. 230).

Нервная пластинка быстро растет, утолщается, становится многослойной, углубляется, образуя желобок, края которого приподнимаются и превращаются в *нервные валики*. Под валиками формируются *нервные гребни* — выросты в виде тяжелой клеточной массы, которые после замыкания желобка в нервную трубку превращаются в *ганглиозные пластинки*, располагающиеся сбоку от нервной трубки и отделяющиеся от нее.

Нервная трубка также отделяется от эктодермы. После образования трубки клетки нейроэпителлия дифференцируются в субвентрикулярные нервные клетки — *нейробласты*, число которых быстро увеличивается благодаря активной пролиферации. Из этих клеток образуется *мантийный слой*. Из этих клеток возникают и первичные опорные клетки — *глиобласты*, которые мигрируют в мантийный слой. Впоследствии **из мантийного слоя образуется серое вещество** мозга. Митотическое деление нейробластов заканчивается до формирования отростков. Вначале начинается рост аксона, позднее — дендритов. Отростки нейробластов образуют на

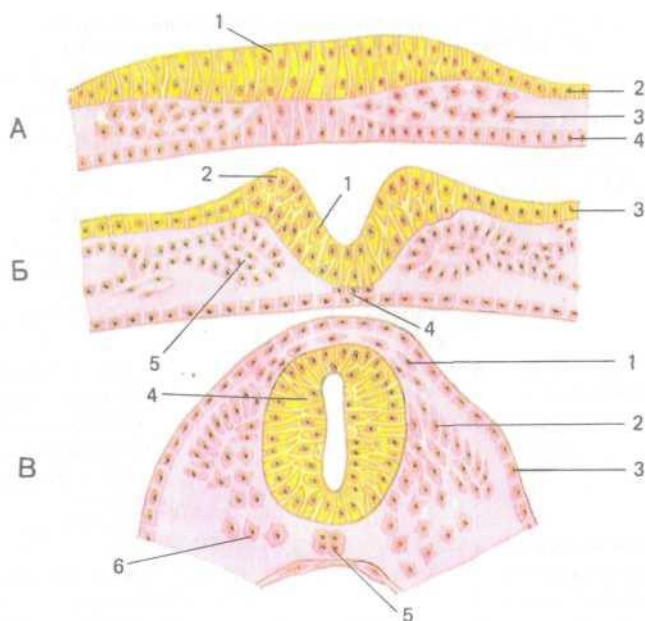


Рис. 230. Ранние стадии развития нервной системы человека. Формирование нервной трубки. А — нервная пластинка, Б — нервный желобок, В — нервная трубка: / — нервная пластинка, 2 — эктодерма, 3 — мезодерма, 4 — энтодерма, 5 — нервный желобок, 6 — нервный валик

периферии нервной трубки краевой (маргинальный) слой, из которого образуется белое вещество. Вентрикулярные клетки, расположенные на внутренней поверхности нервной трубки, дифференцируются в *танициты* и *эпителиоидные эпендимоциты*. На стадии нервной трубки ганглиозные пластинки фрагментируются, образуя округлые структуры, из которых формируются спинномозговые узлы.

Итак, три слоя стенки нервной трубки дают начало эпендиме, выстилающей полости центральной нервной системы (внутренний), серому веществу (средний, плащевой) и белому веществу (наружный) (табл. 66).

Боковые отделы трубки растут более интенсивно, из их вентральных отделов возникают передние столбы серого вещества (тела клеток и волокна) и прилежащее белое вещество (только нервные волокна). Из дорсальных отделов нервной трубки образуются задние столбы серого вещества и белое вещество спинного мозга.

Головной отдел нервной трубки растет неравномерно. В некоторых участках она толще, благодаря усиленному продольному росту она изгибается. Уже на 4-й неделе эмбрионального развития различают три первичных мозговых пузыря: передний, средний и задний. К концу 4-й недели **передний мозговой пузырь**

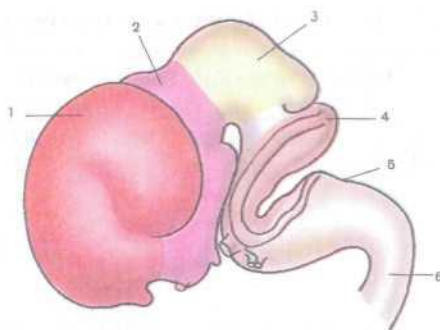
Т а б л и ц а 66. Преобразование слоев нервной трубки и ганглиозной пластинки в эмбриогенезе человека

Слой нервной трубки и нервная пластинка	Промежуточные (эмбриональные) нервные структуры	Дефинитивные клетки
Нервная трубка Мантыйный с. Внутренний с. Ганглиозная пластинка Клетки ганглиозной пластинки	Нейробласты (молодые нейроны) Астробласты Глиобла-сты Олигодендро-глиобласты Эпендимобласты Нейробласты Глиобласты Симпатобла-сты Медуллобла-сты Меланобласты Глиобласты Предшественники кальцитониноцитов	Нейроны Протоплазматические астроциты Волокнистые астроциты Олигодендроглиоциты Эпендимоциты Клетки, покрывающие сосудистые сплетения Питуициты (задней доли гипофиза) Пинеалоциты (эпифиза) Нейроны спинномозговых узлов Глиоциты спинномозговых узлов Нейроны симпатических узлов Хромаффиноциты (мозгового слоя надпочечников и параганглиев) Меланоциты Микроглия Кальцитониноцит (щитовидной железы) Возможно, клетки APUD-системы Клетки каротидных телец Пиальные фибробласты

начинает делиться на два: *конечный мозг*, из которого впоследствии развивается вся кора полушарий большого мозга, и *промежуточный*, из которого развиваются таламус и гипоталамус. Просвет трубки переднего мозга образует боковые и III желудочки. **Задний (ромбовидный пузырь)** в течение 5-й недели также делится на два пузыря, из которых образуются *мозжечок*, *продолговатый мозг* и *мост*. Из **среднего пузыря**, сохраняющего трубчатую форму, образуется *средний мозг*, просвет трубки — мозговой (сильвиев) водопровод. В результате будущий головной мозг состоит из пяти пузырей (рис. 231).

В области среднего мозгового пузыря формируются ножки мозга и пластинка крыши среднего мозга. Растут боковые

стенки промежуточного мозга, образуя таламусы, выросты боковых стенок дают начало глазным пузырькам. Нижняя стенка промежуточного мозга выпячивается, образуя серый бугор, воронку, подбугорье (гипоталамус) и заднюю долю гипофиза. Происхождение различных отделов мозга представлено в табл. 67.



Важные преобразования

происходят в конечном мозге. На I стадии формируются обонятельные структуры и лимбическая система (палеокортекс),

расположенная вокруг краев развивающегося конечного мозга; на II стадии стенки переднего мозга утолщаются благодаря интенсивной пролиферации нейробластов, возникают зачатки базальных ганглиев; наконец, на III стадии формируется кора полушарий большого мозга (**неокортекс**). В связи с активным митотическим делением нейробластов неокортекса, когда скорость образования клеток достигает 250 000 в 1 мин, начинается формирование мозговых борозд и извилин полушарий большого мозга.

Масса головного мозга новорожденного ребенка относительно велика, она составляет в среднем 390 г (340—430) у мальчиков и 355 г (330—370) у девочек (12—13 % массы тела, у взрослого человека — около 2,5 %). Отношение массы мозга новорожденного к массе его тела в пять раз больше, чем у взрослого, соответственно 1:8 и 1:40. В течение 1-го года жизни масса мозга удваивается, а к 3—4 годам утраивается, затем она медленно увеличивается и к 20—29 годам достигает максимальных цифр (1355 г у мужчин и 1220 г у женщин). К 20—25 годам и в последующем, вплоть до 60 лет у мужчин и 55 лет у женщин, масса мозга существенно не изменяется, после 55—60 лет она несколько уменьшается. До 4 лет жизни головной мозг ребенка растет равномерно в высоту, длину и ширину, в дальнейшем преобладает рост мозга в высоту. Наиболее быстро растут лобная и теменная доли.

У новорожденного ребенка лучше развиты филогенетически более старые отделы мозга. Масса ствола мозга равна 10—10,5 г (около 2,7 % массы тела, у взрослого человека — около 2%). К моменту рождения ребенка продолговатый мозг, мост и их ядра развиты хорошо, масса первого составляет около 4—5 г, второго — 3,5—4 г. Хуже развит мозжечок, особенно его полушария, лучше — червь, слабо выражены извилины и борозды полушарий

У новорожденного ребенка лучше развиты филогенетически более старые отделы мозга. Масса ствола мозга равна 10—10,5 г (около 2,7 % массы тела, у взрослого человека — около 2%). К моменту рождения ребенка продолговатый мозг, мост и их ядра развиты хорошо, масса первого составляет около 4—5 г, второго — 3,5—4 г. Хуже развит мозжечок, особенно его полушария, лучше — червь, слабо выражены извилины и борозды полушарий

Т а б л и ц а 67. Происхождение различных отделов и частей головного мозга

Мозговой пузырь	Отделы головного мозга	Дефинитивные части головного мозга
Передний Средний Задний (ромбовидный)	Конечный мозг Промежуточный мозг Задний мозг Продолговатый мозг Перешеек ромбовидного мозга	Полушария большого мозга Боковые желудочки Базальные ядра Ростральная часть гипоталамуса Ростральная часть III желудочка Таламус Метаталамус Эпиталамус Субталамус Каудальная часть гипоталамуса Каудальная часть III желудочка Ножки мозга Крыша среднего мозга Водопровод (силвиев) Мост Мозжечок Средняя часть IV желудочка Средние мозжечковые ножки Продолговатый мозг Каудальная часть IV желудочка Средние мозжечковые ножки Передний мозговой парус Верхние мозжечковые ножки Ростральная часть IV желудочка

мозжечка. Масса мозжечка новорожденного ребенка не превышает 20 г (5,4 % массы тела, у взрослого — 10 %). В течение первых 5 месяцев жизни масса мозжечка увеличивается в три раза, в 9 месяцев, когда ребенок умеет стоять и начинает ходить, — в четыре раза. Наиболее интенсивно развиваются полушария мозжечка.

Промежуточный мозг у новорожденного развит также относительно хорошо. Формирование борозд и извилин начинается у плода начиная с 5-го месяца развития. У 7-месячного плода уже заметны борозды и извилины, к моменту рождения они развиты полностью (Ф. И. Валькер, 1951), однако ветви основных борозд и мелкие извилины выражены слабо. Формирование рельефа полушарий продолжается в течение первых 6—7 лет жизни, борозды становятся глубже, извилины между ними — рельефнее (В. В. Бунак, 1936). У новорожденного ребенка наиболее развиты височные доли и обонятельный мозг, слабее — лобные. У новорожденного ребенка кора полушарий большого мозга не полностью дифференцирована. Желудочки мозга новорожденного ребенка относительно крупнее, чем у взрослого человека.

Твердая оболочка головного мозга новорожденного ребенка тонкая, плотно сращена с костями черепа, ее отростки развиты слабо. Синусы тонкостенные, относительно широкие. После 10 лет строение и топография синусов такие же, как у взрослого. Паутинная и мягкая оболочки головного и спинного мозга у новорожденного тонкие, нежные. Подпаутинное пространство относительно широкое.

Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите оболочки головного и спинного мозга.
2. Какие цистерны субарахноидального пространства вы знаете? Какая из цистерн наиболее крупная?
3. Проследите путь спинномозговой жидкости из боковых желудочков мозга до субарахноидального пространства.
4. Перечислите отростки и синусы твердой оболочки головного мозга.
5. Как называются три и пять мозговых пузыря на ранних этапах развития головного мозга?
6. Какие отделы головного мозга образуются из переднего мозгового пузыря?
7. Какие отделы головного мозга образуются из ромбовидного (заднего) мозгового пузыря?

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Периферическая нервная система (*systema nervosum periphericum*) образована узлами (спинномозговыми, черепными и вегетативными), нервами (31 пара спинномозговых и 12 пар черепных) и нервными окончаниями: рецепторами, которые воспринимают раздражения внешней и внутренней среды, эффекторами, передающими нервные импульсы исполнительным органам. Каждый нерв состоит из нервных волокон (миелинизированных и немиелинизированных) различного диаметра. Это отростки нейронов передних рогов спинного мозга, спинномозговых узлов или узлов черепных нервов. В зависимости от выполняемой функции различают нервы чувствительные, двигательные и преимущественно смешанные. Говорить о чисто двигательных или чисто чувствительных нервах вряд ли возможно, потому что спинномозговые нервы содержат в своем составе и симпатические послеузловые волокна, по которым осуществляется вегетативная иннервация органов и тканей.

Чувствительные нервы сформированы отростками нейронов чувствительных узлов черепных нервов или спинномозговых узлов. Двигательные нервы состоят из отростков нервных клеток, лежащих в двигательных ядрах черепных нервов или в ядрах передних столбов спинного мозга. В периферической нервной системе человека преобладают смешанные нервы, содержащие те и другие волокна. Вегетативные нервы образованы отростками клеток вегетативных ядер черепных нервов или боковых столбов спинного мозга. Их ход описан в разд. «Вегетативная нервная система». Все задние корешки спинномозговых нервов афферентные, перед-

ние — эфферентные. Спинномозговые нервы иннервируют тело человека сегментарно.

Спинномозговые узлы связаны с задними корешками. Каждый узел покрыт двухслойной капсулой и содержит крупные (диаметр до 100 мкм) округлые псевдоуниполярные нейроны, окруженные глиоцитами, лежащими на базальной мембране, отделяющей их от соединительной ткани эндоневрия. От перикариона отходит окруженный глиоцитами короткий отросток, который Т-образно разделяется на две ветви. Оба отростка в своем начале покрыты шванновской клеткой, формирующей его миелиновую оболочку. Морфологически оба отростка имеют строение аксонов, однако функционально отросток, направляющийся к периферии, является афферентным, т. е. дендритом, а отросток, входящий в задний рог спинного мозга, — эфферентным, т. е. аксоном.

Каждый периферический нерв образован множеством цилиндрических пучков первого порядка, содержащих большое количество миелиновых и безмиелиновых волокон, среди которых проходят кровеносные капилляры (рис. 232). Нервные волокна и капилляры окружены собственными базальными мембранами. Пучки окутаны периневрием, являющимся продолжением паутинной оболочки и состоящим из 3—15 концентрических слоев эпителиоидных периневральных клеток. Подпаутинное пространство спинного мозга сообщается с пространством пучка первого порядка. Твердая мозговая оболочка продолжается в соединительную ткань эндоневрия, связывающего между собой пучки первого порядка и эпиневирия, окутывающего нерв. В эндоневрии проходят кровеносные сосуды и нервы, залегают липоциты.

Следует подчеркнуть, что **периферические нервы не содержат тел нейронов**. Количество нервных волокон в нервах различно и зависит от толщины нерва и от размеров иннервируемой области.

В строении периферической нервной системы имеется ряд закономерностей, перечислим главные из них:

1. Нервы являются парными и расходятся симметрично в стороны от головного и спинного мозга, лежащего по осевой линии тела.

2. Нервы, подобно артериям, идут к органам по кратчайшему пути. Если в процессе внутриутробного развития орган перемещается, то нерв соответственно удлиняется и следует за ним.

3. Нервы, иннервирующие мышцы, формируются при слиянии корешков спинномозговых нервов, соответствующих сегментам спинного мозга и миотомам, из которых происходят эти мышцы. При последующем перемещении мышц источник иннервации сохраняется вблизи зоны закладки. Мышцы, образующиеся из нескольких миотомов, иннервируются нервами, в состав которых входят нервные волокна, соответствующие миотомам, дающим начало мышцам.

4. Нервные стволы сопровождают артерии, вены, лимфатические сосуды, образуя сосудисто-нервные пучки, располагающиеся

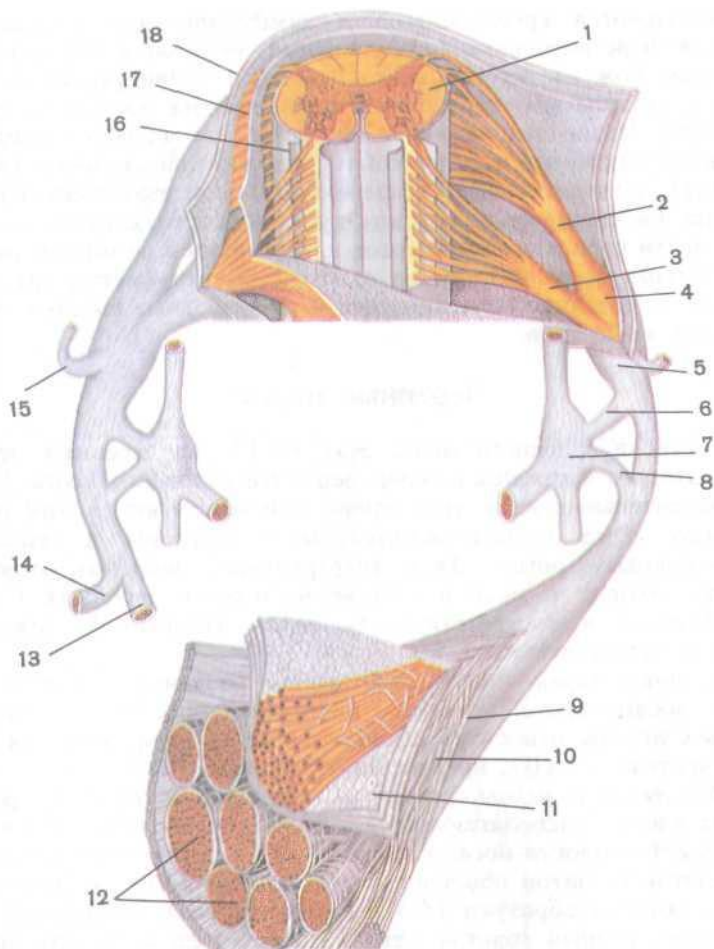


Рис. 232. Строение спинномозгового нерва (по R. Krstic, с изменениями, 1984):

1 — спинной мозг, 2 — задний корешок спинномозгового нерва, 3 — передний корешок спинномозгового нерва, 4 — спинномозговой узел, 5 — спинномозговой ганглий, 6 — белая соединительная ветвь, 7 — узел симпатического ствола, 8 — серая соединительная ветвь, 9 — эпиневрй, 10 — периневрй (волокнистая часть), 11 — эпителиальная часть периневрй, 12 — пучки нервных волокон, 13 — передняя ветвь спинномозгового нерва, 14 — задняя ветвь спинномозгового нерва, 15 — менингеальная ветвь спинномозгового нерва, 16 — мягкая оболочка спинного мозга, 17 — паутинная оболочка спинного мозга, 18 — твердая оболочка спинного мозга

на сгибабельных поверхностях конечностей, будучи защищенными соединительнотканными влагалищами, мышцами.

В зависимости от иннервируемых органов различают кожные (поверхностные) и мышечные (глубокие) нервы (ветви). Первые из них располагаются в подкожной жировой клетчатке на поверхности фасции тела, вторые — под этой фасцией, между мышцами или группами мышц. Как правило, кожные нервы и их ветви не

сопровождаются кровеносными и лимфатическими сосудами и содержат чувствительные (афферентные) нервные волокна, иннервирующие кожу, и вегетативные волокна, иннервирующие кожные железы, гладкие мышцы, поднимающие волосы, сосуды, тканевые элементы. Мышечные нервы и их ветви, как правило, входят в состав сосудисто-нервных пучков и содержат двигательные (эфферентные), чувствительные (афферентные) и вегетативные нервные волокна, иннервирующие мышцы, суставы, кости, сосуды.

Области распределения нервов или их ветвей не ограничиваются участком, происшедшим из одного сегмента (метамера), но и заходят на соседние сегменты тела — производные выше- и нижележащих метамеров.

Черепные нервы

От ствола головного мозга отходят 12 пар черепных нервов, ядра которых заложены в сером веществе головного мозга. Соматочувствительные ядра этих нервов соответствуют задним рогам спинного мозга, сомато-двигательные — передним, а вегетативные — боковым рогам. Тела афферентных нейронов, отростки которых входят в мозг в составе некоторых черепных нервов, расположены в соответствующих узлах (ганглиях), лежащих, подобно спинномозговому, вне мозга.

Черепные нервы имеют собственные названия и порядковый номер, обозначаемый римскими цифрами (табл. 68). **К чувствительным нервам** относятся обонятельный (I пара черепных нервов), зрительный (II), преддверно-улитковый (VIII).

Обонятельные нервы состоят из центральных отростков рецепторных клеток, располагающихся в слизистой оболочке обонятельной области полости носа, а *зрительные* — из отростков ганглиозных клеток сетчатой оболочки глаза. В отличие от обонятельных нервов, которые образуют 15—20 нитей (нервов), зрительный нерв формирует единый толстый ствол. После входа в полость черепа часть волокон правого и левого зрительных нервов частично перекрещиваются и продолжают в зрительные тракты. *Преддверно-улитковый нерв* образован центральными отростками нейронов, залегающих в *преддверном* и *улитковом узлах*. Периферические отростки клеток преддверного и улиткового узлов формируют нервы, заканчивающиеся соответственно в вестибулярной части перепончатого лабиринта внутреннего уха и в спиральном органе улиткового протока.

К двигательным нервам принадлежат глазодвигательный (III пара черепных нервов), блоковой (IV пара), отводящий (VI пара), добавочный (XI пара), подъязычный (XII пара).

Глазодвигательный нерв. В составе нерва проходят двигательные и парасимпатические волокна. Перед входом в глазницу нерв делится на верхнюю и смешанную нижнюю ветви. От последней отходят преганглионарные парасимпатические волокна, направляющиеся в составе глазодвигательного корешка к ресничному узлу,

Таблица 68. Черепные нервы

Нерв	Характер иннервации	Начало нерва от ядра (I нейрон)	Место выхода (из мозга), входа (в мозг)	Место выхода (выхода) из полости черепа	Основные ветви	Зона иннервации
I. Обонятельные (п.п. olfactorii)	Чувствительный	Периферические отростки обонятельных клеток, залегающих в обонятельной области слизистой оболочки полости носа, образуют 20—40 нитей, составляющих обонятельные нервы	Обонятельная луковица	Решетчатая пластинка решетчатой кости		Слизистая оболочка в области верхнего носового хода и прилежащей части перегородки носа (обонятельная область)
II. Зрительный (п. opticus)		Аксоны ганглиозных нервных клеток сетчатки глазного яблока образуют толстый нервный ствол, который прободает сосудистую оболочку и склеру глазного яблока (внутриглазная часть), проходит в глазнице к зрительному каналу (глазничная часть)	На основании мозга оба нерва образуют зрительный перекрест (неполный). Зрительный тракт, образованный волокнами латеральной части сетчатки своей стороны и медиальной — другой стороны, направляется к подкорковым зрительным центрам: верхнему холмику крыши четверохолмия и латеральному коленчатому телу	Канал зрительного нерва (внутриканальная часть)		Сетчатка глазного яблока

Нерв	Характер иннервации	Начало нерва от ядра (I нейрон)	Место выхода (из мозга), входа (в мозг)	Место выхода (входа) из полости черепа	Основные ветви	Зона иннервации
Г. Глазодвигательный (п. oculomotorius)	Смешанный		Глазодвигательная борозда на медиальной поверхности ножки мозга у переднего края моста			
	Двигательная часть	Ядро глазодвигательного нерва, лежит ниже водопровода мозга (средний мозг) на уровне верхних холмиков четверохолмия			Верхняя ветвь	Верхняя прямая мышца глаза, мышца, поднимающая верхнее веко
	Парасимпатическая часть	Добавочное ядро (Якубовича), лежит медиальнее от двигательного ядра глазодвигательного нерва			Нижняя ветвь От нижней ветви отходит парасимпатический глазодвигательный корешок к ресничному узлу	Нижняя и медиальная прямые мышцы глазного яблока, нижняя косая мышца глазного яблока, ресничная мышца, сфинктер зрачка
IV. Блоковой (п. trochlearis)	Двигательный	Ядро блокового нерва — в среднем мозге, ниже водопровода мозга на уровне нижних холмиков	Позади нижних холмиков четверохолмия, латерально от уздечки верхнего мозгового паруса, огибает ножку мозга сверху вниз с латеральной стороны			Верхняя косая мышца глазного яблока
Г. Тройничный (п. trigeminus)	Смешанный		На переднелатеральной поверхности моста			
Глазной (1-я ветвь)	Чувствительный	Периферические отростки псевдоуниполярных нервных клеток тройничного узла идут в составе ветвей нерва		Верхняя глазничная щель	Тенториальная ветвь Слезный нерв Лобный нерв Задний и передний решетчатые нервы Носоресничный нерв (отдает соединительную ветвь к ресничному узлу)	Намет мозжечка Слезная железа (чувствительная иннервация) и слезный мешок, конъюнктив и кожа верхнего века, кожа лба, слизистая оболочка пазух решетчатой кости, передней части полости носа, глазное яблоко
Верхнечелюстной (2-я ветвь)	Чувствительный			Круглое отверстие	Средняя менингеальная ветвь Подглазничный нерв Скуловой нерв Крыловидно-нёбные нервы	Твердая оболочка головного мозга в области средней черепной ямки, кожа скуловой области, нижнего века, наружного носа, верхней губы. Зубы верхней челюсти и верхняя десна. Слизистая оболочка полости носа, твердого и мягкого нёба, придаточные пазухи носа
Нижнечелюстной (3-я ветвь)	Смешанный Чувствительная часть			Овальное отверстие	Менингеальная ветвь	Твердая оболочка головного мозга в об-

Нерв	Характер иннервации	Начало нерва от ядра (I нейрон)	Место выхода (из мозга), входа (в мозг)	Место выхода (входа) из полости черепа	Основные ветви	Зона иннервации
Отводящий (п. abducens)	Двигательная часть	Двигательное ядро — в верхней части моста, латеральнее от срединной борозды на уровне верхних отделов ромбовидной ямки				
	Двигательный	Ядро отводящего нерва — в дорсальной части моста (покрышке), в области лицевого бугорка ромбовидной ямки (в петле лицевого нерва)	Задний край моста, в борозде между мостом и пирамидой продолговатого мозга	Верхняя глазничная щель		
VII. Лицевой (п. facialis)	Смешанный		Задний край моста, латеральнее от оливы (кзади от средней мозжечковой ножки)	Внутренний слуховой проход, канал лицевого нерва, шиловосцевидное отверстие		Латеральная прямая мышца глазного яблока
	Двигательная часть	Двигательное ядро лежит в глубоких отделах моста, латеральнее лицевого бугорка ромбовидной ямки			Стременной нерв (отходит в канале лицевого нерва) Задний ушной нерв Двубрюшная ветвь Височные ветви Скуловые ветви Щечные ветви Краевая ветвь нижней челюсти Шейная ветвь	Стременная мышца, заднее брюшко двубрюшной мышцы, шилоподъязычная мышца, мимические мышцы лица, подкожная мышца шеи
Промежуточный (п. intermedius) (часть лицевого нерва)	Чувствительная часть (вкусовая чувствительность)	Периферические отростки псевдоуниполярных клеток узла коленца — в составе барабанной струны к язычному нерву		Пройдя через барабанную полость, выходит из каменисто-барабанной щели	Барабанная струна	Слизистая оболочка передних 2/3 языка и мягкого нёба (вкусовая чувствительность)

Нерв	Характер иннервации	Начало нерва от ядра (I нейрон)	Место выхода (из мозга), входа (в мозг)	Место выхода (входа) из полости черепа	Основные ветви	Зона иннервации
VIII. Преддверно-улитковый (п. ves-tibulocochlearis)	Чувствительный	Вегетативное верхнее слюноотделительное ядро лежит латеральнее и несколько кзади от двигательного ядра	Задний край моста, латеральнее корешка лицевого нерва	Во внутреннем слуховом проходе делится на преддверную и улитковую части	Большой каменистый нерв (секреторная иннервация, переключение в крыловидно-нёбном узле) В составе барабанной струны (секреторная иннервация, переключение в подъязычном и поднижнечелюстном узлах)	Слезная железа, железы слизистой оболочки полости носа, нёба и глотки Подъязычная и поднижнечелюстная слюнные железы
		Периферические отростки нервных клеток преддверного узла, лежащего на дне внутреннего слухового прохода, заканчиваются рецепторами в перепончатом лабиринте внутреннего уха			Передний, задний, латеральный ампулярные нервы	Вестибулярный аппарат внутреннего уха
Улитковая часть		Периферические отростки биполярных нейронов спирального (улиткового) узла, лежащего в спиральном канале улитки, заканчиваются в спиральном (кортиевом) органе				Слуховой (кортиев) орган внутреннего уха
IX. Языкоглоточный (п. glossopharyngeus)	Смешанный		4—5 корешков из продолговатого мозга позади оливы (кзади от преддверно-улиткового нерва), рядом с корешками X и XI нервов	Корешки направляются к яремному отверстию, где лежит чувствительный верхний узел, по выходе из отверстия — крупный нижний узел		
		Двигательная часть			Двойное ядро, располагается в продолговатом мозге и проецируется в области нижней половины ромбовидной ямки	Ветвь шилоглоточной мышцы
	Чувствительная часть	Периферические отростки нейронов верхнего (в яремном отверстии) и нижнего (в каменистой ямочке) узлов в составе ветвей нерва			Синусная ветвь Глоточные ветви Язычные ветви Миндаликовые ветви	Слизистая оболочка глотки, задней трети языка (в том числе и вкусовая чувствительность), среднего уха, сонный синус и клубочек

Нерв	Характер иннервации	Начало нерва от ядра (I нейрон)	Место выхода (из мозга), входа (в мозг)	Место выхода (входа) из полости черепа	Основные ветви	Зона иннервации
X. Блуждающий (n. vagus)	Парасимпатическая часть (секреторная)	Вегетативное нижнее слюноотделительное ядро лежит в продолговатом мозге между двойным и нижним оливным ядрами	Задняя боковая борозда продолговатого мозга, позади оливы, ниже языкоглоточного 10—15 корешками	В барабанную полость через барабанный каналец, по выходе из барабанной полости через расщелину малого каменистого нерва направляется через рваное отверстие к ушному узлу Корешки соединяются, образуя ствол, который проходит через яремное отверстие, где лежат верхний и нижний узлы Направляется вниз между внутренними яремной веной и сонной артерией, проходит через верхнюю апертуру в грудную полость, правый проходит между подключичной артерией сзади и подключичной веной	Барабанный нерв, его конечная ветвь— малый каменистый нерв (секреторная иннервация, переключение в ушном узле)	Слизистая оболочка барабанной полости и слуховой трубы, околоушная слюнная железа
	Смешанный	Периферические отростки верхнего и нижнего узлов проходят в составе нерва и его ветвей				
	Чувствительная часть			спереди, левый — между общей сонной и подключичной артериями, по передней поверхности дуги аорты, далее оба проходят позади корней легких, сопровождают пищевод, формируют пищеводное сплетение, из которого выходят правый и левый блуждающие стволы, проходящие	Шейный отдел Глоточные ветви Верхние шейные сердечные ветви	Сердце, слизистая оболочка глотки и мягкого нёба, гортани
				в брюшную полость	Верхний гортанный нерв Возвратный гортанный нерв	
					Грудной отдел Грудные сердечные, бронхиальные ветви Пищеводное сплетение	Сердце, органы дыхания, пищевод
					Брюшной отдел Передний блуждающий ствол Передние желудочные, печёночные ветви Задний блуждающий ствол: задние желудочные ветви, чревные ветви	Органы пищеварения (до сигмовидной ободочной кишки), их железы, печень, поджелудочная железа и почки

Нерв	Характер иннервации	Начало нерва от ядра (I нейрон)	Место выхода (из мозга), входа (в мозг)	² Место выхода (входа) из полости черепа	Основные ветви	Зона иннервации
Добавочный (п. accessorius)	Двигательный	<p>Двойное ядро в ретикулярной формации продолговатого мозга Заднее (дорсальное) ядро блуждающего нерва лежит вблизи поверхности ромбовидной ямки, в области треугольника блуждающего нерва</p> <p>Двигательное ядро в продолговатом мозге латеральнее двойного ядра, продолжается вниз в сером веществе спинного мозга на протяжении верхних пяти сегментов</p>	<p>Черепные корешки выходят из задней латеральной борозды продолговатого мозга. Спинно-мозговые корешки выходят на уровне верхних шейных сегментов спинного мозга.</p>	<p>Корешки соединяются между собой, образуя ствол, который выходит через яремное отверстие</p>	<p>Внутренняя ветвь (присоединяется к стволу близлежащего нерва)</p> <p>Наружная ветвь</p>	<p>Поперечнополосатые мышцы глотки и гортани</p> <p>Парасимпатическая иннервация внутренних органов шен, груди, живота</p> <p>Трапециевидная и грудино-ключично-сосцевидная мышцы</p>
Подъязычный (п. hyoglossus)		<p>Ядро подъязычного нерва в глубине одноименного треугольника в нижнем углу ромбовидной ямки</p>	<p>Многочисленные корешки выходят из продолговатого мозга между пирамидой и оливой</p>	<p>Направляется вперед и латерально в канал подъязычного нерва, проходит между внутренней сонной артерией и внутренней яремной веной к языку</p>		<p>Мышцы языка</p>

от которого парасимпатические волокна следующего нейрона идут к мышце, суживающей зрачок, и к ресничной мышце. *Блоковой нерв* (IV пара) иннервирует верхнюю косую мышцу глаза, *отводящий нерв* (VI пара) — наружную прямую мышцу глаза. *Добавочный нерв* (XI пара) формируется из нескольких черепных и спинномозговых корешков, а затем делится на две ветви. Внутренняя ветвь присоединяется к блуждающему нерву, а наружная направляется к грудино-ключично-сосцевидной и трапециевидной мышцам. *Подъязычный нерв* иннервирует мышцы языка. Кроме того, в составе подъязычного нерва проходят двигательные волокна от I спинномозгового нерва, которые образуют нисходящую ветвь, соединяющуюся с ветвями шейного сплетения. В результате такого соединения образуется шейная петля (или петля подъязычного нерва).

К смешанным нервам относятся тройничный (V пара), лицевой (VII), языкоглоточный (IX) и блуждающий (X).

Тройничный нерв выходит из мозга двумя корешками: большим чувствительным и меньшим двигательным. Они направляются к тройничному вдавлению на передней поверхности пирамиды височной кости, где располагается между двумя листками твердой мозговой оболочки *тройничный (гассеров) узел* (рис. 233). Периферические отростки нейронов узла проходят во всех трех ветвях тройничного нерва. Волокна двигательного корешка, прилежащего к узлу, входят в состав только *нижнечелюстного нерва* (III ветвь тройничного нерва), который является смешанным. I ветвь (*глазной нерв*) и II ветвь тройничного нерва (*верхнечелюстной нерв*) являются чувствительными. Кроме того, к ветвям тройничного нерва присоединяются «соединительные ветви», несущие преганглионарные парасимпатические волокна к ресничному, крыловидно-нёбному, ушному и поднижнечелюстному нервным узлам.

В состав *лицевого нерва* (VII пара черепных нервов) входят двигательный собственно лицевой и смешанный (промежуточный) нервы. Последний образован чувствительными (вкусовыми) и парасимпатическими волокнами. Чувствительные волокна в составе промежуточного (лицевого) нерва являются периферическими отростками клеток *узла коленца*, лежащего в толще пирамиды височной кости в лицевом канале. Преганглионарные парасимпатические волокна, являющиеся отростками нервных клеток верхнего слюноотделительного ядра, образуют *большой каменистый нерв*, который направляется к *крыловидно-нёбному узлу*, а также проходят в составе барабанной струны, присоединяющейся к *язычному нерву* (из III ветви тройничного нерва).

Лицевой нерв выходит из лицевого канала, прободает околоушную слюнную железу и в ее толще образует *околоушное сплетение* (двигательное), ветви которого иннервируют мимические мышцы (рис. 234). Чувствительные (вкусовые) волокна иннервируют передние $\frac{2}{3}$ языка, а парасимпатические волокна в крыловидно-нёбном узле передают импульсы следующим (вторым) ней-

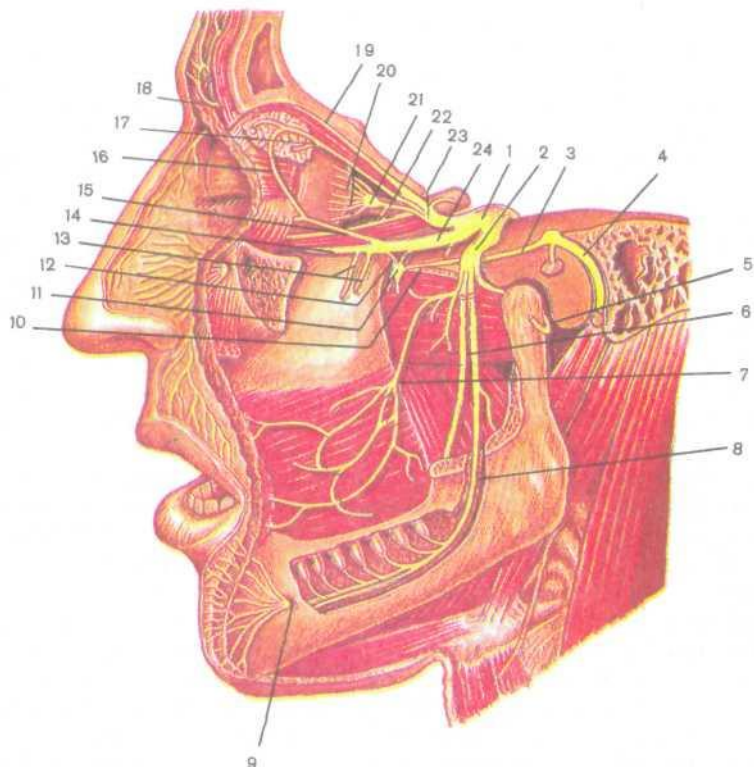
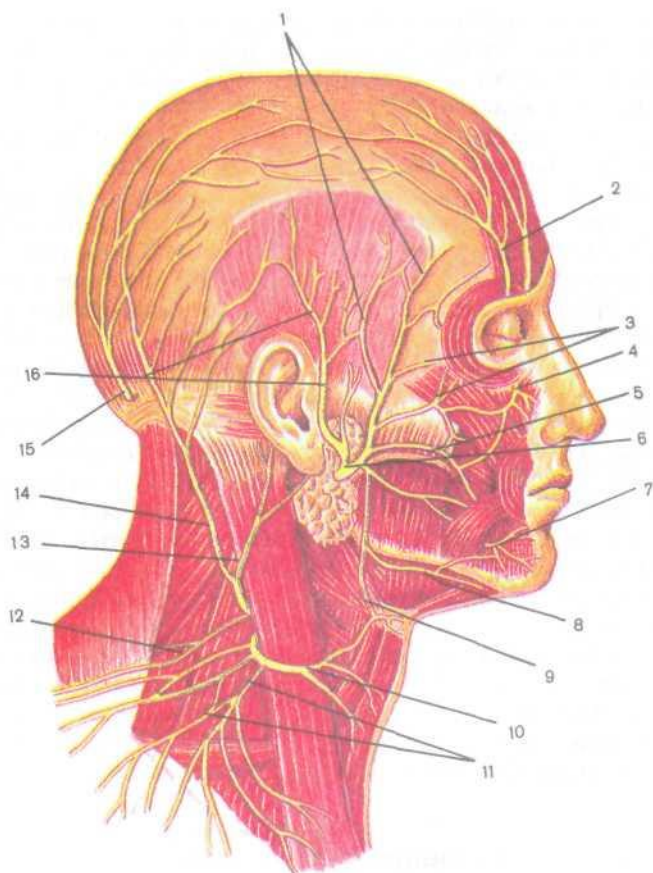


Рис. 233. Тройничный нерв (н.):

1 — тройничный узел, 2 — нижнечелюстной нерв (н.), 3 — большой каменистый н., 4 — лицевой н., 5 — ушно-височный н., 6 — язычный н., 7 — щечный н., 8 — нижний альвеолярный н., 9 — подбородочный н., 10 — н. крыловидного канала, // — крыловидно-нёбный узел, 12 — узловые ветви, 13 — верхние альвеолярные нн., 14 — подглазничный н., 15 — скуловой н., 16 — соединительная (со скуловым н.) ветвь, 17 — слезный н., 18 — надглазничный н., 19 — лобный н., 20 — короткие ресничные нн., 21 — ресничный узел, 22 — носоресничный корешок, 23 — глазной н., 24 — верхнечелюстной н.

ронам для иннервации слезной железы, а также слизистой оболочки полости носа и рта, в поднижнечелюстном узле — для иннервации подчелюстной и подъязычной слюнных желез.

В составе *языкоглоточного нерва* (IX пара черепных нервов) проходят двигательные, чувствительные и парасимпатические волокна. Нерв выходит из продолговатого мозга 4—5 корешками. В области яремного отверстия он имеет *два узла (верхний и нижний)*, в которых лежат тела чувствительных нейронов. Нерв осуществляет чувствительную иннервацию слизистой оболочки задней трети языка, глотки, среднего уха, сонных синуса и клубочка, а также иннервирует мышцы глотки. *Малый каменистый нерв* — конечная ветвь барабанного нерва — ветви языкоглоточного нерва — содержит преганглионарные парасимпатические волокна, являющиеся отростками нервных клеток нижнего слюно-



Р и с . 234. Лицевой нерв (н.) и поверхностные нервы шеи:

1 — височные ветви, 2 — надглазничный н., 3 — скуловые ветви, 4 — подглазничный н., 5 — щечные ветви, 6 — лицевой н., 7 — подбородочный н., 8 — краевая ветвь нижней челюсти, 9 — шейная ветвь, 10 — поперечный н. шеи, 11 — надключичные нн., 12 — добавочный н., 13 — большой ушной н., 14 — малый затылочный н., 15 — большой затылочный н., 16 — ушно-височный н.

отделительного ядра, направляющиеся к ушному узлу. От этого узла волокна следующего (второго) нейрона идут к околоушной слюнной железе.

Блуждающий нерв (X пара черепных нервов) осуществляет парасимпатическую иннервацию органов шеи, грудной и брюшной полостей, а также содержит чувствительные и двигательные волокна. Блуждающий нерв начинается 10—15 корешками, соединяющимися между собой и направляющимися к яремному отверстию, где залегают *верхний* и *нижний узлы*, в которых находятся тела чувствительных нейронов. На участке от начала нерва и до верхнего узла расположен *головной отдел*, от которого отходят ветви, иннервирующие твердую оболочку головного мозга в обла-

сти задней черепной ямки, кожу наружного слухового прохода и ушной раковины. На шее нерв проходит в составе главного сосудисто-нервного пучка шеи между общей сонной артерией и внутренней яремной веной.

От *шейного отдела* отходят ветви, иннервирующие слизистую оболочку и мышцы-сжиматели глотки, мышцы мягкого нёба (кроме мышцы, напрягающей нёбную занавеску), слизистую оболочку и мышцы гортани, трахею, пищевод, а также верхние и нижние шейные сердечные ветви, идущие к *сердечному сплетению*. Через верхнюю апертуру грудной клетки блуждающие нервы проникают в грудную полость, спускаются позади корней легких и проходят по передней (левый нерв) и задней (правый нерв) поверхностям пищевода. Пищеводные ветви разветвляются, соединяются между собой, образуя *пищеводное сплетение*.

Два блуждающих ствола (*передний* и *задний блуждающие нервы*) проникают в брюшную полость через пищеводное отверстие диафрагмы. От грудного отдела блуждающего нерва отходят *грудные сердечные ветви*, идущие к сердечному сплетению, *бронхиальные ветви*, которые вместе с ветвями симпатических стволов образуют легочные сплетения, *пищеводные ветви*, образующие одноименное сплетение. В брюшной полости блуждающие нервы (стволы) делятся на конечные ветви. От переднего ствола отходят *передние желудочные* и *печеночные ветви*, от заднего — *задние желудочные* и *чревные ветви*. Последние направляются к чревному сплетению, которое проходят транзитом (через узлы). Далее вместе с симпатическими волокнами чревного сплетения направляются к органам брюшной полости (до сигмовидной ободочной кишки).

Спинномозговые нервы

Спинномозговые нервы (31 пара) формируются из корешков, отходящих от спинного мозга: 8 шейных (С), 12 грудных (Th), 5 поясничных (L), 5 крестцовых (S) и 1 копчиковой пары нервов (Co). Спинномозговые нервы соответствуют сегментам или метамерам тела и сегментам спинного мозга, поэтому обозначаются латинскими буквами соответственно сегментам спинного мозга, из которого выходят корешки спинномозговых нервов (например, Q, Bц и т. д.). Каждый сегмент спинного мозга связан с сегментом тела. Эта связь сохраняется начиная с эмбрионального периода на протяжении всей жизни индивидуума. Задний корешок и спинномозговой узел связаны с сегментом кожи, они сформировались из соответствующего дерматома, передний корешок — с мышцами, которые произошли из соответствующего миотома. В то же время следует указать, что каждый сегмент кожи иннервируется не только одним нервом из «своего» сегмента спинного мозга, а также из выше- и нижележащего.

Спинномозговые нервы формируются из двух *корешков*: *переднего* (эфферентного) и *заднего* (афферентного). Они соединяются

между собой в межпозвоночном отверстии и образуют спинномозговой нерв. К заднему корешку прилежит чувствительный спинномозговой узел. Тела крупных афферентных нейронов (100—120 мкм в диаметре) расположены в спинномозговых узлах, залегающих в межпозвоночных отверстиях с каждой стороны. У человека эти *нейроны ложноуниполярные*. Длинный отросток (дендрит) направляется на периферию, где заканчивается рецепторами, а нейрит (аксон) в составе заднего корешка спинномозгового нерва входит в задний рог спинного мозга. В связи с описанным выше неравномерным ростом спинного мозга и позвоночного столба корешки спинномозговых нервов расположены в верхних отделах позвоночного канала горизонтально, в средних — косо вниз, а в нижних — отвесно, образуя пучок корешков — «конский хвост».

Волокна обоих корешков (переднего и заднего) образуют смешанные спинномозговые нервы, содержащие чувствительные (афферентные), двигательные (эфферентные), а на участке от VIII шейного по II поясничные еще сегменты спинного мозга и вегетативные (симпатические) волокна (тела клеток последних имеются в VIII шейном, всех грудных и I—II поясничных сегментах спинного мозга).

Т а б л и ц а 69. Задние ветви спинномозговых нервов

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Ветви	Имнервируемая область тела
Подзатылочный (Сi) (п. suboccipitalis)	Проходит кзади между затылочной костью и атлантом	Мышечные	Прямые задние мышцы головы (большая и малая)
Большой затылочный (Сi) (п. occipitalis major)	Проходит между дугой атланта и осевым позвонком	Кожная	Полуостистая <i>мышца головы</i> , ременные мышцы головы и шеи, длиннейшая мышца головы Кожа затылочной области, ближе к средней линии
Задние ветви III—VII шейных, грудных, поясничных, крестцовых и копчиковых спинномозговых н.		Медиальные и латеральные ветви Латеральные ветви поясничных нервов (Li—Lm) — верхние ветви ягодич Латеральные ветви <i>крестцовых</i> нервов (Si—Sin) — средние нервы ягодич	Мышцы спины и соответствующие участки кожи Кожа верхней и средней частей ягодичной области

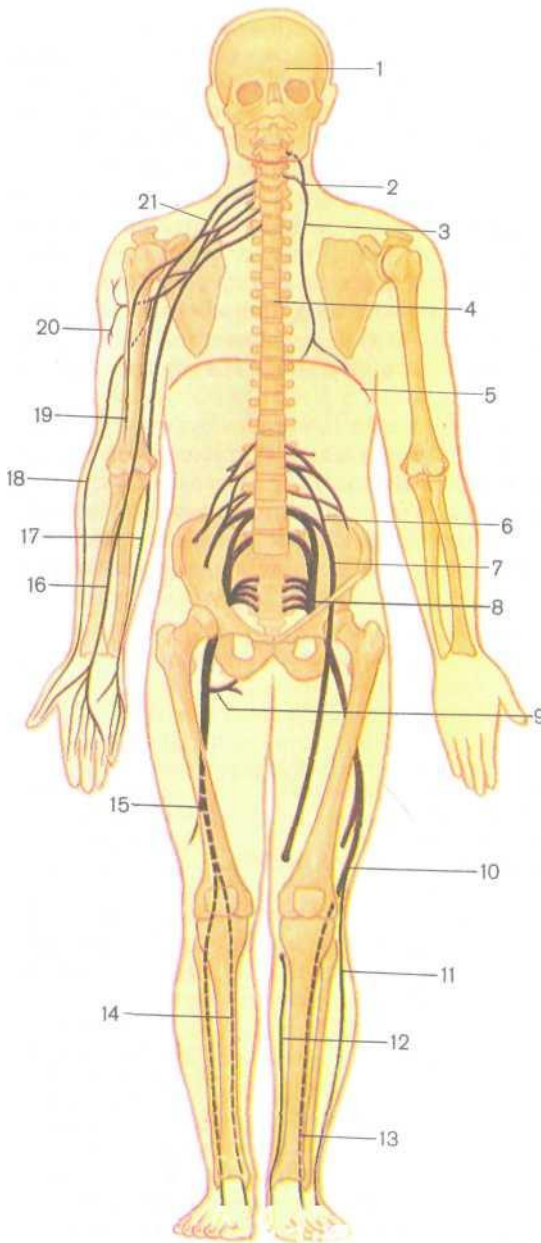


Рис. 235. Схема сплетений спинномозговых нервов (н.):

/ — головной мозг в полости черепа, 2 — шейное сплетение (С1-IV), 3 — диафрагмальный н., 4 — спинной мозг в позвоночном канале, 5 — диафрагма, 6 — поясничное сплетение (L1-IV), 7 — бедренный н., 8 — крестцовое сплетение (L_v — Si_v), 9 — мышечные ветви седалищного н., 10 — общий малоберцовый н., // — поверхностный малоберцовый н., — подкожный н. голени, — глубокий малоберцовый н., 14 — большеберцовый н., 15 — седалищный н., 16 — срединный н., 17 — локтевой н., 18 — лучевой н., — мышечно-кожный н., — подмышечный н., 21 — плечевое сплетение (Сv-vin — Thi)

Каждый спинномозговой нерв тотчас по выходе из межпозвоночного отверстия делится на четыре ветви: переднюю, заднюю, соединительную, менингеальную. Последняя возвращается через межпозвоночное отверстие в позвоночный канал и иннервирует оболочки спинного мозга. Задние ветви сохраняют метамерное строение и иннервируют кожу затылочной области, кожу и мышцы задней области шеи, спины, поясничной области и ягодиц (табл. 69). Передние ветви иннервируют кожу и мышцы шеи, груди,

живота, конечностей. Они сохраняют метамерное строение лишь в грудном отделе (межреберные нервы), а в остальных они соединяются друг с другом, образуя сплетения: шейное, плечевое, поясничное, крестцовое, от которых отходят периферические нервы (рис. 235).

Шейное сплетение

Шейное сплетение (plexus cervicalis), образованное передними ветвями четырех верхних шейных спинномозговых нервов, расположено на глубоких мышцах шеи. От сплетения отходят кожные (чувствительные) нервы, иннервирующие кожу затылочной области, ушной раковины, наружного слухового прохода, шеи (см. рис. 234). Мышечные ветви направляются к близлежащим мышцам шеи, а смешанный — диафрагмальный нерв — к диафрагме. Мышечная часть диафрагмы возникает из шейных миеотомов. Во внутриутробный период диафрагма, опускаясь вниз, увлекает за собой нерв. Этот пример подтверждает одну из важных закономерностей — сохранение в онтогенезе структурной связи нерва с мышцей. Основные ветви шейного сплетения представлены в табл. 70.

Т а б л и ц а 70. Нервы шейного сплетения

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
Малый затылочный (С ₁ —С _{1n}) (п. occipitalis minor)	Выходит из-под заднего края грудино-ключично-сосцевидной мышцы, направляется вверх к коже затылочной области		Кожа нижнелатеральной части затылочной области и задней поверхности ушной раковины
Большой ушной (С _п —С _{iv}) (п. auricularis magnus)	Идет по наружной поверхности грудино-ключично-сосцевидной мышцы вверх к коже ушной раковины и наружного слухового прохода	Задняя ветвь Передняя ветвь	Кожа ушной раковины, наружного слухового прохода, кожа спереди и сзади от ушной раковины
Поперечный н. шеи (С _п —С _ш) (п. transversus colli)	Выходит у заднего края грудино-ключично-сосцевидной мышцы, идет горизонтально вперед к коже переднебоковых отделов шеи	Верхние ветви (соединяются с лицевым нервом) Нижние ветви	Кожа передней и латеральной областей шеи. Чувствительная иннервация подкожной мышцы шеи
Надключичные (С _п —С _{iv}) (nn. supraclaviculares)	Выходят из-под заднего края грудино-ключично-сосцевидной мышцы, идут вниз и назад к коже нижних областей шеи	Медиальные, промежуточные и латеральные (задние) надключичные нервы	Кожа латеральной области шеи над ключицей и грудной стенки ниже ключицы (над дельтовидной и большой грудной мышцами)
Мышечные ветви (С _i —С _{iv}) (gr. musculares)	Идут к рядом расположенным мышцам		Мышцы: лестничные, длинные м. головы и шеи, перед-

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
<p>Шейная петля (C₁ — C₄) (нижний корешок — C₁ — C₃ — из шейного оплетения; верхний корешок — C₁ — из подъязычного нерва) (ansa cervicalis) Диафрагмальный (C₃ - C₄) (п. phrenicus)</p>	<p>Располагается несколько выше верхнего края промежуточного сухожилия лопаточно-подъязычной мышцы на передней поверхности общей сонной артерии Спускается по передней лестничной мышце, входит в грудную полость, идет между средостенной плеврой и перикардом. Левый — впереди дуги аорты и корня левого легкого, правый — впереди корня правого легкого</p>	<p>Щитоподъязычная ветвь Перикардальная ветвь Диафрагмально-брюшинные ветви</p>	<p>няя и латеральная прямые м. головы: м., поднимающая лопатку, передние межпоперечные трапециевидная и грудино-ключично-сосцевидная Мышцы: грудино-подъязычная, грудино-щитовидная, щитоподъязычная, лопаточно-подъязычная Перикард, плевра Брюшина, покрывающая диафрагму, связки печени, капсула печени, желчный пузырь, солнечное сплетение</p>

Плечевое сплетение

Плечевое сплетение (plexus brachialis) образовано передними ветвями V, VI, VII, VIII и частично I грудного спинномозговых нервов. В межлестничном промежутке они формируют *три ствола (верхний, средний и нижний)*, которые выходят между передней и средней лестничными мышцами и спускаются в подмышечную полость позади ключицы. В сплетении выделяют над- и подключичную части. От *надключичной части* отходят короткие ветви, иннервирующие часть мышц шеи, мышцы плечевого пояса и плечевой сустав. *Подключичная часть* делится на *латеральный, медиальный и задний пучки*, которые окружают подмышечную артерию. От медиального пучка отходят кожные нервы плеча и предплечья, локтевой и медиальный корешок срединного нерва; от латерального пучка — латеральный корешок срединного нерва и мышечно-кожный нерв, от заднего — лучевой и подмышечные нервы (рис. 236). Данные о наиболее крупных нервах плечевого сплетения приведены в табл. 71. Иннервация кожи верхней конечности представлена на рис. 237.

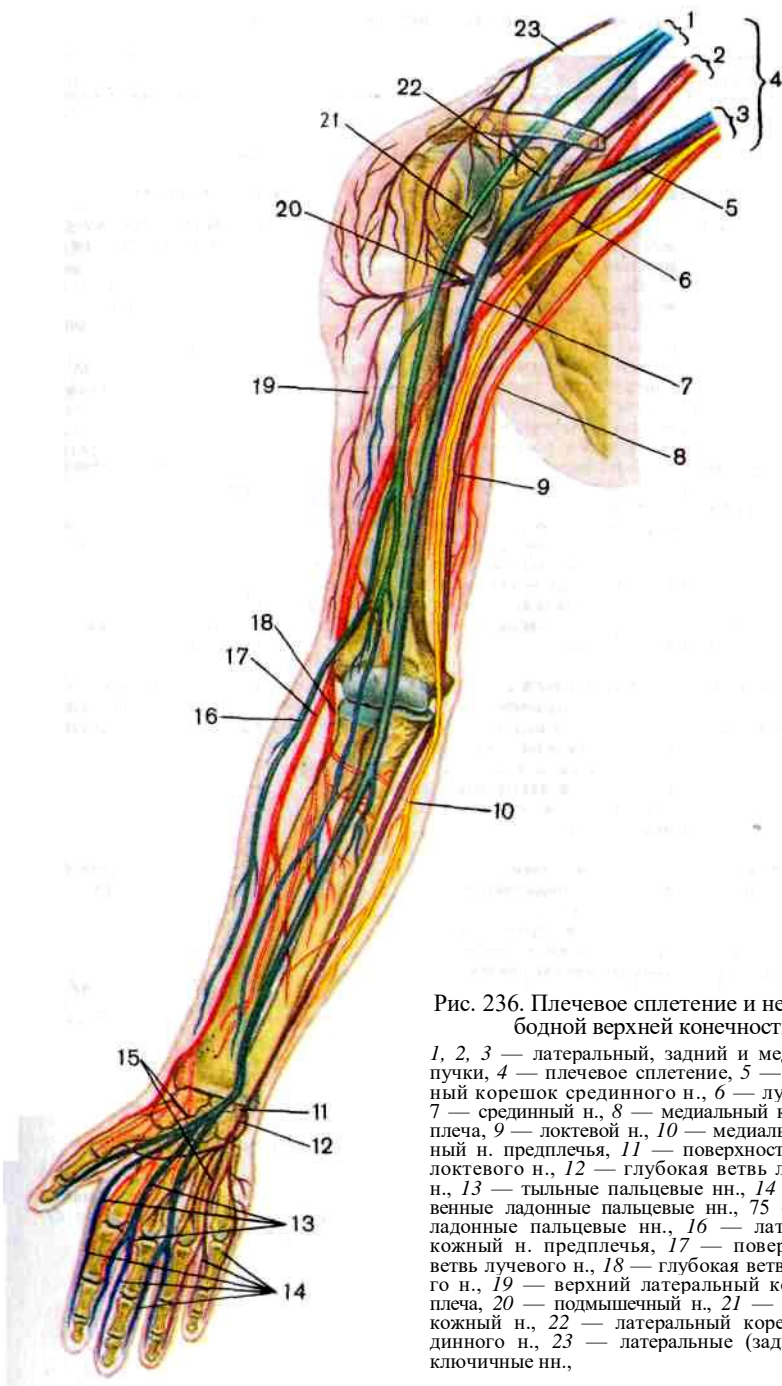


Рис. 236. Плечевое сплетение и нервы свободной верхней конечности:

1, 2, 3 — латеральный, задний и медиальный пучки, 4 — плечевое сплетение, 5 — медиальный корешок срединного н., 6 — лучевой н., 7 — срединный н., 8 — медиальный кожный н. плеча, 9 — локтевой н., 10 — медиальный кожный н. предплечья, 11 — поверхностная ветвь локтевого н., 12 — глубокая ветвь локтевого н., 13 — тыльные пальцевые нн., 14 — собственные ладонные пальцевые нн., 15 — общие ладонные пальцевые нн., 16 — латеральный кожный н. предплечья, 17 — поверхностная ветвь лучевого н., 18 — глубокая ветвь лучевого н., 19 — верхний латеральный кожный н. плеча, 20 — подмышечный н., 21 — мышечно-кожный н., 22 — латеральный корешок срединного н., 23 — латеральные (задние) надключичные нн.,

Т а б л и ц а 71. Нервы плечевого сплетения

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные нервы	Иннервируемая область
Короткие ветви плечевого сплетения (надключичная часть сплетения)			
Мышечные ветви (Cv — CvIII) (rr. musculares) Дорсальный нерв лопатки (Cv) (п. dorsalis scapulae)	Направляются к рядом расположенным мышцам По передней поверхности мышцы, поднимающей лопатку, между ней и задней лестничной мышцей, направляется назад вместе с нисходящей ветвью поперечной артерии шеи к мышцам		Мышцы: межпоперечные, лестничные, длинная м. шеи Мышцы: поднимающая лопатку, большая и малая ромбовидные
Длинный грудной нерв (Cv — Cvi) (п. thoracicus longus)	Вниз позади плечевого сплетения по латеральной поверхности передней лестничной мышцы, между латеральной грудной артерией спереди и грудоспинной артерией сзади		Передняя зубчатая мышца
Подключичный нерв (Cv) (п. sub-clavius)	Впереди подключичной артерии		Подключичная мышца
Надлопаточный нерв (Cv — CvIII) (п. suprascapularis)	Латерально и сзади, вместе с надлопаточной артерией под верхней поперечной связкой лопатки в надостную ямку, а затем под акромиион — в подостную ямку		Мышцы: надостная, подостная, капсула плечевого сустава
Подлопаточный нерв (Cv — CvIII) (п. subscapularis) Грудоспинный нерв (Cv — Cyn) (п. thoracodorsalis) Латеральный и медиальный грудные нервы (Cv — Thi) (nn. pectorales late-ralis, et medialis)	По передней поверхности подлопаточной мышцы Вдоль латерального края лопатки к широчайшей мышце спины От латерального и медиального пучков плечевого сплетения (от подключичной части сплетения), идут вперед к мышцам		Подлопаточная и большая круглая мышцы Широчайшая мышца спины Большая и малая грудные мышцы
Длинные ветви плечевого сплетения (подключичная часть сплетения)			
Подмышечный нерв (Cv — CvIII) (п. axillans)	Вниз и латерально по передней поверхности подлопаточной мышцы, затем вместе с задней огибающей плечевую кость артерией проходит через четырехстороннее отверстие и позади хирургической шейки плечевой кости идет к плечевому суставу	Мышечные ветви Верхний латеральный кожный нерв плеча	Дельтовидная, малая круглая мышцы, капсула плечевого сустава

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные нервы	Иннервируемая область
Медиальный кожный нерв плеча (C _v in—Th _i) (n. cutaneus brachii medialis)	ОТХОДИТ ОТ МЕДИАЛЬНОГО ПУЧКА ПЛЕЧЕВОГО СПЛЕТЕНИЯ, СОПРОВОЖДАЕТ ПЛЕЧЕВУЮ АРТЕРИЮ, 2—3 веточки прободают подмышечную фасцию и фасцию плеча	Вместе с латеральной кожной ветвью II (III) межреберных нервов образует межреберно-плечевые нервы	Кожа медиальной поверхности плеча до локтевого сустава
Медиальный кожный нерв предплечья (Суш—Th _i) (n. cutaneus antebrachii medialis)	От медиального пучка плечевого сплетения, вместе с плечевой артерией спускается на предплечье	Передняя ветвь Локтевая ветвь	Кожа переднемедиальной стороны предплечья до лучезапястного сустава
Локтевой нерв (C _v II—C _v III) (n. ulnaris)	От медиального пучка плечевого сплетения вместе со срединным нервом и плечевой артерией в медиальной борозде двуглавой мышцы, затем позади медиального надмышцелка плечевой кости, далее — в локтевой борозде предплечья вместе с локтевой артерией выходит на ладонь	Тыльная ветвь Ладонная ветвь Поверхностная ветвь Глубокая ветвь Мышечные ветви	Кожа предплечья в области лучезапястного сустава, тыла кисти, V, IV и частично III пальцев Локтевой, лучезапястный суставы, суставы кисти (частично) Мышцы: локтевой сгибатель запястья, медиальная часть глубокого сгибателя пальцев, все м. возвышения малого пальца, ладонные и тыльные межкостные, III и IV червеобразные, приводящая большой палец кисти, глубокая головка короткого сгибателя большого пальца кисти
Срединный нерв (C _v i—C _v II) (n. medianus)	От медиального и латерального пучков плечевого сплетения, проходит в медиальной борозде плеча, в локтевой ямке, прободает круглый пронатор, ложится между поверхностным и глубоким сгибателями пальцев, направляется на ладонь через запястный канал, под ладонным апоневрозом делится на конечные ветви	На плече ветвей не дает. На предплечье передний межкостный нерв, мышечные ветви	Мышцы: круглый и квадратный пронаторы, лучевой сгибатель запястья, длинная ладонная мышца, длинный сгибатель большого пальца кисти, часть глубокого сгибателя пальцев, короткая отводящая мышца большого пальца, поверхностная головка короткого сгибателя большого пальца кисти, противопоставляющая большой палец кисти, червеобразные мышцы (I—II) Суставы: локтевой, лучезапястный, межзапястные и I—IV пальцев

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные нервы	Иннервируемая область
<p>Лучевой нерв (C_v — C_{vii}) (n. radialis)</p>	<p>От заднего пучка плечевого сплетения, вместе с глубокой артерией плеча уходит в плечемышечном канале, покидает канал в нижней трети плеча на латеральной его стороне, прободает латеральную межмышечную перегородку плеча, идет книзу между плечевой мышцей и началом плечелучевой мышцы. На уровне локтевого сустава лучевой нерв делится на поверхностную и глубокую ветви</p>	<p>Ладонная (Ветвь Общие ладонные пальцевые нервы)</p> <p>Задний кожный нерв плеча Задний кожный нерв предплечья Мышечные ветви (на плече) Глубокая ветвь</p>	<p>Кожа в области передней поверхности лучезапястного сустава, возвышения большого пальца и на середине ладони, кожа пальцев (II — III и, частично, I и IV)</p> <p>Кожа задней и заднелатеральной поверхности плеча Кожа задней поверхности предплечья Капсула плечевого сустава Мышцы: трехглавая м. плеча, локтевая Мышцы: плечелучевая, длинный лучевой разгибатель запястья, короткий лучевой разгибатель запястья, супинатор, разгибатель пальцев, разгибатель мизинца, локтевой разгибатель запястья, длинная м., отводящая большой палец кисти, длинный разгибатель большого пальца кисти, короткий разгибатель большого пальца кисти, разгибатель указательного пальца</p>
<p>Мышечно-кожный нерв (C_v — C_{viii}) (n. musculocutaneus)</p>	<p>От латерального пучка плечевого сплетения, латерально и вниз, косо прободает клювовидно-плечевую мышцу и позади двуглавой мышцы плеча выходит в латеральную локтевую борозду. Затем выходит на латеральную поверхность предплечья под названием «латеральный кожный нерв предплечья»</p>	<p>Поверхностная ветвь</p> <p>Мышечные ветви Латеральный кожный нерв предплечья</p>	<p>Кожа тыльной и латеральной сторон основания большого пальца и частично кожа II и III пальцев</p> <p>Мышцы: двуглавая м. плеча, клювовидно-плечевая, плечевая Капсула локтевого сустава Кожа латеральной стороны предплечья (до возвышения большого пальца)</p>

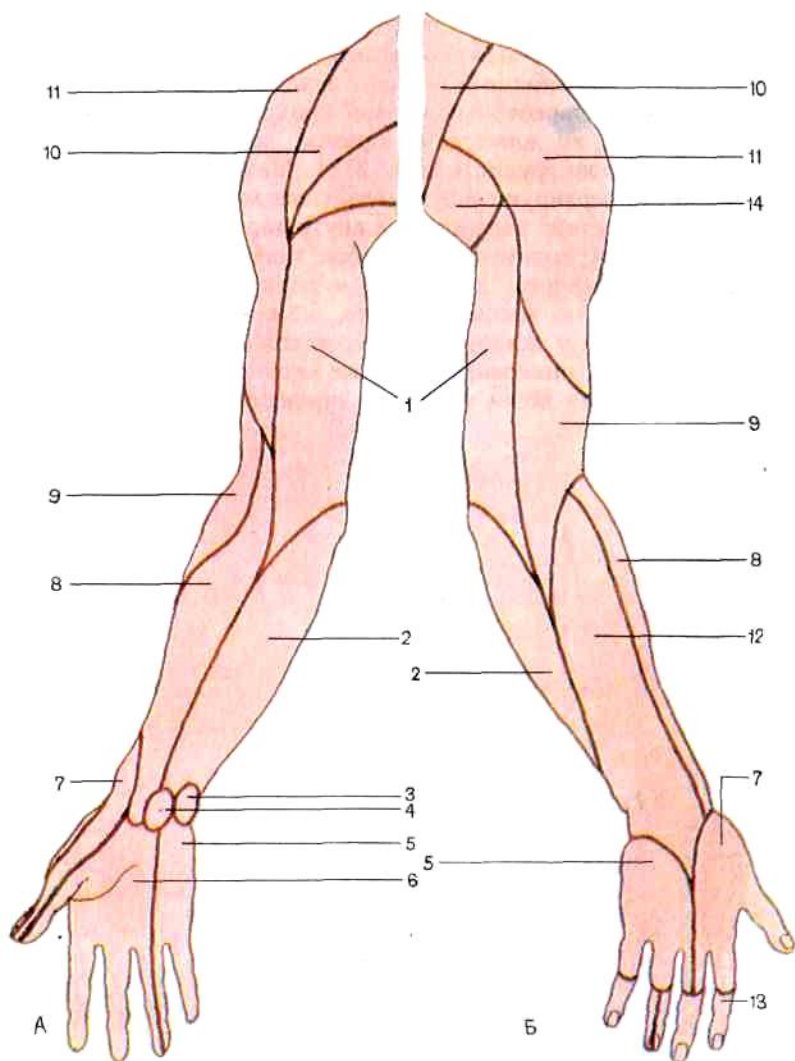


Рис. 237. Зоны чувствительной иннервации кожи верхней конечности. Передняя (А) и задняя (Б) поверхности:

/ — медиальный кожный нерв (н.) плеча, 2 — медиальный кожный н. предплечья, 3 — ладонная ветвь локтевого н., 4 — ладонная ветвь срединного н., 5 — поверхностная ветвь лучевого н., 6 — кожные ветви срединного н., 7 — поверхностная ветвь срединного н., 8 — латеральный кожный н. предплечья, 9 — задний кожный н. плеча, 10 — надключичные нн., // — латеральный кожный н. плеча, 12 — задний кожный н. предплечья, 13 — пальцевые нн. (ветви срединного н.), 14 — латеральные кожные ветви межреберных нн.

Грудные нервы

Грудные нервы (nervi thoracici) (12 пар) — это *межреберные нервы* (из них XII называют *подреберным нервом*). 11 межреберных нервов идут в борозде соответствующего ребра между наружными и внутренними межреберными мышцами в одноименных промежутках, подреберный — под нижним краем XII ребра. Шесть нижних межреберных нервов проходят в толщу брюшных мышц и входят во влагалище прямой мышцы живота, шесть верхних доходят до грудины (рис. 238). Межреберные нервы смешанные, они иннервируют все вентральные мышцы стенок грудной и брюшной полостей: наружные и внутренние межреберные, подреберные, мышцы, поднимающие ребра, поперечную мышцу груди, прямую мышцу живота, наружную и внутреннюю косые мышцы живота, поперечную мышцу живота, кожу передней и боковой поверхности груди и живота. Нервы, идущие в IV—VI межреберных промежутках, иннервируют также молочную железу. Чувствительная иннервация кожи туловища приведена на рис. 239.

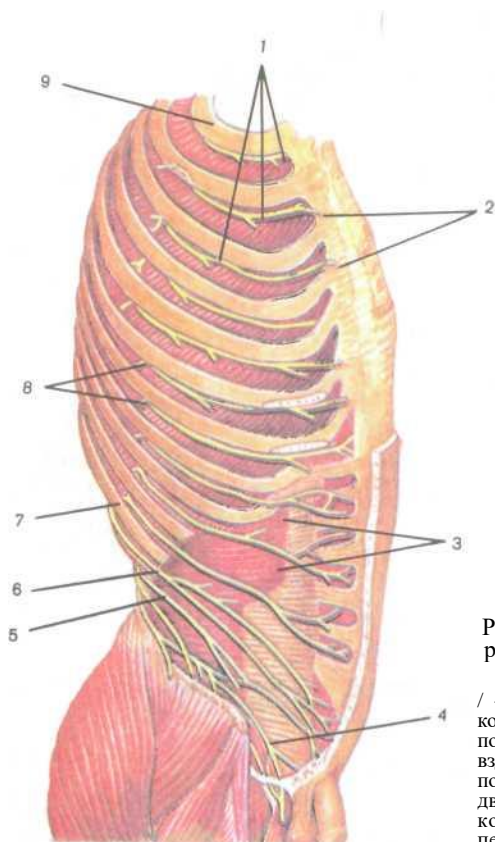


Рис. 238. Межреберные нервы (наружные межреберные и косые мышцы живота удалены):

1 — межреберные нн., 2 — передние кожные ветви межреберных нн., 3 — поперечная мышца живота, 4 — подвздошно-паховый н., 5 — подвздошно-подчревный н., 6 — подреберный н., 7 — двенадцатое ребро, 8 — латеральная кожная ветвь межреберного н., 9 — первое ребро

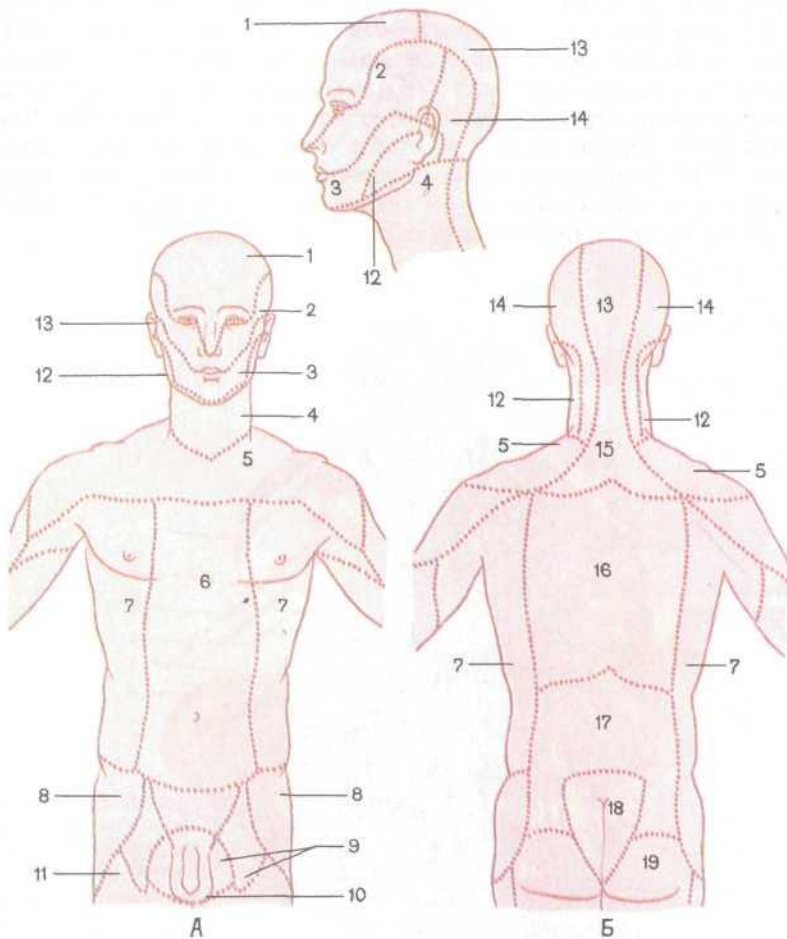


Рис. 239. Зоны чувствительной иннервации кожи головы, шеи и туловища.
Передняя (А) и задняя (Б) поверхности:

1 — глазной н., 2 — верхнечелюстной н., 3 — нижнечелюстной н., 4 — поперечный н. шеи, 5 — надключичные нн., 6 — межреберные нн., 7 — межреберные нн. (латеральные кожные ветви), 8 — подвздошно-подчревный н., 9 — половобедерный н., 10 — подвздошно-паховый н., 11 — боковой кожный н. бедра, 12 — большой ушной н., 13 — большой затылочный н., 14 — малый затылочный н., 15 — задние ветви шейных нн., 16 — задние ветви грудных нн., 17 — задние ветви поясничных нн., 18 — задние ветви крестцовых нн., 19 — нижние нн. ягодиц

Поясничное сплетение

Поясничное сплетение (plexus lumbalis) (рис. 240) образовано передними ветвями I—III поясничных и частично XII грудного и IV поясничного спинномозговых нервов, оно расположено в толще большой поясничной мышцы и на передней поверхности квадратной мышцы поясницы. Нервы, выходящие из этого сплетения, иннервируют кожу нижнего отдела передней брюшной стенки и частично бедра, голени и стопы, наружных половых органов (рис. 241). Мышечные ветви иннервируют мышцы стенок живота, передней и медиальной групп мышц бедра. Сведения о наиболее крупных нервах приведены в табл. 72 и на рис. 242.

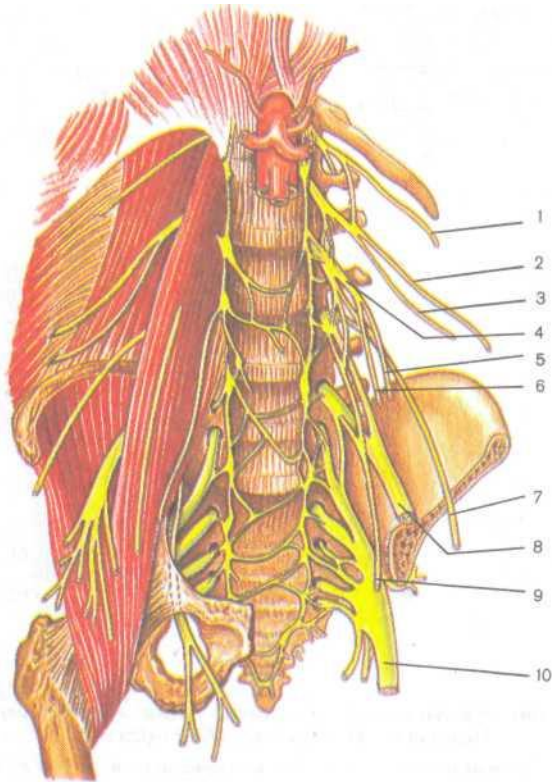
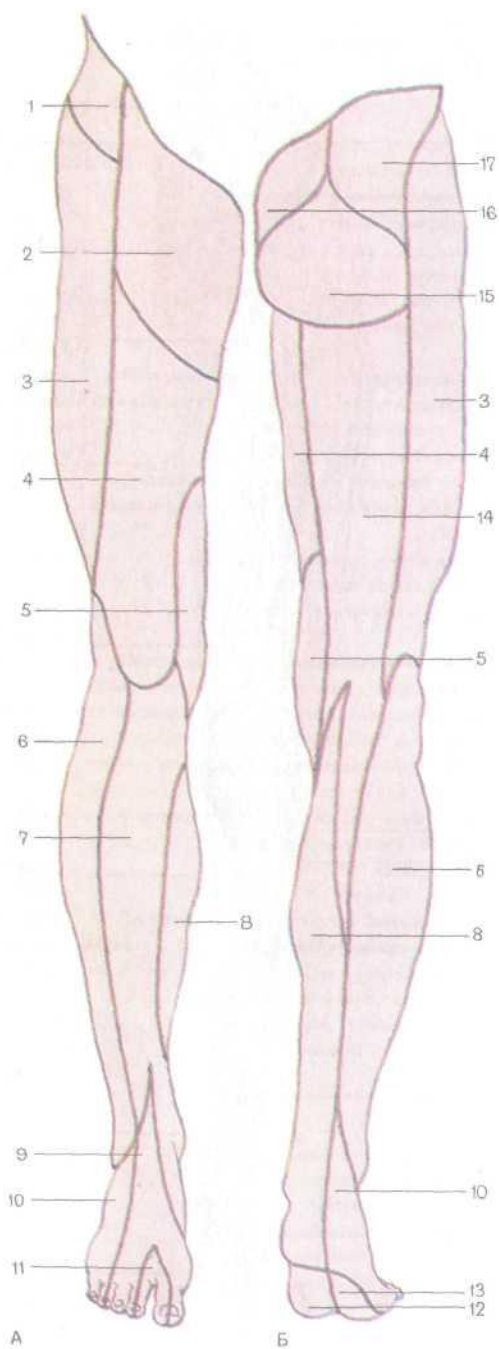


Рис. 240. Поясничное и крестцовое сплетения (на левой половине препарата удалены мышцы и часть костей). Вид спереди:

/ — подреберный нерв (н.), 2 — подвздошно-подчревный н., 3 — подвздошно-паховый н., 4 — бедренно-половой н., 5 — половая ветвь бедренно-полового н., 6 — бедренная ветвь бедренно-полового н., 7 — латеральный кожный н. бедра, 8 — бедренный н., 9 — запирающий н., 10 — седалищный н.

Рис. 241. Зоны чувствительной иннервации кожи нижней конечности. Передняя (А) и задняя (В) поверхности: 1 — латеральная кожная ветвь подвздошно-подчревного нерва (н.), 2 — бедренная ветвь бедренно-полового н., 3 — латеральный кожный н. бедра, 4 — передние кожные ветви бедренного н., 5 — кожная ветвь запирательного н., 6 — латеральный кожный н. икры, 7 — подкожный н. (ветвь бедренного н.), 8 — медиальный кожный н. икры, 9 — тыльный кожный н. (ветвь поверхностного малоберцового н.), 10 — икроножный н., // — глубокий малоберцовый н., 12 — медиальный подошвенный н., 13 — латеральный подошвенный н., 14 — задний кожный н. бедра, 15 — нижние нн. ягодиц, 16 — средние нн. ягодиц, 17 — верхние нн. ягодиц



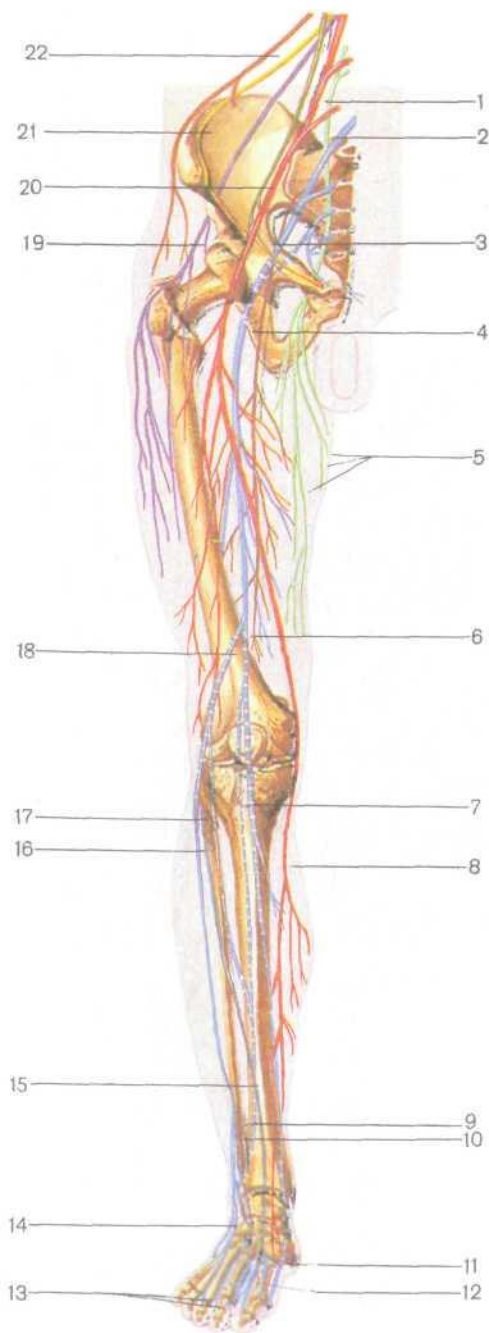


Рис. 242. Пояснично-крестцовое сплетение и нервы правой свободной нижней конечности:

1 — бедренный нерв (н.), 2 — запирающий нерв, 3 — половая ветвь бедренно-полового н., 4 — седалищный н., 5 — кожные ветви запирающего н., 6 — большеберцовый н., 7 — медиальный кожный н. икры, 8 — подкожный н., 9 — медиальный тыльный кожный н., 10 — промежуточный тыльный кожный н., // — медиальный подошвенный н., 12 — латеральный подошвенный н., 13 — тыльные пальцевые нн. стопы, 14 — латеральный тыльный кожный н., 15 — икроножный н., 16 — поверхностный малоберцовый н., 17 — глубокий малоберцовый н., 18 — общий малоберцовый н., 19 — латеральный кожный н. бедра, 20 — бедренно-половой н., 21 — подвздошно-пахтовый н., 22 — подвздошно-подчревный н.

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
Мышечные ветви (Thxn — Liv) (гг. musculares)	От передних ветвей сплетения спинномозговых нервов до их соединения между собой		Мышцы: большая и малая поясничные, латеральные межпоперечные м. поясницы, квадратная м. поясницы
Подвздошно-подчревный н. (Thxn — Li) (iliohypogastricus)	Выходит из-под латерального края большой поясничной мышцы, идет по передней поверхности квадратной мышцы поясницы, идет к прямой мышце между поперечной и внутренней кривой мышцами живота	Латеральная кожная ветвь Передняя кожная ветвь	Мышцы: поперечная, внутренняя и наружная косые м. живота, прямая м. живота Кожа верхнелатеральной части ягодичной области, верхнелатеральной области бедра Кожа передней брюшной стенки над лобком
Подвздошно-паховый н. (Thxii — Liv) (ilioinguinalis)	Идет книзу от подвздошно-подчревного нерва, между поперечной и внутренней кривой мышцами живота, входит в паховый канал. Выйдя через наружное поверхностное кольцо пахового канала, заканчивается в коже	Передние мошоночные ветви (у мужчин) Передние губные ветви (у женщин)	Мышцы: наружная и внутренняя косые м. живота, поперечная м. живота Кожа паховой области и лобка, мошонки (у мужчин), большой половой губы (у женщин), верхнемедиальной поверхности бедра
Бедренно-половой н. (Li — LH) (n. genitofemoralis)	Прободает большую поясничную мышцу, по ее передней поверхности следует к глубокому паховому кольцу, проходит через канал, выходит через поверхностное паховое кольцо и спускается к мошонке (половая ветвь) и под паховую связку (бедренная ветвь) к коже бедра	Бедренная ветвь Половая ветвь	Кожа бедра ниже паховой связки и в области подкожного кольца бедренного канала Мышца, поднимающая яичко, кожа мошонки (у мужчин); круглая связка матки, кожа большой половой губы (у женщин)
Латеральный кожный н. бедра (Li—LH) (n. cutaneus femoris lateralis)	Выходит из-под латерального края поясничной мышцы, идет латерально и вниз по передней поверхности подвздошной мышцы, проходит под латеральной частью паховой связки на бедро		Кожа заднелатеральной поверхности бедра (над напрягателем широкой фасции) до коленного сустава

Названия с из проис	не нерва, сег-пинного мозга, которых ходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
Запирательный н (Lp — Liv) (n. obturatorius)		Спускается вниз вдоль медиального края большой поясничной мышцы, в полости малого таза располагается над запирательной артерией, вместе с ней проходит через запирательный канал на бедро, ложится между приводящими мышцами	Передняя ветвь Задняя ветвь	Мышцы: короткая и длинная приводящие, гребенчатая; кожа медиальной поверхности бедра Наружная запирательная, большая приводящая мышцы; капсула тазобедренного сустава
Бедренный н. (Li — Lrv) (n. femoralis)		Начинается тремя корешками в толще большой поясничной мышцы, направляется вниз под <i>подвздошной</i> фасцией в борозде между большой поясничной и подвздошной мышцами, выходит на бедро через мышечную лауну, в бедренном треугольнике располагается латерально от бедренных сосудов	Мышечные ветви Передние кожные ветви Подкожный нерв	Мышцы: четырехглавая м. бедра, портняжная, гребенчатая Кожа переднемедиальной поверхности бедра Кожа медиальной поверхности коленного сустава, передней и медиальной поверхностей голени, медиального края стопы до большого пальца

Крестцовое сплетение

Самое мощное из всех сплетений — крестцовое (plexus sacralis), которое образовано передними ветвями V поясничного, I—IV крестцовых и частично IV поясничного спинномозговых нервов. Нервы крестцового сплетения иннервируют мышцы и частично

Т а б л и ц а 73. Нервы крестцового сплетения

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
--	-----------	----------------	-----------------------

Короткие ветви

Внутренний запирательный н. (Liv — Si) (n. obturatorius internus)

Из полости таза — через подгрушевидное отверстие к мышце

Внутренняя запирательная мышца

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
<p>Грушевидный н. (Si — Sn) (п. piriformis)</p> <p>Н. квадратной мышцы бедра (Li—Siv) (п. musculi quadrati femoris)</p> <p>Верхний ягодичный н. (Liv — Si) (п. gluteus superior)</p> <p>Нижний ягодичный н. (Lv — Sn) (п. gluteus inferior)</p> <p>Половой н. (Si — Siv) (п. pudendus)</p>	<p>Из полости таза через подгрушевидное отверстие к мышце</p> <p>Из полости таза через подгрушевидное отверстие к мышце</p> <p>Из полости таза через надгрушевидное отверстие, затем вверх и латерально между средней и малой ягодичными мышцами</p> <p>Из полости таза через подгрушевидное отверстие</p>		<p>Грушевидная мышца</p> <p>Квадратная мышца бедра</p> <p>Мышцы: средняя и малая ягодичные, напрягающая широкую фасцию бедра</p> <p>Большая ягодичная мышца, капсула тазобедренного сустава</p>
Длинные ветви			
<p>Задний кожный н. бедра (Si — S_m) (п. cutaneus femoris posterior)</p>	<p>Из полости таза через подгрушевидное отверстие, затем из-под нижнего края большой ягодичной мышцы идет на заднюю поверхность бедра (до подколенной ямки,</p>	<p>Нижние нервы ягодич Промежностные нервы</p>	<p>Наружный сфинктер заднего прохода, кожа в области заднего прохода</p> <p>Мышцы: седалищно-пещеристая, луковично-губчатая, поверхностная и глубокая поперечная мышцы промежности</p> <p>Кожа промежности, задней поверхности мошонки (у мужчин) или больших половых губ (у женщин) У мужчин иннервирует кожу и пещеристые тела мужского полового члена, у женщин — большие и малые половые губы и клитор; глубокую поперечную мышцу промежности и сфинктер уретры</p> <p>Кожа ягодичной области Кожа промежности Кожа заднемедиальной поверхности бедра вплоть до подколенной ямки</p>

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
<p>Седалищный н. (L, V-SII) (п. ischiadicus)</p> <p>Большеберцовый н. (Liv — SII) (п. tibialis), ветвь седалищного н.</p>	<p>под широкой фасцией бедра)</p> <p>Из полости таза через подгрушевидное отверстие, затем на заднюю поверхность бедра, спускается вниз между большой приводящей мышцей и длинной головкой двуглавой мышцы бедра; вблизи подколенной ямки делится на две крупные ветви: большеберцовый и общий малоберцовый нервы</p> <p>Продолжение ствола седалищного нерва на голени; в подколенной ямке располагается под фасцией, позади подколенной вены. Между медиальной и латеральной головками икроножной мышцы направляется в голеноподколенный канал; выйдя из канала, проходит позади медиальной лодыжки под удерживателем сгибателей на стопу, где делится на свои конечные ветви: медиальный и латеральный подошвенные нервы</p>	<p>Мышечные ветви</p> <p>То же</p> <p>Медиальный кожный нерв икры (в нижней трети голени соединяется с латеральным кожным нервом икроножной — ветвью общего малоберцового нерва — и образует икроножный нерв)</p> <p>Медиальный подошвенный нерв</p>	<p>Мышцы: внутренняя запирательная, близнецовые, полусухожильная, полуперепончатая, двуглавая м. бедра (длинная головка), задняя часть большой приводящей м., капсула тазобедренного и коленного суставов</p> <p>Мышцы: икроножная, камбаловидная, подошвенная, подколенная, длинный сгибатель пальцев стопы, задняя большеберцовая, длинный сгибатель большого пальца стопы Кожа заднемедиальной поверхности голени Кожа латерального края стопы Мышцы: короткий сгибатель пальцев, медиальная головка короткого сгибателя большого пальца стопы и отводящая большой палец стопы, I — II червеобразные Кожа медиального края стопы и большого пальца, кожа обращенных друг к другу повер-</p>

Название нерва, сегменты спинного мозга, из которых происходят нервы	Ход нерва	Основные ветви	Иннервируемая область
Общий малоберцовый н. (Liv—Si) (П. peroneus communis), ветвь седалищного н.	Отходит от седалищного нерва в верхнем отделе подколенной ямки, идет вниз и латерально вдоль внутреннего (медиального) края двуглавой мышцы бедра, затем огибает головку малоберцовой кости и в толще длинной малоберцовой мышцы делится на две ветви — поверхностный и глубокий малоберцовые нервы	<p>Латеральный подошвенный нерв</p> <p>Латеральный кожный нерв икры (соединяется с медиальным кожным нервом икры, образует икроножный нерв) Поверхностный малоберцовый нерв Медиальный тыльный кожный нерв</p> <p>Промежуточный тыльный кожный нерв Глубокий малоберцовый нерв</p>	<p>ностей подошвенной стороны I—IV пальцев Мышцы: межкостные, III и IV червеобразные, приводящая большой палец стопы, латеральная головка короткого сгибателя большого пальца стопы, квадратная м. подошвы, мышца, отводящая мизинец Кожа подошвенной стороны латеральной поверхности V пальца Кожа обращенных друг к другу сторон IV и V пальцев стопы</p> <p>Кожа латеральной стороны голени, капсула коленного сустава</p> <p>Длинная и короткая малоберцовые мышцы</p> <p>Кожа медиального края стопы и большого пальца, кожа обращенных друг к другу сторон II и III пальцев Кожа обращенных друг к другу сторон III, IV, V пальцев</p> <p>Мышцы: передняя большеберцовая, длинный и короткий разгибатели пальцев стопы, длинный и короткий разгибатели большого пальца, капсула голеностопного сустава, кожа обращенных друг к другу сторон I и II пальцев стопы</p>

кожу ягодичной области и промежности, кожу наружных половых органов, кожу и мышцы задней поверхности бедра, кости, суставы, мышцы и кожу голени и стопы, кроме небольшого участка кожи, который иннервируется подкожным нервом (из поясничного сплетения). Данные о наиболее крупных ветвях приведены в табл. 73.

Копчиковое сплетение

Копчиковое сплетение (plexus coccygeus) образовано передними ветвями V крестцового и I копчикового нервов, его ветви иннервируют кожу в области копчика и вокруг заднего прохода.

Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Перечислите закономерности строения периферической нервной системы.
2. Назовите чувствительные, двигательные и смешанные черепные нервы и порядковый номер каждого из них.
3. Перечислите наиболее крупные ветви тройничного нерва.
4. Какие железы иннервируют ветви лицевого нерва?
5. Назовите ядра языкоглоточного и блуждающего нервов.
6. Назовите ветви, на которые делится каждый спинномозговой нерв.
7. Перечислите ветви (нервы) шейного сплетения. Какой регион тела иннервирует каждая ветвь?
8. Назовите короткие ветви плечевого сплетения и зоны их распределения.
9. Какие нервы плечевого сплетения иннервируют кожу свободной верхней конечности?
10. Какие спинномозговые нервы иннервируют кожу и мышцы передней брюшной стенки?
11. Перечислите ветви поясничного сплетения.
12. Назовите ветви седалищного нерва.
13. Какие нервы иннервируют кожу и мышцы голени?

ВЕГЕТАТИВНАЯ (АВТОНОМНАЯ) НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативная, или автономная (от греч. *autos* — сам, *nomos* — закон), **нервная система (ВНС) (systema nervosum autonomicum)** координирует и регулирует деятельность внутренних органов, обмен веществ, функциональную активность тканей. Однако, как справедливо писал W. Cannon (1939), *главная функция ВНС — поддержание гомеостаза* (от греч. *homoios* — подобный, одинаковый, *stasis* — неподвижность, состояние) — постоянства внутренней среды. Гомеостатические механизмы обеспечивают независимость организма от постоянно меняющихся условий внешней среды. Пожалуй, наиболее важна универсальность вегетативной нервной системы, которая иннервирует весь (без исключения) организм, все органы и ткани. ВНС не подконтрольна сознанию, но ВНС и соматическая нервная система функционируют содружественно. При этом нервные центры обоих отделов ЦНС, расположенные в полушариях большого мозга (в первую очередь в коре) и в стволе головного мозга, едины, в то время как периферические части разобщены морфологически и функционально.

ВНС имеет ряд особенностей строения: 1) вегетативные ядра локализованы в центральной нервной системе в виде отдельных скоплений (очагов); 2) наличие тел эффекторных нейронов в составе периферической нервной системы в виде узлов (ганглиев) вегетативных сплетений; 3) двухнейронность нервного пути от вегетативного ядра в центральной нервной системе к иннервируемому органу, т. е. между ядрами ВНС, локализованными в ЦНС, и рабочими органами имеется дополнительное звено в виде эффекторного нейрона. **Нейроны вегетативных центров получают информацию о состоянии внутренней среды организма и передают ее вторым нейронам, залегающим в вегетативных ганглиях.**

ВНС имеет две части: *симпатическую* (от греч. *sympathos* — чувствительный, восприимчивый к влиянию) и *парасимпатическую* (от греч. *para* — возле, при). Большинство внутренних органов иннервируются обеими частями вегетативной нервной системы, которые оказывают различное, иногда противоположное влияние. Каждая из них имеет центральную и периферическую части. Центры ВНС расположены в четырех отделах головного и спинного мозга, три из них парасимпатические (рис. 243).

Парасимпатическими центрами являются: *среднемозговой (мезенцефалический) отдел* в среднем мозге — добавочное (Якубовича) ядро глазодвигательного нерва (III пара черепных нервов); *бульварный отдел* в продолговатом мозге и мосту — верхнее слюноотделительное ядро лицевого (промежуточного) нерва (VII пара), нижнее слюноотделительное ядро языкоглоточного нерва (IX пара) и заднее ядро блуждающего нерва (X пара черепных нервов); *крестцовый (сакральный) отдел* — крестцовые парасимпатические ядра, залегающие в латеральном промежуточном веществе II—V крестцовых сегментов спинного мозга.

Центр **симпатической** части (грудопоясничный, тораколумбальный) расположен в правом и левом *боковых промежуточных столбах* — *боковых рогах* VIII шейного, всех грудных и I—II поясничных сегментов спинного мозга (в промежуточно-латеральном ядре).

Периферическая часть вегетативной нервной системы образована выходящими из головного и спинного мозга вегетативными нервами, ветвями и нервными волокнами, вегетативными сплетениями и их узлами, лежащими впереди от позвоночника (предпозвоночные — превертебральные нервные узлы) и рядом с позвоночником (околопозвоночные — паравертебральные узлы), а также расположенными вблизи крупных сосудов, возле органов и в их толще; нервами, отходящими от этих узлов и сплетений к органам и тканям, нервными окончаниями вегетативной природы.

Вегетативные ганглии периферической части вегетативной нервной системы подразделяются на симпатические и парасимпатические. Среди симпатических выделяют узлы симпатического ствола и крупных вегетативных нервных сплетений брюшной полости и таза. Вегетативные ганглии образованы скоплениями тел мультиполярных нейронов, окруженных глиоцитами ганглия, кото-

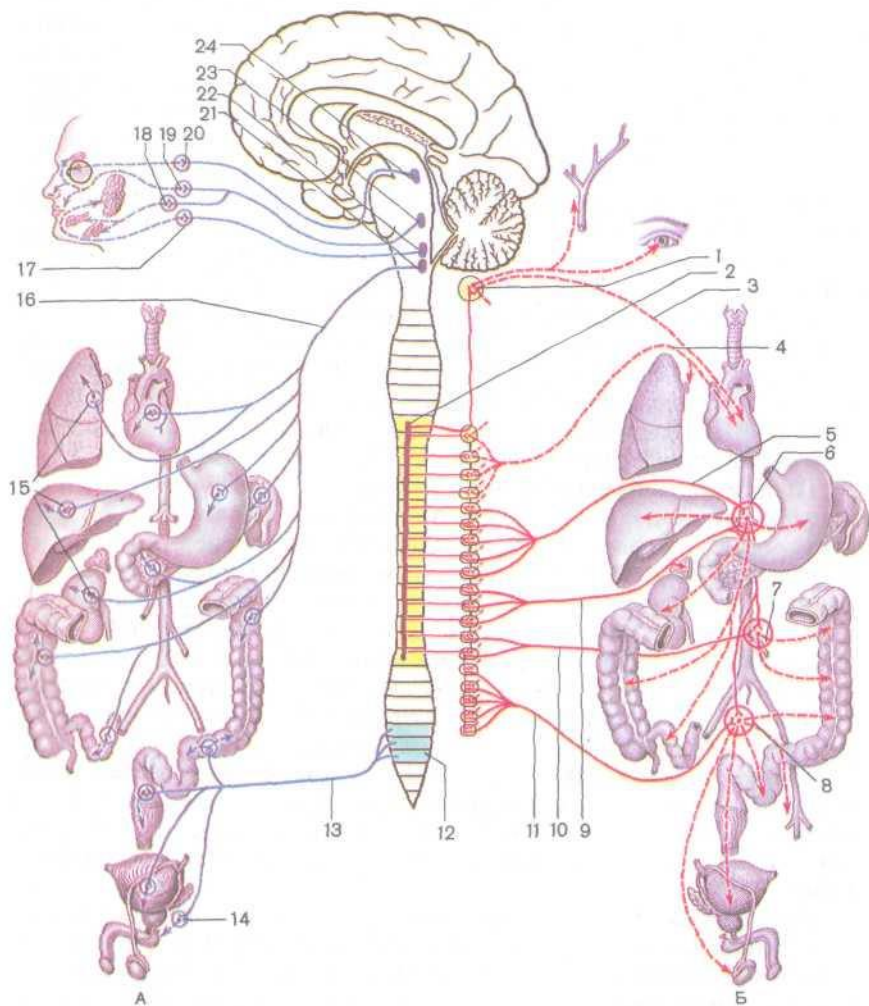


Рис. 243. Схема строения вегетативной (автономной) нервной системы. Парасимпатическая (А) и симпатическая (В) часть:

1 — верхний шейный узел симпатического ствола, 2 — боковой рог (столб) спинного мозга, 3 — верхний шейный сердечный нерв (н.), 4 — грудные сердечные и легочные нн., 5 — большой внутренностный н., 6 — чревное сплетение, 7 — нижнее брыжеечное сплетение, 8 — верхнее и нижнее подчревные сплетения, 9 — малый внутренностный н., 10 — поясничные внутренностные нн., 11 — крестцовые внутренностные нн., 12 — крестцовые парасимпатические ядра, 13 — тазовые внутренностные нн., 14 — тазовые (парасимпатические) узлы, 15 — парасимпатические узлы (в составе органов сплетений), 16 — блуждающий н., 17 — ушной (парасимпатический) узел, 18 — подчелюстной (парасимпатический) узел, 19 — крыловидно-нёбный (парасимпатический) узел, 20 — ресничный (парасимпатический) узел, 21 — дорсальное ядро блуждающего н., 22 — нижнее слюноотделительное ядро, 23 — верхнее слюноотделительное ядро, 24 — добавочное ядро глазодвигательного н.; стрелками показаны пути нервных импульсов к органам

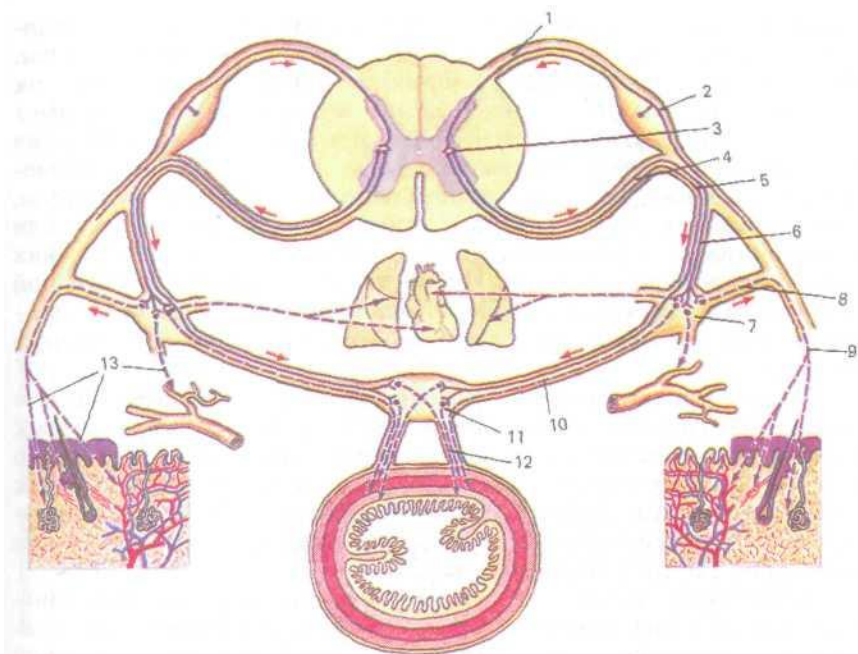


Рис. 244. Схема вегетативной рефлексорной дуги:

1 — задний корешок спинномозгового нерва (н.), 2 — спинномозговой узел, 3 — промежуточно-латеральное ядро, 4 — преганглионарные волокна первого (вставочного) нейрона (в составе переднего корешка спинномозгового н.), 5 — спинномозговой н., 6 — белая соединительная ветвь, 7 — узел симпатического ствола, 8 — серая соединительная ветвь, 9 — постганглионарные волокна второго (эффекторного) нейрона (в составе спинномозгового н.), 10 — постганглионарные волокна второго (эффекторного) нейрона (в составе внутреннего н.), 11 — узлы вегетативного (симпатического) сплетения, 12 — постганглионарные волокна второго (эффекторного) нейрона (в составе висцеральных и сосудистых нервных сплетений), 13 — постганглионарные волокна к потовым и салivным железам кожи, мышцам волос и сосудам; стрелками показаны пути распространения нервных импульсов

рые покрыты соединительнотканной капсулой. Вегетативные нервные терминальные узлы в толще внутренних органов мелкие, содержат несколько мультиполярных нейронов, некоторые — один нейрон.

Рефлекторная дуга вегетативной нервной системы может быть представлена следующим образом (рис. 244). От рецепторов передается возбуждение по волокнам *афферентных* нейронов, расположенных в спинномозговых узлах либо в узлах черепных нервов или в узлах вегетативных сплетений. Аксон этого нейрона в составе задних корешков вступает в спинной мозг (направляясь в боковые рога) или в составе черепных нервов — в вегетативные ядра мезэнцефалического или бульбарного отделов головного мозга.

В боковых рогах, а также в указанных ядрах ствола головного мозга залегают *ассоциативные мультиполярные нейроны*. Их аксоны выходят из мозга в составе передних корешков спинномоз-

говых нервов или в составе черепных нервов. Это *преганглионарные (предузловые) волокна*, которые обычно миелинизированы. Они следуют к вегетативным ганглиям, где образуют синапсы с их клетками. В узлах (ганглиях) лежат *мультиполярные (вторые) нейроны эфферентного вегетативного пути*. Их аксоны, выйдя из ганглиев, образуют *постганглионарные волокна* (чаще всего немиелинизированные), которые направляются к органам и тканям. Вегетативные волокна идут в составе соматических нервов или самостоятельно в виде вегетативных нервов, а также в оболочках стенок кровеносных сосудов. Одной из особенностей вегетативной нервной системы является **образование сплетений**, к которым подходят симпатические или парасимпатические преганглионарные волокна.

Разделение вегетативной нервной системы на симпатическую и парасимпатическую основывается на топографии вегетативных ядер и узлов, различии в длине отростков первого и второго нейронов эфферентного пути, уровне выхода преганглионарных волокон из мозга, близости расположения ганглиев к органам — мишеням, нейромедиатору, который выделяют синаптические окончания постганглионарных волокон.

Медиатором в процессе передачи импульсов к нейронам ганглиев вегетативной нервной системы почти всегда является *ацетилхолин* независимо от принадлежности ганглия к симпатической или парасимпатической системе. Следует подчеркнуть, что периферические отделы симпатической и парасимпатической частей вегетативной нервной системы являются эфферентными.

Нервы, сплетения и зоны иннервации парасимпатического и симпатического отделов вегетативной нервной системы представлены в табл. 74 и 75.

Околопозвоночные узлы симпатической части вегетативной нервной системы, соединяясь между собой *межузловыми ветвями*, образуют **правый и левый симпатические стволы**, расположенные по бокам от позвоночника. В каждом стволе различают три *шейных*, 10—12 *грудных*, четыре *поясничных* и четыре *крестцовых узла*. Нижний шейный и I грудной образуют один крупный шейногрудной, или звездчатый, узел. На передней поверхности крестца оба ствола сходятся, образуя непарный узел. Аксоны нейронов боковых рогов спинного мозга вначале идут в составе передних корешков спинномозговых нервов, затем в составе этих нервов и отходящих от них *соединительных ветвей (белых)* и вступают в симпатический ствол (*преганглионарные волокна*). Часть этих волокон заканчивается синапсами на клетках узлов симпатического ствола. Аксоны этих клеток в виде постганглионарных волокон выходят из симпатического ствола (*парав'ертебральных узлов*) в составе *серых соединительных ветвей* (немиелинизированные), присоединяются к спинномозговым нервам и в составе их ветвей иннервируют все органы и ткани, где эти нервы разветвляются, в том числе кровеносные сосуды, волосяные луковицы и потовые железы кожи.

Таблица 74. Парасимпатическая часть вегетативной нервной системы

Парасимпатические волокна в составе нервов	Тела первых нейронов	Нервы, содержащие преганглионарные волокна	Узлы, в которых происходит передача нервных импульсов (тела вторых нейронов)	Постганглионарные волокна (нервы)	Иннервируемые органы
Глазодвигательный м. (III пара)	Добавочное (парасимпатическое ядро, ядро Якубовича) в покрышке среднего мозга	В полости глазницы от глазодвигательного нерва отделяется глазодвигательный корешок к ресничному узлу	Ресничный узел у латеральной полуокружности зрительного нерва	Короткие ресничные нервы	Ресничная мышца и сфинктер зрачка
Лицевой н. (VII пара)	Верхнее слюноотделительное ядро в покрышке моста	В области колленца лицевого нерва отделяется большой каменистый нерв, направляющийся к крыловидно-нёбному узлу	Крыловидно-нёбный узел в одноименной ямке	В составе верхнечелюстного нерва и его ветвей через соединительную ветвь в слезный нерв	Железы полости носа и полости рта, слезная железа
Языкогло точный н. (IX пара)	Нижнее слюноотделительное ядро (в продолговатом мозге)	В составе язычного нерва и его ветвей к поднижнечелюстному и подъязычному узлам В составе барабанного нерва направляется к ушному узлу	Поднижнечелюстной и подъязычный узлы возле соответствующих слюнных желез Ушной узел прилежит к медиальной поверхности нижнечелюстного нерва под овальным отверстием	В составе железистых ветвей	Поднижнечелюстная и подъязычная слюнные железы
Блуждающий н. (X пара)	Дорсальное ядро блуждающего нерва	В составе ветвей блуждающего нерва к узлам органических вегетативных сплетений внутренних органов	Узлы сердечного, пищевого, легочного, желудочного, кишечного и других вегетативных (висцеральных) сплетений	В составе околоушных ветвей ушно-височного нерва	Околоушная слюнная железа, слизистая оболочка барабанной полости
Тазовые внутренностные н.	Парасимпатические ядра в латеральном промежуточном веществе II—IV крестцовых сегментов спинного мозга	В составе тазовых внутренностных нервов через нижнее подчревное сплетение к узлам органических сплетений (прямокишечное, предстательное, маточно-влагалищное, мочепузырное и др.)	Узлы в толще стенок внутренних тазовых органов или возле них	В составе нервов к органам	Гладкая мускулатура и железы внутренних органов шеи, груди и живота
				В составе нервов к органам	Гладкие мышцы и железы органов таза

Т а б л и ц а 75. Нервы (ветви) симпатического ствола

Названия нервов, отходящих от симпатического ствола	Ход нерва	Основные ветви (нервы)	Иннервируемая область
Нервы, отходящие от верхнего шейного узла симпатического ствола			
Серые соединительные ветви (гг. communicantes grisei)	Направляются к I—IV шейным спинномозговым нервам	Сонно-бараньные нервы Глубокий каменный нерв	Органы и ткани, которые иннервируются I—IV шейными спинномозговыми нервами и их ветвями
Соединительные ветви (гг. communicantes)	Направляются к IX, X, XI, XII черепным нервам		Органы и ткани, которые иннервируются IX—XII черепными нервами и их ветвями
Внутренний сонный н. (п. caroticus interni)	Подходит к внутренней сонной артерии		Внутренняя сонная артерия и ее ветви, мышца, расширяющая зрачок
Наружные сонные н. (nn. carotici externi)	Подходят к наружной сонной артерии		Слизистая оболочка среднего уха Сосуды и железы слизистой оболочки полости рта и полости носа, конъюнктивы нижнего века и кожи лица
Общий сонный н. (п. caroticus communis)	Подходит к общей сонной артерии		Наружная сонная артерия и ее ветви
Яремный н. (п. jugularis)	Подходит к внутренней яремной вене		Общая сонная артерия
Гортанно-глоточные н. (nn. laryngopharyngei)	Направляются к глотке и гортани		Внутренняя яремная вена и ее притоки Гортань и глотка (сосуды, железы, слизистая и другие оболочки)
Верхний шейный сердечный н. (п. cardiacus cervi-calis superior)	Направляется вниз к сердцу и вступает во внесердечное нервное сплетение		Сердце
Нервы, отходящие от среднего шейного узла симпатического ствола			
Серые соединительные ветви (nn. communicantes grisei)	Направляются к V и VI шейным спинномозговым нервам		Органы и ткани, которые иннервируются V—VII шейными спинномозговыми нервами и их ветвями
Средний шейный сердечный н. (п. cardiacus cervi-calis medius)	Направляется вниз к сердцу		Сердце

Названия нервов, отходящих от симпатического ствола	Ход нерва	Основные ветви (нервы)	Иннервируемая область
Нервы, отходящие от шейно-грудного (звездчатого) узла симпатического ствола			
Серые соединительные ветви (гг. communicantes grisei)	Направляются к VI, VII, VIII шейным спинномозговым нервам		Органы и ткани, которые иннервируются VI—VIII шейными спинномозговыми нервами
Позвоночный н. (п. vertebralis) Нижний шейный сердечный н. (п. car-diacus cervicalis inferior)	Направляется к позвоночной артерии Направляется вниз к сердцу		Позвоночная, основная артерии и их ветви Сердце
Нервы, отходящие от грудных узлов симпатического ствола			
Серые соединительные ветви (гг. communicantes grisei)	Направляются к рядом лежащим грудным спинномозговым нервам		Органы и ткани, которые иннервируются грудными спинномозговыми нервами и их ветвями
Легочные н. (nn. pulmonales)	Направляются к корню легкого		Легкое
Пищеводные н. (nn. oesophageales)	Направляются к пищеводу		Пищевод
Аортальные н. (nn. aortici)	Направляются к грудной части аорты		Грудная часть аорты и ее ветви
Грудные сердечные н. (от II—V грудных узлов) (nn. cardiaci thora-cici)	Вперед и медиально к сердцу		Сердце
Большой внутренностный н. (от V—IX грудных узлов) (п. splanchnicus major)	Вниз и медиально, проникает в брюшную полость между мышечными пучками поясничной части диафрагмы, входит в узлы чревного сплетения		Внутренние органы и сосуды брюшной полости
Малый внутренностный н. (от X и XI грудных узлов) (п. splanchnicus minor)	Спускается вниз, вместе с симпатическим стволом проходит между мышечными пучками поясничной части диафрагмы, входит в узлы чревного сплетения	Поперечная ветвь	То же
Низший внутренностный н. (от XI—XII грудных узлов) (п. splanchnicus imus)	Идет рядом с малым чревным нервом, входит в узлы почечного сплетения		»

Названия нервов, отходящих от симпатического ствола	Ход нерва	Основные ветви (нервы)	Иннервируемая область
Нервы, отходящие от поясничных узлов симпатического ствола			
Серые соединительные ветви (гг. communicantes grisei)	Направляются к рядом лежащим поясничным спинномозговым нервам		Органы и ткани, иннервируемые поясничными спинномозговыми нервами и их ветвями
Поясничные внутренностные н. (nervi splanchnici lumbales)	Направляются к червунному, почечному сплетениям, к сосудам брюшной полости (аорте, нижней полой вене, их ветвям и притокам)		Внутренние органы и сосуды брюшной полости
Нервы, отходящие от крестцовых узлов симпатического ствола			
Серые соединительные ветви (гг. communicantes grisei)	Направляются к рядом лежащим крестцовым СПИНОМОЗГОВЫМ нервам		Органы и ткани, иннервируемые крестцовыми спинномозговыми нервами и их ветвями
Крестцовые внутренностные н. (nn. splanchnici sacrales)	Направляются к верхнему и нижнему (тазовому) вегетативным сплетениям		Внутренние органы и сосуды, расположенные в полости таза

Другая часть преганглионарных волокон (отростки клеток первого нейрона эфферентного пути) не прерывается в узлах симпатического ствола, а проходит через них транзитом и в составе ветвей симпатического ствола (*внутренностных нервов*) входит в узлы симпатических сплетений брюшной полости и таза (червунное, аортальное, брыжеечные, верхнее и нижние подчревные). В *узлах (превертебральных)* этих сплетений преганглионарные волокна заканчиваются синапсами не нейронах узлов. Нервные волокна, расположенные в превертебральных узлах сплетений, являются **вторыми нейронами эфферентного пути симпатической иннервации внутренних органов** брюшной полости, таза, кровеносных и лимфатических сосудов.

Аксоны эфферентных нейронов, расположенных в узлах симпатических сплетений брюшной полости и таза, идут по двум направлениям: в составе вегетативных нервов, содержащих постганглионарные волокна, к внутренним органам; в виде постганглионарных волокон, расположенных в оболочках кровеносных сосудов, также к внутренним и другим органам, где эти сосуды разветвляются. В области шеи и в грудной полости от симпатического ствола отходят внутренностные нервы, содержащие постганглионарные волокна. Тела этих вторых нейронов пути симпатической иннервации лежат в узлах симпатического ствола. Именно

здесь происходит передача нервных импульсов с первого на второй нейрон эфферентного вегетативного (симпатического) нервного пути для органов и тканей головы или грудной полости.

От верхнего шейного симпатического узла отходит ряд нервов: *внутренний сонный нерв* и 2—3 *наружных сонных нерва*, образующие одноименные симпатические сплетения по ходу указанных сосудов и продолжающиеся на их ветви в области головы; *яремный нерв*, который разветвляется в адвентиции внутренней яремной вены и направляется к яремному отверстию, где симпатические волокна идут также к узлам IX, X и XII пар черепных нервов и проходят в составе их ветвей; *гортанно-глоточные нервы*, образующие одноименное сплетение; *верхний шейный сердечный нерв*, направляющийся к сердечным сплетениям; *серые соединительные нервы* к четырем верхним спинномозговым нервам. Таким образом, симпатические постганглионарные волокна, отходящие от верхнего шейного узла, иннервируют органы, кожу, сосуды головы, шеи и сердце.

От среднего шейного симпатического узла отходят *средний сердечный нерв*, направляющийся к *сердечным сплетениям*, и нерв, участвующий в формировании общего сонного сплетения, а также серые соединительные ветви к пятому и шестому шейным спинномозговым нервам. **От звездчатого (шейного-грудного) узла** отходят: ветви, образующие *подключичное сплетение* (по ходу одноименной артерии), к диафрагмальному и блуждающему нервам; *позвоночный нерв*, образующий сплетение по ходу одноименной артерии; *нижний шейный сердечный нерв*, направляющийся к сердечным сплетениям, и соединительные ветви к VI, VII, VIII шейным спинномозговым нервам. Постганглионарные волокна, отходящие от звездчатого узла, осуществляют симпатическую иннервацию органов, кожи и сосудов шеи, верхнего и переднего средостения, сосудов головного и спинного мозга и их оболочек, сердца и ветвей подключичной артерии, верхней конечности.

Постганглионарные волокна, отходящие от **верхних (I—V) узлов грудного отдела симпатического ствола**, образуют серые соединительные ветви, присоединяющиеся к близлежащим спинномозговым нервам, так же как и от остальных узлов грудного отдела симпатического ствола. Отходящие от симпатического ствола постганглионарные волокна участвуют в формировании *сердечных, легочных, пищеводного, грудного, аортального сплетений*, иннервируют грудной лимфатический проток, непарную и полунепарную вены. От V—IX грудных узлов симпатического ствола отходят в основном преганглионарные волокна, формирующие *большой внутренностный нерв*, который направляется в брюшную полость (по ходу непарной и полунепарной вен) к узлам чревного сплетения. От X—XI грудных узлов отходят в основном преганглионарные волокна, образующие *малый внутренностный нерв*, который также спускается в брюшную полость между мышечными пучками диафрагмы (вместе с симпатическим стволом) и образует синапсы с клетками узлов чревного и почечного сплетений.

Иннервируемый орган	Места расположения центральной нервной системы (тела ганглионов)		Нервы, содержащие волокна
	С	ПС	
Слезная железа	Боковые столбы спинного мозга	Верхнее слонотделительное ядро (мост мозга)	Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межузловые ветви симпатического ствола
Мышца, суживающая зрачок, ресничная мышца	—	Добавочное ядро глазодвигательного нерва в среднем мозге	—
Мышца, расширяющая зрачок	Боковые столбы спинного мозга		Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межузловые ветви симпатического ствола
Поднижнечелюстная железа	Боковые столбы спинного мозга	Верхнее слонотделительное ядро (мост мозга)	Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межузловые ветви симпатического ствола
Подъязычная железа	Боковые столбы спинного мозга	Верхнее слонотделительное ядро (мост мозга)	Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межузловые ветви симпатического ствола
Околоушная железа	Боковые столбы спинного мозга	Нижнее слонотделительное ядро в продолговатом мозге	Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межузловые ветви симпатического ствола
Сердце	Боковые столбы спинного мозга	Заднее (дорсальное) ядро блуждающего нерва в продолговатом мозге	Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межузловые ветви симпатического ствола

вегетативных ядер и узлов, волоконный состав нервов

преганглионарные	Вегетативные узлы, в которых лежат тела втро	лы, в которых зых нейронов	Нервы, содержащие волокна (постганглионарные функции)
ПС	С	ПС	С	ПС
Промежуточный нерв, лицевой нерв (VII пара черепных нервов), большой каменный нерв	Верхний шейный узел симпатического ствола	Крыло-видно-нёбный узел	Внутренний сонный нерв, внутреннее сонное сплетение (очень интенсивная секреция)	Верхнечелюстной нерв, скуловой нерв, слезный нерв (секреция)
Глазодвигательный нерв (III пара черепных нервов)	—	Ресничный узел	—	Ресничные нервы (сокращение сфинктера зрачка, сужение зрачка)
Промежуточный нерв, лицевой нерв (VII пара черепных нервов), барабанная струна, язычный нерв	Верхний шейный узел симпатического ствола	Поднижнечелюстной узел	Внутренний сонный нерв, внутреннее сонное сплетение, сплетение глазной артерии (сокращение дилататора зрачка, расширение зрачка) Наружные сонные нервы, наружное сонное сплетение, вокруг язычной артерии (скудная секреция вязкой слюны, богатой слизью)	Железистые ветви (секреция большого количества жидкой слюны — серозный секрет)
Промежуточный нерв, лицевой нерв (VII пара черепных нервов), барабанная струна, язычный нерв	Верхний шейный узел симпатического ствола	Подязычный узел	Наружные сонные нервы, наружное сонное сплетение, сплетение вокруг язычной артерии (скудная секреция вязкой слюны, богатой слизью)	Железистые ветви (секреция большого количества жидкой слюны — серозный секрет)
Языкоглоточный нерв (IX пара черепных нервов), барабанный нерв, малый каменный нерв	Верхний шейный узел симпатического ствола	Ушной узел	Наружные сонные нервы, наружное сонное сплетение, сплетение вокруг поверхностной височной артерии (скудная секреция вязкой слюны, богатой слизью)	Соединительная ветвь (с ушно-височным нервом), ушно-височный нерв (ветвь нижнечелюстного нерва); секреция большого количества жидкой слюны — серозный секрет
Блуждающий нерв (X пара черепных нервов), верхние, средние и нижние сердечные ветви	Верхний, средний шейные узлы, шейно-грудной (звездчатый) узел, верхние (2—5) грудные узлы симпатического ствола	Парасимпатические сердечные узлы субэпикардального сердечного сплетения	Верхний, средний и нижний сердечные шейные нервы, грудные сердечные нервы, грудное аортальное сплетение, сердечные сплетения (учащение сокращений сердца и их усиление)	Нервные волокна — отростки клеток, лежащих в узлах сердечных сплетений (замедление частоты сокращений и их ослабление)

Иннервируемый орган	Места расположения вегетативных ядер в центральной нервной системе (тела первых нейронов)		Нервы, содержащие волокна
	С	ПС	С
Трахея, бронхи, легкие, пищевод	Боковые столбы спинного мозга	Заднее ядро блуждающего нерва в продолговатом мозге	Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межуровневые ветви симпатического ствола
Желудок, кишечник, печень, поджелудочная железа, почки, селезенка, корковое вещество надпочечников	Боковые столбы спинного мозга	Заднее ядро блуждающего нерва в продолговатом мозге	Большой внутренностный нерв, малый внутренностный нерв, поясничные внутренностные нервы
Мозговое вещество надпочечника	Боковые столбы спинного мозга	Заднее ядро блуждающего нерва в продолговатом мозге	Большой внутренностный нерв, малый внутренностный нерв. Мозговое вещество получает симпатическую иннервацию непосредственно за счет преганглионарных волокон
Прямая кишка, мочевой пузырь, половые органы	Боковые столбы спинного мозга	Парасимпатические ядра в боковых рогах II—III крестцовых сегментов спинного мозга	Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, крестцовые внутренностные нервы, верхние и нижние подчревные сплетения
Кровеносные сосуды, органы и ткани тела человека	Боковые столбы спинного мозга		Передние корешки, стволы спинномозговых нервов, белые соединительные ветви, межуровневые ветви симпатического ствола

преганглионарные	Вегетативные узлы, в которых лежат тела вторых нейронов		Нервы, содержащие постганглионарные волокна (функции)	
ПС	С	ПС	С	ПС
<p>Блуждающий нерв (X пара черепных нервов), ветви к органам</p>	<p>Шейно-грудной (звездчатый) узел, верхние грудные узлы симпатического ствола</p>	<p>Парасимпатические узлы, парасимпатические сплетения иннервируемых органов</p>	<p>Пищеводные и легочные нервы симпатического ствола (расслабление гладкой мускулатуры, расширение просвета мелких бронхов)</p>	<p>Ветви органных узлов пищевого и легочного сплетений (сокращение гладкой мускулатуры, сужение просвета мелких бронхов)</p>
<p>Блуждающий нерв (X пара черепных нервов), ветви к органам</p>	<p>Чревные узлы, аортно-почечные узлы, верхний и нижний брыжеечные узлы</p>	<p>Парасимпатические узлы, парасимпатические сплетения иннервируемых органов</p>	<p>Органные ветви аортального, чревного, верхнего и нижнего брыжеечных сплетений (ослабление тонуса и моторики, угнетение секреции)</p>	<p>Ветви органных узлов печеночного, селезеночного, поджелудочного, почечного, желудочного, кишечного сплетений (усиление тонуса и моторики, стимуляция секреции желез)</p>
<p>Блуждающий нерв (X пара черепных нервов), ветви к надпочечникам</p>		<p>Внутриорганные парасимпатические узлы</p>	<p>Преганглионарные симпатические волокна оканчиваются непосредственно на клетках мозгового вещества надпочечника (стимуляция секреции адреналина)</p>	<p>Ветви внутриорганных узлов надпочечникового сплетения (ослабление секреции адреналина)</p>
<p>Тазовые внутренностные нервы</p>	<p>Узлы чревного, аортального и подчревных сплетений</p> <p>Узлы симпатического ствола</p>	<p>Внутриорганные узлы прямокишечного, мочепузырного, влагалищного и других органных сплетений</p>	<p>Органные ветви чревного, аортального и подчревных сплетений (расслабление сфинктеров, сокращение гладкой мускулатуры)</p> <p>Серые соединительные ветви, соединительные ветви верхнего шейного симпатического узла с IX—XII черепными нервами, симпатические волокна в составе спинномозговых и черепных нервов, внутренностные нервы, сосудистые сплетения</p>	<p>Ветви внутриорганных узлов прямокишечного, мочепузырного, предстательного, влагалищного и других сплетений (сокращение сфинктеров, расслабление мускулатуры стенок органов)</p>

Таблица 77. Влияние симпатических (С) и парасимпатических (ПС) нервов на функции некоторых органов и кровеносные сосуды

Орган, кровеносные сосуды	ПС	С
<p>Сердце Артерии головного мозга Артерии кожи и слизистых оболочек Артерии органов брюшной полости Артерии скелетных мышц Артерии сердца (коронарные) Артерии полового члена, а также, возможно, клитора и малых половых губ Продольные и циркулярные мышцы пищеварительной трубки Сфинктеры пищеварительной трубки Мышечные пучки капсулы селезенки Мышечная оболочка мочевого пузыря Мышца, выталкивающая мочу Внутренний сфинктер мочевого пузыря Мышечная оболочка семенных пузырьков Мышечная оболочка семявыносящего протока Мускулатура матки Гладкие мышцы глаза Мышца, расширяющая зрачок Сфинктер зрачка Ресничная мышца Гладкие мышцы трахеи и бронхов Мышцы, поднимающие волосы Слюнные железы Слезные железы Пищеварительные железы Железы носоглотки бронхиальные железы Потовые железы Клетки панкреатических островков (Лангерганса)</p>	<p>Замедление ритма Уменьшение силы сокращений (предсердий) Расширение (?) Расширение Усиление моторики Расслабление Сокращение Сокращение Сокращение (аккомодация) Сокращение Обильное выделение серозного секрета Секреция » »</p>	<p>Ускорение ритма Увеличение силы сокращений Сужение Расширение Сужение » » Расширение (холинергическое) Сужение Расширение (?) ? Ослабление моторики Сокращение Расслабление Сокращение » » Незначительное расслабление Расслабление Сокращение Небольшое выделение слизистого секрета (из подчелюстной железы) Снижение секреции » Секреция (холинергическая) Снижение секреции</p>

От **поясничных узлов симпатического ствола** отходят серые соединительные ветви с поясничным спинномозговым нервом, а также поясничные *внутренностные нервы*, содержащие пре- и постганглионарные волокна к *чревному* и соответствующим *органным сплетениям* (*аортальному, почечному, верхнему и нижнему брыжеечным* и т. д.). От **крестцовых узлов** отходят серые соединительные ветви к крестцовым спинномозговым нервам, *крестцовые внутренностные нервы*, идущие к *тазовому* (нижним подчревным) *вегетативному сплетению*.

Сплетения брюшной полости и таза образованы узлами, в которых располагаются тела вторых нейронов и пучки нервных волокон. Постганглионарные волокна направляются к органам самостоятельно и вместе с сосудами, разветвляясь на них и образуя сосудистые сплетения.

Чревое сплетение, расположенное вокруг чревного ствола на передней поверхности брюшной части аорты, является самым крупным. От него отходят ветви, содержащие постганглионарные волокна, формирующие вокруг сосудов чревного ствола соответствующие *сплетения* (*печеночное, селезеночное, желудочное*), иннервирующие эти органы и их сосуды. Интерес представляет симпатическая иннервация надпочечника. Короткое вещество получает постганглионарные волокна от узлов чревного сплетения, а к клеткам мозгового вещества подходят преганглионарные волокна, образующие с ними аксоэпителиальные синапсы. Это связано с происхождением надпочечника.

Преганглионарные волокна парасимпатической части обычно более длинные, чем преганглионарные симпатические, они идут в составе **III, VII, IX** и **X** пар черепных и **II—IV** крестцовых спинномозговых нервов. Аксоны парасимпатических нейронов доходят до околоорганых вегетативных узлов: *ресничного* (**III** пара); *крыловидно-небного, поднижнечелюстного* и не всегда выделяющегося *подъязычного* (**VII** пара), *ушного* (**IX** пара) или органных узлов вегетативных сплетений (*сердечного, легочного, пищеводного, желудочного, кишечного* и др.), в которых залегают тела клеток вторых эфферентных парасимпатических нейронов, чьи аксоны идут к рабочим органам.

Парасимпатическая часть глазодвигательного нерва берет начало от клеток добавочного ядра (Якубовича). Их аксоны (преганглионарные волокна) направляются в составе одноименного нерва в расположенный вблизи зрительного нерва в полости глазницы *ресничный узел*, где и образуются синапсы с клетками этого узла. Отростки этих клеток — постганглионарные волокна — иннервируют ресничную мышцу и мышцу — сфинктер зрачка.

Парасимпатическая часть лицевого нерва представлена нейронами верхнего слюноотделительного ядра. Их аксоны (преганглионарные волокна) направляются в составе указанного нерва к узлам: *крыловидно-небному*, расположенному в одноименной ямке, *поднижнечелюстному* и *подъязычному*. Постганглионарные волокна крыловидно-небного узла в составе *верхнечелюстного нерва* и

его ветвей (вторая ветвь V пары) иннервируют слезную железу, а также железы слизистой оболочки полости носа, нёба. Постганглионарные волокна *поднижнечелюстного* и *подъязычного* узлов иннервируют одноименные слюнные железы. Парасимпатическая часть *языкоглоточного нерва* берет начало от клеток нижнего слюноотделительного ядра, чьи аксоны заканчиваются на клетках *ушного узла*, расположенного под овальным отверстием вблизи нижнечелюстного нерва. Аксоны клеток ушного узла — постганглионарные волокна — иннервируют околоушную слюнную железу.

Парасимпатическая часть блуждающего нерва берет начало в заднем его ядре. Аксоны клеток этого ядра в составе нерва следуют к узлам околоорганных и внутриорганных сплетений, где заканчиваются синапсами на телах вторых нейронов. Постганглионарные волокна осуществляют парасимпатическую иннервацию гладкой мускулатуры и желез органов шеи, груди и Живота.

Крестцовый отдел парасимпатической части вегетативной нервной системы начинается в ядрах, залегающих в латеральном промежуточном веществе II—IV крестцовых сегментов спинного мозга. Их аксоны (преганглионарные волокна) идут в составе передних корешков, соответствующих спинномозговых нервов, затем их ветвей, направляются к внутренним и наружным половым органам. Преганглионарные волокна заканчиваются синапсами на клетках *тазовых узлов*, залегающих в сплетениях, расположенных вблизи органов или в их стенках. Постганглионарные волокна осуществляют парасимпатическую иннервацию их гладких мышц и желез. Функции вегетативной нервной системы подробно изучаются в курсе физиологии человека и животных. Однако мы считаем уместным привести основные сведения о вегетативной иннервации отдельных органов (табл. 76) и влиянии симпатической и парасимпатической частей вегетативной нервной системы (табл. 77).

Вопросы для повторения и самоконтроля

1. Назовите ядра (центры) автономной (вегетативной) нервной системы и места их расположения.
2. Назовите анатомические образования, входящие в состав периферического отдела автономной (вегетативной) нервной системы.
3. Проследите путь нервных импульсов из боковых рогов спинного мозга (центра симпатической иннервации) до любого органа (до скелетных мышц, до внутренних органов, кровеносных сосудов).
4. Назовите нервы, подходящие к симпатическому стволу, и нервы, отходящие от симпатического ствола.
5. Перечислите нервы, отходящие от шейного, от грудного отделов симпатического ствола.
6. Назовите узлы чревного сплетения и опишите их топографию.
7. Назовите вегетативные нервы, которые подходят к подчревным сплетениям.
8. Перечислите узлы, принадлежащие парасимпатической части автономной (вегетативной) нервной системы, укажите места их расположения.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Ощущения, вызванные влиянием внешней среды, воспринимаются органами чувств, которые представляют собой комплекс анатомических структур, воспринимающих энергию внешнего раздражения. В органах чувств эта энергия превращается в нервный импульс и передается в определенные отделы мозга, в том числе и в кору большого мозга, где происходит высший анализ. К органам чувств относятся органы зрения, слуха, чувства земного тяготения (гравитации), вкуса, обоняния, кожного чувства. Как было указано ранее, ощущения, вызванные состоянием внутренних органов, сокращением мышц и движениями частей тела, воспринимаются проприо- и интерорецепторами.

В процессе эволюции формировались органы чувств, которые достигли наибольшего развития у человека разумного. С помощью органов чувств человек не только «ощущает» внешний мир, благодаря труду и членораздельной речи на основе ощущений у человека возникли особые, присущие только ему социальные формы отражения — сознание и самосознание.

И. П. Павлов разработал принципиально новое учение об анализаторах, согласно которому каждый анализатор является комплексным «механизмом», который не только воспринимает сигналы внешней среды и преобразует их энергию в нервный импульс, но и производит высший анализ и синтез. Каждый анализатор состоит из трех частей: 1) *периферической*, которая воспринимает энергию внешнего раздражения и перерабатывает ее в нервный импульс; 2) *проводящего пути*, по которому нервный импульс следует к нервному центру; 3) *коркового конца* (центра) анализатора, расположенного в соответствующих участках коры большого мозга, где происходит высший анализ.

Под влиянием различных воздействий внешней среды (стимулов) в периферической части анализатора (чувствительных приборах) возникают потенциалы, которые вызывают возбуждение эфферентных нервных волокон, по которым нервные импульсы передаются в корковые концы анализаторов — сенсорные центры коры полушарий большого мозга.

Любое ощущение имеет четыре параметра: пространственный, временной, интенсивность (или количество) и качество (или модальность). Каждый анализатор реагирует оптимально только на определенные адекватные стимулы. Однако специфичность анализаторов связана со специфичностью рецепторов и характером центральной обработки информации. Каждый нейрон сенсорной системы имеет свое рецептивное поле, которое представляет собой все

точки периферического отдела анализатора, возбуждение которых влияет на данный нейрон.

В проводящих путях, по которым импульс следует к корковому концу анализатора, имеются ядра в спинном мозге, стволе головного мозга, таламусе. В нейронах, залегающих в этих ядрах, происходит переключение импульса. Все эти структуры и кора объединены в афферентную систему. Из нее информация направляется в интегративную и эфферентную системы, которые включают ассоциативную, лимбическую, двигательную и вегетативную системы. Эти системы осуществляют сличение и интеграцию сигналов, которые поступают от различных анализаторов, с информацией, которая хранится в памяти (М. Циммерман, 1985).

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения состоит из глазного яблока, расположенного в глазнице со зрительным нервом, и вспомогательных органов глаза.

Глазное яблоко (*bulbus oculi*) имеет шаровидную форму. В нем выделяют передний и задний полюса. *Передний полюс* — это наиболее выступающая точка роговицы, *задний* расположен латерально от места выхода зрительного нерва. Соединяющая оба полюса условная линия называется *наружной осью глаза*. Она равна примерно 24 мм и находится в плоскости меридиана глазного яблока. Плоскость, перпендикулярная ей, разделяющая глазное яблоко на две половины — переднюю и заднюю, образует *экватор*, равный 23,3 мм. Глазное яблоко относительно велико, его объем у взрослого человека в среднем равен 7,448 см³.

Глазное яблоко состоит из ядра, покрытого тремя оболочками: фиброзной, сосудистой и внутренней, или сетчатой (рис. 245). Снаружи глазное яблоко покрыто *фиброзной оболочкой*, которая подразделяется на задний отдел — склеру — и прозрачный передний — роговицу. Граница между ним проходит по *борозде склеры*. *Склера (sclera)* — плотная соединительнотканная оболочка толщиной 0,3—0,4 мм в задней части и 0,6 мм вблизи роговицы. Она образована пучками коллагеновых волокон, между которыми залегают уплощенные фиброласты, и небольшим количеством эластических волокон. Сзади в склере находится *решетчатая пластинка* — участок, через который проходит волокон зрительного нерва. В толще склеры в зоне соединения ее с роговицей имеются мелкие сообщающиеся между собой полости, образующие *венозный синус склеры (шлеммов канал)*, через который обеспечивается отток жидкости из передней камеры глаза (рис. 246).

Роговица (cornea) — прозрачная выпуклая пластинка блюдцеобразной формы. Ее круговой край — *лимб* — переходит в склеру. Толщина роговицы в центре 1—1,2 мм, по периферии — 0,8—0,9 мм. Роговица состоит из пяти слоев: передний эпителий, затем передняя пограничная пластинка, собственное вещество (роговицы), задняя пограничная пластинка, задний эпителий (эндотелий роговицы). *Передний эпителий* — многослойный, плоский, неоро-

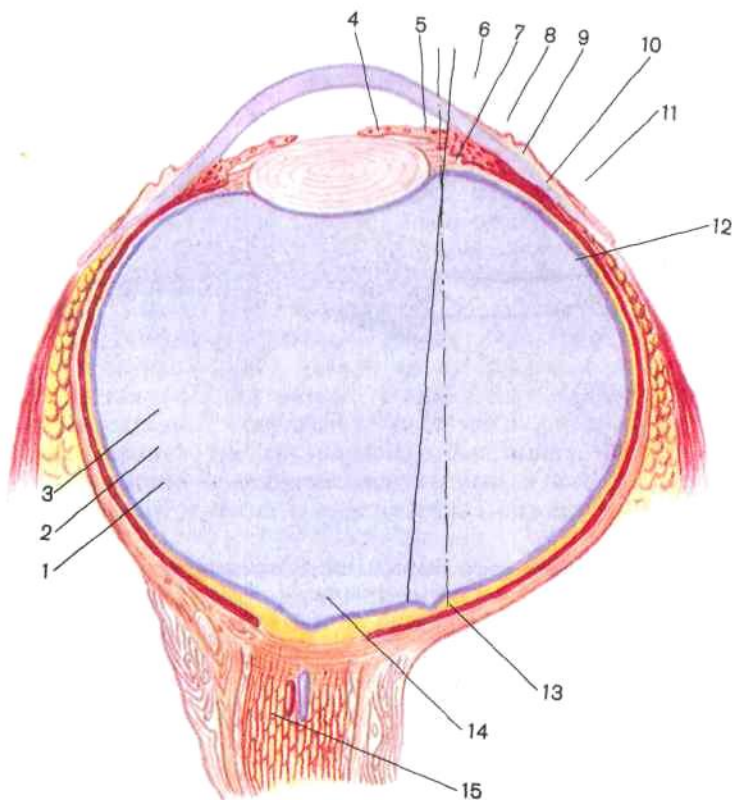


Рис. 245. Схема строения глазного яблока. Горизонтальный разрез:

1—фиброзная оболочка (склера), 2—собственно сосудистая оболочка, 3—сетчатка, 4—радужка, 5—зрачок, 6—роговица, 7—хрусталик, 8—передняя камера глазного яблока, 9—задняя камера глазного яблока, 10—ресничный пояс, 11—ресничное тело, 12—стекловидное тело, 13—пятно (желтое), 14—диск зрительного нерва, 15—зрительный нерв; сплошной линией показана наружная ось, пунктирной — зрительная ось глаза

говевающий, толщиной около 50 мкм. В эпителии множество свободных безмиелиновых чувствительных нервных окончаний.

Цилиндрические базальные клетки богаты тонофиламентами (другие органеллы малочисленны), лежат клетки на базальной мембране, на которой они укреплены множеством полудесмосом. Выше лежит промежуточный (шиповатый) слой, образованный несколькими слоями скрепленных многочисленными десмосомами клеток, в цитоплазме которых возрастает число тонофиламентов. Эпителиоциты поверхностного слоя особенно богаты тонофиламентами, но в них не происходит кератинизация. Их свободная поверхность покрыта большим количеством узких микроворсинок и складками, которые удерживают на поверхности роговицы тонкую слезную пленку.

Передняя пограничная пластинка (боуменова мембрана) обра-

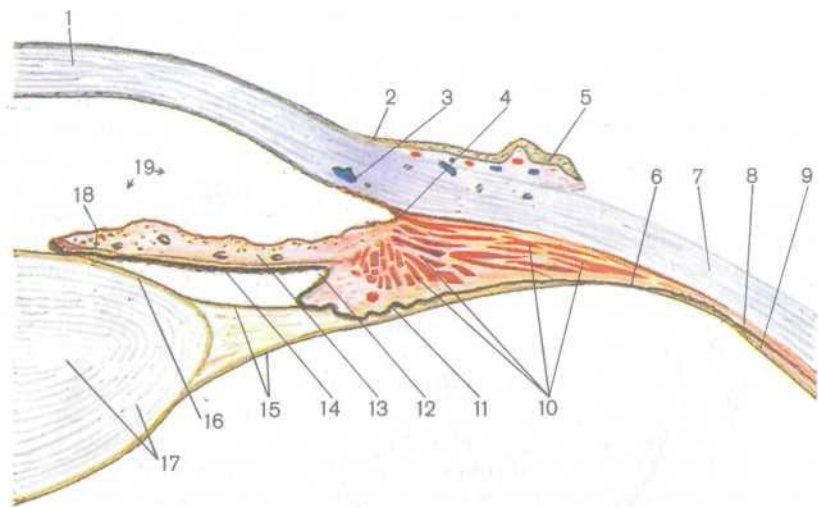


Рис. 246. Строение передне-боковой части глазного яблока. Горизонтальный разрез:

1 — роговица, 2 — лимб (край роговицы), 3 — венозный синус склеры, 4 — радужно-роговичный угол, 5 — конъюнктивa, 6 — ресничная часть сетчатки, 7 — склера, 8 — сосудистая оболочка, 9 — зубчатый край сетчатки, 10 — ресничная мышца, 11 — ресничные отростки, 12 — задняя камера глаза, 13 — радужка, 14 — задняя поверхность радужки, 15 — ресничный пояс, 16 — капсула хрусталика, 17 — хрусталик, 18 — сфинктер зрачка (мышца, суживающая зрачок), 19 — передняя камера глазного яблока

зована переплетающимися тонкими коллагеновыми и ретикулярными фибриллами. *Собственное вещество роговицы* толщиной около 0,5 мм составляет большую часть роговицы. Оно образовано тонкими соединительнотканными (коллагеновыми) пластинками, между которыми лежат уплощенные фибробласты. Пластинки, в свою очередь, состоят из плотноупакованных пучков тонких коллагеновых фибрилл одинакового диаметра. В передней части роговицы пучки ориентированы косо, в задней — параллельно. Значительно уплощенные клетки скорее можно считать фиброцитами. Однако после стимуляции они превращаются в фибробласты, активно синтезирующие коллаген и ГАГ, которые скрепляют между собой пучки и пластинки. Этот слой также чрезвычайно богат нервными окончаниями.

Задняя пограничная пластинка (десцеметова оболочка) толщиной 5—10 мкм представляет собой гомогенную эластическую мембрану, в которой встречаются плотные узкие поперечно исчерченные коллагеновые фибриллы, образованные коллагеном уникального типа, с периодичностью около 100 нм. Фибриллы погружены в богатое мукополисахаридами аморфное вещество. Десцеметова оболочка напоминает базальную мембрану эпителия. *Задний эпителий* — один слой плоских гексагональных эпителиальных клеток. Эпителиоциты, скрепленные между собой простыми и

сложными межклеточными соединениями, богаты органеллами, особенно митохондриями и микропиноцитозными пузырьками. Эпителиоциты осуществляют активный транспорт жидкости и ионов и участвуют в синтезе задней пограничной пластинки. Роговица лишена кровеносных сосудов, ее питание происходит за счет диффузии из сосудов лимба и жидкости передней камеры глаза.

Сосудистая оболочка глазного яблока (chorioidea) расположена под склерой, толщина ее 0,1—0,22 мм, она богата кровеносными сосудами, состоит из трех частей: собственно сосудистой оболочки, ресничного тела и радужки. *Собственно сосудистая оболочка* — большая задняя часть толщиной 0,1—0,2 мм. Основу ее составляет сосудистая пластинка — густая сеть переплетающихся между собой артерий и вен, между которыми располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань, богатая крупными пигментными клетками. Сосудистая пластинка снаружи покрыта *супрахориоидальной (надсосудистой) пластинкой*, образованной рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой преобладают эластические волокна и содержится множество пигментных клеток.

Под сосудистой оболочкой лежит *сосудисто-капиллярная пластинка*, образованная множеством крупных капилляров, в том числе и синусоидальных, лежащих на тонкой базальной пластинке. Капилляры пластинки снабжают фоторецепторные клетки сетчатой оболочки кислородом и питательными веществами. *Базальный комплекс (мембрана Бруха)*, отделяющий пигментный слой сетчатки от сосудистой оболочки толщиной 1—2 мкм, состоит из расположенных в центре сети эластических волокон, окруженных тонкими коллагеновыми и ретикулярными фибриллами. Базальный комплекс лежит между двумя базальными мембранами пигментного слоя сетчатки и эндотелия капилляров сосудисто-капиллярной пластинки. Между сосудистой оболочкой и склерой имеется система щелей — *околососудистое пространство*.

Впереди собственно сосудистая оболочка переходит в утолщенное *ресничное (цилиарное) тело (corpus cilidre)* кольцевидной формы. Ресничное тело участвует в аккомодации глаза, поддерживая, фиксируя и растягивая хрусталик (рис. 247). На разрезах, проведенных по меридиану глазного яблока, ресничное тело выглядит как треугольник, обращенный своим основанием в переднюю камеру глаза, а кзади — вершиной, переходящей в собственно сосудистую оболочку. Ресничное тело делится на две части: внутреннюю — *ресничный венец*, наружную — *ресничный кружок* (утолщенная циркулярная полоска шириной 4 мм, переходящая в собственно сосудистую оболочку). От поверхности ресничного кружка по направлению к хрусталику отходит ресничный венец — 70—75 ресничных отростков длиной около 2—3 мм каждый. Образованы они в основном кровеносными сосудами, к каждому отростку прикрепляются волокна *ресничного пояса (цинновой связки)*, идущие к хрусталику. Из сосудов ресничных отростков (в области ресничного венца) выделяется водянистая влага, заполняющая

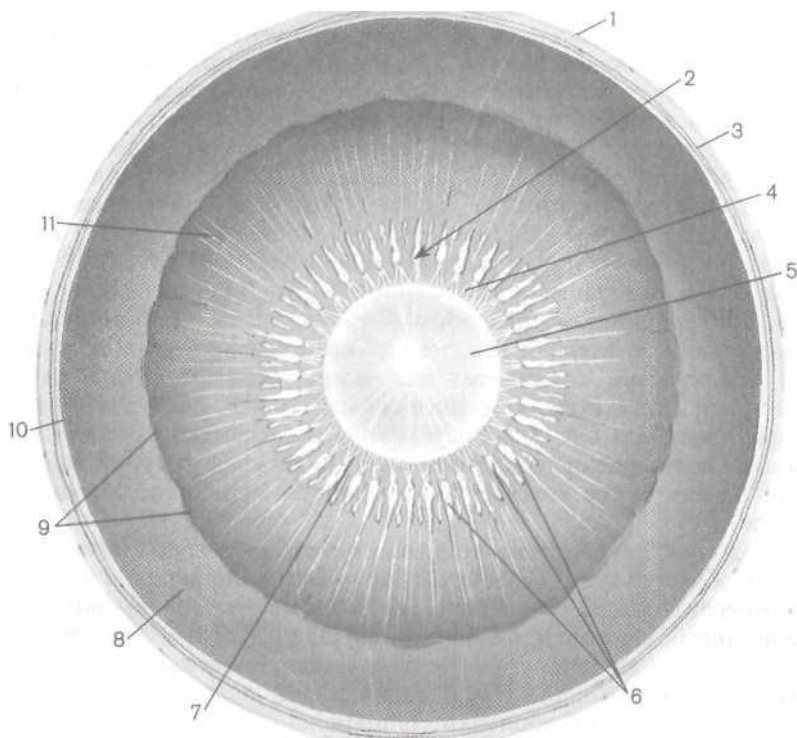


Рис. 247. Передний отдел сосудистой оболочки глаза (ресничное тело). Вид сзади

1 — фиброзная оболочка (склера). 2 — ресничный венец. 3 — сосудистая оболочка. 4 — ресничный пояс, 5 — хрусталик. 6 — ресничные отростки. 7 — задняя поверхность радужки, 8 — ресничная часть сетчатки. 9 — зубчатый край сетчатки, 10 — сетчатка. 11 — ресничный кружок

камеры глаза. Эпителиальные клетки, покрывающие ресничное тело и его отростки, принимают участие в ее образовании.

Водянистая влага секретируется ресничным телом и поступает в заднюю камеру глаза. Из многочисленных капилляров ресничного тела жидкость и ионы диффундируют к эпителию, покрывающему ресничное тело. Беспигментные эпителиоциты особенно активно транспортируют жидкость и вещества, включая аскорбиновую кислоту.

Сзади ресничное тело и его отростки покрыты ресничной частью сетчатки. Большая часть ресничного тела — это *ресничная мышца*, образованная пучками гладких миоцитов, среди которых различают меридиональные (продольные), циркулярные и радиальные волокна. Ресничная мышца прикрепляется к выступу склеры — *склеральной шпоре*. *Меридиональные (продольные) волокна* вплетаются в переднюю часть собственно сосудистой оболочки.

При их сокращении эта оболочка смещается кпереди, в результате чего уменьшается натяжение ресничного пояска, на котором укреплен хрусталик, капсула хрусталика расслабляется, хрусталик изменяет свою кривизну, становится более выпуклым, а его преломляющая способность увеличивается.

Циркулярные волокна лежат кнутри от меридиональных. При сокращении они суживают цилиарное тело, приближая его к хрусталику, что также способствует расслаблению капсулы хрусталика. *Радиарные волокна* располагаются в радиарном направлении между меридиональными и циркулярными пучками, сближая их при своем сокращении. Присутствующие в толще цилиарной мышцы эластические волокна расправляют цилиарное тело при расслаблении его мышцы. Миоциты в старческом возрасте частично атрофируются, развивается соединительная ткань; это приводит к нарушению аккомодации. Строма ресничного тела образована соединительной тканью, пронизанной капиллярной сетью (фенестрированный эндотелий) и венами.

Внутренняя поверхность ресничного тела, обращенная в заднюю камеру глаза, покрыта двумя слоями кубических эпителиоцитов, лежащих на тонкой базальной мембране (внутренняя мембрана). *Внутренний слой* образован беспигментным эпителием. *Наружный слой* — пигментный эпителий — отделен от стромы ресничного тела базальной мембраной (продолжение мембраны Бруха), толщина которой с возрастом увеличивается. Клетки обоих слоев соединены между собой комплексами межклеточных контактов. Ресничные отростки, являющиеся продолжением сосудисто-капиллярной пластинки, окружены описанным выше двухслойным эпителием, который лежит на базальной мембране. По существу, ресничное тело и ресничные отростки покрыты со стороны задней камеры глаза ресничной частью сетчатки (см. рис. 263).

Ресничное тело кпереди продолжается в *радужку (iris)*, которая представляет собой круглый диск толщиной около 0,4 мм с отверстием в центре (зрачок). Радужка расположена между роговицей и хрусталиком. Она отделяет *переднюю камеру* глаза (ограниченную спереди роговицей) от *задней* (ограниченной сзади хрусталиком). *Зрачковый край* радужки зазубрен, латеральный периферический — *ресничный край* — переходит в ресничное тело.

Радужка состоит из пяти слоев: передний — *эпителий* — является продолжением эпителия, покрывающего заднюю поверхность роговицы; затем следуют наружный пограничный слой, сосудистый слой, внутренний слой и пигментный слой, выстилающий ее заднюю поверхность. *Наружный пограничный слой* образован основным веществом, в котором имеется множество фибробластов и пигментных клеток.

Сосудистый слой состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, в которой залегают многочисленные сосуды, пигментные клетки, фибробласты, лаброциты и гигантские макрофаги (размерами 70—100 мкм), в цитоплазме которых содержится множество фагоцитированных гранул меланина. В толще сосудистого

слоя проходят две мышцы: циркулярно в зрачковой зоне расположены пучки миоцитов, которые образуют *сфинктер (суживатель) зрачка*. Гладкие миоциты сфинктера сгруппированы по 5—10 клеток, каждый миоцит окутан собственной базальной мембраной, кроме участков межклеточных контактов — нексусов. Пучки миоцитов, расширяющих зрачок, — *дилататор зрачка* — имеют радиальное направление и лежат в задней части сосудистого слоя. Имеются многочисленные отдельные мышечные пучки, которые связывают между собой обе мышцы. Как указывалось ранее, дилататор зрачка иннервируется постганглионарными симпатическими волокнами клеток, лежащих в верхнем шейном узле; сфинктер снабжен постганглионарными парасимпатическими волокнами клеток ресничного узла. Из этого же источника происходит иннервация мышц ресничного тела.

Внутренний пограничный слой радужки по строению сходен с наружным. *Пигментный слой радужной оболочки* является продолжением эпителия, покрывающего цилиарное тело и ресничные отростки; он двухслойный. Различное количество и качество пигмента меланина обуславливают цвет глаз — карий, черный (при наличии большого количества пигмента). Если меланоциты имеются лишь в заднем эпителии, то цвет глаз — голубой, так как меланин сквозь слой ткани имеет синий или голубой цвет.

Внутренняя (светочувствительная) оболочка глазного яблока — сетчатка (retina) — на всем протяжении прилежит изнутри к сосудистой оболочке. Она состоит из двух листков: внутреннего — *светочувствительного (нервная часть)*, и наружного — *пиг-*



Рис. 248. Офтальмоскопическая картина глазного дна (задняя часть сетчатки): 1 — пятно, 2 — центральная ямка, 3 — диск зрительного нерва, 4 — кровеносные сосуды

ментного. Сетчатка делится на две части: заднюю (зрительную) и переднюю (ресничную и радужковую). Последняя не содержит светочувствительных клеток (фоторецепторов). Границей между ними является *зубчатый край*, который расположен на уровне перехода собственно сосудистой оболочки в ресничный кружок. Место выхода из сетчатки зрительного нерва называется *диск* *зрительного нерва* (слепое пятно), где также отсутствуют фоторецепторы. В центре диска в сетчатку входит центральная артерия сетчатки (рис. 248). На расстоянии около 4 мм от него имеется округлой формы углубление — *желтое пятно*, являющееся местом наилучшего видения глаза. В области пятна сосуды отсутствуют.

Сетчатка представляет собой пластинку нервной ткани, отделившуюся от мозга на ранних стадиях внутриутробного развития и сохраняющую связь с ним посредством зрительного нерва. В сетчатке различают 10 слоев (табл. 78). Однако с точки зрения функ-

Таблица 78. Слои сетчатки

Слой сетчатки	Клетки	Отростки
I. Пигментный II. Фотосенсорный — палочки и колбочки	Пигментоциты Перикарионы нейросенсорных клеток	Палочки, колбочки, отростки пигментоцитов, отростки глиоцитов, микроворсинки глиоцитов
III. Наружная пограничная мембрана	Перикарионы глиоцитов, биполярных и горизонтальных клеток	Синаптические комплексы между отростками радиальных глиоцитов и внутренними сегментами палочек и колбочек
IV. Наружный ядерный V. Наружный сетчатый	Амакриновые нейроны Оптико-ганглионарные нейроны, протоплазматические астроциты	Синапсы аксонов нейросенсорных клеток с биполярными и горизонтальными клетками
VI. Внутренний ядерный VII. Внутренний сетчатый	Протоплазматические астроциты	Синапсы аксонов биполярных клеток с дендритами оптико-ганглионарных
VIII. Ганглионарный слой (проходят и кровеносные сосуды)		Аксоны оптико-ганглионарных нейронов
IX. Слой нервных волокон		Окончания отростков радиальных глиоцитов, базальная мембрана
X. Внутренняя пограничная мембрана		

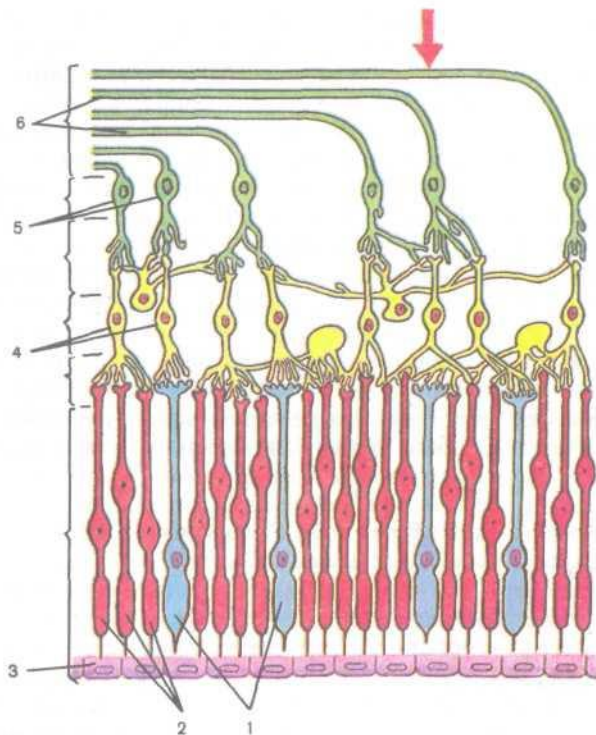


Рис. 249. Схема строения сетчатки глаза:

1 — колбочка, 2 — палочки, 3 — пигментные клетки, 4 — биполярные клетки, 5 — ганглиозные клетки, 6 — нервные волокна; стрелками показано направление пучка света

ции глаза главной является радиально ориентированная трехнейронная цепь, состоящая из наружного — фоторецепторного, среднего — ассоциативного, внутреннего — ганглионарного — нейронов (рис. 249), разделенных двумя слоями синапсов, образованных отростками этих клеток. Наружный прилегающий к сосудистой оболочке пигментный слой состоит из пигментных эпителиоцитов кубической формы, гексагональных, лежащих на базальной мембране, непосредственно примыкающей к мембране Бруха.

К пигментному эпителию прилежит слой палочек и колбочек (II слой сетчатки). И те и другие представляют собой периферические отростки фоторецепторов — клеток, тела которых располагаются в III наружном зернистом слое (первый нейрон). Каждая палочка или колбочка окружена 30—45 отростками пигментоцитов. При попадании на сетчатку луча света отростки пигментоцитов удлиняются так, что каждая фоторецепторная клетка оказывается в темной камере, в темноте отростки укорачиваются. Каждая палочка состоит из наружного и внутреннего сегментов, соединенных между собой связующим отделом, который

представляет собой видоизмененную ресничку, лишённую центрального дублета микротрубочек.

В самой наружной части *внутреннего сегмента* залегает базальное тельце с базальным корешком, вблизи которых расположены центриоли.

Наружный сегмент — светочувствительный — образован

двоенными мембранными дисками, являющимися складками плазматической мембраны, в которую встроен зрительный пурпур — *родопсин*. *Внутренний сегмент* состоит из двух частей: ближе к наружному сегменту располагается

эллипсоидная часть,

заполненная длинными митохондриями; за ней следует

миоидная часть,

заполненная длинными митохондриями; за ней

следует *миоидная часть*,

содержащая гранулярный ЭР, свободные рибосомы и

вблизи тела клетки комплекс Гольджи. Кнутри клетка

сужается, образуя

заполненную ней-

рофибриллами переходную

часть, связанную с телом

клетки, в котором расположено

овальное ядро (рис. 250). От

тела клетки отходит короткий

отросток (аксон), закан-

чивающийся расщепляющимся

синаптическим тельцем,

образующим

лентовидные

синапсы.

Колбочки отличаются от

палочек большей величиной и

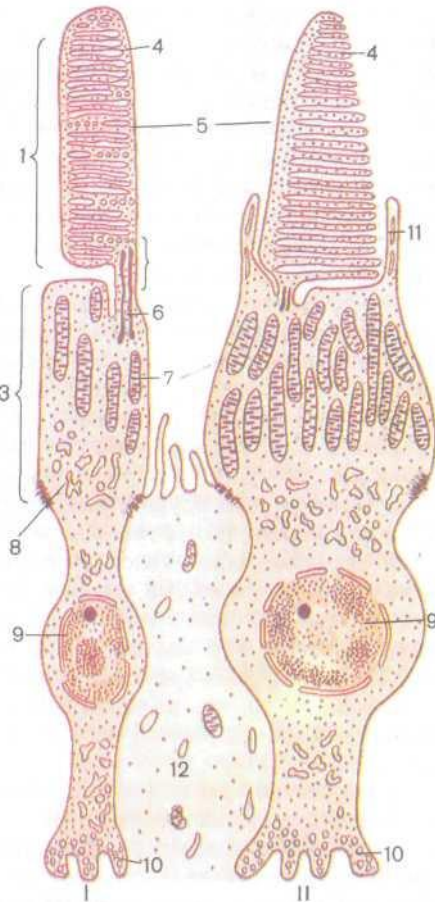
характером дисков. В дистальной

части *наружного сегмента* колбочек

впячивания плазматической

мембраны образуют полудиски, которые

сохраняют связь с мембраной, в проксимальной части наруж-



Р и с. 250. Палочковидная (I) и колбочковидная (II) зрительные клетки — фоторецепторные клетки. Ультрамикроскопическое строение (по И. В. Алмазову и Л. С. Сутулову, 1978):

1 — наружный сегмент палочки, 2 — связующий отдел между наружным и внутренним сегментами палочки, 3 — внутренний сегмент палочки, 4 — диски, 5 — клеточная оболочка, 6 — двойные микрофибриллы, 7 — митохондрии, 8 — пузырьки эндоплазматической сети, 9 — ядро, 10 — область синапса с биполярным нейроцитом, 11 — пальцевидные отростки внутреннего сегмента колбочковидной зрительной клетки, 12 — лучевой глиоцит (мюллерово волокно)

ного сегмента диска аналогичны дискам палочек. В эллипсоидном *внутреннем сегменте* расположены многочисленные удлинённые митохондрии и элементы гранулярного ЭР. Синтезируемый белок непрерывно транспортируется в наружный сегмент, где встраивается во все диски. В расширенной базальной части колбочковой клетки залегает крупное сферическое ядро. От тела клетки отходит короткий аксон, оканчивающийся широкой ножкой, образующей синапсы с многочисленными дендритами биполярных нейронов и горизонтальных клеток. В синапсах также обнаруживаются синаптические ламеллы.

Зрительный пигмент, располагающийся в мембранах наружного сегмента, под действием света изменяется, что приводит к возникновению импульса. Пигмент поглощает часть падающего на него света и отражает остальную часть. Каждая палочка или колбочка содержит пигмент, который лучше поглощает в определенном участке свет. Поглощая фотон света, зрительный пигмент меняет свою конфигурацию. При этом освобождается энергия, которая используется для осуществления цепи химических реакций, что и приводит к возникновению нервного импульса.

В сетчатке глаза человека содержится один тип палочек и три типа колбочек, каждый из которых воспринимает свет определенной длины волны. Родопсин лучше всего воспринимает волны длиной около 510 нм (зеленая часть спектра), колбочки — около 430 (синяя), 530 (зеленая) и 560 (красная). Следует обратить внимание на то, что каждый рецептор воспринимает не только свет указанной длины волны, он лучше реагирует именно на волны этой длины.

Количество колбочек в сетчатке глаза человека достигает 6—7 млн., количество палочек в 10—20 раз больше. В области желтого пятна имеются лишь колбочки, причем они уже и длиннее, чем на остальном протяжении сетчатки. Палочки воспринимают слабый свет, действующий в темноте, колбочки — при ярком свете. **Цветовое зрение связано с функционированием колбочек разного типа. Палочки воспринимают информацию об освещенности и форме предметов.**

Отростки сенсорных клеток образуют *наружный сетчатый слой*, в котором они контактируют с ассоциативными нейронами (II нейроны), расположенными во *внутреннем зернистом слое сетчатки*. К ассоциативным нейронам относятся клетки нескольких разновидностей: *биполярные, горизонтальные и амакриновые*. Аксоны нейросенсорных клеток образуют синапсы с дендритами биполярных и горизонтальных клеток (II нейроны). Амакриновые нейроны (от греч. а — без, makros — большой, длинный, inos — волокно), имеющие только дендриты, образуют синапсы с биполярными и оптико-ганглионарными клетками во *внутреннем сетчатом слое*. Здесь также имеются лентовидные синапсы, в которых синаптическая передача осуществляется в нескольких направлениях.

Оптико-ганглионарные нейроны сходны с другими чувствительными нейронами. В их крупном перикарионе расположены мно-

жество элементов гранулярного ЭР (субстанция Ниссля), митохондрий, вторичных лизосом, развитый комплекс Гольджи. Дендриты образуют синапсы во *внутреннем сетчатом слое*. Немиелинизированные аксоны (500 тыс. — 1 млн.) образуют слой нервных волокон — *зрительный нерв*. Следует обратить внимание на две важные закономерности: **световая волна достигает колбочек и палочек лишь после того, как пройдет почти всю толщину сетчатки. Каждая ассоциативная клетка получает импульсы от нескольких фоторецепторных, каждый оптико-ганглионарный нейрон — от нескольких ассоциативных.**

Сетчатка является нервной тканью, помимо нейронов в ней имеются клетки глии, *радиальные глиоциты (мюллеровы клетки)*. Они расположены параллельно нейросенсорным клеткам на участке от внутренней пограничной мембраны до внутренних сегментов палочек и колбочек и перпендикулярно поверхности сетчатки. Глиоциты выполняют трофическую и поддерживающую функции. Лентовидные отростки их цитоплазмы окружают тела и отростки нейросенсорных клеток, биполярных и оптико-ганглионарных нейронов, образуя с ними лентовидные синаптические комплексы. От наружной поверхности глиоцитов отходят многочисленные тонкие микроворсинки, внедряющиеся между палочками и колбочками. Концы отростков глиоцитов и их базальная мембрана формируют тонкую внутреннюю пограничную мембрану, которая отделяет стекловидное тело от аксонов оптико-ганглионарных нейронов и отростков мюллеровых клеток.

Хрусталик (lens) — прозрачная двояковыпуклая линза диаметром около 9 мм, имеющая переднюю и заднюю поверхности, которые переходят одна в другую в области экватора хрусталика. Линия, соединяющая наиболее выпуклые точки обеих поверхностей (полюса), называется *осью хрусталика*, ее размеры колеблются в пределах 3,7—24,4 мм в зависимости от степени аккомодации. Коэффициент преломления хрусталика в поверхностных слоях равен 1,32, в центральных — 1,42. Хрусталик покрыт прозрачной *капсулой* — гомогенной *базальной мембраной* толщиной около 10 нм на передней поверхности и 3—4 нм — на задней поверхности хрусталика. Мембрана хрусталика содержит множество ретикулярных волокон с типичной периодической исчерченностью. Под капсулой передняя половина хрусталика до его экватора покрыта эпителием. Вблизи центра хрусталика эпителиоциты цилиндрические, по направлению к экватору их высота уменьшается, вблизи экватора они плоские. Мелкозернистая цитоплазма эпителиоцитов содержит тонкие нежные филаменты. Соседние клетки соединены между собой и с подлежащими клетками хрусталика множеством запирающих зон. Между эпителием и хрусталиком базальная мембрана отсутствует.

Эпителиальные клетки, расположенные вблизи экватора, являются *ростковыми*. Они делятся, удлиняются, дифференцируются в *хрусталиковые волокна* и накладываются на периферические волокна позади экватора, в результате чего диаметр хрусталика уве-

личивается. В процессе дифференцировки ядро и органеллы исчезают, в клетке сохраняются лишь свободные рибосомы и микротрубочки, волокна удлиняются. В течение жизни человека образуются новые хрусталиковые волокна, но старые не разрушаются. Тем не менее после 3 лет рост хрусталика прекращается. Благодаря потере воды объем хрусталика уменьшается.

Ядро хрусталика образовано прозрачными волокнами, состоящими большей частью из белка *кристаллина*. Эти волокна дифференцируются в эмбриональный период из эпителиальных клеток и сохраняются в течение всей жизни человека. Волокна склеены между собой веществом, индекс преломления которого близок таковому волокон хрусталика. Хрусталиковые волокна представляют собой длинные шестигранные призмы, соединяющиеся между собой с помощью коротких отростков. Волокна заполнены аморфным умеренно осмиофильным материалом (R. Krstic, 1984). Хрусталик не содержит сосудов и нервных волокон, его трофика осуществляется за счет диффузии из водянистой влаги.

Хрусталик как бы подвешен на *ресничном пояске (цинновой связке)*, между волокнами которого расположены *пространства пояска (петитов канал)*, сообщающиеся с камерами глаза. Волокна пояска прозрачны, они сливаются с веществом хрусталика и образованы коллагеновыми фибриллами. Волокна цинновой связки передают хрусталику движения ресничной мышцы. При сокращении ресничной мышцы собственно сосудистая оболочка смещается вперед, ресничное тело приближается к экватору хрусталика, ресничный поясок ослабевает, хрусталик становится более выпуклым, его светопреломляющая способность возрастает. При расслаблении ресничной мышцы ресничное тело удаляется от экватора хрусталика, ресничный поясок натягивается, хрусталик уплощается. Преломляющая способность его уменьшается.

Стекловидное тело (corpus vitreum) заполняет пространство между сетчаткой сзади, хрусталиком и задней стороной ресничного пояска спереди. Оно представляет собой аморфное межклеточное вещество желеобразной консистенции, индекс преломления его равен 1,334. Стекловидное тело состоит из гигроскопического белка *витреина* и *гиалуроновой кислоты*. На передней поверхности стекловидного тела имеется *ямка*, в которой располагается хрусталик.

Камеры глаза. Радужка отделяет пространство между роговицей спереди и хрусталиком с цинновой связкой и ресничным телом сзади на две камеры: *переднюю* и *заднюю*. Они играют важную роль в циркуляции водянистой влаги внутри глаза. *Водянистая влага* — жидкость с очень низкой вязкостью, она содержит около 0,02 % белка, и небольшое количество деполимеризованной гиалуроновой кислоты. Водянистая влага лишена фибриногена, поэтому она не свертывается.

Напомним, что соединительнотканная склера, покрывающая глазное яблоко, прочная, жесткая и малоэластичная, поэтому в физиологических условиях создается внутриглазное давление в

пределах 20—25 мм рт. ст. (2666—3333 Па), постоянство которого зависит от равновесия между образованием и обратным всасыванием водянистой влаги внутри глазного яблока. У здорового человека этот процесс протекает со скоростью около 2 мм^3 в 1 мин.

Водянистая влага вырабатывается капиллярами ресничных отростков и заднего отдела радужки. Обе камеры сообщаются между собой через зрачок. Задняя камера сообщается с *пространством пояска (петитов канал)*, представляющим собой круговую щель, которая расположена вокруг хрусталика между волокнами ресничного пояска. Здесь находится водянистая влага. В углу передней камеры, образованном краем радужки и роговицы, по окружности располагается трабекулярная сетчатка, или *зубчатая связка*, между пучками волокон которой имеются выстланные эндотелием щели (*фонтаново пространство*). Из фонтанова пространства влага проходит в просвет *шлеммова канала*, пролегающего на дне борозды склеры через эндотелий, выстилающий трабекулярные пространства и шлеммов канал и разделяющий их тонкий слой соединительной ткани. Из шлеммова канала влага направляется в *собираательные сосуды*, расположенные в склере, которые выходят под конъюнктиву (*водоворотные вены*), где вливаются в вены глаза.

Вспомогательные органы глаза. Полость глазницы выстлана *надкостницей глазницы*, которая в области зрительного канала и верхней глазничной щели срастается с твердой оболочкой головного мозга. Глазное яблоко окутано *соединительнотканной влагалищем (теноновой капсулой)*, которое соединяется со склерой рыхлой соединительной тканью. На задней поверхности глазного яблока влагалище сращено с наружным влагалищем зрительного нерва, спереди оно подходит к своду конъюнктивы. Сосуды, нервы и сухожилия глазодвигательных мышц прободают влагалище (тенонову капсулу).

Между глазным яблоком и его влагалищем находится узкое *эписклеральное (теноново) пространство*. Между надкостницей глазницы и влагалищем глазного яблока залегает *жировое тело глазницы*. Спереди глазница (и ее содержимое) частично закрыта *глазничной перегородкой*, начинающейся от надкостницы верхнего и нижнего краев глазницы и прикрепляющейся к хрящам верхнего и нижнего век, а в области внутреннего угла глаза соединяющейся с медиальной связкой века.

Веки (palpebrae) представляют собой кожные складки, ограничивающие глазную щель и закрывающие ее при смыкании век. По бокам веки соединены латеральной и медиальной спайками, замыкающими соответствующие углы глаза, причем латеральный край острый, а медиальный — закругленный. Благодаря этому в области медиального угла имеется выемка — *слезное озеро*, на дне которого видна *полу лунная складка* — рудимент третьего века (птиц). Сверху верхнее веко ограничено *бровью*, поросшей короткими жесткими волосами. Нижнее веко при открывании глаз слегка опускается под действием силы тяжести.

К верхнему веку подходит *мышца, поднимающая верхнее веко*, которая начинается вместе с прямыми мышцами от общего сухожильного кольца. Мышца проходит в верхней части глазницы и прикрепляется к *верхнему хрящу века* — пластинке плотной волокнистой соединительной ткани, выполняющей опорную функцию. В толще нижнего века имеется аналогичный *хрящ нижнего века*. В толще хрящей заложены открывающиеся по краям век разветвленные *сальные (мейбомиевы) железы*. Ближе к передней поверхности в толще век залегает вековая часть круговой мышцы глаза. По краям век располагаются в 2—3 ряда *ресницы*, в их волосные сумки открываются выводные протоки сальных желез. Выпуклая передняя поверхность века покрыта тонкой кожей с короткими пушковыми волосками, сальными и потовыми железами. Вогнутая задняя поверхность века покрыта конъюнктивой. *Конъюнктив*а — это тонкая соединительнотканная бледно-розовая оболочка, в которой выделяют конъюнктиву век, покрывающую изнутри веки, и конъюнктиву глазного яблока. В месте перехода одной части конъюнктивы в другую образуются *верхний и нижний своды конъюнктивы*. Пространство, расположенное спереди от глазного яблока и ограниченное конъюнктивой, образует *конъюнктивальный мешок*, который при смыкании век закрывается. Закругленный медиальный угол глаза с медиальной стороны ограничивает *слезное озеро*. У медиального угла глаза находится небольшое возвышение — *слезное мяско*, латеральнее от него расположена полулунная складка конъюнктивы, являющаяся рудиментом мигательного (третьего) века низших позвоночных.

Конъюнктив

выстлана трехслойным неороговевающим эпителием, лежащим на базальной мембране. Собственная пластинка образована рыхлой соединительной тканью, в которой находятся

фибробласты, макрофаги, лаброциты, плазматические клетки, единичные меланоциты и скопления лимфоцитов. Конъюнктивальный мешок смачивается слезной жидкостью, которую секретируют слезные железы.

Слезный

аппарат включает слезную железу и систему слезных путей (рис. 251). *Слезная железа glandula lacrimalis*, состоящая из нескольких альвеолярно-трубчатых серозных желез, расположена в ямке слезной железы

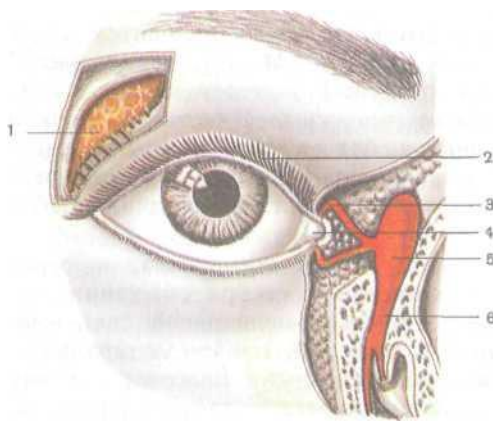


Рис. 251. Слезный аппарат правого

глаза. 1 — слезная железа, 2 — верхнее веко, 3 — слезный мешок, 4 — носослезный проток

лобной кости в верхнелатеральной части

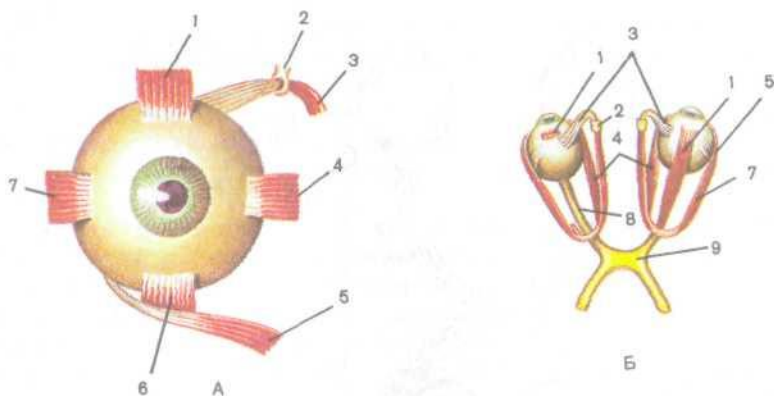


Рис. 252. Мышцы глазного яблока (глазодвигательные мышцы). Вид спереди (А) и сверху (Б):

1 — верхняя прямая мышца, 2 — блок, 3 — верхняя косая мышца, 4 — медиальная прямая мышца, 5 — нижняя косая мышца, 6 — нижняя прямая мышца, 7 — латеральная прямая мышца, 8 — зрительный нерв, 9 — перекрест зрительных нервов

В своде конъюнктивы иногда встречаются мелких размеров *добавочные слезные железы*. От 5 до 12 выводных канальцев открываются в верхний свод конъюнктивы. Слеза омывает переднюю часть глазного яблока и по *слезному ручью* — капиллярной щели, расположенной возле краев век, — оттекает в *слезное озеро*, находящееся в медиальном углу глаза. У медиального угла глаза, на краях век, там, где они сходятся, окружая слезное озеро, расположены *верхний и нижний слезные сосочки*. На них имеется по узкому отверстию — *слезной точке*, дающей начало узкому *слезному канальцу* длиной около 1 см и диаметром около 0,5 мм. Верхний и нижний канальцы впадают в *слезный мешок*, который обращен слепым концом вверх. Нижний конец мешка переходит в *носослезный проток* (расположен в одноименном канале), открывающийся в нижний носовой ход. Слезная часть круговой мышцы глаза, сращенная со стенкой слезного мешка, сокращаясь, расширяет его. Благодаря этому слеза всасывается в слезный мешок через слезные канальцы.

Глазное яблоко у человека может вращаться так, чтобы на рассматриваемом предмете сходились зрительные оси обоих глазных яблок. Движения осуществляют шесть *глазодвигательных мышц*: четыре прямые (верхняя, нижняя, медиальная, латеральная) и две косые (верхняя и нижняя) поперечнополосатые мышцы (рис. 252). *Нижняя косая мышца* начинается на нижней стенке глазницы возле отверстия носослезного канала. Остальные начинаются в глубине глазницы в окружности зрительного канала и прилегающей части верхней глазничной щели от общего *сухожильного кольца*, окружающего зрительный нерв и глазную артерию. Все прямые мышцы прикрепляются к склере, вплетаясь в нее впереди экватора в различных участках соответственно названиям. Сухо-

них формируют *зрительный нерв*, который выходит из глазницы через канал зрительного нерва. На нижней поверхности мозга образуется *перекрест зрительных нервов*, причем перекрещиваются лишь волокна, идущие от медиальной части сетчатки. В каждом зрительном тракте проходят волокна, несущие импульсы от клеток медиальной половины сетчатки противоположного глаза и латеральной половины глаза своей стороны.

Часть волокон зрительного тракта направляется в *латеральное коленчатое тело*, где они заканчиваются синапсами на залегающих здесь нейронах. Аксоны последних в составе *внутренней капсулы* направляются к клеткам *коры затылочной доли* (возле *шпорной борозды*, где и заканчиваются (*корковый конец зрительного анализатора*). Другая часть волокон проходит из латерального коленчатого тела, не прерываясь, через *ручку верхнего холмика четверохолмия* и заканчиваются синапсами на нейронах последнего. Из верхнего холмика нервные импульсы следуют в *ядра глазодвигательного нерва* (*двигательное и добавочное вегетативное*), иннервирующие мышцы глаза, мышцу, суживающую зрачок, и ресничную мышцу. Таким образом, в ответ на попадание световых волн в глаз зрачок суживается, а глазные яблоки поворачиваются в направлении пучка света.

Краткий очерк развития органа зрения в фило- и онтогенезе

На ранних этапах филогенетического развития возникают специализированные морфологические структуры, воспринимающие свет. Так, у низших беспозвоночных животных (например, кишечнополостных) имеются специфические чувствительные клетки эктодермального происхождения, которые расположены на всем протяжении кожи. Они воспринимают световые раздражения. У беспозвоночных световоспринимающий аппарат чаще всего расположен на переднем (головном) конце, однако встречается и на других участках тела. В процессе эволюционного развития в головном отделе образуется высланная чувствительными клетками ямка, открытая наружу (например, у моллюсков), появляющаяся светопреломляющие структуры, расположенные впереди ямки. Дальнейшее развитие приводит к образованию глаза в виде пузырька.

У высших беспозвоночных глаза устроены сложно, например фасеточные глаза насекомых (пчелы). Следующий этап — глаз позвоночных животных в виде двустенного бокала. У всех многоклеточных животных фоторецепторы являются первичночувствующими нервными клетками, дендриты которых претерпели существенные изменения.

У позвоночных животных светочувствительные приборы представлены описанными *палочками* и *колбочками*, в которых хорошо выражены мембранные образования. Однако у рыб еще слабо выражено деление на палочки и колбочки. У рептилий имеются

лишь колбочки, у большинства млекопитающих преобладают палочки, а у водных и ночных животных колбочки вообще отсутствуют. Следует подчеркнуть, что у всех многоклеточных животных белки мембран палочек и колбочек — это оксины, которые при попадании света распадаются, а впоследствии восстанавливаются. У позвоночных животных усложняется строение светопреломляющих сред и появляются вспомогательные органы глаза. Лишь у амфибий возникают мышцы в радужке и ресничном теле. Хрусталик рыб почти шаровидный, его перемещение вследствие сокращения мышцы, передвигающей хрусталик, приводит к аккомодации. У рептилий и птиц аккомодация хрусталика достигается путем изменения его кривизны. Лишь у млекопитающих хрусталик не передвигается, аккомодация происходит только благодаря изменению его кривизны.

Формирование век начинается лишь у рыб. У большинства наземных позвоночных животных наряду с верхним и нижним веками имеется и третье веко (мигательная перепонка), которая у приматов сохраняется лишь в виде небольшой складки конъюнктивы. Слезная железа и слезный аппарат возникают лишь у наземных позвоночных животных. У приматов в процессе эволюционного развития глазницы постепенно перемещаются вперед на переднюю сторону головы. Это осуществляется благодаря образованию костной перегородки между глазницей и височной ямкой и имеет целью создание параллельных зрительных осей.

У млекопитающих (и человека) развитие частей глаза происходит из различных источников. Светочувствительная оболочка (сетчатка) происходит из боковой стенки мозгового пузыря (будущий промежуточный мозг), хрусталик — непосредственно из эктодермы, сосудистая и фиброзная оболочки — из мезенхимы. В конце 1-го месяца развития зародыша человека боковые стенки переднего мозгового пузыря выпячиваются, образуя первичные пузырьки. Их ножки — глазные стебельки — превращаются в зрительные нервы, а передняя часть пузырька впячивается в его полость, таким образом формируя двухслойный бокал, который преобразуется в сетчатку. Из внутреннего слоя стенки глазного бокала образуется внутренний светочувствительный (нервный) слой сетчатки, из наружного — наружный пигментный слой.

Хрусталик формируется из утолщения эктодермы, расположенной впереди глазного пузырька. Вскоре будущий хрусталик отшнуровывается от эктодермы. На 2-м месяце развития из мезенхимы, окружающей глазной бокал, начинают формироваться сосудистая оболочка, склера, роговица и стекловидное тело. В состав глазного стебелька входит гиалоидная артерия, которая кровоснабжает эпителиальные элементы формирующегося глаза. Впоследствии она атрофируется. В течение 6—8 месяцев внутриутробного развития исчезают сосуды стекловидного тела и капсулы хрусталика, рассасывается зрачковая мембрана, закрывающая отверстие зрачка. Складки эктодермы, образующие веки, начинают формироваться на 3-м месяце развития. Из эктодермы происходит и

эпителий конъюнктивы. Из выростов последнего возникает слезная железа.

Глазное яблоко новорожденного ребенка относительно большое. Масса глазного яблока составляет в среднем 2,2 г, его объем равен 3,25 см³, продольный диаметр 17,3 мм, поперечный — 16,7 мм. До двухлетнего возраста глазное яблоко увеличивается на 40 % по сравнению с первоначальной величиной у новорожденного, в 5 лет — на 70 %, у взрослого — в три раза. В глазнице у ребенка глазное яблоко расположено более поверхностно и латерально, тогда как у взрослого глубже. Это изменение положения связано с развитием носа и жировой клетчатки в глазнице. Широкая и толстая роговица новорожденного ребенка, резко отграниченная от склеры, имеет сильно выраженную кривизну, которая практически не меняется после рождения, ее толщина составляет 3—4 мм, диаметр по экватору 6—7 мм, радиус передней поверхности хрусталика равен 5 мм, задней — 4 мм (И. И. Бобрик и В. И. Минаков, 1990).

Быстрый рост хрусталика происходит в течение 1-го года жизни, после чего хрусталик растет медленно. Тонкая радужка новорожденного беднее пигментом, по мере роста ребенка радужка утолщается, в ней увеличивается количество пигмента. Слабо развито ресничное тело новорожденного быстро растет. Относительно тонкая сетчатка развита хорошо. Зрительный нерв тонкий и короткий, он удлиняется по мере роста глазного яблока. Зрительная ось глазного яблока смещена в латеральном направлении. К моменту рождения мышцы глазного яблока уже развиты хорошо. Относительно большие слезные железы новорожденного практически не функционируют. Слезотделение начинается лишь в течение 2-го месяца жизни. Глазная щель у новорожденного узкая, медиальный угол глаза закруглен. В дальнейшем глазная щель быстро увеличивается. У детей до 14—15 лет она широкая, поэтому глаз кажется больше, чем у взрослого человека.

Вопросы для повторения и самоконтроля

1. Укажите, как проходят линии (их начало, конец), которые получили следующие названия: наружная ось глазного яблока, внутренняя ось глазного яблока, зрительная ось.
2. Укажите анатомические образования, изменения которых увеличивают или уменьшают кривизну хрусталика (аккомодация).
3. Укажите, где образуется и куда оттекает водянистая влага глазного яблока.
4. Назовите участки глазного яблока, в которых прикрепляются глазодвигательные мышцы. В каком направлении поворачивает глазное яблоко каждая из мышц?
5. Перечислите анатомические образования, по которым оттекает слезная жидкость.
6. Нарисуйте схему проводящего пути зрительного анализатора.

ПРЕДДВЕРНО-УЛИТКОВЫЙ ОРГАН

Органы слуха и равновесия (статического чувства) (*organum vestibulo-cochleare*) у человека объединены в сложную систему, морфологически разделенную на три отдела (рис. 254): 1. Наружное ухо — наружный слуховой проход и ушная раковина с мышцами и связками. 2. Среднее ухо — барабанная полость, сосцевидные придатки, слуховая труба. 3. Внутреннее ухо, включающее перепончатый лабиринт, располагающийся в костном лабиринте внутри пирамиды височной кости. Если наружное и среднее ухо принадлежат только органу слуха, то внутреннее ухо включает в себя и внутреннюю часть слухового аппарата, и весь орган равновесия (статического чувства).

Наружное ухо (*auris externa*). Ушная раковина (*auricula*) представляет собой эластический хрящ сложной формы, покрытый кожей. У многих млекопитающих ушная раковина достигает большого развития. Она улавливает направление звука. У человека эта функция важной роли не играет, и ушные раковины невелики, а мышцы, обеспечивающие их подвижность, редуцированы.

Ушная раковина человека удлинена, ее вогнутая поверхность обращена вперед и латерально, нижняя часть — *долька ушной раковины (мочка)* — лишена хряща и заполнена жиром. Свободный загнутый край — *завиток* — ограничивает ушную раковину сзади и сверху. На вогнутой поверхности параллельно завитку расположен *противозавиток*, впереди от него углубление — *раковина уха*, на дне которой находится *наружное слуховое отверстие*, ограниченное спереди *козелком*.

Наружный слуховой проход состоит из *хрящевого* и *костного отделов*, длина его у взрослого человека около 33—35 мм, диаметр просвета колеблется на разных участках от 0,6 до 0,9 см. По ходу имеется S-образный изгиб наружного слухового прохода в горизонтальной и вертикальной плоскостях. Если оттянуть ушную раковину вверх и назад, проход выпрямляется. В многослойном плоском эпителии, выстилающем наружный слуховой проход, наряду с большим количеством сальных желез имеются особые трубчатые *железы ушной серы* (видоизмененные потовые), вырабатывающие вязкий желтоватый секрет — ушную серу.

Тонкая полупрозрачная *барабанная перепонка (*membrana tympani*)* отделяет наружное ухо от среднего. Толщина перепонки около 0,1 мм, форма — эллипсовидная, размеры 9 X 12 мм. В центре имеется вдавление — *пупок барабанной перепонки* — место прикрепления к перепонке одной из слуховых косточек — *молоточка*. Барабанная перепонка вставлена в борозду барабанной части височной кости. В перепонке различают верхнюю (меньшую) — свободную ненапрянутую, а также нижнюю (большую) — натянутую части. Перепонка расположена косо по отношению к оси слухового прохода: она образует с горизонтальной плоскостью угол 45—55°, открытый в латеральную сторону. Натянутая часть представляет собой пластинку, состоящую из коллагеновых воло-

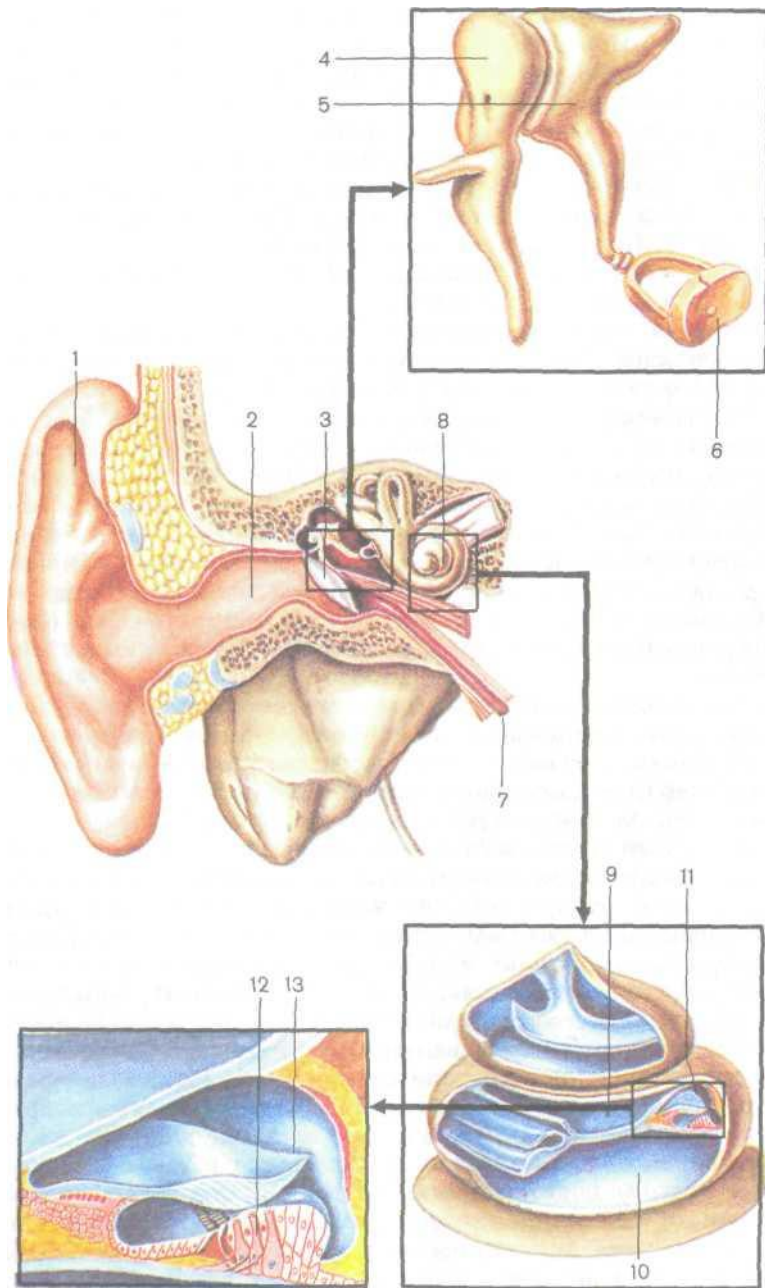


Рис. 254. Орган слуха:

1 — ушная раковина. 2 — наружный слуховой проход. 3 — барабанная перепонка, 4 — молоточек, 5 — наковальня, 6 — стремя. 7 — слуховая труба, 8 — улитка, 9 — лестница преддверия, 10 — барабанная лестница, 11 — улитковый проток, 12 — спиральный (кортиева) орган. 13 — покровная мембрана

кон, между которыми залегают фиброласты. По периферии коллагеновые волокна образуют *фиброзно-хрящевое кольцо*, которое соединяет перепонку со стенкой наружного слухового прохода. Наружная поверхность перепонки покрыта тонким слоем многослойного плоского эпителия, внутренняя покрыта однослойным кубическим эпителием слизистой оболочки среднего уха.

Среднее ухо (*auris media*) — воздухоносная *барабанная полость* объемом около 1 см³, расположенная в основании пирамиды височной кости. Полость имеет шесть стенок:

1. Тонкая *верхняя — покрышечная стенка* — отделяет барабанную полость от полости черепа.

2. *Нижняя — яремная стенка* — отделяет барабанную полость от яремной вены. Она соответствует нижней стенке пирамиды височной кости там, где располагается яремная ямка.

3. *Медиальная — лабиринтная стенка* — отделяющая барабанную полость от костного лабиринта внутреннего уха, прилежит к лабиринту внутреннего уха. В ней имеются разделенные мысом овальное окно преддверия и круглое окно улитки, ведущие в соответствующие отделы костного лабиринта. *Окно преддверия*, закрытое *основанием стремени*, ведет в преддверие костного лабиринта. *Окно улитки* закрыто *вторичной барабанной перепонкой*, отделяющей барабанную полость от барабанной лестницы. Над окном преддверия в барабанную полость выступает *стенка канала лицевого нерва*.

4. *Латеральная — перепончатая* — стенка образована барабанной перепонкой и окружающими отделами височной кости.

5. *Передняя — сонная* — стенка отделяет барабанную полость от канала внутренней сонной артерии; в верхней части стенки открывается *барабанное отверстие слуховой трубы*.

6. В верхней части *задней — сосцевидной — стенки* расположен *вход в сосцевидную пещеру*. Ниже входа имеется *пирамидальное возвышение*, внутри которого начинается *стременная мышца*.

В барабанной полости находятся три *слуховые косточки*, а также *мышцы, натягивающие барабанную перепонку и стремя* (обе мышцы поперечнополосатые). Здесь же проходит *барабанная струна* — ветвь лицевого (промежуточного) нерва (VII пара). Стенки барабанной полости изнутри и поверхности косточек покрыты однослойным плоским эпителием, который местами переходит в кубический или цилиндрический. В эпителиальном покрове имеются бокаловидные и отдельные реснитчатые клетки.

Барабанная полость спереди продолжается в узкую *слуховую трубу (евстахиеву)*, которая открывается в носовой части глотки *глоточным отверстием слуховой трубы*. Слуховая труба длиной около 3,5 см имеет диаметр просвета около 1—2 мм. Через трубу происходит выравнивание давления воздуха внутри барабанной полости по отношению к наружной среде. Щелевидное глоточное отверстие слуховой трубы, расположенное на боковой стенке носовой части глотки, открывается при акте глотания. Слуховая труба состоит из *костной* ($1/3$) и *хрящевой* ($2/3$) частей. Остов послед-

Таблица 79. Мышцы барабанной полости

Мышца	Начало	Прикрепление	Функция	Иннервация
Мышца, напрягающая барабанную перепонку	Стенки полуканала мышцы, напрягающей барабанную перепонку мышечнотрубного канала	К начальной части рукоятки молоточка	Подтягивая рукоятку молоточка, напрягает барабанную перепонку	Ветвь тройничного нерва
Стременная мышца	Внутри пирамидального возвышения	Тонким сухожилием к задней ножке стремени, возле его головки	Ослабляет давление основания стремени, вставленного в окно преддверия	Ветвь лицевого нерва

ней образован пластинками гиалинового хряща. Слизистая оболочка слуховой трубы выстлана цилиндрическим многоядным реснитчатым эпителием, богатым бокаловидными glandулоцитами. От хрящевой части слуховой трубы берут начало *мышцы: напрягающая и поднимающая нёбную занавеску*. При их сокращении канал трубы расширяется и воздух из глотки в момент глотания поступает в барабанную полость.

Слуховые косточки — стремя, наковальня, молоточек, названные так благодаря своей форме, — самые мелкие в человеческом организме. Округлая *головка молоточка* переходит в длинную *рукоятку*. Наковальня состоит из тела, на котором находится суставная ямка, и двух ножек: короткой и длинной, с утолщением на конце (чечевицеобразный отросток). Стремя имеет головку, переднюю и заднюю ножки, соединенные между собой при помощи основания стремени, вставленного в окно преддверия. Косточки передают звуковые колебания от барабанной перепонки окну преддверия. Рукоятка молоточка сращена с барабанной перепонкой. Головка молоточка и тело наковальни соединены между собой суставом (наковальне-молоточковый сустав), укрепленным связками. Длинный отросток наковальни сочленяется с головкой стремечка (наковальне-стремени сустав), основание которого входит в окно преддверия, соединяясь с его краем посредством кольцевой связки стремени. Две мышцы регулируют движения косточек (табл. 79).

Внутреннее ухо (*auris interna*) расположено в толще пирамиды височной кости между барабанной полостью и внутренним слуховым проходом и состоит из преддверия, трех полукружных каналов (протоков) и улитки. В *костном лабиринте*, изнутри выстланном надкостницей, залегает *перепончатый лабиринт*, повторяющий формы костного. Между костным и перепончатым лабиринтами имеется *щель*, заполненная перилимфой. Стенки костного лабиринта образованы компактной костной тканью.

Костное преддверие представляет собой овальную полость, имеющую на своей задней стенке пять тонких отверстий, которые ведут в полукружные каналы. Более крупное отверстие на передней стенке костного преддверия ведет в канал улитки. На латеральной стенке костного преддверия имеется *окно преддверия* (овальное), у начала улитки — *окно улитки* (круглое), открывающиеся на медиальной стенке барабанной полости среднего уха. На медиальной стенке преддверия расположен гребень, отделяющий друг от друга две ямки: передняя ямка — округлая, это сферическое углубление, задняя ямка получила название эллиптического углубления. В эллиптическом углублении находится внутреннее отверстие тонкого канальца — *водопровода преддверия*, в котором проходит эндолимфатический проток, заканчивающийся на задней поверхности пирамиды.

Три дугообразно изогнутых *костных полукружных канала* (ширина просвета каждого на поперечном разрезе составляет около 2 мм) лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. *Передний* (сагиттальный, верхний) *полукружный канал* ориентирован перпендикулярно продольной оси пирамиды височной кости. Он находится выше других полукружных каналов, его верхняя часть образует дугообразное возвышение на передней поверхности пирамиды височной кости. *Латеральный* (горизонтальный) *полукружный канал* короче других полукружных каналов. Он образует на лабиринтной (медиальной) стенке барабанной полости возвышение — выступ латерального полукружного канала. *Задний* (фронтальный) *полукружный канал* самый длинный из каналов. Он располагается почти параллельно задней поверхности пирамиды височной кости.

Каждый полукружный канал имеет по две ножки, одна из которых (*ампулярная костная ножка*) перед впадением в преддверие расширяется, образуя костную *ампулу*. Соседние костные ножки переднего и заднего полукружных каналов соединяются, образуя *общую костную ножку*. Поэтому три канала открываются в преддверие пятью отверстиями.

Костная улитка является передней частью костного лабиринта. Она представляет собой извитой спиральный канал улитки, образующий вокруг горизонтально лежащего стержня — костной оси улитки — 2,5 завитка. Основание улитки обращено медиально, в сторону внутреннего слухового прохода, а вершина (*купол улитки*) направлена к барабанной полости. Вокруг костного стержня наподобие винта закручена *костная спиральная пластинка*, которая не полностью перегораживает *спиральный канал* улитки. Стержень пронизан тонкими продольными канальцами, в которых располагаются волокна улитковой части преддверно-улиткового нерва. В основании костной спиральной пластинки расположен спиральный канал стержня, в котором лежит спиральный нервный узел улитки. Костная спиральная пластинка вместе с соединяющимся с ней перепончатым улитковым каналом (протоком) делит полость канала улитки на две *лестницы: преддверия и барабанную*. Они

сообщаются между собой в области купола через отверстие улитки. В основании улитки имеется внутреннее отверстие канальца улитки, который выходит из пирамиды височной кости в углублении рядом с яремной ямкой и заканчивается наружной апертурой канальца улитки.

Перепончатый лабиринт располагается внутри костного и в основном повторяет его очертания. Между внутренней поверхностью костного лабиринта и перепончатым лабиринтом имеется узкая щель — перилимфатическое пространство. Оно сообщается с подпутанным пространством на нижней поверхности пирамиды височной кости через перилимфатический проток, проходящий в костном канальце улитки.

Стенки перепончатого лабиринта образованы плотной коллагеновой соединительной тканью. Изнутри лабиринт выстлан однослойным плоским эпителием, лежащим на базальной мембране, и заполнен эндолимфой. Эндолимфа из перепончатого лабиринта может оттекать в эндолимфатический мешок, находящийся в толще твердой мозговой оболочки на задней поверхности пирамиды, через эндолимфатический проток, проходящий в водопроводе преддверия.

У перепончатого лабиринта выделяют преддверную часть (эллиптический и сферический мешочки), три полукружных канала и улитковый проток, расположенные в соответствующих частях внутреннего уха (костного лабиринта). Продолговатый *эллиптический мешочек (маточка)* и *сферический мешочек* сообщаются друг с другом через тонкий каналец (проток эллиптического и сферического мешочков), от которого отходит *эндолимфатический проток*. В нижней своей части сферический мешочек сообщается с перепончатым протоком улитки через соединяющий проток.

В эллиптический мешочек открываются пять отверстий перепончатых *полукружных протоков*, расположенных в одноименных костных каналах (рис. 255). Одна из ножек каждого перепончатого протока, как и костного, расширяясь, образует *перепончатую ампулу* (переднюю, заднюю и латеральную). На внутренней поверхности эллиптического и сферического мешочков, а также на внутренней поверхности стенок перепончатых ампул полукружных протоков имеются покрытые желеподобным веществом образования, содержащие рецепторные (сенсорные) волосковые клетки, улавливающие изменения положения тела (головы) в пространстве. У эллиптического и сферического мешочков эти образования выглядят беловатого цвета пятнами размером 2 X 3 мм; рецепторные клетки, расположенные здесь, воспринимают статические положения головы и прямолинейные движения, возникающие при колебаниях эндолимфы. В перепончатых ампулах имеются *ампулярные гребешки*, улавливающие любые повороты головы благодаря ориентации трех полукружных протоков, ориентированных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях.

Чувствительный эпителий пятен и ампулярных гребешков состоит из рецепторных волосковых (сенсорных) и поддержи-

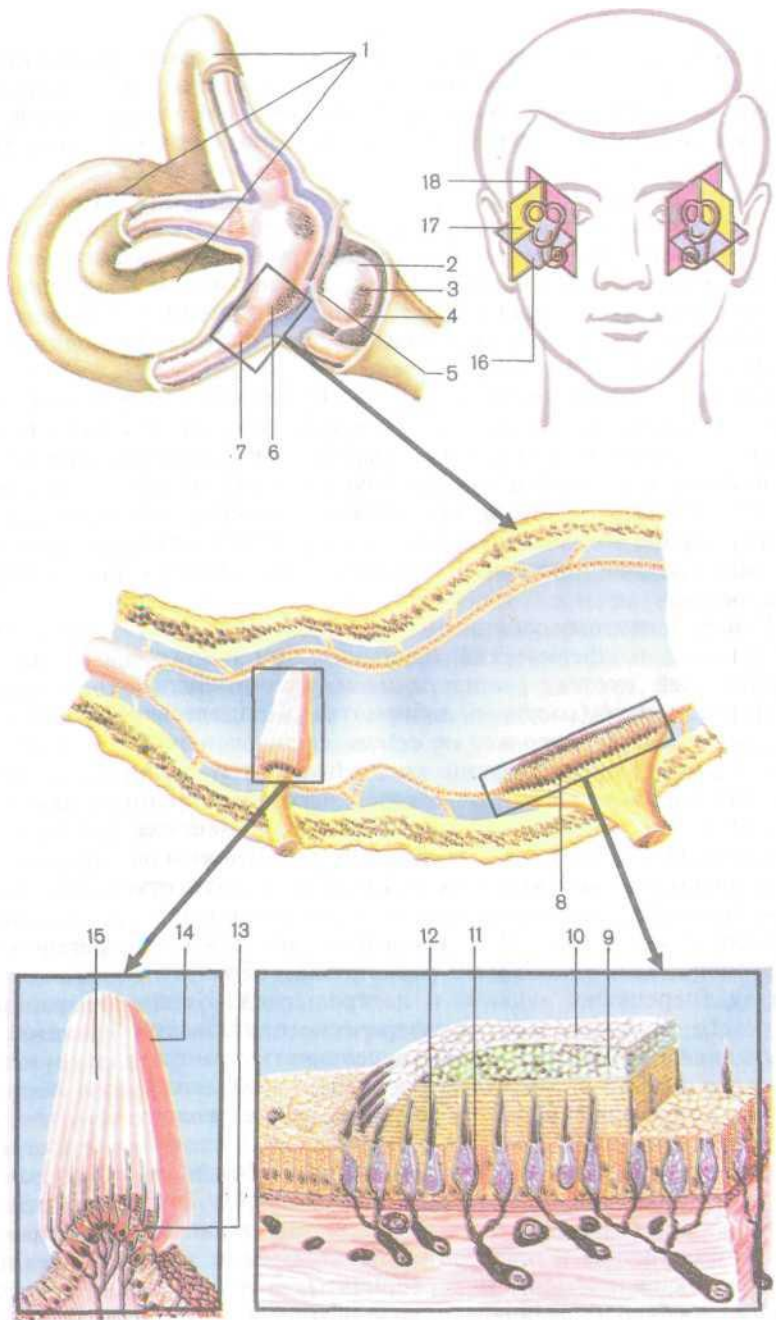


Рис. 255. Орган равновесия:

1 — полукружные каналы, 2 — преддверие, 3 — сферический мешочек, 4 — пятно сферического мешочка, 5 — эндолимфатический проток, 6 — эллиптический мешочек, 7 — ампула, 8 — отолитовый аппарат, 9 — статоконии, 10 — мембрана статоконий, 11 — поддерживающие клетки, 12, 13 — волосковые сенсорные клетки, 14 — ампулярный гребешок, 15 — купол, 16 — латеральный полукружный канал, 17 — передний полукружный канал, 18 — задний полукружный канал

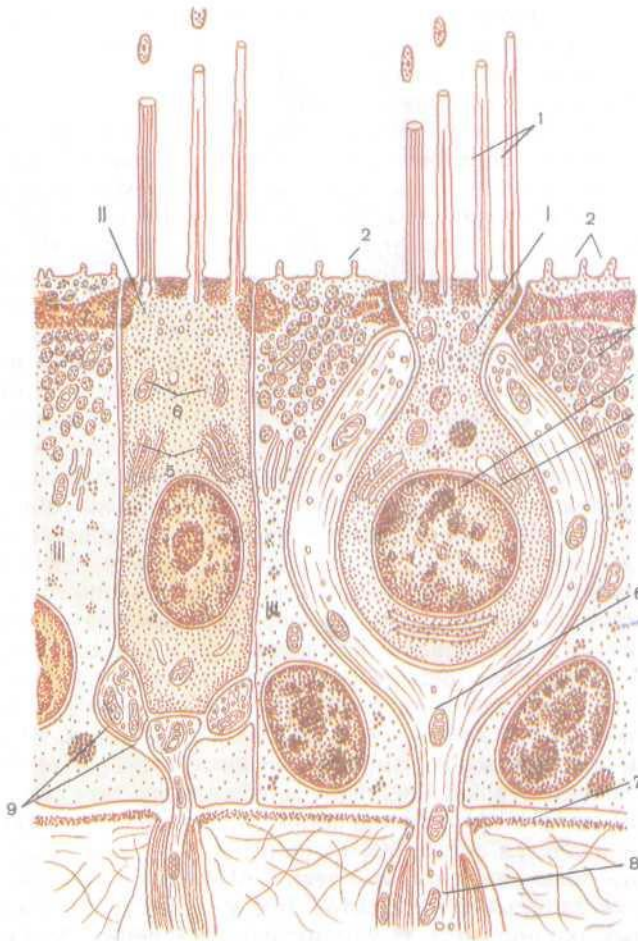


Рис. 256. Схема ультрамикроскопического строения волосковых и поддерживающих клеток (по И. В. Алмазову и Л. С. Сутулову, 1978):

/ — волосковая клетка первого типа, // — волосковая клетка второго типа, /// — поддерживающая клетка; / — статические волоски, 2 — микроворсинки поддерживающей клетки, 3 — гранулы в поддерживающих клетках, 4 — ядро, 5 — внутренний сетчатый аппарат (Гольджи), 6 — митохондрии, 7 — базальная мембрана, 8 — миелиновое нервное волокно, 9 — нервное окончание

вающих эпителиальных клеток, лежащих на базальной мембране (рис. 256). Различают два вида *рецепторных волосковых клеток*: грушевидные и столбчатые (V. Wilson e. a., 1979). Их функциональная роль, по-видимому, одинакова. На их апикальных поверхностях имеется по 60 — 80 *ресничек (стереоцилий)* длиной 35 — 40 мкм каждая, которые обращены в полость лабиринта. Каждая рецепторная клетка снабжена также одной более длинной подвижной ресничкой. Пучок ресничек внедряется в богатую глико-протеинами тонковолокнистую желеобразную мембрану (*стато-*

копий). В мембране расположены многочисленные кристаллы углекислого кальция размерами 2 — 5 мкм — *статолиты*, на каждом конце которого имеются по три фасетки.

Грушевидные рецепторные клетки имеют короткую апикальную часть и широкое закругленное основание, окруженное чашеобразным футляром, образованным нервными окончаниями. Между аксономмой нервного окончания и плазмалеммой рецепторной клетки образуются синапсы. Столбчатые рецепторные клетки имеют цилиндрическую форму. К плазмалемме в области основания клетки подходят нервные окончания, формирующие синапсы. Пятно сферического мешочка содержит около 18 тыс. рецепторных клеток, эллиптического мешочка — около 33 тыс.

Рецепторные клетки иннервируются афферентными волокнами нейронов вестибулярного ганглия, а также эфферентными нервными волокнами, которые влияют на рецепторы, изменяя их чувствительность. *Поддерживающие (опорные) клетки* расположены между рецепторными волосковыми. Апикальная поверхность поддерживающих клеток несет большое число коротких тонких *микроворсинок*, в цитоплазме находятся секреторные гранулы и большое количество митохондрий. Рецепторные волосковые клетки пятен воспринимают изменение силы тяжести и линейного ускорения.

Чувствительные аппараты полукружных каналов — ампулярные гребешки — в виде складок располагаются в каждой ампуле. Они покрыты такими же рецепторными волосковыми и поддерживающими клетками, как и пятна преддверия. На этих клетках лежит *желатинообразный купол*, куда проникают реснички. Ампулярные гребешки воспринимают изменение углового ускорения (при поворотах головы) — вращение. При вращении головы желатиновый купол движется в противоположном направлении, сдвигая реснички, что и является адекватным стимулом.

Рецепторные волосковые клетки отличаются высокой активностью окислительных ферментов. Воздействие указанных адекватных стимулов приводит к изменению положения ресничек, что, в свою очередь, вызывает изменение активности различных ферментов волосковых клеток и возникновение импульса. Импульс через синапсы передается афферентным нервным волокнам и по ним — к телам нейронов *преддверного узла*, лежащего на дне внутреннего слухового прохода (I нейроны). Аксоны клеток преддверного узла образуют преддверную часть преддверно-улиткового нерва (VIII пара черепных нервов), который выходит вместе с улитковой частью через внутреннее слуховое отверстие в полость черепа.

В мостомозжечковом углу волокна нерва входят в вещество мозга и подходят к вестибулярным ядрам, расположенным в области вестибулярного поля ромбовидной ямки (II нейроны). Отростки клеток вестибулярных ядер направляются к ядрам шатра мозжечка (III нейрон) через его нижнюю ножку к спинному мозгу, образуя преддверно-спинномозговую проводящий путь, а также участвуют в образовании дорсального продольного пучка (*пучка Бех-*

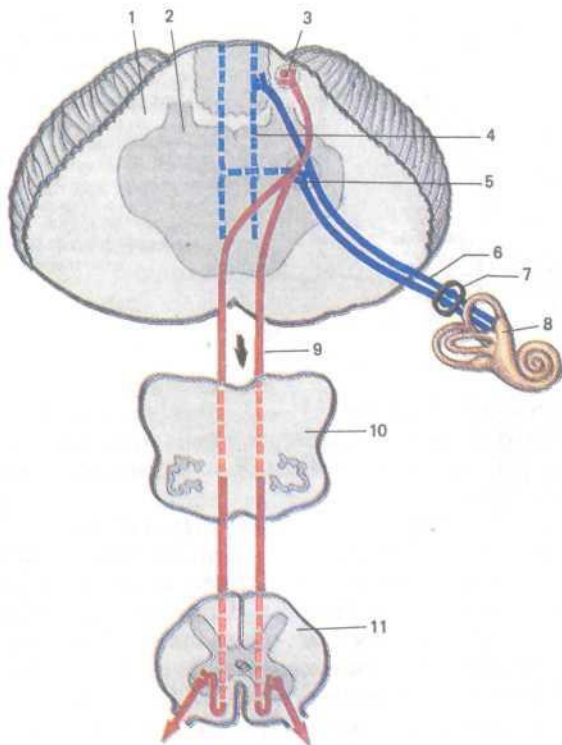


Рис. 257. Проводящий путь статического (вестибулярного) анализатора:

1 — мозжечок, 2 — мост, 3 — ядро шатра, 4 — задний продольный пучок, 5 — преддверные (вестибулярные) ядра, 6 — преддверная (вестибулярная) часть преддверно-улиткового нерва, 7 — вестибулярный узел, 8 — внутреннее ухо, 9 — преддверно-спинномозговой путь, 10 — разрез продолговатого мозга, 11 — разрез спинного мозга

терева) в стволе головного мозга (рис. 257). Часть волокон преддверной части преддверно-улиткового нерва направляются непосредственно в мозжечок — в узелок, — минуя вестибулярные ядра.

Перепончатый лабиринт улитки, или улитковый проток, начинается слепо в преддверии внутреннего уха позади впадающего в него соединяющего протока и продолжается внутри костного спирального канала улитки. В области верхушки улитки улитковый проток заканчивается также слепо. Длина протока около 3,5 см, на поперечном разрезе он имеет форму треугольника, занимающего лишь центральную часть спирального канала улитки (рис. 258). Наружная стенка улиткового протока срастается с надкостницей наружной стенки костной улитки и представлена спиральной связкой, которая имеется на всем протяжении улиткового протока. На связке расположена сосудистая полоска, покрытая кубическими эпителиоцитами, продуцирующими эндолимфу. Эпителиоциты

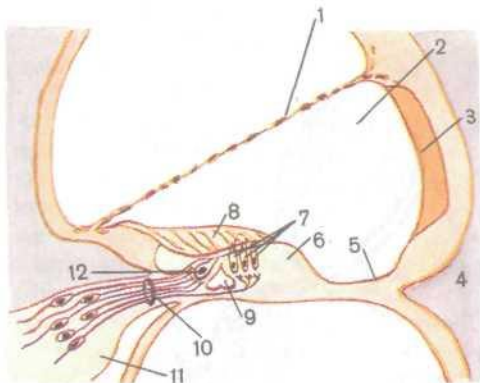


Рис. 258. Схема строения улиткового протока:

1 — преддверная мембрана, 2 — улитковый проток, 3 — сосудистая полоска, 4 — кость, 5 — базилярная пластинка, 6 — спиральный (кортиев) орган, 7 — наружные волосковые клетки спирального (кортиева) органа, 8 — покровная мембрана, 9 — внутренний туннель, 10 — нервные волокна, 11 — узел (спиральный) улитки, 12 — внутренняя волосковая клетка

сосудистой полоски образуют 1 — 3 слоя клеток. Между эпителиоцитами проходят многочисленные гемокапилляры со сплошным эндотелием и собственной базальной пластинкой, в которой расположены перicyты.

Верхняя — *преддверная — стенка (рейснерова преддверная мембрана)*, обращенная к лестнице улитки, простирается от свободного края спиральной костной пластинки косо вверх к наружной стенке улиткового протока. Изнутри преддверная стенка покрыта однослойным плоским эпителием. Нижняя — *барабанная — стенка* улиткового протока, обращенная к барабанной лестнице улитки, устроена наиболее сложно. Она одним своим краем прикреплена к спиральной костной пластинке и является как бы ее продолжением, а другим краем сростается с наружной стенкой улиткового протока. Барабанная стенка представляет собой *базилярную (спиральную) мембрану (пластинку)*, на которой располагается *спиральный орган (кортиев)*, осуществляющий восприятия звуков.

Таким образом, улитковый проток, расположенный между свободным краем спиральной костной пластинки и наружной стенкой костной улитки, отделяет нижнюю ее часть (*барабанную лестницу*), граничащую со спиральной мембраной, от верхней части — *лестницы преддверия*, прилежащей к преддверной мембране. В области купола улитки обе лестницы сообщаются друг с другом при помощи отверстия улитки. В основании улитки барабанная лестница заканчивается у окна улитки, закрытого вторичной барабанной перепонкой. Лестница преддверия переходит в перилимфатическое пространство преддверия, в овальное окно которого со стороны барабанной полости вставлено основание стремени.

Функционально важная для функции спирального (кортиева) органа базилярная пластинка образована тонкими радиальными коллагеновыми волокнами (около 23 тыс.), которые натянуты от края спиральной костной пластинки до противоположной стенки спирального канала улитки от ее основания до купола и выполняют роль струн-резонаторов. Длина этих волокон возрастает от основания улитки к ее вершине.

Кнаружи от кортиева органа базиллярная пластинка со стороны улиткового протока покрыта однослойным кубическим эпителием (клетки *Кладиуса*), которые переходят в эпителиоциты, покрывающие сосудистую полосу. Со стороны барабанной лестницы базиллярная пластинка покрыта однослойным плоским эпителием.

На базиллярной мембране расположен спиральный (кортиев) орган, образованный клетками двух типов: сенсорными (рецепторными) и поддерживающими (опорными) эпителиоцитами. Среди обоих типов клеток различают внутренние, занимающие место внутри от внутреннего туннеля (ближе к спиральному ганглию), и наружные — кнаружи от туннеля (ближе к сосудистой полоске). Непосредственно на базиллярной мембране лежат наружные и внутренние поддерживающие (опорные) клетки, а на них — рецепторные волосковые (сенсорно-эпителиальные) клетки, которые в связи с этим не доходят до базальной мембраны (рис. 259). Внутренние и наружные поддерживающие эпителиоциты сходятся под острым углом друг к другу и образуют канал треугольной формы — *внутренний (кортиев) туннель*, заполненный эндолимфой, который проходит внутри кортиева органа спирально вдоль всего улиткового протока. В туннеле расположены безмиелиновые нервные волокна, идущие от нейронов спирального ганглия.

Внутренние волосковые рецепторные (сенсорные) клетки имеют грушевидную форму. Лежат они в один ряд на внутренних поддерживающих эпителиоцитах. Между мембранами рецепторных и поддерживающих клеток имеется узкая щель. От апикальной поверхности каждой рецепторной клетки отходит 30 — 60 стереоцилий, расположенных в 3 — 4 ряда. Стереоцилии имеют

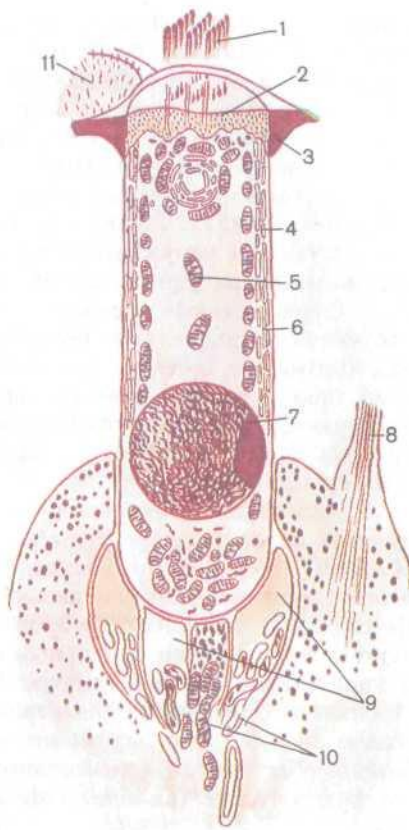


Рис. 259. Схема ультрамикроскопического строения волосковой сенсорной клетки спирального органа (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

1 — слуховые волоски, 2 — кутикула, 3 — сетчатая мембрана, 4 — оболочка клетки, 5 — митохондрия, 6 — эндоплазматическая сеть, 7 — ядро, 8 — фаланговая пластинка наружной поддерживающей клетки, 9 — нервное окончание, 10 — митохондрии в нервном окончании, 11 — микроворсинки на опорных клетках

длину от 20 до 40 мкм. В центре каждой стереоцилии находится электронно-плотный филамент, который переходит в корешок, погруженный в мелкофибрилярную сеть апикальной части клетки — так называемую *кутикулу*. Апикальная часть рецепторной клетки окружена отростками (фалангами) внутренних поддерживающих (фаланговых) эпителиоцитов.

Наружные волосковые рецепторные клетки лежат в 3 — 4 параллельных рядах. Располагаются они, как и внутренние волосковые клетки, на наружных поддерживающих клетках. Стереоцилии наружных рецепторных клеток также образуют несколько рядов. Над стереоцилиями лежит желатинозная *покровная мембрана*, связанная с эпителием вестибулярной губы, которая проходит над кортиевым органом по всей длине улиткового протока. Один край покровной мембраны прикрепляется к костной спиральной пластинке, а другой свободно оканчивается в полости улиткового протока чуть латеральнее наружных рецепторных клеток (над этими клетками).

У человека насчитывается 3,5 тыс. внутренних и 12 тыс. наружных волосковых рецепторных (сенсорных) клеток (W. Keidel, W. Neef, 1974—1976). Основания рецепторных клеток контактируют с афферентными нервными окончаниями, образуя синапсы. Около 90 % дендритов нейронов *спирального ганглия* контактируют с внутренними сенсорными клетками и лишь около 10 % — с наружными. Каждая внутренняя рецепторная клетка образует синапсы с большим количеством афферентных нервных волокон. Около 30 — 40 тыс. афферентных волокон являются дендритами биполярных клеток, залегающих в спиральном ганглии, расположенном в толще (канале) спиральной костной пластинки (I нейрон).

Именно здесь, в спиральном (кортиевом) органе, в результате воздействия колебательных движений звуковых волн возникает нервный импульс, поступающий в слуховые центры головного мозга по проводящим путям.

Звуковые волны передаются через наружный слуховой проход и достигают барабанной перепонки. Ее колебания передаются через цепь слуховых косточек на окно преддверия (рис. 260). Движения стремени в окне преддверия вызывают колебание перилимфы лестницы преддверия, которые через отверстие в области верхушки улитки передаются перилимфе барабанной лестницы, закрытой у основания улитки гибкой вторичной барабанной перепонкой. Колебания перилимфы в барабанной лестнице передаются базилярной пластинке, на которой внутри улиткового протока располагается кортиев орган. Колебательные движения базилярной мембраны, амплитуды которых зависят от частоты и интенсивности звука, приводят в движение спиральный (кортиев) орган и его волосковые чувствительные клетки. Стереоцилии этих клеток контактируют с покровной мембраной, при движениях базилярной мембраны стереоцилии изгибаются. Это и является причиной возникновения нервного импульса. Иными словами,

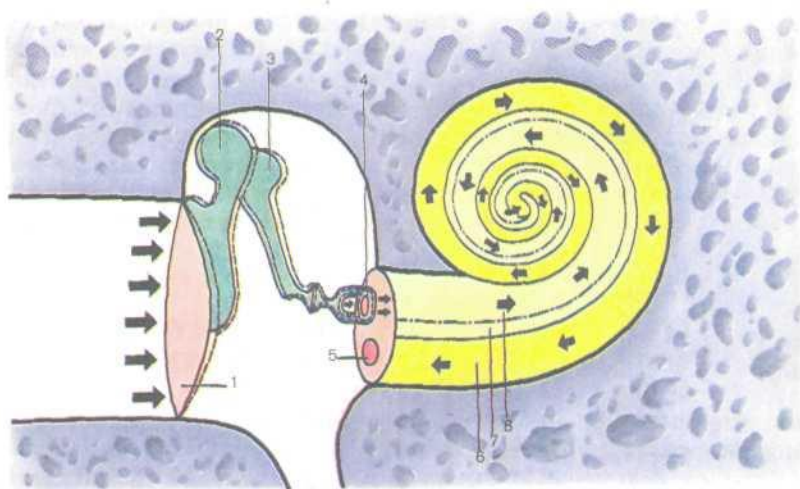


Рис. 260. Распространение звуковой волны (показано стрелками) в наружном среднем и внутреннем ухе:

1 — барабанная перепонка, 2 — молоточек, 3 — наковальня, 4 — стремя, 5 — круглое окно, 6 — барабанная лестница, 7 — улитковый проток, 8 — лестница преддверия

энергия деформации мембраны стереоцилий преобразуется в энергию нервного импульса.

Изменение положения стереоцилий вызывает выделение какого-то неизвестного медиатора (R. Klinke, 1985), что приводит к возбуждению афферентных нервных волокон. Следует указать, что наружные волосковые клетки значительно чувствительнее к звукам большой интенсивности, чем внутренние. Высокие звуки воспринимают волосковые клетки, расположенные в нижних завитках улитки, а низкие звуки — волосковые клетки, лежащие ближе к вершине улитки, и часть клеток в нижних завитках. Каждое афферентное волокно иннервирует строго определенную внутреннюю рецепторную клетку или группу наружных рецепторных клеток, а каждый участок улитки воспринимает определенный звуковой сигнал, поэтому максимальная активность каждого афферентного волокна возникает в ответ на специфический звук. В тех случаях, когда звук содержит несколько частот, активируется несколько групп нервных волокон.

Продолжительность активности нервного волокна зависит от длительности звука, а интенсивность — от степени активации. Возникшие нервные импульсы проводятся дендритами клеток *спирального ганглия* (I нейрон). Аксоны этих клеток идут в составе улитковой части преддверно-улиткового нерва (VIII пары черепных нервов) и заканчиваются синапсами на нейронах переднего (вентрального) и заднего (дорсального) *улитковых ядер* (II нейроны), которые лежат в продолговатом мозге в области

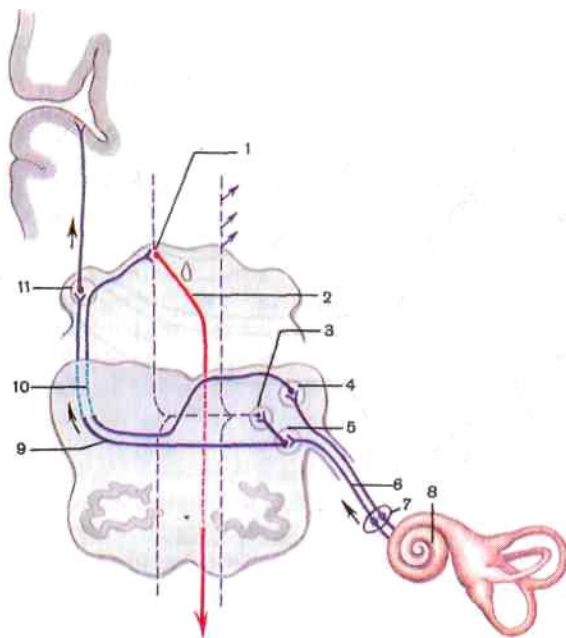


Рис. 261. Проводящий путь слухового анализатора:

1 — нижний холмик, 2 — покрывечно-спинномозговой путь, 3 — ядро трапецевидного тела, 4 — заднее улитковое ядро, 5 — переднее улитковое ядро, 6 — улитковая часть преддверно-улиткового нерва (VIII), 7 — спиральный узел, 8 — улитка, 9 — трапецевидное тело, 10 — латеральная петля, 11 — медиальное коленчатое тело; стрелками показаны пути распространения нервных импульсов

вестибулярного поля ромбовидной ямки. Здесь импульс передается следующему нейрону, клеткам слуховых ядер (рис. 261). Отростки клеток переднего ядра направляются на противоположную сторону, образуя *трапецевидное тело*.

Аксоны заднего ядра выходят на поверхность ромбовидной ямки и в виде *мозговых полосок TV желудочка* направляются к срединной борозде ромбовидной ямки, затем погружаются внутрь вещества мозга и присоединяются к волокнам трапецевидного тела. На противоположной стороне моста волокна трапецевидного тела изгибаются, образуя *латеральную петлю*, после чего направляются далее к *подкорковым центрам слуха: медиальному коленчатому телу и нижнему холмику пластинки крыши среднего мозга*.

Часть аксонов улитковых ядер заканчивается в медиальном коленчатом теле, где передают импульс следующему нейрону (III нейрон), отростки которого, пройдя через *подчечевицеобразную часть внутренней капсулы*, направляются к *слуховому центру (корковый конец слухового анализатора)*, который находится в *коре верхней височной извилины (поперечные височные извилины, или извилины Гешля)* (поля 41, 42 по Бродману). Здесь осуще

ствляется высший анализ и синтез нервных импульсов, поступающих из звуковоспринимающего аппарата. Другая часть аксонов улитковых ядер проходит транзитом через *медиальное коленчатое тело*, а затем через *ручку нижнего холмика*, вступает в его ядро, где и заканчивается. Здесь начинается *экстрапирамидный покрывшечно-спинномозговой путь*, который передает импульсы из нижних холмиков пластинки крыши среднего мозга клеткам двигательных ядер передних рогов спинного мозга.

Краткий очерк развития органа слуха и равновесия в фило- и онтогенезе

Беспозвоночные обладают происходящим из эктодермы статическим пузырьком, который определяет положение их тела в пространстве. У миксин появляется один полукружный канал, который соединяется с пузырьком. У круглоротых уже два полукружных канала. У всех позвоночных начиная с акуловых рыб имеется по три полукружных канала с каждой стороны головы. Выход животных из водной среды обитания на сушу привел к развитию акустического аппарата. Лишь у млекопитающих развивается спиральная улитка, число ее завитков различно (например, у кита — 1,5, у лошади — 2, у собаки — 3, у свиньи — 4, у человека — 2,5). Перилимфатическое пространство разделено на лестницу преддверия и барабанную лестницу. Образуется окно улитки. В то же время орган равновесия, который уже достиг высокого уровня развития у рыб, в дальнейшем мало изменяется. Усложняются центры головного мозга, управляющие положением тела в пространстве.

У амфибий появляется среднее ухо. Расположенная снаружи барабанная перепонка закрывает барабанную полость. У амфибий появляется колонка, которая соединяет барабанную перепонку с овальным окошком. Особенностью среднего уха млекопитающих является наличие у них слуховых косточек, добавочных воздухоносных ячеек. У млекопитающих сначала возникает стремя, затем молоточек и наковальня. Зачатки наружного уха появляются у рептилий и птиц. Особенно хорошо развито наружное ухо у млекопитающих.

Образование перепончатого лабиринта в онтогенезе у человека начинается с утолщения эктодермы на поверхности головного отдела зародыша по бокам от нервной пластинки, клетки которой пролиферируют. На 4-й неделе эктодермальное утолщение прогибается, образует слуховую ямку, которая превращается в *слуховой пузырек*, обособляющийся от эктодермы и погружающийся внутрь на 6-й неделе. Пузырек состоит из многоядного эпителия, секретирующего эндолимфу, заполняющую просвет пузырька. *Эмбриональный слуховой нервный ганглий* делится на две части: ганглий преддверия и ганглий улитки. Затем пузырек делится на

две части. Одна часть (вестибулярная) превращается в *эллиптический мешочек с полукружными каналами*, вторая часть образует *сферический мешочек и улитковый лабиринт*. Улитка растет, размеры завитков увеличиваются, и она отделяется от сферического мешочка. В полукружных каналах развиваются *ребешок*, в маточке и сферическом мешочке — *пятна*, в которых расположены нейросенсорные клетки.

В течение 3-го месяца внутриутробного развития в основном заканчивается формирование перепончатого лабиринта. Одновременно начинается образование *спирального органа*. Из эпителия улиткового протока формируется покровная мембрана, под которой дифференцируются *волосковые сенсорные клетки*. Разветвления периферической части преддверно-улиткового нерва (VIII пара черепных нервов) соединяются с указанными рецепторными (волосковыми) клетками.

Одновременно с развитием перепончатого лабиринта вокруг него из мезенхимы образуется вначале *слуховая капсула*, которая замещается хрящом, а затем костью.

Полость среднего уха развивается из первого глоточного кармана и боковой части верхней стенки глотки. Слуховые косточки образуются из хряща первой (молоточек и наковальня) и второй (стремя) висцеральных дуг. Проксимальная часть первого (висцерального) кармана суживается и превращается в слуховую трубу. Появляющееся напротив формирующейся барабанной полости впячивание эктодермы — *жаберная борозда* — в дальнейшем преобразуется в наружный слуховой проход. Наружное ухо начинает формироваться у зародыша на 2-м месяце утробной жизни в виде шести бугорков, окружающих первую жаберную щель.

Ушная раковина у новорожденного уплощена, хрящ ее мягкий, покрывающая его кожа тонкая. Наружный слуховой проход у новорожденного узкий, длинный (около 15 мм), круто изогнут, суживается на границе расширенных медиального и латерального его отделов. Наружный слуховой проход, за исключением барабанного кольца, имеет хрящевые стенки.

Барабанная перепонка у новорожденного относительно велика и почти достигает размеров перепонки взрослого человека — 9 X 8 мм, она наклонена сильнее, чем у взрослого, угол наклона 35 — 40° (у взрослого — 45 — 55°). Размеры слуховых косточек и барабанной полости у новорожденного ребенка и взрослого человека различаются мало. Стенки барабанной полости тонкие, особенно верхняя. Нижняя стенка местами представлена соединительной тканью. Задняя стенка имеет широкое отверстие, ведущее в сосцевидную пещеру. Сосцевидные ячейки у новорожденного отсутствуют из-за слабого развития сосцевидного отростка.

Слуховая труба у новорожденного прямая, широкая, короткая (17 — 21 мм). В течение 1-го года жизни ребенка слуховая труба растет медленно, на 2-м году — быстрее. Длина слуховой трубы у ребенка в 1-й год жизни равна 20 мм, в 2 года — 30 мм, в 5 лет — 35 мм, у взрослого человека — 35 — 38 мм. Просвет слуховой тру-

бы суживается постепенно от 2,5 мм у 6-месячного ребенка до 1 — 2 мм у 6-летнего ребенка.

Внутреннее ухо к моменту рождения развито хорошо, его размеры близки к таковым у взрослого человека. Костные стенки полукружных каналов тонкие, постепенно утолщаются за счет слияния ядер окостенения в пирамиде височной кости.

Вопросы для повторения и самоконтроля

1. Назовите стенки барабанной полости, а также анатомические образования, которые можно увидеть на лабиринтной стенке.

2. Назовите мышцы, которые находятся в барабанной полости, укажите место их начала и прикрепления.

3. Перечислите анатомические образования, выделяемые в перепончатом лабиринте внутреннего уха.

4. Как построены анатомические образования вестибулярного аппарата внутреннего уха (пятна и гребешки), трансформирующие энергию движений тела (головы) в нервный импульс?

5. Какими видами клеток представлен слуховой (кортиева) орган? Как они располагаются друг относительно друга?

6. Какую роль играет перилимфа в процессе звуковосприятия?

7. Назовите каналы (их начало и конец), по которым оттекают перилимфа и эндолимфа из полостей внутреннего уха.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Орган обоняния (*organum olfactorium*) располагается в обонятельной области слизистой оболочки носа, которая у взрослого человека занимает 250 — 500 мм². Верхняя носовая раковина и лежащая на этом же уровне зона носовой перегородки покрыты многорядным столбчатым обонятельным эпителием высотой около 600 мкм, лежащим на базальной мембране. Благодаря накоплению в некоторых клетках пигмента эпителий имеет желтоватый цвет. Эпителий представлен тремя видами клеток: обонятельными нейросенсорными, которые расположены среди поддерживающих эпителиоцитов, а также базальными клетками, которые делятся (рис. 262). *Поддерживающие клетки* лежат на базальной мембране между нейросенсорными, разделяя их. Это высокие призматические клетки с суженной базальной частью. Они имеют на своей апикальной поверхности множество коротких тонких микроворсинок и обладают признаками секреторных клеток.

Мелкие *базальные клетки* лежат глубже, на базальной мембране, окружают пучки аксонов обонятельных нейросенсорных клеток. Различают две разновидности базальных клеток. Одни из них — полигональные — постоянно находятся в базальном слое. Клетки второй разновидности окружают основания нейросенсорных клеток. По-видимому, они являются *стволовыми*. Их особенно много в раннем детском возрасте. Часто наблюдается митотическое деление этих клеток.

Число нейросенсорных обонятельных клеток у человека около 10 — 40 млн. (Х. Альтнер, И. Бек, 1985), в то время как у макро-

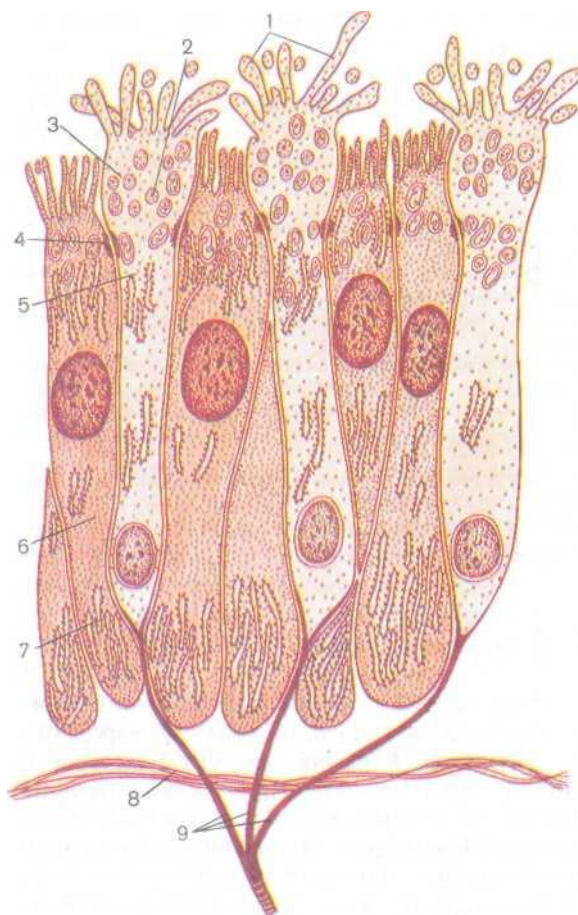


Рис. 262. Схема ультрамикроскопического строения обонятельного эпителия (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

/ — микроворсинки, 2 — пузырьки, 3 — обонятельная булава, 4 — замыкательная пластинка (десмосома), 5 — тело обонятельной нейросенсорной клетки, 6 — поддерживающая клетка, 7 — эндоплазматическая сеть, 8 — базальная мембрана, 9 — аксоны обонятельных нейро-сенсорных клеток, образующие обонятельные нити

смических живот-ных достигает 200 млн. и более. Обонятельные нейро-сенсорные клетки представляют собой видоизмененные би-полярные нейроны, имеющие два отростка: длинные цент-ральные (аксоны) и короткие перифери-ческие (дендриты). Базальная клетки, суживаясь, переходит в длинный узкий *центральный отросток* диаметром около 0,1 мкм, содер-жащий нейрэфиб-риллы и митохонд-рии, который пробо-дает базальную мем-брану и, соединяясь с аксонами других обонятельных кле-ток, формирует без-миелиновые *обоня-тельные нервы*. Тон-кий *дендрит* направ-ляется к поверхности эпителия, где закан-чивается утолщени-

ем — *дендритической луковицей (обоня-тельная булава)*, от боковых *поверхно-стей* которой отходят по 10—15 неподвиж-ных *обонятельных ресничек*. Каждая

ресничка содержит 9 пар периферических и 2 центральные микротрубочки, отходящие от базальных телец. Периферическая часть каждой реснички утоньшена и содержит 2—3 единичные микротрубочки. Реснички расположены параллельно поверхности эпителия и погружены в слизь, покрывающую эпителиальный пласт. Дендрит и его луковица содержат большое количество митохондрий, микротрубочек и нейрофиламентов. Дендриты соединены с поддерживающими клетками комплексами межклеточных контактов.

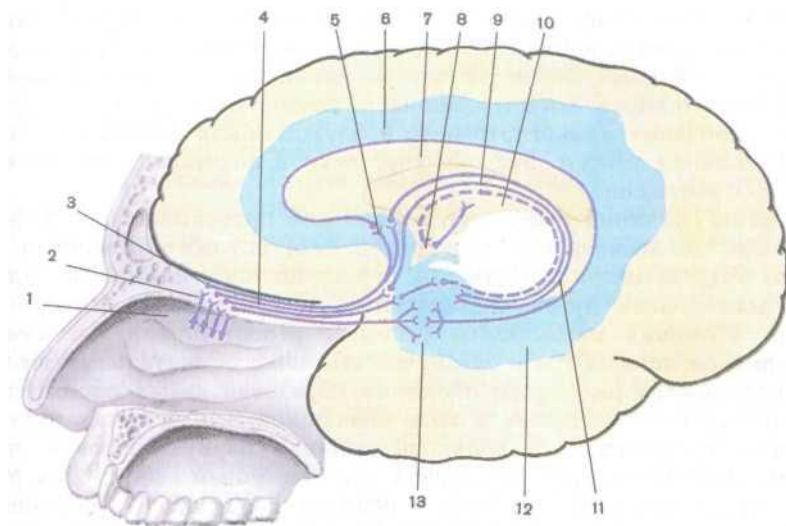


Рис. 263. Проводящий путь органа обоняния:

/ — верхняя носовая раковина, 2 — обонятельные нервы (1 пара), 3 — обонятельная луковица, 4 — обонятельный тракт, 5 — подмозолистое поле, 6 — поясная извилина, 7 — мозолистое тело, 8 — сосцевидное тело, 9 — свод, 10 — задний таламус, // — зубчатая извилина, 12 — парагиппокампальная извилина (извилина гиппокампа), 13 — крючок

В соединительнотканной собственной пластинке слизистой оболочки залегают концевые отделы смешанных белково-слизистых обонятельных (боуменовых) желез, выделяющих секрет, богатый мукополисахаридами.

Человек способен различать огромное количество запахов — до 5 — 6 тыс. Обоняние человека обладает высокой чувствительностью. Молекулы пахучих веществ, предварительно растворяясь в секрете обонятельных желез, взаимодействуют с рецепторными белками плазмалеммы ресничек нейросенсорных обонятельных клеток, что вызывает нервный импульс, который по обонятельным нервам передается к обонятельным луковицам головного мозга, где залегают II нейроны — митральные клетки (рис. 263). При этом около 1 тыс. аксонов нейросенсорных клеток заканчиваются на первичных дендритах одного митрального нейрона обонятельной луковицы, образуя обонятельные клубочки. Аксоны этих клеток (II нейрона) образуют обонятельный тракт и направляются в обонятельный треугольник, а затем в составе промежуточной и медиальной обонятельных полосок вступают в переднее продырявленное вещество, в подмозолистое поле и диагональную полоску (Брока).

В составе латеральной полоски отростки митральных клеток следуют в парагиппокампальную извилину и в крючок, в котором находится корковый центр обоняния. Обонятельный анализатор связан с лимбической системой, поэтому обонятельные ощущения

носят эмоциональную окраску. На функцию нейросенсорных обонятельных клеток влияют половые гормоны. Помимо нейросенсорных обонятельных клеток запахи воспринимают также окончания тройничного нерва, локализованные в слизистой оболочке полости носа, окончания языкоглоточного и блуждающего нервов в слизистой оболочке глотки. Все они участвуют в формировании обонятельных ощущений.

Орган обоняния имеет эктодермальное происхождение. В филогенезе он вначале формируется вблизи ротового отверстия, а затем отделяется от полости рта, перемещается в начальные отделы дыхательных путей. У большинства позвоночных животных орган обоняния представлен особыми рецепторными клетками, которые располагаются в слизистой оболочке обонятельных ямок. У большинства рыб орган обоняния образован двумя обонятельными ямками. Последние в ходе эволюционного развития углубляются, превращаясь у двоякодышащих в парную носовую полость, которая отделена от полости рта первичным нёбом. У амфибий орган обоняния окружен хрящевой капсулой. У наземных позвоночных животных полость носа выполняет две функции: обонятельную и дыхательную. Соответственно этому слизистая оболочка разделяется на две области. В слизистой оболочке появляются железы, возникают хрящевые (у рептилий), затем костные носовые раковины.

В зависимости от развития органа обоняния млекопитающие делятся на три группы. У *макросмических животных* обонятельный аппарат значительно сложнее, а обонятельные центры преобладают над другими областями мозга (сумчатые, насекомоядные, грызуны, жвачные, копытные, хищники), у *микросмических* — орган обоняния менее развит, у них наиболее развиты зрительные и слуховые центры (ластоногие, приматы, в том числе человек). У *акосмических* (дельфин) обонятельный аппарат атрофирован, носовые раковины отсутствуют.

Орган обоняния в онтогенезе человека закладывается в эмбриональной нервной пластинке, на границе с эктодермой. Периферическая часть будущего обонятельного органа отделена от зачатка центральной нервной системы и имеет вид парных обонятельных ямок. Затем периферический обонятельный орган вторично связывается с центральными частями анализатора при помощи обонятельного нерва (нитей). Клетки обонятельной ямки дифференцируются в нейроглиальные, опорные и обонятельные.

У новорожденного ребенка обонятельная область слизистой оболочки лишена пигмента, поэтому она имеет розоватый цвет, пигмент липофусцин появляется в клетках на 6-м году жизни. К моменту рождения обонятельные нейросенсорные клетки и обонятельные нервы развиты достаточно.

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса (*organum gustus*) имеет эктодермальное происхождение. У некоторых позвоночных животных вкусовые почки располагаются не только в стенках ротовой полости, но и на поверхности головы, туловища и даже хвоста (например, рыбы). У наземных позвоночных они имеются в ротовой полости, главным образом на языке и нёбе. Однако наибольшего развития они достигают у высших млекопитающих. Вкусовые почки развиваются из элементов эмбрионального многослойного эпителии сосочков языка. Уже в периоде своего возникновения они связаны с окончаниями соответствующих нервов (язычный, языкоглоточный, блуждающий). Зачатки вкусовых почек вдаются в подлежащий эпителий сосочка и постепенно принимают вид лукович.

Орган вкуса у человека представлен множеством (около 2 — 3 тыс.) *вкусовых почек*, расположенных в многослойном эпителии боковых поверхностей *желобоватых, листовидных и грибовидных сосочков языка*, а также в слизистой оболочке нёба, зева, глотки и надгортанника. В эпителии каждого сосочка, окруженного валом, расположено до 200 вкусовых почек, на остальных — по несколько почек. Между сосочками, а также в ровики сосочков, окруженных валом, открываются выводные протоки *слинных желез языка*, выделяющих секрет, омывающий вкусовые почки. Вкусовые почки занимают всю толщину эпителиального покрова сосочков языка.

Вкусовые почки имеют эллипсоидную форму, состоят из 20 — 30 плотно прилежащих друг к другу *вкусовых сенсорных эпителиоцитов и поддерживающих клеток*, в основании которых находятся *базальные клетки* (рис. 264). На вершине каждой вкусовой почки имеется *вкусовое отверстие (вкусовая пора)*, которое ведет в маленькую *вкусовую ямку*, образованную верхушками вкусовых клеток. Большинство клеток проходят через всю вкусовую почку от базальной мембраны до вкусовой ямки, к которой конвергируют апикальные части этих клеток. Мелкие *базальные клетки* полиэдрической формы, расположенные на базальной мембране по периферии вкусовой почки, не достигают вкусовой ямки. В них обнаруживаются фигуры митоза. Базальные клетки являются стволовыми.

Удлиненные вкусовые сенсорные эпителиоциты имеют овальное ядро, расположенное в базальной части клеток. Их цитоплазма бедна рибосомами и элементами гранулярного эндоплазматического ретикулума, поэтому она выглядит электронно-прозрачной («светлые» клетки). В апикальной части расположены хорошо развитый агранулярный эндоплазматический ретикулум и митохондрии. Комплекс Гольджи развит слабо. Различают два типа вкусовых сенсорных эпителиоцитов. В клетках первого типа находится большое количество везикул диаметром около 70 нм с электронно-плотной сердцевинкой, содержащих катехоламины. В клетках второго типа везикулы отсутствуют. Возможно, они

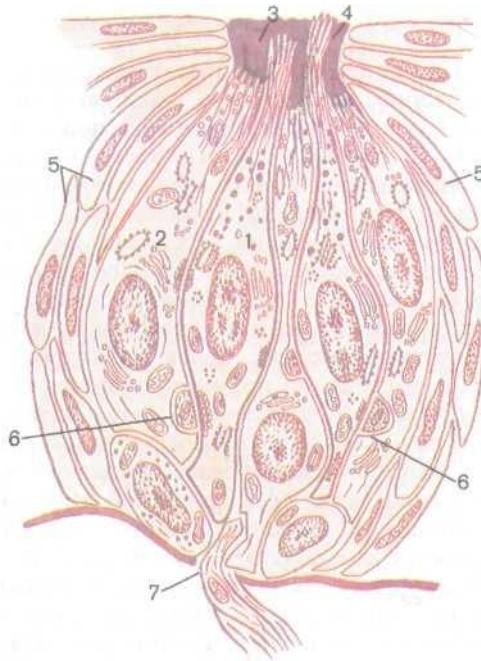


Рис. 264. Строение вкусовой почки (схема):

- вкусовая клетка, 2 — поддерживающая клетка, 3 — вкусовая пора, 4 — микроворсинки, 5 — эпителиальная клетка, 6 — нервные окончания, 7 — нервное волокно

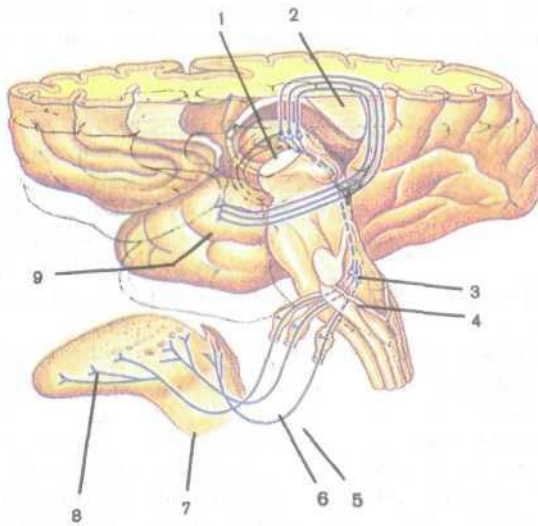


Рис. 265. Проводящий путь органа вкуса:

/ — задний таламус, 2 — волокна, соединяющие таламус и крючок, 3 — волокна, соединяющие ядро одиночного пути и таламус, 4 — ядро одиночного пути, 5 — вкусовые волокна в составе верхнего гортанного нерва (блуждающий нерв), 6 — вкусовые волокна в составе языкоглоточного нерва, 7 — вкусовые волокна в составе барабанной струны, 8 — язык, 9 — крючок

представляют разные стадии дифференцировки сенсорных клеток. На апикальной поверхности каждой вкусовой клетки, обращенной в сторону вкусовой ямки, имеются микроворсинки, вступающие в контакт с растворенными веществами. Большая часть микроворсинок, видимых при световой микроскопии, принадлежит поддерживающим эпителиоцитам, которые окружают сенсорные со всех сторон, кроме апикальной. Продолжительность жизни сенсорных эпителиоцитов не превышает 10 дней. Новые клетки образуются из базальных, которые делятся, соединяются с афферентными нервными волокнами и дифференцируются. При этом новообразованная вкусовая клетка, связанная с определенным волокном, сохраняет свою специфичность (D. Schneider, 1972).

Среди *поддерживающих эпителиоцитов* различают два типа клеток. Удлиненные клетки, лишенные микроворсинок, располагаются по периферии вкусовой почки, отделяя ее от окружающего эпителия. Другие окружают вкусовые сенсорные клетки. Это цилиндрические клетки, имеющие более электронно-плотную цитоплазму, чем нейросенсорные, богатую гранулярным эндоплазматическим ретикуломом и рибосомами, секреторными гранулами различной зрелости, элементами развитого комплекса Гольджи. По-видимому, они секретируют полисахариды, поступающие во вкусовую ямку. Апикальная поверхность клеток покрыта длинными микроворсинками, в которых проходят пучки микрофиламентов. Переплетающиеся между собой микроворсинки обоих типов клеток погружены в электронно-плотное вещество, богатое белком и мукопротеинами, с высокой активностью фосфатаз. Нервные окончания VII и IX пар черепных нервов образуют множественные синапсы с цитолеммой вкусовых сенсорных клеток.

Растворенные в слюне молекулы вкусовых веществ, адсорбированные на гликокаликсе микроворсинок, реагируют с рецепторными белками, встроенными в цитолемму микроворсинок сенсорных эпителиоцитов. Различают четыре вкусовых ощущения: горькое, соленое, кислое и сладкое. Сенсорные клетки обладают очень высокой чувствительностью. Так, порог восприятия (моль-л⁻¹) поваренной соли составляет $1 \cdot 10^{-2}$, глюкозы — $8 \cdot 10^{-2}$, сахарозы — $1 \cdot 10^2$, соляной кислоты — $9 \cdot 10^{-4}$, лимонной кислоты — $2,3 \cdot 10^3$, сульфата хинина — $8 \cdot 10^{-6}$ (L. Beidler, 1971). На слизистой оболочке языка различают области восприятия вкусовых ощущений. Большинство их смешанные и перекрывают друг друга. Однако горький вкус воспринимается главным образом сосочками основания языка. Одна сенсорная клетка воспринимает несколько вкусовых раздражений.

Взаимодействие молекул с рецепторами вызывает возникновение рецепторного потенциала, который через синапсы передается афферентным волокнам. Каждое из них разветвляется и иннервирует множество нейросенсорных клеток разных вкусовых почек. Афферентные нервные волокна обладают определенным вкусовым профилем. Так, многие волокна языкоглоточного нерва возбуждаются особенно сильно под действием горьких веществ, а лице

вого нерва — под действием кислых, соленых и сладких, однако одни волокна активнее реагируют на соленые вещества, другие — на сладкие.

Первый импульс от передних $\frac{2}{3}$ языка передается по нервным волокнам *язычного нерва*, а затем *барабанной струны лицевого нерва*. От желобовидных сосочков, мягкого нёба и нёбных дужек импульс идет по волокнам *языкоглоточного нерва*, от надгортанника — по *блуждающему нерву*. Тела I нейронов залегают в соответствующих узлах VII, IX, X пар черепных нервов, их аксоны направляются в составе указанных нервов в *чувствительное ядро одиночного пути*, расположенное в продолговатом мозге, и заканчиваются синапсами на телах II нейронов. Центральные отростки этих клеток (II нейронов) направляются через медиальную петлю в *таламус*, где находятся III нейроны (*вентральное заднелатеральное ядро*). Аксоны этих нейронов идут к *корковому концу вкусового анализатора*, расположенному в коре парагиппокампальной извилины, крючка и гиппокампа (аммонова рога) (рис. 265).

ОБЩИЙ ПОКРОВ (КОЖА)

Кожа (cutis) выполняет многообразные функции: защитную, терморегуляционную, дыхательную, обменную. Железы кожи вырабатывают пот, кожное сало. С потом у человека в течение суток в обычных условиях через кожу выделяется около 500 мл воды, солей, конечных продуктов азотистого обмена. Кожа активно участвует в обмене витаминов. Особенно важен синтез витамина D под влиянием ультрафиолетовых лучей. Кожа является одним из важнейших депо крови. В ней депонируется до 1 л крови. Площадь кожного покрова взрослого человека достигает 1,5 — 2 м². Эта поверхность является обширным рецепторным полем тактильной, болевой, температурной кожной чувствительности.

Кожа состоит из эпидермиса, который развивается из эктодермы, и дермы, образующейся из дерматомов (мезодермальное происхождение) (рис. 266). *Эпидермис* — это многослойный плоский ороговевающий эпителий, толщина которого (0,03 — 1,5 мм) зависит от выполняемой функции (рис. 267). Так, на участках, подвергающихся постоянному механическому давлению (ладони, подошвы), его толщина больше, чем на груди, животе, бедре, плече, предплечье, шее. Эпидермис расположен на *базальной мембране*. Непосредственно на ней лежит *базальный слой*, образованный мелкими призматическими клетками, базальные части которых образуют множество отростков, инвагинирующих базальную мембрану.

Базальные клетки (базальные эпидермоциты) прикреплены к базальной мембране с помощью *полудесмосом*. В углубления базальной мембраны внедряются тонкие ретикулярные и коллагеновые волокна подлежащей соединительной ткани. В цитоплазме апикальной части многих базальных эпидермоцитов присутствуют поглощенные клеткой зерна меланина. *Тонофиламенты*,

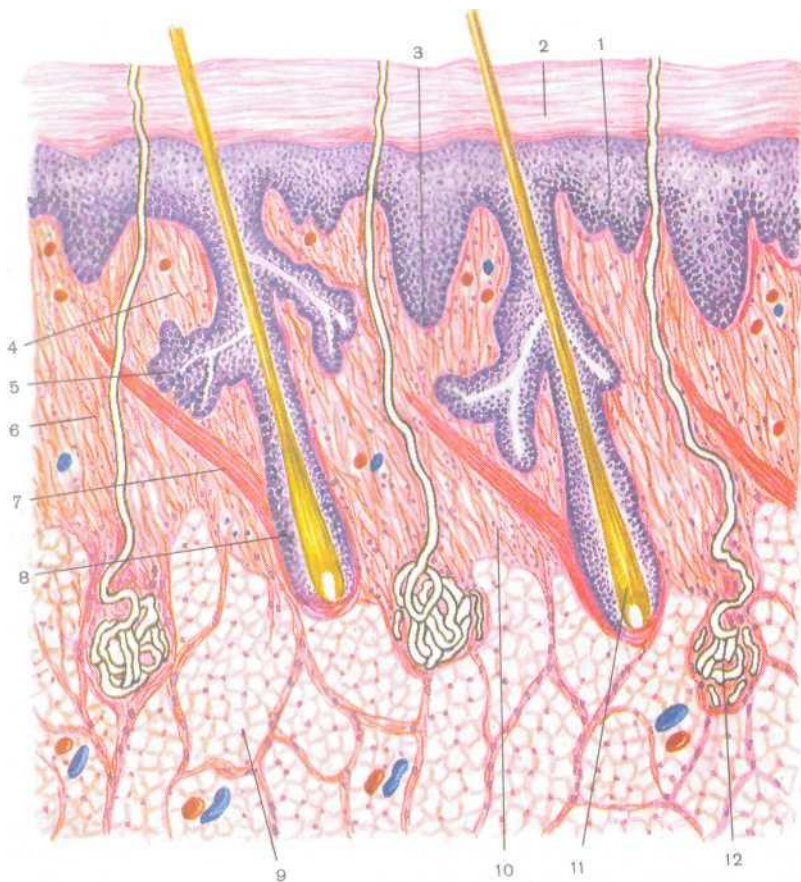


Рис. 266. Строение кожи:

1 — эпидермис, 2 — роговой слой, 3 — базальный слой, 4 — сосочковый слой, 5 — саленная железа, 6 — соединительнотканньне волокна (коллагеновые, эластические и ретикулярные) и клетки, 7 — пучки миоцитов, 8 — волосяная луковица, 9 — дольки жировой ткани, 10 — сетчатый слой, 11 — корень волоса, 12 — потовая железа

также имеющиеся в этих клетках, являются ранними предшественниками кератина, синтезируемого рибосомами. Крупное ядро овальной или неправильной формы богато хроматином. Клетки соединены друг с другом и с клетками шиповатого слоя десмосомами. Между клетками имеются широкие извилистые межклеточные щели. Часть базальных клеток является стволовыми, что подтверждается наличием в них фигур митоза. Дочерние клетки дифференцируются и перемещаются в вышележащие слои.

Среди базальных клеток имеются пигментные эпителиоциты (меланоциты), богатые зернами пигмента меланина, от содержания которого зависит цвет кожи. Меланин защищает кожу от ультрафиолетовых лучей. Меланоциты, происходящие из ганглиозной пластинки, в эмбриональный период мигрируют в эпидермис

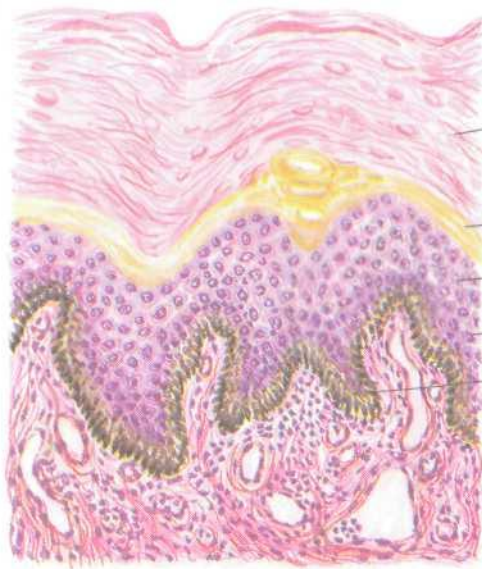


Рис. 267. Строение эпидермиса (по W. Bargmann, 1977):

1 — роговой слой, 2 — блестящий слой, 3 — зернистый слой, 4 — шиповатый слой, 5 — базальный слой (цилиндрический слой)

и располагаются на базальной мембране. Это крупные, светлые, многоотростчатые клетки с круглым ядром, хорошо развитыми органеллами и большим числом меланосом, являющихся предшественниками гранул меланина. Зрелые гранулы меланина овальной формы, окруженные мембраной, проникают в отростки меланоцитов. Длинные отростки меланоцитов внедряются между клетками базального слоя эпидермиса.

Меланоциты

пролиферируют в течение всей жизни человека.

Количество их достигает 1200—1500 в 1 мм^2 эпидермиса.

В эпидермисе альбиносов меланоциты присутствуют, однако в связи с генетически детерминированным отсутствием фермента тирозиназы образующиеся меланосомы не созревают в гранулы меланина.

Над базальным слоем расположен *шиповатый слой*, включающий от 2 до 10 слоев полиэдрических клеток. Некоторые из них также делятся митотически. Однако их митотическая активность ниже, чем у клеток базального слоя. В цитоплазме имеются мелкие сферические или овальные тельца — *кератиносомы*. Множество отростков соединяются между собой с помощью *десмосом*. Клетки базального слоя и расположенные в глубине клетки шиповатого слоя функционально объединены в *ростковый слой* благодаря их способности к митотическому делению и дальнейшей дифференцировке в клетки других слоев.

Выше расположен *зернистый слой*, состоящий из нескольких слоев уплощенных *чешуйчатых эпителиоцитов*, содержащих крупные зерна *кератогиалина*, обладающих сильным лучепреломлением, которые по мере продвижения клеток в верхние слои эпидермиса превращаются в *кератин*. Кератогиалин состоит из белков, полисахаридов и липидов.

Над зернистым слоем лежит *блестящий слой*, который характерен только для толстой кожи, лишенной волос. Он образован 3 — 4 слоями плоских клеток, лишенных ядер, богатых белком — *элеидином*, хорошо преломляющим свет. Элеидин образуется из кератогиалина и белков тонофибрилл. Поверхностный *роговой слой*

представляет собой множество слоев роговых чешуек, содержащих белок кератин и пузырьки воздуха. Этот слой водонепроницаемый, отличается плотностью, упругостью и, что особенно важно, через него не проникают микроорганизмы. Особая структура рогового слоя обеспечивает выполнение им указанных функций. Кератин в роговых чешуйках образует плотноупакованные *кератиновые филаменты* толщиной 7 — 9 нм, погруженные в электронно-плотное вещество, которое, по-видимому, происходит из гранул кера-тогиалина. Роговые чешуйки постоянно слущиваются и заменяются новыми, которые подходят к поверхности из глублежащих слоев клеток. Эти клетки в процессе миграции на поверхность постепенно ороговевают. Полная смена клеток в эпидермисе человека происходит в течение 30 — 90 дней.

Эпидермис состоит из *пролиферативных единиц*, или *колонок*, которые включают все слои эпидермиса. В основании колонки на базальной мембране лежат 10—12 базальных клеток, одна из которых — центральная базальная клетка — является стволовой. После ее деления одна дочерняя клетка, сохраняющая свою связь с базальной мембраной, остается стволовой, другая дифференцируется в колонке (А. Хэм, Д. Кормак, 1983). Периферическая дочерняя клетка, не связанная с базальной мембраной, переходит в вышележащий слой шиповатых клеток. Продвижение клеток по колонке вверх сопровождается их дифференцировкой и синтезом различных видов кератина. *Роговые чешуйки* расположены в виде гексагональных колонок, соединенных между собой зубчатыми швами. Период жизни клетки эпидермиса на разных участках колеблется в пределах от 14 до 28 дней.

Дерма, или **собственно кожа**, толщиной 0,5—5 мм образована соединительной тканью. Толщина дермы варьирует у одного и того же человека, наибольшая — на плечах, спине, бедрах, ягодицах, наименьшая — на груди, мошонке. В ней различают сосочковый и сетчатый слои, которые переходят один в другой без резкой границы.

Сосочковый слой находится под базальной мембраной эпидермиса. Он образован рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, которая формирует конические *сосочки*, внедряющиеся в эпидермис и как бы прогибающие его базальную мембрану. Будучи богато снабженным кровеносными сосудами, сосочковый слой осуществляет питание эпидермиса, который лишен сосудов. В сосочках располагаются нервные окончания. Благодаря наличию сосочков на поверхности кожи видны гребешки, разделенные бороздками кожи. *Гребешки*, соответствующие возвышениям сосочков дермы, и бороздки между ними формируют, особенно на ладонях и стопах, строго индивидуальный сложный рисунок кожной поверхности, сохраняющийся в течение всей жизни человека и нарушающийся при некоторых наследственных заболеваниях (хромосомных аномалиях). Строение кожного рельефа широко используется в медицине для изучения наследственности человека и идентификации личности в криминалистике. Изучение деталей рельефа кожи (папиллярных линий и узоров) получило название дерматоглифики

(от греч. *glypho* — вырезаю, граввирую). В сосочковом слое имеются *миоциты*, связанные с волосяными луковицами. В дерме лица, мошонки, соска молочной железы, тыльной поверхности конечностей имеются самостоятельные пучки миоцитов, не связанные с луковицами волос. При их сокращении возникает хорошо известная картина — «гусиная кожа».

Под сосочковым слоем находится *сетчатый слой*, который состоит из плотной неоформленной соединительной ткани, содержащей крупные пучки коллагеновых волокон, расположенных под углом друг к другу, образуя сеть. Одни пучки лежат параллельно кожной поверхности, другие проходят косо. Ячейки этой сети узкопетлистые в дерме тех областей, которые при движениях растягиваются (например, над суставами, на лице). На стопе, локтях, концевых фалангах пальцев, подвергающихся постоянному давлению, ячейки сети широкопетлистые. Пучки коллагеновых волокон сетчатого слоя проходят в *подкожную основу (клетчатку)*, содержащую жировую ткань. Этот слой играет важную роль в терморегуляции и является жировым депо организма. Наибольшего развития жировая ткань достигает в области ягодиц и подошв, где выполняет механическую функцию. На веках, мошонке жировой слой отсутствует. Жировой слой больше развит у женщин

Волосы (pili) являются производными эпидермиса. Почти вся кожа покрыта волосами. Исключение составляют ладони, подошвы, переходная часть губ, головка полового члена и малых половых губ. Наибольшее число волос обычно бывает на голове. Характер оволосения зависит от пола, возраста и относится к вторичным половым признакам. В период полового созревания начинается усиленный рост волос в подмышечных впадинах, на лобке; у мужчин — на лице, конечностях, груди, животе. Различают три типа волос: *длинные* покрывают голову, лобок и подмышечные впадины; *щетиновые* располагаются на бровях, ресницах, в преддверии полости носа и наружном слуховом проходе; *пушковые* — на остальных поверхностях тела.

Волос имеет выступающий над поверхностью кожи *стержень* и *корень*, лежащий в толще кожи (рис. 268). Длина стержня колеблется от 1—2 мм до 1,5 м, а толщина — от 0,005 до 0,6 мм. *Корень волоса* находится в *волосном мешке (фолликуле)*, образованном *эпителиальным (корневым) влагалищем* и соединительнотканной *сумкой волоса*. К сумке прикрепляется *мышца — подниматель волоса*. Лишь волосы, расположенные на подбородке и в области лобка, лишены этой мышцы. В сумку открывается сальная железа. Сокращаясь, мышца поднимает волос, сдавливает сальную железу, благодаря чему выделяется ее секрет. *Наружное корневое влагалище* снаружи продолжается в эпидермис. В области *сосочка волоса* оно истончается, в нем остается лишь ростковый слой, окружающий сосочек. *Внутреннее корневое влагалище*, расположенное между волосом и наружным корневым влагалищем, образовано эпителиальными клетками, которые окружают корень волоса наподобие муфты.

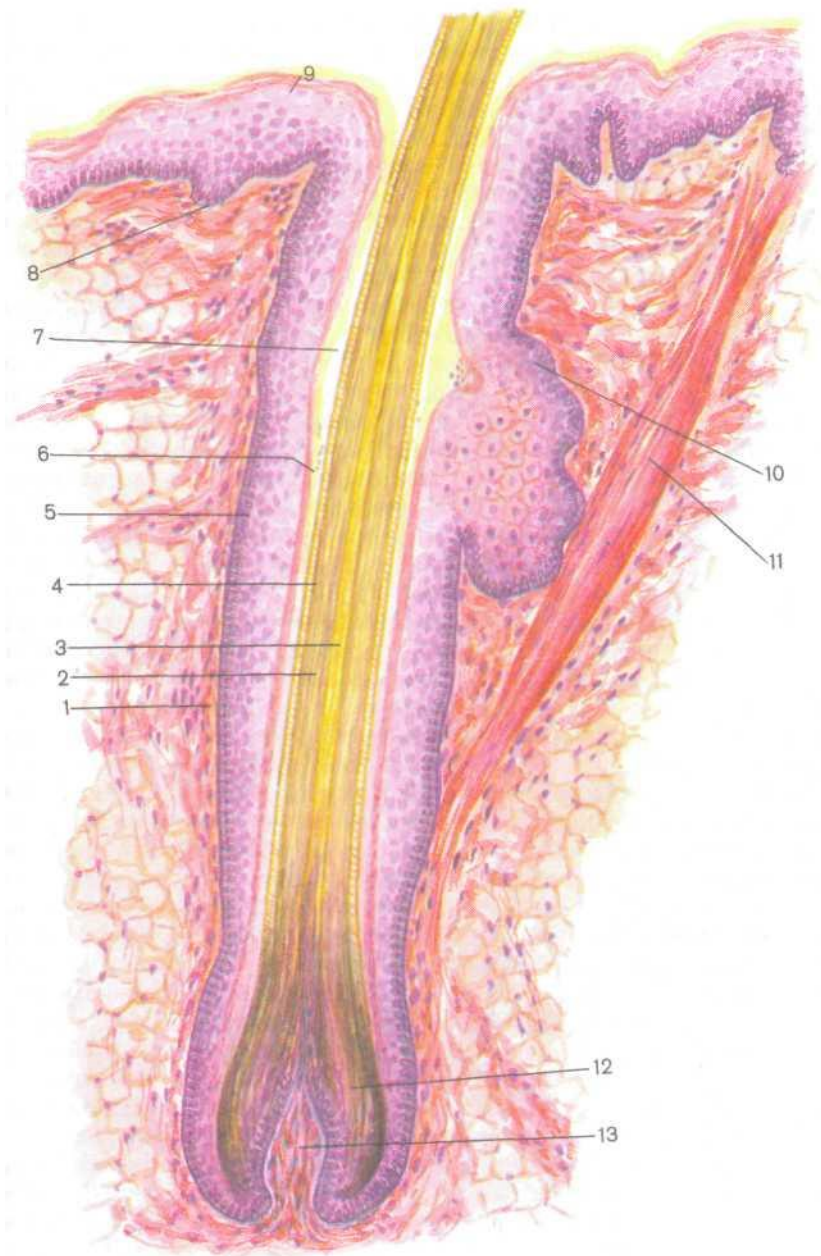


Рис. 268. Схема строения волоса (по В. Г. Елисееву и др., 1970): 1 — волосяная сумка, 2 — кора волоса, 3 — мозговое вещество волоса, 4 — кутикула, 5 — наружное корневое влагалище, 6 — два слоя внутреннего корневого влагалища, 7 — волосяная воронка, 8 — базальный (ростковый) слой эпидермиса, 9 — роговой слой эпидермиса, 10 — сальная железа, 11 — мышца-подниматель волоса, 12 — луковица волоса, 13 — сосочек волоса

Корень волоса переходит в расширенную *волосяную луковицу*, в которую впячивается соединительнотканый *сосочек волоса*, богатый кровеносными капиллярами, питающими луковицу. Над сосочком расположен *матрикс*, который представляет собой ростковую часть волоса. Между эпителиоцитами матрикса залегают *меланоциты*, синтезирующие пигмент меланин. Как и в клетках эпидермиса, зерна меланина выделяются отростками меланоцитов, захватываются эпителиальными клетками, в которых по мере их ороговения меланин входит в состав кератина, тем самым окрашивая волос.

Стержень волоса состоит из мозгового и коркового вещества, которое преобладает. *Корковое вещество (кора волоса)* образовано плоскими роговыми чешуйками, заполненными в основном кератином. Кроме того, в них содержатся зерна пигмента и пузырьки воздуха. Клетки *мозгового вещества* лежат друг на друге, они богаты *трихогиалином*, который превращается в кератин, а также содержат пузырьки воздуха и зерна пигмента. С возрастом количество пузырьков воздуха увеличивается, а синтез пигмента постепенно прекращается, волосы седеют. Корковое вещество снаружи покрыто *кутикулой*, образованной плоскими кутикулярными клетками. Волосы сменяются в сроки от 2—3 месяцев до 2—3 лет.

Ноготь (unguis). Подобно волосам, ногти также являются производными эпидермиса. Ноготь представляет собой *роговую пластинку*, лежащую на соединительнотканном ногтевом ложе, ограниченную у основания и с боков *ногтевыми валиками*. Ноготь впячивается в щели, расположенные между ложем и валиками. В задней ногтевой щели залегают *корень ногтя*, тело лежит на ногтевом ложе, а свободный край выступает за его пределы. Ноготь растет за счет деления клеток росткового слоя ногтя — эпителии ногтевого ложа в области корня. Делящиеся клетки, подобно эпителиоцитам эпидермиса, продвигаясь вперед, ороговевают.

Железы кожи. К ним относятся потовые, сальные и молочные железы. Количество *потовых желез (glandula sudorifera)* около 2—2,5 млн., они представляют собой простые трубчатые железы. Различают два типа потовых желез: *мерокриновые* и *апокриновые*. Секреторные отделы мерокриновых желез закручиваются, образуя клубочки. Секреторные отделы сформированы лежащими на базальной мембране *экзокриноцитами*, среди которых различают темные и светлые клетки. Темные экзокриноциты вырабатывают мукоид. Светлые выделяют воду и ионы. Кнаружи от экзокриноцитов на базальной мембране спирально располагаются богатые микро-филаментами веретенообразные *миоэпителиоциты*. Длинный выводной проток, извиваясь, прободает кожу и открывается на поверхности в потовой поре.

Апокриновые потовые железы развиваются лишь в период полового созревания в коже лба, лобка, больших половых губ, окружности заднего прохода, подмышечных ямок. Их секрет содержит больше белковых веществ, которые при разложении обладают специфическим запахом. Секреторные отделы у апокриновых желез

крупнее, чем у мерокриновых. Они представляют собой извитые, иногда разветвленные трубочки, образованные одним слоем кубических или цилиндрических эпителиоцитов, апикальные части которых выбухают в просвет. В отличие от мерокриновых желез в апокриновых обнаружены только темные клетки. Экзокриноциты окружены веретенновидными миоэпителиоцитами, которые лежат на базальной мембране. Потовые протоки прободают кожу и открываются на поверхности эпидермиса вблизи волосяных фолликулов. Секретция апокриновых желез связана с функцией половых. Она возрастает при половом возбуждении, во время менструации, беременности. При испарении пота теплоотдача увеличивается, что является одним из важных механизмов терморегуляции. Потовые железы иннервируются парасимпатическими волокнами.

Сальные железы (glandula sebacea) — простые альвеолярные, располагаются на границе между сосочковым и сетчатым слоями дермы. Сальные железы отсутствуют лишь на ладонях и подошвах, наибольшее количество их на голове, лбу, щеках, подбородке. Общая масса выделяемого железами за сутки кожного сала может достигать 20 г. Железа состоит из *альвеолярного секреторного отдела* диаметром 0,2—2,0 мм и короткого *выводного протока*, который открывается в волосяной мешочек (сальная железа волоса). В участках кожи, лишенных волос (головка полового члена, переходная часть губы), протоки открываются на поверхность кожи (свободная сальная железа).

Секреторные отделы образованы малодифференцированными *себоцитами* в состоянии жирового перерождения. Малодифференцированные клетки, располагающиеся непосредственно на базальной мембране, делятся митотически и, постепенно обогащаяся каплями жира, передвигаются в сторону выводного протока. Себоциты богаты элементами гладкого эндоплазматического ретикулума и липидными каплями. Постепенно ядра становятся пикнотическими, связи между клетками нарушаются, мембраны эндоплазматического ретикулума, плазмалемма и митохондрии разрушаются. Клетки, насыщенные жиром, гибнут, образуя кожное сало, которое, будучи бактерицидным, не только смазывает волосы и эпидермис, но и в известной мере предохраняет его от микробов. В период полового созревания у мальчиков функция сальных желез активизируется, что связано с влиянием мужских половых гормонов.

Молочная (грудная) железа (mamilla) является измененной потовой железой. Она расположена на передней поверхности большой грудной мышцы. У девственниц ее масса составляет примерно 150—200 г, у кормящей женщины — 300—400 г. У мужчин железа недоразвита. На передней поверхности железы в центре находится гиперпигментированный *сосок*, окруженный пигментированным *околососковым кружком*. На поверхности соска открываются 10—15 точечных отверстий — *млечных пор*. В коже соска и околососкового кружка множество миоцитов, при сокращении которых сосок напрягается (становится упругим). На неровной

коже кружка видны бугорки, на поверхности которых открываются протоки ареолярных потовых желез околососкового кружка (железы Монтгомери), рядом с которыми располагаются сальные железы.

У взрослой женщины железа состоит из 15—20 долей, между которыми располагается жировая и рыхлая волокнистая соединительная ткань. Доли делятся междольковыми перегородками на доли. Система протоков начинается с мелких внутридольковых, которые вливаются в междольковые. Последние, сливаясь, образуют 15—20 млечных протоков, которые направляются радиально к соску и открываются на его поверхности. Не доходя до соска, каждый проток расширяется, образуя млечный синус, которым отводится роль небольших резервуаров для молока.

Начальные отделы железы не кормящей женщины представляют собой лишь слепые млечные альвеолярные протоки, выстланные однорядным кубическим эпителием, лежащим на базальной мембране. Местами между эпителиоцитами и базальной мембраной расположены миоэпителиоциты. Млечные протоки выстланы многослойным эпителием, состоящим из кубических и призматических клеток, которые вблизи соска сменяются многослойным плоским эпителием. У беременной женщины железа пролиферирует. На концах внутридольковых млечных протоков растут новые ветви, на некоторых формируются альвеолы, находящиеся в спавшемся состоянии. Альвеолы образованы одним слоем цилиндрических клеток, лежащих на базальной мембране. Перед родами клетки секретируют молозиво, образуемая ими жидкость растягивает альвеолы, в результате чего железа продолжает набухать. Этот процесс продолжается и в первые 1—2 дня после родов. Молозиво — это богатая белком беловатая жидкость с небольшим содержанием жира. Оно содержит млечные тельца, которые представляют собой макрофагоциты, заполненные липидными каплями.

В период кормления альвеолы молочных желез продуцируют молоко. Альвеолы образованы кубическими клетками — лактоцитами, лежащими на базальной мембране. Лактоциты богаты элементами гранулярного эндоплазматического ретикулума и комплекса Гольджи. От мешочков комплекса Гольджи отщепляются мембранные пузырьки, содержащие белковые частицы. Эти пузырьки движутся к поверхности клетки, сливаются с плазмалеммой, после чего их содержимое выделяется в просвет альвеолы (секреция белка осуществляется по мерокриновому типу) и входит в состав молока. Липидные капли выделяются по апокриновому типу. Лактоциты окружены корзинчатыми миоэпителиоцитами, расположенными на базальной мембране. Их сокращение приводит к выдавливанию молока в протоки. Секреция молока стимулируется лактотропным гормоном гипофиза. После окончания периода кормления ребенка постепенно происходит обратное развитие молочной железы, лишь сохраняются некоторые альвеолы.

Молочная железа девочки начинает развиваться по время полового созревания под влиянием *эстрогенов*. После наступления беременности под влиянием эстрогенов, прогестерона, пролактина и плацентарного лактогена начинается развитие альвеол молочной железы. Концентрация пролактина в плазме беременной женщины резко возрастает до 300 мкг/л, у небеременной — 2—15 мкг/л. Главную роль играет *пролактин*, который стимулирует образование альвеол, рост желез и секрецию молока. *Окситоцин* вызывает сокращение звездчатых миоэпителиоцитов, оплетающих лактоциты, в результате чего выделяется молоко. При сосании возбуждаются рецепторы соска и околососкового поля, нервный импульс достигает нейросекреторных клеток супраоптического ядра гипоталамуса, которые усиливают синтез и секрецию окситоцина. Таким образом, в выделении молока участвуют нервный и гуморальный компоненты. Возможно, раздражение рецепторов при сосании тормозит секрецию ингибирующего фактора пролактина, что усиливает секрецию пролактина.

Молочные железы закладываются у зародыша длиной около 10 см в виде двух продольных уплотненных эпидермальных молочных линий, проходящих вдоль всего туловища. От них в глубь мезенхимы вырастают эпителиальные тяжи, которые дают начало железе. У новорожденной девочки секреторные отделы почти не развиты. Лишь имеется недоразвитая система протоков. В препубертатный период быстро растет жировая ткань, к моменту половой зрелости железа становится округлой, но увеличение ее происходит в основном за счет жировой ткани. Обратное развитие железы и замещение ее жировой тканью наблюдается в климактерический период.

Вопросы для повторения и самоконтроля

1. Укажите, какое место в слизистой оболочке полости носа занимает обонятельная область.
2. Назовите виды эпителиальных клеток слизистой оболочки в области обонятельной области, назовите назначение клетки каждого вида.
3. Назовите извилины головного мозга, к которым направляются первые импульсы от органа обоняния.
4. Перечислите клетки, образующие вкусовую луковицу.
5. Перечислите клеточные слои эпидермиса кожи.
6. Благодаря каким структурам дермы образуются на поверхности кожи гребешки и бороздки, образующие индивидуальный рисунок, имеющие значение в криминалистике?
7. Перечислите, какие виды волос выделяют на теле человека. Приведите примеры.
8. Укажите, какие изменения в структуре волос приводят к тому, что волосы седеют.
9. В какой период в жизни женщины на внутридольковых протоках образуются альвеолы молочной железы? Каково их строение?

- Аденоциты базофильные 88
- хромофильные 87
- хромофобные 87
- Аксон (нейрит) 229
- Ампула семьявыводящего протока 30
- перепончатая 397
- Анализатор(ы) 266
- Анастомозы (артериальные, венозные) 164
- артериоло-веноулярные 10, 115
- Аппарат простагландиновый 16
- Артериола(ы) 108
- прямые 10
- Артерия(и) бедренная 157
- большеберцовые 159
- брыжеечные 152
- венечные 127
- верхнечелюстная 134
- височные 134
- желудочные 149
- легочные 131
- локтевая 144
- лучевая 143
- междольковые 9
- мозговые 11
- плечевая 142
- подвздошные 152
- подключичная 138
- подколенная 159
- подмышечная 142
- селезеночная 148
- спиральные 55
- сонные 133
- Атретические фолликулы 45
- Барабанная лестница 402
- перепонка 392
- стенка 402
- Барьер гематотестикулярный 23
- гематотимусный 213
- гематоэнцефалический 240
- Бахромки трубы (маточной) 56
- Беловатое тело 47
- Блестящий слой 418
- Борозда венечная 120
- межжелудочковая 120
- Брыжейка 71
- Брюшина 68
- Везикулы веретенообразные 18
- Везикулярные привески 47 Вена(ы)
- безмышечная 113
- большая подкожная ноги 164
- брыжеечные 164
- воротная 163
- дуговые 9
- звездчатые 9
- кардинальные 176
- легочные 132
- малая подкожная ноги 164
- междольвые 9
- междольковые 9
- мышечные 113
- непарная 162
- плечеголовая 162
- подвздошные 164
- полунепарная 163
- сердца 128
- яремные 162
- Венула(ы) посткапиллярные 112
- собирательные 112
- Вещество мозга 252
- Вкусовые почки 413
- Влага водянистая (глаза) 376
- Водопровод преддверия 396
- среднего мозга 281
- Волокна (нервные) ассоциативные 266, 290
- комиссуральные 266, 290
- проекционные 266, 291
- Волосы 419
- Ворота почечные 4
- Гипоталамо-гипофизарная система 83
- Гипоталамус 83, 278
- Глиоциты 100
- Гонциты 29
- Гормоны 77
- Грануляции арахноидальные 307
- Губа половая 59
- Девственная плева 58
- Дендрит 229
- Дерма 419
- Децидуальная оболочка (плаценты) 53
- Диафрагма таза 61
- мочеполовая 61
- Доля мозга 259
- Дуга (и) аорты 133
- аортальные 176
- рефлекторная 249
- вегетативной нервной системы 356
- Железа (ы) бульбоуретральная 34
- маточные 48
- молочная 423
- паразитовидные 98
- потовые 422
- преддверия 60
- простатические 33
- сальные 423
- слезная 386
- эндокринные 77
- Желтое тело (яичника) 42
- Желудочек мозга боковой 276
- третий 280

- сердца 120
- Жгутик (хвостик) 26
- Заслонка полулунная (сердца) 121
- Зернистый слой (фолликула) 43
- Исчерченность радиальная (лучистая часть) 5
- Каемка щеточная 12
- Камеры глаза 384
- Канал моченспускательный
 - женский 19
 - мужской 39
 - спиральный 396
- Канальцы извитые семенные 27
 - нефрона 6
- Канатик пупочный 177
- Капилляры (кровеносные) 109
 - лимфатические 181
- Капсула внутренняя 275
- Капсула клубочка (почечного) 6
- Кардиомиоцит 122
- Клапан предсердно-желудочковый 122
- Клетка(и) базальная 409
 - волосковые 399
 - вставочные 28
 - интерстициальные эндокриноциты 97
 - мезангиальные 10
 - обонятельные 410
 - паратироциты 99
 - парафолликулярные 91
 - пинеалоциты 100
 - пирамидные 265
 - поддерживающие (сустоноциты) 23
 - опорные 400
 - подоциты 10
 - фолликулярные 91
 - эндокриноциты 87
 - юкставаскулярные 15
 - юкстагломерулярные 15
- Клитор 60
- Коллатераль 119
- Кольца фиброзные (сердца) 124
- Конъюнктивa 386
- Кора большого мозга 263
 - мозжечка 284
- Косточки слуховые 395
- Крайняя плоть (полового члена) 38
- Кровообращение желточное 177
 - плацентарное 177
- Круг артериальный 141
 - кровообращения большой (телесный) 116
 - малый (легочный) 115
 - сердечный 117
- Крыша среднего мозга 281
- Купол желатинообразный 400
- Лабиринт базальный 12
 - перепончатый 397
 - улитки 401
- Лестница преддверия 402
- Лимбическая система 262
- Лимфоидные бляшки 218
 - муфты 225
 - узелки 217
- Мейоз 24
- Меланоциты 417
- Мембрана базальная 11, 22
 - базиллярная (спиральная) 402
- Метаталамус 278
- Мешочек сферический 397
 - эллиптический 397
- Миелин 239
- Миелоархитектоника 265
- Миокард 123
- Миометрий 48
- Мозг костный 207
- Мозжечок 283
- Мост (Варолиев) 283
- Мочевополовой синус 62
- Мочеточник 16
- Мошонка 35
- Мышца(ы), выталкивающая мочу 19
 - гладодвигательные 387
 - гребенчатая 120
 - ресничная 376
 - сосочковые 121
- Накопительные тельца Херринга 83
- Намет мозжечка 305
- Нейроглия (глия) 235
- Нейроцит (нейрон) 228
 - грушевидный 284
 - лжноуниполярный 335
 - оптико-ганглионарный 382
- Нейроцистоархитектоника 264
- Нерв(ы) блоковой 331
 - блуждающий 333
 - гладодвигательный 320
 - диафрагмальный 337
 - добавочный 331
 - зрительный 320
 - лицевой 331
 - межреберные 344
 - обонятельные 320
 - отводящий 331
 - подъязычный 331
 - преддверно-улитковый 320
 - тройничный 331
 - языкоглоточный 332
- Нефрон 6
- Ноготь 422
- Ножки мозга 280
 - мозжечковые 284
- Овуляция 45
- Оболочки яичка 36
- Овариально-менструальный цикл 49
- Ограда 272
- Окно преддверия 394

— улитки 394
Оогонии 42
Ооциты 43
Орган спиральный (кортиев) 402
Островки панкреатические 102
Отверстие предсердно-желудочковое 122
Отросток влагилицный 36

Параганглии 96
Параметрии 49
Парус мозговой 287
Первичная почка 61
Перегордка межпредсердная 120
— межжелудочковая 122
— прозрачная 275
Перекрест зрительный 278
Перепонка барабанная 392
Перешеек ромбовидного мозга 282
Перилимфатическое пространство 397
Периметрии 49
Перицит (клетка Руже) 109
Петля латеральная 406
— нефрона 13
Пирамида почечная 6
Пластинка спиральная 396
Половые валики 66
— складки 66
Полость барабанная 394
— перикарда 129
Полос сосудистый 10
Предпочка 61
Полоски мозговые (IV желудочка) 406
Привесок придатка яичка 27
Придаток яичка (околояичник) 47
Проводящая система сердца 125
Прозрачная оболочка (зона) фолликула 43
Пространство субподоцитарное 10
— субарахноидальное (подпаутинное) 305

— субдуральное 308
Проток(и) венозный (Аранциев) 177
— лимфатические 181
— мезонефральный 61
— околоматочный 47
— парамезонефральный 62
— полукружные 62
— придатка яичка 28
— протонефрический 61
— семявыбрасывающий 32
— сосочковые 6
— улитковый 401
Пузырек семенной 31
Пупочные складки 71
Пятно желтое 378
— плотное 14

Радужка 377
Реабсорбция 15
Реснички (стереоцилии) 399
Рефлекс 248
Рецептор(ы) 241
Роговица 372
Ростковый слой (кожи) 418

Сальник (большой, малый) 71
Связка артериальная 132
Сегмент спинного мозга 251
Седалищно-прямокишечная ямка 61
Серп большого мозга 309
— мозжечка 309
Сетчатка 378
Сетчатый слой (дермы) 419
Синапс(ы) 222
Синусы твердой мозговой оболочки 309
Синусоиды 111
Синцитиотрофобласт 54
Складки пальмовидные 48
Склера 372
Скорлупа 271
Сосочковый слой (дермы) 419
Сосудистые сплетения (желудочков мозга) 276
Спайка передняя (белая) 274
— свода 272
Сперматиды 23
Сперматогонии 23
Сперматоциты 23
Сращение межталамическое 277
Ствол (ы) легочный 130
— лимфатические 181
— плечеголовной 133
— симпатический 358
— чревный 146
Столбы почечные 6
Сфинктер мочеиспускательного канала 40

Таламус 276
Тело(а) губчатое 38
— желтое 42
— коленчатое 279
— миндалевидное 272
— мозолистое 272
— пешеристое 38
— полосатое 270
— ресничное 375
— сосцевидное 279
— стекловидное 384
— трапециевидное 406
— шишковидное 100
Тельце почечное 10
Тироциты 89
Ткань лимфоидная 197
Трабекулы мясистые 122
Тракт зрительный 258
Треугольник мочепузырный 18
Труба маточная (фаллопиева) 56
— слуховая (евстахиева) 394
Трубочка собирательная 14

Углубление прямокишечно-маточное 76
Уздечка полового члена 38
Узел предсердно-желудочковый (Ашоф—Тавара) 125
— синусно-предсердный (Киса—Флака) 125

Узлы околопозвоночные 355
Улитка костная 396

Фасция семенная 34
Фактор почечный эритропоэтический 16
Филаменты якорные (стропные) 182
Фолликул яичника 42
Формация ретикулярная 254, 287

Холмик семенной 40
Хорда сухожильная
121 Хорион 53
Хрусталик 383

Центры размножения 221
Цистерны подпаутинного пространства
3|07

Цитоподии 10

Чашки почечные 7

Шиповатый слой 418 Щели
фильтрационные 10

Эндокриноциты гонадотропные 87
— кортикотропные 87
— маммотропные 87
— соматотропные 87
Эндометрий 48
Эндотелиоциты 10, 109
Эпендимоциты 235
Эпидермис 416
Эпинефроциты 95
Эпиталамус 278
Эпителий амниотический 53

Ядро двигательного анализатора 266
— дорсального продольного пучка.281
— зрительного анализатора 268
— кожного анализатора 369
— красное 280
— слухового анализатора 268
— хвостатое 272
— чечевицеобразное 272
Яйцеклетка 45
Ямка овальная (сердце) 120