# ОРГАНЫ ЧУВСТВ

# Общая морфофункциональная характеристика и классификация

Под сенсорной системой понимают совокупность органов и структур. Обеспечивающих восприятие различных раздражителей, действующих на организм; преобразование и кодирование внешней энергии в нервный импульс, передачу по нервным путям в подкорковые и кор­довые центры, где происходят анализ поступившей информации и формирование субъективных ощущений. Сенсорная система - это анализаторы внешней и внутренней среды, которые обеспечивают адап­тацию организма к конкретным условиям.

Соответственно в каждом анализаторе различают 3 части: *перифери­ческую (рецепторную), промежуточную* и *центральную.*

*Периферическая часть* представлена органами, в которых находятся спе­циализированные рецепторные клетки. По специфичности восприятия сти­мулов различают механорецепторы (рецепторы органа слуха, равнове­сия, тактильные рецепторы кожи, рецепторы аппарата движения, барорецепторы), хеморецепторы (органов вкуса, обоняния, сосудистые интерорецепторы), фоторецепторы (сетчатки глаза), терморецепторы (кожи, внутренних органов), болевые рецепторы.

*Рецепторные клетки* периферического отдела анализаторов являются составной частью органов чувств (глаз, ухо и др.) и органов, выполняющих в основном не­сенсорные функции (нос, язык и др.).

*Промежуточная (проводниковая)* часть сенсорной системы представляет собой цепь вставочных нейронов, по которым нервный импульс от рецепторных клеток передается к корковым центрам. На этом пути могут быть промежуточные, подкор­ковые, центры, где происходят обработка афферентной информации и переключе­ние ее на эфферентные центры.

*Центральная часть* сенсорной системы представлена участками коры больших полушарий. В центре осуществляются анализ поступившей информации, формиро­вание субъективных ощущений. Здесь информация может быть заложена в долго­временную память или переключена на эфферентные пути.

**Классификация органов чувств**. В зависимости от строения и функции рецепторной части органы чувств делятся на три типа.

К первому типу относятся органы чувств, у которых рецепторами являются специализированные *нейросенсорные клетки* (орган зрения, орган обоняния), преобразующие внешнюю энергию в нервный импульс.

Ко второму типу относятся органы чувств, у которых рецепторами являются не нервные, а эпителиальные клетки *(сенсоэпителиальные ).* От них преобразованное раздражение передается дендритам чувствительных нейро­нов, которые воспринимают возбуждение сенсоэпителиальных клеток и порождают нервный импульс (органы слуха, равновесия, вкуса).

К третьему типу с невыраженной анатомически органной формой относятся проприоцептивная (скелетно-мышечная) кожная и висцеральная сенсорные системы. Периферические отделы в них представлены различными инкапсулированными и неинкапсулированными рецепторами.

# Орган вкуса

Орган вкуса - периферическая часть вкусового ана­лизатора представлен рецепторными эпителиальными клетками во *вкусовых почках*. Они воспринимают вкусовые (пищевые и непищевые) раздражения, генерируют и передают рецепторный потенциал аф­ферентным нервным окончаниям, в которых появляются нервные импуль­сы. Информация поступает в подкорковые и корковые центры. При участии сенсорной системы обеспечиваются также некоторые вегетативные реакции (отделение секрета слюнных желез, желудочного сока и др.), поведенчес­кие реакции на поиск пищи и т.п. Вкусовые почки располагаются в много­слойном плоском эпителии боковых стенок желобоватых, листовидных и грибовидных сосочков языка человека. У детей, а иногда и у взрос­лых вкусовые почки могут находиться на губах, задней стенке глотки, неб­ных дужек, наружной и внутренней поверхностях надгортанника. Количе­ство вкусовых почек у человека достигает 2000.

**Развитие.** Источник развития клеток вкусовых почек - эмб­риональный многослойный эпителий сосочков. Он подвергается дифференцировке под индуцирующим воздействием окончаний нервных волокон язычного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Таким образом, иннер­вация вкусовых почек появляется одновременно с возникновением их за­чатков.

**Строение.** Каждая вкусовая почка имеет эллипсоидную форму и зани­мает всю толщу многослойного эпителиального пласта сосочка. Она состо­ит из плотно прилежащих друг к другу 40-60 клеток, среди которых разли­чают 5 видов клеток: *сенсоэпителиальныв* («светлые» узкие и «светлые» ци­линдрические), *«темные» поддерживающие, базальные малодифференцированные* и *периферические (перигеммальные).*

От подлежащей соединительной ткани вкусовая почка отделяется базальной мембраной. Вершина почки сообщается с поверхностью языка при помощи *вкусовой поры*. Вкусовая пора ведет в небольшое углубление между поверхностными эпителиальными клетками сосочков - *вкусовую ямку*.

*Сенсоэпителиальные клетки.* Светлые узкие сенсоэпителиальные клетки содержат в базальной части светлое ядро, вокруг которого располагаются митохондрии, органеллы синтеза, первичные и вторичные лизосомы. Вер­шина клеток снабжена «букетом» микроворсинок, являющихся адсорбента­ми вкусовых раздражителей. На цитолемме базальной части клеток берут начало дендриты чувствительных нейронов. Светлые цилиндрические сен­соэпителиальные клетки подобны светлым узким клеткам. Между микровор­синками во вкусовой ямке находится электронно-плотное вещество с вы­сокой активностью фосфатаз и значительным содержанием рецепторного белка и гликопротеидов, которое играет роль адсорбента для вкусовых ве­ществ, попадающих на поверхность языка. Энергия внешнего воздействия трансформируется в рецепторный потенциал. Под его влиянием из рецептирующей клетки выделяется медиатор, который, действуя на нервное окончание сенсорного нейрона, вызывает в нем генерацию нервного им­пульса. Нервный импульс передается далее в промежуточную часть анали­затора.

Во вкусовых почках передней части языка обнаружен сладкочувствительный рецепторный белок, задней части - горькочувствительный. Вкусо­вые вещества адсорбируются на примембранном слое цитолеммы микровор­синок, в которую вмонтированы специфические рецепторные белки. Одна и та же вкусовая клетка способна воспринимать несколько вкусовых раздражений. При адсорбции воздействующих молекул происходят конформационные изменения рецепторных белковых молекул, которые приводят к локальному изменению проницаемости мембран вкусового сенсорного эпителиоцита и генерации потенциала. Этот процесс имеет сходство с процес­сом в холинергических синапсах, хотя допускается участие и других меди­аторов.

В каждую вкусовую почку входит и разветвляется около 50 афферент­ных нервных волокон, формирующих синапсы с базальными отделами ре­цепторных клеток. На одной рецепторной клетке могут быть окончания нескольких нервных волокон, а одно волокно кабельного типа может иннервировать несколько вкусовых почек. В формировании вкусовых ощуще­ний принимают участие неспецифические афферентные окончания (так­тильные, болевые, температурные), имеющиеся в слизистой оболочке ро­товой полости, глотке, возбуждение которых добавляет окраску вкусовых ощущений («острый вкус перца» и др.).

*Поддерживающие эпителиоциты* отличаются наличием овального ядра с большим количеством гетерохроматина, распо­ложенного в базальной части клетки. В цитоплазме этих клеток много митохондрий, мембран шЭПС и свободных ри­босом. Около аппарата Гольджи встречаются гранулы, содержащие ГАГ. На вершине клеток имеются микроворсинки.

*Базальные малодифференцированные клетки* характеризуются небольшим объемом цитоплазмы вокруг ядра и слабым развитием органелл. В этих клет­ках выявляются фигуры митоза. Базальные клетки в отличие от сенсоэпителиальных и поддерживающих клеток никогда не достигают поверхности эпителиального слоя. Из этих клеток, видимо, развиваются поддерживающие и сенсоэпителиальные клетки.

*Периферические (перигеммальные) клетки* имеют серповидную форму, содержат мало органелл, но в них много микротрубочек и нервных оконча­ний.

Промежуточная часть вкусового анализатора. Централь­ные отростки ганглиев лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов вступают в ствол головного мозга к *ядру одиночного пути,* где находится второй нейрон вкусового пути. Здесь может происходить переключение им­пульсов на эфферентные пути к мимической мускулатуре, слюнным желе­зам, к мышцам языка. Большая часть аксонов ядра одиночного пути дости­гает таламуса, где находится 3-й нейрон вкусового пути, аксоны которого заканчиваются на 4-м нейроне в коре большого мозга нижней части пост­центральной извилины (центральная часть вкусового анализа­тора). Здесь формируются вкусовые ощущения.

**Регенерация.** Сенсорные и поддерживающие эпителиоциты вкусовой почки непрерывно обновляются. Продолжительность их жизни примерно 10 сут. При разрушении вкусовых сенсорных эпителиоцитов нейроэпителиальные синапсы прерываются и вновь образуются на новых клетках.

# Зрительная сенсорная система. Орган зрения

Глаз - орган зрения, представляющий собой *пери­ферическую часть зрительного анализатора,* в котором рецепторную функ­цию выполняют нейроны сетчатой оболочки.

**Развитие**. Глаз развивается из различных эмбриональных зачатков. Сетчатка и зрительный нерв формируются из нервной трубки путем образования сначала так называемых *глазных пузырьков,* сохраняющих связь с эмбриональным мозгом при помощи полых *глазных стебельков.* Пе­редняя часть глазного пузырька впячивается внутрь его полости, благодаря чему он приобретает форму двустенного глазного бокала. Часть эктодер­мы, расположенная напротив отверстия глазного бокала, утолщается, инвагинирует и отшнуровывается, давая начало зачатку *хрусталика.* Эктодер­ма претерпевает эти изменения под влиянием индукторов дифференцировок, образующихся в глазном пузырьке. Первоначально хрусталик имеет вид полого эпителиального пузырька. Затем клетки эпителия его задней стенки удлиняются и превращаются в так называемые *хрусталиковые волокна,* за­полняющие полость пузырька. В процессе развития внутренняя стенка глаз­ного бокала преобразуется в *сетчатку,* а наружная - в *пигментный слой сетчатки.* Из нейробластов внутрен-ней стенки глазного бокала образуются *колбочковые* и *палочковые фоторецепторные (нейросен-сорные) клетки* и дру­гие нейроны сетчатки. Развитие фоторецепторных элементов тесно связано с развитием *пигментного слоя сетчатки.* При этом диски будущих колбочковых и палочковых клеток развиваются сначала одинаково - путем образования складок плазматической мембраны и ресничек, затем часть эмбри­ональных колбочковых клеток претерпевает дополнительную дифференцировку, приводящую к замыканию дисков, отрыву их от плазмолеммы и пре­вращению в палочковые клетки. Образование дисков индуцируется витами­ном А. В его отсутствие они не развиваются, а у взрослых при продолжительной недостаточности витамина А диски разрушаются.

Стебелек глазного бокала пронизывается аксонами, образующимися в сетчатке ганглиозных клеток. Эти аксоны и формируют *зрительный нерв,* направляющийся в мозг. Из окружающей глазной бокал мезенхимы форми­руются *сосудистая оболочка* и *склера.* В передней части глаза склера перехо­дит в покрытую многослойным плоским эпителием прозрачную *роговицу.* Сосуды и мезенхима, проникающие на ранних стадиях развития внутрь глазного бокала, совместно с эмбриональной сетчаткой принимают учас­тие в образовании *стекловидного тела* и *радужки. Мышца радужки, суживающая зрачок,* развивается из краевого утолщения наружного и внутреннего листков глазного бокала, а *мышца, расширяющая зрачок, -* изнаружного листка. Таким образом, обе мышцы радужки по своему происхождению являются нейральными.

***Строение.* Глазное яблоко** состоит из 3 *оболочек. Наружная (фиб­розная) оболочка* глазного яблока, к которой прикрепля­ются наружные мышцы глаза, обеспечивает защитную функцию. В ней раз­личают передний прозрачный отдел - роговицу и задний непрозрачный отдел - *склеру. Средняя (сосудистая) оболочка* выпол­няет основную роль в обменных процессах. Она имеет 3 части: часть ра­дужки, часть цилиарного тела и собственно сосудистую - хориодею.

*Внутренняя, чувствительная оболочка глаза* - *сетчатка* - сенсорная, рецепторная часть зрительного анализа­тора, в которой происходят под воздействием света фотохимические превращения зрительных пигментов, фототрансдукция, изменение биоэлект­рической активности нейронов и передача информации о внешнем мире в подкорковые и корковые зрительные центры.

Оболочки глаза и их производные формируют *3 функциональных аппарата*: светопреломляю-щий/диоптрический (роговица, жидкость пе­редней и задней камер глаза, хрусталик и стекловидное тело), аккомодационный (радужка, реснич. тело с реснич. отростками), рецептор. аппарат (сетчатка).

**Наружная фиброзная оболочка - склера** - образована плотной оформленной волокнистой соединительной тканью, содержащей пучки коллагеновых волокон, между которыми находятся уплощенной формы фибробласты и отдельные эластические волокна. Пучки коллаге­новых волокон, истончаясь, переходят в собственное вещество роговицы.

**Роговица** занимает 1/16 площади фиброзной оболочки глаза и, выполняя защитную функцию, пропускает и преломляет световые лучи и является составной частью светопреломляющего аппарата глаза. Пластинки коллагеновых фибрилл, из которых состоит основная часть роговицы, имеют правильное расположе­ние, одинаковый показатель преломления с нервными ветвями и промежуточ­ной субстанцией, что вместе с хим. составом определяет ее прозрач­ность. В роговице 5 слоев: 1)передний много­слойный плоский неороговевающий эпителий; 2)переднюю пограничную мембрану (боуменову оболочку); 3)собственное вещество роговицы; 4)зад­нюю пограничную эластическую мембрану (десцеметову оболочку); 5)зад­ний эпителий («эндотелий»).

Клетки *переднего эпителия роговицы* плотно прилегают друг к другу, располагаются в 5 слоев, соединены десмосомами. Базальный слой расположен на боуменовой оболочке. Клетки базального слоя имеют при­зматическую форму и овальное ядро, расположенное близко к вершине клетки. К базальному слою примыкают 2-3слоя многогранных клеток. Их вытянутые в стороны отростки внедряются между соседними клетками эпителия, подобно крыльям. Ядра округлые. 2 поверхностных эпителиальных слоя состоят из резко уплощенных клеток. В эпителии много свободных нервных окончаний, обусловливающих высокую тактильную чувствитель­ность роговицы. Поверхность роговицы увлажнена секретом слезных и конъюнктивальных желез. Эпителий роговицы отличается высокой регенерационной способностью. Под эпителием роговицы - бесструктурная *передняя пограничная мембрана -* *боуменова оболочка* толщиной 6-9мкм. Это модифицированная гиалинизированная часть стромы, трудноотличима от последней и имеет тот же состав, что и собственное вещество роговицы. Граница между боуменовой оболочкой и эпителием хорошо выражена, сли­яние боуменовой оболочки со стромой происходит незаметно.

*Собственное вещество роговицы* - *строма* - состоит из тонких соединительнотканных пластинок, взаимопересекающихся под углом, но правильно чередующихся и расположенных параллельно поверхности роговицы. В пластинках и между ними - отростчатые плоские клетки, являющиеся разновидностями фибробластов. Пластинки состоят из параллельно расположенных пучков коллагеновых фибрилл диаметром 0,3-0,6мкм (по 1000 в каждой пластинке). Клет­ки и фибриллы погружены в аморфное вещество, богатое ГАГ, которое обеспечивает прозрач­ность собственного вещества роговицы. В области радужно-роговичного угла оно продолжается в непрозрачную наружную оболочку глаза - *склеру.* В строме нет кровеносных сосудов.

*Задняя пограничная пластинка* - *десцеметова оболочка* - толщиной 5-10мкм, представлена коллагеновыми волокнами диаметром 10нм, погруженными в аморфное вещество. Это стекловидная, сильно преломляющая свет мембрана. Она состоит из 2слоев: наружного - эластического, внутреннего - кутикулярного и является производным кле­ток заднего эпителия («эндотелия»). Свойствами десцеметовой оболочки являются прочность, резистентность к хим.агентам и расплавляющему действию гнойного экссудата при язвах роговицы. У лимба десцеметова оболочка, истончаясь и разволокняясь, переходит в трабекулы склеры.

*«Эндотелий», или задний эпителий* состоит из 1 слоя плоских полигональных низких призматических клеток. Он защи­щает строму роговицы от воздействия влаги передней камеры. Ядра округлые, ось параллель­на поверхности роговицы. На периферии «эндотелий» переходит на волокна трабекулярной сети.

*Передняя камера* образована роговицей (наружная стенка) и радужной оболочкой (задняя стенка), в области зрачка - передней капсулой хруста­лика. На периферии в углу передней камеры имеется камерный, или радужно-роговичный, угол с небольшим участком цилиарного тела. Этот угол граничит с дренажным аппаратом - шлеммовым каналом. Состояние камерного угла играет большую роль в обмене внутриглазной жидкости и в изменении внутриглазного давления.

*Трабекулярный аппарат* состоит из 2 частей: склерокорнеальной, зани­мающей большую часть трабекулярного аппарата, и второй - увеальной части, которая расположена с внутренней стороны и является собственно гребенчатой связкой. Склерокорнеальный отдел трабекулярного аппарата прикрепляется к склеральной шпоре, частично сливается с цилиарной мышцей. Склерокорнеальная часть трабекулярного аппарата состоит из сети переплетающихся трабекул, имеющих сложную структуру. В центре каждой трабекулы проходит коллагеновое волокно, обви­тое эластическими волокнами и покрытое снаружи футляром из стекловидной оболочки, являющейся продолжением десцеметовой оболочки. Между сложным переплетом корнеосклеральных волокон остаются отверстия - *фонтановы пространства,* выстланные «эндотелием», переходящим с задней поверхно­сти роговицы. Они направлены к стенке венозного *си­нуса склеры* - *шлеммова канала,* расположенного в нижнем отделе склерального желобка шириной 0,25см.

**Хрусталик -** это прозрачное двояковыпуклое тело, форма которого меняется во время аккомодации глаза к видению близких и отдаленных объектов. Вместе с роговицей и стекловидным телом хрусталик составляет основную светопреломляющую среду. Радиус кривизны 6-10мм, показатель преломления составляет 1,42. Он покрыт прозрачной капсулой толщиной 11-18мкм. Его передняя стенка, прилежащая к капсуле, состоит из однослойного плоского *эпителия хрус­талика*.

Хрусталик поддерживается с помощью волокон *ресничного пояс­ка*, образованного радиально расположенными пучками не­растяжимых волокон, прикрепленных к цилиарному телу и к капсуле хрусталика, благодаря чему сокращение мышц цилиарного тела передается хрусталику.

**Стекловидное тело** - это прозрачная масса желеобразного вещества, заполняющего полость между хрусталиком и сетчаткой. На фик­сированных препаратах стекловидное тело имеет сетчатое строение. На пе­риферии оно более плотное, чем в центре. Через стекловидное тело прохо­дит канал - остаток эмбриональной сосудистой системы глаза - от сосоч­ка сетчатки до задней поверхности хрусталика. Показатель преломления равен 1,33.

**Аккомодационный аппарат глаза** (радужка, ресничное тело с реснич­ным пояском) обеспечивает изменение формы и преломляющей силы хру­сталика, фокусировку изображения на сетчатке, а также приспособление глаза к интенсивности освещения.

**Радужка**. Представляет собой дисковидное образование с отверсти­ем изменчивой величины (зрачок) в центре. Она является производным сосудистой (в основном) и сетчатой оболочек. Сзади радужка покрыта пиг­ментным эпителием сетчатой оболочки. Расположена между роговицей и хрусталиком на границе между передней и задней камерами глаза. Край радужки, соединяющий ее с цилиарным телом, называется цилиарным краем. Строма радужки состоит из рыхлой волокнистой соединитель­ной ткани, богатой пигментными клетками. Здесь располагаются гладкие миоциты, образующие мышцы, суживающие или расширяющие зрачок.

В радужке различают 5 слоев: *передний эпителий,* покрывающий пере­днюю поверхность радужки, *наружный пограничный (бессосудистый) слой, сосудистый слой, внутренний пограничный слой* и *пигментный эпителий.*

Функция: роль диафрагмы глаза (с помощью двух мышц: суживающей и расши­ряющей зрачок).

**Ресничное тело**. Ресничное тело является производным сосудистой и сетчатой оболочек. Выполняет функцию фиксации хрусталика и изменения его кривизны, тем самым участвуя в акте аккомодации. На срезах цилиарное тело имеет вид треугольника, который своим основанием обращен в переднюю камеру глаза. Цилиарное тело подразделяется на 2 части: внутреннюю - *цилиарную корону* и наружную - *цилиарное кольцо*. От поверхности цилиарной короны отходят по направлению к хрусталику *цилиарные отрос­тки*, к которым прикрепляются волокна ресничного по­яска. Основная часть цилиарного тела, кроме отрос­тков, образована *ресничной,* или *цилиарной, мышцей*, играющей важную роль в аккомодации глаза. Она состоит из пучков гладких миоцитов, располагающихся в трех различных направлениях.

Цилиарное тело и его отростки покрыты *цилиарной частью сетчатки.* Последняя представ-лена слоем кубического интенсивно пигментированного эпите­лия. Эпителиальные клетки, покрываю-щие цилиарное тело и отростки, участвуют в синтезе водянистой влаги обеих камер глаза.

**Сосудистая оболочка** осуществляет питание пигментного эпителия и фоторецепторов, регулирует давление и температуру глазного яблока. Эта сосудистая ткань очень пигментирована, толщина ее в заднем поле 0,22-0,3мкм, а на периферии 0,1-0,15мкм. В ней различают *надсосудистую, сосудистую, сосудисто-капиллярную плас­тинки* и *базальный комплекс.*

*Базальный комплекс* - *мембрана Бруха -* очень тонкая пластинка (1-4мкм), рас­полагающаяся между сосудистой оболочкой и пигментным слоем (эпители­ем) сетчатки. В ней различают наружный коллагеновый слой с зоной тон­ких эластических волокон, являющихся продолжением волокон сосудисто-капиллярной пластинки; внутренний коллагеновый слой, волокнистый (фиброзный), более широкий; третий слой представлен базальной мембра­ной пигментного эпителия - кутикулярный.

**Рецепторный аппарат глаза** представлен зрительной частью сетчатки.

**Внутренняя чувствительная оболочка глазного яблока, сетчатка** состоит из *наружного пигментного слоя* и *внутреннего светочувствительного не­рвного*. Функционально выделяют заднюю большую зрительную часть сетчатки, меньшие части - цилиарную, покрывающую цилиарное тело и радужковую, покрывающую заднюю поверхность радужки. В заднем полюсе глаза находится желтоватого цвета *пятно* c небольшим углублением *– центральной ямкой.*

Свет входит в глаз через роговицу, жидкость передней камеры, хруста­лик, жидкость задней камеры, стекловидное тело и, пройдя через толщу всех слоев сетчатки, попадает на отростки фото-чувствительных нервных клеток, называемых палочками и колбочками, в наружных сегментах кото­рых начинаются физиологические процессы возбуждения, фототрансдукции. Т.е., сетчатка глаза человека относится к типу инвертированных органов, т.е. таких, в которых фоторецепторы направле­ны от света и образуют самые глубокие слои сетчатки, обращенные к слою пигментного эпителия.

Сетчатка состоит из 3 типов радиально расположенных нейронов и двух слоёв синапсов.1й тип нейронов, расположенных наружно - это *фоторецепторные нейроны* (палочковые и колбочковые), 2й тип - *биполярные нейроны,* осуществляющие контакты между первым и третьим ти­пом, 3й тип - *ганглионарные нейроны.* Также есть нейроны, осуществляющие и горизонтальные связи, - горизон-тальные клетки и амакриновые клетки. *Наружный нуклеарный слой* содержит тела фоторецепторных нейронов, *внутренний нуклеарный слой -* тела биполярных, гори­зонтальных и амакриновых клеток, а *слой ганглиозных клеток -* тела ганглиозных и перемещенных амакриновых клеток.

В сетчатке выделяют также *наружную пограничную мембрану,* которая состоит из множества описанных выше синаптических комплексов, распо­ложенных между клетками Мюллера и фоторецепторами; слой *нервных во­локон,* который состоит из аксонов ганглиозных клеток. Они не содержат миелина и не имеют шванновских оболочек, что обеспечивает их прозрачность. *Внутренняя пограничная* мембрана пред­ставлена окончаниями отростков мюллеровых клеток и их базальными мем­бранами. Кнутри от центральной ямки имеется зона длиной 1,7мм, в которой отсутствуют фоторецепторы сетчатки - слепое пятно, а аксоны ганглиозных нейроцитов формируют зрительный нерв. Последний при выходе из сетчатки через решетчатую пластинку склеры виден как диск зрительного нерва с приподнятыми в виде валика кра­ями и небольшим углублением в центре.

*Зрительный нерв* является промежуточной частью зрительного анализатора. По нему информация о внешнем мире передается от сетчатки в центральные отделы зрительной системы. Впереди турецкого седла и воронки гипофиза волокна зритель­ного нерва образуют *перекрест,* где волокна, идущие от носовой полови­ны сетчатки, перекрещиваются, а идущие от вилочной части сетчатки не перекре­щиваются. Далее в составе *зрительного тракта* перекрещенные и неперекрещенные нервные волокна направляются в *латеральное коленчатое тело* промежуточного мозга соответствующей гемисферы (подкорковые зрительные центры) и верхние холмики крыши среднего мозга. В латеральном коленчатом теле аксоны нейроцитов третьего нейрона заканчиваются и контактируют со следующим нейроном, аксоны которого, проходя под чечевицеобразную часть внутренней капсулы, формируют зрительную лучистость, направляются в *затылочную долю,* зритель­ные центры, располагающиеся в области шпорной борозды и в экстрастриарные зоны.

**Вспомогательный аппарат глаза**: *глазные мышцы, веки и слезный аппарат.*

**Глазные мышцы**: поперечно-полосатые (исчерченны­е) мышечные волокна.

**Веки**. В них различают переднюю кожную поверхность и заднюю - конъюнктиву, которая продолжается в конъюнктиву глаза, покрытую многослойным эпителием. Внутри века, ближе к его задней поверхности, располагается *тарзальная пластинка,* состоящая из плотной волокнистой соединительной ткани. Ближе к передней поверхнос­ти в толще век залегает *кольцевая мышца.* Между пучками мышцы распола­гается прослойка рыхлой волокнистой соединительной ткани. В этой про­слойке оканчивается часть сухожильных волокон мышцы, поднимающей верхнее веко. Другая часть сухожильных волокон этой мышцы прикрепляет­ся прямо к проксимальному краю тарзальной пла­стинки. Наружная поверхность покрыта тонкой кожей, состоящей из тон­кого многослойного плоского ороговевающего эпителия и рыхлой соеди­нительной ткани, в которой залегают волосяные эпителиальные влагалища коротких пушковых волос, а также ресниц. В соединительной ткани кожи находятся мелкие трубчатые *мерокриновые потовые железы.* Около волосяных фолликулов встречаются *апокриновые потовые железы.* В воронку корня ресницы открываются мелкие *простые раз­ветвленные сальные железы.* Вдоль внутренней поверхности века, покрытой конъюнктивой, располагаются 20-30 особого вида *простых развет­вленных трубчато-альвеолярных голокриновых (мейбомиевых) желез* (в верхнем веке их больше, чем в нижнем), вырабатывающих сальный секрет. Над ними и в области свода лежат мелкие *слезные железы.* Центральная часть века на всем его протяжении состоит из плотной волокнистой соединитель­ной ткани и пучков исчерченной мышечной ткани, ориентированных по вертикали, а вокруг глазной щели кольцевая мышца. Сокращения этих мышц обеспечивают смыка­ние век, а также смазывание передней поверхности глазного яблока слез­ной жидкостью и липидным секретом желез. Конъюнктива - тонкая соединительнотканная пластинка с многослой­ным плоским неороговевающим эпителием, которая покрывает заднюю по­верхность век и переднюю часть глазного яблока.

**Слезный аппарат глаза.** Он состоит из слезопродуцирующей *слезной же­лезы* и слезоотводящих путей - *слезное мясцо, слезные канальцы, слезный мешок* и *слезно-носовой канал.*

**Возрастные изменения.** С возрастом ослабляется функция всех аппаратов глаза. В связи с изменением общего метаболизма в организме в хрустали­ке и роговице часто происходят уплотнение межклеточного вещества и по­мутнение, которое практически необратимо. У пожилых людей откладыва­ются липиды в роговице и склере, что обусловливает их потемнение. Утра­чивается эластичность хрусталика, и ограничивается его аккомодационная возможность. Склеротические процессы в сосудистой системе глаза наруша­ют трофику тканей, особенно сетчатки, что приводит к изменению струк­туры и функции рецепторного аппарата.

# Орган слуха и равновесия

*Периферическая часть статоакустической системы,* или *преддверно-улитковый орган*, - *наружное, среднее* и *внутреннее ухо,* осуществляющие восприятие звуковых, гравитационных и вибрационных сти­мулов, линейных и угловых ускорений. Рецепторные клетки (волосковые сенсорные эпителиоциты) представлены в органе слуха - в *спиральном органе улитки,* а в органе равновесия - в *пятнах двух мешочков* (эллиптического и сферического) и в трех *ампулярных гребешках* полукружных каналов.

***Наружное ухо*** включает *ушную раковину, наружный слух. проход* и *барабанную перепонку.*

*Ушная раковина* состоит из тонкой пластинки эластического хряща, покрытой кожей с немногочисленными тонкими волосами и сальными железами. Потовых желез в ее составе мало.

*Наружный слуховой проход* образован хрящом, являющимся продолже­нием эластического хряща раковины, и костной частью. Поверхность про­хода покрыта тонкой кожей, содержащей волосы и связанные с ними саль­ные железы. Глубже сальных желез расположены трубчатые *церуминозные железы*, выделяющие ушную серу. Их протоки откры­ваются самостоятельно на поверхности слухо-вого прохода или в выводные протоки сальных желез. Церуминозные железы располагаются нерав-номер­но по ходу слуховой трубы: во внутренних 2/3 они имеются лишь в коже верхней части трубы.

*Барабанная перепонка* овальной, слегка вогнутой формы. Одна из слухо­вых косточек среднего уха - *молоточек* - сращена с помощью своей руч­ки с внутренней поверхностью барабанной перепонки. От молоточка к ба­рабанной перепонке проходят кровеносные сосуды и нервы. Барабанная пе­репонка в средней части состоит из 2 слоев, образованных пучками коллагеновых и эластических волокон и залегающими между ними фибробластами. Волокна наружного слоя расположены радиально, а внутреннего - циркулярно. В верхней части барабанной перепонки количество коллагеновых волокон уменьшается. На наружной ее поверхности располагается очень тонким слоем (50-60мкм) *эпидермис,* на внутренней поверхности, обращенной в среднее ухо, - *слизистая оболочка* толщиной около 20-40мкм, покрытая однослойным плоским эпителием.

***Среднее ухо*** состоит из барабанной полости, слуховых косточек и слу­ховой трубы.

*Барабанная полость* - уплощенное пространство, покрытое од­нослойным плоским эпителием, местами переходящим в кубический или цилиндрический эпителий. На медиальной стенке барабанной полости име­ются два отверстия, или «окна». Первое - *овальное окно.* В нем располагает­ся основание *стремечка,* которое удерживается с помощью тонкой связки по окружности окна. Овальное окно отделяет барабанную полость от *вести­булярной лестницы* улитки. Второе окно *круглое,* находится несколько поза­ди овального. Оно закрыто волокнистой мембраной. Круглое окно отделяет барабанную полость от *барабанной лестницы* улитки.

Слуховые косточки - *молоточек, наковальня, стремечко* как си­стема рычагов передают колебания барабанной перепонки наружного уха к овальному окну, от которого начинается *вестибулярная лестница* внутрен­него уха.

*Слуховая труба*, соединяющая барабанную полость с носовой час­тью глотки, имеет хорошо выраженный просвет диаметром 1-2 мм. В обла­сти, прилежащей к барабанной полости, слуховая труба окружена костной стенкой, а ближе к глотке содержит островки гиалинового хряща. Просвет трубы выстлан многорядным призматическим реснитчатым эпителием. В нем имеются бокаловидные железистые клетки. На поверхности эпителия откры­ваются протоки слизистых желез. Через слуховую трубу регулируется давле­ние воздуха в барабанной полости среднего уха.

***Внутреннее ухо*** состоит из *костного лабиринта* и расположенного в нем *перепончатого лабиринта,* в котором находятся рецепторные клетки - волосковые сенсорные эпителиоциты органа слуха и равновесия. Они расположены в определенных участках перепончатого лабиринта: слуховые рецепторные клетки - в *спиральном* органе улитки, а рецепторные клетки орга­на равновесия - в *эллиптическом* и *сферическом мешочках* и *ампулярных гре­бешках* полукружных каналов.

**Развитие внутреннего уха.** У эмбриона человека перепончатый лабиринт развивается путем впячивания в подлежащую эмбриональную соединитель­ную ткань эктодермы, которая затем замыкается и образует так называе­мый *слуховой пузырек*. Он располагается вблизи первой жаберной щели по обеим сторонам закладки продолговатого мозга. Слуховой пузырек состоит из многорядного эпителия, который секретирует эндолимфу, за­полняющую просвет пузырька. Одновременно слуховой пузырек контакти­рует с эмбриональным *слуховым нервным ганглием,* который вскоре делится на 2 части - *ганглий преддверия* и *ганглий улитки.* В процессе дальнейшего развития пузырек меняет свою форму, перетягиваясь на две части: первая - вестибулярная - превращается в *эллиптический мешочек - утрикулюс* с полукружными каналами и их ампулами, вторая образует *сфе­рический мешочек* - *саккулюс* и закладку улиткового канала. Улит­ковый канал постепенно растет, завитки его увеличиваются, и он отделя­ется от эллиптического мешочка. На месте прилегания слухового ганглия к слуховому пузырьку стенка последнего утолщается. Волосковые сенсорные и поддерживающие эпителиоциты органа слуха и равновесия обнаружива­ются уже у эмбрионов длиной 15-18,5мм. Улитковый канал вместе со спиральным органом развивается в виде трубки, которая впячивается в завит­ки костной улитки. Из эпителия базальной стенки перепончатого канала развивается *спиральной орган,* содержащий рецепторные слуховые клетки. В это же время происходит образование синапсов между чувствительными клетками лабиринта и периферическими отростками клеток вестибулярно­го и улиткового ганглиев. Одновременно развиваются и перилимфатические полости. В улитке эмбриона длиной 43мм имеется перилимфатическая полость барабанной лестницы, а у эмбрионов длиной 50мм - и вестибулярная перилимфати­ческая лестница. Несколько позднее происходят процессы окостенения и формирования костного лабиринта улитки и полукружных каналов.

**Улитковый канал.** Восприятие звуков осуществляется в *спиральном органе,* расположенном по всей длине улиткового канала перепончатого лабиринта. Улитковый ка­нал представляет собой спиральный слепо заканчивающийся мешок дли­ной 3,5см, заполненный *эндолимфой* и окруженный снаружи *перилимфой.* Улитковый канал и окружающие его заполненные перилимфой полости ба­рабанной и вестибулярной лестницы в свою очередь заключены в костную улитку, образующую у человека 2 1/2 завитка вокруг центрального костного стержня.

Улитковый канал на поперечном срезе имеет форму треугольника, стороны которого образо-ваны *вестибулярной мембраной*, *сосудистой полоской,* лежащей на наружной стенке костной улит-ки, и *базилярной пластинкой. Вестибулярная мембрана* обра­зует верхнемедиальную стенку канала. Она представляет собой тон­кофибриллярную соединительнотканную пластинку, покрытую однослой­ным плоским эпителием, обращенным к эндолимфе, и эндотелием, обращенным к перилимфе.

Наружная стенка образована *сосудистой полоской*, расположенной на *спиральной связке*. Эпителий много­рядный состоит из плоских базальных светлых клеток и высоких отростчатых призматических темных клеток с множеством митохондрий. Митохондрии клеток отличаются очень высокой активностью окислитель­ных ферментов. Между клетками идут гемокапилляры. Предполагают, что клетки сосудистой полоски продуцируют эндолимфу, которая играет большую роль в трофике спирального органа.

Нижняя, базилярная, пластинка, на которой располагается спиральный орган, построена наиболее сложно. С внутренней стороны она прикрепляется к спиральной костной пластинке в том месте, где ее надкостница - лимб делится на 2 части: верхнюю - *вестибуляр­ную губу* и нижнюю - *барабанную губу.* Последняя переходит в базилярную пластинку, которая на противоположной стороне прикрепляется к *спираль­ной связке.*

Базилярная пластинка представляет собой соединительнотканную пла­стинку, которая в виде спирали тянется вдоль всего улиткового канала. На стороне, обращенной к спиральному органу, она покрыта *базальной мемб­раной эпителия* этого органа. В основе базилярной пластинки лежат тонкие коллагеновые волокна («струны»), которые тянутся в виде непрерывного радиального пучка от спиральной костной пластинки до спиральной связ­ки, выступающих в полость костного канала улитки. Характерно, что длина волокон неодинакова по всей длине улиткового канала. Более длинные (око­ло 505 мкм) волокна находятся на вершине улитки, короткие (105мкм) - в ее основании. Располагаются волокна в гомогенном основном веществе. Волокна состоят из тонких фибрилл диаметром около 30 нм, анастомозирующих между собой с помощью еще более тонких пучков. Со стороны барабанной лестницы базилярная пластинка покрыта слоем плос­ких клеток мезенхимной природы (эндотелием).

Поверхность спирального *лимба* покрыта плоским эпителием. Его клет­ки обладают способностью к секреции. Выстилка *спиральной бороздки* представлена несколькими рядами крупных плоских полигональных клеток, которые непосредственно переходят в поддерживающие эпителиоциты, примыкающие к внутренним волосковым клеткам спирального органа.

*Покровная, или текториальная, мембрана* имеет связь с эпителием вестибулярной губы. Она представляет собой лентовидную пла­стинку желеобразной консистенции, которая тянется в виде спирали по всей длине спирального органа, располагаясь над вершинами его волосковых клеток. Эта пластинка состоит из тонких радиально направленных коллагеновых волокон. Между волокнами находится прозрачное склеивающее вещество, содержащее ГАГ.

**Спиральный,** или **кортиев,** орган расположен на базилярной пластинке перепончатого лабиринта улитки. Это эпителиальное образование повторя­ет ход улитки. Его площадь расширяется от базального завитка улитки к апикальному. Состоит из 2 групп клеток - *сенсоэпителиальных* и *поддер­живающих.* Каждая из этих групп клеток подразделяется на *внутренние* и *на­ружные*. Эти 2 группы разделяет *туннель.*

*Внутренние сенсоэпителиальные клетки* имеют кувшинообразную форму с расширенной базальной и ис­кривленной апикальной частями, лежат в один ряд на поддерживающих *внутренних фаланговых эпителиоцитах*. Их общее количество у человека достигает 3500. На апикальной поверхности имеется ретикулярная пластинка, на которой расположены от 30 до 60 коротких микро-ворсинок - *стереоцилий*. В базальной и апикальной частях клеток имеются скопления митохондрий, элементы гл- и шЭПС, актиновые и миозиновые миофиламенты. Наружная поверхность базальной половины клетки покры­та сетью афферентных и эфферентных нервных окончаний.

*Наружные сенсоэпителиальные клетки* имеют цилиндрическую форму, лежат в 3-5 рядов на вдавлениях поддер­живающих наружных *фаланговых эпителиоцитов*. Общее количество наружных эпителиальных клеток у человека может достигать 12000-20000. Они, как и *внутренние клетки,* имеют на своей апикальной поверхности *кутикулярную пластинку* со стереоцилиями, которые образуют щеточку из нескольких рядов в виде буквы V. Стереоцилий наружных волосковых клеток своими вершинами прикасают­ся к внутренней поверхности текториальной мембраны. Стереоцилий содер­жат многочисленные плотно упакованные фибриллы, имеющие в своем составе сократительные белки (актин и миозин), благодаря чему после на­клона они вновь принимают исходное вертикальное положение.

Цитоплазма сенсорных эпителиоцитов богата окислительными фермен­тами. Наружные сенсорные эпителиоциты содержат большой запас глико­гена, а их стереоцилий богаты ферментами, в том числе ацетилхолинэстеразой. Активность ферментов и других химических веществ при непродол­жительных звуковых воздействиях возрастает, а при длительных снижается. Наружные сенсорные эпителиоциты значительно чувствительнее к звукам большей интенсивности, чем внутренние. Высокие звуки раздражают толь­ко волосковые клетки, расположенные в нижних завитках улитки, а низ­кие звуки - волосковые клетки вершины улитки.

Во время звукового воздействия на барабанную перепонку ее колеба­ния передаются на молоточек, наковальню и стремечко, а далее через овальное окно на перилимфу, базилярную и текториальную мембраны. Это движение строго соответствует частоте и интенсивности звуков. При этом происходят отклонение стереоцилий и возбуждение рецепторных клеток. Все это приводит к возникновению рецепторного потенциала (микрофонный эффект). Афферентная информация по слуховому нерву передается в цент­ральные части слухового анализатора.

**Поддерживающие эпителиоциты** спирального органа в отличие от сенсор­ных своими основаниями непосредственно располагаются на базальной мем­бране. В их цитоплазме обнаруживаются тонофибриллы. *Внутренние фаланговые эпителиоциты,* лежащие под внутренними сенсоэпителиальными клет­ками, связаны между собой плотными и щелевидными контактами. На апи­кальной поверхности имеются тонкие пальцевидные отростки (фаланги). Эти­ми отростками вершины рецепторных клеток отделены друг от друга.

В спиральном органе также есть *внутренние* и *наружные столбовые эпителиоциты*. На месте своего соприкосновения они сходятся под острым углом друг к другу и образуют правильный треугольный канал - *туннель,* заполнен­ный эндолимфой. Туннель тянется по спирали вдоль всего спирально­го органа. Основания клеток-столбов прилежат друг к другу и располагаются на базальной мембране. Через туннель проходят безмиелиновые не­рвные волокна, идущие от нейронов спирального ганглия к сенсорным клеткам.

**Вестибулярная часть перепончатого лабиринта.** Это место расположения рецепторов органа равновесия. Она состоит из 2 мешочков - *эллипти­ческого, или маточки* и *сферического, или круглого*, со­общающихся при помощи узкого канала и связанных с 3 полукружны­ми каналами, локализующимися в костных каналах, расположенных в 3 взаимно перпендикулярных направлениях. Эти каналы на месте соединения их с эллиптическим мешочком имеют расширения - *ампулы.* В стенке пере­пончатого лабиринта в области эллиптического и сферического мешочков и ампул есть участки, содержащие чувствительные (сенсорные) клетки. В мешочках эти участки называются *пятнами,* или *макулами,* соответственно: *пятно эллиптического мешочка* и *пятно круглого мешочка*, а в ампулах - *гребешками,* или *кристами*. Стенка вестибулярной части перепончатого лабиринта состоит из од­нослойного плоского эпителия, за исключением области крист полукруж­ных каналов и макул, где он превращается в кубический и призматичес­кий.

**Пятна мешочков (макулы).** Эти пятна выстланы эпителием, расположен­ным на базальной мембране и состоящим из сенсорных и опорных клеток. Поверхность эпителия покрыта особой студенистой *отолитовой мембраной*, в которую включены состоящие из карбоната кальция кристаллы - *отолиты,* или *статоконии*.

Макула эллиптического мешочка - место восприятия линей­ных ускорений и земного притяжения (рецептор гравитации, связанный с изменением тонуса мышц, определяющих установку тела). Макула сфе­рического мешочка, являясь также рецептором гравитации, одновременно воспринимает и вибрационные колебания.

*Волосковые сенсорные клетки* непосредственно обращены своими вершинами, усеянными волосками, в полость лабиринта. Основание клетки контактирует с афферентными и эфферентными нервны­ми окончаниями. По строению волосковые клетки подразделяются на 2 типа. Клетки первого типа (грушевидные) отли­чаются округлым широким основанием, к которому примыкает нервное окончание, образующее вокруг него футляр в виде чаши. Клетки второ­го типа (столбчатые) имеют призматическую форму. К основанию клетки непосредственно примыкают точечные афферентные и эфферентные нервные окончания, образующие характерные синапсы. На наружной по­верхности этих клеток имеется *кутикула,* от которой отходят 60-80 непод­вижных волосков - *стереоцилии* длиной около 40мкм и одна подвижная ресничка - *киноцилия,* имеющая строение сократительной реснички. Круг­лое пятно человека содержит около 18000 рецепторных клеток, а оваль­ное - около 33000. Киноцилия всегда полярно располагается по отношению к пучку стереоцилий. При смещении стереоцилий в сторону киноцилии клетка возбуждается, а если движение направлено в противоположную сторону, происходит торможение клетки. В эпителии макул различно поля­ризованные клетки собираются в 4 группы, благодаря чему во время скольжения отолитовой мембраны стимулируется только определенная группа клеток, регулирующая тонус определенных мышц туловища; другая группа клеток в это время тормозится. Полученный через афферентные синапсы импульс передается через вестибулярный нерв в соответствующие части вестибулярного анализатора.

*Поддерживающие эпителиоциты*, располагаясь между сенсорными, отличаются темными овальными ядрами. Они имеют большое количество митохондрий. На их вершинах обнаруживается множе­ство тонких цитоплазматических микроворсинок.

**Ампулярные гребешки (кристы).** Они в виде поперечных складок нахо­дятся в каждом ампулярном расширении полукружного канала. Ампулярный гребешок выстлан сенсорными волосковыми и поддерживающими эпителиоцитами. Апикальная часть этих клеток окружена желатинообразным *про­зрачным куполом*, который имеет форму колокола, лишен­ного полости. Его длина достигает 1мм. Тонкое строение волосковых кле­ток и их иннервация сходны с сенсорными клетками мешочков. В функциональном отношении желатинозный купол - рецептор угло­вых ускорений. При движении головы или ускоренном вращении все­го тела купол легко меняет свое положение. Отклонение купола под вли­янием движения эндолимфы в полукружных каналах стимулирует волосковые клетки. Их возбуждение вызывает рефлекторный ответ той части скелетной мускулатуры, которая корригирует положение тела и движение глазных мышц.

# Орган обоняния

В обонятельном анализаторе 2системы- основная и вомероназальная, каждая из которых име-ет 3 части: перифе­рическую (органы обоняния), промежуточную, состоящую из проводников (аксоны нейросенсорных обонятельных клеток и нервных клеток обонятельных луковиц), и центральную, локализующуюся в гиппокампе коры больших полушарий для основной обонятельной системы.

*Основной орган обоняния*, являющийся периферичес­кой частью сенсорной системы, представлен ограниченным участком сли­зистой оболочки носа - *обонятельной областью,* покрывающей у человека верхнюю и отчасти среднюю раковины носовой полости, а также верхнюю часть носовой перегородки. Внешне обонятельная область отличается от респираторной части слизистой оболочки желтоватым цветом.

Периферической частью *вомероназальной,* или *дополнительной, обоня­тельной системы* является *вомероназальный (якобсонов) орган*. Он имеет вид парных эпителиальных трубок, замкнутых с одного конца и открывающихся другим концом в полость носа. У человека он расположен в соединительной ткани ос­нования передней трети носовой перегородки по обе ее стороны на грани­це между хрящом перегородки и сошником. Кроме якобсонова органа, вомероназальная система включает в себя вомероназальный нерв, терминаль­ный нерв и собственное представительство в переднем мозге - добавочную обонятельную луковицу.

Функции вомероназальной системы связаны с функциями половых органов (регуляция полового цикла и сексуального поведения) и эмоцио­нальной сферой.

**Развитие.** Основной орган обоняния имеет эктодермальное про­исхождение и развивается из *плакод -* утолщений передней части эктодер­мы головы. Из плакод формируются обонятельные ямки. У зародышей че­ловека на 4мес развития из элементов, составляющих стенки обоня­тельных ямок, образуются *поддерживающие эпителиоциты* и *нейросенсорные обонятельные клетки.* Аксоны обонятельных клеток, объединившись между собой, образуют в совокупности 20-40 нервных пучков, устремляющихся через отверстия в хрящевой закладке будущей решетчатой кости к обонятельным луковицам головного мозга. Здесь осуществляется синаптический контакт между терминалями аксонов и дендритами *митральных нейронов* обонятельных луковиц. Некоторые уча­стки эмбриональной обонятельной выстилки, погружаясь в подлежащую соединительную ткань, образуют *обонятельные железы.*

Вомероназальный орган формируется в виде парной закладки на 6нед развития из эпителия нижней части перего­родки носа. К 7нед завершается формирование полости вомероназального органа, а вомероназальный нерв соединяет его с добавоч­ной обонятельной луковицей. В вомероназальном органе плода 21нед развития имеются *опорные клетки* с ресничками и микроворсинками и *рецепторные клетки* с микроворсинками. Структурные особенности вомеро-назального органа указывают на его функциональную активность уже в перинатальном периоде.

**Строение.** Основной орган обоняния - периферическая часть обоня­тельного анализатора - состоит из пласта многорядного эпителия высотой 60-90мкм, в котором различают *обонятельные нейросенсорные* клетки, *под­держивающие* и *базальные* эпителиоциты. От подлежащей соединительной ткани они отделены хорошо выраженной базальной мемб­раной. Обращенная в носовую полость поверхность обонятельной выстилки покрыта слоем слизи.

*Рецепторные,* или *нейросенсорные, обонятельные* располагаются между поддерживающими эпителиоцитами и имеют короткий периферический отросток - дендрит и длинный центральный аксон. Их ядросодержащие части занимают срединное положение в толще обонятельной выстилки.

Обонятельных клеток у человека до 6 млн. Дистальные части периферических отростков обо-нятельных клеток заканчиваются харак­терными утолщениями - *обонятельными булавами*. Обоня­тельные булавы на своей округлой вершине несут до 10-12 подвиж­ных *обонятельных ресничек*.

Цитоплазма периферических отростков содержит митохондрии и вытя­нутые вдоль оси отростка микротрубочки диаметром до 20нм. Около ядра шЭПС. Реснички булав содержат продольно ориентированные фибриллы: 9пар периферических и 2центральных, отходящих от базальных телец. Обоня­тельные реснички подвижны и являются своеобразными антеннами для молекул пахучих веществ. Периферические отростки обонятельных клеток могут сокращаться под действием пахучих веществ. Ядра светлые с 1 или 2 крупными ядрышками. Базальная часть клетки продолжается в узкий аксон, который идет между опорными клетками. В соединительнотканном слое централь­ные отростки составляют пучки безмиелинового обонятельного нерва, ко­торые объединяются в 20-40 *обонятельных нитей* и через отверстия решетчатой кости направляются в *обонятельные луковицы.*

*Поддерживающие эпителиоциты* формируют многорядный эпителиальный пласт, в котором и располагаются обонятельные клетки. На апикальной поверхности поддерживающих эпителиоцитов имеются многочисленные микроворсинки длиной до 4мкм. Поддерживаю­щие эпителиоциты проявляют признаки апокриновой секреции и обладают высоким уровнем метаболизма. В цитоплазме ЭПС. Митохондрии - в апикальной части, где много гранул и вакуолей. Аппарат Гольджи над ядром. В цитоплазме содержится коричнево-желтый пигмент.

*Базальные эпителиоциты* находятся на базальной мембране и снабжены цитоплазматическими выростами, окружающими пучки центральных отростков обонятельных клеток. Цитоплазма их запол­нена рибосомами и не содержит тонофибрилл. Существует мнение, что базальные эпителиоциты служат источником регенерации рецепторных клеток.

Эпителий вомероназального органа состоит из рецепторной и респираторной частей. Рецепторная часть по строению сходна с обонятель­ным эпителием основного органа обоняния. Но обонятельные булавы рецепторных клеток вомероназального органа несут на своей поверхности не реснички, способные к активному движе­нию, а неподвижные микроворсинки.

Промежуточная, или проводниковая, часть основной обонятельной сенсорной системы начинается обонятельными безмиелиновыми нервными волокнами, которые объединяются в 20-40 нитевидных стволиков и через отверстия решетчатой кости направляются в *обонятельные луковицы*. Каждая обонятель­ная нить представляет собой безмиелиновое волокно, содержащее от 20 до 100 и более осевых цилиндров аксонов рецепторных клеток, погруженных в леммоциты. В *обонятельных луковицах* расположены вторые нейроны обоня­тельного анализатора. Это крупные нервные клетки, называемые *митраль­ными,* имеют синаптические контакты с несколькими тысячами аксонов нейросенсорных клеток одноименной, а частично и противоположной сто­роны. Обонятельные луковицы построены по типу коры больших полуша­рий головного мозга, имеют концентрически расположенные 6 слоев: 1слой обонятельных волокон, 2клубочковый, 3наружный сетевидный, 4слой тел митральных клеток, 5внутренний сетевидный, 6зернистый слой.

Промежуточная, или проводниковая, часть вомероназальной системы представлена безмиелиновыми волокнами вомероназального нерва, которые, подобно основным обонятельным волокнам, объединяются в нервные стволики, проходят через отверстия решетчатой кости и соединяются с *добавочной обонятельной луковицей,* которая распо­ложена в дорсомедиальной части основной обонятельной луковицы и име­ет сходное строение.

Центральный отдел обонятельной сенсорной системы локализуется в древней коре - в *гиппокампе* и в новой - *гиппокамповой извилине,* куда направляются аксоны митральных клеток *(обонятельный тракт).* Здесь происходит окончательный анализ обонятельной информации. Сенсорная обонятельная система через ретикулярную формацию связа­на с вегетативными центра-ми, чем и объясняются рефлексы с обонятель­ных рецепторов на пищеварительную и дых.системы.

**Обонятельные железы.** Врыхлой волокнистой ткани обоня­тельной области располагаются концевые отделы *трубчато-альвеолярных желез*, выделяющие секрет, который содержит мукопротеиды. Концевые отделы состоят из элементов двоякого рода: снаружи лежат бо­лее уплощенные клетки - *миоэпителиальные,* внутри - клетки, секретирующие по мерокриновому типу.

**Регенерация.** У млекопитающих в постнатальном онтогенезе обновление рецепторных обонятельных клеток происходит в течение 30сут. В конце жизненного цикла нейроны подвергаются деструкции. Малодифференциро­ванные нейроны базального слоя способны к митотическому делению, ли­шены отростков. В процессе их дифференцировки увеличивается объем кле­ток, появляются специализированный дендрит, растущий к поверхности, и аксон, растущий в сторону базальной мембраны. Клетки постепенно пе­ремещаются к поверхности, замещая погибшие нейроны. На дендрите фор­мируются специализированные структуры (микроворсинки и реснички).