

Лекция

тема: «Органы чувств»

1. Общая характеристика строения и функции анализаторов.
2. Зрительный анализатор.
3. Орган слуха.
4. Орган равновесия.
5. Орган обоняния.
6. Орган вкуса.
7. Кожный анализатор.
8. Филогенез и онтогенез органов чувств.

1. Общая характеристика строения и функции анализаторов

Анализатор – это **сложный нервный механизм**, начинающийся **наружным воспринимающим аппаратом** и заканчивающийся в **коре головного мозга**. Анализаторы состоят из **трёх** компонентов:

- **Рецепторов** (периферический аппарат);
- **Периферических и центральных проводящих путей**;
- **Мозгового отдела**, включающего **подкорковые и корковые центры**, соединённые **центральными проводящими путями**.

Рецепторы воспринимают и трансформируют физико-химическую энергию внешней и внутренней среды в **нервное возбуждение**. Различают **экстерорецепторы**, воспринимающие раздражения из внешней среды (свет, звук, химические вещества, температуру, механические воздействия), и **интерорецепторы**, реагирующие на изменения во внутренних органах.

Важно подчеркнуть, что **ощущения возникают не в рецепторах, а в коре головного мозга**, где происходит **анализ и синтез** воспринятых сигналов.

Рецепторы могут быть:

- **Свободными нервными окончаниями** (разветвления дендритов);
- **Неинкапсулированные** – когда нервные окончания контактируют с чувствительными клетками (например, вкусовые луковицы);
- **Инкапсулированные** – когда чувствительные клетки или нервные окончания заключены в специальные оболочки (тельца Мейснера, Фатер–Пачини и др.).

В процессе эволюции рецепторы приобрели **специфичность**: одни реагируют на **свет**, другие – на **звук**, третьи – на **химические вещества**. У **низших животных чувствительные клетки** расположены **диффузно**, тогда как у **высших** – сосредоточены в специализированных органах чувств.

2. Зрительный анализатор

Зрительный анализатор включает:

1. Орган зрения (глаз с защитными и вспомогательными структурами);
2. Проводящие пути;
3. Подкорковые и корковые центры.

Орган зрения представлен **глазным яблоком**, в котором заключён рецепторный аппарат – **сетчатка**.

Глазное яблоко имеет шарообразную, слегка сплюсненную форму и состоит из трёх оболочек (**Фиброзная оболочка, Сосудистая оболочка, Сетчатка**).

I. Фиброзная (белочная) оболочка (tunica fibrosa bulbi) – это наружная, самая плотная оболочка глазного яблока. Её главные функции — **защита внутренних структур и поддержание постоянной формы глаза** (тонуса), что критически важно для зрения.

Фиброзная оболочка состоит из двух принципиально разных, но соединённых между собой частей:

1. Склера (белочная оболочка)

- **Расположение:** Занимает примерно **4/5 задней и боковой поверхности** глаза.

- **Свойства и функция:** Это **плотная, непрозрачная** ткань, состоящая из прочных коллагеновых волокон. По сути, это "**каркас**" глаза. К ней крепятся глазодвигательные мышцы.

2. Роговица (cornea)

- **Расположение:** Это **прозрачная передняя часть** фиброзной оболочки, её "**окно**".

- **Свойства и функция:** В отличие от склеры, **роговица прозрачная и выпуклая** (как линза). Это **первая и самая мощная линза** оптической системы глаза, которая преломляет лучи света. Она лишена **кровеносных сосудов**, но **богата нервными окончаниями** (очень чувствительна), что является важной защитной чертой.

II. Сосудистая оболочка (tunica vasculosa bulbi, или uvea) **состоит из:**

– **Собственно сосудистая оболочка (choroidea)** – сосудистая часть, выстилающая внутреннюю поверхность склеры; содержит **меланин**, предотвращающий рассеивание света;

– **Ресничное тело (corpus ciliare)** – содержит **ресничные мышцы**, регулирующие форму хрусталика (**аккомодация**);

– **Радужная оболочка (iris)** – пигментированная, регулирует размер зрачка через сфинктер и расширитель зрачка;

У разных видов животных **форма зрачка различна**: у собаки – **круглая**, у кошки – **вертикальная**, у травоядных – **поперечно-овальная**.

Особенностью у многих животных является наличие **тапетума** – **отражательного слоя** в собственно сосудистой оболочке. У **кошек** он ярко выражен и придаёт глазам свечение в темноте; у **собак** – менее выражен; у **свиней** отсутствует.

III. Сетчатка (tunica interna bulbi, retina) – это внутренняя, светочувствительная оболочка глазного яблока. **Анатомически** она выстилает практически всю внутреннюю полость глаза и делится на две принципиально разные части:

1. Слепая часть (pars caeca retinae)

- **Расположение:** Покрывает внутреннюю поверхность **радужки и ресничного тела**.

- **Свойство и функция:** **Не содержит фоторецепторов** (палочек и колбочек) и **не участвует в восприятии света**. Её основная функция — покрытие и питание соответствующих структур.

2. Зрительная (оптическая) часть (pars optica retinae)

- **Расположение:** Покрывает внутреннюю поверхность **сосудистой оболочки**, то есть заднюю 2/3 глазного яблока.

- **Строение:** Имеет сложную структуру. Для понимания функции ключевыми являются два внутренних слоя:

1. **Пигментный слой (stratum pigmentosum):** Наружный слой, плотно прилегающий к сосудистой оболочке.

Функции: Защита **фоторецепторов** от избыточного света (перемещение гранул меланина), фагоцитоз отработанных частей рецепторов, трофическая (питательная) поддержка за счет диффузии веществ из сосудистой оболочки.

2. **Нервный (фоторецепторный) слой:** Содержит светочувствительные клетки — **палочки** (отвечают за черно-белое сумеречное зрение) и **колбочки** (отвечают за цветное дневное зрение и остроту зрения).

Важные зоны в пределах ЗРИТЕЛЬНОЙ ЧАСТИ:

- **Пятно сетчатки (macula / area centralis):** Участок с максимальной плотностью **колбочек**, отвечающий за наивысшую остроту и цветное зрение. Форма варьирует у разных видов животных (у плотоядных — округлая, у травоядных — полосовидная).

- **Слепое пятно (диск зрительного нерва):** Место выхода зрительного нерва и сосудов из глаза. **Лишено фоторецепторов**, поэтому не воспринимает свет.

Светопреломляющие среды:

- **Хрусталик (lens)** – двояковыпуклая прозрачная линза, подвешенная на **зонулярных волокнах (циновы связки)**. Изменение формы хрусталика (**аккомодация**) достигается за счёт ресничных мышц;

- **Стекловидное тело (corpus vitreum)** – гелеобразная масса, заполняющая заднюю часть глаза;

- **Внутриглазная жидкость (humor aquosus)** – находится в **передней и задней камерах** глаза, вырабатывается ресничным телом, оттекает через **канал Шлемма**.

Аккомодация – процесс фокусировки на объектах на разных расстояниях. При рассмотрении **близких предметов ресничные мышцы сокращаются**, зонулярные волокна **расслабляются**, **хрусталик** становится более **выпуклым**. При взгляде **вдаль – наоборот**.

Поле зрения зависит от положения глаз в черепе. У хищников (собаки, кошки) глаза расположены спереди – обеспечивается **бинокулярное (стереоскопическое) зрение**, позволяющее точно оценивать расстояние. У травоядных (лошади, коровы) глаза смещены латерально – обеспечивается **широкое поле зрения**, но преобладает **монокулярное зрение**.

Вспомогательные органы глаза:

- **Веки** – защищают глаз, распределяют слезу. У **млекопитающих** развито **верхнее веко**, у многих – **третье веко (nictitans)**, содержащее собственную железу. У **хищных (кошки, собаки)** оно активно и может закрывать глаз для дополнительной защиты. У **копытных (лошади, коровы)** оно тонкое и служит в основном для распределения слёз и удаления соринки. У **птиц, рептилий и амфибий** третье веко прозрачное и выполняет роль "подводных очков" или защитной плёнки. У **приматов** третье веко рудиментарно и представлено лишь небольшим образованием во внутреннем углу глаза (полулунная складка, *plica semilunaris*).

- **Слезный аппарат** – включает **слезные железы** (верхнего и третьего века), **слезные каналы**, **слезный мешок** и **носослезный проток**. Слёзы содержат **лизоцим**, увлажняют и защищают **роговицу**;

- **Глазные мышцы: четыре прямые** (dorsalis, ventralis, medialis, lateralis), **две косые** (dorsalis, ventralis) и **оттягиватель глазного яблока** (retractor bulbi).

Проводящие пути зрительного анализатора:

- Импульс начинается в **палочках и колбочках** (1-й нейрон);

- Передаётся через **биполярные клетки** (2-й нейрон) к **ганглиозным клеткам** (3-й нейрон);

- Аксоны ганглиозных клеток образуют **зрительный нерв**, который на уровне **зрительного перекрёста (chiasma opticum)** частично перекрещивается;

- После перекрёста формируются **зрительные тракты**, идущие к **латеральным коленчатым телам**, **каудальным ядрам зрительных бугров** и **верхним холмам четверохолмия** (подкорковые центры). Отсюда импульсы идут в **корковые зрительные центры** затылочной доли.

3. Орган слуха

Орган слуха – часть **статоакустического анализатора**, включающего также **орган равновесия**. У млекопитающих он разделён на **наружное, среднее и внутреннее ухо**.

Наружное ухо:

- **Ушная раковина (auricula)** – кожная складка на эластическом хряще, направлена воронкой к слуховому проходу. У **хищников** (собаки) сильно развита; у **травоядных** – широкая и подвижная;
- **Наружный слуховой проход (meatus acusticus externus)** – канал, ведущий к **барабанной перепонке**. У **собак** – короткий, у **свиней** и **КРС** – длинный и узкий.

Среднее ухо:

- **Барабанная полость (cavum tympani)** – воздушная полость в каменистой части височной кости, выстланная слизистой оболочкой;
- **Барабанная перепонка (membrana tympani)** – трёхслойная (эпидермис, соединительная ткань, слизистая), отделяет **наружное** и **среднее** ухо;
- **Слуховые косточки**:
 - **Молоточек (malleus)** – соединён с барабанной перепонкой;
 - **Наковальня (incus)** – посередине;
 - **Стремечко (stapes)** – соединено с **овальным окном** внутреннего уха;
 - У млекопитающих также присутствует **чечевицеобразная косточка (os lenticulare)** между наковальней и стремечком;
- **Мышцы среднего уха**:
 - **Напрягатель барабанной перепонки (m. tensor tympani)** – иннервируется тройничным нервом;
 - **Стременная мышца (m. stapedius)** – иннервируется лицевым нервом;

Слуховая (евстахиева) труба – соединяет барабанную полость с носоглоткой, выравнивает давление.

Внутреннее ухо:

Внутреннее ухо состоит из **двух взаимосвязанных систем (костный и перепончатый лабиринты)**:

1. Костный лабиринт (labyrinthus osseus). Это система полостей и каналов, выточенных в самой кости. Он **заполнен жидкостью** — **перилимфой** (похожа на спинномозговую жидкость). **Костный лабиринт** включает в себя **три основные части**:

а) Улитка (cochlea) – спирально закрученный канал для слуха (число завитков варьирует: у собак – 3, у лошади – 2.5, у жвачных – 3.5). В улитке расположен **улитковый проток (ductus cochlearis)**, содержащий **орган Корти (organum spirale)** – слуховой рецептор. **Орган Корти** состоит из **внутренних и наружных волосковых клеток**, опирающихся на **основную мембрану (lamina basilaris)**; их **стереоцилии** погружены в **текториальную мембрану**. Звуковые волны вызывают движение эндолимфы → вибрацию основной мембраны → изгиб стереоцилий → открытие ионных каналов → деполяризация → выделение нейромедиатора → генерация импульса в улитковой ветви преддверно-улиткового нерва (VIII пара).

б) Преддверие (vestibulum) – центральная полость.

в) Полукружные каналы (canales semicirculares) – три изогнутых трубки для **равновесия**.

2. Перепончатый лабиринт (labyrinthus membranaceus). Это система тонких соединительнотканых «мешочков» и трубочек, которые точно повторяют форму костного лабиринта и находятся внутри него, как мягкая вкладка в жёстком футляре. Он заполнен другой жидкостью — **эндолимфой** (более вязкая, богата калием). Именно в стенках перепончатого лабиринта находятся **чувствительные клетки-рецепторы** — **волосковые клетки**.

Перепончатый лабиринт также включает соответствующие части:

- **Улитковый проток (ductus cochlearis)** – лежит внутри костной улитки - здесь находится **кортиев орган** (непосредственный рецептор слуха).
- **Мешочек (sacculus) и маточка (utricle)** – лежат в костном преддверии - рецепторы гравитации и линейного ускорения.
- **Полукружные протоки (ductus semicirculares)** – лежат в костных полукружных каналах - рецепторы углового ускорения.

Проводящие пути слухового анализатора:

- 1-й нейрон – клетки **спирального ганглия**;
- 2-й нейрон – в **дорсальном и вентральном ядрах улиткового нерва** в **продолговатом мозге**;
- Импульсы идут через **трапециоидное тело** и **латеральную петлю** к **медиальному коленчатому телу таламуса** (3-й нейрон);
- 4-й нейрон направляет сигнал в **корковые слуховые центры височной доли**.

4. Орган равновесия

Орган равновесия расположен также во внутреннем ухе и **включает:**

- **Три полукружных канала**, расположенных взаимно перпендикулярно и отвечающих за динамическое равновесие (восприятие вращения головы). В расширениях каналов — **ампулах** — находятся чувствительные **ампулярные гребешки**. Их поверхность покрыта **волосковыми клетками**, чьи специальные выросты — **волоски (стереоцилии)** — погружены в **купулу**. Это гелеобразная масса, заполняющая **ампулу над гребешком**. При

повороте головы → стенки канала двигаются → эндолимфа по инерции отстаёт → возникает ток жидкости → ток сдвигает купулу → купула тянет стереоцилии волосковых клеток → изгиб стереоцилий генерирует нервный импульс → сигнал поступает в мозг.

- **Мешочки – овальный (utricleus) и круглый (sacculus)** – отвечают за **статическое равновесие** (положение головы относительно силы тяжести). Мешочки содержат **пятна (maculae)** – участки с **волосковыми клетками** под **отолитовой мембраной**, содержащей **отолиты (статоконы)** – кристаллы углекислой извести. При изменении положения головы отолиты смещаются под действием гравитации → деформируют стереоцилии → генерируют сигнал.

Проводящие пути вестибулярного анализатора:

- 1-й нейрон – в **вестибулярном ганглии**;
- 2-й нейрон – в **вестибулярных ядрах** мозгового ствола;
- Отсюда импульсы идут в **мозжечок, спинной мозг** (через преддверно-спинномозговой тракт), **ядра глазодвигательных нервов** (III, IV, VI пары) для координации движений глаз и головы, а также в **таламус и кору** (височная доля) для осознанного восприятия положения тела.

5. Орган обоняния

Орган обоняния (organum olfactus) у млекопитающих очень развит. У **собак** – до **220 млн.**, у **кошек** – около **19 млн.** обонятельных рецепторов (у человека – всего ~5 млн.).

Обонятельный эпителий расположен в верхней части носовой полости, покрывает **обонятельные раковины** и **участки решётчатой кости**. Состоит из:

- **Обонятельных рецепторных клеток** – биполярные нейроны, **дендрит** с ресничками обращён к поверхности, **аксон** – в обонятельную луковицу;
- **Опорных клеток** – обеспечивают поддержку;
- **Базальных клеток** – стволовые, регенерируют рецепторы (срок жизни ~1 месяц).

У некоторых животных (лошади, крупный рогатый скот) присутствует **орган Якобсона (сошниково-носовой орган)** – дополнительный хеморецептор.

Проводящий путь:

- **Аксоны** обонятельных клеток образуют **обонятельный нерв (I пара)**;
- Входят в **обонятельную луковицу**, затем – в **обонятельный тракт**;
- Проекция идет в **первичную обонятельную кору** (нижняя поверхность височной доли), **лимбическую систему** и **гипоталамус**, что объясняет эмоциональные и памятные реакции на запахи.

6. Орган вкуса

Рецепторы вкуса (gustation) расположены в **вкусных луковичках**, находящихся в **вкусных сосочках языка** и на слизистой оболочке **мягкого нёба**, глотки и **надгортанника**.

Вкусные сосочки языка у разных животных

Тип сосочков	Основная функция	Наличие и особенности у животных
Грибовидные	Вкусная (содержат 3-5 вкусовых луковичек)	<ul style="list-style-type: none">• Млекопитающие (в т.ч. человек): Есть, рассеяны по поверхности языка.• Птицы, рептилии, рыбы: отсутствуют. Вкусные рецепторы расположены на других участках (нёбо, кожа, усики).
Листовидные	Механо-вкусная («тёрка» для пищи + вкусовые луковички)	<ul style="list-style-type: none">• Некоторые млекопитающие (грызуны, кошки): Есть, хорошо развиты.• Человек: Есть, но рудиментарны (почти не функционируют).• Многие млекопитающие (коровы, киты): Отсутствуют.
Валиковидные (желобоватые)	Вкусная (содержат сотни вкусовых луковичек на сосочек)	<ul style="list-style-type: none">• Млекопитающие: Присутствуют у большинства, но число и форма варьируют.<ul style="list-style-type: none">– Собаки/хищные: 8-12 штук.– Человек: 7-12 штук.– Жвачные (коровы): Десятки, расположены рядами.• Все прочие позвоночные: Отсутствуют.

Вкусные луковички (вкусные почки) — специализированные сенсорные структуры, расположенные в эпителии **вкусных сосочков языка**, а также на мягком нёбе, надгортаннике и глотке.

Общая морфология: Форма овальная или грушевидная. **Размер:** около 50–70 мкм в длину. **Количество клеток** 40–150 эпителиальных клеток. **Расположение** перпендикулярно поверхности эпителия, с верхушкой, обращённой к **вкусовой поре**.

Клеточный состав: **Вкусная луковичка** состоит из трёх основных типов клеток:

а) Вкусные (рецепторные) клетки. **Тип I, II и III:**

- **Тип I** (опорные клетки): Участвуют в инактивации нейромедиаторов и поддержании ионного гомеостаза.

- **Тип II** (рецепторные клетки): Отвечают за восприятие сладкого, горького и умами;

- **Тип III** (пресинаптические клетки): Воспринимают кислое и, частично, солёное. Имеют синапсы с афферентными нервными окончаниями. Выделяют серотонин и норадреналин.

б) Базальные клетки – **недифференцированные стволовые клетки**, расположенные у основания **луковички**. Обеспечивают регенерацию вкусовых клеток (срок жизни рецепторных клеток — около 10–14 дней).

в) **Опорные** (вспомогательные) клетки. Окружают рецепторные клетки. Обеспечивают структурную поддержку и изоляцию.

Иннервация. Аfferентные нервные окончания подходят к луковице с базальной стороны:

- **лицевой нерв (VII) n. facialis** — передние 2/3 языка;
- **языкоглоточный нерв (IX) n. glossopharyngeus** — задняя 1/3 языка;
- **блуждающий нерв (X) n. vagus** — надгортанная область и глотка.

Передача сигнала в ЦНС. Сигнал от вкусовых клеток передаётся в **ядро одиночного тракта (nucleus tractus solitarii)** продолговатого мозга → таламус → **первичная вкусовая кора** (нижнебоковая постцентральная извилина).

Видовые особенности у животных

- У большинства **млекопитающих** присутствуют все пять базовых вкусовых модальностей: **сладкое, солёное, кислое, горькое, умами.**
- У **кошек** (облигатные хищники) **отсутствуют функциональные рецепторы T1R2**, поэтому они **не воспринимают сладкий вкус.**
- У **коров и других травоядных** выражена чувствительность к **горькому вкусу**, что имеет адаптивное значение для избегания токсичных растений.
- У **свиней** высокая плотность вкусовых луковиц (до 15 000), что коррелирует с их избирательностью в пище.

7. Кожный (тактильный) анализатор

1. Функциональные модальности кожной чувствительности

Кожа воспринимает **четыре** основные категории раздражений:

Модальность	Физиологическая роль	Особенности у животных
Тактильная (механорецепция)	Оценка текстуры, формы, движения, вибрации	Особенно развита у ночных и подземных видов (например, у кротов — вибриссы)
Терморцепция	Поддержание термостата, избегание опасных температур	У лошадей, КРС — слабо развита в сравнении с человеком; у мелких млекопитающих — высокая чувствительность
Ноцицепция (болевая чувствительность)	Защита от повреждений	болевого порог может варьировать (например, у свиней — высокий)
Проприоцепция кожи	Оценка растяжения, давления, положения кожи относительно тела	Особенно важна в области суставов, ушных раковин, хвоста

2. Типы кожных рецепторов у млекопитающих

Название	Тип раздражения	Адаптация	Локализация у животных	Особенности
Свободные нервные окончания	Боль, температура, зуд	Быстро/медленно адаптирующиеся	Во всех слоях кожи, особенно в эпидермисе	Единственные рецепторы боли; не имеют глиальной капсулы
Диски Меркеля	Лёгкое прикосновение, текстура, форма	Медленно адаптирующиеся	Базальный слой эпидермиса, особенно в подушечках лап, мочке носа, губах	Связаны с кератиноцитами; высокая пространственная разрешающая способность
Тельца Мейснера	Низкочастотная вибрация (5–50 Гц), скольжение	Быстро адаптирующиеся	Папиллярный слой дермы, особенно в безволосых зонах (подушечки, носовое зеркало)	Характерны для хищников и приматов; у КРС и лошадей — редуцированы
Тельца Фатер–Пачини	Глубокое давление, высокочастотная вибрация (50–700 Гц)	Быстро адаптирующиеся	Глубокие слои дермы, подкожная клетчатка, капсулы суставов	Имеют луковичную структуру; у свиней и собак — хорошо развиты
Тельца Руффини	Растяжение кожи, тепло (>30 °С)	Медленно адаптирующиеся	Дерма и подкожная клетчатка	Также участвуют в проприоцепции пальцев/когтей
Тельца Краузе (или “колбы холода”)	Холод (<20 °С)	Быстро адаптирующиеся	Слизистые оболочки, конъюнктура, кожа	Холод воспринимается свободными окончаниями термочувствительными TRPM8-каналами

3. Проводниковый путь кожной чувствительности.

а) Периферическое звено:

- **Первые** нейроны — **псевдоуниполярные клетки спинномозговых (дорсальных) ганглиев** и ганглиев черепных нервов (V, VII, IX, X).

- **Аксоны** иннервируют **кожу** через **соматические нервы** (у животных — межреберные, седалищный, лучевой и др.) и **черепные нервы** (тройничный — губы, носовое зеркало).

б) Проводниковое звено:

- В спинном мозге аксоны **первых нейронов** образуют синапсы со **вторыми нейронами**, тела которых расположены в задних рогах.

- Восходящие пути:

- **Дорсальный (тонкий и клиновидный) пучки** — сознательная тактильная и проприоцептивная чувствительность;

- **Спиноталамический тракт** — боль, температура, грубое прикосновение.

в) Центральное (таламокортикальное) звено:

- Все восходящие пути (спиноталамический, а также волокна тонкого и клиновидного пучков после их переключения в продолговатом мозге) **заканчиваются на третьих нейронах**, тела которых расположены в специфических **ядрах таламуса** (вентральном заднелатеральном и вентральном заднемедиальном).

- **Третьи нейроны** таламуса посылают свои аксоны через внутреннюю капсулу в **первичную соматосенсорную кору (постцентральная извилина, поля 1, 2, 3 по Бродману)**. Здесь у млекопитающих формируется соматотопическая карта.

- У животных с высокой тактильной чувствительностью (кошки, грызуны) области вибрисс и губ занимают диспропорционально большую площадь в коре, отражая высокую плотность рецепторов и значимость этих зон.

- Обработанная информация из первичной коры далее поступает в **вторичную соматосенсорную кору** и ассоциативные теменные области для интеграции, формирования сложных ощущений и связи с двигательными программами.

4. Видовые особенности

Вид	Особенности кожной чувствительности
Кошка	Высокая плотность Мейснера и Меркеля в подушечках и вибриссах; болевая чувствительность выше, чем у собаки
Собака	Развиты Фатер–Пачини (вибрация); свободные окончания — основные термо- и ноцирецепторы
Лошадь	Кожа толстая, особенно на крупе; низкая тактильная чувствительность в сравнении с хищниками
КРС	Кожа малочувствительна; болевая чувствительность (ноцицепция) выражена — важна при оценке боли при хромоте
Свинья	Высокая тактильная чувствительность кончика носа (discus nasalis), что обусловлено поисковым (рыскательным) поведением. В коже этой области содержится большое количество дисков Меркеля и телец Мейснера.
Грызуны	Вибриссы — основной орган тактильной ориентации. Их сигналы проецируются на обширную область соматосенсорной коры, что отражает высокую функциональную значимость этих структур.

8. Филогенез и онтогенез органов чувств

Филогенез органов чувств: от диффузной чувствительности к сложным анализаторам

Филогенез органов чувств иллюстрирует один из главных принципов эволюции — **дифференциацию и интеграцию**: от общей раздражимости

клеток к появлению специализированных рецепторов, а затем и сложных многокомпонентных органов, обеспечивающих детальный анализ окружающей среды.

1. Общие эволюционные принципы:

- **Централизация:** Рецепторы из рассеянных по телу становятся сконцентрированными в специализированных органах, связанных с головным мозгом.
- **Усиление сигнала:** Появление вспомогательных структур (линз, мембран, косточек) для усиления физического сигнала (света, звука).
- **Специализация:** Разделение функций: например, обоняние и вкус дифференцируются из общей хеморецепции; зрение — на цветовое, сумеречное, обнаружение движения.
- **Адаптация к среде обитания:** Кардинальные изменения при переходе из воды на сушу, из светлой среды в темноту и т.д.

Филогенез основных сенсорных систем

А. Хеморецепция (Древнейшая форма чувствительности)

- **Прокариоты и Простейшие:** Хемотаксис — движение к источнику пищи или от яда. **Рецепторы** — мембранные белки.
- **Многочлеточные беспозвоночные:** Появляются **обособленные хеморецепторные клетки**. У насекомых они концентрируются в основном на **антеннах (усиках)**. У кольчатых червей — в головных ганглиях.
- **Хордовые: Четкое разделение на обоняние и вкус.**
 - **Вкус:** Остается контактным. У рыб вкусовые почки расположены не только во рту, но и **по всему телу** (особенно на усиках и плавниках). У наземных позвоночных они концентрируются в **ротовой полости**, что связано с переходом к пережёвыванию пищи.
 - **Обоняние:** Становится дистантным. У рыб формируются парные **обонятельные мешки** с ресничным эпителием, открывающиеся ноздрями (вода прокачивается через них). **Ключевой ароморфоз для наземных позвоночных:** появление **хоан** — внутренних ноздрей, что позволило пропускать воздух через обонятельную область на пути к легким. У млекопитающих возникает **вомероназальный (якобсонов) орган** — обособленный отдел обонятельной системы для восприятия феромонов, особенно развитый у грызунов и хищных.

Б. Фоторецепция и зрение

- **Простейшие:** Светочувствительный глазок (стигма) у эвглены.
- **Кишечнополостные (гидра):** Диффузная светочувствительность по всему телу.
- **Плоские черви:** Появление первых **глазков (оцеллиев)** — пигментных бокалов со светочувствительными клетками. Воспринимают лишь направление света и его интенсивность.
- **Членистоногие:** Две главные линии эволюции:

1. **Фасеточные (сложные) глаза** насекомых и раков. Состоят из тысяч **оматидиев**, дающих мозаичное изображение. Отлично видят движение, некоторые — цвет.
 2. **Камерные (линзовые) глаза** головоногих моллюсков (осьминоги, кальмары). Похожи на глаза позвоночных, но **неинвертированная сетчатка** (рецепторы направлены к свету). Конвергентная эволюция!
- **Хордовые:**
- ✓ **Ланцетник:** Светочувствительные клетки Гессе вдоль нервной трубки.
 - ✓ **Позвоночные:** Формирование **парных глаз с инвертированной сетчаткой** (рецепторы направлены от света — менее эффективно, но защищены). Это наследие эволюции из выпячивания мозга.
 - ✓ **Рыбы:** Хрусталик шарообразный (для воды), аккомодация движением хрусталика назад. Появляется **веко**, но оно неподвижно.
 - ✓ **Наземные позвоночные (амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие):**
 - **Хрусталик становится двояковыпуклым**, развиваются **подвижные веки, слезные железы** (увлажнение и защита).
 - **Амфибии и рептилии:** Аккомодация путем перемещения хрусталика.
 - **Птицы:** Зрение достигает пика. Развивается **гребешок** (сосудистая структура, питающая сетчатку), **двойная аккомодация** (изменение кривизны хрусталика и роговицы). У многих — две **центральные ямки** для острого зрения.
 - **Млекопитающие:** Аккомодация **только изменением кривизны хрусталика**. У приматов формируется **желтое пятно (macula)** с максимальной остротой зрения. Цветовое зрение развито не у всех (у многих хищных и копытных — дихроматы, у приматов — трихроматы).

В. Механорецепция: Осязание, Слух, Равновесие

- **Беспозвоночные:** Тактильные щетинки, сенсиллы у насекомых. Органы равновесия — **статоцисты** (полость с чувствительными ресничками и минеральными включениями) у медуз, ракообразных.
- **Хордовые:**
- ✓ **Боковая линия рыб и амфибий (водных форм).** Система каналов с невромастами, воспринимающая движение воды и низкочастотные вибрации. Эволюционный предшественник слуха.
 - ✓ **Слух:** Развивается из структур, связанных с боковой линией и вестибулярным аппаратом.

1. **Рыбы:** Есть только **внутреннее ухо (перепончатый лабиринт)** с **тремя полукружными каналами (равновесие)** и **двумя мешочками (отолитовый аппарат)**. Слуховая функция ограничена, воспринимают вибрации через кости черепа.
2. **Земноводные:** Появляется **среднее ухо. Барабанная перепонка и стремечко (столбик)** передают вибрацию воздуха к внутреннему уху. Первый орган настоящего воздушного слуха.
3. **Рептилии и Птицы:** Усложнение улитки внутреннего уха (появление **базиллярной мембраны**). У птиц слух очень тонкий, диапазон смещен в сторону высоких частот (важно для пения).
4. **Млекопитающие:** **Ароморфоз — формирование трех слуховых косточек: молоточек, наковальня, стремечко.** Резко повысилась эффективность передачи звука. Улитка **закручивается в спираль.** Появляется **ушная раковина** для улавливания и локализации звука.

Г. Термо- и Электрорецепция (Специализированные системы)

- **Терморецепция:** Особого развития достигает у **змей семейства гадюковых и ямкоголовых.** У них есть **лицевые ямки** — высокочувствительные **инфракрасные детекторы**, позволяющие «видеть» **теплокровную добычу** в полной темноте.
- **Электрорецепция:** Развита у **водных животных.** **Ампулы Лоренцини** у **хрящевых рыб (акулы, скаты)** улавливают **микроскопические электрические поля мышц жертвы.** У **утконоса** есть **электрорецепторы** в **клюве** для поиска добычи в мутной воде.

3. Эволюционные тренды и значение для ветеринарии

1. **Экологическая обусловленность:** Строение органа чувств прямо указывает на **экологическую нишу животного (ночное/дневное, хищник/жертва, водное/наземное).**
2. **Компенсаторное развитие:** У **слепых животных (крот)** обоняние, осязание или слух **гипертрофированно развиты.**

Таким образом, **филогенез органов чувств демонстрирует не линейное «усложнение», а дивергенцию и адаптивную радиацию сенсорных систем,** порождающую то фантастическое разнообразие.

Онтогенез

Онтогенез органов чувств у млекопитающих

Все **органы чувств у млекопитающих развиваются преимущественно из эктодермы, при участии нейроэктодермы и мезенхимы (производной мезодермы и нервного гребня).**

1. Зрительный анализатор

- **Глазные пузыри** отрастают от **диэнцефалона (промежуточного мозга)** у всех млекопитающих на ранних стадиях эмбриогенеза.
- Контакт с **поверхностной эктодермой** индуцирует образование **хрусталиковой плакоды**.
- Последующая инвагинация приводит к формированию:
 - ✓ **Двухслойного глазного бокала:**
 - **Наружный листок** → **пигментный эпителий сетчатки;**
 - **Внутренний листок** → **нейросенсорная сетчатка.**
 - ✓ **Хрусталик** — из утолщённой эктодермы перед бокалом.
- **Мезенхима** (в т.ч. из нервного гребня) формирует:
 - ✓ **Сосудистую оболочку,**
 - ✓ **Склеру,**
 - ✓ **Роговицу** (частично — из эктодермы, частично — из мезенхимы).

2. Слуховой и вестибулярный анализаторы

- **Слуховые (вестибулокохлеарные) плакоды** образуются из **утолщённой эктодермы**, прилегающей к **ромбэнцефалону (заднему мозгу)**.
- Инвагинация → **слуховые ямки** → **слуховые пузырьки (отолитовые мешки)** → **перепончатый лабиринт** (улитка + полукружные каналы).
- **Мезенхима** окружающего мезенхимного конденсата дифференцируется в **костный лабиринт** (в височной кости).
- **Среднее ухо:**
 - ✓ Развивается из **первой жаберной (желобковой) щели** → **барабанная полость и слуховая труба.**
 - ✓ **Слуховые косточки (молоточек, наковальня, стремя)** — из **первой и второй жаберных дуг** (мезенхима нервного гребня).
- **Наружное ухо и ушная раковина** формируются из **бугорков первой и второй жаберных дуг.**

Примечание: у лошадей и КРС ушные раковины **хрящевые**, полностью сформированы к концу беременности (гестации); у **грызунов и хищников** — активный рост продолжается после рождения.

3. Обонятельный и вкусовой анализаторы

- **Обонятельные плакоды** (парные утолщения эктодермы в области носовых ямок) → **обонятельные мешки** → **обонятельный эпителий** и первичные обонятельные нейроны.
- **Вкусовые луковицы:**
 - ✓ Развиваются из **эпителия ротовой полости** (в основном из эктодермы задней части и эктодермы передней).
 - ✓ Появляются на **более поздних сроках беременности (гестации)**, по мере формирования вкусовых сосочков.
 - ✓ У **жвачных (КРС, овцы)** — начинают дифференцироваться в **последнюю треть беременности.**

4. Роль клеток нервного гребня

Клетки нервного гребня дают начало:

- **Пигментным клеткам сетчатки и меланоцитам радужки;**
- **Мезенхиме лицевой области, включая:**
 - ✓ **Хрящи ушной раковины,**
 - ✓ **Косточки среднего уха,**
 - ✓ **Часть дермы и соединительной ткани глаза.**

Таблица: Сравнительные сроки развития органов чувств у млекопитающих

Структура / Событие	Собака (беременность (гестация) ≈ 63 дн)	Кошка (беременность ≈ 65 дн)	Лошадь (беременность ≈ 335–340 дн)	КРС (беременность ≈ 280–285 дн)
Глазные пузыри	~20–22 дн. гестации	~20–22 дн. гестации	~25–30 дн. гестации	~25–30 дн. гестации
Хрусталиковая плакода	~22–24 дн.	~22–24 дн.	~30–35 дн.	~30–35 дн.
Формирование сетчатки	25–35 дн.	25–35 дн.	40–70 дн.	40–70 дн.
Сращение век	Постнатально: 7– 14 дн. жизни	Постнатально: 2–4 дн. жизни	Не срастаются — глаза открыты при рождении	Не срастаются — глаза открыты при рождении
Раскрытие век	10–16 дн. жизни	10–14 дн. жизни	—	—
Слуховые пузырьки	~22–25 дн. гестации	~22–25 дн. гестации	~35–40 дн. гестации	~35–40 дн. гестации
Оформление ушной раковины	30–40 дн. гестации	30–40 дн. гестации	60–100 дн. гестации	70–100 дн. гестации
Функциональный слух	~21 дн. жизни (после раскрытия слухового прохода)	~14 дн. жизни	При рождении	При рождении
Первые вкусовые луковицы	35–40 дн. гестации	35–40 дн. гестации	150–200 дн. гестации	120–180 дн. гестации
Обонятельный эпителий	30–35 дн. гестации	30–35 дн. гестации	80–120 дн. гестации	70–100 дн. гестации
Полная зрелость органов чувств	8–12 недель жизни	8–10 недель жизни	При рождении (прекоциальный вид)	При рождении (прекоциальный вид)

Примечания:

- **Прекоциальные виды** (лошадь, КРС, овца): рождаются с зрелыми органами чувств, способны сразу следовать за матерью, реагировать на звук и запах.
- **Алтрисиальные виды** (собака, кошка): рождаются слепыми и глухими, органы чувств завершают созревание после рождения.
- У плотоядных **наружный слуховой проход закрыт до 2–3 недель жизни**, что задерживает функциональный слух.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТКАНЕЙ ОРГАНОВ ЧУВСТВ ИЗ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Зародышевые листки и их вклад.

1. ЭКТОДЕРМА

- **Поверхностная эктодерма:**
 - Эпителий роговицы
 - Хрусталик глаза
 - Обонятельный эпителий
 - Вкусовые луковицы (ротовая полость)
 - Эпидермис кожи (включая тактильные рецепторы)
 - Слуховые плакоды → перепончатый лабиринт (улитка, полукружные каналы)
- **Нейроэктодерма (из нервной трубки):**
 - Глазные пузыри → сетчатка, пигментный эпителий
 - ЦНС (таламус, кора — конечные центры анализаторов)

2. МЕЗОДЕРМА

- **Параксиальная и латеральная мезодерма:**
 - Мезенхима → склера, сосудистая оболочка глаза (частично), костный лабиринт, барабанная полость
 - Соединительная ткань кожи, дерма, рецепторное окружение тактильных телец

У млекопитающих **значительная часть мезенхимы головы** (включая глаз и ухо) происходит **не из мезодермы, а из нервного гребня.**

3. НЕРВНЫЙ ГРЕБЕНЬ (производная нейроэктодермы, но мигрирует как мезенхима)

Клетки нервного гребня дают начало:

- Меланоцитам радужки и сетчатки
- Хрящам ушной раковины
- Слуховым косточкам (**молоточек, наковальня** - из 1-й эмбриональной жаберной дуги; **стремя** — из 2-й)
- Части соединительной ткани глаза и кожи области лицевого черепа
- Ганглиям черепных нервов (V, VII, IX, X) — периферическое звено чувствительности.