

Э. ҚОДИРОВ

ГИСТОЛОГИЯ

Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта махсус таълим вазирлиги университет ва педагогика институтларининг биология факультетлари талабалари учун ўқув қўлланма сифатида тавсия қилган

Академик Ж. Ҳ. ҲАМИДОВнинг умумий таҳрири остида

ТОШКЕНТ «ЎҚИТУВЧИ» 1994

Маълумки, шу вақтгача «Гистология» курсидан дастур асосида дарслик ёзилган эмас. Шунингга назарда тутиб, ушбу қўлланмада умуртқалилардан амфибиялар, рептилиялар, қушлар ва сут эмизувчи ҳайвонлар тўқималарининг гистологик тузилишига оид маълумотлар замонавий усуллардан фойдаланиб, ҳозирги замон талабларига жавоб берадиган даражада ёритилган.

Қўлланма университетлар ва педагогика институтларининг биология факультетлари талабаларига мўлжалланган.

Тақризчилар: тиббиёт фанлари доктори, проф. **Е. К. Шишова** ва биология фанлари номзоди, доц. **М. А. Нишонбоева**

К 1907000000 — 167
353 (04) — 93 90—93

© «Ўқитувчи!» нашриёти, 1994.

ISBN 5—645—01657—2

СУЗ БОШИ

Маълумки, гистология фани университет ва педагогика институтларининг биология факультетларида умумий курс сифатида ўқитилади. Лекция ва амалий машғулотларда асосан умумий гистологияга доир материаллар ўрганилади. Кейинги йилларда гистология кенгроқ ўқитилишига талаб ва эҳтиёж тобора ортиб бормоқда. Чунки биология ва гистология билан алоқадор бўлган бошқа фанлар тўхтовсиз ривожланиб бормоқда. Шундай бўлгач, ўқув дастурини кенгайтириш, мазкур курсга ажратилган соатларни кўпайтириш зарурият бўлиб қолмоқда. Аммо шу вақтгача университетларда ва педагогика институтларида ўқитиладиган умумий гистология курси бўйича рус тилида ҳам, ўзбек тилида ҳам дарслик ёзилган эмас. Медицина ва ветеринария институтлари учун ёзилган дарсликлар асосан шу соҳага мўлжаллаб ёзилган. Университетлар ва педагогика институтларида эса гистология фанини асосан тўқималарнинг микроскопик ва ультрамикроскопик тузилишини вазифасига (функциясига) боғлаб ўрганиш билан бирга, ҳар бир тўқиманинг тарихий ва индивидуал ривожланишини ўрганишга кўпроқ аҳамият берилади. Буни умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар тўқимасининг тузилишини бир-бирига боғлаб ўрганган ҳолда тасвирлаб бериш мумкин. Шу мулоҳазаларга асосланиб янги дастур асосида университетлар ва педагогика институтларининг биология факультетларида ўзбек тилида таҳсил кўрадиган талабалар учун ушбу ўқув қўлланма ёзилди.

Қўлланмада асосан умумий гистологияга оид материаллар келтирилган бўлиб, умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонлар тўқимасининг микроскопик тузилиши, уларнинг вазифаси ва ривожланишига доир маълумотлар берилди. Ҳозирги замон гистологиясидаги қиёсий-гистологик ёндашишнинг аҳамияти имкони борича ёритилди. Бинобарин, унда келтирилган материаллар ва уларнинг назарий баёни бўлажак биологларни гистологиядан етарли билим билан таъминлайди.

Қўлланмани ёзишда рус ва ўзбек тилларида нашр қилинган гистологияга доир турли хил адабиётлардан, қўлланмалардан ҳамда кўп йиллик тажриба давомида кафедрада тўпланган материаллардан фойдаланилди. Унда умуртқасизлар шунингдек, умуртқалилардан — амфибиялар, рептилиялар, қушлар ва сут эмизувчи ҳайвонлар туқимасининг гистологик тузилишига оид маълумотлар ва уларнинг тасвирига доир расмлар берилди.

Мазкур қўлланма биринчи марта нашр этилаётганлиги сабабли унда айрим камчилик ва нуқсонлар бўлиши эҳтимолдан ҳоли эмас. Бинобарин, мазкур китоб ҳақидаги ўз фикр-мулоҳазалари ва истакларини билдирган ҳурматли ўртоқларга муаллиф миннатдорчилик билдиради.

БИРИНЧИ ҚИСМ

УМУМИЙ ГИСТОЛОГИЯ

1 606. ГИСТОЛОГИЯ ФАНИНИНГ МАВЗУИ ВА ВАЗИФАСИ

Маълумки, ҳайвонларнинг ҳам, одамнинг ҳам организми ҳужайралардан ва уларнинг йиғиндиси — тўқималардан таркиб топган. Ҳайвонлар билан одам танасидаги барча катта-кичик органлар ўзига хос ҳужайра ва шу ҳужайралардан ташкил топган тўқималардан тузилган. Шу жиҳатдан қараганда, тирик организмнинг энг кичик, яъни заррача қисми бу — ҳужайрадир. Ҳужайраларнинг тузилиши, яратилиши ва ривожланиш босқичларини, одатда, цитология¹ ўрганади. Тўқималарнинг тузилиши, ривожланишини, ҳаётий фаолиятини эса гистология² ўрганади. Бинобарин, «Гистология» фанининг мавзуи билан вазифаси унинг номидан ҳам англашилиб турибди. Антропология, анатомия, эмбриология, цитология каби фанлар қаторида гистология ҳам фундаментал морфологик фан бўлиб, унинг асосий предмети тирик материя ташкил топишида моддий асос бўлиб хизмат қиладиган тўқима — мураккаб биологик системадир. Университетларнинг биология факультетида ўтиладиган гистология предмети бу — гистология курси бўлиб, унда ҳайвонлар организми тўқималарининг тузилиши, ривожланиши, фаслияти ва эволюциясининг асосий хусусиятлари ўрганилади ва тадқиқ қилинади. Шу жиҳатдан қараганда, мазкур курсда гистологияни икки катта қисмга — умумий гистология билан хусусий гистологияга бўлиб ўрганиш мақсадга мувофиқ бўлади. Курс дастури ҳам ана шунини тақозо этади. Бинобарин, умумий гистологияда тўқималар тузилишининг умумий қонуниятлари, текшириш усуллари, гистология фанининг ривожланиш тарихи каби масалалар ўрганилади. Хусусий гистологияда эса ҳар қайси органнинг тўқималари микроскопик жиҳатдан алоҳида-алоҳида ўрганилади ва тадқиқ қилинади. Бу ҳам, албатта, шартли. Чунки тирик организм бир бутун бўлиб, унинг барча органлари бир-бири билан ўзаро узвий боғлиқ ҳолда яшайди. Бинобарин, гистологияни бўлиб ўрганишдан мақсад, **биринчидан**, методик жиҳати бўлса, **иккинчидан**, организмнинг ўзига хос қисмларини системага солиб ўрганишдир.

¹ Цитология — юнонча бўлиб, *cytos* — ҳужайра, *locos* — ён, таълимот тушунча деган маъноларни англатади. Ҳозирги замон тушунчада цитология — ҳужайралар ҳақидаги фан демакдир.

² Гистология — юнонча бўлиб, *histos* — тўқима, *logos* — фан, таълимот, тушунча деган маънони англатади.

Учинчидан, бу усул тўқималарни уларнинг эволюцияси жараёнида морфологик-қиёсий ўрганиш имконини беради.

Умуман олганда, гистология биология фанининг бир тармоғи бўлиб, у ҳам биологияга оид бир қатор соҳалар (эмбриология, иммунология ва ҳоказолар) билан бир қаторда ўқитиладиган ва тадқиқ қилинади. Айниқса кейинги йилларда ўрганишнинг мураккаб усуллари пайдо бўлиши бу боғланишнинг янада аниқлашиб, мустақкамланишига ёрдам берди.

Биобарин, гистологиядаги **конкрет тадқиқот объектлари**, шунингдек, мураккаб текшириш усуллари уни тармоқларга бўлиб ўрганишни тақозо этмоқда. Натижада гистологиянинг **гистохимия, гистофизиология, қиёсий гистология, экспериментал гистология, тасвирий гистология, эволюцион гистология, экологик гистология** каби соҳалари юзага келди.

Гистохимия (синоними гистологик химия) тўқималарнинг химиявий хоссаларини ўрганади. Бу бўлимда гистологик ва химиявий усуллар ёрдамида ҳужайра ва тўқималарнинг тузилиши, улардаги химиявий элементларнинг тақсимланиши ўрганилади. Гистохимиявий усулларнинг афзаллиги шундаки, ҳужайра ёки тўқималарнинг айрим моддалари, уларнинг тегишли группалари алоҳида-алоҳида бўйаб ўрганилади. Чунончи, агар ҳужайра ядросидаги ДНК миқдори аниқланадиган бўлса, уни ўзига хос бўёқ билан бўялади, бунда ҳужайранинг бошқа элементлари бўйялмайди. Натижада ДНК аниқ-равшан бўйялиб кўринади. Худди шунингдек, гистохимиявий усуллар ёрдамида оқсиллар, ферментлар, аминокислоталар, углеводлар, липидлар ва бошқаларни ҳам аниқлаш мумкин. Электрон микроскоп кашф этилиши билан ҳужайра ва тўқималарни текширишнинг электрон-гистохимиявий усули яратилди.

Гистофизиология ҳайвонлар ва одам ҳужайралари ва тўқималарининг микроскопик тузилишини уларнинг вазифасига боғлаб ўрганади. Чунки ҳозир гистологияда тўқималарнинг фақат микроскопик ёки ультрамикроскопик тузилишини ўрганмасдан, балки ҳар қайси тўқима, ҳужайра, органонд ва ҳужайра киритмаларининг оддий тузилиши, уларда содир бўладиган ҳар қандай ўзгариш физиологик вазифасига боғлаб ўрганилади. Шунга кўра, ҳар бир мутахассис гистофизиология билан шуғулланар экан, фақат тўқималар структурасинигина ўзлаштирмай, балки унда борадиган морфологик ўзгаришларни содир бўладиган физиологик жараёнларга боғлаб ўрганади.

Қиёсий гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, унинг асосий усули ҳар хил ҳайвонлар тўқимасининг ривожланишини, тузилиши ва функциясини қиёсий ўрганишдир. У тарихий тараққиёт даврида тўқималарнинг ривожланишини тадқиқ этувчи эволюцион гистология асосида таркиб топган. Биобарин, қиёсий гистология ҳозирги текшириш усуллари ёрдамида кўп ҳужайрали ҳайвонлар тўқималарининг эволюцион тараққиёти даврида таркибий ўзгаришларга учрашини, ҳужай-

ра ва оралиқ моддалардаги тўхтовсиз жараёнларни ва бу жараёнлар туфайли уларнинг такомиллашиб боришини ўрганади.

Маълумки, ҳужайра тубан ҳайвонларда анча содда тузилган бўлади. Умуртқалиларнинг яшаш шароити эволюцион тараққиёт даврида мураккаблашиб борган сари улар организмнинг тузилиши ҳам шунга мослашиб боради.

Натижада организмдаги бошқа морфологик-физиологик ўзгаришлар билан бирга тўқималар тузилишида ҳам такомиллашиб-мураккаблашиб жараёни содир бўлади. Шундай экан, қиёсий гистологияда тўқима ёки органларнинг микроскопик тузилиши худди шундай физиологик функцияни бажарувчи бошқа тўқима ёки органларга қиёслаб ўрганилади. Бинобарин, ҳужайралардаги эволюцион ривожланиш даврида содир бўладиган ўзгаришлар динамикаси шу йўл билан тадқиқ қилинади.

Экспериментал гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, ҳайвонларга экспериментал таъсир кўрсатиш натижасида улар тўқималарида бўладиган ўзгаришларни ўрганади. Экспериментал гистология патологик анатомия билан ҳам бирга иш олиб боради. Чунки организмга тушган ҳар қандай зоотоксинлар таъсирини ўрганиш шу организм ҳужайра ва оралиқ моддаларидаги патологик ҳодисаларни ўрганиш билан боғлиқдир.

Тасвирий гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, унинг асосий текшириш усули тўқималар тузилишини тасвирлаб беришдир.

Эволюцион гистология гистологиядаги йўналишлардан бири бўлиб, филогенез¹ жараёнида тўқималарнинг ривожланиш қонуниятларини ўрганади. Бу соҳада ватанимизда эволюцион гистологияга асос солган олим А. А. Заварзиннинг хизматлари катта. Заварзин ва унинг шогирдлари қисқичбақасимонлар, ҳашаротлар, моллюскалар ҳамда тубан умуртқалилар бириктирувчи тўқималарнинг яллиғланиш ўсmalarини ўрганиш бўйича тадқиқот ишлари олиб бордилар. Бу ишлар ҳайвонларнинг бир қатор гуруҳлари вакилларида бўладиган яллиғланиш ва регенератор жараёнларда ўзаро принципиал ўхшашлик борлигини кўрсатди.

Экологик гистология яшаш шароитининг ҳайвонлар организмга таъсири ва уларнинг атроф-муҳитга мослашиши билан боғлиқ ҳолда тўқималарнинг ўзига хос ривожланиши ҳамда тузилишини ўрганадиган бўлим.

Хулоса қилиб айтганда, гистология кўп ҳужайрали ҳайвонлар билан одам тўқималарини тадқиқ қилар экан, медицина,

¹ *Филогенез* (ёки *филогения*) — юнунча *phylt* — капила авлод, тур. *genesis* — келиб чиқиш, ривожланиш деган маъноларни аниглади. Биологияда Ер юзида ҳаёт пайда бўлгандан бошлаб сўтун органик формаларнинг тараққиёт жараёнини ифодалайди. Ҳайвон ва ўсимликларнинг алоҳида группаларининг тараққиёт жараёни ҳам шунга киради. *Филогенез* *онтогенез* билан яхлит ҳолда ўрганилади.

биология, ветеринария ва қишлоқ хўжалиги билан ҳам назарий, ҳам амалий жиҳатдан боғлиқ равишда иш олиб боради ва ушбу олдинга қуйидаги аниқ вазифаларни қўяди: 1) тўқималарнинг структураси, функцияси ва ривожланиш қонуниятларини ўрганади; 2) ҳайвонлар ва одам организмнинг гистологик тузилишидаги экологик шароитга ва ёшга боғлиқ ўзгаришларни текширади; 3) ҳужайра ва тўқималардаги морфогенез¹ жараёнларини бошқаришда нерв, эндокрин ва иммун системаларнинг ролини аниқлаштиради; 4) турли хил биологик, физик, химиявий ва бошқа омиллар таъсирига ҳайвон ва одам организми ҳужайралари ҳамда тўқималарининг мослашувини (адаптациясини) тадқиқ қилади; 5) ҳужайра ва тўқималарнинг дифференцияланиш ва регенерацияси қонуниятларини ўрганади ва ҳоказо.

II б о б. ГИСТОЛОГИЯДА ҚУЛЛАНИЛАДИГАН ТАДҚИҚОТ УСУЛЛАРИ

Маълумки, гистология мустақил фан сифатида ривожланар экан, унинг *асосий тадқиқот объекти* билан *текшириш усуллари* ҳам ривожланиб боради. Гистологияда тадқиқот объекти — турли хил шароитда ҳар хил усуллар ёрдамида тайёрланадиган *гистологик препаратлардир*. Текшириш усулларига *микроскопик тадқиқотлар* билан *гистохимиявий (цитохимиявий) тадқиқотлар, радиоавтография билан махсус экспериментал-морфологик усуллар* ва бошқалар киради.

Микроскопик тадқиқотлар

Организм тўқималари ва органларнинг соғлом ҳолатини, тузилишини (структурасини), касалликларда содир бўладиган патологик-морфологик ўзгаришларни чуқур ва мукамал ўрганиш учун аввал улардан гистологик препаратлар тайёрланади. Гистологик препаратлар тайёрлаш усуллари, масалан, цитология, эмбриология ва патологик анатомиядаги усуллар билан деярли бир хил.²

Гистологик препаратлар қандай микроскопда текширилишига қараб, етарли даражада юпқа бўлиши керак. Масалан, ёруғлик микроскопида ўрганиладиган препаратларнинг қалинлиги 1 микрометрдан (мкм) 50 микрометргача бўлганда улар нур

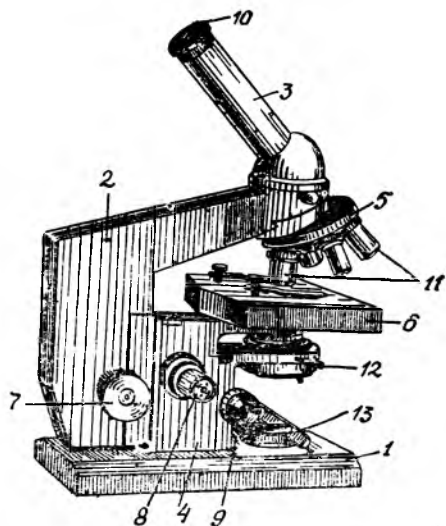
¹ *Морфогенез* — юнонча *morphe* — тур. шакл, форма, *genesis* — келиб чиқиш, ривожланиш деган маъноларни аниглайди. Гистологияда морфогенез организмнинг органи ва системаларининг ҳосил бўлиш ва тараққий этиш жараёнларининг умумий моҳиятини ифода тайди.

² Гистологик препаратлар тайёрлаш ва уларни тадқиқ қилиш усуллари махсус амалий қўлланмаларда батафсил баён этилган. Маъсум қўлланмада улар билан қисқача таништириб ўтамиз.

тутамини осон ўтказди; электрон микроскопда ўрганиладиган препаратларнинг қалинлиги эса 30 нанометрдан (нм) 60 нанометргача бўлганда улар электронларни бемалол ўтказа оладиган бўлади. Препаратлар тирик тўқималардан ҳам, nobуд бўлган, яъни фиксация қилинган тўқималардан ҳам тузилмалар (структуралар) олиб тайёрланиши мумкин. Ташқи кўринишидан суртма бўлиши, из бўлиши, парда (қобиқ) бўлиши, total бўлиши ва бирор органининг юпқа кесилган кесмаси бўлиши мумкин. Шулардан энг кўп қўлланадигани тўқима ёки органининг фиксация қилинган ва бўялган кесмасидир. Фиксация деганда, тузилмаларнинг (кесмаларнинг) бутунлигини сақлаб қолиш учун улар айнимаслигининг чорасини кўриш тушунилади. Бунинг учун орган ёки тўқимадан кесиб олинган кесма

фиксаторга — спирт, формалин, буэн эритмаси, оғир металл тузлари, фиксацияловчи аралашма кабиларга солиб қўйилади ёки музлатилади, натижада кесмадаги тузилмалар ўз ҳаёт фаолиятини тўхтатади, яъни фиксацияланади. Кесмаларни бўяш деганда эса (электрон микроскоп учун препаратлар металл тузлар билан чаглатилади), кесмадаги айрим тузилмаларнинг контрастлигини ошириш учун уларни турли хил бўёқлар билан бўяш тушунилади. Бўёқлар, одатда, кислотали, асосли (ишқорий) ва нейтрал бўлади. Ўз навбатида, кислотали бўёқлар билан бўяладиган тузилмалар оксифил деб, асосли (анлини) бўёқлар билан бўяладиган тузилмалар базофил¹ деб юритилади. Ҳар иккала бўёқлар билан бўяладиганларни нейтрофил тузилмалар дейилади. Тайёр препаратларни махсус усуллар билан бир неча дақиқадан бир неча йилларгача сақлаб қўйиш ва ўрганиш мумкин.

Гистологик препаратлар, одатда, турли текшириш — микроскопия усуллари ёрдамида тадқиқ қилинади. Масалан, биоло-



1-расм. «Биолам-С» маркали микроскоп:

1 — оғи; 2 — шитатив колонкаси; 3 — тубуси; 4 — микромеханизм қоробкаси; 5 — револвер; 6 — микроскоп столчаси; 7 — макрометрик винт; 8 — микрометрик винт; 9 — конденсор винти; 10 — окуляр; 11 — объективлар; 12 — конденсор ва диафрагма; 13 — ойнача.

¹ Базофил — юнонча *basis* — асос, *philos* — севувчи деган сўзлардан ясалган бирикма.

гия лабораторияларида аксари ёруғлик микроскопидан фойдаланилади (1-расм). Бу микроскопнинг ўндан ортиқ марка бор. Улар ё табиий ёруғлик билан ёки сунъий ёруғлик билан ишлайди. Ёруғлик спектрининг кўзга кўринадиган қисмининг энг минимал тўлқин узунлиги ўртача 0,4 мкм. Бу кўрсаткич 0,2 мкм бўлганда объектнинг катталиги 2500 марта ортади.

Ҳозирги вақтда гистологик препаратларни микроскопда кўришнинг 15 дан ортиқ усули мавжуд. Қуйида уларнинг энг асосийларини устида қисқача тўхталиб ўтамиз.

Қоронғи майдонли микроскопда кўриш. Бу микроскопнинг тузилиши ва унда препаратларни кўриш принципи ёруғ майдонли микроскопдаги билан деярли бир хил бўлиб, у тирик ҳужайра ва тўқима тузилмаларини ўрганишга мўлжалланган. Унда ҳужайрани қоронғи майдонда кўриш махсус конденсор ёрдамида амалга оширилади, яъни ёруғлик нури конденсор орқали объектга қиялатиб туширилади. Бунда объект (препарат) ёришиб, майдон қоронғилигича қолади. Тирик ҳужайра таркибидаги тузилмалар яхши кўринишни учун объектга тушаётган ёруғлик нури ҳар хил оптик қалинликда бўлиши шарт. Мазкур микроскопда бўялган ёки бўялмаган тирик ҳужайраларни, бактерия ва структураларни тадқиқ этиш анча қулай.

Фазали контраст микроскопда кўриш. Бўялмаган тирик ҳужайралар, одатда, ёруғлик нурини тутиб қолмасдан, ўзидан ўтказиб юборади. Шунинг учун улар микроскопда кўринмайди ёки англаб бўлмас даражада кўринади. Уларни кўриш учун тегишли бўёқлар билан бўяшга тўғри келади. Фазали контраст микроскопия усули ўрганилаётган бўялмаган тузилмаларнинг бизга зарур бўлган контрастлигини таъминлайди. Контрастликни, одатда, объективдаги фазали пластинка деб аталадиган конденсорга ўрнатилган махсус ҳалқа-дифрагма ҳосил қилади. Объектни қанча яхши кўриш нурнинг қанча синишига боғлиқ, ёруғлик нури объектдан қанча тез ўтса, унинг ёритилиши, демек, контрастлиги шунча ортади, бинобарин, ҳужайра тузилмалари ҳам шунга яраша яхши кўринади.

Интерференцион¹ микроскопда кўриш. Мазкур микроскопда кўриш усули фазали контраст микроскопда кўришга ўхшасада, унга нисбатан кўпроқ имкониятга эга. Масалан, унинг ёрдамида бўялмаган тирик ҳужайраларнинг аниқ тасвирини ва уларнинг қуруқ вазнини (массасини) аниқлаш мумкин. Бундан ташқари, бу усул ёрдамида ҳужайраларнинг қаллигини, таркибидаги қуруқ моддаларнинг зичлигини, шунингдек сув, нуклеин кислоталар (НК), оқсил ва ферментларнинг миқдорини билиш мумкин. Интерференцион усулда бўялган препарат-

¹ *Интерференция* — латинча *inter* — аро. *terens* (*terentis*) — олиб юрувчи, олиб ўтувчи деган сўзлардан ясаган (иризма. Товуш, ёруғлик кабиларнинг устма — уст тушганда (кўшилиганда) бир-бирини қўчайтириши ёки сусайтириши. Масалан, ёруғлик интерференцияси.

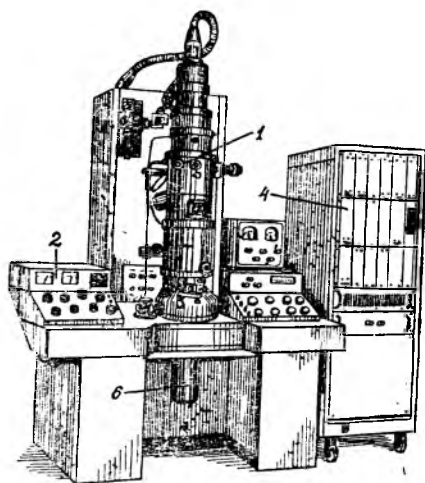
ларнинг ядроси, одатда, қизилга, цитоплазмаси эса зангори рангга бўялади.

Люминесцент (ёки флюоресцент) микроскопда кўриш. Люминесценцияда қатор моддаларнинг атомлари (молекулалари) қисқа тўлқинли нурланишни ютар экан, у қўзғалган ҳолатга желади. Уларнинг қўзғалган ҳолатдан нормал ҳолатга ўтиши эса ёруғликни катта тўлқин узунлигида тарқатиб юбориш ҳисобига бўлади. Бинобарин, гистологик препарат унга нур таъсир қилиш вақтида ҳосил бўлган энергия ҳисобига нурланади, яъни флюоресценцияланади. Бинафша нурлар ёки тўлқин узунлиги $0,27\text{--}0,4\text{ мкм}$ ли спектрнинг кўк қисми ёруғлик манбаи бўлиб хизмат қилади. Энергия объектга (препаратга) турли йўллار орқали ва турлича таъсир қилиши мумкин. Шунга кўра, улар бир неча хилга бўлинади: фотолюминесценция, рентгенолюминесценция, радиолюминесценция шулар жумласидандир.

Электрон микроскопда

кўриш. Гистологик препаратларни электрон микроскопда ўрганиш ҳозирги вақтда кенг тарқалган усул бўлиб, унинг ёрдамида ҳужайраларнинг иозик тузилмалари, органонд ва ҳужайра киритмаларининг тузилиши ҳамда уларда содир бўладиган иозик ўзгаришлар кузатилади. Электрон микроскоп 100 000 марта ва ундан ҳам ортиқ катталантиради. Чунки электрон микроскопда ёруғлик микроскопдаги каби узун тўлқинли нурдан эмас, балки қисқа тўлқинли электронлар нуридан фойдаланилади. Бинобарин, кузатишмоқчи бўлган объект тасвири электронлар нури ёрдамида кўрсатилса, бундай прибор электрон микроскоп дейилади (2-расм). Демак, қисқача таърифлайдиган бўлсак, электрон микроскопда кўриш бу — объект орқали ўтказилган электронлар тутамини электромагнитли линзалар билан фокуслаш орқали препарат тасвирини олиб ўрганишдир.

Оддий микроскопда ҳайвонлар тўқимасининг микроскопик тузилишини ўрганиш учун кесмаларни (препаратларнинг) қалинлиги тахминан $3\text{--}5\text{ микрон (мк)}$ бўлиши керак. Бундан қалин бўлса, ҳужайралар қавати ортиб кетиб, объектининг тасвири аниқ кўринмайди, уларни ўқиш яна ҳам қийинлашади. Электрон микроскопнинг афзаллиги шундаки, тўқималардан



2-расм. ЭМ-100 АҚ маркали микроскоп.

1 — микроскоп колоннаси; 2 — бошқариш пуанти; 3 — люминент экранли камера; 4 — тасвирни таҳлил қилувчи блок; 5 — кузатиш сигнални берувчи мосламаси.

олиннадиган кесма анча юнқа (0,02 мк) бўлади. Албатта, бундай кесмалар, одатда, ультрамикротомдан фойдаланиб тайёрланади. Бунинг учун эса микротом¹ столга қимирламайдиган қилиб ўрнатилади, пичоқлари алоҳида шишадан ясалади. Кесманинг қалинлигини металл стерженнинг кепгайиши таъминлайди. Оддий микроскопда объектнинг қалинлиги, яъни ҳужайра ёки ядроларнинг йирик-майдалиги, уларнинг диаметри «микрон» билан ўлчанса, электрон микроскопда «нанометр» билан, аксари ҳолларда эса «ангстрем» ($\text{\AA}$)² билан ўлчанади.

Ҳозирги вақтда электрон микроскопнинг янги-янги турлари яратилмоқда. Масалан, ҳажмий (растрловчи) электрон микроскоп шулар жумласидандир. Унинг ёрдамида препаратларнинг ҳажмий тузилиши ўрганилади.

Гистохимиявий тадқиқотлар

Юқорида айтиб ўтилганидек, ҳозирги микроскоплар ёрдамида тирик ёки фиксация қилинган объектларнинг нозик морфологик тузилмалари ҳар томонлама ўрганилса ҳам, аммо уларнинг сифат ва миқдорий таркиби тўла очилмай қолаверади. Буни, одатда, алоҳида гистохимиявий (цитохимиявий) тадқиқот усуллари ёрдамида ўрганилади.

Сифатий гистохимиявий усуллар. Бу усуллар гистологик ва химиявий текшириш усулларини бирга қўллаш натижасида келиб чиққан. Бинобарин, сифатий гистохимиявий текшириш усуллари объект (препарат)лар структурасидаги химиявий моддалар тақсимотини аниқлаш йўлида турли хил химиявий реакциялардан фойдаланишга асосланган. Демак, улар ёрдамида орган, тўқима ва ҳужайраларнинг химиявий тузилиши, уларда борадиган химиявий жараёнлар ўрганилади. Улар ёрдамида тўқималарда содир бўлиб турадиган моддаларнинг алмашинув жараёнлари ҳамда физиологик жараёнлар ҳақида аниқ тасаввурга эга бўлиш мумкин. Масалан, ҳозир гистохимиявий усуллар қўллаб, тўқималар таркибидаги аминокислоталар, оқсиллар, нуклеин кислоталар (НК), углеводлар ва липидлар ҳамда ферментлар активлигини аниқлаш мумкин. Буларни аниқлаш, одатда, химиявий реактив моддалар билан тўқима ҳамда ҳужайра структураси таркибига кирадиган субстрат моддалар ўртасидаги реакцияларнинг спецификлигига ва шунингдек, химиявий реакция маҳсулотларининг бўялган чўкма кўринишида ажралиб чиқишига асосланган. Масалан, галлоцанин рибонуклеин кислота (РНҚ)ни кўк-бинафша рангга бўяйди ва ҳоказо.

¹ Микротом — юнонча *micro* — кичкина, митти, *teme* — кесма, кесини, дегай сўзлардан ясалган бирикма. Гистологик тадқиқотлар учун тўқималардан кесмалар олишга хизмат қиладиган аппаратнинг номи.

² 1 миллиметрнинг мингдан бири 1 микронга тенг бўлса, 1 ангстрем ($\text{\AA}$) 1 микроннинг ўн мингдан бири улушига тенг.

Миқдорий гистохимиявий усуллар. Гистологик усуллар узлуксиз такомиллашиб, мураккаблашиб бормоқда. Эндликда шундай гистохимиявий текшириш усуллари яратилдики, улар ёрдамда фақат тўқималар таркибидаги моддалар, яъни элементларнинг сифатини эмас, балки уларнинг миқдорини ҳам аниқлаш мумкин. Бундай усуллар гистологияда миқдорий гистохимиявий тадқиқот усуллари деб ном олди. Улар ёрдамида, одатда, муайян тўқима ва ҳужайралар структураси аниқланади. Бундай усулларга цитоспектрофотометрия, цитоспектрофлюориметрия, интерферометрия кабиларни киритиш мумкин.¹

Радиоавтография усули. Бу усул янги замонавий усул бўлиб, унинг ёрдамида ҳужайра ва тўқималардаги моддалар алмашинуви ўрганилади. Бунинг учун ҳайвон организмга овқат ҳазм қилиш системаси орқали ёки инъекция йўли билан ҳар хил радиоактив элементлар ёки нишонланган бирикмалар юборилади. Радиоактив фосфор P^{32} , углерод C^{14} , олтингурут Os , водород H^3 ёки ҳар хил изотоплар, чунончи, радиоактив изотоп кабилар шулар жумласидандир. Мазкур моддалардан бирортаси экспериментал ҳайвон организмга у ёки бу йўл билан киритилгач, ҳар хил муддатларда лозим топилган органлардан бўлакчалар олиб, улардан гистологик препаратлар тайёрланади. Препарат тайёрлаш одатдаги гистологик препаратлар тайёрлаш усули билан деярли бир хил. Лекин фарқи бунда микротом ёрдамида олинган кесмалар алоҳида фотоэмульсияга солиб қўйилади (бу ишлар албатта, қоронғи жойда бажарилади). Бу вақтда радиоактив моддалар нури тўқималарга фотоэмульсия орқали ўтиб, кумуш бромид дончаларини сенсibiliзация қилади. Ҳар хил муддатлардан сўнг шу қоронғи жойда уларни худди фотография қоғозларини тайёрлагандек қилиб «проявитель» ва бошқа эритмаларга солиб ишлов берилади. Шунда тўқиманинг радиоактив моддалар тўпланган жойида кумуш дончалари қўплаб йиғилиб қолади. Бинобарин, ана шу кумуш моддаларнинг йиғилган миқдорига қараб, шу органдаги моддалар алмашинуви тез ёки секин бораётгани ҳақида фикр билдириш мумкин. Масалан, ҳайвоннинг қалқонсимон безига радиоактив изотоп I^{131} юбориб, уни мазкур орган қандай қабул қилишига қараб, безнинг функцияси ортганлиги ёки сусайганлигини аниқлаш мумкин.

Махсус экспериментал-морфологик тадқиқот усуллари

Ҳозирги вақтда ҳайвонлар ёки одам органлари, тўқималари ва ҳужайраларининг тузилиши ҳамда функциясини ҳар томонлама ўрганиш, тадқиқ қилиш учун юқорида баён этилган тадқиқот усулларида ташқари, яна бир қатор усуллар борки, уларга *иммунологик химиявий тадқиқот* усуллари билан мах-

¹ Бу усуллар гистология курсида махсус ўрганилмайди.

*сус экспериментал морфологик тадқиқот усуллари*ни киритиш мумкин. Шулардан кейингиси, яъни махсус экспериментал-морфологик тадқиқот усуллари амалий текшириш усуллари бўлиб ҳисобланади. Текширишнинг бу усули, одатда, *радиацион химерлар, диффузион камералар усули* ва *орган ҳамда тўқималарни трансплантация қилиш усуллари*ни ўз ичига олади.

Мазкур иш гистология курси дастурига асосланганлиги учун шулардан энг кўп учрайдиган ва студентларга анча таниш бўлган орган ва тўқималарни трансплантация қилиш усулига тўхталиб ўтамиз.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, орган ва тўқималарни трансплантация қилиш, яъни кўчириб ўтқазиш ҳайвонлар айнаи ҳаёт кечириётган даврда бажарилади. Бутун бир орган ёки унинг бир қисми, аксарият, тўқималар парчаси бир ҳайвондан олиниб иккинчи бир ҳайвонга ёки шу ҳайвоннинг бошқа бирор ерига кўчириб ўтқазилади. Бундан мақсад кўчириб ўтқазилган орган ёки тўқиманинг яшаб кетиш қонуниятини, улар структурасидаги ўзига хос хусусиятларни, табиатини ва бизга ҳали номмаълум бўлиб келаётган томонларини ўрганишдан иборат. Айниқса қон билан бирикувчи тўқима гистогенезининг¹ ўзига хос томонларини тадқиқ этишда мазкур усул анча қўл келади. Масалан, нурланган ҳайвонга (реципиентга) бошқа ҳайвон (донор) суяк кўмиги ҳужайраларининг суспензиясини юбориб, қоннинг ўзак ҳужайралари билан бириктирувчи тўқималарнинг дифференцияланиш йўлини кузатишга имкон туғилди (бу радиацион химерга ҳам мисол бўлади, чунки тажрибадаги ҳайвон радиацион нур билан нурлантирилган).

Орган ва тўқималарни кўчириб ўтқазиш жойига кўра, икки хил трансплантация фарқ қилинади: 1) *гетеротопик трансплантация* — орган ёки тўқима ўз ўрнига эмас, балки бошқа жойга кўчириб ўтқазилади. Масалан, тоғай ёки мускулни суяк бўшлиғига кўчириб ўтқазиш ва ҳоказо; 2) *ортотопик трансплантация* — орган ёки тўқима бўшатишган, яъни олиб ташланган орган ёки тўқима ўрнига кўчириб ўтқазилади. Масалан, олиб ташланган касал юрак ёки буйрак ўрнига бошқа соғлом юрак ёки буйракни кўчириб ўтқазиш ва ҳоказо.

Умуман, трансплантация масалаларини, орган ва тўқималарни консервациялаш, сунъий органлар яратиш ҳамда қўллаш усуллари

ни ишлаб чиқиш ва ўрганиш ўзига хос катта соҳа бўлиб, у билан биология ҳамда медицинанинг трансплантология соҳаси шуғулланади.

Хулоса қилиб айтганда, ҳозирги замон гистологияси кўп қиррали, мураккаб тадқиқот усулларига эга. Айниқса электрон

¹ Гистогенез — юнонча *histos* — тўқима, *genesis* — келиб чиқиш, ривожланиш деган сўзлардан олинган. Онтогенезда тўқималар ривожланишини ифодалайди.

микроскопия, гистохимия, радиоавтография каби усуллар тўқима ва ҳужайраларнинг структураси ҳамда таркиби ҳақида тўла тушунча бериш билан бирга метаболлик жараёнининг ўтиши хусусида бизга мукамал тушунча беради. Ҳар қайси тадқиқот усули ўзига хос алоҳида текшириш позициясига эга. Аммо бир бутун ҳолда улар ҳужайра ва тўқималарнинг макро-ва микро тузилишини, дифференцияланиши ҳамда регенерациясини, ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтиш қонуниятларини ўрганати ва ҳоказо.

III боб. ГИСТОЛОГИЯ ФАНИНИНГ ҚИСҚАЧА РИВОЖЛАНИШ ТАРИХИ

Гистология фани тарихини ўрганар эканмиз, у анатомия фани билан узвий боғлиқлигининг ва кейин унинг бир шохобчаси сифатида ажралиб чиққанлигининг гувоҳи бўламиз. Чунки гистология, юқорида айтиб ўтилганидек, тўқималар ҳақидаги фан; тўқималарнинг микроскопик структураси, таркибий қисми, морфологиясини тадқиқ этиш унинг мавзусига киради. Буларни эса илгари оддий кўз билан кўриб ўрганиш мумкин эмас эди, ҳозирги микроскоплар ҳали бунёд этилмаган эди. Бинобарин, одам ва ҳайвонлар орган ва тўқималарининг нозик тузилишини ўша даврнинг анатом олимлари тадқиқ этган. Эрамиздан олдинги V—IV асрларда яшаб, ижод этган юнон файласуф ва олимлари Гиппократ (460—377) ва Аристотель (384—322) медицина билан биология фанларига салмоқли ҳисса қўшдилар. Аристотель одам ва ҳайвонларнинг аорта, диафрагма, меконий, трахея, фаланга каби аъзоларининг анатомик тузилишини ўрганиш билан бирга тўқималарни бир-бирдан фарқ қилиб, тоғай, суяк, ёғ тўқималарига ажратган. Мазкур тўқималар номини ҳам биринчи марта Аристотелнинг ўзи қўллаган. Бу унинг бир йўла лексика фанига қўшган ҳиссаси ҳам бўлди. Буюк юнон врач ва табиатшуноси Гален (129—199) ва буюк ўзбек олими Абу Али ибн Сино (980—1037) бошқа фанлар билан бир қаторда медицина ва биология фанлари ривожига ҳам улкан ҳисса қўшдилар. Ибн Сино (Авиценна — европаликлар уни шундай аташган) одам



Абу Али ибн Сино (980 — 1037)

ва ҳайвонлар органларини, тўқималарини ҳозирги тил билан айтганда, албатта, анатомия нуқтаи назаридан ўрганган. Шу туфайли ҳам у тўқималарнинг макроскопик тузилишини ва вазифасини ёзиб қолдирган. Шунинг учун бўлса керак, у айрим тўқималарни, ташқи томондан бир-бирига ўхшаш бўлганлигидан, аралаштириб ҳам юборган. Масалан, нервлар билан пайлар оддий кўз билан қараганда бир-бирига ўхшаб кетади. Уларнинг гистологик тузилишидан беҳабар одам ҳақиқатан ҳам бир хил тўқима деб ўйлади.

Маълумки, XVII аср бошларида Г. Галилей дастлабки телескоп яратди. 1609—1610 йилларда эса у соддароқ бўлса ҳам микроскоп конструкциясини ишлаб чиқди. Аммо микроскоп ва уни илмий медицинада қўллаш ҳамон олимлар назаридан четда қолаверди. Фақат XVII асрнинг ўрталарига келганда инглиз физиги Роберт Гук (1635—1703) 1665 йилга келиб микроскопни такомиллаштиради ва унда ўсимликларнинг тузилишини ўрганади. Ундаги майда катакчаларни кўриб, уларга ҳужайра деган ном беради.

Микроскоп билан қизиқиб қолган Марчелло Мальпиги (1628—1694) биринчи бўлиб ҳайвонлар териси, талоси, буйраги ва бошқа органларининг микроскопик тузилишини ўрганди. Натижада у биринчи бўлиб тасвирлаб берган органларнинг айрим структуралари унинг номи билан аталадиган бўлди. Масалан, Мальпиги буйрак коптокчалари, Мальпиги қавати, Мальпиги таначаси ва бошқалар шулар жумласидандир. Ботаник олим Неемия Грю (1641—1712) тўқималар ҳақида тадқиқот ишлари олиб бориб, биринчи марта фанга тўқима тушунчасини киритди. Айниқса 1677 йилга келганда голландиялик ҳаваскор микроскопчи Антон ван Левенгук (1632—1723) объектни 300 марта катталаштириб кўрсатадиган микроскоп ихтиро қилди. Ўша давр учун жуда улкан ихтиро бўлган бу микроскоп ёрдамида у сув томчисидagi микроорганизмларни, уларнинг ҳаракатини, одам ва ҳайвонлар организмдаги қизил қон таначаларини, уларнинг капилляр томирлардаги ҳаракатини, кўндаланг йўлли мускуллар, нерв ва пайлар тузилишини ўрганиб тасвирлаб берди.

Бу ишлар ўша замон учун ниҳоятда қизиқарли бўлишига қарамай, илмий нуқтаи назардан чуқур системага солинмаган эди. Жуда катта кашфиётлар ҳам у вақтларда жила бўлмаса янгилик бўлиб қолар эди. Шундай бўлса ҳам маълумки, микроскопнинг кашф қилиниши ва унинг воситасида тўқима ҳамда ҳужайранинг ихтиро этилиши организмнинг микроскопик тузилишини ўрганишда келажак олимлари учун кенг йўл очиб берди.

XVII асрнинг охири VIII аср бошларида (тахминан 100 йил давомида) Ғарбий Европада ҳукмронлик қилган метафизик қарашлар ва феодализм идеологияси натижасида илмий тадқиқот ишлари деярли тўхтаб қолди. Олимлар ўзларидан олдин ёзиб қолдирилган кашфиётларни ўқиб ўрганишлари мумкин бўлса-да,

лекин ўзлари янги кашфиётлар устида иш олиб боролмай қолдилар. Натижада бу даврга келиб *преформация*¹ назариячилари ҳукмронлик қилдилар. Уларга немис физиолог Галлер раҳбарлик қилар эди. Преформистларнинг фикрича, ҳеч бир нарса янгидан пайдо бўлмайди, мураккаб тирик организм дунё яратилгандан бери мавжуд, у уруғдон ва тухумдонларга жуда кичкина шаклда жойлаштирилган бўлиб, бор нарса аста-секин катталашади ва охири туғилади. Бу назария бемаънилиги, тутуруқсизлиги туфайли преформистлар орасида ўзаро келишмовчиликка сабаб бўлди. Улар кичик организм эркаклар организмга жойлаштириб қўйилганми ёки аёллар организмга жойлаштириб қўйилганми, деган масала устида йиллар давомда баҳслашиб келдилар. Преформизм ривожланиб бораркан, овизм, анималъулизм каби босқичларни босиб ўтди ва унга қарама-қарши *эпигенез*² назарияси пайдо бўлди. Бу назария тарафдорлари анча прогрессив олимлар бўлиб, уларнинг фикрича, кичик организм эркакларнинг жинсий безларида ёки аёлларнинг ҳужайраларида жойлаштириб қўйилмаган, балки ҳозирча бизга номаълум бўлган йўллар билан ривожланиш жараёнида янгидан пайдо бўлади, бинобарин, *ривожланиш юқорига кўтарилувчи жараён бўлиб, оддийликдан мураккабликка, тубанликдан олийликка интилади*. Бинобарин, муртак (эмбрион) ривожланиб бораркан, уруғланган тухум моддасидан бирин-кетин эмбрионнинг орган ва қисмлари пайдо бўла бошлайди.

Эпигенез назариясини ёқлаб, преформистларга зарба берган олимлардан бири немис морфологи К. Ф. Вольф (1733—1794) бўлди. У 1759 йили «Яратилиш назарияси» темасида докторлик диссертациясини ёқлаб, эпигенез назариясини илмий жиҳатдан асослаб берди. Вольф ҳайвонлар эмбриони ривожланишини мукаммал ўрганиб, эмбрион ривожланиб бораркан, дастлаб эмбрион варақлари ҳосил бўлишини ва кейин улардан айрим органлар ривожланишини исботлади. Унинг номи билан аталадиган *бирламчи сийдик йўли* (бирламчи буйракларнинг сийдик йўли) жуфт найчалар бўлиб, эмбрион ривожланишининг биринчи оғи охирида оралиқ *мезодермадан* ҳосил бўлади. Мана шу бирламчи сийдик йўлидан эркакларда уруғ оқиб чиқадиган найча, аёлларда тухумдон ортигининг кўндаланг рудиментар найчаси ривожланади. Вольф эволюция ҳақида таълимот яратиб, 1759 йили турларнинг доимийлиги назариясига биринчи ҳужум қилган олимдир, деб унга юксак баҳо берилган.

Россияда биринчи микроскоп Петр I даврида яратилди. У оптика устахонасини очиб, бу ерга удабурон мутахассисларни йиғди ва шу билан микроскоп ихтиро қилинишига асос солди.

¹ *Преформация* — латинча бўлиб, *prae*—олдин, олдида деган сўзга форма сўзи қўшилишидан ясалган бирикма.

² *Эпигенез* — юнонча *epi* — кейин, *genesis* — келиб чиқиш деган сўزلардан ясалган атама.

1725 йили Россия Фанлар академияси ташкил бўлиши билан бу устахона шу академияга кўчирилди. XVIII аср ўрталарида микроскопни такомиллаштириш устида иш олиб борган академик Л. Эйлер ва унинг шогирди Н. Фусс 1774 йили шу давргача ишлатиб келинган микроскопнинг камчиликларига доир ҳисобларни ишлаб чиқиб, *ахроматик* линзалар яратиш мумкинлигини назарий жиҳатдан исботлаб бердилар. 1784 йилга келиб, Петербург академиги Ф.Эйнерус эса биринчи марта ахроматик микроскопнинг конструкциясини яратди ва яна янги шундай микроскопнинг анча такомиллашган иккинчи модели лойиҳасини кўрсатиб берди. 1805—1808 йиллар орасида мана шу лойиҳа асосида Дерпт университетининг ректори Е. Х. Паррот раҳбарлигида унинг модели яратилди. Аммо ўша вақтдаги шароитга кўра, бу модель ҳам корхона шароитида ишлаб чиқарилмай қолиб кетди. Шундан кейин дунёнинг қатор мамлакатларида ҳар хил даврларда ҳар хил конструкцияли микроскоплар яратилди. Улар гарчи ўзига яраша нуқсонларга эга бўлса ҳам, ҳар ҳолда бир-бирининг камчиликларини тўлдириб, борган сари такомиллашиб бораётгани сезилиб турарди. Айниқса машҳур рус ихтирочиси И. И. Кулибин (1735—1818) яратган дунёда ягона ахроматик микроскоп биология фани тарихида катта кашфиёт бўлди.

М. В. Ломоносовнинг (1711—1765) бу соҳадаги хизматларини алоҳида таъкидлаш лозим. У химиявий элементларни тадқиқ этишда биринчи марта микроскопдан фойдаланди. Иван Кулемон эса XVIII аср ўрталарида ургочи қўй тухумдонидида бўғозликка қадар ва бўғозлик даврида бўладиган ўзгаришларни микроскопдан фойдаланиб ўрганишга муваффақ бўлди. Бу ўша даврдаги дастлабки гистологик тадқиқот эди. Чех физиологи Я. Е. Пуркинъе (1787—1869) товуқ тухуми ядросини ва кейинчалик бир нечта бошқа тўқималар ядросини, ундан сўнг эса ҳужайра протоплазмасини атрофлича ўрганиб, уларни таърифлаб берди. Р. Броун 1831 йили ўсимлик ҳужайрасини ўрганиб, ядро ҳужайранинг ажралмас қисми деган хулосага келади. Гарчи ундан анча илгари бўлса ҳам А. М. Шумлянскийнинг 1782 йилдаги тадқиқотини эслаб ўтмасликнинг иложи йўқ. У биринчи бўлиб буйракнинг мураккаб тузилишини инъекция қилиш йўли билан тадқиқ қилади ва нефрон структурасини биринчи бўлиб тасвирлаб беради.

К. М. Бэр (1792—1876) биринчи бўлиб тухум ҳужайраларнинг мураккаб тузилишсини тасвирлайди ва урулганган ҳужайрани ўрганади. Унинг қушларнинг кўпайиши устида олиб борган ишлари ҳам катта аҳамиятга эга. Бэр организмнинг кўпайиши устида олиб борган ишлари билан ҳозирги замон эмбриология фанига асос солган.

Профессор П. Ф. Горьанинов 1834 йили ёзиб тугатган «Табиат системасининг бошланғич белгилари» номли асарида эволюция ва ҳужайра назарияси ҳақида муҳим маълумотлар-

ни келтирди. Бу асарни у 1839 йили матбуотда эълон қилди. Шундан кейин у ҳужайра назариясига асос солувчилардан бири деб тан олинди. Ундан кейин немис зоологи Теодор Шванн (1810—1882) 1839 йили «Ҳайвон ва ўсимлик танасининг тузилиши ва ўсишидаги ўзаро ўхшашликларни микроскопда текшириш» номли асар ёзиб, дунёга машҳур бўлиб кетди. У ўзигача бўлган шу соҳадаги маълумотларни умумлаштириб «ҳужайра назарияси»ни яратди. Шванн мазкур асарида ҳайвон ва ўсимлик танаси ҳужайралардан таркиб топган, деган ғояни илгари суради. «Ҳужайра назарияси»си илмий материалистик эволюция назариясининг бирдан-бир асосий босқичи бўлиши билан бирга Ч. Дарвиннинг эволюция назариясининг асосий негизига айланди.

Бу даврда йирик немис олимларидан Р. Вирхов (1858) Шванн ва Дарвин назарияларига қарши чиқиб, преформация назариячиларининг фикрини ёқлаб чиқди. Унинг таълимотига кўра, организм ҳужайрадан ташкил топгани билан уларнинг ҳар бири ўзига мустақил, улар ўртасида ҳеч қандай боғланиш йўқ, организм кўпайиши вақтида фақат жинсий ҳужайралар кўпаяди, бошқа қисмлари эса бунда иштирок этмайди; организмда содир бўладиган ҳар қандай патологик жараёнларда фақат шу органларнинг ўзидаги ҳужайралар иштирок этади. Бу назария организмнинг бир бутунлигини инкор қилувчи назариядир. Кўп ўтмай, прогрессив кайфиятдаги материалист олимлар етишиб чиқдилар ва Вирхов каби реакцион назариячиларни ҳар томонлама фош этиб, Дарвин ва Шванн назарияларини ҳимоя қилдилар.



А. И. Бабухин (1827 — 1906)

XIX асрнинг бошларига келиб, олимлар организмнинг микроскопик тузилишини чуқурроқ ўрганишга киришдилар ва орадан кўп ўтмай, янидан-янги кашфиётлар ихтиро қилинди. Натижада ўтган асрнинг 60-йилларидан бошлаб, гистология фани анатомия ва физиология фанларидан ажралиб чиқиб, мустақил фан сифатида ривожлана бошлади. Қатор йирик шаҳарлардаги университетларда гистология ва эмбриология кафедралари очила бошлади. Дастлаб Москва ва Петербург (1879), кейинчалик Қозон, Киев, Харьков университетларининг медицина факультетларида очилган гистология ва эмбриология кафедралари шулар жумласидандир. Бу кафедраларни йирик

мутахассислар — А. И. Бабухин, К. А. Арнштейн, Ф. В. Овсянников, Ф. Н. Заваркин, П. И. Перемежколар бошқардилар. Тез орада бу кафедралар гистологик тадқиқот ишларини олиб борадиган марказга айланди, натижада у ердан кўплаб гистолог олимлар егишиб чиқа бошладилар. Шулардан гистолог ва физиолог А. И. Бабухин (1827—1891) Москвада биринчи бўлиб (1886) гистология кафедрасини очди. Мускул ва нерв тўқималарининг микроскопик тузилиши ва вазифасига оид ишлар шу ерда ўз ифодасини топди. Умurtқали ҳайвонларнинг кўз тўр пардасини қиёслаб ўрганишга оид илмий тадқиқотлар ва балиқлардаги электр органларининг тараққиёти устида олиб борилган ишлар ўша даврнинг йирик кашфиётларидан эди.

Қозон университети гистология кафедрасининг мудирин К. А. Арнштейн (1840—1919) ва унинг шоғирдлари томонидан яратилган илмий ишлар ҳозирги вақтгача ўз аҳамиятини йўқотгани йўқ. Унинг кафедрасида метил кўки билан препаратларни бўяш яхши йўлга қўйилди. Масалан, шу усул билан ҳар хил ҳужайралар ва органлардаги нерв толалари ва нерв тунгунларининг морфологиясини ўрганиб, нейрофизиология соҳасида йирик кашфиётларга эришилди. Шу даврда гистология фанини ривожлантириш билан бирга цитологияда ҳужайраларни ўрганишга оид кўпгина илмий ишлар қилинди. Чунonчи, Москва университетининг профессори И. Д. Чистяков (1874) бир қатор олимлар билан биргаликда ҳайвон ва ўсимлик ҳужайраларининг кўпайиш жараёнини ўрганиб, фанга биринчи марта митоз атамасини киритди.

М. Шлейхер 1878 йили ядронинг бўлинишини ўрганиб, фанга кариокинез атамасини олиб кирди. Амитоз бўлинишни эса биринчи марта ҳайвон ҳужайраларида 1841 йили А. Рема, ўсимликларда 1882 йили Э. Страсбурглар ўрганиб, системали равишда исботлаб бердилар. Немис олими В. Ру эса барча ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларининг бўлиниш принциплари умуман бир хил эканлигини исботлаб берди. 1884 йили Страсбургар профaза, метафаза, анофаза атамасини, Гейденгейн эса телофаза терминини яратиб фанга олиб кирдилар.

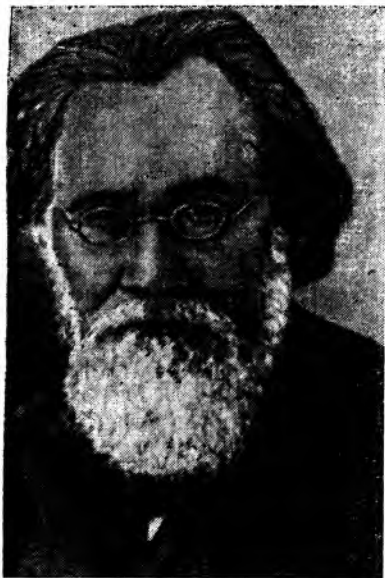
Киев университетининг гистология кафедрасини П. И. Переменко (1833—1893) бошқариб, шоғирдлари билан бирга эмбрион варақларининг ривожланиши ва улардан органлар ҳосил бўлишини мукаммал ўрганди. Бундан ташқари, у ҳар хил амфибияларда эритроцитлар ядросининг бўлинишини кузатишга муваффақ бўлди.

А. О. Ковалевский (1840—1901) эса хордалилар (ланцетник, асцидий) билан умurtқасиз ҳайвонларнинг эмбрион тараққиётини тадқиқ қилди. У ҳар хил ҳайвонларда эмбрионал тараққиётни солиштириб ўрганиб, турли ҳайвонот синфига ва типларига кирувчилар ўртасида ўхшашлик борлигини аниқлади; бинобарин, деярли кўпчилик ҳайвонларда эмбрион ўз та-

раққиётининг бошланғич даврларида эмбрион варақлари ҳосил бўлиш босқичини бошидан кечирар экан.

И. И. Мечников (1845—1916) Ковалевский билан биргаликда ковакччиликларнинг эмбрион тараққиёти устида тадқиқот ишлари олиб борди. Уларнинг биргаликда олиб борган ишлари, ҳайвонларнинг микроскопик тузилишини ўрганишдаги қатор тадқиқотлари келажакда эволюцион гистология ва эмбриология фанига асос бўлиб хизмат қилди. Олий ўқув юртлири, илмий-тадқиқот институтлари очилди ва уларнинг кафедраларида илмий-тадқиқот ишлари олиб борилди. Кўпгина илмий ишлар, масалан, тасвирий текшириш ва экспериментал текшириш усуллари билан бир қаторда, янги замонвий текшириш усуллари кенг жорий қилина бошланди. Масалан, биохимия, цитохимия, радиография ва охириги вақтларда электрон микроскопиянинг қўлланиши фанга янгидан-янги маълумотларни олиб кирди.

А. А. Заварзин (1886—1945) Ленинград университетида эволюцион гистологияга асос солувчилардан бири бўлди. У тўқималарнинг эволюцион тараққиёти билан шуғулланди. Функционал принцинга асос солган ўзининг машҳур классифи-



И. И. Мечников (1845 — 1916)



А. А. Заварзин (1886 — 1945)

кациясини тузди. Олим организмнинг ҳар хил органларида учрайдиган тўқималарни асосан 4 гурппага бўлади. Биринчиси ҳимоя вазифасини бажарувчи чегара ёки эпителий тўқима киради. Бу тўқимада модалар алмашинуви жараёни содир бўлади. Иккинчи типдаги тўқима гурппасига ички муҳитни

таъминловчи тўқималар киради; умуртқалиларда бу гурппага скелет суяклари ҳам киради. Бу тўқималар иштирокида ҳамма моддаларнинг алмашинув реакциялари содир бўлади. Учинчисига мускул, тўртинчисига эса нерв системасини ҳосил қилувчи нерв тўқима киради. Булар органларнинг бир-бири билан алоқадорлигини таъминлабгина қолмай, балки ташқи муҳит билан бўладиган алоқани ҳам таъминлаб туради.

У филогенетик жиҳатдан бир-биридан узоқ турувчи ҳайвонлар тўқимасидаги ўхшашликни «тўқималар эволюциясининг параллел қатори» деб атади.

Н. Г. Хлопин (1897—1961) гистология фанида ўзининг «тўқималарнинг диверген¹ эволюцияси» ғояси билан машҳурдир. Бу ғояга кўра тўқималар дивергент йўл билан ривожланиб боради. Бинобарин, ҳар бир ҳайвонот тури пайдо бўлишида шу тур ичидаги белгилар ажралиб, ўз навбатида, бу белгилар янгидан-янги турлар, оилаларни ҳосил қилади.

Б. И. Лаврентьев (1892—1944) нейрогистология соҳасида буюк кашфиётлар қилди. У ўз ишларида вегетатив нерв



Н. Г. Хлопин (1897 — 1961)



Б. И. Лаврентьев (1892 — 1944)

системаси, интернейронал синапсларини ва бошқа турли хил синапсларнинг гистологик тузилишлари ва уларнинг вазифаларини ўрганиб чиқди. У тўқима ва органлар иннервациясини

¹ Дивергенция — *divergentia*; юнонча *diu* — икки, жуфт олд қўнимчаси билан латинча *vergo* — ййнаттиришмоқ, оғмоқ деган сўзлар бирикмасидан ҳосил бўлган қўшма сўз. Медицинада кўз гилайлигини, биологияда белгилар, турлар ажралишини, фарқланлигини ифодалайди.

уларга борадиган нерв толаларини кесиб қўйиб ўрганиш самарали эканлигини тасдиқлаб берди ва олдин қўллаб келинган фибринлар узлуксиз назарияни бекор қилиб, фанда нейрон назариясига асос солди. Ийрик гистологлардан А. Е. Румянцев, В. Г. Елисеев, Г. К. Хрущёв ва бошқалар бириктирувчи тўқима гистофизиологиясини атрофлича ўрганиб, унга кирувчи тўқима ҳужайралари билан механик элементларнинг микроскопик тузилишини ва ҳар қайсисининг организмдаги физиологик фаолиятини мукаммал ўрганиб, гистофизиология фанига янги тадқиқотлар билан кирдилар.

Сўнгги вақтларда бир гуруҳ гистологлар цитология соҳасида ҳам талайгина ишлар қилдилар. Ҳужайраларнинг морфологик, физиологик, биохимиявий ва физик-химиявий тузилишини чуқур ўрганиб чиқдилар. Замонавий усуллар ёрдамида ҳужайралар ичиндаги органоидлар билан ҳужайра киритмаларини, уларда содир бўладиган морфологик ҳамда сифат ўзгаришларининг физиологик жиҳатларини тадқиқ қилдилар. Масалан, олим Д. Н. Насонов ҳар бир ҳужайранинг вазифаси унинг яшаш шароити ва ҳолатига боғлиқ эканлигини тасдиқлаб, *паранекроз* назариясини яратди.



В. В. Елисеев (1899 — 1966)

Бир қатор олимлар эса замонавий усуллардан фойдаланиб, ҳужайра морфологиясини атрофлича чуқур ўрганар эканлар, эндоплазматик тўр, рибосома ва лизосомаларни кашф этдилар. Молекуляр биология усуллари ёрдамида ДНК нинг ролини исботладилар.

Хулоса қилиб айтганда, ҳозирги замон гистологияси муштақил фан сифатида таркиб топар экан, биология соҳасида жуда кўп муаммоларни ечиб берди ва эндиликда етакчи фанлар қаторидан ўрин олди.

Айниқса электрон микроскопнинг дунёга келиши гистология фанида жуда катта воқеа бўлди. Ҳозир электрон микроскопик тадқиқотлар жуда яхши йўлга қўйилган. Москвада МГУ нинг кафедра ва лабораторияларида олиб борилаётган илмий тадқиқотлар, Медицина Фанлар академиясига қарашли Одам морфологияси институтидаги илмий ишлар шулар жумласидандир. Цитология ва гистология фанларининг ривожланишида Ўзбекистон олимлари ҳам ўзларининг муносиб ҳиссаларини қўшдилар. Ўзбекистон Фанлар академияси Биохимия билимгоҳида

академик Ж. Х. Ҳамидов раҳбарлик қилаётган коллектив томонидан радиация таъсирида эндокрин безлар ва нейронэндокрин системалар морфофизиологиясида бўладиган ўзгаришларга оид илмий ишлар замонавий усуллар ёрдамида ёритилиб берилмоқда. Ҳозирги вақтда бу коллектив нейронларнинг ўсиши, ривожланиши ва табақаланишида муҳим вазифани бажарадиган нерв ўсишини таъминлайдиган омилларни ҳар хил тўқима ва органлардан ажратиб олиш каби муаммолар билан шуғулланмоқдалар. Сўнгги йилларда коллектив томонидан соғлом ҳайвон гени бошқа уруғланган тухум ҳужайрага микроинъекция қилиш усули билан ўтказиш, келажакда ирсий касалликларни йўқотиш ҳамда зотли молларни танлаб олиш каби ирсият омиллари ва ҳужайра инженериясига оид биотехнология муаммолари ёритилиб берилмоқда. Тошкент давлат медицина институтида эса академик К. А. Зуфаров раҳбарлигида Ўзбекистонда биринчи бўлиб медицина соҳасида электронмикроскопик автордиография ҳамда цитохимия усуллари йўлга қўйилди. Бўйрак, меъдичак системасининг цитологияси, цитохимияси ва электронмикроскопияси К. А. Зуфаров коллективи ишида асосий ўрин эгаллайди. Энделикда олимлар олдида ҳужайра биологияси, гистология ва иммунология ҳамда биотехнология соҳасида олиб борилиши лозим бўлган улкан тадқиқотларни ривожлантириш муаммолари турибди, молекуляр биология, қиссий гистология муаммолари ёритилиб берилмоқда.

ҲУЖАЙРА БИОЛОГИЯСИ

Ҳужайра — тирик организмнинг тузилиш асосларини, яшаш жараёнларини ҳамда ирсий белгиларини ўзида мужассамлаштирган тузилмадир. Биобарин, одам ёки ҳайвонлар бир бутун организм ҳолида ҳужайралар ва ҳужайралараро тузилмалар йиғиндисидан таркиб толган. Физиологик ҳолатига кўра, ҳужайралар шакли ва таркиби ҳар хиллиги билан бир-биридан фарқ қилади, яъни ҳужайраларнинг вазифаси уларнинг шаклини белгилайди. Тарихий биологик ривожланиш нуқтаи назаридан қарайдиган бўлсак, ҳаёт ер юзидаги жонсиз материянинг жонли материяга айланишидан, аниқроқ қилиб айтганда, ҳужайралар пайдо бўлишидан келиб чиққан. Масалан, дастлаб юмалоқ шаклдаги оқсилли энг содда таначалар пайдо бўлган. Сўнг улар танасида моддалар алмашинуви жараёни пайдо бўлган. Шу билан улар яшаш учун зарур моддаларни ташқи муҳитдан ўзлаштириб, ўз ҳаёт фаолиятида ҳосил бўлган чиқинди моддаларни ажратиб турган. Бундай содда организмларнинг яшаш муҳити аста-секин ўзгариши ва мураккаблашиши натижасида улар организмда моддалар алмашинуви жараёнлари ҳам ўзгариб, табақаланиб борган, бу эса ўз навбатида организмларнинг тузилиши ҳам қисман ўзгаришига олиб келган, яъни организмда шакли ва моҳияти жиҳатидан дастлабки таначалардан фарқ қилувчи янги тузилмалар пайдо бўла бошла-

ган. Йиллар ўтиши билан тарихий биологик ривожланиш давом этиб, атроф-муҳит ўзгариши ва яшаш шароитининг яна ҳам мураккаблашиши оқибатида аста-секин мураккаб тузилган янги-янги организмлар пайдо бўла бошлаган. Бу эса, албатта, улар танасидаги оқсиллар тузилишига ҳам таркибий ўзгаришлар киритган, натижада улар турли вазифаларни бажаришга ҳам мослашиб борган. Маълумки, ҳозирги фан нуқтаи назаридан қараганда, тирик организмларнинг ривожланишида ва шаклланишида нуклеин кислоталар — дезоксирибонуклеин (ДНК) ва рибонуклеин (РНК) кислоталар асосий вазифани бажаради. Улар организм учун зарур бўлган оқсил моддаларни синтезлайди ва ўзида генетик маълумотларни сақлаб келади. Бундай хусусият фақат кўп ҳўжайрали организмларда ҳам учрайди. Бир ҳўжайрали организмлар тузилиши ва яшаш хусусиятларига кўра кўп ҳўжайрали организмларга ўхшасада, лекин ўзига хос яшаш шароити (сув, қуруқлик) уларнинг тузилиши ва вазифаларини тубдан ўзгартириб юборган. Чунончи, бактериялар, кўк-яшил сувўтлар, актиномицетлар шаклланган ядро ва хромосомалари бўлмаслиги билан фарқ қилади. Уларнинг генетик ахборот аппаратлари (ДНК) қобиқ билан ўралмаган ипчалардан ташкил топган. Вирусларда эса ҳатто моддалар алмашинуви учун зарур бўлган ферментлар ҳам бўлмайди. Шу сабабли улар фақат бирон-бир ҳўжайра ичига кириб олгандан кейингина кўпаяди ва ўсади. Одам ва ҳайвонлар орган ҳамда тўқималарини ташкил қилувчи ҳўжайра ва ҳўжайралараро моддалар ҳамда тузилмалар эса ўз вазифасига кўра ҳар хил шаклда ва мураккаб таркибий тузилишга эга. Кейинчалик, узоқ эволюцион ривожланиш жараёнида муҳит шароитининг ўзгариши натижасида кўп ҳўжайрали организмлар ҳўжайрасида вазифа тақсими белгилари пайдо бўла бошлайди. Ҳар хил вазифаларни бажарувчи ҳўжайраларнинг ички структура тузилишида ҳам мураккаб химиявий ва структура ўзгаришлари содир бўлади. Ҳўжайралардаги хилма-хил вазифаларни улар ичида жойланган турли хил органондлар бажаради. Буларга ядродаги хромосомалар, цитоплазмадаги рибосомалар, митохондрий, эндоплазматик тўр, Гольжи комплекси, лизосомалар, ҳўжайра марказини киритиш мумкин. Бундан ташқари, ҳўжайраларда уларнинг шаклини таъминлаб турувчи ҳўжайра тузилмалари учрайди. Уларга микронайчалар, микрофибриллалар ва ҳар хил киритмалар киради. Ҳўжайранинг асосий химиявий компонентларига эса оқсиллар билан ферментлар киради, улар фақат ҳўжайра таркибида бўлмай, балки унинг атрофидаги суяқ модда таркибида ҳам учрайди. Лекин аслида суяқликдаги моддани ҳам асосан ҳўжайралар синтезлайди.

Ўсимликлар ҳўжайрасининг ҳайвонлар ҳўжайрасидан фарқи шундаки, ўсимликлар ҳўжайраси плазматик мембранасининг усти қаттиқ қобиқ билан қопланган бўлади. Қобиқ асосан по-

лисахаридлар, яъни целлюлоза, пектин моддалар ва гемцеллюлозадан, замбуруғлар ва айрим сувўтларда хитиндан ташкил топган. Қобикда жуда кўп тешикчалар бўлиб, улар орқали моддалар алмашинуви содир бўлади. Табақаланган ўсимликлар ҳужайрасида, одатда, бир нечта ёки битта *марказий вакуола*, махсус органоидлардан *пластидалар*, *лейкопластлар* (*крахмал*) тўпланadi, *хлоропластлар* (хлорофиллга бой, фотосинтезни амалга оширади), *хромопластлар* (каротинионлар гуруҳига оид пигментлар), тарқоқ ҳолда Гольжи комплекси учрайди.

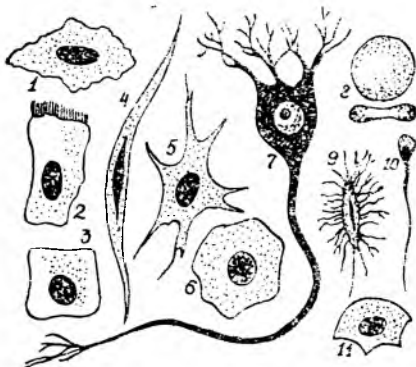
Ҳужайраларнинг ўзига хос энг асосий хусусиятларидан бири ўзидан тикланиши, яъни кўпайишидир. Бунинг митоз йўли билан кўпайиш жараёнида яққол кўриш мумкин. Кўпайиш хусусияти фақат тўла табақаланган нерв ҳужайрасида бўлмайди. Шунга кўра, табақаланган нерв ҳужайраси организм умрининг охиригача кўпаймай ўз вазифасини бажариб боради. Лекин унинг ядролари бўлиниш хусусиятини йўқотмайди. Айрим шароитда ядро бўлиниши мумкин. Айрим ҳужайраларда тўла митоз бўлиниш бўлмайди, натижада ядро бўлиниб, цитоплазма бўлинмайди. Бунда бир ёки кўп ядролу ҳужайра ҳосил бўлади. Ҳужайралардаги донмий жараёнларнинг бошқарилишида ҳар хил метаболитлар, ферментлар ва ионлар иштирок этади. Улар иштирокида ҳужайралар хилма-хил вазифаларни бажаради. Ҳужайраларнинг физиологик ҳолатига бошқа орган ҳужайраларининг маҳсулоти ҳам таъсир кўрсатиши мумкин. Масалан, ички секреция безларининг гормонлари бошқа органлар физиологиясини бошқариб туради.

Хулоса қилиб айтганда, организмнинг бир бутун ҳолда яшаши ҳужайралар фаолиятининг бир-бирига муносабатига ва турғунлигига боғлиқдир.

Ҳужайранинг тузилиши

Ҳужайранинг тузилиши

Биргина ҳужайранинг тузилиши ва вазифасида организмдаги барча ҳужайралар учун хос бўлган умумий ўхшашликлар мавжуд бўлса-да, конкрет ҳолатда улар фақат муайян вазифани бажаришга ихтисослашган. Шунга кўра, ҳужайраларнинг шакли ва таркиби ўзгариб туради. Масалан, қопловчи эпителий ҳужайралари ясси, кубсимон, цилиндрсимон шаклда бўлса, қисқариш вазифасини бажарадиган мушак



3-расм. Турли тўқималар ҳужайраларининг тузилиши (Алимовдан):

1 — ясси эпителий; 2 — цилиндрсимон эпителий; 3 — кубсимон эпителий; 4 — силлиқ мускул ҳужайраси; 5 — юлдузсимон ҳужайра; 6 — жигар ҳужайраси; 7 — нерв ҳужайраси; 8 — қизил қон таначаси (эритроцит); 9 — суяк ҳужайраси; 10 — эркаклик жинсий ҳужайраси; 11 — эпителий ҳужайраси.

ҳужайралари дуксимон ҳужайралардан ёки цилиндрсимон толачалардан ташкил топган. Мезенхима ва ретикула ҳужайралари эса ўсимтали бўлиб, шу ўсимталари орқали бир-бири билан туташиб туради. Нерв ҳужайралари таъсирни узатишга мослашган бўлиб, кўп ўсимтали тузилишга эга. Эритроцитлар овалсимон, тухум ҳужайралар эса юмалоқ бўлади (3-расм).

Ҳужайра ташқи томондан уни ўраб турган қобиқ, яъни мембранадан ва унинг ичида жойлашган протоплазмадан ташкил топган. Протоплазма деганда, унинг ичидаги ҳамма қисмлари, яъни цитоплазма, ядро ва қобиқ тушунилади. Цитоплазма қисмида гиалоплазма, органеллалар ва ҳужайра киритмалари бўлади. Ядро асосан хроматин, ядроча ва кариолимфадан ташкил топган. Цитоплазмадаги органоидларга муайян вазифаларни бажаришга ихтисослашган ҳужайра маркази, митохондриялар (хондриосомалар), тўрсимон аппарат (Гольжи комплекси) ва эндоплазматик тўр киради. Ҳужайра киритмаларига оқсиллар, ёғ томчилари, полисахаридлар, пигмент ҳужайралари, секретлар ва бошқалар киради. Ҳужайра цитоплазмаси ташқи томондан уч қаватдан ташкил топган қобиқ, яъни плазмолемма билан ўралган. Ташқи ва ички қобиқлари оқсил молекулаларидан ташкил топган бўлса, ўрта қобиғи эса икки қаватли ташкил этувчи липид молекуласини ташкил этади. Айрим ҳужайраларда плазмолеммадан ташкил топган айрим тузилмалар — микроворсинка, десмосома ва бошқалар ҳосил бўлиши мумкин.

Цитоплазма асосан ярим суюқ консистенциядаги майда доначалардан ташкил топган бўлиб, унинг ичида ядро ва органеллалардан ташқари, ҳужайрада моддалар алмашинувида, яъни метаболизмда иштирок этувчи моддалар учрайди. Буларга оқсиллар, ёғлар, углеводлар, анорганик моддалар, сув, липидлар, нуклеин кислоталар киради. Ҳар бир қуритилган ҳужайра таркибида ўрта ҳисобда 50—80% оқсил, 1—5% углеводлар, 5—9% ёғ, 2—3% липидлар, қуритилмаган ҳужайрада 75—85% сув бўлади.

Оқсиллар аминокислоталардан ташкил топган юқори молекулали органик моддалардир. Таркибида ўзгармас нисбатда азот, углеводлар, водород, кислород, деярли ўзгармас нисбатда олтинугурт ва баъзан фосфор учрайди. Оқсиллар ҳужайра таркибида протени ёки сут таркибидаги оддий альбумин ҳамда қон зардобидagi глобулин шаклида учраши мумкин. Оддий оқсилларга айрим таянч ва механик вазифаларни бажарувчи тўқималарда учрайдиган, уларнинг тузилишида асосий материал бўлиб хизмат қилувчи коллаген, хондрин, кератин оқсиллари киради. Оқсиллар ҳужайраларда мураккаб, яъни оқсил бўлмаган моддалар билан бириккан ҳолда ҳам учрайди. Бундай мураккаб оқсилларга ядро таркибида учрайдиган протенининг нуклеин кислотаси билан бириккан нуклеопротени оқсили, Гольжи комплексининг митохондрийсида учрайдиган протениларнинг липидлар билан бирикмаси бўлмиш липопротеидлар,

айрим безларнинг секрет маҳсулотидида учрайдиган протейннинг углеводлар билан бирикмасини ҳосил қилувчи гликопротеидлар киради. Таркибидида темир бўлган гемоглобин ва мушакларда учрайдиган миоглобинлар ҳам шулар қаторига киради. Цитоплазма таркибидида оқсиллар парчаланишидан ҳосил бўладиган ва янги оқсиллар синтез бўлишида иштирок этадиган аминнокислоталар ҳам учрайди.

Углеводлар органик бирикмалар бўлиб, водород ва кислород боғланишидан ҳосил бўлади. Улар, одатда, организмда оддий ва мураккаб шаклда учрайди. Оддий углеводларга (моносахаридларга) глюкоза киради. Бир нечта оддий углеводларнинг бирикшидан мураккаб углеводлар (полисахаридлар) ҳосил бўлади. Буларга ҳужайралардаги гликоген ва ўсимлик ҳужайраларида учрайдиган крахмални мисол қилиб келтириш мумкин. Углеводлар ферментлар таъсирида парчаланиб, организм учун зарур бўлган энергия ҳосил қилади. Мураккаб углеводларга яна бириктирувчи тўқима ва безларнинг секрет, яъни маҳсулоти таркибидида учрайдиган мукополисахаридлар ҳам киради. Мукополисахаридлар ҳайвон ва одам тўқималарида кўйлаб учрайди. Асосан икки хил — кислотали ва нейтрал бўлади. Ҳайвон тўқималарида кўпроқ кислотали мукополисахаридлар мавжуд. Уларга гиалурон кислота, хондронтин, сульфат кислота ва гепарин киради.

Ёғлар ва липоидлар. Ёғ кислота билан глицериннинг бирикшидан нейтрал ёғлар, мураккаброқ тузилганларидан эса ёғга ўхшаш липоидлар ҳосил бўлади. Липоидлар эриш хусусиятига кўра ёғларга яқин туради. Липоидлар ёғларни эритувчи моддаларда, яъни спирт, эфир, ацетон ва бензолда яхши эрийди.

Ёғлар тузилишига ва учрайдиган жойига кўра турлича бўлади. Ҳужайра протоплазмасида улар эриқ-майда томчилар шаклида учрайди ва запас энергетик озиқ вазифасини бажаради. Липидлар протоплазма ва унда жойлашган органеллаларнинг қобиғини ташкил қилувчи мембраналар тузилишининг асосини ташкил этади. Кўпинча улар оқсиллар билан бириккан ҳолда учрайди. Уларга ҳужайра липоидларининг асосини ташкил қилувчи липопротеидлар киради. Организм касалланганда ана шу ҳужайра липопротеидлари парчаланиб, улардан ёғ томчилари ажралиб чиқади.

Анорганик моддалар. Маълумки, тўқима ҳужайралари таркибидида ҳар хил миқдорда сув ва минерал тузлар бўлади. Ҳужайраларда учрайдиган сув эркин ва боғланган ҳолатда бўлади. Моддалар алмашинуви жараёнида, яъни моддаларнинг эришида асосан эркин ҳолдаги сув иштирок этади. Боғланган ҳолда учрайдиган сув оқсил молекулалари билан бирикиб, ҳужайралар тузилишини сақлаб туради ва бундан ташқари, сув ҳужайрада содир бўладиган кимёвий ва биокимёвий реакцияларда иштирок этади. Ҳужайраларда сувдан ташқари, анорганик моддалар минерал тузлар ҳолида ёки оқсиллар, углеводлар ва липоидлар билан бириккан ҳолда учрайди. Улар ҳужайралар-

даги кислота-ишқорли мувозанатни сақлаб туради, осмотик босимни, мицеллаларда адсорбция қилинувчи тузларнинг ионларини тартибга солиб туради. Аноорганик моддалар, одатда, чин ёки коллоид эритмалар ҳолида бўлади. Коллоид ҳолда улар органик бирикмалар билан боғланган бўлади. Органик моддалар билан бирга учрайдиган элементларга қуйидагиларни киритиш мумкин: фосфор — АТФ нуклеин кислоталарда, темир-гемоглобин таркибида, магний — хлорофилл таркибида учрайди ва ҳоказо.

Нуклеопротейдлар нуклеин кислоталарнинг оқсиллар билан бирикишидан ҳосил бўлган мураккаб комплекс бўлиб, протоплазмада содир бўлиб турадиган мураккаб кимёвий реакциялардан бири — оқсиллар метаболизмини бошқаради. Нуклеопротейдлар таркибига кирувчи нуклеин кислоталарнинг табиатига қараб икки хил бўлади. Биринчиси дезоксинуклеопротейдлар (ДНП), иккинчиси рибонуклеопротейдлар (РНП) дур. ДНП барча ҳужайралар ядросида, яъни уларнинг асосий массаси бўлган хроматинда, митохондрийда ва сперматозондининг бош қисмида учрайди. ДНП таркибини ташкил этувчи оқсилларга гистонлар ва протаминлар киради. РНП дан эса рибосомалар, вируслар, информосомалар ташкил топган бўлади.

Йод — қалқонсимон без гормони тироксин ва трийодтиронин таркибида учрайди. Кобальт — В витаминида учрайди. Ҳужайрада минерал тузлар етишмаслиги ундаги барча физик ва кимёвий жараёнлар бузилишига сабаб бўлади. Натижада турли касалликлар келиб чиқади.

Нуклеин кислоталар мураккаб органик бирикмалар бўлиб, таркибида фосфат кислота бўлиши туфайли улар кислотали характерга эга. Нуклеотидларнинг табиатига кўра, барча табиий нуклеин кислоталар бир-бирдан тубдан фарқ қилувчи икки хилга — дезоксирибонуклеин кислота (ДНК) ва рибонуклеин кислота (РНК)га бўлинади. ДНК таркибида пиримидин асослари — тимин ва цитозин ҳамда пурин асослари — аденин ва гуанин учрайди. ДНК молекуласида дезоксирибоза углеводи молекуласидаги кислород РНК дагига нисбатан бир атом камдир. РНК да фосфат кислотадан ташқари, пентоза гуруҳига мансуб рибоза углеводи, цитозин ва урацил деб аталувчи пиримидин асослари ҳамда аденин ва гуанин номи билан юритиладиган пурин асослари каби азотли бирикмалар киради. ДНК фақат ядрога топилган бўлса, РНК ядроца ва айниқса эргастоплазмада кўп учрайди.

Нуклеин кислоталарнинг асосий биологик вазифаси — биологик йўл билан оқсил синтезлаш ва синтезланган оқсилларнинг ўзига хос тузилишини белгилашдан иборат. Жамики тирик мавжудотнинг тузилишидаги хилма-хиллик ана шунга боғлиқ.

Ҳужайра морфологияси

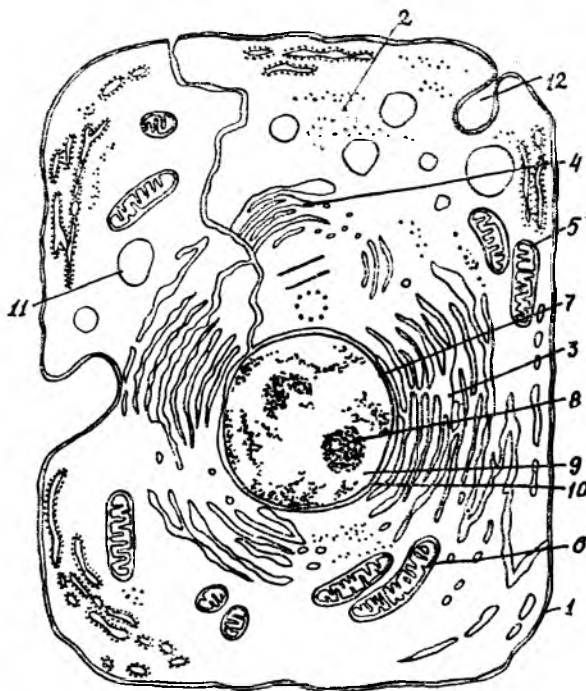
Одам билан ҳайвонларнинг орган ва тўқималарини ташкил қилувчи ҳужайраларда умумий ўхшашлик бўлишига қарамай,

улар шакли, тузилиши, химиявий таркиби ва моддалар алмашинуви жараёни билан бир-бирдан фарқ қилади. Юқорида қайд қилиб ўтилганидек, ҳар бир ҳужайранинг физиологик ҳолати уларнинг морфологиясини белгилайди. Масалан, нерв, мускул ҳужайраларини кўрайлик. Уларнинг йирик-майдалиги ва шакли ҳар хил бўлишига қарамай, барча тирик организмлар ҳужайрасининг ички тузилишида бир-бирига ўхшашлик бор. Ҳар бир ҳужайра бир бутун мураккаб физиологик хусусиятга эга тузилма бўлиб, уларда организм учун зарур бўлган барча ҳаётий жараёнлар кечади. Масалан, деярли ҳамма ҳужайраларга хос бўлган моддалар алмашинуви, энергия ажратиш, таъсирчанлик, ўсиш, тикланиш ва ҳоказо. Ҳужайраларнинг морфологик тузилиши билан танишар эканмиз, улар қуйидаги асосий компонентлардан, яъни ташқи томондан ўраб турувчи мембрана, цитоплазма ва ядродан ташкил топганлигини кўрамиз. Ҳар бир ҳужайрада ана шу компонентлар бўлиши ва уларнинг ўзаро муносабати ҳамда ташқи муҳит билан боғлиқлиги талаб даражасида бўлгандагина ҳужайра ҳаёт кечириши ва ўз вазифасини тўхтовсиз бажариши мумкин.

Ташқи мембрананинг тузилиши. Барча орган ва тўқималар ҳужайрасининг цитоплазмасини ташқи муҳитдан уч қават — ташқи қават — қобиқ ажратиб туради. Бунга *цитолемма* ёки *плазмолемма* ҳам дейилади. Унинг ўртача қалинлиги $7,5 \text{ нм}^2$ га тенг бўлиб, ёруғлик микроскопида кўринмайди. Шунга кўра унинг тузилишини ўрганиш учун фақат электрон микроскопдан фойдаланилади. Қобиқнинг иккита четки қаватлари оқсилдан ташкил топган бўлиб, ўрта қавати ёғсимон моддадан иборат. Мембранасида майда тешикчалар бўлиб, улар орқали керакли моддалар ҳужайра ичига ўтиб, моддалар алмашинуви натижасида ҳосил бўлган чиқинди моддалар ташқарига чиқади. Мембраналар фагоцитоз ва пиноцитоз қилиш хусусиятига эга заррачаларни ҳамда таркибида ҳар хил моддалар эриган суюқлик томчиларини ўраб олиб емириб юборади. Бинобарин, ҳужайра ташқи мембранасининг физиологик вазифаси ҳужайрага керакли озиқ моддаларни ўтказиб, кераксизларини ташқарига чиқариб, емириб, ҳужайра бутунлигини ва ҳаёт фаолиятини таъминлаб туришдан иборат. Мембрананинг ташқари ва ичкарига ўсиб чиққан ўсимталари ҳам бўлади. Улар ана шу ўсимталари, ҳосил қилган қатламлари билан қўшни ҳужайраларга бевосита бирикиб, улар билан ўзаро боғлиқлигини ва мустақамлигини ҳамда алоқасини таъминлаб туради. Ичкари томондан ички қават бўртиб чиқиб, ядро қисмигача боради ва фақат цитоплазма билан эмас, балки ядро билан ҳам муносабатда бўлади.

Ҳужайра органеллалари ҳужайранинг доимий таркибий қисми бўлиб, муайян тузилишга эга ва муайян физиологик вазифани бажарувчи қисми *органелла* дейилади. Органеллалар

умумий ва махсус органеллаларга бўлинади. Умумий органеллаларга: митохондрий, цитоплазматик (эндоплазматик) тўр, рибосома, Гольжи комплекси, лизосома, микронайча, центросома, пероксисома ва пластидалар кирса, махсус органеллаларга тонофиллар, мнофибриллалар, нейрофибриллалар, киприкчалар, микроворсинкалар кирди (4-расм).



4-расм. Ҳужайранинг электрон микроскопда кўри-
ниши (схема):

1 — ҳужайра мембранаси; 2 — цитоплазма; 3 — эндоплазматик тўр; 4 — Гольжи комплекси; 5 — центриола; 6 — митохондрий; 7 — ядро; 8 — ядроча; 9 — ядро шираси; 10 — ядро қобиги; 11 — лизосома; 12 — пиноцитоз пуфакча.

Цитоплазматик (эндоплазматик) тўр. Ҳужайра цитоплазма-сида жойлашган каналчалар системаси вакуодалар ва цистерналардан иборат мураккаб тузилма бўлиб, цитоплазматик мембрана билан қопланган. Цитоплазматик тўр ҳайвон ва ўсимликлар ҳужайраси, шунингдек, бир ҳужайрали содда организмларда бўлиб, тухум ҳужайраси билан ядроси бўлмаган эритроцитларда учрамайди. Цитоплазматик тўр донатор (грануляр) ва донасиз (агрануляр) бўлади. Донаторларининг мембранасида майда донатор шаклда рибосомалар бўлади. Донасизларида эса рибосомалар бўлмайди. Донатор цитоплазматик тўр ҳужайрада оқсил ва ферментларини синтез қилишда

иштирок этса, донасизлари линидлар ва полисахаридлар синтезини таъминлайди. Цитоплазматик тўрнинг мураккаб тузилишини фақат электрон микроскопда ўрганиш мумкин. Ҳужайранинг физиологик ҳолатига боғлиқ равишда цитоплазматик тўр элементлари тўқ ва оч рангда бўлиши мумкин.

Эндоплазматик тўр ҳужайра органониди сифатида фақат оқсил, липид ва углеводларни синтез қилишда иштирок этмасдан, балки ҳужайрада содир бўладиган ҳаракатларни ҳам таъминлайди.

Ўрни келганда шуни ҳам айтиш керакки, цитоплазматик тўр жуда таъсирчан ва ўзгарувчан органелла бўлиб, ҳар хил таъсир натижасида вакуолалари шишиб, найчалари парчаланиб кетиши мумкин. Уларнинг бундай структура ўзгаришлари айрим касалликларда аниқ-равшан кузатилади ва уларга диагноз қўйишда жуда қўл келади.

Рибосомалар эндоплазматик тўр системасига кирувчи, шакли юмалоқ, диаметри 150—350 Å га тенг тузилма бўлиб, уларни фақат электрон микроскопда кўриш мумкин. Ҳужайраларда, одатда, икки хил рибосомалар бўлиб, уларнинг кўпчилик қисми донатор эндоплазматик тўр мембраналарида, иккинчи қисми эркин ҳолда цитоплазмада ёки митохондрий ёхуд хлоропласт матриксида жойлашган бўлади. Рибосомалар ядро қобиғининг ташқи мембранасида ҳам учрайди. Айрим вақтларда улар инфорацион РНК билан бириккан бўлиб, уларга *полирибосомалар* дейилади. Рибосомаларнинг 40% РНК дан, 60% оқсиллардан ташкил топган. Рибосомаларнинг асосий вазифаси оқсиллар синтезида иштирок этишдан иборат. Донатор эндоплазматик тўрда жойлашган рибосомалардаги синтез жараёни, одатда, жадалроқ кечади.

Лизосомалар органеллалар қаторига киради. Уларнинг вазифаси ҳужайраларда овқат ҳазм қилиш ҳамда фагоцитоз жараёнларида иштирок этишдан иборат. Цитоплазмадаги лизосомаларнинг атрофи бир контурли мембрана билан ўралган, диаметри 0,2—0,8 мкм келадиган юмалоқ шаклда бўлади. Матрикс билан мембрана таркибида 20 дан ортиқ гидролитик ферментлар (кислотали фосфатаза, нуклеазалар, катепсин, коллогенез, глюкозидаза ва бошқалар) борлиги аниқланган. Уларнинг қобиғи бузилганида ферментлари цитоплазмага чиқиб кетади. Лизосомалар амфибиялар, қушлар, сүт эмизувчилар ва бошқа ҳайвонлар ҳамда одамда топилган. Айниқса улар фагоцитоз қилиш хусусиятига эга бўлган ҳужайраларда яхши кўринади. Ҳужайралардаги икки хил — бирламчи ва иккиламчи лизосомалар Гольжи комплекси атрофида жойлашган бўлиб, улар таркибидаги ферментлар суст фаолият кечиради. Плазматик мембранадан ҳосил бўлган эндоцитоз пуфакчалар (фагосомалар)нинг бирламчи лизосомалар билан бирикиши натижаси-

да уларнинг ферментлик фаолияти кучаяди ва иккиламчи лизосомалар (гетерофагосомалар), яъни ҳазм вакуолалари ҳосил бўлади. Озиқ моддаларнинг ҳазм бўлиши жадаллашади.

Микронайчалар узунлиги 2,5 мкм, диаметри 20—30 нм га тенг шохланмаган ичи бўш найчалар бўлиб, асосан оқсиллардан таркиб топган хивчинлар ҳамда киприкчалардан иборат. Цитоплазмада жойлашган центриола ҳамда базал таначалар ҳам шу микронайчалардан ташкил топган. Улар, одатда, таянч ҳамда шаклни белгилаш вазифасини бажаради. Аксарият ҳайвонлар ҳужайрасидан олинган микронайчаларнинг кимёвий тузилиши деярли бир хил бўлиб, асосан, ўзига хос тубулин оқсидан таркиб топган.

Гольжи комплекси (Гольжи аппарати, пластинкасимон комплекс)ни биринчи бўлиб 1898 йили итальян олими Камилло тонган. Уни фанда Гольжи аппарати, пластинкасимон комплекс, тўрсимон аппарат, тўрсимон комплекс деб аташ расм бўлган. Улар ҳайвон ҳужайраларида асосан ядро атрофида жойлашган, тўрсимон шаклда бўлади. Ўсимликлар ва энг содда организмларнинг ҳужайраларида эса ўроқ ёки таёқча шаклида учрайди. Қандай тўқима ҳужайраларида учрамасин, уларнинг электрон микроскопик тузилиши деярли бир хил, яъни асосан ясси шаклдаги цистерналар системаси, найчалар ҳамда диаметри 20 нм дан 60 нм гача бўладиган майда ва йирик пуфакчалардан ташкил топган. Уларнинг усти қалинлиги 7—10 нм келадиган цитоплазматик мембрана билан ўралган. Ҳужайранинг вазифаси ўзгаришига қараб, у катталашиб ёки кичиклашиб туради. Гольжи комплекси без ҳужайраларида яхши ўрганилган. Масалан, без ҳужайраларининг секретари катталиги ҳар хил пуфакча шаклида Гольжи комплекси атрофида топилган. Оқсиллар даставвал донатор эндоплазматик тўрдан Гольжи комплексига ўтади. Мазкур комплексда улардан мураккаб оқсиллар (липопротеидлар, мукопротеидлар, мукополисахаридлар) ҳосил бўлади. Тайёр бўлган мураккаб оқсиллар пуфакчаларга йиғилиб, сўнг цистерналардан секрет ҳолида ажралиб чиқади. Пуфакчалар асосан микронайчалар орқали ҳаракат қилади. Ўсимликлар ҳужайрасидаги Гольжи комплекси гемцеллюлоза ва ҳужайра қобиғида пектин моддасини синтезлайди. Шилимшиқ моддалардаги полисахаридларни синтезлашда ва чиқариб беришда ҳам иштирок этади. Гольжи комплекси гранулоцитлар билан семиз ҳужайралардаги махсус гранулаларнинг ҳосил бўлишида ҳам иштирок этади.

Митохондрия ҳайвонлар ва айрим ўсимликлар ҳужайрасида учрайдиган органелла бўлиб, диаметри 0,2—1 мкм га тенг. Шакли ҳар хил: юмалоқ, овалсимон, таёқчасимон ва ипсимон бўлади. Митохондрияларнинг сони ҳар хил ҳужайраларда турлича: 1 донадан 100 минг донгача бўлиши мумкин. Масалан, сутемизувчилар жигарининг битта ҳужайрасида 2500 та митохондрия бўлади. Уларнинг вазифаси ўзгариши билан сони ҳам

ўзгаради, яъни ҳужайранинг вазифаси ошганда митохондрияларнинг сони ҳам ортади. Бунда фақат сони ўзгармай, балки шакли ҳам ўзгаради.

Митохондриянинг нозик тузилишини электрон микроскопда яхши кўриш мумкин. Объектив катталаштириб кўрилганда эса унинг девори икки қаватдан иборат эканлиги яққол кўринади. Унинг ташқи қавати текис, ички қаватидан бўшлиқ томон ўсимталар ўсиб чиққан бўлади. Бу ўсимталарга *крипталар* дейилади. Уларнинг сони ҳам ҳар хил бўлади. Бўшлиқ қисмида ярим суюқ ҳолдаги модда бўлиб, унга *матрикс* дейилади. Матрикс таркибида ДНК, махсус РНК ва рибосомалар бўлади. Ички мембранаси асосан оқсиллардан (70%), фосфолипидлардан (20%) ва бошқа моддалардан ташкил топган. Ташқи мембранаси 15% оқсил ва 85% фосфолипидлардан иборат. Митохондрияларнинг асосий вазифаси энергия ҳосил қилишдан иборат. Масалан, ҳужайралардаги энергиянинг 95% ни митохондриялар ҳосил қилади. Бу уларда углеводлар, аминокислоталар, ёғларнинг оксидланиши ҳисобига рўй беради. Оксидланиш билан кечадиган фосфорланиш жараёнида макроэнергиянинг асосий манбаи — АТФ синтезланади. АТФ синтези митохондрияларнинг асосий вазифасига киради. Митохондрияларда АТФ дан ташқари, оқсиллар ҳам синтезланади.

Ҳужайра маркази, яъни центросома. Центриоль ҳамма ҳайвон ва тубан ўсимликлар ҳужайрасида топилган органелладир. Биринчи марта Ф. Флеминг (1875) томонидан аниқланган. У вақтда центросома биринчи марта бўлинаётган ҳужайраларда топилган. Кейинчалик текширишлар натижасида маълум бўлдики, центросома бошқа ҳужайраларга нисбатан бўлинаётган ҳужайраларда яхши кўринар экан. Бу органелла оддий ёруғлик микроскопда иккита центриола шаклида кўринади. Электрон микроскопда бундай эмас, яъни центриола цилиндрсимон танача бўлиб, узунлиги 0,3—0,5 мкм, диаметри 0,1—0,15 мкм. Унинг деворлари нозик 9 жуфт найсимон тўпламдан иборат. Ҳар бир тўпламда 3 тадан найча жойлашган бўлиб, уларга *триплет* дейилади. Ҳар бир триплетнинг узунлиги центриоланинг узунлигига тенг.

Центриолалар жуфт-жуфт бўлиб бир-бирига перпендикуляр жойлашади. Центриола ўқи бўлиниш ўқини белгилайди. Центриолалар сферик масса марказида жойлашиб, бу масса *центроплазма* ёки *центросфера* дейилади. Центросферада мембрана бўлмай, zichлигига кўра цитоплазмадан фарқ қилади, протениларга бой. Айрим манбаларда центриоланинг тузилиши киприкчалар ёки хивчинларнинг ички тузилишига ўхшатилади. Ҳақиқатан ҳам электрон микроскопда олиб борилган текширишларда улар ўртасида ўхшашлик борлиги тасдиқланди.

Базал таначалар цилиндрсимон шаклда бўлиб, центриола сингари 9 жуфт микронайчалардан ташкил топган. Шу вақтгача ҳужайранинг бўлиниши центриоланинг вазифасига боғлаб

келинган. Эндиликда эса айрим олимлар ҳужайраларда киприкчалар билан хивчинлар ҳосил бўлишида центриолаларнинг вази­фаси бор, деган назарияни илгари сурмоқдалар.

Махсус органеллалар. Буларга: миофибриллалар, хивчинлар, киприкчалар, нейрофибриллалар, микроворсинкалар ва бошқалар ки­ради. Юқорида махсус органеллалар ҳақида гапирилганда буларнинг тузилиши, таркиби ва вази­фалари баён қилиб ўтилди. Шунинг учун қайта тўхталиб ўтирмаймиз.

Ҳужайра киритмалари цитоплазманинг доимий бўлмаган таркибий қисмидир. Уларга оқсиллар, ёғ томчилари, гликоген тўп­ламлари, секретлар, пигмент киритмалари ва бошқалар ки­ради.

Оқсил киритмалари ҳужайра цитоплазмасида пластинкаси­мон, таёқчаси­мон тўп­ламлар ва кристаллар шаклида учрайди. Ёғ киритмалари ва липидлар ҳар бир тирик организмда учрай­ди. Улар ёғ томчилари шаклида кўринади. Ёғ томчилари, одат­да, бир-бири билан қўшилиб йирик­лашади. Улар кўпчилик ўсимликлар ҳужайрасида учрайди. Гликоген киритмалари до­началар ёки уларнинг қўшилишидан ҳосил бўлган йирик тўп­лам­лар шаклида учрайди. Пигмент киритмалари турлича ранг берувчи ҳар хил моддалардан ҳосил бўлган. Ҳайвонлар ҳу­жайрасида кенг тарқалган пигмент киритмаларига мелонин, липофусцин, каротиноидлар кирса, ўсимликлар ҳужайрасидаги пигментларга ксантофил ва каротин, ликопин, криптоксантин ки­ради.

Секретор киритмалар одам ва ҳайвонлар организм­да кенг тарқалган без маҳсулотлар, яъни секретдир. Улар цитоплаз­мада, одатда, майда томчи ёки тўп­лам шаклида учрайди. Ки­ритмалар ўзи махсус бўёқларда бўяб, кейин кўрилади.

Ҳужайра ядросининг тузилиши

Ядро ҳамма тирик ўсимлик ва ҳайвонлар ҳужайрасида бў­либ, унинг ҳаёт фаолиятида иштирок этадиган доимий тузил­ма­дир. Ядронинг фаолияти цитоплазма ва унинг таркибидаги органеллалар билан узлуксиз боғлиқ бўлиб, ядро бутунлиги­нинг бузилиши, уларнинг ўзаро фаолиятининг бузилишига ва ҳужайранинг нобуд бўлишига олиб келади. Масалан, ядронинг қобиғи микро­манипулятор ёрдамида бузилса, ядро моддаларни цитоплазмага қўшилиб кетиб, ҳужайра нобуд бўлади. Ядро аксарият ҳужайраларда битта, айрим ҳужайраларда — остео­класт, кўндаланг йўлли мушкуллар ҳужайраларида кўп бўлади. Уларнинг шакли, йирик-майдалиги ҳужайраларнинг шакли ва йирик-майдалигига боғлиқ. Аммо кўпчилик ҳужайраларда улар юмалоқ ёки овал­си­мон бўлади. Лейкоцитларда таёқчаси­мон, ловияси­мон, мезотелийда ясси бўлади. Ядро қобиғининг икки қаватдан иборат бўлиши, ҳар бирининг қалинлиги 10 нм га тенглиги электрон микроскопда аниқланган. Ядронинг ички ва ташқи қобиғи оралиғида 10—30, баъзан 100 нм га тенг пе-

ринуклеар бўшлиқ бўлади. Деворида диаметри 80—90 нм га тенг кўплаб тешикчалар бўлади. Шу тешикчалар орқали цитоплазма кариоплазма (ядро плазмаси) билан боғланади. Ядро таркибида мураккаб оксиллар, липоидлар, ферментлар бўлади. Нуклеин кислоталар орасида ДНК ва РНК муҳим вазифа бажаради. РНК оқсилнинг мураккаб синтезида иштирок этади.

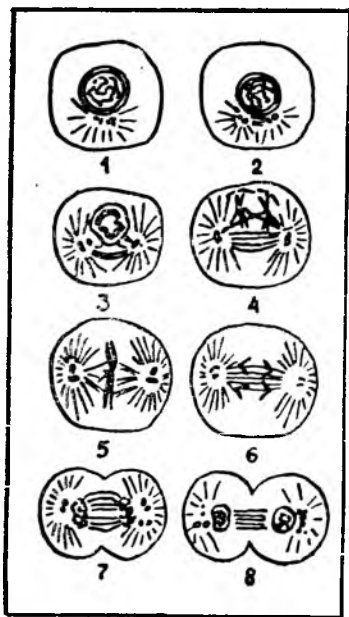
Ядрочалар деярли ҳамма ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларида топилган. Одатда, улар ҳужайраларда битта ёки иккита бўлади. Ядроча кариоплазманинг энг зичлашган қисми бўлиб ажралиб туради. Таркиби нисмон кўринишдаги гомоген тузилмалардан ташкил топган. Ядроча рибосома РНК синтезида иштирок этади.

Ҳужайранинг бўлиниши ўсимлик ва ҳайвонлар ҳужайрасига хос хусусиятдир. Бошқача айтганда, ҳужайраларнинг бўлиниши тирик организмларнинг тобора ривожланишини, узоқ муддат яшашини таъминлаши демакдир. Ҳужайраларнинг бўлиниш жараёни, одатда, организмнинг эмбрионлик давридан бошланиб, то умрининг охиригача давом этади. Эмбрионал даврда

ҳужайраларнинг бўлинишидан янги муайян ҳужайралар ҳосил бўлса, айрим ҳужайралар кўпайиши (гистогенези) натижасида ҳар хил тўқималар тикланади.

Маълумки, ҳужайраларнинг ўзига хос яшаш муддати бор. Онтогенез даврида ҳужайралар нобуд бўлиб, уларнинг ўрнини янги — кўпайиш жараёнида ҳосил бўлган ёш ҳужайралар эгаллайди. Ҳозирги вақтда ҳужайралар кўпайишининг уч хили аниқланган: 1) митоз (*mitos* — ип) ёки нотўғри бўлиниш ёхуд кариокинез; 2) амитоз (*a*—инкор этиш, *mitos* — ип ёки тўғри бўлиниш ва 3) мейоз (*meiosis* — камайиш).

Митоз ёки нотўғри бўлинишда ҳужайрада хромосома ишчалари пайдо бўла бошлайди. Бундай усулда бўлиниш организмда кўпчилик ҳужайраларга хос бўлиб, бунда ҳужайра иккига бўлиниб, ирсий ахборотни белгиловчи тузилмалар ва бошқалар ҳам қиз ҳужайралар орасида иккига бўлинади. Ҳужайраларнинг бўлиниши жараёнида цитоплазма ва ядро таркибида мураккаб ўзгаришлар содир бўлади. Бу жараён тўрт босқичга (фазага) бўлинади: профаза,



5-расм. Ҳайвон ҳужайрасининг митоз йўли билан бўлиниши:

1, 2 — интерфазнинг постсинтетик даври; 3, 4 — профаза; 5 — телофаза; 6 — анафаза; 7, 8 — телофаза.

топлазма ва ядро таркибида мураккаб ўзгаришлар содир бўлади. Бу жараён тўрт босқичга (фазага) бўлинади: профаза,

метафаза, анафаза, телофаза. Иккита фаза ўртасидаги даврга *интермитоз фаза* ёки *интерфаза* дейилади (5-расм).

Профаза ҳужайрадаги ядро маҳсулотларининг ўзгаришидан бошланади: таёқчасимон ёки юмалоқ шаклдаги хромосомалар пайдо бўлади, ҳужайрада қутбланиш жараёни бошланади. Хромосома таркибида бўлган хроматиндаги ДНК яхши кўриниб туради. Шунга ўхшаш жараён ҳужайра марказида ҳам содир бўлиб, улардаги центриолалар бир-биридан узоқлашади ва қарама-қарши томонга ўтади ва дук ипчалари ёрдамида бирикиб туради. Профазанинг охири хромосомаларнинг тикланиши, ядро қобиғи ва ядрочанинг йўқолиши билан аяунланади.

Метафаза ёки она юлдуз босқичи, бунда хромосомалар ҳужайра марказига силжиб, дук ўртасида метафазали ёки экваторияли бир текис пластинка ҳосил қилади. Метафаза охирида ҳар бир хромосома иккита хроматидга, яъни қиз хромосомаларга бўлинади.

Анафаза. Бу даврда гомологик хроматидлар қарама-қарши қутбларга ажралади. Она ҳужайрада нечта хромосома бўлса, ҳар бир қутбда шунча хромосома пайдо бўлади. Ҳужайра танасида белбоғ ҳосил бўлиб, ҳужайрани аста-секин иккига бўлади.

Телофаза. Бунда янги ҳосил бўлган ҳужайрада бир бутун ҳужайра шакллана бошлайди. Ахроматин дук йўқолиб, центриоладан ҳужайралар маркази пайдо бўлади. Хромосомаларда йиғилган ядро моддаси бир текис кўринишни эгаллайди, ядроча билан ядро қобиғи юзага келади. Цитоплазмадаги органеллалар билан ҳужайра киритмалари ўз жойини эгаллайди. Ҳужайранинг танаси иккига ажралиб, иккита ёш мустақил ҳужайра ҳосил бўлади.

Амитоз — тўғри ёки оддий бўлиниш ўсимлик ва ҳайвонлар ҳужайрасининг бўлинишида учрайди. Одамда кўпинча эмбрион ҳужайралари кўпайишида учрайди, яъни бўлиниш натижасида мустақил ҳолда яшаш ва кўпайиш хусусиятига эга ҳужайралар ҳосил бўлади. Бундай бўлинишда дастлаб ҳужайраларнинг ядро ва ядрочаларида бўлиниш бошланади. Бунда дастлаб ядро чўзилиб белбоғ ҳосил қилади. Шу билан бир вақтда ядро-чада ҳам бўлиниш жараёни бошланади. Ядро ва ядроча белбоғлари аста-секин чўзилиб ингичкалашади ва охири узилади. Бу вақтда ядро билан бирга ҳужайранинг ўзи ҳам иккига бўлинади. Айрим вақтларда ядронинг ўзигина бўлиниб, ҳужайра танасида бўлиниш бўлмайди. Бунда кўп ядроли ҳужайралар ҳосил бўлади.

Мейоз — редукцион бўлиниш ҳужайраларнинг бўлиниш усулларидан бири бўлиб, ядро бўлинишининг мураккаб жараёни ҳисобланади. Чунки бунда хромосомалар диплоид ҳолатдан гаплоид ҳолатга ўтади. Хромосомалар сони икки марта камаяди (редукцияланади). Бу эса жинсий ҳужайралар (гаметалар) шаклланишининг муҳим омили ҳисобланади.

Мейознинг муҳим биологик аҳамияти шундаки, у бирор турга мансуб организмнинг қатор бўғинларида кариотипи турғунликни сақлаб, жинсни таъминлар экан, хромосома ва генлар рекомбинацияси учун шароити тўғдиради.

Қуйида тўқималар ҳақида фикр юритамиз.

IV 606. ҚИЕСИЙ ГИСТОЛОГИЯНИНГ БИОЛОГИЯДАГИ АҲАМИЯТИ

Илгари айтиб ўтилганидек, гистологиянинг мустақил фан сифатида шаклланиб келиши XX асрнинг иккинчи ярмида тадқиқот ишларида методологик жиҳатдан туб бурилиш ясалганлиги билан боғлиқ. Методологиядаги мана шу бурилиш туфайли кўп ҳужайрали ҳайвонлар танасидаги тўқималарнинг қанчалик тақомиллашганини билан тўқима структураларининг функционал аҳамияти ўртасидаги қонуният жиддий анализ қилина бошланди. Натижада кўп ҳужайрали бир хил ҳайвонлар тўқимасини бир-бирига солиштириб ўрганиш *филогенез*¹ жиҳатдан катта аҳамиятга эга эканлиги маълум бўлди. Секин-аста фанга биологиянинг бир бўлими ҳисобланган *филогенетика* (филогенез қонуният асосида ривожланишини ўрганади), филогенезда айрим тўқималар ривожланишини қиёсий-анатомик жиҳатдан тадқиқ қилувчи *филогистогенез* назариялари кириб келди. Шундан маълум бўлдики, масалан, ичак эпителийсининг сўрувчи ҳужайралари, ҳаракатлантирувчи мускуллар, сўтәмизувчилар ва ҳашаротларнинг интеретинал тўқималарининг ҳужайралараро моддалари (элементлари) бир типда тузилган экан. Аммо улар айнан бир хил тузилмалар эмас, балки бир-бирига ўхшаш типдаги моддалар (элементлар) модификациясидир, бунинг устига улар бир хил вазифани бажаришга мослашган. Буни билиш орқали функционал (вазифаси) жиҳатдан айнан бир хил тўқималар тузилмасининг асосий вариантларини умумий қонуниятлар асосида тарихий жиҳатдан анализ қилиш мумкин бўлди. Масалан, экологик жиҳатдан бир-биридан фарқ қиладиган яқин қариндош ҳайвонлар тўқимасининг тузилиши ҳам, филогенезида аллақачонлар бир-биридан узоқлашиб кетган кўп ҳужайрали ҳайвонлар тўқимасининг тузилиши ҳам функционал жиҳатдан бир-бирига ўхшаш бўлганлиги учун тарихан осон ўрганиш мумкин. Юқорида айтилганларга қўра, А. А. Заварзин тўқималарнинг эволюцион динамикасида онд масалаларни ишлаб чиқишни ҳозирги гистология фани олдида асосий вазифа қилиб қўйди. Бунда албатта, тўқималар тақомиллашувидаги биологик қонуниятларни анализ қилиш замонавий тадқиқот усулларида фойдаланиб тарихан ёндашувни талаб этади. Демак, гистоло-

¹ *Филогенез* (синоним — *филогения*) — юнонча *бўлиб*, *phylos* — *кабила*, *аждод*, тур. *ген* — *тутилиш*, *келиб чикиш* деган сўзлар бирикмасидан ясалган. Организмларнинг у ёки бу таксономик группаси (масалан, ҳайвонлар туркуми, тура, оиласи) нинг тарихий ривожланиш жараёни.

гиянинг умумбиологик аҳамияти яна ҳам ортади. Иккинчи томондан эса, — дейди Заварзин, — хусусий цитология орқали гистология фани умумий цитология билан яқиндан боғланиб боради, чунки у ишлаб чиқиладиган янги-янги тадқиқот усулларида фойдаланади. Ана шундай тадқиқот усулларида бири қийин усулдир. Бир хил ва ҳар хил организмларда тўқималар табақалашувидаги функционал жиҳатдан бир хил ва ҳар хил элементар структура-химиявий механизмларни тадқиқ қилишда бу усул кўпроқ қўл келади. Ҳозирги вақтда қадимги бирламчи тўқималар табақалашувини уларга ўхшаш иккиламчи ва учламчи тўқималар ва шунингдек, эволюция мобайнида бошқа манбалардан кечроқ юзага келувчи тўқима элементлари билан солиштиришда қийин усул муваффақиятли қўлланилмоқда. Иккиламчи ва учламчи тўқималар эволюцион динамикасининг ўзига хос томонларини аниқлаб олиш, — дейди Заварзин, — на фақат патологик (касаллик) жараёнларнинг моҳиятини тарихий нуқтаи назардан тушунтиришга, балки уларни маълум даражада оқибати нима билан тугашини олдиндан билишга ва шикастланган (касалланган) соҳани бартараф этиш ёки тиклашга қаратилган чора-тадбирларни биологик жиҳатдан асослаб беришга имкон беради. Чунончи, юрак целом мускул тўқимасининг эволюцион динамикасини билиш унинг регенераторлик механизмининг соматик мускуллар (гавда мускуллари) тўқимасининг ана шундай механизмидан принципиал фарқ қилишини кўрсатди, — дейди Заварзин. Шундай экан, мускулида инфаркт бўлган юракнинг функционал фаолиятини тиклашга қаратилган чора-тадбирлар шикастланган соматик мускулларнинг тўла регенерация¹ бўлишини таъминлашга қаратилган чора-тадбирлардан тубдан фарқ қилиши керак. Кўриниб турибдики, патологик ўзгаришга учраган организмнинг бирор қисmini тиклашга қаратилган ҳаракат бефойда бўлмаслиги ёки у тўғри бўлиши учун дардга чалинган ўша қисм тўқимасининг биологик табиатини аниқ-равшан билиш талаб этилади ва, аксинча, патологик жараён оқибатида тўқималарда содир бўлган ўзгаришларни билиш соғлом тўқималарнинг хоссаларига таъриф бериш учун бой маълумот беради.

Яна бир мисол, маълумки, ҳайвонлар ҳаракатини таъминлашда мускул тўқималарида содир бўладиган қисқариш тезлиги тўқима физиологик кучи ва талачаларининг ривожланишига боғлиқ. Ҳайвонларда тез ва секин қисқариш хоссасига эга мускуллар бўлиб, улар морфологик ва таркибий тузилишига кўра бир-биридан фарқ қилади. Тез қисқарадиган кўндаланг йўлли

¹ *Регенерация* — латинча бўлиб, *re* — қайта, янгидан тиклаш деган маъноларни англатувчи олд қўшимчаси, *genero* ёки *generatum* яратмоқ, ишлаб чиқмоқ демакдир. Биологияда йўқотилган ёки шикастланган соҳанинг янсининг организм томонидан қайта тиклаб олинishi. Унинг хужайра ички регенерацияси, хужайра генерацияси, патологик регенерация, регенератив регенерация, физиологик регенерация каби турлари бор.

толачаларнинг саркомерлари калтароқ, миофибриллаларининг сонини кўп, саркотубуляр системаси ривожланган бўлади. Оксидланиш ферментларига нисбатан гликолитик ферментлар кўп учрайди. Аксинча, секин қисқариш хусусиятига эга мускуллар таркибиди гликоген ва ёғ резервлари кўп учрайди, оксидланиш ферментларига бой нерв учлари ҳам кўп учрайди. Мускул тола-ларидаги «Т» система каналчалари тартибсиз жойлашган. Жуда ҳам секин қисқарадиган мускул толачалари одатда, ингичка бўлиб, кўндаланг йўлли дисклари деярли кўринмайди. Тубуляр система ривожланмаган бўлади.

Ҳозирги вақтда гистология амалиётида организмнинг интегратив системаларини анализ қилишда, масалан, нерв марказларини тадқиқ қилишда қиёсий усул яхши натижа бермоқда. Чунки Заварзин фикрича, сўтэмизувчи ҳайвонлар билан одамнинг нерв марказларидаги жуда кўп миқдордаги нейронлар мазкур марказларнинг иши билан структура тузилмаларининг нозик механизмини аниқлашни анча қийинлаштириб қўймоқда. Бошқоқли моллюскаларда, айниқса, ҳашаротларда жуда кўп-лаб мураккаб ва тақомиллашган нерв марказлари борки, улар вазифасига кўра юқори табақали умуртқали ҳайвонларнинг нерв марказларига ўхшаб кетади. Фақат ҳашаротларнинг нерв марказлари камроқ нерв ҳужайраларидан таркиб топган бўлади, холос. Ўз навбатида, бу ҳодиса ҳам нерв марказлари тузилмаларининг умумий принципларини тадқиқ қилишни тақозо қилади. Нейрогистология билан нейрофизиологияда бунинг аҳамияти катта. Чунки, масалан, ҳашаротларнинг кўриш марказларини ҳам морфологик жиҳатдан, ҳам физиологик жиҳатдан текшириш, ўрганиш, аниқ илмий хулосалар чиқариш кўп ҳужайрали барча ҳайвонларнинг кўриш марказлари ишининг нозик, аммо умумий механизмлари устида хулосалар чиқаришга бевосита ёрдам беради, бу — қиёсий тадқиқот усулининг яна бир муҳим томони.

Айтилганлардан маълумки, қиёсий гистологиянинг асосий назарий масаласи бўлган тўқималарининг эволюцион динамикасини ишлаб чиқишда қиёсий-тарихий ёндашиш гистология фанини физиология, биохимия, умумий цитология, молекуляр генетика, биология ва зоология фанлари билан яқиндан ҳамкорлик қилишга олиб келади. Чунки, шу вақтга келиб маълум бўлдики, тўқималарининг эволюцион динамикасини палеонтологик қолдиқлар, қазилмалар ёрдамида ўрганиб бўлмас экан. Бу ҳам текширишнинг эмбриологик ва экспериментал усуллари қаторида қиёсий гистологик усулнинг афзаллигини яна бир қарра исботлайди. Демак, хулоса қилиб айтидиган бўлсак, филогенезда муайян орган тўқималари қай тариқа ривожланган, табақалашган ва тақомиллашган деган саволни ҳал қилишда бошқа тадқиқот усуллари қаторида қиёсий тадқиқот усулига ҳам катта ўрин ажратиш керак бўлади. Бу соҳада олмилардан И. И. Мечников, А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопин ва бошқаларнинг хизмати катта бўлди.

1-§. Тўқима нима

Цитология курсидан маълумки, одам ва ҳайвонлар организмнинг энг кичик органи бу — ҳужайрадир. Ҳар бир ҳужайра ўзининг морфологик тузилиши ва жойлашган ўрнига кўра муайян физиологик вазифага эга ва аксинча, ҳар бир ҳужайранинг физиологик вазифаси унинг тузилиши ва ўрнини белгилайди. Эволюцион тараққиёт даврида экологик муҳитнинг ўзгариши организм бу ўзгаришларга мослашишига, яъни адаптацияга мажбур этади. Организмнинг бундай мослашиш жараёнида ҳужайра асосий роль ўйнайди. Ҳужайра ташқи муҳитга мослашар экан, организм ташқаридан морфологик ўзгаришга учрайди. Бу хилдаги ўзгаришларни, масалан, турли синфларга мансуб ҳайвонлар турларида очиқ-ойдин кўриш мумкин. Демак, ташқи муҳит таъсирида ҳужайралар ўзгарар экан, улардан таркиб топган тўқималарда ҳам шундай ўзгариш (мослашиш) жараёни содир бўлади. Хўш, тўқиманинг ўзи нима?

Тўқима бу — кўп ҳужайрали организмнинг тарихий филогенетик ривожланиши жараёнида вужудга келган, муайян бир физиологик вазифани бажаришга ихтисослашган ҳужайра ва ҳужайралараро элементлар (структуралар) мажмуасидан таркиб топган тузилма. У ҳам ўзига хос бир система, чунки бир эмас, балки бир неча элементдан: ҳужайра ва ҳужайралараро моддалардан ташкил топган бўлади. Тўқимани ҳужайрага нисбатан система десак, органларга нисбатан элемент дейилади. Чунки тўқималар бирлашиб муайян органни ҳосил қилади. Аммо барча органларнинг тўқималари ҳақида бир хил тузилган бўлмайди. Ҳар қайси тўқима у қайси орган тўқимаси бўлишига қараб, муайян морфологик структура ва вазифага эга бўлади. Чунончи: 1) структурасига кўра: *эпителий* (чегараловчи) тўқимаси, *ички муҳит тўқималари* (қон, интерстициал, скелет тўқималари), *нерв системаси тўқимаси* ва *мускул тўқимаси* бўлади. Булар кўп ҳужайрали ҳайвонларнинг барчасида учрайди ва қайси органда бўлишига қараб, **кўпми-озми аҳамиятга эга**; 2) бажарган вазифасига кўра, гарчи умумий бўлса ҳам: чегаралаб турувчи, ички муҳитни доимий равишда бир хил сақлаб турувчи, қисқартирувчи, таъсирланишни идрок этувчи, узатувчи ва анализ қилувчи тўқималар фарқ қилинади. Яна ҳам аниқроқ қилиб айтадиган бўлсак, уларнинг ҳар қайсиси умумий вазифаларни доирасида алоҳида ихтисослашган махсус функцияни бажаради. Масалан, ички муҳит тўқималари — қон билан лимфа томирларда ҳаракатланиб, моддалар алмашинуви маҳсулотларини, шунингдек, озик моддаларни ташийд; шу ички муҳит тўқималарининг бошқа бир хили, масалан, ғовак бириктирувчи тўқима эса бошқа механизмлар ёрдамида бу моддалар-

ни томирлар деворидан ишлаб турган тўқималарга ўтказди. Нерв системаси тўқималари хусусида ҳам шундай фикрни билдириш мумкин. Масалан, нерв тўқимаси мазкур системада асосий вазифани бажарса ҳам, аммо нерв системаси тўқимасининг бир хил типни ҳисобланган нейроглиялар ёрдамисиз у ҳам ўз вазифасини тўла бажара олмайди ва ҳоказо.

Тўқималар, одатда, эмбрион ривожланиши даврида эмбрион варақларининг у ёки бу қисмларидан ривожланади, бунёдга келади ва ҳаёт фаолияти даврида, юқорида айтилганидек, жойлашган ўрнига, бинобарин, турига кўра ҳар хил вазифа бажаради. Демак, тўқималарни ўрганишда дастлаб уларнинг эволюциясига мурожаат қилиш керак. Бу жараёнини ўрганувчи предмет *эволюцион гистология* деб аталади. Гистологиянинг бу соҳасини асосан И. И. Мечников, А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопин ривожлантирдилар ва янги ғоялар билан бойитдилар.

2-§. Онтогенезда¹ тўқималарнинг шаклланиши

Одам ва ҳайвонларнинг эмбрионал ривожланиши билан табиқаро эканми, жинсий йўл билан кўпаядиган барча кўп ҳужайрали организмлар икки жинснинг гаплоид ҳужайралари қўшилишидан вужудга келади. Аниқроқ қилиб айтганда, иккита жинсий (урғочи ва эркек) ҳужайра қўшилганда зигота² ҳосил бўлади. Цитологиядан маълумки, зигота организмда мавжуд барча ҳужайраларга бошланғич моддийлик беради.

Организм эмбрионал ривожланишининг дастлабки босқичларида ирсий омиллар билан бирга муҳит таъсирида эмбрион ҳужайралари табақаланади ва ўзига хос мураккаб тузилишга эга бўлади. Сўнг бу ҳужайралар ривожланиб, улардан ҳар хил тўқима элементлари шаклланади. Эмбрион муртагидан ҳосил бўлган ва кам табақаланган ҳужайраларнинг ривожланиши натижасида (онтогенезда) тўқима пайдо бўлиш жараёни *гистогенез* деб аталади.

Маълумки, ҳужайралар табақаланиб бориш билан бир вақтда уларнинг сони ҳам ортиб боради, ҳажми ҳам катталашади, бунга *ўсиш* жараёни дейилади. Ҳужайралар фаолиятида бундай жараён кечиши индивидуал ривожланиш биологиясига хос хусусият деб қаралади. Демак, организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида ҳужайралар муттасил кўпаяди, ўсади ва такомиллашиб боради. Бу эса ҳар хил ҳужайраларнинг таркиб топишига ва организмни шаклланишига сабабчи бўлади, яъни

¹ Онтогенез — юнонча бўлиб, *on,ontos* — мавжудот, *genesis* — тугилиш, ривожланиш, келиб чиқиш деган сўزلардан ясалган бирикма. Организм дунёга келгандан умрининг охиригача бўлган давр орасида бирин-кетин келадиган морфологик, физиологик ва биохимиявий ўзгаришлар мажмуаси.

² Зигота — юнонча бўлиб, *zygote* — жуфтлашган деган маънони англатади. Иккита гамета қўшилишидан ҳосил бўлган ҳужайра, масалан, урулганган, тухум ҳужайра зиготадир.

такомиллашмиш жараёнлари натижасида эмбрион ҳужайрасида келажакда ҳосил бўладиган тўқимага хос структура ва хусусиятлар шакллана боради.

Одатда, тўқималарнинг шаклланишигача бўлган давр, яъни жинсий ҳужайралар қўшилиб, зигота ҳосил қилганидан бошлаб то тўқима шакллангунча бўлган давр тўрт даврга бўлиб ўрганилади:

1) оотипик давр; 2) бластомер даври; 3) муртак даври; 4) тўқима (гистогенез) даври.

Оотипик¹ даврда келгуси тўқима ҳосил бўладиган материаллар тухум ҳужайра зигота цитоплазмасининг тегишли қисмида жойлашган бўлади. Масалан, амфибияларда хорда — мезодерма материаллари тухум ҳужайра цитоплазмасининг ўроқсимон қисмида жойлашган. Ҳозирги вақтда тухум ҳужайра ёки зиготанинг ривожланиши даврида келгуси ҳосил бўладиган тўқима қисмларини тахминан аниқлаш мумкин. Ҳужайранинг ана шу қисми такомиллашиб бориб, келажакда ундан у ёки бу тўқима шаклланади. Бунга *презюмтив* (бошланғич) *урчуқлар* дейилади. Ҳозирги вақтда гистогенез жараёни замонавий радиоавтография усулида, яъни радиоактив моддалар юбориб тадқиқ қилиш усулларида яхши ўрганилган.

Бластомер даври оотипик даврнинг давоми бўлиб, бунда зигота бўлиниши натижасида қўплаб бластомерлар², яъни ўзига хос янги мустақил ҳужайралар ҳосил бўла бошлайди. Булар эса ўз навбатида бўлиниб майдаланар экан, ўзи билан келажакда ҳосил бўладиган тўқима ёки органларнинг бошланғич элементларини олиб ўтади. Бинобарин, етилган бластуланнинг³ турли қисмларини ташкил қилувчи бластомерлар ҳам ўзаро бир-биридан фарқ қилади.

Эмбрион ривожланишининг навбатдаги даврларида бластомерлар шаклланиши, ички тузилиши ҳамда вазифалари бир-биридан фарқ қиладиган турлича йўналиш олади. Эмбрион ривожланишининг бластомер даври ҳам ҳозирги кунда яхши ўрганилган бўлиб, ҳар бир бластомернинг келажакдаги тақдири, яъни у келажакда организмнинг қайси системалари ривожланишида иштирок этиши маълум.

Муртак даврида эмбрионал ривожланишининг бластула даври тугаб, муртакнинг бошланғич урчуқлари ҳосил бўла бошлайди. Бунда келажакда турли тўқима ва органларни ҳосил қилади-

¹ *Оотипик* — юнонча *oos* — тухум (тухум ҳужайра) сўзига типик сўзи қўшилишидан ҳосил бўлган бирикма. Тухумга хос деган маъно беради.

² *Бластомер* — юнонча бўлиб, *blastos* — ўсимта, муртак, *meros* — қисм деган сўзлар қўшилишидан ясалган бирикма. Тухумнинг митотик бўлиниши натижасида ҳосил бўлган ва ўсмаслиги билан фарқ қиладиган эмбрионал ҳужайраларнинг умумий номи.

³ *Бластула* — юнонча бўлиб, *blastos* — ўсимта, муртак демакдир. Қўп ҳужайрали бир қавагли муртак бўлиб, тухум бўлинишининг якунловчи босқичи

ган ҳужайралар, яъни урчуқлар (чегараланган қисмлар) пайдо бўлади. Муртак даврида ўзига хос тузилган ҳужайралардан ташкил топган *эмбрион варақлари* ҳосил бўлади ва улар табақаланиши натижасида ҳар хил тўқималар вужудга келади. Масалан, эктодермадан шакли найсимон нерв тўқимаси урчуғи ажралиб чиқади, мезодермадан эса ҳар хил сомит бўғимлар ҳосил бўлиб, сўнгра улар склеротом, митом, дерматом ва спланхиотомларга ажралади.

Умуртқали ҳайвонларда, кўпинча, юқорида айтилган бошланғич урчуқлар билан биргаликда мезенхима ҳам шакллана бошлайди. Мезенхима асосан эмбрионнинг ўрта варағидан ҳосил бўлган мезодерманинг турли қисмларидан ажралиб чиққан ҳужайрадан таркиб топган бўлади ва бошланғич урчуқларнинг оралиқ бўшлиқларини тўлдириб туради. Мезенхима табақаланиши натижасида эса шакли ва вазифаси ҳар хил тўқималар ҳосил бўла бошлайди. Масалан, қон ҳужайраларига, суяк, бириктирувчи ва силлиқ мускул тўқималарига бошланғич моддийлик мана шу мезенхимадан ўтади.

Тўқима (гистогенез) *даврида* тўқима урчуғидан ўзига хос тузилган ва муайян вазифаларни бажаришга мослашган етук тўқималар етишиб чиқади. Ҳар бир тўқиманинг шаклланиш жараёни ўзига хос йўналишда содир бўлиб, бир-бирдан тубдан фарқ қилади. Тўқималарнинг мана шундай бошланғич урчуқдан ҳосил бўлиш жараёни *гистогенез* деб аталади. Бинобарин, тўқима даври гистогенез даври ҳамдир. Тўқималар ҳосил бўладиган бошланғич урчуқда ўзига хос ўзгаришлар содир бўладик, натижада урчуқ ҳужайралари ва ҳужайрасиз тузилмалари ихтисослашиб, ҳар хил тўқимага хос морфологик тузилиш ва ўзига хос физиологик, шу билан бирга химиявий хусусиятлар касб этади. Бу жараён давом этиши натижасида бора-бора организмда тўқима, орган ва системалар бунёдга келади.

Демак, эмбрионал ривожланиш даврининг дастлабки босқичида аввал оддий тузилган муртак ҳосил бўлса, ривожланишнинг охири давларида мураккаб тузилган ва эндиликда муайян вазифани бажара оладиган тўқима ва органлар пайдо бўлади.

Эмбрионал ривожланишнинг мана шу гистогенез даврида ҳужайраларнинг морфологик тузилиши ва физиологик ҳолатини уларнинг таркибий қисми, яъни химиявий структураси таъминлайди. Чунки ҳужайраларнинг химиявий структураси уларда борадиган моддалар алмашинуви жараёнига боғлиқ. Бинобарин, ҳар бир эмбрион ҳужайрасида моддаларнинг алмашинуви, жараёни ўзига хос физиологик фаолиятига қараб турлича, озиқ моддаларга бўлган эҳтиёжи ҳам турлича бўлади. Масалан, жўжа эмбриони юрагининг ривожланиши учун организмда глюкоза концентрацияси жуда паст бўлиши керак, нерв тўқимаси эса бундай шароитда ривожлана олмайди, чунки унинг ривожланиши учун глюкоза камида икки барабар кўп бўлиши шарт.

Ҳозирги вақтда экспериментал тажрибалар ўтказиб, объекта гистогенез жараёнига таъсир қилувчи ҳар хил моддалар юбориб, уларнинг тўқималар ривожланишига таъсири ўрганиб чиқилган. Маълум бўлишича, гликолиз (йодацетат) ва цианидлар жўжа миясининг ўсишини сусайтиради, юракнинг ривожланишига эса айтарли таъсир қилмайди; флюоридлар эса аксинча, юрак тўқимасининг ривожланишини сусайтиради, мия ривожланишига эса унча таъсир қилмайди. Эмбрионал ривожланиш даврида моддалар алмашинуви жараёни турли тўқималарда турлича бориши улар таркибидаги ферментлар миқдори ва активлиги ҳар хил бўлишини тақозо қилади. Демак, *табақаланиш (дифференцияланиш)* жараёни деганда, ўз регионида ўзига хос моддалар алмашинувига эга бўлган, натижада ўзига хос морфологик тузилишга ва физиологик вазифани бажаришга олиб келадиган жараён тушунилса, ҳужайра ва тўқималар табақаланиши (дифференцияланиши) деганда, бир хил ҳужайра ва тўқималарда фарқланиш юзага келиши, уларнинг онтогенез жараёнида ихтисосланишга сабаб бўладиган ўзгаришларга учраши тушунилади.

3-§. Тўқималар классификацияси

Тўқималар ҳозирги замон микроскоплари ва янги тадқиқот усуллари ёрдамида ҳар томонлама ўрганилишга қарамай, шу вақтгача уларни аниқ мужассамлаштирадиган ягона классификация тузилган эмас. Бинобарин, тўқималар тузилиши, вазифасига ва ривожланиш хусусиятларига қараб бир оз шартли равишда бир неча гуруҳга бўлинади. Ҳар қайси тўқима ҳужайралари ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлиб, организмнинг турли қисмида жойлашган ва турлича вазифаларни бажаришга мослашган. Яна шундай тўқималар борки, ўзи бир хил бўлишига қарамай, организмнинг ҳамма қисмида учрайди ва ҳар хил морфологик тузилишга эга бўлади ва турлича физиологик вазифани бажаради.

Масалан, *эпителий тўқимаси* организмнинг жуда кўп қисмида учрайди ва ҳар қайсиси вазифасига кўра бошқасидан фарқ қилади. Чунончи, *ясси эпителий* — у асосан ички органларнинг ташқи муҳит билан боғланмаган бўшлиқ юзаларини қоплаб туради ва чарви, ўпканинг плевра пардаси ва юрак халтачаси юзасини қопловчи вазифаси билан бирга трофик ва химоя вазифаларини ҳам ўтайди. *Кубсимон* ва *цилиндрсимон эпителий* ҳужайралари буйрак каналчалари деворида ва ташқи секреция безларининг кичик ва катта диаметрдаги чиқарув каналчалари деворида ҳамда қалқонсимон без ва овқат ҳазм қилиш системасининг деворларида учраб, ўзига хос махсус физиологик вазифаларни бажаради. Худди шунингдек, *кўп қаторли киприкли эпителий* ва *кўп қаватли эпителий* ҳам ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлиб, турли хил вазифаларни бажаради.

ради. Организмда учрайдиган бошқа хил тўқималар ҳам шунга ўхшаш кенг тарқалган. Уларнинг ҳужайра элементлари ва оралиқ моддалари ҳам ўзига хос физиологик хусусиятларга эга.

Айтилганлардан кўриниб турибдики, тўқималар ҳар хил, уларнинг вазифаси ҳам ҳар хил. Шунинг ҳисобга олган олимлар уларнинг ягона классификациясини тузишга кўп марта уриниб кўрдилар. Масалан, тўқималарнинг микроскопик тузилиши ва ривожланиши асосида биринчи классификация тузиш XIX асрда Европада бошланди. И. Лейдиг 1853 йили «Рептилия ва балиқлар анатомияси билан гистологияси ҳақида маълумотлар» номили асарида биринчи марта тўқималарнинг морфологик тузилиши ва физиологик хусусиятларига асосланган классификацияни тақдим этди. Албатта, бу классификация айрим камчиликлардан холи эмас эди. Лекин шунга қарамай, гистология фанини ўрганишда у анча қулайликлар яратди. Бежиз эмаски, ўша давр мутахассис ва олимлари ўз асарларида бу классификациядан узоқ йиллар мобайнида фойдаланиб келганлар. Масалан, А. Келликер 1855 йили ёзган «Гистологиядан дарслик» асарида биринчи марта классификациядан фойдаланган. И. Лейдиг билан А. Келлигер бу классификацияни яна ҳам мукамал ўрганиб, такомиллаштириб тўқималарни тўрт гуруҳга бўладилар. Булар: 1) эпителий; 2) бириктирувчи тўқима ва қон; 3) мускул; 4) нерв тўқимаси. Бу классификацияда тўқималарнинг морфологик тузилиши ва физиологик хусусиятлари назарга олингани учун унга «Тўқималарнинг морфофункционал классификацияси» деб ном берилди. Ҳозирги вақтда ҳам кўпгина гистологлар шу классификациядан фойдаланиб келмоқдалар.

Кейинги йилларда тўқималарни ҳар томонлама чуқур ўрганишда бир неча хил классификациялар тақдим этилди. Гистологлардан акад. А. А. Заварзин организмнинг эволюцион ривожланиш давридаги ҳаёт фаолиятини назарда тутиб, функционал принципга асосланган классификация тузди. Бунда у тўқималарни бир-биридан қуйидагича фарқ қилади.

1. *Чегараловчи тўқима* — эпителий тўқимаси назарда тутилади, яъни ҳимоя вазифасини бажарувчи тўқима.

2. *Ички муҳит тўқималари* — моддалар алмашинувида иштирок этадиган, таянч ва механик вазифаларни бажарадиган тўқималар.

3. *Мускул тўқимаси* — организмнинг ички ва ташқи органлари ҳаракатини таъминловчи тўқима.

4. *Нерв тўқимаси* — ташқи ва ички таъсиротга жавоб бериш (реакция кўрсатиш) хусусиятига эга тўқима.

А. А. Заварзин умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар тўқимасини қиёсий ўрганар экан, улар бажарадиган вазифасига кўра, морфологик тузилиш жиҳатдан бир-бирига ўхшаш бўлади, лекин ҳар қайси организмда эволюцион ривожланиш даврида бу ўхшашлик қисман фарқ қилиб қолиши мумкин, деб тушунтиради.

Н. Г. Хлопин ўзининг генетик классификациясини тузганда эса тўқималарнинг филогенез ва онтогенез даврлардаги ривожланишини асос қилиб олади. Бунда ҳар бир тўқима ривожланиш даврида муайян бир вазифани бажариш учун шаклланиб, ўзгариб боради ва бутун организм билан бир бутун ҳолда муайян физиологик вазифани ўтайди. Бинобарин, генетик эволюция жараёнида белгилар шундай ажрала бошлайдики, аجدодлардан қолиб келган организмлар гуруҳлари ўртасида морфологик ва функционал фарқ пайдо бўлади, деб таъкидлайди.

Берталанффи ва Лоу (Bertalanff F. G. Lage., 1962) классификациясида тўқима ҳужайраларининг кўпайиши, яъни уларнинг пролефератив хусусиятлари асос қилиб олинган. Унинг назарида, организмнинг ҳамма орган ва системалари пролефератив хусусиятларига кўра уч гуруҳга бўлинади:

1. Митотик бўлиниш хусусиятига эга бўлмаган ҳужайралар.
2. Камроқ кўпайиш хусусиятига эга бўлган ҳужайралар.
3. Доимо бўлиниб туриш хусусиятига эга бўлган ҳужайралар.

Лейблонд (Leblond I. f., 1964) тузган классификация ҳам юқоридагига ўхшайди:

1) митотик, яъни кўпайиш хусусиятига эга бўлмаган ҳужайралар, бунга нерв тўқимаси, яъни нейроннинг кўпаймаслик хусусияти мисол қилиб олинади;

2) ўсиш хусусиятига эга бўлган ҳужайралар. Бундай ҳужайрали органлар онтогенез даврида ўсиб, ҳужайралари кўпайиб боради, лекин орган етарли даражада шаклланиб олганидан сўнг кўпайиш жараёни сўсаяди. Бунга жигар паренхимаси ва мускул тўқимасининг толачалари мисол қилиб олинади;

3) доимо тикланиб турувчи тўқималар. Бунда тўхтовсиз содир бўлиб турадиган бўлиниш натижасида тўқималарнинг юза қисмидаги ҳужайралар муттасил нобуд бўлиб, тўкилиб туради ва уларнинг ўрнини кўпайиш натижасида ҳосил бўлган ёш ҳужайралар тўлдириб боради. Бунга эпидермис, ичак эпителийси ва қон шаклли элементлар, уларни ишлаб чиқарадиган ҳужайраларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин.

Кейинги классификация Д. С. Саркисовга (1970) тегишли бўлиб, у тўқималарнинг қайта тикланиши, яъни регенерацияга асосланган, классификациядир. Бунда тўқималардаги регенерация жараёни ҳар хил тўқималарда турлича тезликда бориши назарда тутилган.

Адабиётларда юқоридаги классификациялардан ташқари, яна бир қанча классификациялар келтирилган бўлиб, улар асосан тўқималарнинг айрим хусусиятларига асосланиб тузилган. Ҳозирги вақтда асосан морфо-функционал классификациядан фойдаланилади. Бу классификацияга мувофиқ, организм тўқималари беш гуруҳга бўлиб ўрганилади.

1. Эпителий тўқимаси ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлиб, ҳужайралари энч, яъни қатлам-қатлам бўлиб жойлаш-

ган. Бу тўқима орқали организм билан ташқи муҳит ўртасида моддалар алмашинуви содир бўлади. Бундан ташқари, ҳимоя қилиш, сўриш, секреция ва экскреция қилиш хусусиятларига эга бўлган эпителийлар ҳам бор. Эпителий тўқимаси эмбрион ривожланиш даврида организмнинг учала варағидан (эктодерма, энтодерма ва мезодермадан) ҳосил бўлади ва ўзи қоплаб турган орган ва системаларни, кўп ҳужайрали ҳайвонларнинг ташқи ва ички эпидермис қаватини, овқат ҳазм қилиш системаси, ҳаво йўллари, сийдик ва таносил йўллари шиллиқ пардасини, сероз пардаларини ва шунингдек, организмдаги бир қатор безларнинг ўз вазифасини бажаришида иштирок этади. Борди-ю, шу орган ёки системалар, ҳайвонларнинг тери ёки шиллиқ пардалари шикастланса (жароҳатланиб некрозга учраса), эпителизация содир бўлиб, ўрнида янги эпителий тўқимаси ҳосил бўлади. Бу унинг ҳимоялаш хусусиятларидан биридир.

2. Қон ва лимфа. Булар суяқ ҳолда бўлишга қарамай, тўқималарга қўшиб ўрганилади. Чунки улар таркиби жиҳатидан суяқ ҳужайраларо моддадан ва унда эркин сузиб юрувчи тўқима ҳужайраларидан ташкил топган. Қон ва лимфа томirlарни тўлдириб туради. Моддалар алмашинувида ўзига хос муҳим вазифаларни бажаради. Организм учун зарур бўлган моддаларни етказиб бериш билан бирга моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган чиқинди маҳсулотларни ажратиш органлари орқали ташқарига чиқарилишида иштирок этади, кислород алмашинувида эса актив қатнашади. Шу билан бирга барча органлар ўртасида гуморал вазифани ўтайди, яъни организмга гормонлар, минерал тузлар ва витаминлар етказиб беради.

3. Бириктирувчи тўқима. Бунга сийрак бириктирувчи тўқима, тоғай ва суяқ тўқималари киради. Бириктирувчи тўқималарнинг асосий морфологик ўхшашлиги, улар тўқима ҳужайраларидан ва толали ҳужайраларо моддадан ташкил топганлигидадир. Бу тўқималар организмда трофик, пластик, ҳимоя, механик ва таянч вазифаларини бажаради.

Бу ўринда шунӣ қайд қилиш керакки, қон, лимфа ва бириктирувчи тўқималар эмбрионал ривожланиш даврида унинг мезенхима ҳужайраларидан ҳосил бўлади. Шунинг учун айрим қўлланмаларда бу тўқималар мезенхима тўқима деб, бир гуруҳга қўшиб ҳам ўрганилади.

4. Мускул тўқимаси. Организмда морфологик тузилиши ва жойлашган ўрнига кўра икки хил, яъни силлиқ ва кўндаланг йўлли мускул тўқималари учрайди. Силлиқ мускул тўқимаси дуксимон мускул ҳужайраларидан, кўндаланг йўлли мускул тўқимаси цилиндрсимон мускул толачаларидан таркиб топган. Мускулларнинг асосий вазифаси организмнинг ташқи ва ички органлари ҳаракатини таъминлашдан иборат.

Силлиқ мускул асосан ички органларнинг мускул қаватини ташкил қилади ва ритмик ҳолда қисқариб тураркан, ҳеч қачон

чарчамайди, одам ёки ҳайвон ихтиёрсиз ҳаракатланиб туради.

Кўндаланг йўлли мускул асосан скелет мускулатурасини ташкил этиб, тез қисқариб, тез чарчайди. Қисқариш ёки ёзилиш ҳам ихтиёрий юзага келади. Аммо юрак мускули ҳам кўндаланг йўлли мускул толасидан ташкил топганига қарамай, силлиқ мускулларга ўхшаб ихтиёрсиз қисқариш хусусиятига эга.

Силлиқ мускуллар мезенхимадан, кўпдаланг йўлли мускуллар мезодермадан ривожланади.

5. Нерв тўқимаси. Нерв ҳужайралари асосан нейронлар билан нейроглиядан ташкил топган. Нейронларнинг вазифаси ташқи ва ички таъсирни қабул қилиб, уни бир нейрондан иккинчи нейронга ўтказишдан иборат. Нейроглия ҳужайраларининг вазифаси ҳам нерв ҳужайраларининг вазифаси билан узвий боғланган бўлиб, трофик, механик, таянч ва фагоцитоз вазифаларни бажаради. Нерв тўқимаси организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг эктодерма ҳужайраларидан ажралиб чиқади ва ривожланади. Нейроглия ҳужайралари мезенхимадан тарқалади.

*Базал мембрана*¹ организмда учрайдиган тўқима ҳужайраларидан эпителиоцит ва эндотелиоцитларнинг базал қисмлари, уларнинг остида жойлашган бириктирувчи тўқимадан базал мембрана (базал пластинка) орқали ажралиб туради. Худди шунга ўхшаш, кўндаланг йўлли мускул толалари ҳам базал мембрана ёрдамида атрофдаги тўқималардан ажралиб туради. Базал мембрана аниқ морфологик тузилишга эга бўлмаган парда бўлиб, углерод, оксил ва липопроteid моддалардан таркиб топган мураккаб тузилмадир. У ўз фаолиятида трофик тўсиқ ва чегаралаб турувчи каби муҳим вазифаларни бажаради. Базал мембранада (пластинкада) қон томирлар бўлмайди, унинг атрофидаги тўқима ҳужайраларига озиқ моддалар шу парда орқали филтрланиб ўтади, шу билан улар тўқималар аро моддалар алмашинувида иштирок этади.

4-§. Тўқималарнинг ўзаро боғлиқлиги

Одам ва ҳайвонлар организми бир бутун бўлиб, уларнинг орган ва системалари билан физиологик хусусиятлари бу бирикни таъминлаб туради. Ҳар бир орган ёки тўқима организмдан ташқарида узоқ вақт давомида яшай олмайди.

Ҳар бир орган бир неча тўқималар йиғиндисидан ташкил топган, масалан, овқат ҳазм қилиш системасидаги органлар таркибида эпителий, бириктирувчи тўқима, силлиқ мускул, нерв тўқималари, безлар ва бошқа тўқималар бор. Ҳар бир орган

¹ Базал — юнонча — basis — асос деган сўздан олинган бўлиб, унинг устида бирор нарса ётган ҳолларда ишлатилади.

Унинг иккинчи номи — асосий ногора парда. У одамда ва ҳайвонларда ички қулоқда жойлашган бўлиб, юпқа коллаген толачалардан таркиб топган бириктирувчи пластинкадан иборат.

строма ва паренхима қисмларидан иборат бўлиб, строма шу орган негизини ташкил қилиб турувчи тўқимадан иборат бўлса, паренхима шу органга хос эпителий ёки специфик вазифани бажарувчи тўқима ҳужайраларидан ташкил топган. Булар ҳамма вақт бир-бири билан узвий боғлиқ ҳолда ишлайди. Ҳеч бир органини тўқималарсиз тасаввур қилиб бўлмайди. Овқат ҳазм қилиш системасининг асосий вазифаси овқатни парчалаш ва сўриб беришдан иборат. Лекин унинг ҳаракатини таъминловчи силлиқ мускулларнинг физиологик фаолияти пасайса, овқат яхши парчаланмайди ва сўрилмайди ёки ҳаракати яхши сақланиб қолган овқатни сўриб берувчи эпителийнинг фаолияти бузилган бўлса ҳам овқатнинг тўла ҳазми меъёрига етмайди. Агар меъда ёки ичакларни иннервация қилиб турувчи нерв толасини кесиб қўйилса, уларнинг ҳаракати тўхтаб, бошқа тўқималар фаолиятига салбий таъсир кўрсатади. Шунга ўхшаш, кўндаланг йўлли мускул толалари ҳам атрофдаги бириктирувчи нерв ва бошқа тўқималар билан бирга ўз фаолиятини давом эттиради. Хуллас, ҳар бир органининг таркибиди учрайдиган тўқималар йиғиндиси биргаликда шу органининг физиологик ҳолатини таъминлашда бевосита иштирок этади. Бундан ташқари, органини ташкил этувчи тўқималарнинг ўзаро фаолияти уларнинг ҳар хил патологик ҳолатларида ҳам рўй-рост намоён бўлади.

Организмнинг интеграционлигини, яъни организм яхлитлиги, бир бутунлигини таъминлайдиган ва регуляция қилиб турадиган, шунингдек, организм қисмларининг ўзаро боғланиб туришида хизмат қиладиган системалар борки, буларсиз у бир бутунлигини йўқотади, чунки барча тўқима ва органларнинг бири-бирига мувофиқ келиб ишлаши мана шу нерв ва эндокрин системаси орқали амалга ошади. Шу жиҳатдан олиб қаралганда, нерв системаси билан турли хил тўқималар ўртасидаги ўзаро алоқадорлик (боғлиқлик)ни ўрганиш, тадқиқ қилиш жуда муҳим. Чунки бирор тўқиманинг нерв системаси томонидан иннервация қилиниши издан чиқар экан, шу тўқима ва органининг структурасида ҳар хил морфологик ўзгаришлар юзага келади. Чунки, мускул ҳаракати иннервацияси издан чиқса, шу мускул атрофияга учрайди. Еленкий ва бошқаларнинг фикрича, меъда ости безининг қуёш чигали деб аталувчи нерв тугунчалари олиб ташланса, унинг актив фаолиятида ўзгаришлар юзага келади: панкреатитларда етилмаган сектор доначалар кўп-лаб пайдо бўлади, секрет маҳсулоти уларнинг ташқарига чиқиши сусаяди ва ҳоказо.

Маълумки, юқорида айтиб ўтилганидек, организм ўз тарихий ривожланиши даврида ташқи муҳит ва яшаш шароити ўзгариши ва уларнинг муттасил таъсири натижасида ўзгариб, такомиллашиб борган, бинобарин, ички органлар интеграцияси ва регуляцияси системасида ҳам ана шундай такомиллашиш жараёни борган натижада охири олий даражада тузилган ҳай-

вонлар ва одам нерв системаси орқали организмнинг бошқа барча системалари ўртасида мустаҳкам боғланиш вужудга келган.

Организмда бир нечта эндокрин, яъни ички секреция безлари бўлиб, улар ўз маҳсулотини — гормонлари билан кўпгина система ва органлар ишини бошқаради ва шу билан уларнинг ҳамда бутун организмнинг физиологик фаолиятини таъминлайди. Масалан, нерв системасига таъсир қилиш билан унинг иш фаолиятини оширади ёки сусайтиради. Ўз навбатида, нерв системаси шу безлар фаолиятини бошқаради. Демак, нерв системаси билан ички секреция безлари орасида узвий боғланиш бўлиб, бир-бирининг физиологик фаолиятига, ҳолатига таъсир қилиб туради. Бошқа орган ва системалар ҳам ана шу икки система орқали бошқарилиб туради ва ҳоказо.

Ўзаро боғлиқлик фақат тўқималар орасида эмас, балки бир хил тўқиманинг ҳужайралари орасида ҳам мавжуд, яъни «қариндош» ҳужайралар ўзаро боғлиқ бўлади. Масалан, бир хил тўқималардан ҳужайраларни бир-биридан ажратиб културага қўйсак, улар ўзаро топишиб олади, ёки ҳар хил тўқималардан олинган ҳужайраларни аралаш қўйиб, қориштириб юборилса, маълум вақтдан кейин улар ўз «қариндошлари»ни топиб, бир ерга гужанак бўлиб тўпланиб олади. Бу ҳодиса гистологияда *адгезия*¹ деб аталади. Адгезия ҳодисаси ҳужайралар мембранасидаги бир-бирини «таниш»га имкон берувчи информациялар тўплами билан белгиланади. Бундан ташқари, яна ҳужайралар оралиғида ҳам ўзаро боғланиш бор, буни «ёриқ орқали боғланиш» дейишди, бу боғланиш орқали, одатда, оддий молекулали моддалар — гормонлар, АТФ, нуклеотидлар, пептидлар, метаболитлар, аорганик ионлар бир ҳужайрадан иккинчи ҳужайрага диффузия йўли билан ўтади. Ўсишни бошқариб турувчи, тўқималар ривожланишида дифференцияланиб турувчи моддаларнинг ҳужайраларга силжиши ҳам, шунингдек, электр, сигналларнинг келиши ҳам шу боғланиш орқали амалга ошади.

5-§. Тўқималар регенерацияси

Регенерация организмнинг ташқи муҳит омиллари таъсирига мослашуви натижасида такомиллашиб борадиган ёки ҳар хил сабабларга кўра нобуд бўладиган ҳужайралар, тўқималар ва органлар ўрни қопланиб турадиган ва тикланадиган жараёндир. Регенерация уч хил: физиологик регенерация, репаратив регенерация, патологик регенерация бўлади.

Физиологик регенерация — кундалик нормал ҳаёт давомида яшаб, эскириб, нобуд бўладиган тўқима ҳужайралари ўрни-

¹ *Адгезия* — латинча *adhaesia* — ёпишиш, қўшилиш деган маънони билдиради.

га янги ҳужайралар бунёдга келишидир. Физиологик регенерацияга тери эпидермис қаватининг ҳужайралари яққол мисол бўлади. Бунда эпидермиснинг юқори қаватини ташкил этувчи муғузланган ҳужайралар муттасил тўкилиб туради, ўрнини эса базал ҳужайралар кўпайиши натижасида ҳосил бўладиган янги ҳужайралар тўлдириб туради. Худди шунингдек, физиологик регенерация жараёнини қон шаклли элементлари мисолида ҳам кўриш мумкин, яъни қизил қон таначалари ўз вазифасини бажариб бўлганидан сўнг, улар ўрнини кўмикда ҳосил бўладиган янги ёш эритроцитлар тўлдириб боради. Бундай ҳолини бошқа ҳужайралар фаолиятида ҳам кўриш мумкин.

Реператив регенерация. Бу регенерациянинг физиологик регенерациядан фарқи шундаки, бунда тўқима ҳужайралари физиологик эскириши (нобуд бўлиши) натижасида янгидан ҳосил бўлмай, балки патология натижасида нобуд бўлиб, емирилиб, янгилари вужудга келади. Реператив регенерация патологик шароитда юзага келади ва шу сабабли ҳам у нормадан миқдор ва сифат жиҳатидан фарқ қилади. Бунга операциялардан сўнг тиг теккан жойнинг битиши, тикланиши мисол бўлади.

Патологик регенерация. Ҳар хил сабабларга кўра, патологик жараёнлардан кейин тўқима ҳужайраларининг нобуд бўлиши ва ўрни тўлдирилишига патологик регенерация дейилади. Бунда регенерация жараёни кечикиши, бузилиши ёки бутунлай бўлмаслиги мумкин. Регенерация жараёни қандай кечмасин, унинг тезлиги ва сифати организмнинг ўша вақтдаги хилма-хил реактив ҳолатига боғлиқ бўлади. Бу ҳолатни, одатда, нерв системасининг ҳолати, озиқланиш, яллиғланишнинг бор-йўқлиги, тўқимадаги маҳаллий шарт-шароит — иннервация, лимфа айланиши, қон айланишининг қониқарли ёки қониқарсиз бўлиши, организмнинг ёши, яшаш шароити ва бошқалар белгилайди. Шуларга асосланиб, регенерация жараёни тўқималарда маълум суръат билан бориши ёки бутунлай юзага чиқмаслиги мумкин деймиз. Шикастланган тўқима нерв системасидан маҳрум бўлган (тажриба вақтида нервсизлантирилган ёки нерв травматик шикастланган) ҳолларда регенерация бутунлай бўлмаслиги ёки ниҳоятда суст, сифатсиз бўлиши мумкин. Ҳа деганда, битавермайдиган хроник жароҳатлар, яралар пайдо бўлишига асосий сабаб шу ердаги нерв ҳужайраларининг нобуд бўлганлигидир.

Бу ўринда шунини айтиб ўтиш керакки, шикастланган ёки бир қисм патологик жараён туфайли шикастланган ички органлар (жигар, меъда ости беши, буйраклар, жинсий безлар, талоқ ва бошқалар)да регенерация фақат шуларнинг ўзида бормасдан, балки соғ қолган орган қисмида ҳам боради, бунга *компенсатор гипертрофия* дейилади. Бундай регенерация, одатда, органнинг дастлабки ҳажми ва функциясини тиклашга олиб келади.

Айрим ҳолларда регенерация жараёни кучайиб кетиб, ортиқ-

ча тўқималар ҳосил бўлишига сабаб бўлади, бунга *суперрегенерация* дейилади.

Регенерация жараёнида тўқиманинг бир тури ўрнида иккинчи тури ҳосил бўлиш ҳолатлари ҳам учрайди. Масалан, бронхлар яллиғланиши натижасида улар деворини қоплаган киприкли цилиндрсимон эпителий ўрнида кўп қаватли ясси эпителий ҳосил бўлиши мумкин.

Тўқималарнинг регенерация йўли билан ўсиши (гистогенез) кам табақаланган бирламчи ҳужайраларнинг янгидан ҳосил бўлиши натижасида содир бўлиши ҳам мумкин. Бинобарин, уларнинг кўпайиши жароҳатланган жойни тўлдириб, тўқима битишини таъминлайди.

Регенерация тўлиқ ва чала бўлиши мумкин. Тўлиқ регенерация *реституция* деб юритилади. Бунда нобуд бўлган тўқима ўрнида тузилиши ҳамда функцияси жиҳатидан йўқотилган тўқимага батамом мос келадиган янги тўқима ҳосил бўлади, тери жароҳатининг битишида эпителий қатламининг тўлиқ тикланиши, мускул бутунлиги бузилганида эса мускул тўқиманинг тўлиқ тикланиши бунга мисол бўлади. Чала регенерация, яъни *субституцияда* жароҳатланган жой асли тўқимага ўхшаш тўқима билан тўлдирилмасдан, балки бириктирувчи тўқима билан тўлдирилади ва аста-секин зичлашиб, буришиб чандиққа айланади. Бундай чала регенерацияга жароҳатнинг чандиқланиб битиши ҳам дейилади.

Айрим вақтларда тўқималар уларда ўзига хос регенератор элементлар найдо бўлиши билан ҳам тикланиши мумкин. Масалан, шикастланган мускул тўқимасида «мускул муртаклари» ҳосил бўлиб, уларнинг кўпайиши натижасида тикланиш жараёни боради, лекин, албатта, бу охиригача етмайди, натижада, нуқсон асосан бириктирувчи тўқима ҳисобига тўлади.

Юқорида айтилган ҳолатлар кўпинча регенерация бўладиган *метаплазия* (тубдан ўзгариш) асосида юзага келади. Мазкур ҳолда метаплазия тўқима функцияси ўзгариши туфайли содир бўлади. Шундай қилиб, тўқималарда регенерация, яъни тикланиш жараёни бир неча хил бўлиб, уларнинг нормал кечишига кўп омиллар таъсир этади.

6-§. Тўқималарнинг қайта тузилиши ва метаплазия

Организмда содир бўладиган ҳар хил патологик жараёнлар оқибатида тўқималар структурасида ўзига хос ўзгаришлар юз беради, улар албатта, муайян қонуният асосида амалга ошади. Масалан, тўқималарда янги функционал шароит ҳосил бўлганида ёки муайян тўқима муҳити ўзгариб қолганда ундаги физиологик мослашиш натижасида бундай ўзгаришлар содир бўлади. Тўқималарнинг бу хусусияти тарихий ризожланиш даврида ташқи муҳитнинг ҳар хил таъсирига ва организмнинг ўзида рўй берадиган ўзгаришларга жавоб реакцияси сифатида

юзага келган. Бунда, албатта, нерв-гуморал омиллар ўз таъсирини ўтказмай қолмайди.

Маълумки, ташқи муҳитнинг ўзгариши тўқиманинг физиологик ҳолатига турлича таъсир кўрсатади, натижада, тўқималарда хилма-хил адаптация¹ жараёнлари кечади. Масалан, организмда баъзи бир бўшлиқлар адаптацияланиб кенгайиб боришини ёки бирор тўқима ўсиб кетишини мисол қилиб келтириш мумкин. Айрим вақтларда эса тўқималарда мураккаб ўзгаришлар юз беради. Оқибатда уларнинг функцияси ва шакли ўзгаришга учрайди. Бундай адаптацион қайта тузилишга қон айланишида содир бўладиган ўзгаришлар мисол бўлади. Қон томирларининг физиологик хусусияти кучайиб бориши билан янги коллатерал томирлар ҳосил бўла бошлайди ва ўз навбатида уларда қон босими ортиши билан мускул қавати гипертрофияланиб, улар юзасида янги эластик толчалар ҳосил бўлади. Майда коллатерал томирларнинг функцияси кучайиши натижасида эса уларнинг девори йирик томирларга хос тузилиш касб этади. Бинобарин, бир оз вақт ўтмай йирик томирларга айланади. Демак, адаптация беради.

Шунингдек, адаптация жараёни суяк тўқимасида ҳам содир бўлади. Чунончи, скелет суяқларининг айрим қисмларига берилган таъсир ўз йўналишини ўзгартириши натижасида унга тушадиган босим ва тортиш кучи ўзгариб, суякнинг морфологик тузилишини ҳам ўзгартириб юборади, яъни эски трабекулар системаси ўрнига янги трабекулар системаси ҳосил бўлади. Бундан ташқари, айрим тўқималар гуруҳида уларнинг функцияси ўзгариши натижасида тури ҳам ўзгаради. Масалан, бириктирувчи тўқима адаптация натижасида тоғай ва суяк тўқимасига айланиши мумкин, кубсимон ёки цилиндрсимон эпителий кўп қаватли ясси эпителийга айланади ва ҳоказо.

Маълумки, организмдаги барча тўқималар морфологик ва физиологик жиҳатдан ўзига хос тузилган. Уларда содир бўладиган регенерация жараёнлари натижасида ўзига хос ҳужайра элементлари ва ҳужайралараро тузилмалар ҳосил бўлиб туради. Тўқималарнинг ана шу хусусиятига *детерминация* дейилади.

Маълумки, айрим вақтларда бирор сабабга кўра, масалан, тўқималарда моддалар алмашинуви бузилиши, касалликларда тўқималарнинг нормал физиологик ҳолати ўзгариши натижасида уларнинг морфологик хусусияти ҳам ўзгаради. Бошқача қилиб айтганда, муайян бир тўқима ўрнида бошқа хил тўқима ҳосил бўла бошлайди, яъни бир тўқима бошқа бир тўқимaga айланади. Тўқималарнинг бундай хусусияти юқорида қисман кўриб чиққанамиздек, метаплазия деб таърифланади. Метаплазия патологик ҳолатларда ҳам, эксперимент материалларида ҳам бўлиши мумкин. У пиккига бўлиб ўрганилади: 1) тўғри,

¹ Adaptation — латинча мослашмиш деганидир.

яъни бевосита метаплазия; 2) билвосита, яъни янгидан ҳосил бўладиган метаплазия.

Бевосита метаплазия деб, бир тўқима ҳужайраларининг кўпаймасдан бошқа тўқимага айланишига айтилади. Масалан, коллаген субстанциянинг остионд субстанцияга, бириктирувчи тўқиманинг суяк тўқимасига айланиши бунга яққол мисол бўлади.

Билвосита метаплазиянинг асосини ҳужайраларнинг кўпайишидан деб тушунмоқ керак. Ҳужайралар кўпайиш жараёнида даставвал етилмаган ёш ҳужайралар пайдо бўлади. Ёш ҳужайраларнинг етилиши натижасида эса бошқа турга мансуб тўқима ҳосил бўлади. Масалан, ўпка альвеолаларига ҳаво кириши тўхтаганда ўпканинг ясси альвеоляр эпителийсининг кубсимон ҳужайраларга айланиши ёки буйрак томирлари чигалининг ҳажми кенгайганда колтоқчадан капсуладаги кубсимон эпителий ҳужайраларининг баланд призмасимон ҳужайраларга айланиши ва ҳоказо. Шунинг ҳам айтиб ўтиш керакки, метаплазия жараёнида бир тўқима ўрнида бошқа бир тўқима ҳосил бўлиши фақат ўз гуруҳи ичида содир бўлиши мумкин. Чунончи, метаплазия бириктирувчи тўқимада содир бўлса, у тоғай ва суяк тўқималарига айланиши мумкин; эпителий тўқимада эса фақат унинг бошқа бир тури ҳосил бўлади ва ҳоказо.

7-§. Тўқималар эволюциясини ўрганишнинг аҳамияти

Маълумки, ҳар бир тирик мавжудотнинг ўз эволюцияси бор. Худди шунингдек, тўқималарнинг ҳам эволюцияси бор. Хусусан, тўқималар эволюцияси уларнинг филогенезда ривожланишидан бошланади. Уни ўрганишда И. И. Мечниковнинг фагоцителла назарияси муҳим роль ўйнайди. Унинг фикрича, қадим аجدодларимизда «фагоцителлалар» деб аталувчи шарсимон колониал шакллар бўлган. Колониялар ташқарисидаги ҳужайралар озиқ моддани қамраб олиб колониялар орасига кириб кетган. Кейинчалик мазкур ҳужайралар колонияларнинг муайян ерига ўрнашиб олган, уларнинг чеккасида қолган ҳужайралар эса ҳаракатланиш ҳамда озиқ моддани қамраб олиш вазифасини бажарган. Шунда ичкаридаги ҳужайралар амёбасимон ҳаракатланиш қобилиятини сақлаб қолиб, озиқ билан таъминландиган ва фагоцитоз ёрдамида ҳимоя қиладиган функцияларни бажарадиган бўлиб қолган.

А. А. Заварзин Мечниковнинг мазкур назариясига қисман қарши чиққан бўлса-да, аммо кўп ҳужайрали содда ҳайвонлар фагоцителлаларга ўхшайдиган жуда майда шаклга эга бўлган ва улар иккита тўқимадан ташкил топган, дейди. Улар чегараловчи тўқима билан ички муҳит тўқимасидир. *Чегараловчи* тўқима ҳайвоннинг ташқи юзасида жойлашган бўлиб, озиқ моддаларни қамраб олган, уни ҳаракатлантириб турган ва бирламчи жавоб берадиган бўлган. *Ички муҳит* тўқимаси эса

моддалар алмашинувини таъминлаб турган ва ташқи муҳит билан организм ўртасидаги боғловчи функциясини бажарган. Бор-йўғи мана шу икки хил тўқима бутун ҳайвонлар организидаги барча — чегараловчи, ҳаракатлантирувчи, трофик функцияларни ва шунингдек, таъсирланиш вазифасини бажарган. Илгари яшаган кўп ҳужайрали содда ҳайвонларнинг жами ана шундай морфологик ва функционал табиатга эга бўлган. Бироқ вақт ўтиши билан улар организида секин-аста такомиллашиш жараёни кетади ва бир вақт келадики, чегараловчи тўқиманинг функцияси жадал такомиллашиб, структура жиҳатдан табақаланиш юз беради. Натижада ундан нерв системаси билан мускул системаси ажраб чиқади. Шунга кўра, уларнинг вазифаси ҳам мураккаблаша бориб, етук кўп ҳужайрали ҳайвонларнинг нерв ва мускул системаларига айланади. Ички муҳит тўқималари эса бу вақтга келиб организмнинг ички бўшлиғи пардаларини, скелет тўқималарини, қон, лимфа, асл бириктирувчи тўқима каби бир талай тўқималарни ҳосил қилади.

Заварзин таълимотига кўра, тўқима эволюцияси ҳар қайси тўқиманинг функцияси такомиллашиб бориши билан давом этиб боради. Ҳар қайси тўқима бу — эпителий тўқимаси, ички муҳит тўқимаси (таянч ва ҳимоялаш тўқималари), мускул тўқимаси ҳамда нерв тўқимасидир. Бу тўқималардан қайси бирининг функцияси кўпроқ такомиллашиб борса, шу тўқиманинг айрим ҳужайралари шунчалик ихтисослашиб боради, бинобарин, мазкур тўқима таркибида янги-янги ҳужайралар хили пайдо бўлади. Биргина тўқима таркибида ихтисослашган ҳужайралар турининг сони ортиб бориши ҳодисасини академик Заварзин «эволюцион бўлиниш» деб атади. У шу назарияга асосланиб, «параллел қаторлар» гоёсини илгари сурди. Бунинг маъноси шу эдики, тўқималар эволюцияси параллел қаторлардаги ҳайвонларнинг ҳар хил типлари ва синфларида бир хил йўналишда, яъни ҳужайралар шаклли сонининг ортиб бориши ва уларнинг ихтисосланиши томон кечган. Бу жараён тобора прогрессив тус олиб, мазкур параллел ривожланиш турли хил ҳайвонларда, ҳатто, филогенетик жиҳатдан узоқ бўлган ҳайвонларда ҳам функционал жиҳатдан бир хил тўқималарида устунлик қилиб келган.

Н. Г. Хлопиннинг тўқималар эволюцияси ҳақидаги назариясига кўра, органлар ривожланиб борар экан, уларнинг тўқималари дивергенция йўли билан ўзгариб боради. Демак, эволюция жараёнида ҳайвонларнинг тузилиши мураккаблашиб борар экан, тўқималар ҳам турли хилда шаклланиб боради. Бинобарин, олдинги аجدодларда бўлмаган янги-янги тўқималар бунёдга келади. Чунончи, суяк тўқимаси ёки умуртқали ҳайвонларнинг кўп қаватли эпителийси ўзидан олдинги аجدодларида бўлмаган.

Шундай қилиб, организмнинг жами функциясини таъминлайдиган тўқималар — нерв тўқималари билан ички муҳит тў-

қималари (таянч-трофик тўқималар ва ҳимоя тўқималари) аксарият дивергенция йўли билан табақалашган, яъни дифференциялашган бўлиб чиқади. Мускул тўқимаси эса параллел ривожланиш орқали табақалашган, яъни дифференциялашган. Заварзин фикрича, тўқималарнинг филогенетик дифференциясини ўрганиш учун тўқималараро корреляция¹ни ўрганиш хараakterлидир. Чунки бир хил тўқимали содда ҳайвонларга нисбатан юқори ҳайвонлар тўқималарининг анча такомиллашган ва табақалашган функциялари ҳужайраларнинг морфологик-биохимиявий тузилиши ва ҳужайралараро тузилмалари жиҳатидан тўқималараро корреляциянинг мураккаблашиб борганидек мураккаблашган эмас. Бунга мисол тариқасида ўз хоссасига кўра бириктирувчи тўқимага мансуб бўлган тери эпителийсининг табақаланишини кўрсатиш мумкин.

А. Н. Северцов ҳам эволюцион морфологияга асос солган олимлардан бири. Унинг фикрича ҳам, эволюция жараёнида организмнинг орган ва системаларида бўладиган ўзгаришлар тўқималарга ҳам мансубдир. У буни тасдиқлаш учун эмбрионал гистогенезда айрим тўқималарнинг аجدодлардан қолиб келаётган содда элементларнинг рекапитуляция²сини мисол қилиб кўрсатади.

Ҳақиқатан ҳам, масалан, қуруқликда яшовчи умуртқали ҳайвонлар муртагида онтогенезнинг илк босқичларида жабра ёриқлари бўлади. Эмбрион ривожлана бориши билан у йўқолиб кетади ва ҳоказо.

¹ *Корреляция* — латинча *correlatio* — нисбат сўзидан олинган бўлиб, биологияда организмнинг айрим ҳужайралари, тўқималари, органлари ва системаларининг тузилиши ва функциясидаги ўзаро боғлиқлик, келишувчилик, бу одатда организмнинг ривожланиш ва ҳаёт фаолияти жараёнида юзага чиқади. Масалан эволюция жараёнида тавданинг бирор қисмининг ўзгариши унинг бошқа қисмини ҳам ўзгаришига сабаб бўлади. Бу терминни фанга француз олими Ж. Кювье киритган.

² *Рекapитуляция* — латинча *recapitulation* — тасррррррр дегани бўлиб, ҳозирги аждодларда йўқолиб кетган ҳатмги аждод белгиларининг онтогенезнинг илк босқичида пайдо бўлиши.

8-§. Эпителий тўқимасининг умумий таърифи

Маълумки, эпителий (*epithelium*) термини биринчи марта 1701 йили Рюйш томонидан қўлланган. *Эпи* — устидан қопловчи, *теле* — сўргич деган маънони ифодалайди. Эпителий номи мазкур ишимизда биринчи марта терминнинг микроскопик тузилишини ўрганилганда тилга олинган ва ўшанда эпителий терминининг сўргичсимон қаватини қоплаб турадиган тўқима деб эътироф этилган эди. Шу жиҳатдан бу терминнинг шартли равишда гистология фанига онд термин десак ҳам бўлади.

Сўнгги йилларда одам ва ҳайвонлар организмнинг микроскопик тузилиши чуқур ва ҳар томонлама ўрганилиши натижасида гистология фани анча ривожланди ва юксалди. Организмда яна янги эпителий тўқималари топилди. Уларга айрим безлар ҳам киритилди. Худди шундай эпителийлар айрим сода ва умуртқали ҳайвонларда ҳам топилди. Ҳозирги вақтда улар ҳар томонлама ўрганилмоқда.

Эпителий тўқимаси одам ва ҳайвонлар организмда кенг тарқалган бўлиб, *эпителиоцит* ҳужайраларидан таркиб топган. Бу тўқима (ёки қисқача эпителий) одам ва ҳайвонлар танасининг ташқи ва ички томонда (ички аъзоларда ҳам) жойлашган. У танани ҳам ташқи, ҳам ички муҳитдан ажратиб туради. У мана шу ажратиб туриш вазифаси туфайли *чегараловчи* (чегаралаб турувчи) *тўқима* деб ҳам юритилади. Ташқи ва ички муҳитдан организмни чегаралаб турар экан, у муҳит билан бевосита боғлиқ туради. Эпителий тўқимасининг ҳужайралари, одатда, қатлам-қатлам бўлиб органларни ўраб туради. Унинг қатлам ҳосил қилиш хусусияти ҳатто улардан тайёрланган культураларда ҳам кўринади: эпителий ҳужайралари бири-бири билан тутшиб, ўз вазифасига кўра ташқи муҳитдан чегараланиб (ажралиб) олади. Бундан ташқари, эпителий тўқимасининг асосий массасини ҳужайралар массаси ташкил қилади. Бириктирувчи тўқимада бўлганидек, унда ҳам ҳужайралараро моддалар деярли бўлмайдн.

У организмнинг ташқи муҳит билан боғлиқ бўлган ички органлари юзасини қоплаб туради. Масалан, бу эпителий овқат ҳазм қилиш системасининг ички юзасини, яъни оғиз бўшлиғи, қизилўнғач, меъда, ингичка ҳамда йўғон ичакларнинг юзаларини, нафас йўллари, айриш ва таносил органлари деворини қоплаб туради ва уларнинг ён муҳитлари билан боғлиқ бўлади.

Ташқи муҳит билан боғлиқ бўлмаган органлар юзасини қопловчи эпителий *сероз парда* эпителийсн дейилади. Бунга ўпкани ўраб турувчи плевро пардасининг устини қоплаб турган эпителий — *перикард* ва *қорин пардаси* эпителийсн киради.

Эпителий тўқимаси қоплаб турадиган безларга қалқонсимон ва айрисимон безлар ҳамда гипофиз, яъни оденогипофиз эпителийсн киради. Бундан ташқари, содда ҳайвонларда учрайдиган *эндостил*, сувда ва қуруқликда яшовчи ҳайвонлар ҳамда балиқларда учрайдиган *бронхиал таначалар* ҳам эпителий тўқимасига ўхшаб тузилган. Эпителий тўқимаси иккита йирик қисмга: қопловчи ва без эпителийсига бўлиб ўрганилади. Овқат ҳазм қилиш системасини қоплаб турувчи эпителий бевосита моддалар алмашинув (трофик) жараёнида иштирок этади, яъни парчаланган овқат моддалари қон ва лимфа томирларига сўрилишини таъминлайди.

Айиринш органлари эпителийсн организмда моддалар алмашинув жараёнида ҳосил бўлган чиқинди моддаларни, яъни мочевина, сийдик кислота ва чиқинди тузларни ажратиб, ташқарига чиқаради. Булардан ташқари, эпителий тўқимаси организмни ҳимоя қилиш вазифасини ҳам бажаради. Тери эпителийсн ўзига хос морфологик тузилганлиги туфайли организмни ҳар хил ташқи таъсирдан, яъни механик, химиявий таъсирдан ва унга ҳар хил инфекция киришидан сақлайди.

Без эпителийсн ташқи ва айрим ички секреция безларини ташкил этаркан, мазкур безлар ҳар хил маҳсулот ишлаб чиқаради. Ташқи секреция безларининг ана шундай маҳсулотига *секрет*, ички секреция безларининг маҳсулотига *гормон* дейилади. Безларнинг бу маҳсулоти, одатда, организмда жуда муҳим вазифаларни бажаради. Масалан, қалқонсимон без гормони организмда моддалар алмашинув жараёнида, унинг ўсиб ривожланишида фаол иштирок этади. Меъда ости бези секретини ўн икки бармоқ чакка қуйилиб оқсилларни, ёғларни парчаласа, унинг *инсулин* деб аталувчи гормонни қонга ўтиб, углеводларнинг қондаги концентрацияси барқарор сақланиб туришига хизмат қилади. Қолган безлар маҳсулоти — секрет ва гормонлар ҳам организмнинг ривожланишида ўзига хос муҳим вазифани бажаради. Организмда улардан қайси бири етишмаса, ўзига хос патологик жараёнларга сабаб бўлади.

Энди эпителий тўқимасининг ўзига хос хусусиятларини, жойлашини ва бошқа тўқималардан фарқ қиладиган белгиларини устида тўхталиб ўтамиз.

Эпителий тўқимасининг ҳужайралари ҳамма жойда ҳамма вақт бир-бирига инебатан ёнма-ён, зич жойлашган бўлади. Унинг эпидермис ҳужайралари қават-қават бўлиб жойлашиб, ҳимоя вазифасини ўтайди. Юқорида айтилганидек, бу ҳужайраларда оралиқ модда бўлмайди. Улар бир-бири билан *десмосомалар* ва *туташтирувчи пластинкалар* ёрдамида бириккан бўлади. Эпителий тўқимасининг ҳужайралари ҳамма вақт базал мембрана устида жойлашади. Базал мембрана муайян структурага эга бўлмаган, гомеосимон, яъни аморф модда ва фибриллар структурасига эга тузилма бўлиб, эпителий тўқимаси ҳаётида муҳим вазифани бажаради. Масалан, биринчидан, эпителий тўқимаси

ҳужайраларининг трофикасини таъминлайди, яъни озик моддалар базал мембрана орқали диффузия йўли билан капилляр қон томирлардан (филтрланиб) эпителий ҳужайраларига ўтади (эпителий тўқимасининг ўзида эса қон томирлар бўлмайди). Кўп қаватли эпителийнинг юқори қаватида жойлашган ҳужайралар ҳам шу йўл билан ўз трофикасини таъминлайди, шунингдек, базал мембрана ўз остида жойлашган бириктирувчи тўқиманинг эпителий тўқимаси юзасига ўсиб чиқиб кетмаслигини таъминлайди. Борди-ю, эпителий жароҳатланса (кесилиб кетса, операция вақтида тиг тегса), шу жойдан бириктирувчи тўқима ўсиб, эпителий юзасига чиқиши мумкин.

Эпителий ҳужайралари доим қутбли, яъни базал ва апикал қисмларга эга бўлади. Ҳужайраларнинг пастки, яъни базал мембранага қараган қисми ташқи ва ички морфологик тузилиши ва бажарадиган вазифасига кўра апикал қисмидан фарқ қилади. Айниқса, бир қаторли ёки кўп қаторли цилиндрсимон эпителий ҳужайраларининг апикал қисми ҳар хил специфик, морфологик тузилишга эга. Бу тузилмаларнинг ҳар қайсиси бажарадиган муайян вазифасига мослашган. Масалан, организм нафас олиш системаси деворларини қоплаб турувчи эпителий ҳужайраларининг апикал қисмида майда киприкчалар бўлиб, улар доим ҳаракатланиб туради. Уларнинг вазифаси нафас билан олинган ҳавони намлаб, илтиб, ҳаво заррачаларидан тоза-лаб беришдир.

Шунга ўхшаш мосламаларни ичакдаги эпителий ҳужайраларининг апикал қисмида ҳам кўриш мумкин. Ҳужайраларнинг ана шу апикал мембранаси бир неча минг протоплазматик ўсимталар ҳосил қилади. Бу ўсимталар фанда микроворсинкалар дейилади. Ҳар бир ҳужайрада шундай микроворсинкалардан мингга яқини учрайди. Буларнинг асосий вазифаси ичакларда парчаланган овқат қон томирларга сўрилишини, шу билан организм трофикасини таъминлашдир.

Эпителий ҳужайралари, одатда, фақат ташқи тузилиши билан эмас, балки ички, яъни цитоплазмасидаги органондларнинг жойлашиши ва шакли билан ҳам фарқ қилади. Масалан, цилиндрсимон базал эпителий ҳужайраларида шакли овалсимон ёки юмалоқ ядролар ҳужайранинг базал қисмига сурилган (жойлашган) бўлади. Ядронинг юқориги қисмида, одатда, ҳужайранинг тўрсимон аппарати (Гольжи комплекси) жойлашади. Митохондрий эса кўпроқ ҳужайраларнинг ядроси атрофида ҳамда базал қисмида учрайди. Агар эпителий кўп қаватли бўлса, унда ҳар бир қаватни ташкил этувчи ҳужайралар тузилиши жиҳатидан бир-бирдан фарқ қилади, яъни ташқи муҳитга яқин жойлашган эпителий ҳужайралар базал ҳужайралардан анча фарқ қилиб, бунн терида тирноқлар, тукчалар, киприкчалар ҳосил қилишга мослашиши билан тушунтириш мумкин.

Эпителий ҳужайраларига хос яна бир хусусият шундан иборатки, улар юқори даражада ихтисослашганлигига қарамай,

таркибида бўлиниш қобилиятига эга бўлган ҳўжайралар кўп учрайди. Тўқима таркибида доим ана шундай ҳўжайралар бўлиши, одатда, унда регенерация, яъни тикланиш жараёни жадал боришини таъминлайди. Эпителий тўқимасининг бу хусусияти организмнинг ташқи муҳит билан бевосита боғлиқ қисмлари ташқаридан кўплаб механик, химиявий ва бошқа таъсирга учрашида жуда муҳим вазифани ўтайди.

Шундай қилиб, терининг эпидермис қаватида организмнинг бугун умри мобайнида борадиган *физиологик регенерация* жараёнидан ташқари, *ренаратив регенерация*, яъни ҳар хил механик таъсир (операция, ўқ, снаряд парчалари тегиши) натижасида яхлитлиги бузилган тўқимада содир бўладиган тикланиш жараёни ҳам низоҳатда кучли боради. Унинг бу хусусияти жуда узоқ даврни ўз ичига олган эволюция жараёнида таркиб топгандир. Бинобарин, регенерация ҳўжайраларнинг қисқа вақт ичида кўпая олиши натижасидир. Тўқима мазкур ҳўжайраларга қанча бой бўлса, унинг жароҳати шунча тез битади. Бироқ бу ўринда шунини айтиб ўтиш керакки, без тўқималари эпителий ҳисобланса ҳам уларнинг жароҳати битиши нисбатан қийин бўлади.

9-§. Эпителий тўқимаси ҳўжайраларининг махсус структуралари

Организмнинг тарихий ривожланиши даврида турли физиологик вазифаларни бажаришга мослашиш натижасида **ҳўжайралар** шаклини ва ички тузилишини морфологик жиҳатдан унга мувофиқ равишда ўзгартиради, деб юқорида айтиб ўтилган эди. Бундай ўзгаришларни организмнинг ҳар хил қисмларида учрайдиган эпителий ҳўжайраларида яхши кўриш мумкин. Бу ҳўжайраларнинг кўпчилигида турлича **махсус структуралар** ҳосил бўлган. Булар ҳўжайра цитоплазмасининг дифференциаланиши (табақаланиши) натижасида пайдо бўлиб, ўзига хос физиологик вазифаларни бажаришга мослашган. Эпителий тўқимаси ҳўжайраларида учрайдиган бундай махсус структураларга: микроворсинкалар, киприкчалар, хивчинлар, патсимон ўсимталар ва танофириллалар киради.

Микроворсинкалар¹ — майда цитоплазматик ўсимта бўлиб, ҳўжайранинг апикал қисми юзасида жойлашган, шакли цилиндрсимон, учини юмалоқ, яъни гумбазсимон бўлади. Ҳар бир ҳўжайрада бундай микроворсинкаларнинг сони 1000 тага яқин бўлади. Уларнинг узунлиги тахминан 1,1 мк, диаметри 0,1 мкгга тенг. Ҳар хил ҳўжайраларда турлича узунликда ва турлича сонда бўлади. Уларни фақат электрон микроскопда кузатиш мумкин. Ичак эпителийс микроворсинкалари йиғиндиси сўрувчи *жияк* ёки *кутикулани* ҳосил қилади. Микроворсинкалар асо-

¹ Синоним — *микровиллалар*

сан жадал равишда сўриши керак бўлган органларнинг эпителий юзаларини (ичак, буйрак каналлари юзаларини) қоплаб туради. Меъдада парчаланган овқат моддалари ичакларга тушганида микроворсинкалар текисланиб ёзилади, натижада уларнинг сўриш юзаси 30 бараваргача катталашади. Овқат моддалари қон томирларга сўрилганидан кейин ворсинкалар яна ўз ҳолатига қайтади ва аввалги ҳажмини эгаллайди. Ичак эпителийсининг 1 мм^2 юзасида $2 \cdot 10^8$ та микроворсинка бўлади. Ҳар қайси микроворсинка ичида субмикроскопик каналчалар бор. Бу каналчалар фақат микроворсинкаларнинг озиқ моддаларни сўриш юзасининг кенгайишини таъминламай, балки уларнинг ўзига хос «говаклигини» ҳам таъминлайди.

Бундан ташқари, микроворсинкалар бағрида овқатнинг етарли даражада парчалаб сўрилишини таъминлайдиган айрим ферментлар бўлиб, улар мураккаб бирикмаларни парчалаб оддий бирикмаларга айлантиради. Натижада етарли даражада парчаланган овқат ҳужайра мембраналаридан бемалол ўтиб, қон томирларга тушади. Микроворсинкаларнинг яна бир хусусияти парчаланмайдиган ва организм учун керак бўлмаган айрим микроорганизмларни қонга ўтказмайди, яъни у тўсиқ (барьер) вазифасини ҳам ўтайди. Бундай эпителий бир қаватли, бир қаторли *цилиндрсимон микроворсинкали эпителий* дейилади (қўйига қаранг).

Киприкчалар ташқи кўринишидан майда тукчаларга ўхшаган бўлиб, тебранувчи эпителий ҳужайраларининг апикал қисми юзасини қоплаб туради. Уларнинг сони 250—300 тага етади. Киприкчалар худди протоплазматик ўсимталарга ўхшаб, ташқи томондан ҳужайра апикал қисмидаги мембрана билан қопланган бўлади. Киприкчалар ўзига хос морфологик тузилишга эга. Уларнинг кўндаланг кесими микроскопда кўрилганда марказида бир жуфт, периферик қисмида эса 9 жуфт микронайчалар борлиги аниқланган. Электронмикроскоп ёрдамида ўрганилганда улар ҳужайра цитоплазмасининг апикал қисмида жойлашган базал таначалар билан бевосита туташганлиги маълум бўлди. Киприкчаларнинг узунлиги бўйлаб микронайчалар ўтган бўлиб, улар кўндаланг кесимининг ўлчами 200—250 Å ни ташкил қилади. Микронайчаларнинг икkitаси, одатда, киприкчанинг ўртасида, қолган тўққиз жуфти чекка қисмида жойлашган бўлади.

Айрим умуртқасиз ва тубан ҳайвонларда базал тангачалар толачалар ҳосил қилиб, улар йиғиндиси эпителий ҳужайра цитоплазмасининг ички қисмида ҳилпилловчи киприкчалар илдизини ҳосил қилади. Одатда, киприкчалар узлуксиз тез ҳаракатланиб туради. Киприкчаларнинг ана шу ҳаракати — тебраниш хусусияти туфайли улар бир қаватли, кўп қаторли *киприкли призмасимон* ёки *ҳилпилловчи эпителий* дейилади. Киприкчаларнинг асосий вазифаси: нафас йўлларидаги ҳавони тозалаб, илтиб беришдан, ҳаво билан кирган ёт зарраларни тўтиб қолишдан иборат. Улар узлуксиз ҳаракатланиб туриши туфайли

эпителий юзасига чиқиб турган суюқ моддалар бир томонга оқади. Жинсий йўлларда эса жинсий ҳужайраларнинг ҳаракатини таъминлайди.

Хивчинлар айрим умуртқасиз ҳайвонлардан игнатанлилар, елка оёқлилар ва бош скелетсизларнинг овқат ҳазм қилиш системаси эпителийсини ташкил этувчи ҳужайраларнинг апикал юзасида биттадан ўсимтаси бўлиб, бу эпителий бир қаватли, бир қаторли *хивчинли призмасимон эпителий* деб юритилади. Юқори табақаланган умуртқали ҳайвонларнинг сперматозоидининг ҳаракат органи ҳам хивчинларга киради. Хивчинларнинг ўзига хос вазифасига қарамасдан, морфологик тузилиши киприкчаларга ўхшайди. Эпителий киприкчалари ҳамда хивчинларнинг кундаланг кесими электрон микроскопда анча яхши ўрганилган. Натижада улар таркибида аденозинтрифосфагаза ферменти кўп бўлиши аниқланган. Маълумки, бу фермент умуртқали ҳайвонларнинг мускул толаларида кўп учрайди ва уларнинг қисқаришини таъминлайди. Албатта, сперматозоид ҳужайраларнинг ҳаракати фақат аденозинтрифосфатаза ферментига боғлиқ бўлмасдан, балки бошқа комплекс таъсирга ҳам боғлиқ. Масалан, сперма суюқлиги таркибидаги моддалар шундай таъсир кўрсатади. Хивчинлар қайси ҳайвонда, қаерида бўлмасин, улар киприкчалар билан бир хил тузилган бўлади.

Агар ичак эпителийсини элементлари қиёсий ўрганиладиган бўлса, айтишимиз мумкинки, ҳаракатланмайдиган ковакичли ҳайвонларнинг овқат ҳазм қилиш йўли эпителийсининг ҳужайралари икки хил тузилган бўлади, баъзиларининг ҳужайралари баланд бўлиб, хивчинлари бўлади, бошқаларининг ҳужайралари пастроқ бўлиб, уларнинг ҳам хивчини бўлади, аммо шу билан бирга ички секретор киритмалар билан тўла бўлади. Бўйи баланд ҳужайралар сўришни ва ҳужайра ички ҳазмини амалга оширса, бўйи пастроқ ҳужайралар секретор вазифасини ўтайди. Бошқа хил ковакичли чувалчангларнинг ичак эпителийсини киприкли. Бинобарин, турли хил чувалчанглар синфига мансуб ҳайвонларнинг сўрувчи эпителийсини бир-биридан шу тариқа бир оз фарқ қилади.

Патли эпителий судралиб юрувчилар ва айрим қушлар (сувда сузиб юрувчилар ва баъзи кундузи ҳаёт кечирадиган йиртқич қушлар бунга кирмайди) кўзи пириллаш пардасининг ички томонини қопловчи эпителийнинг апикал қисмида жойлашган. У кўзнинг шох (мүгуз) пардасини муттасил тозалаб туради. Бунга бир қаватли, кўп қаторли *призмасимон патли эпителий* дейилади.

Тонофибриллалар эпителий ҳужайраси цитоплазмасининг табақаланиши жараёнида ҳосил бўладиган ўзига хос элемент.

Ҳар бир тонофибрилланинг диаметри 60—150 μ га тенг бўлиб, жуда майда таратилган ташкил топган *тонофиламент*, яъни *протофибрилла* толачаларидан иборат. Ҳозирги замон текширишлар шунини кўрсатдики, тонофибриллалар ёшма-ён турган

ҳужайралар мембранасига туташиб туради, лекин бир ҳужайрадан иккинчи бир ҳужайра цитоплазмасига ўтмайди. У эпителий ҳужайраси ва тўқимани мустаҳкамлашда актив иштирок этади.

10-§. Эпителий тўқимасининг классификацияси

Демак, тўқималар организмларнинг узоқ эволюцияси жараёнида дивергенция йўли билан бир-биридан ажраб, бўлиниб ихтисослашиб борган. Натижада тўқималар тури пайдо бўлган. Вақт ўтиши билан организмлар билан бир қаторда тўқималар тури ҳам ўз ичида бўлиниб, табақаланиб, янги ихтисосга эга бўлган тўқималар пайдо бўлган. Эпителий тўқимаси ҳам ана шундай «ўз ичида» бўлиниб, ихтисослашиб борган тўқимадир. Шу жиҳатдан олиб қараганда эпителий одам ва ҳайвонлар организмнинг кўп қисмига тарқалиб, морфологик тузилиши ва қайси органни қоплаб туриши жиҳатдан ҳар хил физиологик вазифаларни бажарадиган бўлган. Масалан, тери эпителийси ташқи муҳит билан бевосита боғлиқ бўлиб, ташқаридан бўладиган таъсирдан организмни сақлаб туриш, яъни ҳимоя қилиш вазифасини бажаришга мослашган. Овқат ҳазм қилиш системасини қоплаб турувчи эпителий эса организм трофикасини таъминлайди.

Шундай қилиб, эпителий тўқимасининг ўзига хос тузилиши ва вазифаси методик нуқтан назардан бир неча хил классификацияларнинг келиб чиқишига сабаб бўлган. Ҳозирги вақтда қўлланиладиган ана шундай классификациялардан асосийси учта: 1) морфологик, 2) физиологик ва 3) генетик классификациядир.

Морфологик классификация

Морфологик классификацияда эпителий тўқимаси ҳужайраларининг шакли, тузилиши ва қаватлар ҳосил қилиши асос қилиб олинган. Ҳозирги вақтда эпителий тўқима ҳужайраларининг микроскопик препаратларини ўрганишда ва ўқишда асосан морфологик классификациядан фойдаланиб келинмоқда, чунки бу классификацияда эпителийнинг тузилишига хос барча хусусиятлар эътиборга олинган бўлиб, бунда гистологик препаратлар осон кўринади ва ўрганилади. Шу билан бирга тўқиманинг морфофункционал тасвири яхши ёритиб берилади. Шунини эътиборга олиб, биз ҳам эпителий тўқимадан олинган гистологик препаратларни кўриш ва ўрганишда асосан шу классификациядан фойдаланамиз (қуйидаги схемага эътибор беринг).

Эпителий тўқимаси, юқорида айтиб ўтилгандек морфологик тузилиши жиҳатидан иккита йирик гуруҳга: бир қаватли ва кўп қаватли эпителийга бўлинади.

Бир қаватли эпителий. Бу эпителийда барча ҳужайраларнинг пастки базал қисмлари базал мембрана билан бевосита

Эпитетлий тўқимаси ҳужайраларининг шакли ва қаватларининг ифодаланиши

Бир қаватли эпителй			Кўп қаватли эпителй		
Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	Кўп қаватли кўп қаторли кўп эпителй	Кўп қаватли кўп қаторли кўп эпителй
1. Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	1. Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	1. Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	1. Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	1. Бир қаватли бир қаторли бир эпителй	1. Бир қаватли бир қаторли бир эпителй
2. Киприкли эпителй	2. Киприкли эпителй	2. Киприкли эпителй	2. Киприкли эпителй	2. Киприкли эпителй	2. Киприкли эпителй
3. Эпителла-мус- кул ясси эпителй	3. Эпителла-мус- кул ясси эпителй	3. Эпителла-мус- кул ясси эпителй	3. Эпителла-мус- кул ясси эпителй	3. Эпителла-мус- кул ясси эпителй	3. Эпителла-мус- кул ясси эпителй

туташган бўлиб, бир қатор жойлашган бир қават ҳужайралардан иборат эпителийни ташкил қилади.

Организмнинг айрим жойларида (ичакларда, нафас олиш системаси эпителийсида) учрайдиган бундай эпителий ҳужайралари орасида бўйи-бўйига тенг бир ҳужайрали (қадоқсимон) без ҳужайралари ҳам учрайди. Бир қаватли эпителий ўз навбатида яна иккига: бир қаторли ва кўп қаторлига бўлинади.

Бир қаватли бир қаторли эпителий ҳужайраси базал мембранага туташган бўлиб, юқоридаги эркин, яъни *апикал*¹ қисми ташқи муҳит билан боғлиқ бўлади. Шу билан бирга бу эпителий ҳужайралари, одатда бир хил ўлчамда бўлиб, уларнинг ядроси бир қатор бўлиб жойлашади, айримларида эса ядро ҳужайранинг базал қисмига силжиган бўлади.

*Бир қаватли кўп қаторли эпителий*да ҳам ҳужайраларнинг базал қисмлари базал мембрана билан туташган, лекин ҳужайраларнинг бўйи ҳар хил, яъни баланд-паст бўлади. Фақат бўйи узун ҳужайраларнинг апикал қисмлари тўқима юзасига етиб чиққан бўлиб, қолганлариники оралиқда қолиб кетади. Натижада уларнинг учи тўқима юзасигача ўсиб чиқмайди. Шунинг учун уларнинг ядроси бир текис жойлашмаган бўлади.

Эпителий ҳужайралари шаклига қараб қуйидагича бўлинади: *ясси шаклдаги эпителий* ҳужайрасининг бўйи эндан анча кичик бўлади, кубсимон ҳужайранинг бўйи энга тенг бўлади, *цилиндрсимон* ёки *юқори призмасимон* ҳужайранинг бўйи эндан анча узун бўлади.

Кўп қаватли эпителий. Бу эпителий бир неча қават ҳужайралардан ташкил топган бўлиб, базал мембрана билан фақат энг биринчи қават ҳужайралари орқали туташиб туради, юқори қаватдагилари эса туташмайди. Бу эпителий бир неча хил бўлиб, таркибидаги қаватларни ташкил этувчи ҳужайралар кубсимон, ўсимталли ва цилиндрсимон бўлишига қарамасдан, тўқима энг устки қаватини қоплаб турувчи ҳужайраларнинг шаклига қараб номланади. Масалан, тўқиманинг устки қаватини ясси эпителий қоплаб турган бўлса, уни *кўп қаватли ясси эпителий* дейилади. Кўп қаватли эпителий умуртқали ҳайвонларда мугузланадиган ва мугузланмайдиган ҳолда учрайди. Эпителий ҳужайралари мугуз қават, яъни тангача ҳосил қилиш хусусиятига эга бўлиб, тўқимада шу қатлам ҳосил бўлса, унда бундай тўқима *кўп қаватли мугузланадиган эпителий* дейилади. Бинобарин, ҳужайраларда мугузланиш хусусияти бўлмаса, яъни мугуз қавати бўлмаса, бундай эпителий *кўп қаватли мугузланмайдиган эпителий* дейилади.

Шунинг айтиб ўтиш керакки, эпителий тўқимасининг морфологик классификацияси ҳали маромига етмаган бўлиб, умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларнинг мазкур тўқималарини янада

¹ *Апикал* — латинча *apex*, *apicis* — юқори, чўққи, деган сўздан олинган бўлиб, орган (ёки ҳужайра) нинг тепа қисминини ифодалайди.

чуқурроқ ўрганиб, унга ўзгартиришлар киритиш ва тўлдириш керак бўлади.

Мазкур классификациянинг афзаллиги шундаки, тўқима қаватлари ва уларни ташкил этувчи ҳужайралар препаратда яхши кўринади. Масалан, ясси, кубсимон, призмасимон ҳужайра шаклларини ёки кўп қаторли ҳамда кўп қаватли эпителий ҳужайраларини осон аниқлаш мумкин.

Маълумки, организмдаги айрим эпителий ҳужайралари актив фаолияти жараёнида шаклини ўзгартириб туради, яъни бир шаклдан иккинчи шаклга ўтади (эпителийнинг морфологик классификациясини тузишда мана шу хусусияти ҳам назарга олинган). Масалан, умуртқалиларда сийдик қобиғининг ички юзасини қоплаб турувчи эпителий ҳужайралари шаклини доим ўзгартириб туради. Бу албатта физиологик ҳолат: қовуқ бўш бўлганида ҳужайралар кубсимон шаклда бўлса, ичига суюқлик — сийдик йиғилиши билан аста-секин тортилиб бориб, ясси ҳужайра шаклига кириди. Қовуқ бўшаб кичик тортганида эпителий ҳужайралари яна дастлабки ҳолатига қайтади ва яна кубсимон шаклга кириди. Шунинг учун бундай эпителий ўзгарувчан эпителий деб аталади.

Эпителий тўқимаси ҳужайралари организмнинг айрим қисмларида бир неча қаватни ташкил этган, буни *кўп қаватли эпителий* деб юритилади. Кўп қаватли эпителий бир неча қават, шакли ҳар хил ҳужайралардан ташкил топган бўлиб, энг пастки қаватни ташкил этувчи ҳужайраларгина базал мембрана билан туташган бўлади. Юқори қаватдаги ҳужайралар эса мембрана билан туташмайди.

Физиологик классификация

Маълумки, эпителий тўқимасининг ҳужайралари умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларда кенг тарқалган бўлиб, организмнинг турли қисмларида учрайди ва ўзига хос физиологик вазифани бажаради. Физиологик классификацияда ҳужайралар шаклига қараб эмас, балки бажарадиган вазифасига қараб белгиланади. Масалан, қопловчи эпителий, ичак эпителийси, киприкли эпителий, айириш ва таносил органлари эпителийси, без эпителийси ва ҳоказо. Шунинг айтиб ўтиш керакки, эпителий тўқима бажарадиган вазифасига қараб классификацияланса, унда схема жуда мураккаблашиб кетади, чунки айириш органлари эпителийсининг ўзи бир неча хил бўлиб, турлича вазифаларни бажаради ёки безларни олсак, уларнинг вазифаси ҳам ҳар хил, яъни таркиби ҳар хил секрет ва гормонлар ишлаб чиқаради.

Эпителий тўқимаси ҳужайраларининг вазифаси умуман олганда қуйидагича таърифланади:

1. Қопловчи эпителий — тери, сероз парда эпителийси. Бунга чиқарув каналчалари деворини қопловчи эпителий; плевра, перикард эпителийси, организм ички бўшлиқларининг деворини қоплайдиган эпителий кириди.

2. Ичак эпителийси бутун организм трофикасини таъминлайди, физиологик вазифасига кўра ўзига хос морфологик тузилишга эга.

3. Киприкли ёки ҳилпилловчи эпителий.

4. Айириш органлари эпителийси.

5. Таносил органлари эпителийси.

6. Без эпителийси.

Генетик классификация

Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида қайси эмбрион варақларидан, яъни эктодерма, энтодерма ёки мезодермадан келиб чиқишига қараб эпителий уч гуруҳга бўлинади. Бу классификацияни Н. Г. Хлопин аниқ экспериментал материалларга асосланиб тузган.

1. Эктодермадан ҳосил бўладиган эпителий. Бунга тери эпителийси, тер безлари эпителийси, оғиз бўшлиғи эпителийси, сўлак безлари эпителийси киради.

2. Энтодермадан ҳосил бўладиган эпителий. У одатда, бир қаватдан иборат бўлиб, яхши қутбланган бўлади. Сўриш хусусиятига эга бўлганлиги учун ҳам организм трофикасини таъминлашда иштирок этади. Юқорида айтиб ўтилганидек, у организм учун керак бўлмаган ёт моддаларни (заррачаларни) тўғри қилиш билан ҳимоя вазифасини ҳам бажаради. Айримлари эса секрет ишлаб чиқаради.

3. Мезодермадан, одатда, бир қанча эпителий ҳосил бўлади. Улар турлича вазифаларни бажариб, ўзига хос тузилишга эга бўлади. Одатда, қуйидагича гуруҳга бўлиб ўрганилади: 1) таносил органлари эпителийси; 2) айириш органлари эпителийси; 3) мезотелий. Бундай бўлишга сабаб мезодерма организмнинг эмбрионал ривожланиш даврида филогенетик жиҳатдан мустақил, кам табақаланган ҳужайра гуруҳларидан ҳосил бўлиб, ундан ҳар хил вазифаларни бажарувчи ва ўзига хос тузилган эпителий тарқалади.

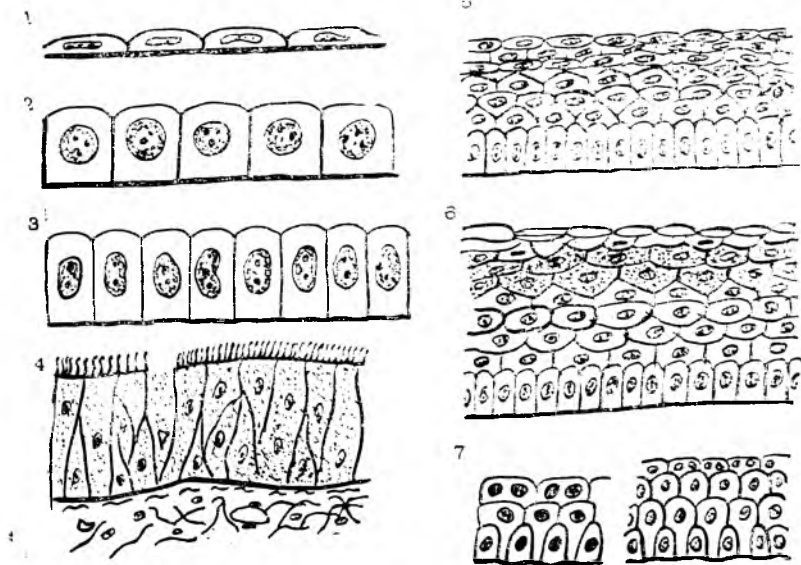
4. Эпендима — глиял эпителий. Орқа миёя ўзагининг ички юзасини қоплаб туради (эпендима).

5. Эндотелий (мезенхима). Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, улардан охириги иккитаси организмда қоплаб турувчи вазифани бажарса ҳам кейинги вақтларда уларни эпителий тўқимасига қўшиб ўрганилмайдиган бўлинди. Сабаби орқа миёя канал ва миёя қоринчалари деворини қоплаб турувчи эпендима нерв тўқимаси билан, қон томирининг ички деворини қоплаб турувчи эндотелий эса бириктирувчи тўқима билан қўшиб ўрганилади.

11-§. Эпителийнинг турлари, уларнинг жойлашиши ва вазифаси

Эпителий тўқимасининг классификациясидан маълум бўлдики, мазкур тўқима тузилиши, функционал хусусиятлари, келиб чиқиши, ташқи ва ички муҳитга нисбатан жойлашиши, янгила-

ниб туриши ва бошқа шунга ўхшаш жиҳатлари билан бир неча турларга, кенжа турларга бўлинади. Шу принципга асосланиб, эпителий тўқимасининг қаватлари ва қаторларини ҳамда уларнинг ички бўлинишини назарга олган ҳолда морфологик классификация бўйича кўриб чиқамиз (6-расм).



6-расм. Эпителий тўқимаси турларининг схемаси:

1 — бир қаватли ясси эпителий; 2 — бир қаватли кубсимон эпителий; 3 — бир қаватли цилиндрсимон эпителий; 4 — кўп қаторли цилиндрсимон кўприкча эпителий; 5 — кўп қаватли мугузланмайдиган эпителий; 6 — кўп қаватли мугузланмайдиган эпителий; 7 — кўп қаватли ўзгарувчан эпителий (чапида — тўқима ҳолатида, ўнгида — тўқима ҳолатида).

Бир қаватли эпителий

Эпителийнинг бу тури ҳам ўз навбатида бир неча хилларга бўлинади ва ҳар қайсиси ўзига хос физиологик вазифани бажаради ва ўзига хос морфологик тузиллишга эга бўлади; одам ва ҳайвонларнинг турли органларида учрайди ва шу органлар юзасини қоплаб туради.

Бир қаватли эпителий ҳужайраларининг барчасига хос хусусиятлардан бири уларнинг базал мембрана устида жойлашиб, у билан бевосита туташган бўлиши ва ўз трофикасини таъминлашидир. Юқориги эркин юзалари эса бажарадиган вазифасига қараб турлича дифференциалланган, яъни ўзига хос морфологик тузиллишга эга бўлади.¹ Бу эпителий ҳужайраларининг шаклига кўра ясси, кубсимон, цилиндрсимон (призмасимон) бўлади. Уларнинг ядроси бир хил текисликда, яъни бир қаторда жойлашади. Шунга асосланиб, уни бир қаторли эпителий

¹ Дарсда ва маъгулотларда бир қаватли бир қаторли эпителий бир-масини ишлатавермасдан, қисқага қилиб, бир қаторли эпителий деб айтиш раъм бўлган.

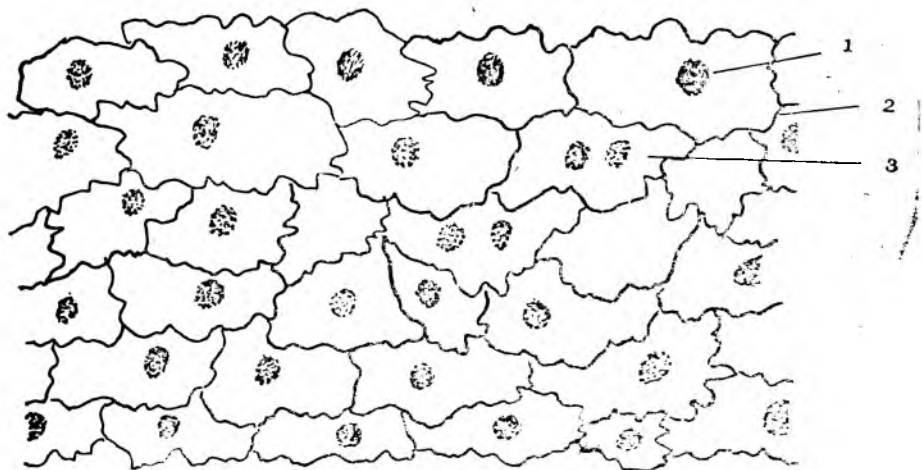
дейилади. Агар бир қаватли эпителий ҳар хил шаклда бўлиб, ядролари ҳар хил текисликда, яъни ҳар хил қаторда жойлашса, уни *қўн қаторли эпителий* дейиладн.

Бир қаватли бир қаторли ясси эпителий (мезотелий). Бу эпителий сут эмизувчи ҳайвонлар ва одам ўпка пуфакчалари, сероз бўшлиқлари деворининг плевра нардаси ҳамда юрак халтаси юзасини, чарви ва қорин пардасининг висцерал ҳамда париетал варақларини қоплаб туради. Мезотелий номи организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг мезодерма варақларидан ҳосил бўлганлигига қараб берилган. Сут эмизувчи ҳайвонлар ва одамда учрайдиган бир қаторли ясси эпителий (мезотелий)нинг бошқа эпителийлардан фарқи унинг аксарияти ташқи муҳит билан боғлиқ бўлмаган органлар юзасини қоплаб туришидадир. Тубан ҳайвонларда эса (масалан, ланцетникда) эмбрион ривожланишининг бошланғич давларида ҳосил бўладиган иккиламчи бўшлиқ деворини қоплаб турувчи бир қаторли эпителий ташқи муҳит билан боғлиқ бўлади.

Хордали тубан ҳайвонлар мезотелийсининг ҳужайралари морфологик тузилишига кўра бошқалардан фарқ қилади. Ҳужайранинг апикал қисмида киприкчалари бўлиб, аниқ қутбланган табақаланмиш хусусиятига эга бошқа ҳужайралар билан мустаҳкам боғланиб туради. Организмнинг тарихий ривожланиши даврида табнатиинг экологик таъсирида сутэмизувчи ҳайвонлар ва одамда мезотелий ташқи муҳит билан боғланмай қўяди ва ўз вазифасини ўзгартиради. Мезотелий билан ташқи муҳит ўртасида бевосита моддалар алмашинуви жараёни кечмайди. Лекин иккиламчи бўшлиқдаги тўқима суюқлиги билан мезотелий остидаги бириктирувчи тўқима таркибидаги қон томирлар ўртасидаги моддалар алмашинуви жараёни мезотелий орқали содир бўлади. Демак, мезотелий организмда моддалар алмашинуви жараёнида бевосита иштирок этади, дейиш мумкин. Бундан ташқари, мезотелий организм трофикасида иштирок этиши билан бирга органларнинг ташқи ва ички юзасини қоплаб, силлиқ юзаларини ҳосил қилиб тураркан, уларнинг актив ҳаракатини ҳам таъминлайди. Бинобарин, ҳаракатланиб турган органларнинг ишқаланишида бўладиган жароҳатланишдан сақлаб туради; кўкрак қафаси билан қорин бўшлиғидаги органлар орасида пай ҳосил бўлишига йўл қўймайди. Ўзи шикастланганида йиртилиши ва кесилиши мумкин. Бундай ҳолларда кесилган ёки йиртилган жойларида бириктирувчи тўқима ўсиб чиқади.

Мезотелийни ташкил этувчи ҳужайралар сут эмизувчи ҳайвонларда ва одамда одатда ясси тузилган бўлиб, гистологик препаратларда юқори томондан яхши кўринади (7-расм). Ҳужайраларнинг бўйи жуда паст, юқоридан кўриниши юмалоқ ёки овалсиммон бўлишига қарамай, полигонал шаклда, яъни четлари ютекис, узун-қисқа ўсимталар ҳосил қилган бўлади.

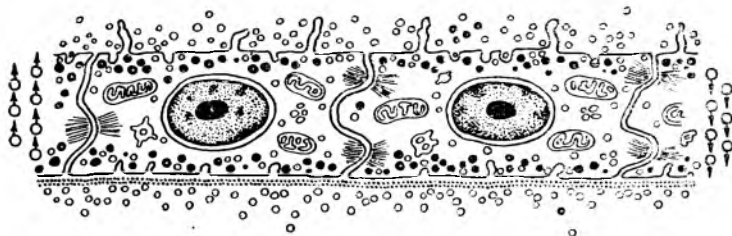
Айрим ички органлар, яъни жигар, талоқ, тухумдон устини қоплаб турувчи мезотелий ҳужайралари кубсимон шаклда бўлиши мумкин.



7-расм. Бир қаторли ясен эпителий. Мезотелий, (юза томонидан кўриниши):

1 — мезотелий ҳужайра ядроси; 2 — мезотелий ҳужайра чегараси; 3 — икки ядроли ҳужайра.

Мезотелий ҳужайралари кумуш тузини сингдириш хусусиятига эга. Шу сабабли мазкур бўёқ билан яхши бўялади. Бинобарин, кумуш тузи билан бўялган мезотелий ҳужайраларининг ўзи ва унинг четлари гистологик препаратда яхши кўринади ва ён атрофдаги ҳужайралардан аниқ ажралиб туради.



8-расм. Бир қаторли ясен эпителий. Мезотелий. Ён томонидан электрон микроскопда кўриниш схемаси.

Кўндаланг кесилган препаратларда мезотелий ҳужайралари остида бир йўналишда жойлашган базал мембрана яхши кўри-
ниб туради. Ҳужайра одатда, битта, лёкин айрим вақтларда 2—3 та ядроли бўлиши мумкин. Ҳужайранинг ядро жойлашган жойи баландроқ бўлади. Мезотелий ҳужайралари электрон микроскопда кўрилганида ҳужайранинг апикал қисмида прото-
плазматик ўсимталар, яъни ворсиналар кўзга ташланади (8-
расм). Ворсиналарнинг сони ичак эпителийси ворсиналарининг

сонига нисбатан кам, бўйи ҳам калта бўлади. Бу ердаги вор-
синаларнинг узунлиги тахминан 1,5—3 мк бўлса, диаметри 350—
670 мк ни ташкил этади. Уларнинг асосий вазифаси тўқима-
ларнинг сўриш юзасини катталаштиришдан иборат. Мезотелий
хужайралари ҳам ён томонларида бир-бирни мустаҳкам ту-
таштириб турувчи демосомаларга эга. Базал қисмида қалинли-
ги 500 Å га тенг базал мембрана ётади. Цитоплазма қисмида
деярли ҳамма хужайра органондлари учрайди. Митохондрий,
эндоплазматик тўр, эргостопазма, Гольжий комплекси ва пи-
ноцитоз вакуолли органондлар яхши кўринади.

Мезотелий хужайралари ҳар хил таъсир туфайли ёки ша-
моллаганда кўпайиш хусусиятига эга, натижада хужайралар
бир-бирига нисбатан тортилиб, уларнинг ораларида ҳар хил
тешикчалар пайдо бўла бошлайди, буларга *стоматозлар*¹ дейи-
лади. Мазкур тешикчалар орқали фагоцитлар бириктирувчи
тўқимадан мезотелий юзасига ўтиб, организмни ҳимоя қилади.
Шу йўл билан организм бўшлиқлари билан тўқималар ўртаси-
да ҳимоя тўсғин ҳосил бўлади.

Киприкли ясси эпителий (мезотелий). Бу эпителий асосан
тубан ҳайвонлар организмда учрайди. Уларда мезотелий ясси,
кубсимон, цилиндрсимон бўлади. Хужайра юзасини майда тук-
чалар — киприкчалар қоплаган бўлиб, уларга *киприкли ясси
эпителий* дейилади. Бу эпителий тубан ҳайвонларда қопловчи
эпителий вазифасини ўтаб, умуртқалиларда бундай хусусияти-
ни йўқотади. Масалан, тўғарак оғизчиларда мезотелий хужай-
ралари цилиндрсимон бўлса, амфибияларда ясси ёки кубсимон
бўлади. Рептилия ва қушларда эса мезотелий хужайралари кип-
рикчаларнинг йўқотган бўлади ва асосан ясси шаклда учрайди.

Эпителиал-мускул ясси эпителий (миоэпителий). Тўқиманинг
бу хужайралари ўзига хос морфологик тузилишга эга. Бу
хужайралар цитоплазмасининг базал қисмида миофибрил-
лалар жойлашган бўлиб, уларни *эпителиал-мускул ясси эпите-
лийси* ёки *миоэпителий* дейилади. Миоэпителий тубан ҳайвон-
лар — пўкакчилар, ковакиччилар ва пардалилар устини қоплаб
туради. Кўпчилик умуртқали тубан ҳайвонларда ички бўшлиқ-
лар, одатда, қорин ва плевра бўшлиқларига бўлинмайди. Уму-
мий целом бўшлиғидан фақат перикард ажралиб туради.

Целом бўшлиғи бўлган умуртқасиз ҳайвонлар (аннелидлар,
моллюскалар, бўғимбўғиллар ва игнатанлилар)нинг иккиламчи
бўшлиқлари юзасини ҳам мезотелий қоплаб туради. Рептилия
ва қушларда ҳам мезотелий хужайралари кубсимон бўлиб, кип-
рикчалари бўлмайди.

Мезотелий регенерацияси ва унинг янгиланиб туриши

Мезотелий хужайралари физиологик ва репаратив регенера-
цияланиш хусусиятига эга.

¹ *Стоматоз* — грекча *stoma* (*stomat* is) — оғиз, тегад маънони ифода қилади.

Физиологик регенерация. Бу регенерацияда ўз вазифасини ўтаб бўлган ҳужайралар дегенератив ҳолатга учрайди ва аста-секин ён томонлардаги ҳужайралардан ва базал мембранадан ажралиб, бўшлиқларга тушиб туради. Уларнинг ўрнини бўлиниш хусусиятига эга бўлган ён ҳужайралар тўлдириб боради. Физиологик регенерация жараёнида ён ҳужайра ва базал мембранада ҳеч қандай патологик ўзгариш содир бўлмайди.

Реперетив регенерация, одатда, тўқималар жароҳатлангандан, масалан, операциядан сўнг содир бўлади. Бунда жароҳатланган ҳамма ҳужайралар тўқимадан ажралиб тушади. Фақат яшаш қобилияти сақланиб қолган ҳужайраларгина қолади. Сўнг тўқиманинг жароҳатланган, яъни бўшаб қолган жойини атрофидаги соғлом ҳужайралар митоз йўли билан тез кўпайиб тўлдириб туради. Шу йўл билан тўқима яна бутунлигини тиклаб боради.

Мезотелийнинг қиёсий гистологик элементлари

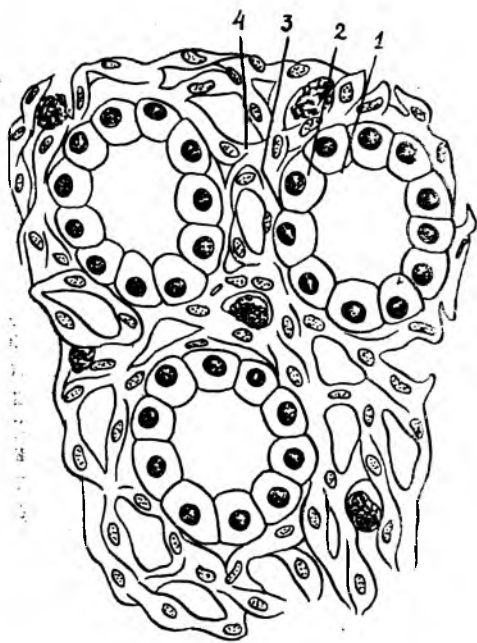
Юқориди мезотелийнинг турлари, шакллари ва жойлашган ўрни ҳақида тўхталиб ўтганимизда маълум бўлдики, бир органда бўладиган мезотелий шакллари иккинчи бир органда учрамаслиги мумкин экан. Бу мезотелийларнинг бажарган вазифаларига асосланиб табақаланиш (мослашиш) хусусиятидир. Худди шунинг сингари, тузилишига кўра бир ҳайвонда учрайдиган мезотелий иккинчи бир ҳайвонда учрамаслиги мумкин. Чунончи, тўгарак оғизлиларда ҳилпилловчи цилиндрсимон эпителий бўлиб, ясси ёки кубсимон эпителий бўлмайди, амфибияларда ясси ёки кубсимон эпителий бўлади, ҳилпилловчи цилиндрсимон эпителий бўлмайди. Урғочи бақада бор эпителий тури эркагида бўлмаслиги мумкин. Масалан, урғочи бақанинг целомик тўқималарида ҳилпилловчи кубсимон мезотелий бир қатор оромчалар ҳосил қилиб жойлашади, эркагиникида бўлмайди. Бу ўринда балки киприкли эпителийлар мезотелийга мансуб эмасдир, улар тухум йўлларида келиб қолган ҳужайралардир. Бир тўқима чегарасининг иккинчи хил тўқима чегарасига ўтиб кетиши туфайли бир хил тўқима бошқа бир хил тўқима орасига ўтиб қолиши ҳодисасини 1908 йилдаёқ В. М. Шимкевич *меторизис¹* деб атаган эди.

Меторизис ҳодисасини эмбриондаги эктодерма билан энтодерма ўртасидаги чегаранинг қўшилиб кетишида ҳам, тери ва ичак эпителийсига мансуб тўқималарнинг овқат ҳазм қилиш найида пайдо бўлиб қолишида ҳам, жинсий йўллардаги эктодерма билан мезодерма чегараларининг бир-бирига ўтиб кетишида ҳам кўриш мумкин. Репитилия билан қушлар мезотелий эпителийсига яссилари бўлиб, киприкли мезотелий бўлмайди.

¹ *Меторизис* — грек *meta* — етдиқўшимча, *horizo* — чегаратамоқ дегани бўлиб, тўқималар ёки эмбрион қаравлари чегараларининг бир-бирига қўшилиб кетиш жараёнини ифодалайди.

Сутэмизувчиларнинг эпителийсида бир қаватли ясси мезотелий бўлади. Мезотелийлар ҳужайраларининг шакли уларнинг чўзилиш даражасига қараб ўзгаради. Масалан, ядронинг чўзилмаган нормал ҳолатида ҳужайранинг ядро жойлашган жойи, ядросиз периферик қисмига нисбатан энидан баландроқ, яъни бўйдор бўлади. Ҳужайра чўзилганида эса ядро ҳам яссиланиб, ядроли ва ядросиз қисмлари яссиланади.

Бир қаторли кубсимон эпителий. Бу эпителий сут эмизувчи ҳайвонлар ва одам буйрак каналчаларининг девори, жигар ҳамда ташқи секретция безларининг ўрта диаметрдаги чиқарув каналчалари (меъда ости беzi, сўлак ва сут безлари)нинг ички юзларини қоплаб туради. Улар ички секретция безларидан қалқонсимон безнинг вазифаси нормал ҳолатда бўлганда, улардан ташқари тухумдонда, ўпка бронхларининг охириги майда тармоқлари — бронхиолаларнинг деворида, яъни 1—3-тартибли респиратор бронхиолалар деворида учрайди.



9-расм. Бир қаватли кубсимон эпителий. Буйрак пренарачи. Гематоксилин-эозин билан бўлган (400 марта кат.)

1 — сийдик нафасининг ички сўзилиги; 2 — кубсимон эпителий; 3 — ҳужайралари; 4 — базал мембрана; 4 — сирнатирувчи тўқима ва томир.

Кубсимон эпителий дейилишига сабаб ҳужайранинг эни бўйига тенг бўлиб, куб шаклини эслатади. Ядроси, одатда, битта бўлиб, у ҳужайра марказида жойлашади. Бундан ташқари, бир қаторли кубсимон эпителий сут безлари, буйрак каналчалари, сийдик ажратиш йўлларининг ички юзасини қоплаб туради (9-расм). Бу ҳужайраларнинг апикал қисмида майда ворсиналар бўлиб, уларга *бир қаватли бир қаторли ворсинали кубсимон эпителий* дейилади.

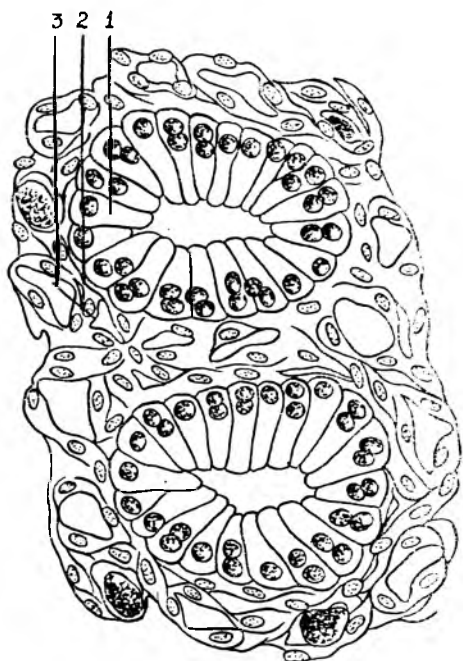
Буйрак каналчаларидаги бу эпителий ҳақиқий сийдик ҳосил бўлишида иштирок этади. Масалан, у бирламчи сийдик таркибидаги организм учун керак моддаларнинг (сув, ҳар хил тузлар ва қанд моддасининг) қайтадан яна қонга сўрилишини таъминлайди. Бундан ташқари, организмда диаметри кичик бронхларнинг ички юзасини қоплаб турувчи эпителий бўлиб, уни *бир қаватли бир қаторли киприкли кубсимон эпителий* дейилади. Бу хилдаги эпителий, шунингдек, сувда ва қуруқликда яшовчи ҳайвонларнинг эмбрионал ривожланиши даврида уларнинг қопловчи эпителий тўқимасини ҳам ташкил этади. Киприкли кубсимон эпителий ҳужайраларининг эркин юзалари, одатда, ҳилпилловчи киприкчалар билан қопланиб туради. Уларнинг асосий вазифаси нафас йўлларида ўпкага ўтадиган ҳавони чангдан тозалаш, совуқ ҳавони илтиб бериш, шунингдек, қуруқ ҳавони намлаб беришдан иборат. Микроскопик тузилишига кўра, улар трахея ва йirik бронхлар деворини қоплаб турувчи кўп қаторли цилиндрсимон ҳужайра киприкчалари тузилишига ўхшаб кетади, улардан фарқли ўлароқ булар кубсимон бўлади.

Киприкли эпителий тубан ҳайвонлардан ясси чувалчанглар билан моллюскаларда ҳам учрайди. Уларнинг айирув органлари бўлган протонефридлар шохчаланган майда каналчалардан иборат бўлиб, шохчаларнинг учи ҳилпилловчи эпителий ҳужайралари билан қопланиб туради. Ҳужайра тукчалари каналча ичига қараган бўлади. Тўқималардан каналчаларга сўрилган чиқинди моддалар киприкчалар ҳаракати билан ташқарига чиқарилади. Ҳалқали чувалчангларда иккиламчи ички бўшлиқ пайдо бўлиши билан ажратиш органларининг метанефритларига айланади. Уларнинг учи кенг, яъни саватчасимон бўлиб, ички бўшлиққа очилади. Каналчаларнинг учлари, яъни кенгайган қисмларининг юзаси тукчалар билан қопланган. Булар ҳам чиқинди моддаларнинг ташқарига чиқарилишини таъминлайди.

Бир қаторли призмасимон (цилиндрсимон) эпителий ҳужайралари базал мембранада жойлашади, 6—7—8 қиррали призмага ўхшаб кетади, овалсимон ёки юмалоқ шаклдаги битта ядрога эга. Ҳужайраларининг бўйи бир-бирига тенг бўлгани учун уларнинг ядроси ҳам бир хил текисликда, бир қатор бўлиб, ҳужайранинг базал қисмида жойлашади. Призмасимон (цилиндрсимон) ҳужайраларининг бўйи энгга нисбатан узун. Базал қисмлари бевосита базал мембрана билан туташган, апикал қисмлари эса бўшлиққа қараган бўлиб, организмда учрайдиган жойига ва бажарадиган вазифасига кўра ўзига хос морфологик тузилишга эга бўлади.

Сутэмизувчи ҳайвонларда бир қаватли цилиндрсимон эпителий меъда ва ичакларнинг ички юзаларини, ўт пуфаги, кўп ҳужайрали ташқи секреция безларининг йirik чиқарув каналчалари деворини, меъда ости бези, сўлак безлари, жигар ва буйрак каналчалари, бачадон ва унинг найчаси деворини қоп-

лаб туради (10-расм). Морфологик тузилишига кўра цилиндрсимон эпителий ҳужайралар: микроворсинали, киприкли ва хивчинли бўлади.



10-расм. Сийдик йилғув пайининг цилиндрсимон эпителийси. Гематоксилин-Эозин билан бўялган (400 марта кат.)

1 — цилиндрсимон эпителий; 2 — базал мембрана; 3 — пай атрофийни ўраб турувчи бициркувичи тўқима ва томирлар.

Бир қаторли призмасимон микроворсинали эпителий ҳужайралари асосан овқат ҳазм қилиш йўли деворида учрайди, яъни асосан ингичка ва йўғон ичаклар деворини қоплаб туради. Шунинг учун бу эпителийни *ичак эпителийси* ёки *сўрувчи эпителий* ҳам дейилади. Бу ҳужайралар цилиндрсимон, яъни бўйи энига нисбатан анча узун, кўп қиррали бўлиб, базал мембранада бир қават бўлиб жойлашган. Бундай эпителий ҳужайраларининг шакли бир хил бўлгани учун уларнинг ядроси ҳам бир текисда, бир қаторда жойлашган бўлади. Ингичка ва йўғон ичакнинг микроворсинали эпителий ҳужайралари орасида призмасимон шакли билан ажралиб турадиган бир ҳужайрали қадаҳсимон без ҳужайралари ҳам кўп миқдорда учрайди. Одатда, бу ҳужайраларнинг аликкал қисми қисман кенгайган бўлиб, базал қисмига томон ингичкалашиб боради ва орган ташқарисидан худди ҳужайрани тутиб турувчи оёқчага ўхшаб кўринади. Унинг бу шакли қадаҳни эслатгани учун уни *бир ҳужайрали қадаҳсимон без* деб юритиш расм бўлган. Мазкур ҳужайранинг асосий вазифаси ичак бўшлиғига ўз маҳсулотини, яъни секретини чиқариб беришдан иборат. Бу билан у ичаклар деворини механик ва химиявий таъсирдан сақлайди, ичак бўшлиғидаги

овқат маҳсулотларининг сўрилишини ва сурилишини таъминлайди. Шундай қилиб, без секретини овқат ҳазм қилиш жараёнини таъминлашда актив иштирок этади. Ингичка ва йўғон ичакнинг эпителий ҳужайралари бажарадиган вазифасига қараб ўзига хос морфологик тузилишга эга. Улар сўриш вазифасига мослашиб, апикал қисмида сўриб бериш жиягини, яъни кутикуласини ҳосил қилади. Бундай ҳужайраларга *бир қаторли жиякли эпителий* ҳам дейилади. Ичакларда сўрилиш жараёни жадвал суръатлар билан борадиган қисмларидаги жиякли эпителий ҳужайралари организмда муҳим вазифаларни бажаради, улар овқат сўриладиган юзани етарли даражада, масалан, 25—35 барабар катталаштиради ва актив сўрилишни таъминлайди.

Жиякли эпителий ингичка ичак эпителийсида бошқа жойдагига нисбатан юқори даражада табақаланади. Жиякли ҳужайралар электрон микроскопда текширилганда ҳужайранинг апикал қисмида майда, кўп миқдорда бармоқсимон протоплазматик ўсимталардан иборат эканлиги аниқланган. Улар ворсиналар билан қопланган бўлиб, микроворсинали ҳужайралар дейилади. Микроворсиналарнинг сони ҳар хил, асосан ҳужайралар бўлинишидан кейинги даврга боғлиқ. Масалан, денгиз чўчқаси ичак эпителийсининг янги бўлинган ҳужайраларида, ўрта ҳисобда, 280 га яқин бўлади. Ўлчами 1 мм² келадиغان ичак юзасида 200 минг дона микроворсина учраши мумкин.

Юқори даражада табақаланган, ўз вазифасини тўла бажариш хусусиятига эга бўлган ичак ҳужайраларида микроворсиналар миқдори жуда кўп — мингтага яқин бўлиши мумкин. Ҳужайраларнинг ўрта қисмида эса ундан ҳам кўп бўлиши мумкин. Ақсинча ҳужайраларининг учиде кам бўлади, бу ерда ҳужайралар аста-секин эскириб, ўз вазифасини ўтаб бўлганидан сўнг ажралиб, ичак бўшлиғига тўкилиб туша бошлайди. Улар ўрнини етилиб келаётган ёш ҳужайралар эгаллайди.

Ичак шиллиқ қаватида бўлиниш хусусиятига эга бўлган *камбий ҳужайралари* жойлашган. Булар бир нечта бўлиб, ичак шиллиқ қаватида ўсиб кирган бўлади. Эпителийнинг бу қисмига *кристаллар* дейилади. Улар муттасил кўпайиб туриш хусусиятига эга. Бунда ҳам бўлиниш натижасида ҳосил бўлган ёш ҳужайралар тўкилиб турадиган ҳужайралар ўрнини тўлдириб боради.

Кейинги йилларда электрон микроскоп ва гистохимиявий текшириш усуллари ёрдамида жиякли ҳужайра ва айниқса жияк таркибида ҳар хил ферментлар, яъни липаза ва фосфатаза, мукополисахаридлар топилган. Улар таъсирида ичакларда қисман парчаланган озиқ моддалар, у ерда, яъни ҳужайра мембранасидан ўта оладиган аминокислоталар, қанд, ёғ кислота ва бошқа моддалар тўла парчаланиб қонга сўрилади.

Текширишлар шунинг кўрсатадигани, кристаллардаги бўлинишдан сўнг ҳосил бўлган ҳужайралар табақаланиш жараёнида таркибидаги ферментларнинг активлиги ҳам кучайиб борар

экан. Шундай қилиб, табақаланаётган бу ҳужайраларда инвертаза активлиги 31 марта, ишқорий фосфатаза 60 марта, эстераза 4 марта, лейкоцинаминопептидаза 4 марта ортиқ активлашиб боради (Н. L. Webster, F. F. Harrison, 1969). Бу ферментлар асосан микроворсиналарни қоплаб турувчи **ҳужайралар плазмолеммасида** топилган. Уларнинг активлашиши ичаклар деворида овқат парчаланишининг мураккаб жараёни кечишидан дарак беради. Микроворсиналар ичида ингичка найчалар бўлиб, уларнинг диаметри 100—200 А га тенг. Улар орқали сўрилган озиқ моддалар ҳужайраларга, сўнг қон томirlарига ўтади. Шуни айтиб ўтиш керакки, микроворсиналар бир-бирига нисбатан ниҳоятда зич жойлашади. Улар орасига ҳеч қандай микроорганизм кира олмайди. Фақат ҳар хил касалликлар натижасида ичакнинг вазифалари бузилганда микроворсиналар ораси очилиб қолиши мумкин. Натижада улар орасига микро-**организмлар кириб, тайёр озиқ билан озиқланиши, сўнг кўпайиб қонга сўрилиши** мумкин.

Бир қаторли призмасимон (цилиндрсимон) киприкли эпителий. Бундай ҳужайралар 6—7 қиррали призма тузилишида бўлиб, цилиндрсимон шаклга эга. Овалсимон ядроси ҳужайранинг базал қисмига бир оз сурилган бўлади. Бошқа призмасимон ҳужайралардан асосий фарқи унинг апикал қисмида майда киприкчалар бўлиб, улар доим бир томонга қараб ҳилпиллаб туришидир. Шу сабабли ҳам улар *ҳилпилловчи эпителий* ҳам дейилади. Бундай ҳужайралар, одатда, сутəмизувчи ҳайвонларда ва одамда бачадон найчаси ички девори билан бачадоннинг ички юзасини қоплаб туради. Бундай эпителий ҳужайраларининг атрофида кўпгина без ҳужайралари ҳам жойлашган бўлиб, уларнинг чиқарув каналчалари найча бўшлиғига очилади. Ишлаб чиқарилган секрет най бўшлиғига чиқади. Найчанинг киярикли эпителий ҳужайрасининг асосий вазифаси ўз ҳаракати, яъни доимо ҳилпиллаб туриш билан най бўшлиғида уруғланган тухум ҳужайрани без секретини ёрдамида бачадон бўшлиғи томон суришдан иборат. Бачадонга келиб тушган уруғланган тухум ҳужайра бачадон бўшлиғи деворига ўрнашиб олиб, шу ерда ўзига макон топади ва ривожлана бориб эмбрионга айланади. Бинобарин, ҳомила шу тариқа дунёга келади.

Бир қаторли хивчинли призмасимон (цилиндрсимон) эпителий. Бир қаватли хивчинли цилиндрсимон эпителий қаторига цилиндрсимон шаклдаги юқори призмасимон ҳужайралар киради. Уларнинг апикал қисмида битта ёки иккита хивчин бўлади. Бундай эпителий ҳужайралари, асосан умуртқасиз ҳайвонларнинг овқат ҳазм қилиш органларида учрайди. Ҳар хил умуртқасиз ҳайвонларда бу ҳужайра ҳар хил тузилган бўлади. Масалан, булутларнинг овқат ҳазм қилиш органларидаги сўрувчи эпителий, яъни гастрал ҳужайралар пастдан юқорига томон конус шаклида ингичкалашиб боради, апикал қисмида битта-

дан хивчин бўлади. Хивчинларнинг вазифаси ҳилпиллаб озиқ моддаларни ичкарига йўналтиришдан иборат.

Ковакичлиларда ҳам овқат ҳазм қилиш органларидаги эпителий ҳужайралар хивчинли бўлади. Булар иккига бўлинади; бири овқат ҳазм қилишда иштирок этади, булар апикал қисмида иккитадан хивчинга эга. Иккинчиси без ҳужайралари қаторига киради, улар овқат ҳазм қилиш йўлига секрет ишлаб чиқаради. Без ҳужайраларининг апикал қисмида ҳам иккитадан хивчин бор.

Ҳозирги вақтда аниқланишича, хивчинли цилиндрсимон эпителий булутлардан ташқари, ковакичлиларда, игнатанлиларда, елкаоёқлилар ва бош скелетсиз ҳайвонларда ҳам учрайди. Одамда ва умуртқали ҳайвонларда хивчинли ҳужайралар бу — эркак жинсий ҳужайралари, яъни сперматозондлардир.

Бир қаторли чуқур жойлашган микроворсинали цилиндрсимон эпителий умуртқасиз ҳайвонлардан сўрғичлилар, тасмасимон чувалчангларнинг қопловчи эпителийсида учрайди. Бу ҳужайра ҳам бошқа эпителий ҳужайраларига ўхшаб базал мембранада жойлашган бўлади. Лекин у ядро ва цитоплазмаси билан бирга тўқима остида жойлашиб, юқориси ингичкалашиб кетган қисми тўқима юзасига чиқиб кенгайди ва микроворсиналар шаклига киради. Ҳужайранинг асосий қисми: ядро, цитоплазма, органоид ва ҳужайра киритмалари тўқима чуқурлигида жойлашган бўлади.

Ичак эпителийсининг эмбрион даври

Ичак эпителийси организм эмбрионал ривожланишининг бошланғич даврида энтодермадан ҳосил бўлади. Маълумки, эмбрионнинг 3—4 ҳафталигидан бошлаб унда ингичка ичак шакллана бошлайди. Ичакни қоплаб турган цилиндрсимон эпителий ҳужайраларининг юқори қисмида ингичка, пезик тусидаги жияги кўринади. Бундан ташқари, ҳужайраларнинг асосан базал қисмида бир қатор бўлиб жойлашган ядролар ҳам кўзга ташланади. Айрим ҳужайралар ядроси ҳужайранинг апикал қисмига сурилган бўлади. Шунини айтиб ўтиш керакки, организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида ичак эпителийси бошқа тўқималарга нисбатан жадал ривожланади. Масалан, эмбрионнинг 5—7 мм узунлигидаги ривожланиш даврида ҳужайралар нихоятда тез кўпаяди, натижада ичакларнинг ички бўшлиқлари эпителий ҳужайрасига тўлиб, эмбрионнинг узунлиги 16—18 мм га етганида ўз вазифасини ўтаб бўлган ҳужайралар аста-секин базал мембранадан ажралиб туради ва ичак бўшлиғини бўшата бошлайди. Ҳужайраларнинг мана шу ичак бўшлиғидан чиқиш жараёни *реконализация* дейилади.

Реконализация, одатда, ингичка ичакнинг бошланғич, қисмида, яъни ўн икки бармоқ ичакка яқин қисмида бўлади. Ингичка ичакнинг қолган қисмида ва йўғон ичакда реконализация бўлмайди.

Эмбрион 5—6 ҳафталик бўлганда ичаклар деворида ворсиналар ҳосил бўла бошлайди, уларнинг айримлари бўйига чўзилади, сони аста-секин кўпаяди. Ворсиналарнинг учлари эса тез ўсиб, тўғнағич шаклига киради. Улардан айримлари тез етилиб, бўйи узун, эни кенг, асоси йўғонлиги билан бошқаларидан фарқ қилади. Ворсиналарнинг жадал кўпайиши ва ўсиш жараёни, одатда, эмбрион ривожланишининг 8—10-ҳафтасига тўғри келади. Энг узун ворсиналар аксари ингичка ичак деворидаги эпителий ҳужайраларида учрайди.

Эмбрион ривожланишининг 4 ойлик даврида ворсиналарнинг узунлиги 700 мкм га етади, яъни катта одам ворсиналари узунлигининг ярмини ташкил этади.

Эмбрионнинг 8-ҳафталарида ингичка ичак криптиларининг пайдо бўлиш аломатлари кўринади, 13-ҳафтасида эса криптилар эндоэпителиал шаклда, яъни юмалоқ ҳужайралар йиғиндисп базал мембрананинг бириктирувчи тўқимаси томонга қараб ўсиб кирган ҳолатда кўринади. Сўнг улар етилиб 10-ҳафтасидан кўпая бошлайди. Балиқ, амфибия ва рептилияларнинг ичак эпителийсидан сутэмизувчиларникига ўхшаш алоҳида комбиал зона бўлмайди.

Қадахсимон ҳужайралар эмбрионнинг 9-ҳафтасидан бошлаб ҳосил бўла бошлайди. Уларнинг сони ичакнинг бошидан охиригача аста кўпая бошлайди. Ингичка ичак эпителийсини химиявий усулда ва электрон микроскопда текшириш натижасида (Helleu, 1979) эмбрионнинг 8-ҳафтасидан бошлаб уларда икки хил ҳужайра, яъни сўрувчи ва қадахсимон ҳужайралар ҳосил бўлиши аниқланган. Эмбрионнинг 10-ҳафтасидан бошлаб эпителий ҳужайралари бўйига ўса бошлайди, эпителий жияги қисмида ШИК-мусбат моддалар ҳосил бўлади.

Сўрувчи ҳужайраларда микроворсиналардан ташқари, митохондрий, донатор эндоплазматик ретикулум ва липид дончалари (гранулалар) топилган. Эмбрионнинг 10-ҳафтасидан бошлаб бу ҳужайраларда лизосомалар ҳосил бўлади ва ҳоказо.

Ичак эпителийсининг регенерацияси ва янгиланиб туриши

Ичак эпителийсидан ҳам айрим бошқа эпителий ҳужайраларига ўхшаш регенерация жараёни физиологик ва реператив йўл билан боради. Ичаклардаги регенерация жараёни ҳозирги вақтда яхши ўрганилган. Масалан, организмга ҳар хил моддалар юбориш йўли билан ва айрим нурлар ёрдамида ичак эпителийсининг тикланиш жараёнида содир бўладиган ўзгаришларни кузатиб, пролифератив жараёнлар қандай кечаётганилигини аниқлаш мумкин. Юқорида қисман айтиб ўтилганидек, ҳозир аниқланишича, ичак криптиларини ташкил этувчи ҳужайралар кўпайиш хусусиятига эга. Кўпайган ҳужайралар аста-секин ворсина учига етиб бориб, сўнг базал мембранадан ажралиб тўкилиб тушади.

Эндиликда бўлинган ҳужайраларнинг силжиш жараёни ва

юқорига кўтарилиши натижасида қандай табақаланишини ва ҳужайра таркибидаги моддалар миқдорининг ўзгаришини нишонланган тилидин моддасини ҳайвон организмга юбориб ўрганиб чиқилган. Масалан, сиёқон организмга юборилган нишонланган тилидин моддаси бир соатдан сўнг деярли ҳаммаси ичак криптлари билан ворсинна ҳужайраларига йиғила бошлайди. Орадан 72 соат ўтгач, ворсинналарнинг юқори қисмида кўринади. Бундан маълумки, бўлиниш натижасида ҳосил бўлган ҳужайралар аста-секин ворсинналар юқорисига силжиб боради ва тўкилиб тушиб турган ҳужайралар ўрнини тўлдиради. Маълум бўлишича, ворсинналардаги эпителий ҳужайраларининг барчаси янгидан тикланиши учун 2.5—3 сутка вақт кетар экан (К. Леблон).

Шуни айтиб ўтиш керакки, ичакнинг эпителий ҳужайраларида содир бўладиган ҳар хил жароҳатлар ён-веридаги ҳужайраларга таъсир қилмайди. Бунинг асосий сабаби, ичак эпителийсидаги шиддатли физиологик регенерация комбиал ҳужайраларининг мунтазам бўлиниб туриш жараёнининг ўзгинасидир. Комбиал ҳужайралар мунтазам бўлиниб туриши натижасида ҳосил бўладиган янги ҳужайралар эскисини сиқиб чиқариб туради, оқибатда жароҳатланган ҳужайра узоқ вақт дош бера олмай у ҳам тушиб кетади. Бунинг натижасида ҳужайралар орасига кириб олган микроорганизмлар шу ҳужайралар билан бирга ичак бўшлиғига тушади. Эпителий ҳужайралари бу хусусияти билан юқорида эслатиб ўтилганидек, тўқималарни бошқа ёт моддалардан ва микроорганизмлардан муттасил тозалаб туради ва уларнинг қонга сўрилишига имкон бермайди.

Ичак эпителийсининг қиёсий гистологик элементлари

Умуртқасиз ҳайвонларда овқат ҳазм қилиш жараёни умуртқалилардагига қараганда бирмунча содда бўлиб, ичакнинг озиқ моддаларни сўрувчи эпителий ҳужайралари ўзига хос морфологик тузилишга эга. Масалан, умуртқасизлардан булутлар танасининг кўп қисмини ташкил этувчи парагастрал бўшлиқнинг ички қисми цилиндрсимон, яъни юқори призмасимон шаклдаги, хивчинли-ёқаали — *хоаноцит* ҳужайралар билан қопланган. Булутлар танасининг ташқи қисмидаги майда тешикчалардан (фоваклардан) сув оқими билан кирган озиқ моддаларни эпителий ҳужайралари тутиб қолиб, ҳазм қилиб юборади ва ўзлаштирилган озиқ моддаларни бошқа ҳужайраларга узатиб беради. Ҳужайранинг базал қисми қисман кенгайган бўлиб, апикал қисмига қараб ингичка тортиб боради, яъни конус шаклини олади. Ҳар қайси ҳужайранинг ингичкалашган апикал қисмида биттадан хивчин бўлиб, унинг асоси ёқа шаклида ўралган. Улар фагоцитоз вазифасини ҳам бажаради. Булутларда ҳазм қилиш жараёни асосан шу ҳужайралар цитоплазмасида содир бўлади.

Умуртқасиз ҳайвонлардан ковакичлиларнинг, чучук сув гидрасининг гастрал бўшлиғини асосан икки хил эпителий ҳужай-

ралари қоплаб туради. Улардан биринчиси — цилиндрсимон ҳужайралар бўлиб, апикал қисмида иккитадан хивчини бўлади, бу хивчинлар доим ҳаракатланиб туриб, бўшлиқдаги суюқликнинг бир томонга ҳаракат қилишини таъминлайди ва суюқлик таркибидаги озиқ моддаларни сўриб парчалаб, бошқа ҳужайраларга узатади. Иккинчиси призмасимон шаклда бўлиб, уларнинг ҳам хивчини бор. Бу ҳужайралар секрет ишлаб чиқариш хусусиятига эга. Демак, булар ичак безининг ҳужайралари қаторига киради. Улар ишлаб чиқарган секрет ичак бўшлиғига тушиб, ҳазм қилишда иштирок этади. Бу демак, гидрада озиқланиш жараёни икки хил ҳужайралар ёрдамида содир бўлар экан.

Цилиндрсимон тузилган ичак эпителийси айрим ипсимон чувалчангларда — гемагельминтларда ҳам учрайди. Улар ичагининг сўрувчи эпителий ҳужайралари юқори призма шаклида бўлиб, апикал қисми микроворсиналардан ташкил топган. Ҳалқали чувалчанглар типига кирувчи ёмғир чувалчанглари, яъни димбрицидалар синфига кирувчи жониворлар ичак эпителийсининг айримлари киприкли бўлади. Сўрувчи ҳужайралар асосида жуда кўп бир ҳужайрали безлар жойлашган бўлиб, улар озиқ моддаларни ҳазм қиладиган шира (секрет) ишлаб чиқаради.

Юмшоқ танлиларда, яъни моллюскаларда ва игнатанлиларда ҳам ичакнинг эпителий ҳужайралари киприкчали бўлиб, улар ҳам ҳилпилловчи эпителий қаторига киради. Бўғимоёқлиларнинг ичак эпителийсида ҳам цилиндрсимон ҳужайралар учрайди. Буларда ичак системаси уч қисмдан: олдинги, орқа ва ўрта қисмлардан ташкил топган бўлиб, олдинги ва орқа ичаклар ички томондэн, танасини ташқи томондан қоплаб турган кутикулалли эпителийнинг давоми ҳисобланади. Ҳайвонлар туллаганида бу эпителий ҳам туллаб кўчиб тушади ва қайтадан тикланади. Ичакнинг ўрта қисмини қоплаб турувчи эпителий цилиндрсимон микроворсинали ҳужайралардан ташкил топган. Ичаклар деворида ҳар хил безлар учраб, уларнинг маҳсулот ва ферментлари ичак бўшлиғига тушиб, озиқнинг парчаланишида, сўнг ҳазм бўлишида иштирок этади.

Айрим бош скелетсиз ҳайвонлар, тўгарак оғизлилар ва балиқларда ҳам ичак эпителийси киприкчали бўлади. Амфибия, рептилия, қушлар ва сутэмизувчи ҳайвонларда ичак эпителийсини ташкил этувчи ҳужайралар цилиндрсимон микроворсинали бўлади. Демак, маълум бўлишича умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар ичагининг сўрувчи эпителий ҳужайралари асосан цилиндрсимон бўлиб, апикал қисмида киприкчалар ва микроворсиналар бўлади.

Cestodes ларда ичак умуман бўлмайди. Озиқ моддалар қопловчи эпителий орқали сўрилади. Аммо паренхимасида айрим ҳужайралар ёки бир тўп фагоцитлар бўладик, шулар ҳужайра ички ҳазмини бажаради. Шундай ясси чувалчангсимонлар бор-

ки, уларнинг овқат ҳазм қилиш йўлида битта тешикча — оғиз бўлади. Мана шу оғзи орқали улар ҳам озиқ олиб, ҳам ҳазм жараёнида ҳосил бўлган чиқинди моддаларни чиқаради. Бўғим-оёқлилар ҳазм қилиш йўлининг турли бўлимларидаги эпителий турлича тузилган бўлади, аммо киприкчали эпителий бўлмайди. Ичакнинг олдинги ва орқа бўлимларида қаттиқ органик модда — хитинли тузилмалар бўлиб, ҳужайраларни апикал томонидан қоплаб туради. Ўрта бўлимидаги цилиндрсимон ҳужайраларда микроворсиналар бўлади.

Умуртқали ҳайвонларда ҳазм қилиш йўли: оғиздан то меъданинг чиқиш — пилорик қисмигача бўлган қисм — олдинги ичак, ўн икки бармоқ ичак, ингичка ичак, аччиқ ичакдан иборат ўрта қисм — ўрта ичак ва орқа ичакдан тузилган.

Кўп қаторли эпителий

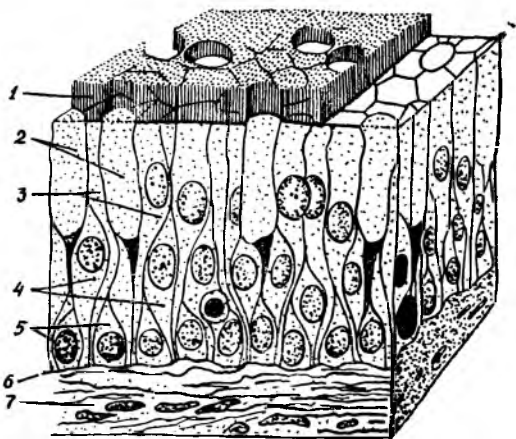
Умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларда кўп қаторли эпителий кўп учрайди. Одамда юқори даражада табақаланган бўлиб, нафас йўллари (бурун бўшлиғи, кекирдак, трахея, бронх ва бронхиолалар) деворини, орқа мия канали, бош мия қоринчалари деворини қоплаб туради. Айрим умуртқали ҳайвонларда (амфибия ва балиқларда) ҳазм қилиш органлари юзаларининг айрим қисмларида учрайди. Умуртқасиз ҳайвонлардан очиқ жабралли (положаберние) моллюскалар танасининг кўп қисмида учрайди. Улар умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларда уч хил шаклда учрайди: 1) киприкли; 2) хивчинли; 3) патли.

Кўп қаторли, киприкли призмасимон эпителий. Бу эпителий узун бўйли цилиндрсимон ҳужайралардан ташкил топган бўлиб, уларнинг апикал қисмида майда, аммо бир текис жойлашган анчагина киприкчалар бўлади. Ҳар бир ҳужайрада бундай киприкчалардан 250—300 дона бўлиши мумкин. Киприкчалар ҳаммиша бир томонга қараб ҳаракатланиб, бўшлиқ юзасидаги суюқликнинг бир томонга силжишини таъминлайди. Шунинг учун бундай тузилган ҳужайралардан ташкил топган эпителий ҳилпилловчи эпителий ҳам дейилади. Кўп қаторли дейилпшига сабаб шуки, бундай эпителий уч хил шаклдаги ҳужайралардан ташкил топган: 1) киприкчали ҳужайралар; 2) майда қўшимча ҳужайралар; 3) йирик қўшимча ҳужайралар. Лекин киприкчали ҳужайралар ингичка базал қисми билан базал мембранага туташган бўлиб, киприкчалар билан қопланган кенг апикал қисми эса эпителий юзасигача чиқиб, уни ташкил этиб туради. Майда қўшимча ҳужайралар эса, аксинча, кенгайган базал қисмга эга бўлиб, апикал қисми ингичкалашиб, кўтарилган бўлади. Лекин тўқима юзасигача чиқмайди, анча пастда жойлашган, киприкчалари ҳам бўлмайди. Бу ҳужайралар бўлиниш хусусиятга эга бўлиб, тўқимада содир бўладиган физиологик ва репаратив регенерацияни таъминлаб туради. Йирик қўшимча ҳужайралар ҳам кенг базал қисмга эга бўлиб, апикал қисми ингичкалашиб боради ва майда қўшимча ҳужайрадан бир оз

баланд туради. Бунда ҳам киприкчалар бўлмайди, тўқима юзасигача ўсиб чиқмайди.

Юқорида айтилган учала ҳужайранинг бундай тузилиши натижасида уларнинг ядролари бир текисда эмас, балки ҳар хил баландликда жойлашган бўлади. Ядроларнинг микроскопда бундай кўриниши тўқимага кўп қаторли кўриниш беради. Ҳақиқатда эса эпителий тўқимасининг бундай тури ҳам бир қаторли формасига киради. Ҳужайрадаги ядронинг жойлашишига қараб, уларни бир-биридан ажратиш мумкин. Одатда, пастки қатордаги ядролар майда қўшимча ҳужайраларга, иккинчи қатордаги ядролар эса йирик қўшимча ҳужайралар ва қадаҳсимон без ҳужайраларига мансуб бўлиб, юқори қатордагилари эса киприкчали эпителий ядролари ҳисобланади (11-расм).

Ҳозирги вақтда эпителий киприкчаларининг микроскопик ва электрон микроскопик тузилиши деярли яхши ўрганилган. Киприкчалари ҳужайра апикал қисми мембранасининг протоплазматик ўсиб чиқишидан ҳосил бўлади. Унинг девори оддий ҳужайраларникига ўхшаб уч қаватдан ташкил топган.



11-расм. Кўп қаторли киприкчали (ҳилпилловчи) эпителий (схема):

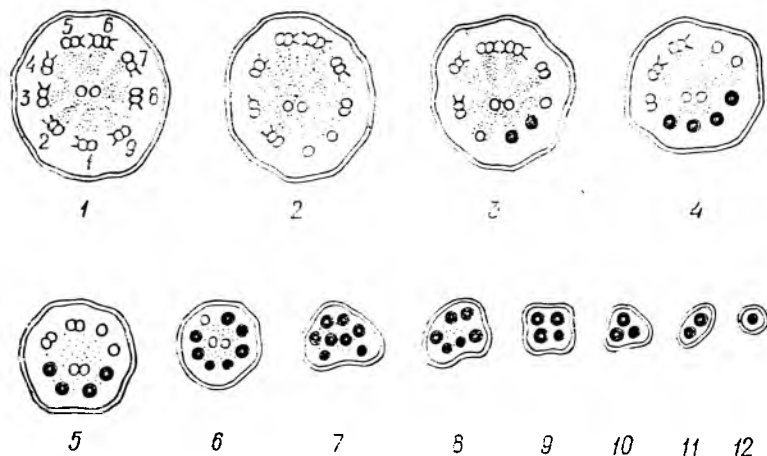
1 — ҳужайра киприкчалари; 2 — қадаҳсимон без ҳужайралари; 3 — киприкчали ҳужайралар; 4 — узун қўшимча ҳужайралар; 5 — калта қўшимча ҳужайралар; 6 — базал мембрана; 7 — бириктирувчи тўқима.

Текширишлардан шу нарса маълумки, киприккли ҳужайралар цитоплазмасининг апикал қисмида фибриллалар йиғиндисидан ҳосил бўлган чигал коптокча бўлиб, улар базал танача билан туташган ва киприкчалар асосини, яъни ўзагини ташкил қилади (12-расм).

Ўмуртқасиз ва айрим тубан ўмуртқали ҳайвонларда базал таначалар ҳужайра цитоплазмасининг ички қисмида жойлашган ингичка ипчалар билан туташган бўлади. Булар ўз навба-

тида бир-бири билан тутшиб, ўзаро киприкчалар ўзагини ҳосил қилади.

Киприкчалар юқорида айтилганидек, доим ҳаракатланиб туради. Уларнинг ҳаракати шаронга қараб тез ёки секин бўлиши мумкин. Бир секундда 15 мартадан то 100 мартагача тебраниши маълум. Киприкчалар ҳаракати, одатда, бир томонлама бўлади. Улар ҳаракатини оддий кўз билан кўриш қийин. Лекин бақанинг қизилўнгачига тиқиб қўйилган шиша таёқчанинг юқорига силжишини бемалол кузатса бўлади.



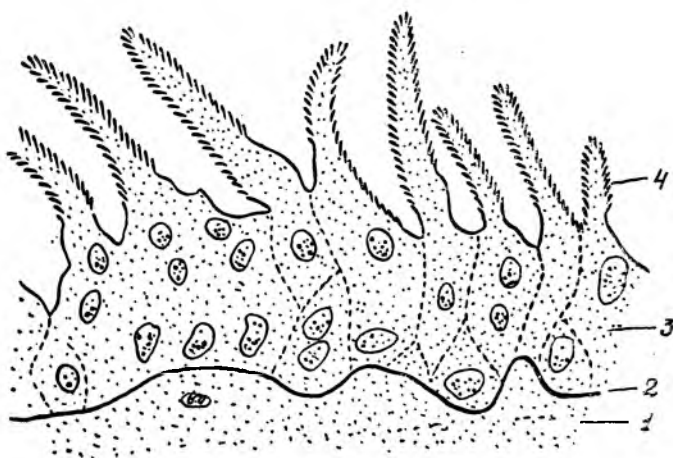
12-расм. Эпителлий киприкчасининг базал қисмидан бошлаб то учигача ҳар хил жойидан кесиб кўрилгандаги микроскопик тузилиши. Кесмалар киприкчанинг уя томонига яқинлашган сари микронайчалар бир-бири билан қўшилиб, уларнинг сони камайиб боради (50 000 марта катталаштирилган схема, Сетирдан).

Қўп қаторли киприкчали эпителий сувда яшовчи бир қанча умуртқасиз ҳайвонларнинг тери эпителийсини ташкил қилади. Эпителлий ҳужайраларининг апикал қисмида киприкчалари бўлади. Бундай ҳайвонларга: турбелария, немертин, полихета, коловратка, моллюска ва бошқалар киради.

Қўп қаторли, хивчинли призмасимон эпителий. Хивчин аслида бир ҳужайрали ҳайвонлардан ёки бошқа хил ҳужайралардан ўсиб чиққан ипсимон ўсимта бўлиб, ҳаракатлантириш вазифасини бажаради. Бактериялар турини аниқлашда ана шу хивчинларига эътибор берилади. Хивчинлилар деганда бутун ҳаёти давомида битта ёки бир нечта хивчинга эга бўладиган тубан ҳайвонлар синфи тушунилади. Аммо, масалан, булутларнинг ҳазм қилиш органи ҳужайралари ҳам ана шундай хивчинлар билан таъминланган. Улар қиёсий гистология нуқтаи назаридан кўриб чиқиладиган бўлса, ҳар бир ҳужайрасида биттадан хивчин бўлади.

Кўп қаторли хивчинли эпителийга мисол қилиб яна денгиз қирғоғининг саёз қисмида яшовчи гнатостомулиднинг тери эпителийсини олиш мумкин. Бундай эпителий ҳужайраларининг ҳам апикал қисмида биттадан хивчини бўлиб, у доим ҳаракатланиб туради ва атроф-муҳитдаги ўзгаришлардан — ёқимли ёки ёқимсиз таъсирдан организмни хабардор қилиб туради. Бундай тўқимага бир қаватли кўп қаторли цилиндрсимон хивчинли эпителий дейилади.

Кўп қаторли, патли призмасимон эпителий. Бу эпителий тузилиши жиҳатидан қушларнинг патига ўхшаб кетади. Гистологик тузилиши жиҳатидан кўп қаторли эпителийга ўхшаб пастбаланд бўлиб жойлашади, ядролари ҳам бир текисда эмас. Киприкчали ҳужайра тўқима юзасигача чиққан бўлиб, протоплазматик ўсимталар ҳосил қилади (13-расм). Уларнинг атрофидан майда патсимон киприкчалар ўсиб чиқади. Бу эпителий судралиб юрувчилар ва айрим қушлар кўзининг пардасида учрайди.



13-расм. Патсимон эпителий (уй қаптари пириллайдиган пардаси ички юзасини қоплайди):

1 — бириктирувчи тўқима; 2 — базал мембрана; 3 — эпителий ҳужайралари қавати; 4 — эпителий ҳужайраларининг патсимон ўсимталари.

Кўп қаватли эпителий

Эпителийнинг бу тури номидан ҳам кўриниб турибдики, бир нечта қават ҳужайралардан ташкил топган. Ҳар бир қаватини ташкил этувчи ҳужайралар морфологик тузилиши ва бажарадиган вазифасига қараб бир-биридан фарқ қилади. Энг пастки қаватни ташкил этувчи эпителий ҳужайралари базал мембрана устида жойлашган бўлиб, у билан бевосита боғлиқ бўлади.

Шуни айтиб ўтиш керакки, ҳар бир қаватни ташкил этувчи ҳужайралар бажарадиган вазифасига кўра бир-бири билан боғлиқ. Агар уларни бир-биридан ажратиб олиб, энг қулай шароит яратилса ҳам, улар нобуд бўлади.

Кўп қаватли эпителий умуртқали ҳайвонлар организмнинг аксарият қисмини қоплаб туради. Йўлдош орқали кўпаявчи сут эмизувчиларда ва одамда улар тери, оғизнинг кириш қисми ва ички юзаси, қизилўнгач, кўзнинг муғузланган пардаси, аёллар жинсий органларининг ички юзаларини қоплаб туради. Микроскопик тузилишига кўра улар уч турга бўлинади: 1) муғузланадиган; 2) муғузланмайдиган; 3) ўтиб турувчи эпителий.

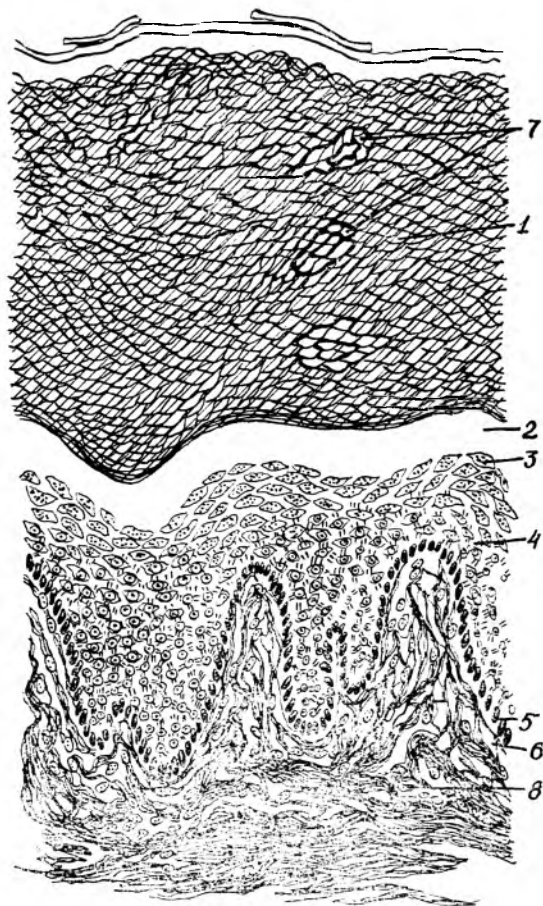
Кўп қаватли муғузланувчи ясси эпителий. Бу эпителий одам ва ҳайвонлар терисининг юзасини қоплаб туради. Маълумки, тери асосан иккита қалин қаватдан тузилган. Биринчиси ташқи эпителий ҳужайралардан ташкил топган *эпидермис*, иккинчиси унинг остида жойлашган асосий қават — *дермадир*. Уларнинг ўртасида бир-биридан ажратиб турувчи базал мембрана жойлашган. Эпидермиснинг ўзи бир неча қаватни ташкил этувчи эпителий ҳужайралардан иборат (14-расм). Ҳар бир қават ҳужайралари морфологик тузилиши ва вазифасига кўра бир-биридан фарқ қилади. Эпидермис 4—5 қават ҳужайралардан ташкил топган. Терининг тук бўлмаган қисмига кафт ва товон юзалари киради, бу жойларда эпидермис 5 қаватдан иборат. Эпидермиснинг қолган қисми 4 қаватдан иборат бўлиб, уларда бешинчи ялтироқ қават бўлмайди:

1. Биринчи пастки — *базал қават* кўп қиррали цилиндрсимон, бир қатор жойлашган ҳужайралардан ташкил топган. Улар базал мембрана устида жойлашиб, у билан бевосита туташиб туради. Ҳар бир ҳужайранинг базал, яъни мембранага қараган қисмида кўпгина бармоқсимон ўсимталар бўлиб, улар мембранага ўсиб киради ва у билан жипс туташиб кетади. Бундай туташиб иккита ёнма-ён жойлашган ҳужайраларнинг десмасомалар ёрдамида бирикишидан фарқ қилади, сабаб — бу ерда ҳужайралараро бирикиш бўлмай, ҳужайра базал мембрана билангина бирикади. Шунинг учун бундай бирикишга ярим бирикиш, яъни гемодесмасомалар ёки полидесмасомалар ёрдамида бирикиш дейилади. Базал ҳужайраларнинг ён томонларидан ҳам ҳужайралараро бўшлиққа кўпгина микроворсиналар ўсиб чиқади. Бу бармоқсимон ўсимталар ва микроворсиналар терининг пастки қаватидан озиқ моддаларни сўриб, юқори қават ҳужайраларига узатади.

Базал ҳужайралар доим бўлиниб туради, шунинг учун уларни комбнал, яъни бўлиниш хусусиятига эга ҳужайралар дейилади. Бўлиниш натижасида ҳосил бўлган янги ҳужайралар мунтазам равишда юқори қаватга ўтиб, уни тўлдириб туради.

2. Базал ҳужайралар қаватидан сўнг иккинчи, яъни *тиканли ҳужайралар қавати* келади. Бу ўз навбатида бир неча қават ҳужайралардан ташкил топган. Кўпинча бу иккала қават бир-

галикда ўсувчи қават ҳам дейилади, чунки тиканли қават ҳужайраларининг ҳам кўпчилиги бўлиниш хусусиятига эга бўлиб, эпидермиснинг ўсишида иштироки бор. Бу қаватни ташкил этувчи ҳужайралар нотўғри шаклда, ўзидан қанотсимон (тикансимон) ўсимталар чиқариб, атрофдаги ҳужайралар билан туташиб



14-расм. Кўп қаватли мугузланувчи ясси эпителий. Бармоқ терисидан тайёрланган препарат:

1 — мугуз қавати; 2 — ялтироқ қавати; 3 — донатор ҳужайралар қавати; 4 — тикансимон ҳужайралар қавати; 5 — базал ҳужайралар қавати; 6 — базал мембрана; 7 — тер безларининг чиқарув каналчалари; 8 — бириктирувчи тўқима.

туради ва тўқима мустаҳкамлигини таъминлайди, бу ўсимталарга десмосомалар дейилади. Электрон микроскопда текшириш шуни кўрсатадики, бу десмосомалар қадим таъриф қилинганидек, бир ҳужайрадан иккинчи ҳужайрага кириб бормас

экан. Хужайра плазмолеммасининг десмосома фибриллалари туташган жойлари қисман қалинлашади ва хужайралараро моддалар ёрдамида қаттиқ қотади, шу билан хужайралараро механик жипселашиш содир бўлади.

Хужайра цитоплазмаси томонидан ҳар бир десмосомага майда фибриллалар келиб туташади, улар йиғиндисига эса тонофламентлар дейилади. Гистохимиявий усулларда текшириш шуни кўрсатдики, плазмолемманинг қалинлашган қисми ва шу ерда ҳосил бўлган хужайраларнинг оралик моддаси асосан оқсиллардан ва мукополисахаридлардан ташкил топган. Бинобарин, базал хужайраларнинг базал мембрана билан бирикиши ҳам худди шу йўсинда содир бўлади. Лекин бунда ёнма-ён жойлашган иккита хужайра туташмай, балки хужайра пастки томонида базал мембрана билан туташади. Шунинг учун бу ерда десмосомалар фақат базал хужайраларнинг ён томонидагина кўринади. Бу ерда ҳам плазмолеммалар қалинлашади ва десмосома фибриллалари хужайралараро моддалар ёрдамида жипселашиди, таркиби ҳам оқсил ва мукополисахаридлардан иборат. Тиканли қават хужайраларининг бошқа хужайралардан асосий фарқи шундаки, уларнинг цитоплазмасида протофибриллалар нисбатан кўп бўлади. Улар оддий микроскопда ҳам яхши кўринадиган тонофибриллалардир.

3. *Дондор қавати* ташкил этувчи хужайралар цитоплазмасида тўқ бўяладиган кўгина йирик дончалар бўлади. Улар фибриллар оқсил моддасидан ташкил топган бўлиб, унга *кератоглиин дончалари* дейилади. Эпидермиснинг юқориги ялтироқ қаватида бу модда *элеидин*, мугузланувчи қаватида *кератин* моддасига айланади. Кератоглиин дончаларининг таркиби полисахаридлар, липидлар ва қисман оқсиллардан ташкил топган. Бу хужайралар бир неча десмосомалар ёрдамида бир-бири билан бирикиб, тўқроқ бўяладиган ядрога эга. Цитоплазмасида дончалардан ташқари, кўп миқдорда инеимон майда структуралар учрайди, улар протофибриллалар йиғиндисидир.

4. *Ялтироқ қават*, юқорида айтиб ўтилганидек, терининг туксиз жойларида, яъни қўл кафти билан оёқ кафти юзларида учрайди. Терининг бошқа қисмларида учрамайди. Бу қават хужайралари ва уларнинг чегаралари оддий микроскопда кўринмайди. Хужайра цитоплазмасига нурни кучли синдирувчи элеидин моддаси инжилган, шунинг учун оддий микроскопда ялтироқ лентга ўхшаб кўринади. Бу қават хужайраларини кўриш учун ўзига хос бўйаш усулидан фойдаланиш керак.

Ялтироқ қават 1—2 қават ясси хужайралардан ташкил топган, ядро ва цитоплазмасида аста-секин дегенератив (карпорекия) ўзгаришлар юз бериб, бу ерда мугузланувчи қаватни ташкил этувчи мугуз тангачалар ҳосил бўла бошлайди. Бунинг натижасида элеидин моддасидан кератин, яъни мугузланувчи қават моддаси шаклланади. Терининг ялтироқ қавати бўлмаган

жойларда эса бу модда кератогиалин ва тонофибриллар моддалардан ташкил топган бўлади.

5. *Мугузланувчи қават* ичи мугуз моддаси ва хоанадан иборат ясси ҳужайралардан ташкил топган. Терининг юза қисмида жойлашган мугуз таначалар доим ёнида жойлашган ҳужайралардан ажралиб тушиб, уларнинг ўрнини ўсиш қаватида ҳосил бўлган ҳужайралар тўлдириб туради. Бу жараён организм охиригача содир бўлиб, бунга *тери эпидермисининг физиологик регенерацияси* дейилади.

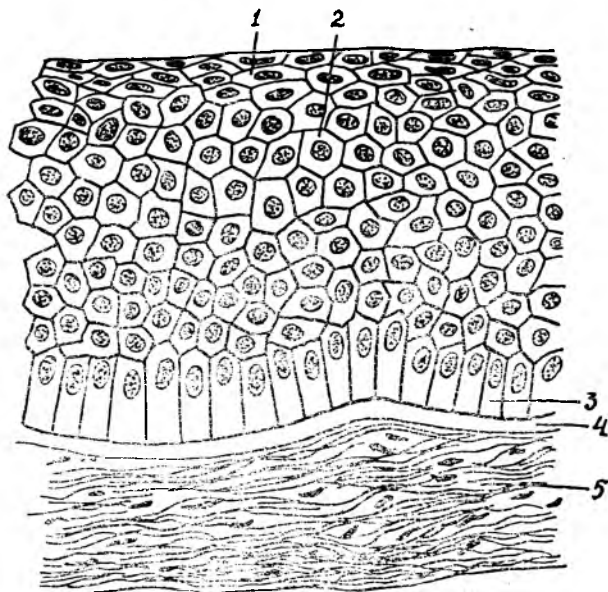
Тери эпидермис қаватининг, юқорида айтиб ўтилганидек, мураккаб микроскопик тузилиши организмни ҳар хил ташқи таъсирдан ҳимоя қилишга мослашган. Терининг ниҳоятда эгилувчан ҳужайралари зич жойлашган бўлиб, касаллик қўзғатувчи ҳар хил микроорганизмларни ўздан ўтказмайди. Шу билан бирга у терини қуриб қолишдан сақлайди ва организмнинг терморегуляциясини тартибга солади.

Ташқаридан ҳар хил омиллар таъсир эттириб мугузланиш жараёнини тезлатиш ёки секинлатиш мумкин. Масалан, карбонат ангидрид (CO_2), А витамин етишмаслиги ва гидрокортизон ҳамда эстероген гормони бу жараённи тезлатса, рентген нури секинлаштиради.

Кўп қаватли мугузланмайдиган ясси эпителий. Эпителийнинг бу тури умуртқали ҳайвонларда ва одамда юқори даражада табақаланган бўлиб, ўзига хос ҳужайралар қавати билан ажралиб туради. Бундай эпителий кўзнинг мугуз пардаси, қизилўнғач, оғиз бўшлиғи ва унинг ички юзасини қоплаб туради. Бу турдаги эпителийнинг микроскопик тузилиши кўз мугуз пардаси мисолида яққол кўринади (15-расм). У асосан уч қаватдан ташкил топган. Ҳар бир қават ҳужайралари ўзига хос морфологик тузилишга эга. Пастдан биринчи қаватни ташкил этувчи ҳужайралар базал мембрана устида жойлашганлиги учун улар *базал ҳужайралар* дейилади. Улар цилиндрсимон бўлиб, базал мембранага нисбатан перпендикуляр жойлашган. Бу ҳужайралар эпителий ҳаётида муҳим вазифани бажаради. Улар юқори даражада табақалашган бўлиб, доим митоз йўли билан бўлиниб, кўпайиб туради. Бўлинган ҳужайралар ажралиб, юқори қават ҳужайраларининг орасига суқилиб киради. Юқори қаватлардаги ўз вазифасини ўтаб бўлган ҳужайралар эса буларга ўрнини бўшатиб беради. Базал ҳужайралар базал мембрана билан, у эса остида жойлашган бириктирувчи тўқима билан мустаҳкам бирикиб, эпителий тўқимасининг мустаҳкамлигини таъминлайди.

Иккинчи қаватни ташкил этувчи ҳужайралар нотўғри шаклда бўлиб, 2—3 қават ҳужайралардан ташкил топган. Кўп қиррали, ўздан қуш қанотига ўхшаган бир кичта ўсимта чиқарган. Бу ўсимталар ҳужайралараро бўшлиқда жойлашган бўлиб, ёнидаги ҳужайра мембраналари билан туташиб туради ва тўқима мустаҳкамлигини таъминлайди. Шунинг учун бу қават

«тиканли» ёки «қанотли» ҳужайралар қавати дейилади. Шунинг айтиб ўтиш керакки, ўсимталар ҳужайралар ичига ўсиб қирмайди. Шунинг учун ҳужайралар орасида қисман бўшлиқ бў-



15-расм. Қўп қаватли мугузланмайдиган ясси эпителий. Қўпнинг мугуз пардаси:

1 — ясси ҳужайралар қавати; 2 — тикансимон ҳужайралар қавати; 3 — базал ҳужайралар қавати; 4 — базал мембрана; 5 — бириктирувчи тўқима.

либ, бу ердан ҳужайралараро суюқлик оқиб туради ва юқоридаги ҳужайраларни озиқ моддалар билан таъминлайди. Тўқимада моддалар алмашишуви жараёнида ҳосил бўлган чиқинди моддалар ҳам шу бўшлиқ орқали ҳаракатланади.

Эпителийнинг юқори қаватини ташкил этувчи ҳужайралар ясилашган бўлиб, ён атрофдаги ҳужайралардан аста-секин ажралиб, тўкилиб туради. Ҳужайра ясилаши билан бир қаторда унинг оралиқ моддаси юқори томонга оқиб чиқиб қота бошлайди ва суюқликнинг тўқима юзасига чиқиб кетишдан сақлайди. Тўкилган ҳужайралар ўрнини пастки қаватдан юқориги қаватга ўсиб чиқувчи ҳужайралар эгаллаб боради, бундай ҳодиса ҳақида олдин ҳам бир неча марта гапирилган.

Жароҳат натижасида эпидермис қаватлари тикланиши билан бир қаторда дерма қаватида ҳам тикланиш жараёни юз беради. Бинобарин, дерма билан эпидермис ўртасида базал мембрана ҳосил бўлади.

Ҳозирги текширишлар шунинг кўрсатадигани, жароҳатланган юза қўпайиш натижасида ҳосил бўлган ҳужайралар билан қоп-

ланмай, аксинча жароҳат атрофидаги ҳужайраларнинг жароҳат юзасига сурилиши ҳисобига қопланади. Демак, жароҳат атрофидаги соғлом эпидермис ҳужайралари бир-бири билан яқинлашиб, жароҳат юзасининг битишига сабаб бўлади. Бунда дастлаб 1—3 қаватдан ташкил топган парда пайдо бўлиб, сўнг қолган қаватлар ҳосил бўлади.

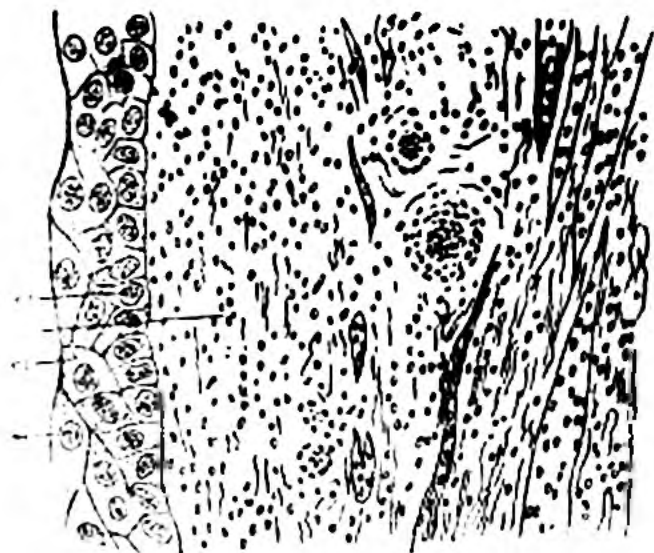
Кўп қаватли муғузланмайдиган кубсимон эпителий. Эпителий бу турининг тузилиши ҳам кўп қаватли муғузланмайдиган ясси эпителийнинг тузилишига ўхшайди. У асосан балиқлар ҳазм қилиш йўлининг ҳалқум ва қизилўнгачга ўтиш чегарасида, шунингдек, қушлар тухумдонининг фолликуллари деворида, ёғ ҳамда тер безларининг секрет чиқариш йўлларида учрайди. Айрим ҳолларда мазкур кубсимон эпителий киприкчали бўлади. Шунга кўра у кўп қаватли муғузланмайдиган кубсимон киприкчали эпителий деб юритилади. У аксарият ҳам сувда, ҳам қуруқликда яшовчи ҳайвонларнинг оғиз бўшлиғи эпителийида бўлади. Унинг иккинчи номи ҳилпилловчи эпителийдир.

Кўп қаватли муғузланмайдиган призмасимон эпителий. Бу эпителийнинг тузилиши ҳам кўп қаватли муғузланмайдиган ясси эпителийникига ўхшайди. У сўтэмизувчи (плацента) ҳайвонларнинг (одамнинг ҳам) мойк ортиги найида, уруғ йўлида, қулоқ олди сўлак безлари секрет чиқарув йўлининг охири бўлимида, бурун бўшлиғида ва айрим сўт эмизувчи ҳайвонларнинг бачадонида бўлади. Унинг ҳам кўп қаватли муғузланмайдиган призмасимон киприкчали (ёки ҳизилловчи) эпителий деб номланувчи тури бор. Бу эпителийлар аксарият кавш қайтарувчилар айрим турининг бачадонида ва қушларнинг тухум йўли билан бачадонида учрайди. У икки қават: базал қават ва апикал қават ҳужайралардан ташкил топган. Базал қават, одатда, базал мембранада жойлашган бўлади. Апикал қаватнинг бўш юзасида киприкчалари бўлади. Шу киприкчалари қаторида эпителий ҳужайралари микроворсиналар ҳосил қилади. Унинг шу жиҳаги туфайли бундай эпителийни кўп қаватли муғузланмайдиган призмасимон микроворсинали эпителий дейилади.

Ўзгарувчан эпителий¹. Ўзгарувчан эпителий бажарадиган физиологик вазифасига кўра доим таранглашиб ва бўшашиб турадиган органларнинг ички юзасини қоплаб туради. Буларга буйрак жоми, буйракнинг кичик ва катта косачалари, қовуқ, сийдик чиқариш йўллари киради. Бундай эпителий простата безининг йирик чиқарув каналчалари деворида ҳам учрайди. Демак, ўзгарувчан эпителийнинг гистологик тузилиши шу органларнинг бажарадиган вазифасига батамом мослашган бўлади.

¹ Ўзгарувчан эпителийни аксарият ҳолларда студентлар ўзгарувчан тўқима билан чаққонлиқни ўқирадилар. Ваҳоланки, ўзгарувчан тўқима деганда, организмнинг аластелиқ деганда ташқи жароҳатларга тўқима ҳужайралари ўзининг специфик тузиллиги билан йўл-йўлга, оғиз-аҳдатга кўнги қолгани натижасида, ҳужайранинг шароитга тарафдорчи бўлишида ривожланиши туюнлади.

Қонуқ, сөмбідегі д. т. иш. бастан үшінгі хужайралары яспиланиб
 баради, бұшақшынни билан аса яна уа ҳолатга қайтади. Бинобарин,
 хужайраларнинг шақли бир шақлдан иккинчи бир шақлга ўтиб
 туради (16, 17-расмлар).



17-расм. Ушаруғдан эпителий. Қонуқнинг ички
 юзасини қопловчи эпителий (эпителий торти-
 тан ҳолат).

1 — қонуқнинг хужайралар қатлави, 2 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар, 3 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар, 4 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар, 5 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар.



16-расм. Ушаруғдан эпителий. Қонуқнинг ички
 юзасини қопловчи эпителий (эпителий торти-
 тан ҳолат).

1 — қонуқнинг хужайралар қатлави, 2 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар, 3 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар, 4 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар, 5 — бастан иккин-
 чи бастан хужайралар.

Ўзгарувчан эпителийнинг иккинчи физиологик хусусияти шундан иборатки, унинг айрим ҳужайралари секрет ишлаб чиқариб, эпителий юзасини (қовуқнинг ички юзасини) концентранган сийдик моддасининг заҳарли таъсиридан сақлаб туради. Секретнинг бир қисми сийдик билан аралашиб, уни диффузия ҳолатдаги суюқликка айлантиради ва шу билан организм учун заҳарли бўлган сийдикнинг қайта сўрилишига тўсқинлик қилади.

Ўзгарувчан эпителийнинг гистологик тузилиши ҳозирги вақтгача яхши ўрганилмаган. Айрим олимлар мазкур эпителийнинг ҳар бир қаватидаги ҳужайралар оёқчасимон ингичка ўсимталари ёрдамида базал мембрана билан боғлиқ бўлади, деб уни кўп қаторли эпителийга киритадилар ва бир қаватли, кўп қаторли ўзгарувчан эпителий деб юритадилар. Бошқа бир гуруҳ олимлар эса бу эпителийнинг гистологик тузилишини кўп қаватли эпителий тузилишига ўхшатадилар.

Умуман олганда, гистологик тузилиши жиҳатидан бу эпителий уч қават ҳужайралардан ташкил топган: базал қават; оралиқ қават; юқори қават ёки қопловчи ҳужайралар қавати. Ҳар бир қават ҳужайралари шакли, ядросининг жойлашиши ва ҳужайра киритмаларининг таркиби жиҳатидан бир-биридан фарқ қилади.

1. Базал ҳужайралар қавати майда, кам табақаланган, кўпайиш хусусиятига эга ҳужайралардан ташкил топган. Улар доим митоз йўли билан бўлиниб туради. Базал мембрана устида жойлашган, шунинг учун ҳам базал ҳужайралар дейилади. Чегаралари аниқ эмас, ҳар хил шаклга эга, цитоплазмасида ҳамма органоидлар мавжуд. Айниқса, эндоплазматик тўр ва унинг рибосомалари яхши ривожланган. РНҚ нинг миқдори бошқа ҳужайралардагига нисбатан кўп. Майда базал ҳужайралар орасида улардан йирикроқ, лекин бўёқларда яхши бўялмайди, цитоплазмасида РНҚ кам бўлган ҳужайралар ҳам учрайди.

2. Оралиқ қават ҳужайралари ноксимон ёки шакли нотўғри бўлиб, бир ёки икки қаватни ташкил этади. Улар ингичка, цитоплазматик ўсимтадан иборат оёқчалари билан базал мембранага туташиб туради. Цитоплазма қисми бўёқларда яхши бўялмайди, яъни базофил хусусиятини йўқотади. Ёш ҳайвонларда бу бир қават ҳужайралардан ташкил топган бўлади, ҳайвонларнинг ёши катталашган сари икки қаватга айланади. Ҳужайралар бир-бирига нисбатан зич жойлашишига қарамасдан, уларнинг чегараси яхши кўриниб туради.

3. Юқори, яъни қопловчи қават, бир-бирига нисбатан қатлам ҳосил қилиб тузилган, шакли пирамидасимон ҳужайралардан иборат. Митоз йўли билан кўпайиши натижасида кўп ядроли ҳужайралар яхши кўринади, ядроларининг сони иккитадан ўнтагача бўлиши мумкин.

Юқори қават ҳужайралар органларнинг бажарадиган вазифасига қараб ўз шаклини ўзгартириб туради. Ичи сийдикка тўла қовуқда ҳужайралар яспланиб борса, у бўшаши билан пирамидасимон шаклга киради. Ҳужайраларнинг апикал қисмида кутикула шаклида жияк бўлиб, устки қисми мукополисахаридлар, яъни сиаломуцин моддаси билан қопланган бўлади.

Ўсимлик билан озиқланувчи ҳайвонларнинг сийдик пуфагида шиллиқ парда қавати яхши ривожланган бўлиб, ўрта қават ҳужайраларининг цитоплазмасида ҳам секретор томчилари учрайди. Гистохимиявий методлар ва электрон микроскопда ўрганиш натижасида юқори қават ҳужайралари орасида секретор ҳужайралар борлиги аниқланган. Бундай ҳужайралар қўй, маймун, от ва бошқа ҳайвонларнинг сийдик пуфагида (қовуғида) ҳам учрайди. Тўқима юзасига ишлаб чиқарилган шиллиқ модда тўқимани сийдикнинг заҳарли таъсиридан ҳимоя қилади ва сийдик тузлари билан аралашиб, уларнинг чўкишига, узоқ туриб қоллишига тўсқинлик қилади.

Ўзгарувчан эпителийда регенерация жараёни муттасил содир бўлиб туради. Сийдикни анализ қилиб бунга ишонч ҳосил қилиш мумкин. Одатда, соғлом одамнинг сийдиги таркибида эпителий ҳужайралари учрайди. Улар тўқиманинг юқори қаватларидан тушиб турган ҳужайралардир (физиологик регенерация). Ҳар хил патологик жараёнларда мана шу регенерация тезлашиши ва сийдик таркибидаги эпителий ҳужайралари сони ортиб кетиши мумкин (репоратив регенерация).

Қўп қаватли эпителий регенерацияси ва унинг янгиланиб туриши

Маълумки, тери устки қаватининг ҳужайралари муттасил тўкилиб, ўрнини янги қават ҳужайралари тўлдириб туради. Терида содир бўлиб турадиган бундай жараёнга унинг *физиологик регенерацияси* дейилади. Аниқроқ қилиб айтганда, эпидермиснинг ўсиш қаватидаги ҳужайралар доим бўлиниб туради, янги ҳосил бўлган ҳужайралар юқори қаватлар томон силжийди ва тўкилган ҳужайралар ўрнини эгаллайди.

Бир қаватли эпителий тўқимасида фақат базал ҳужайралар кўпаяди, кўп қаватли эпителийда эса ҳамма базал ҳужайралар ва мугузланувчи айрим (шоҳ) қават ҳужайралари кўпаяди.

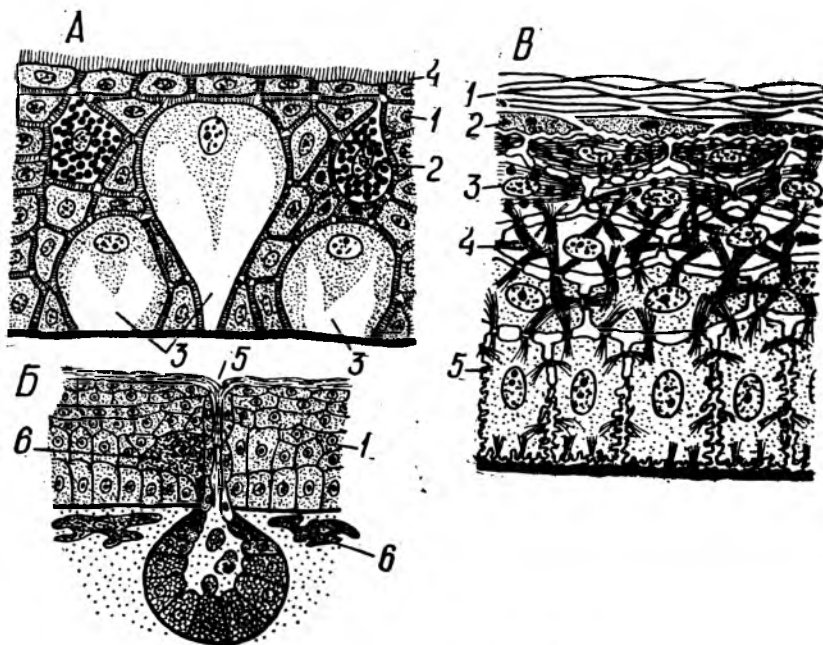
Терига бўладиган ҳар хил ташқи таъсир (механик, химиявий, оператив ва ҳоказолар) натижасида нобуд бўлган тўқималар ўрнининг тикланишига, яъни жароҳат битишига *репоратив регенерация* дейилади. Репоратив регенерация, одатда, жароҳатланган жойда қон оқиши бутунлай тўхтагандан сўнг бошланади. Қон чиқиб турган жароҳат юзаси битмайди. Қон оқиши тўхташи билан дастлаб кесилган ва ҳамма жароҳатланган ҳужайралар нобуд бўлиб, ташқарига чиқади. Жароҳатланган юза чегарасидаги ҳужайралар жадал равишда кўпая бориб, қотган қон остига ўсиб киради ва очиқ юзани аста-секин бекитади.

Қотган қон тушганидан сўнг кўпайган ҳужайралардан эпидермиснинг бошқа қават ҳужайралари ривожланади. Баъзан шундай ҳам бўладики, жароҳатланган жойда соғ жойдагига қараганда кўпроқ (ортиқча) ҳужайралар қатлами ҳосил бўлади. Бу ўринда яна шуни айтиб ўтиш керакки, агар жароҳатга инфекция тушиб, уни йиринглатиб юбормаса, жароҳат битган жойда тер ва ёғ безлари тикланиши ва ҳатто тук чиқиши мумкин. Бу ҳодиса аксарият соғ эпителийнинг жароҳатланган ердagi тўқима устига чиқиб боришидан юзага келади. Юқорида айтиб ўтилганларни умумлаштирадиган бўлсак, жароҳат, биринчидан, янги тўқималар юзага келишидан, иккинчидан, жароҳат четларининг соғ тўқималар томонидан сиқилиб келишидан, учинчидан, соғ тўқималарнинг жароҳатланган тўқима устига чиқиб боришидан битар экан.

Кўп қаватли эпителийнинг қиёсий гистологик элементлари

Маълумки, умуртқали ҳайвонларнинг барчасида қопловчи эпителий кўп қаватлидир. Шунга асосланиб, кўп қаватли эпителий қиёсий ўрганилар экан, умуртқали ҳайвонларнинг қопловчи эпителийси хусусида фикр юритамиз. Чунончи, тўғарак оғизлилар билан балиқларнинг эпителийси (эпидермиси) гарчи улар қавати жуда кўп бўлмаса-да, ҳаминша кўп қаватлидир. Унинг характерли томони шундаки, эпителий бағрида шиллиқ, оқсил ҳужайралари билан бирга колбасимон без ҳужайралари ҳам бўлади. Мана шу без ҳужайралари оқсил ва мукополисахаридлар аралашмасидан иборат махсус «қўрқитадиган» модда ажратади-ки, бундан хабар топган балиқлар тўдаси қочиш тардудини кўради. Бундан фарқли ўлароқ, бошқа бир хил балиқлар эпителийсида темир хлоридли ҳужайралар бўлиб, улар балиқ танасидаги осмотик босимнинг бир хилда сақланиб туришига хизмат қилади. Эпителий ҳужайраларининг усти микроворсиналар билан қопланган бўлади. Амфибияларда қопловчи эпителий юқорида таърифланганидек, хиёл мугузланган бўлиб, безлари бўлмайди, шилимшиқ безлардан ташқари, 4—6 қатор ўсувчи ҳужайра қаватларидан ва 1—2 мугузланган ҳужайра қаватидан иборат. Аксарият ҳолларда ўсувчи қават билан устки ҳужайралар қавати ўртасида оралиқ бўлмайди. Кўпинча устки қаватнинг мугузланган ҳужайраларида ядро сақланиб қолган бўлади. Эпителийда кератогиалин доначалар билан тонофиламентларнинг қайта ташкил топиши муносабати билан унда кератин ҳосил бўлиб туради. Рептилияларда тери эпителийси яхшигина мугузланган бўлади. Мугуз тангачалар, ҳатто бутун бир совут ҳосил қилади. Тангачалар бўртган шаклда, пластинкага ўхшаган бўлиши мумкин. Шакли қандай бўлишидан қатъи назар, черепица сингари бир-бирининг устига мингашиб жойлашади. Баъзи рептилияларнинг, масалан, тошбақаларнинг қорни билан устидаги тангачалар бутун бошли тошдек қалқон ҳосил қилади. Тимсоҳларда эса кўпинча танга-

чалар остида, яъни терининг бириктирувчи тўқима қисмида тангачаларнинг ҳар қайсисига алоқадор суяк пластинкалар бўлади. Рептилиялар терисиди ҳеч қандай безлар бўлмайди. Аммо эпителий қатламиндан нарида махсус секрет ишлаб чиқарадиган безлар бўлиши мумкин. Чунончи, тимсоҳларнинг пастки жағининг икки ён томонида бир жуфт мускат безлари бўлади, тошбакаларда эса худди шу сингари без қалқоннинг қорин қисми билан устки қисми туташган жойда бўлади.



18-расм. Мингоа (А), бақа (Б) ва одам (В) кўп қаватли қопловчи эпителийсининг қиссий схематик тузилиши.

А ва Б — 1 — кўп қаватли эпителий; 2 — шилимшиқ модда ишлаб чиқарадиган бир ҳужайрали без; 3 — кубсимон без; 4 — чўткасимон жияк ҳосил қилувчи микросүргичлар; 5 — шилимшиқ чиқарувчи без каналчаси; 6 — пигмент ҳужайралари. В — 1 — мугуз қават; 2 — ялтироқ қават; 3 — донатор қават; 4 — тиканли қават; 5 — базал қават.

Илон билан калтакесакларда эпителийнинг мугузланувчи қавати вақт-вақти билан тушиб туради, тушганда ҳам биринкетин эмас, балки бирдан тушади, уни халқ орасида «илон пўст ташлабди», «калтакесак пўсти бу» дейишади. Лекин бу вақтга келиб, унинг остидаги ёш мугузланувчи қават етилиб улгурган бўлади. Уларда мугуз моддалар ҳосил бўлиши кератогиалинли доначалар билан тонофиламентлар иштирокида юзага келади. Энди мана шу пўст ташлаш олдида улар эпителиysi қандай тузилган бўлади: ташқаридан β кератиндан ҳосил бўлган мустақкам устки мугуз модда билан қопланган бўлади. Электрон микроскопда кўрилганда, бу қават толали бўлиб кўринади.

Тангачалар усти қипиқланиб қовжираган бўлади. Чуқурроқда микроскопик гомоген қатлам бўлиб, 10—20 қават мугуз тангачалардан (қипиқлардан) тузилган бўлади. Улар ўртасидаги чегара бир-бирига қўшилиб кетган бўлади. Бу қават юпқа бўлиб фақат β кератин фибрилларидан ташкил тонган, ҳар бир фибрилнинг диаметри 2 нм. Бу қават остида эса мугузланган ҳужайралар билан қалинлашган бир хил юпқа микроскопик пластинка жойлашган. *Оралик қават* деб шунини айтилади. Баъзи бир ҳолларда бу қават устки қават билан қўшилиб кетган бўлади. Бундан кейинги анчагина чуқур жойлашган қават бу — бир қатор қалин, мугуз тангачалардан тузилган, диаметри 8 нм ли фибриллар кўринишидаги — кератин билан тўлган қават келади. Бу қаватнинг мугузланувчи ҳужайралари чегараси сақланиб қолган. Сўнгра ядроси бўлган, кератогиалин палахсалари бўлган ёруғ ҳужайралар билан қалинлашган (зичлашган) қават келади. Мана шу ҳужайралар қавати навбатдаги пўст тушишини чегаралаб туради. Вазифаси — олдин унда мугуз модда ҳосил бўлади, кейин ҳужайраларда гормонлар таъсирида лизосома ва ферментлар активлашиб, бутун қават кўчиб тушишига сабаб бўлади. Бинобарин, мана шу жараён пўст ташлашни, яъни бутун устки қаватнинг кўчиб тушишини таъминлайди ва ҳоказо.

Қушларнинг қопловчи эпителийси рептилияларникига ўхшайди, яъни без ҳужайралари бўлмайди. Думғазасидаги безлардан ташқари, эпителийнинг мугузланувчи қавати анча мураккаб тузилишга эга, масалан, қушлар эпителийси мугуз қават — патлар билан қопланган мугузланувчи пат ҳужайралари тузилиши ва химиявий таркиби жиҳатидан бошқа кератин ишлаб чиқарувчи ҳужайралар билан бир хил.

Энди сут эмизувчи ҳайвонларнинг яшаш шароити билан боғлиқ ҳолда эпителий тузилишига эга бўлган кўп қаватли тўқималаридаги ўзгаришлар билан танишамиз. Маълумки, дельфинлар билан китларнинг мугузланувчи қопловчи эпителийси кам ривожланган бўлиб, ўрнига бириктирувчи сўрғичлар яхши ривожланган. Мана шу сўрғичлар ёрдамида эпителий бириктирувчи тўқима билан пишиқ бирикиб туради. Улардаги бу хусусият ҳайвонлар танасининг сувга ишқаланишида терини шикастланишдан сақлаб туради. Эпителийсининг бир оз мугузланган бўлишига сабаб сув ҳароратининг кам ўзгариб туришидир. Бинобарин, мугуз модданинг терморегуляция вазифаси бу ўринда аҳамиятсиз бўлиб қолган. Морж ва сув мушугида эса эпителий бир қатор мугузланган ҳужайралар қаватига эга, чунки бу ҳайвонлар қуруқликка чиққан вақтида улар танасидаги ҳароратни бошқариб турадиган мугузланувчи тўқиманинг зарурияти туғилади. Демак, мугузланган қават улар танасидаги ҳароратни бирдай тутиб туради. Бундан ташқари, уларнинг жуни бўлиб, бу ҳам ҳароратнинг бошқарилишида аҳамиятга эга.

Умуман олганда, қуруқликда яшовчи сут эмизувчи ҳайвонларнинг кўп қаватли туқималари (қопловчи эпителийс) ҳамisha мугузланувчи қаватга, тер ва ёғ безларига эга. Бунинг устига қўшимча қилиб айтиш мумкинки, ҳайвонларнинг қаерида жуни қалин бўлса, ўша ерида мугузланувчи эпителий қавати кам ривожланган (масалан, қўйларнинг устида), қаерда жуни бўлмаса ёки кам бўлса, ўша ерида мугузланувчи қават жуда яхши ривожланган бўлади (масалан, ҳайвонларнинг оёқлари кафтда) ва ҳоказо.

Айирув органлари эпителиysi

Маълумки, ҳайвонларнинг эволюцион ривожланиши даврида Ер юзида содир бўлган турли табиат ўзгаришлари уларни мослашшига мажбур қилган. Натижада ҳайвонларнинг органларида ҳам морфологик ва физиологик ўзгаришлар рўй бера бошлаган. Ҳар хил экологик шаронгда яшовчи ҳайвонлар системасида ҳам ўзгаришлар юз беради. Масалан, айирув органлари ишини кузатар эканмиз, тубан ҳайвонларда содда тузилган, юқори умуртқалиларда мураккаблашиб борадиган морфофизиологик тузилишни кўраимиз. Айирув органлари эпителиysiнинг физиологик ҳолати кузатилар экан, унда моддалар алмашинуви оқибатида ажралиб чиқадиған охириги суюқ маҳсулотларнинг юзага келиш жараёни тушунилади. Уларнинг ҳар иккаласи, одатда, махсус аралаш *осморегуляция*¹ ва айирув органларининг таксимлашуви ҳамда фаолияти натижасида юзага чиқади. Бу органлар ташқи кўринишидан ҳар хил манбалардан ривожланади. Аммо уларнинг ҳужайравий механизмлари ва фаолияти принциплари жикатида ҳаммасида бир хил. Чунончи бундай органлар, одатда, эпителиал каналчалардан ҳосил бўлиб, каналчаларнинг бир учи берк ёки тананинг бошқа иккиламчи бўшлиғи билан туташган бўлади, иккинчи учи эса ташқарига ёки ичак бўшлиғига очилган бўлади. Қандай тузилган бўлишига қарамасдан, мажкур органларнинг жами ҳамма ҳайвонларда бир хил фаолият кўрсатади. Масалан, нефронлардан ташкил топган бундай органлар ҳаммасининг ичига бир хилдаги ультрафилтрат тушади. Мана шу суюқ ультрафилтрат каналчадан ўтиб бораркан, организм учун зарур бўлган моддалар ажралади ва қайта сўрилади, шаклланиб келаётган сийдикка эса азот алмашинуvidан ҳосил бўлган ва чиқариб ташланадиган охириги маҳсулотлар, баъзан эса ионлар қўшилади. Шундай қилиб, каналчалар бўшлиғидан бирикмаларнинг ажралоши — *реабсорбция* ва каналчалар бўшлиғига органик ҳамда аорганик бирикмалар тушиши — *секреция* ўзинга хос мураккаб жараён бўлиб, улар каналчалар деворидаги эпителий ҳужайраларининг фаолияти

¹ *Осморегуляция* — грекча *osmos* — туртки, туртиш, босим ва латинча *regulare* — тартибга келтириш деган сўзлар қўшимасидан ясалган бирикма бўлиб, «босимни босқариб туриш» маъносини ифода қилади.

туфайли юзага келади. Хўш, бу жараён қандай юзага келади? Бу жараён А. А. Заварзин (1985) таърифига кўра, трансмембрана транспорти ёрдамида юзага келади, яъни каналчалар деворидаги ҳужайралар ичида ва ҳужайралараро бўшлиқларда осмотик босим ҳосил бўлади. Бу эса каналчаларнинг эпителий ҳужайраларида актив транспорт вазифасини ўташга ихтисослашган ва энергия манбаи бўлиб хизмат қиладиган плазматик мембраналар бўлишини тақозо этади. Эпителий ҳужайраларида эса, одатда, плазматик мембрана гипертрофияланган ва у билан боғлиқ митохондриялар сонини ортган бўлади. Бу ўринда шуни айтиш керакки, плазматик мембрананинг гипертрофияланиши қуйидагича юзага чиқади: ҳужайраларнинг базал қисмида чуқур ботиқликлар ҳосил бўлади, уларнинг апикал юзасида микроворсинкалар пайдо бўлади ва ниҳоят ҳужайраларнинг ён юзаларида цитоплазма ўсмалари вужудга келади. Демак, моддаларнинг ташилиши жараёнида мембраналар ўтказувчанлигининг ўзгариши, сув учун ҳужайралараро муносабатнинг ва мембрана тўпламида моддалар билан ионлар ташилишининг ўзгариши катта аҳамиятга эга экан.

Аксарият ҳайвонларнинг бундай каналчаларида, деб давом эттиради Заварзин, 4 та бўлим бор: 1 та бошланғич бўлим, 2 та проксимал ва дистал (асосий) бўлим ва 1 та охириги бўлим. Шулардан *бошланғич бўлимда* суюқлик тўқимасидан, тана бўшлиқларидан ва қондан каналчалар ичига бирламчи сийдик филтрланиб (силжиб) ўтади. *Проксимал бўлимда* сув ва у билан бирга организм учун зарур бўлган моддалар реабсорбцияланади. Бу жараён тўқима суюқлигини билан бирламчи сийдик таркибидаги моддалар концентрациясининг нисбати бузилганда тенглашиш ҳисобига юзага келади. Бинобарин, бунда организм учун зарур бўлган моддалар талайгина сув билан бирга каналча бўшлиғидан ташқарига сизилиб ўтади. Дистал бўлимда бунинг тамоман акси юзага келади, яъни реабсорбцияланувчи сувнинг миқдори кам бўлади, ионлар концентрация градиентига қарама-қарши ўлароқ, танлаб реабсорбцияланади. Проксимал бўлим билан дистал бўлимда (кейингсида камроқ) ионлар билан азот алмашинуvidан ҳосил бўлган айрим охириги органик маҳсулотлар ва организм учун заҳарли бўлган экзоген моддалар секреция қилинади, яъни ажратиб чиқарилади. Охириги бўлимда сийдик йиғилиб, чиқаришга ҳозирлик кўринади.

Айрим ҳайвонларнинг ана шундай каналчаларида, масалан, баъзи бир балиқларникида агломеруляр нефронлар, баъзи бир ҳашаротларникида эса Мальпигий томирлари бўлмайди. Бирламчи сийдик проксимал бўлимга осмотик филтрация ёки изоосмотик секреция йўли билан тушади, яъни бунда осмотик босими кучайган соҳалар ҳосил бўлади. Демак, балиқлар нефронларининг проксимал бўлимига ва ҳашаротларнинг Мальпигий томирларига ўзида эриган органик ҳамда анорганик

бирикмалар компонентлари бор сув бевосита қондан ва гемолимфадан ўтар экан.

Умurtқали ҳайвонларнинг нефрони, моллюскаларнинг буйрағи, қисқичбақасмонларнинг яшил безлари каналчаларидаги филтpловчи аппаратлар ўзига хос тузилишга эга. Қуйида айрим сут эмизувчилар буйрағидаги нефронлар каналчаларининг бошланғич бўлими устида тўхталиб ўтамиз.

Маълумки, каналчаларнинг бошланғич бўлими капсуладан тузилган, мана шу капсула филтpловчи аппаратда ихтисослашган соҳани ташкил қилади. Аппаратнинг иккинчи соҳасида (қисмида) артериал капиллярлар коптокчаси жойлашган, бу коптокча, одатда, нефрон капсуласи ички varaғининг эпителий ҳужайраси билан мустаҳкам боғланган бўлади. Капсула ташқи varaғининг эпителийси бевосита нефрон каналчасининг эпителийсига туташиб кетади. Капсуланинг ички ва ташқи varaқлари оралиғида эса бўшлиқ ҳосил бўлиб, шу бўшлиқда бирламчи сийдик филтpрация бўлади. Филтpрация жараёни асосан коптокча капиллярларидаги гидростатик босим юқори бўлишидан юзага келади. Бундай босимнинг коптокчада ортиб кетишига унга қон олиб келувчи артериялар йўғон-пигичкалигидаги фарқ сабаб бўлади. Босим ошишига коллагенларнинг алоҳида типларидан ҳосил бўлган капиллярлар деворидаги базал мембрананинг суст чўзилиши ҳам имкон беради. Демак, жуда кўллаб ғоваклари бор коптокча капиллярлари деворидаги эндотелий ҳужайраларидан нефроннинг Мальпигий таначасидаги ультрафилтpрат йўлида дастлабки (биринчи) филтp ҳосил бўлади. Иккинчи филтp эса нефрон капсуласи ички varaғининг эндотелий ва эпителий ҳужайралари оралиғида жойлашган қалин базал мембранадан иборат. Мембрана эса капсуласининг эпителий ҳужайралари ажратган алоҳида коллаген (4-типдаги коллаген)нинг фибриллаларидан ҳосил бўлган бўлиб, ички ҳамда ташқи иккита сийдик қатлами билан анчагина зич марказий пластинкаларга тафовут қилинади. Бу базал мембрана одатдаги базал мембранадан 3 баравар қалин. Шунинг учун ҳам у йирикroқ оқсил молекулаларини ўзидан ўтказиб юбормайди ва тузилишга кўра динамик тузилмадан иборат. Ультрафилтpрат йўлидаги учинчи филтp бу — подоцитлардир, дейди А. А. Заварзин. *Подоцитлар* нефрон капсуласи ички varaғининг ихтисослашган эпителий ҳужайраларидир. Подоцитлар ўзига хос тузилишга эга: ҳужайраларининг ядро тутувчи қисмидан базал мембрана томон цитоплазма ўсимталари чиқади, бу ўсимталарни гистологияда *ассий ўсимталар* ёки *цитотрабекулалар* дейилади. Улар капиллярлар ўқиға параллел ҳолда боради ва бутун узунлиги бўйлаб қисқа ўсимталар — *цитоподийлар* ҳосил қилади. Цитоподийлар базал мембрана билан бевосита боғлиқ бўлади. Қўшни цитоподийлар билан ҳужайралараро бўшлиқлар, бошқача қилиб айтганда филтpловчи тирқишлар ўртасидан диафрагма ўтган бўлади. Умуман олганда, филтpловчи

тирқишлари бўлган подоцитлар цитоподийси билан диафрагма жойлашган соҳалар, одатда, ультрафилтрат йўлидаги учинчи филтрат ҳисобланади. Бунинг олдинроқ айтиб ўтдик. Одатдаги шаронда бу филтрат қон плазмасидаги энг майда оксил молекулаларининг ҳам тутиб қолади. Бинобарин, подоцитлар ҳайвонларнинг осморегуляцияси ҳамда ажратиш каналчаларида энг муҳим вазифани бажаради. Улар қисқичбақасимонлар, ҳашаротлар, бошоеқлилар, айрим қориноеқли моллюскалар, полихетларда, умуртқалилар ва бўғимоеқлиларда бўлади. Ланцетникларда филтратланиш жараёнининг бошқарадиган ҳужайранинг ҳар иккала механизми мавжуд, яъни унда тармоқланган подоцит ўсимтаси ҳам бўлади, саватчасимон аппарат тирқиши деб аталадиган цитоподоцитлар ҳам бўлади.

Маълумки, бутун бир кеча-кундузда ҳосил бўлган бирламчи сийдикнинг 99% га яқин қисми таркибидаги органик ва анорганик моддалар билан бирга нефрон каналчалари асосий бўлимларининг эпителий ҳужайралари ёрдамида қайта реабсорбцияланади. Бу жараёнининг улканлигини шундан ҳам билса бўладики, фосфорланиш-оксидланишда организм оладиган бутун энергиянинг 10—12% буйракларда сарфланади.

Эгри-бугри бошланғич каналча билан Генли сиртмоғининг тушувчи йўғон тўғри қисмидан иборат нефроннинг проксимал бўлими реабсорбциянинг энг кўп миқдорида бажаради, яъни реабсорбция қилинган бутун сув билан ионларнинг 85% унинг улушига тўғри келади. Бундан ташқари деярли барча аминокислоталар билан глюкозалар шу ерда реабсорбцияланиб бўлади. Чунки каналчаларнинг проксимал бўлимлари девори призмасимон ҳужайралардан тузилган. Уларнинг аникал юзасида яхшигина ривожланган кликокаликсли талайгина микроворсиналардан ҳосил бўлган жияк бор, яъни плазматик мембранаси ўта гипертрофияланган. Ана шунинг ҳисобига проксимал бўлимда мембрананинг ультрафилтрат билан туташмиш майдони нефроннинг бошқа бўлимларига нисбатан катта бўлади. Бунинг устига мазкур ҳужайранинг базал плазматик мембранаси анчагина гипертрофияланган. Унда митохондрийлар кўплаб тўпланиб туради. Ҳужайранинг базал қисми тармоқланган капиллярлар тўғри билан боғлиқ бўлади. Базал ва латерал плазматик мембраналарда талайгина мембрана насослари тўпланган бўлиб, булар муттасил равишда ионларнинг ҳужайралараро тирқишсимон бўшлиқларга ўтиб туришини таъминлайди. Ҳужайралар мембраналарининг ультрафилтрат билан туташган майдонининг катталиги туфайли осмотик шаронда қолган сув ионлар концентрацияси юқори бўлган томонга интилади. Яхшигина ривожланган капиллярлар системаси ортқича ионлар билан сувнинг зудлик билан қон ўзанига ўтишини таъминлайди. Бундан ташқари, проксимал бўлимларнинг ҳужайралари аминокислоталар, глюкозалар ва бошқа бирикмаларнинг қайта сўрилишини ҳам ўзи таъминлайди. Бинобарин, маз-

кур бўлимларда моддалар алмашинувида ҳосил бўлган охирги органик маҳсулотлар, заҳарли бирикмалар каналчалар бўшлиғига чиқарилади.

Заварзин (1985) маълумотига кўра, нефрон дистал бўлимларининг энг муҳим қисмлари Генли сиртмоғининг кўтарилувчи қалин бўлими билан эгри-бугри каналчалар дистал бўлимининг диаметри проксимал бўлим диаметридан бир қадар кичик бўлади. Каналчалар деворини ҳосил қилувчи ҳужайралар проксимал бўлимининг призмасимон ҳужайраларидан бир оз майда. Уларнинг апикал юзасида «тиканли» жияк бўлмайди. Фақат унда-бунда микроворсенналар топилади. Ҳужайраларнинг базал қисмида (проксимал бўлим ҳужайраларидагидек) талайгина митохондрийлар билан бирга плазматик мембрананинг чуқур ботиқ системаси бўлади. Мазкур ҳужайраларнинг энг қизиқарли функционал томони улар мембранасининг сувни яхши ўтказмаслиги ва ҳужайралараро боғлиқликнинг сустлигидир. Шунга кўра, бу бўлимда ионлар реабсорбцияси кузатилмайди. Натижада нефрон дистал бўлимининг охирги қисмида сийдик гипосмотик ҳоссага эга бўлиб, каналчаларни ўраб турган бириктирувчи тўқималарда эса Na^+ ионларининг реабсорбцияси ҳисобига осмотик босим ортади. Ионларнинг бир қисми эса Генле қовузлиғининг пастга тушувчи юпқа бўлими девори орқали каналча бўшлиғига тушади. Нефроннинг дистал бўлимларида ионлар реабсорбцияси жараёнининг бундай ўзига ҳослиги сийдикдаги моддалар концентрациясини (хусусан, гипертоник сийдик ҳосил бўлишини) бошқарадиган система шаклланиши учун шароит яратади. Маълумки, иссиқ иқлимли ўлкаларда гипертоник сийдик ҳосил бўлиши яшаш учун энг зарур омиллардан биридир.

12-§. Безлар

Одам ва ҳайвонлар организмида турли хилда бир талай безлар бўлади. Уларнинг кўпчилиги терида, овқат ҳазм қилиш системаси ва нафас йўллари деворида жойлашган. Айримлари мустақил ҳолда жойлашган бўлиб, секрет чиқарадиган йўллари организмнинг ташқарисига ёки ички бўшлиқларига очилади. Масалан, кўз ёши безининг маҳсулоти ташқарига чиқади ва кўз пардасини тозалаб, намлаб туради. Сўлак безларининг йўли оғиз бўшлиғига очилади, сўлак овқатни намлаб, уни қисман парчалаб беради.

Меъда ости беzi йўллари ўн икки бармоқ ичакка, простата безининг секрет йўллари сийдик чиқарув найига очилади. Уларда ишланиб чиққан секрет организмда ўзига ҳос муҳим вазифаларни бажаради. Умуман ҳужайралари ўзига ҳос суюқлик — секрет ишлаб чиқарадиган ва организмда муайян вазифа бажарадиган орган без деб айтилади. Секрет ишлаб чиқарадиган безларнинг ҳужайралари *гланулоцитлар* дейилади. Безлар

Ўз маҳсулоти билан организмнинг ўсишида, овқат ҳазм қилишида ва бошқа талайгина жараёнларда актив иштирок этади. Безларнинг деярли ҳаммаси эпителий тўқимасидан таркиб топган.

Ҳар бир без ўзинча мустақил орган ҳисобланади, йириклари ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан тузилган қобиқ билан ўралган. Уларнинг ҳар қайсиси қон айланиш системасига ва специфик каналчалар тармоғига эга. Ҳар хил нервлар билан иннервация қилинади. Ўз маҳсулотининг таркиби ва вазифасига кўра бир-биридан фарқ қилади.

Организмдаги барча безлар одатда иккита йирик гуруҳга бўлиб ўрғанилади: 1) ташқи секретция безлари, яъни экзокрин безлар; 2) ички секретция безлари, яъни эндокрин безлар.

Морфологик тузилиши жиҳатидан *экзокрин безлар* чиқарув каналчаларига эга бўлиб, ўз маҳсулотини шу каналчалар орқали организмнинг ташқарисига, яъни тери юзасига ва ички бўшлиқларига (оғиз бўшлиғи, қизилўнғач, меъда ва ичакларга) чиқаради. *Эндокрин безларда* эса бундай каналчалар бўлмайди, улар ўз маҳсулотини бевосита қон ва лимфа томирларига, орқамия суюқлигига чиқаради. Ташқи секретция безларидан ишланиб чиқадиган маҳсулот *секрет* дейилади, ишлаб чиқариш жараёни эса *секреция* дейилади. Организмда моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган ва ташқарига чиқариладиган моддалар *эксретлар* дейилади. Экзокрин безларга сўлак, тер, сут безлари, меъда ва ичак деворидаги безлар, кўз ёши ва меъда ости безининг қўнғина қисми киради. Эндокрин безларга гипофиз, эпифиз, қалқонсимон без, қалқонсимон без олди бези, буйрак усти ва жинсий безлар киради. Тубан хордалилардан эндостил, балиқлар, сувда ҳам қуруқда яшовчилардан ультимобронхиал таначалар киради. Эндокрин безлардан ишланиб чиқадиган маҳсулот *инкрет*, яъни *гормон* дейилади.

Ташқи ва ички секретция безлари эпителий тўқималарига, нисбатан жойлашишига қараб иккига: *экзоэпителий* ва *эндоэпителий* гуруҳга бўлинади. *Экзоэпителий безлар* эпителий тўқимасининг ташқарисидан ёки унинг остида жойлашган безлардир. Булар, масалан, сўлак, тер, ёғ безлари ва жигар. Агар безлар эпителий тўқимасининг ташқарисидан эмас, балки унинг қатламида жойлашган бўлса, улар *эндоэпителий безлар* дейилади. Масалан, кекирдак шилимшиқ пардаси эпителийсининг бағрида жойлашган безлар шулар жумласидандир.

Экзокрин безлар

Одам ва ҳайвонлар организмдаги безларнинг кўп қисмини *ташқи секретция безлари* ташкил этади. Улар ўз маҳсулотини овқат ҳазм қилиш системасининг ички бўшлиғига ва нафас йўллариغا чиқаради. Демак, бундай безлар секрет ишлаб чиқариш хусусиятига эга бўлган ҳужайралардан ташқари, чиқарув каналчалари системасига ҳам эга. Безларнинг маҳсулоти ҳар хил бўлиб, таркиби жиҳатидан бир-биридан фарқ қилади.

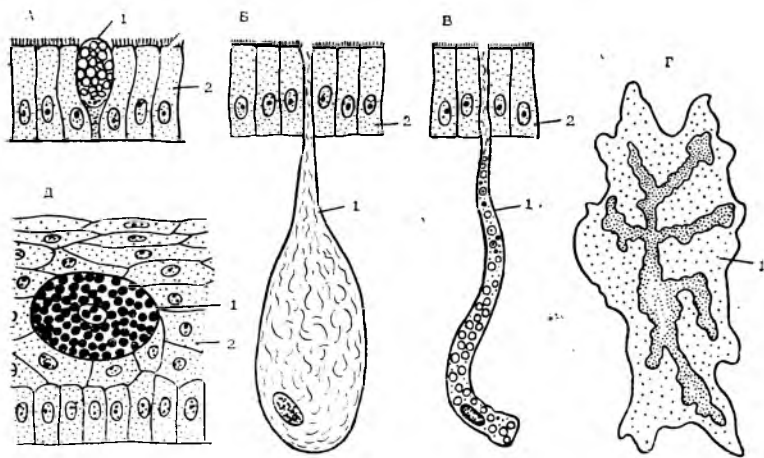
Без қайси органда жойлашган бўлса, шу органининг бажарадиган физиологик вазифаси таъминланишида актив иштирок этади. Маълум бўлишича, ташқи секреция безлари жуда хилма-хил бўлиб, улар тузилиши, секреция қилиш усуллари (секреция типлари), секретининг таркиби ва ташқарига чиқариш йўллари билан бир-биридан фарқ қилади. Ташқи секреция безларини ўрганишда ҳар хил классификациялардан фойдаланилади.

Ташқи секреция безлари бир ҳужайрали, кўп ҳужайрали ва кам ҳужайрали безларга бўлинади.

Бир ҳужайрали экзокрин безлар

Бу безлар асосан битта без ҳужайрасидан ташкил топган. Умуман олганда, умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонлар организмнинг турли жойида учраб, ҳар хил шаклда бўлади. Буларга *бир ҳужайрали қадақсимон без* ҳам дейилади.

Умуртқали ҳайвонлар билан одамда бир ҳужайрали без кўп тарқалган. Бу без организмнинг нафас йўлларида кўп қаторли эпителий таркибидан учраб, ўз секретини шу эпителий юзасига чиқаради. Ҳавони чангдан тозалаш ва намлаб бериш вазифасини ҳам бажаради. Бу без йўғои ичакда, айниқса, унинг охириги қисмида жуда кўп учрайди, бу ерда эса ҳимоя вазифасини бажаради. Чикинди моддаларни бир-бири билан ёпиштириб, ичак



19-расм. Бир ҳужайрали безларнинг тузилиш схемаси:

а — аксолотлнинг қадақсимон эндоэпителлий ичак бези; б — шилққуртнинг қолбасимон экзоэпителлий тери бези; в — шилққурт оёғида учрайдиган найсимон экзоэпителлий без; г — тут йиلاق қурти эндоцити (тармондаган ядролари бир ҳужайрали эндокрин без); д — аксолот овалсимон эндоэпителлий тери бези (Лейдиг ҳужайраси); 1 — бир ҳужайрали безлар; 2 — қопловчи тўқиманинг эпителий ҳужайраси.

деворини ортиқча механик ишқаланишдан сақлаб, яра-чақа бўлишига тўсқинлик қилади ва ичак перистальтикаси ёрдамида сўрилишни осонлаштиради. Ниҳоят, тубан умуртқалилар, не-

мертин, моллюскалар ва кўпгина бошқа жониворларнинг без маҳсулотлари тўсиқлик вазифасини ўтайди. Турли умуртқасиз ҳайвонларда бир хужайрали безнинг бошқа шакллари ҳам учрайди (19-расм).

Ичак эпителийсн таркибда учрайдиган бир хужайрали без микроскопда яхши кўринади. Секрет асосан хужайранинг апи-кал қисмига сурилган бўлиб, ўлчамн ҳар хил бўлган пуфакча-лар шаклида цитоплазмани тўлдириб туради. Ядро ва органоид-лари цитоплазма деворига яқин ёки базал қисмига сурилган бўлади. Органоидлардан кўзга яхши кўринадигани бу — ядро-нинг апикал қисмида жойлашган Гольжн аппаратидир. Бу хужайра асосан шиллиқ, секрет ишлаб чиқаради. Хужайранинг апикал қисми кенгайган бўлиб, базал қисми томон ингичкала-шиб боради. Секрет апикал қисмидаги тешикчадан ташқарига чиқиб, хужайра яна қадаҳсимон шаклга киради.

Кўп хужайрали экзокрин безлар

Бу хилдаги безлар ҳар хил йирикликда ва мустақил тузи-лишга эга бўлади. Таркибда без хужайраларидан ташқари, бошқа тўқима хужайралари ҳам учрайди. Лекин секрет ишлаб чиқаришда фақат glanduloцитлар иштирок этса, бошқа тўқи-малари безнинг трофик ва метаболит жараёнларида иштирок этади. Экзокрин безлар турлича мураккабликка ва хилма-хил структурага эга (20-расм). Шунинг учун уларни ўрганишда морфологик тузилишига асосланиб яратилган классификация-дан фойдаланилади.

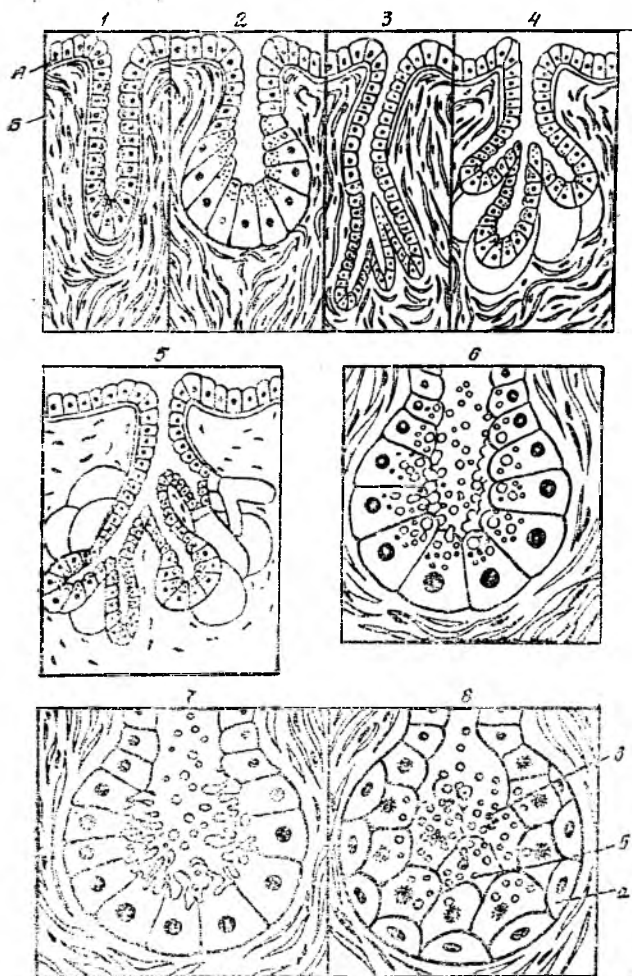
Организмда учрайдиган кўп хужайрали ташқи секреция безлари чиқарув каналчаларининг тармоқланишига қараб, оддий ва мураккаб безларга бўлинади. *Оддий безлар*, ўз навба-тида, тармоқланмаган ва тармоқланган чиқарув каналчали гу-руҳларга бўлиниб, ҳар бир гуруҳдаги безлар ўз шаклига эга ва организмнинг ҳар хил жойларида тарқалган. Тармоқланма-ган оддий безлар найсимон, альвеоляр (шарсимон) ҳамда ка-лавасимон шаклда бўлади, яъни улар узун найсимон шаклда бўлиб, най деворининг асосий қисмида секретор хужайралари жойлашади, ишлаб чиқарган секрет эса шу най бўшлиғига ўтиб, ташқарига чиқарилади.

Тармоқланган оддий безларнинг секретор қисмлари ҳам худди юқоридагидек (найсимон, альвеоляр) шаклда бўлади, лекин найчалари битта бўлмай, бир нечта тармоқлардан ташкил тонган бўлади.

Тармоқланмаган оддий найсимон безларга тер безлари, йўғон ичак криптлари деворидаги безлар, меъданинг пилорик қисмидаги ва айрим фундал безлар киради. Тармоқланмаган альвеоляр безларга эса теридаги айрим ёғ безлари киради. Ка-лавасимон безлар ҳам меъда деворида учрайди.

Кўп хужайрали мураккаб безлар юқорида айтиб ўтилгани-дек, анча йириклиги ва ниҳоятда мураккаб тузилганлиги билан

фарқ қилади. Мураккаб безлар таркибида фақат секретор без хужайралари бўлмай, балки бошқа тўқималар ҳам иштирок этади. Қолган тўқималар бошқа, яъни ўзига хос вазифани ба-



20-расм. Экзоэпителий экзокрин безларнинг тузилиши ва секретция типлари (схема):

1 — эпителий; 2 — бириктирувчи тўқима; 1 — тармоқланмаган оддий найсимон без; 2 — тармоқланмаган оддий альвеоллар без; 3 — тармоқланган оддий найсимон без; 4 — тармоқланган оддий альвеоллар без; 5 — апокрин усулида секрет қиливчи без; 6 — голокрин усулида секрет қиливчи без; 7 — секрет йиғилган хужайра; 8 — парчаланган хужайра.

жаради. Масалан, бириктирувчи тўқима безнинг ичига ўсиб кириб, уни бўлакчаларга бўлади ва ўзи билан томирларни олиб

кириб, без трофикасини таъминлайди. Айрим безларнинг чиқарув каналчалари атрофида силлиқ мускул боғламчалари учрайди, улар қисқариши билан каналчаларни секретлардан бўшатиб туради. Каналчаларнинг ички юзасини кубсимон ёки цилиндрсимон эпителий тўқима қоплаган бўлади. Найсимон мураккаб безларга — кўз ёши ва тил ости сўлак безлари, мураккаб альвеоляр безларга эса терининг айрим ёғ безлари, меъда ости бези ва қулоқ олди сўлак безлари киради. Аралаш, яъни найсимон-альвеоляр безларга қушларнинг қизилтўнгачи деворидаги безлар ва жағ ости сўлак безлари киради. Аралаш безлар таркибида икки хил секретор ҳужайралар учрайди. Бири оқсилларга бой секрет ишлаб чиқарса, иккинчиси шиллиқ модда ишлаб чиқаради. Кўп ҳужайрали безларни секретор бўлимларининг шакли, тармоқланиши, секрет чиқариладиган йўллари, тури, секретининг таркиби, секреция типлари ва бошқа хусусиятларига қараб классификациялаш мумкин.

Кам ҳужайрали экзокрин безлар

Бундай безлар асосан бирламчи оғизли жониворлар организмда тарқалган. Масалан, қўш қанотли ҳашаротларнинг сўлак безларида ана шундай кам ҳужайрали экзокрин безлар учрайди. Бу безлар асосий секретор ҳужайралар ва секрет чиқарув найчасида жойлашган ҳужайралардан тузилган бўлиб, секрет ҳужайралари мураккаб табақаланишга эга. Ҳужайралар цитоплазмасида эндоплазматик тўрдан иборат цистерна қўринишида оқсил синтез қилувчи аппарат жуда яхши ривожланган. Унда талайгина митохондрийлар бўлиб, уларнинг бир қисми плазматик мембрананинг базал бурмаларида жойлашган. Гольжи аппарати эса цитоплазманинг ҳамма ерида алоҳида-алоҳида комплекс бўлиб жойлашган бўлади.

Умurtқасиз ҳайвонлар орасида кам ҳужайрали безларга эга бўлган жониворларга мисол қилиб, приапулидларни кўрсатиш мумкин. Улар танасидаги безлар ана шундай кам ҳужайралидир. Бу ҳужайралар асосан аралаш мукопротенд ишлаб чиқарувчи икки хил ҳужайраларга бўлинади: цитоплазмаси зич, ўта базofil қорамтир ҳужайралар ва цитоплазмасида вакуолалар бўлган оқил ҳужайралар. Уларни цитохимиявий ва автордиография усуллари ёрдамида анализ қилиш шунини кўрсатадики, биринчи хил ҳужайралар оқсил синтез қилар экан, иккинчи хил ҳужайралар эса жуда кам миқдорда оқсил синтез қилиб, кўпроқ нордон мукополисахаридлар синтез қилар экан. Бундай мураккаб таркибли секретлар синтез қиладиган ҳужайралар фақат кам ҳужайрали приапулидлар танасидаги безлардагина учрамай, балки сут эмизувчиларнинг жағ ости безларининг айрим қисмларида ҳам учрайди. Кам ҳужайрали безларни қисий ўрганишда бунини билишнинг аҳамияти катта.

Экзокрин безларнинг ривожланиши ва регенерацияси. Маълумки, экзокрин безларнинг ҳаммаси ўзига хос ривожланиш

хусусиятига эга. Мазкур гистология курсида уларнинг ҳаммаси билан танишиб чиқишнинг имконияти йўқ. Шунга кўра, қуйида фақат сўлак безлар хусусида қисқача тўхталамиз.

Оғиз бўшлиғи деворининг эпителийсидан ҳужайралар тасмаси ўсиб чиқа бошлайди. Бу дастлаб қутбланмаган ва махсус табақаланмаган бўлади. Кейинчалик ана шу тасмаларда ҳужайралар гуруҳларга бўлиниб, найсимон тузилмалар ҳосил бўлади. Бундай найсимон тузилмалар орасида бўшлиқ пайдо бўлиши билан эпителий тартибга тушиб, бир қават ҳосил қила бошлайди ва шу билан у қутбланади. Шундан бошлаб, эмбрион ривожлана борган сари безлар шаклланиб, ишлай бошлайди, яъни секрет синтез қилиниб ажралиб чиқадиган бўлади. Аммо уларнинг таркиби ҳали етук ҳайвонларникига ўхшамайди. Чунончи, каламушнинг қулоқ олди сўлак безидаги ацинар ҳужайралар оқсилли секрет ажратади, каламуш эмбрионининг шундай ҳужайралари эса шиллиқ секрет ажратади ва ҳоказо.

Безларнинг секрет ишлаб чиқариш фаолиятига кўра, уларда доимо физиологик регенерация жараёни кечади. Буни текшириб кўриш учун ичак бир ҳужайрали безининг ядролари тимидин билан нишонлаб қўйилади. Орадан бир кун ўтгач, шундай нишонланган қадахсимон ҳужайраларнинг 10%, яна бир неча соатдан кейин уларнинг 50—60% ажралиб чиқа бошлайди. Демак, ичак крипталарида қадахсимон ҳужайраларнинг олдинги авлоди — ствол ҳужайралар бўлиб, табақаланишнинг дастлабки белгилари пайдо бўлиши билан (шиллиқ тўиланиши билан), улар митоз йўли билан бўлина олмайди. Нишонланган қадахсимон ҳужайралар 2—3 кундан кейин шундай тезлик билан камая бошлайдики, худди шундай тезлик билан сўрувчи эпителий ҳужайралари сони камайиб боради. Бундан ўйлаш мумкинки, қадахсимон ҳужайралар крипталардан ворсиналар томон силжийди ва эпителий қатламидаги бошқа ҳужайралар каби улар ҳам ичак бўшлиғига емирилиб тушади, демак, физиологик регенерация рўй беради.

Реператив регенерацияга мисол қилиб, бирор органининг, аниқроқ қилиб айтганда, жигарнинг бирор бўлаги кесиб олиб ташланса, қолган қисмидаги ҳужайралар катталашиб ва кўпайиб, йўқолганининг ўрнини тўлдиради, аммо бунда органининг илгариги шакли ўз ҳолига қайтмайди, жигарнинг тиг теккан жойидаги ҳужайралар эса айтарли кўпайиб, катталашиб бормайди, улар фақат жароҳат юзаси битиб кетиши учун хизмат қилади, холос. Албатта, бу ўринда шунини айтиб ўтиш керакки, барча органлар ҳам жигарга ўхшаб тез тикланиш хусусиятига эга эмас.

Эндокрин безлар

Умurtқали ва айрим умurtқасиз ҳайвонлар организмда ўзига хос морфологик тузилишга эга ва бажарадиган физиологик вазифасига кўра, ҳар хил бўлган бир неча безлар учрайди,

улар эндокрин, яъни *ички секреция безлари* дейилади. Улар биргаликда эндокрин ва гуморал системани ташкил қилишда иштирок этади.

Эндокрин безларнинг экзокрин безлардан асосий морфологик фарқи шундаки, эндокрин безлар, юқорида қайд қилиб ўтилганидек, секретини, яъни гормонини экзокрин безлар каби чиқарув каналчаларига эмас, балки бевосита қон, лимфа томирларига ва орқа мия суюқлигига чиқаради.

Эндокрин безлар эволюцион ривожланиш даврининг сўнгги босқичларида пайдо бўлган органларга киради ва кўп ҳужайрали организмларнинг кўнчилигида учрамайди. Фақат бўғим-оёқлилар ва умуртқалиларда улар юксак даражада ривожланган бўлади. Умуртқали ҳайвонларда қуйидаги ички секреция безлари фарқ қилинади: гипофиз, эпифиз, айрисимон без, қалқонсимон без, қалқонсимон без олди беzi, меъда ости безининг эндокрин қисми, яъни Лангерганс оролчалари, буйрак усти безлари, жинсий безларнинг эндокрин қисмлари ва йўлдош шулар жумласидандир.

Эндокрин безлар унча йирик бўлмаса ҳам, лекин улар ўзига мустақил бўлиб, организм учун жуда зарур гормонлар ишлаб чиқаради. Без гормонлари организмда моддалар алмашинуви, ривожланиш ва ўсиш, жинсий балогатга етиш каби муҳим жараёнларда иштирок этади ва уларни жадаллаштиради. Морфологик тузилишига кўра, улар худди бошқа органларга ўхшаб, ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан тузилган капсула билан ўралган. Сўнг бу тўқима без ичига ўсиб, ўзи билан қон томир ва нерв системасини олиб киради. Шунинг ҳам айтиш керакки, эндокрин безлар бошқа органларга нисбатан қон томирларга бeй, шу туфайли ҳам улар қонни ўзидан кўп ўтказишади. Уларда ҳар бир гранулоцит ҳужайралар атрофидан капилляр томирлар ўтган бўлиб, улар ўз гормонини бевосита шу капилляр томирларга чиқаради.

Эндокрин безлар организмнинг кўп қисмида жойлашган. Улар эмбрионал ривожланиш даврида эмбрионнинг учала варағидан (эктодерма, энтодерма ва мезодермадан) ҳосил бўлади.

1. *Эктодермадан ҳосил бўладиган безлар.* Булар ўз навбатида: а) нерв системаси билан бирга битта пуштадан келиб чиқадиган безларга (буларга бошоёқлиларнинг оптик безлари, умуртқалиларнинг буйрак усти безининг мағиз, яъни адренал қисми киради) ва б) эктодерманинг бошқа қисмларидан ҳосил бўладиган безларга (умуртқалиларда аденогипофиз безлари), фарқ қилинади.

2. *Энтодермадан ҳосил бўладиган безлар.* Буларга қалқонсимон без, қалқонсимон без олди беzi, меъда ости безининг эндокрин қисми киради.

3. *Мезодермадан ҳосил бўладиган безлар.* Буларга буйрак усти безининг пўстлоқ қисми билан жинсий безлар киради.

Секреция типлари. Маълумки, юқорида ташқи ва ички секретор безлар ҳар хил секрет ва гормон ишлаб чиқариш хусусиятига эга эканлиги ҳақида гапирилди. Без ҳужайралари ичидаги маҳсулот қандай йўл билан ҳужайра ташқарисига чиқариб берилади? Бу ҳодисани ҳозирги вақтда учга бўлиб ўрганиш расм бўлган, мерокрин, апокрин ва голокрин секреция типлари шулар жумласидандир.

Мерокрин типда секреция қиладиган безларнинг секретор ҳужайраларида морфологик ўзгаришлар бўлмайди, яъни безларнинг бир бутунлиги ўзгармайди. Ҳужайра ичида томчи ёки дона шаклида йиғилган секретлар ҳужайра ташқарисига оддий йўл билан чиқарилади. Бунга мисол қилиб, бир ҳужайрали қадаҳсимон безларни олиш мумкин. Уларнинг апикал қисмида кичкина тешикча бўлиб, бу тешикча орқали секрет ташқарига чиқарилади.

Апокрин типдаги секрецияда ҳужайра қisman морфологик бузилишга учрайди. Бунда ҳужайра ичида секрет апикал қис-



21-расм. Апокрин секреция (қалқонсимон без ҳужайраси апикал қисмининг электрон микрофотограммаси, 7000 марта кат.).

мига йиғилиб, унинг юзасида йирик-майда пуфакчалар ҳосил қилади. Уларнинг ичи секретга тўла бўлиб, пуфакчалар ҳужайрадан узоқлашган сари пастки қисмида мембраналари бири-бирига яқинлашиб туташади ва ўзаро битишади. Натижада пуфакча ҳужайрадан ажралиб ёрилади ва маҳсулоти ташқарига чиқади (21-расм). Ҳужайраларда содир бўладиган бундай

морфологик ўзгаришлар улар учун нормал физиологик ҳодиса ҳисобланади. Апокрин типда секреция қиладиган безларга сут безлари, тер безлари, қалқонсимон безлар киради.

Е. А. Шубникова (1981) апокрин типдаги секрецияни макроапокрин ва микроапокрин типга, яна иккига ажратади. Макроапокрин типдаги секреция, одатда, ёруғ майдоили микроскопда кўринади. Ҳужайранинг бўш турган юқори қисмида ўсимталар ҳосил бўлиб, кейинчалик улар узилиб тушади. Натижада ҳужайранинг бўйи пасайиб қолади. Микроапокрин секреция типи эса электрои микроскопда кузатилади. Бунда микроворсиналарнинг кенгайган учи ҳужайрадан узилиб тушади.

Голокрин типда секреция қиладиган безларнинг ҳужайралари тамомаъ нобуд бўлиб, секретга айланиб кетади. Уларнинг ўрнини бўлиниш йўли билан ҳосил бўладиган ёш ҳужайралар тўлдириб боради. Бунга теридаги ёғ безлари мисол бўлади.

У Ч И Н Ч И Қ И С М

ИЧКИ МУҲИТ ТЎҚИМАЛАРИ

Ички муҳит тўқималари деганда, одатда, ташқи муҳит билан ҳам, ички органлар бўшлиқлари билан ҳам тутшиб турмайдиган, морфологияси ва вазифаси ҳар хил, аммо ҳайвон ёки одамнинг ичида жойлашган тўқималар тушунилади. Улардан қон, лимфа ва сийрак бириктирувчи тўқималар бутун организм ҳужайраларини озиқ моддалар билан таъминлайди. Мана шу хусусияти, яъни вазифасига кўра улар *трофик тўқима* дейилади. Улар организмни турли хил зарарли моддалар ва инфекциялардан ҳимоя қилади, яъни Мечниковнинг фагоцитоз қонуниятига кўра, организмга тушган микроб ёки бошқа ёт моддаларни муайян қон ва бириктирувчи тўқима ҳужайралари ўзига қамраб олиб емириб юборади. Шунингдек, мазкур тўқималар ҳужайралараро моддаларнинг химиявий ва коллоид-дисперс таркиби доим бирдай бўлишини таъминлайди ҳам. Суяк, тоғай, пай, боғламлар, фасция (парда, қобиклар) ва апоневрозлар эса таянч вазифасини бажаради. Улар учун бирдан-бир умумий хусусият тўқималарда ҳужайралараро моддалар ривожланган бўлади. Шунга кўра, ҳужайра элементлари бир-биридан анча узоқда ётади. Бундан ташқари, қон билан лимфа тўқималаридаги ҳужайралараро модда суяк, тоғай билан суяк тўқималаридаги ҳужайралараро модда зич бўлади ва ҳоказо.

VII боб. УМУРТҚАЛИ ҲАЙВОНЛАРИНИНГ ҚОН ВА ЛИМФА ТЎҚИМАЛАРИ

Маълумки, ички муҳит тўқималарига юқорида кўриб ўтилган бир қатор тўқималар билан бирга қон ва лимфа тўқималари ҳам киради. Бинобарин, ички муҳит тўқималарининг бирдан-бир ягона белгиси ва уларни бир-бирига бирлаштириб турган омил бу — ҳужайралараро модданинг жуда яхши ривожланганлигидир. Унинг бунчалик яхши ривожланиши ҳужайраларни бир-биридан узоқлаштириб туради. Эпителий тўқимасида эса ҳужайралараро модда деярли йўқ, шу сабабдан ҳам уларнинг ҳужайралари ёнма-ён ёки бир-бирининг устида жойлашган, бу ҳақда юқорида гапирилган эди.

13-§. Қон

Қон ҳақида гапирганда қон яратувчи аъзолар — суяк кўмиги (мияси), лимфа тугунлари, талоқ ҳақида ҳам гапиришга тўғри келади. Буларни алоҳида ажратиб ўрганиш мумкин эмас, чунки истасангиз-истамасангиз бири ҳақида гап борганда иккинчисини ҳам қисқача бўлса ҳам тилга олиб ўтишга тўғри келади. Қон ҳайвонларда бўлсин, одамда бўлсин доим ҳаракат-

ланиб туради. Шу ҳаракати жараёнида унинг таркиби доим ўзгариб туради. Шу жиҳатдан қараганда, қон яратувчи органлардаги қоннинг таркиби билан томирларда айланиб юрган, яъни периферик қоннинг таркиби ўртасида бир оз фарқ бўлади.

Хўш, қон ўзи нима, у нимадан пайдо бўлади? Маълумки, организмнинг эмбрион ривожланиши даврида эктодерма, энтодерма ва мезодермадан ташқари, улар оралиғида мезенхима деб аталувчи эмбрион тўқимаси ҳам ривожланади. Келажакда мазкур тўқимадан бир қатор янги тўқималар ривожланади. Бинобарин, қон ва лимфа ҳам ана шу мезенхима ҳужайраларидан ривожланади.

Мезенхима ҳужайралари, одатда, протоплазматик ўсимталарга ўхшаш бир неча ўсимталари билан ўзаро тутшиб, тўрсимон шаклда тузилган. Буларнинг ҳаммаси кам табақаланган ҳужайралар қаторига киради. Ҳужайраларнинг орасини ярим суюқлик ҳолатида бўладиган модда тўлдириб туради. Мезенхиманинг турли қисмларидаги ҳужайраларнинг кўпайиши ва табақаланиши эмбрионда ҳар хил тўқималар ривожланишига олиб келади. Булар жумласига қон ва лимфа, уларнинг томирлари, шакли элементлар ҳамда суюқликлари киради. Қон ва лимфанинг бошқа бириктирувчи тўқималардан фарқи организмнинг ички муҳитини таъминлашда иштирок этишидир. Эмбрион ривожланиш даврида олдин қон томирлар системаси, сўнг лимфа системаси пайдо бўлади. Қон ва лимфа ўзининг таркибий тузилиши жиҳатидан бир-бирига ўхшаш моддалардир. Масалан, қон асосан суюқ плазма ва унда эркин сузиб юрган шаклли элементлардан ташкил топган. Лимфа томирлари ўз суюқлигини қон томирларга қўйиб, уни ҳар томонлама тўлдириб туради (лимфа ҳақида тегишли параграфга қаранг). Қон организм учун муҳим бўлган бир неча хил вазифаларни бажариши ҳаммага маълум. Шулардан биринчиси унинг трофик (озиқлантирувчи) вазифаси бўлиб, ичаклардан қонга сўрилган барча озиқ моддаларни организмга тарқатиб беради ва тўқималарда моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган чиқинди моддалар организмдан ташқарига чиқарилишини таъминлайди.

Иккинчиси, организмда газлар алмашинуви (нафас) жараёнини таъминлайди, яъни қон ўпка пуфакчалари (альвеолари) дан кислород бириктириб олиб, органлар тўқималарига тарқатади ва у ердан карбонат ангидрид газини олиб, ўпка орқали ташқарига чиқаради. Бу вазифани асосан қизил қон таначалари — эритроцитлар бажаради.

Учинчиси, организмда ҳимоя вазифасини бажаради. Бу вазифани бажаришда қон таркибидаги бир неча элементлар иштирок этади. Масалан, қоннинг оқ қон таначалари — лейкоцитлар фагоцитоз хусусиятига эга, яъни организмга ташқаридан тушган ҳар хил микроорганизмларни қамраб олиб, парчалаб юборади. Касаллик туфайли некрозга учраган, организм учун ёт моддаларга айланган ҳужайраларни ютади. Қоннинг баъзи

шаклли элементлари ҳар хил иммунитет ҳосил қилади. Қоннинг мана шу хусусияти туфайли организм соғлом бўлади.

Бундан ташқари, қон организмда бир нечта гуморал вазифани ҳам бажаради. Эндокрин ва нерв системаси билан бирга у организмнинг ички турғунлигини (муҳитини), яъни гомеостазини сақлаб туришда ҳам иштирок этади.

Қон тузилишига кўра икки қисмга бўлиб ўрганилади: суюқ қисми—плазма ва унда эркин сузиб юрувчи шаклли элементлар—эритроцитлар, лейкоцитлар ва қон пластинкалари—тромбоцитлар. Қон плазмаси ҳажми жиҳатидан қоннинг 55—60% ни, шаклли элементлари 40—45% ни ташкил этади. Қоннинг умумий массаси одам организмнинг тахминан 7% ни ташкил этади. Масалан, массаси 70 кг келадиган одамда тахминан 5—5,5 л қон бўлади.

Қон плазмаси

Плазма ҳужайралараро суюқ модда бўлиб, таркибининг 90—93% ни сув, 7—10% ни қуруқ моддалар ташкил қилади. Қоннинг ана шу плазма ва қуруқ қисмининг центрифуга ёрдамида бир-биридан бемалол ажратиш мумкин. Бунда пробирканинг тагига қуруқ моддаларни чўкиб, юзасига плазма ажралиб чиқадди. Қуруқ модданинг тахминан 7% ни оқсиллар, 3% бошқа органик ва аорганик моддалардир.

Организм ҳаётида қон плазмаси муҳим вазифаларни бажаради. Унинг таркибида организм учун зарур бўлган кўп органик ва аорганик моддалар мавжуд. Буларга оқсиллар, ёғлар, углеводлар, гормонлар, антитело ва антитоксинлар кирди. Бундан ташқари, моддалар алмашинувида организмда ҳосил бўладиган чиқинди моддалар — сийдик кислота, мочевино ва бошқалар ҳам бўлади. Қон плазмасидаги оқсиллардан энг муҳими фибриноген бўлиб, у қоннинг қуйилишида иштирок этади, яъни тананинг жароҳатланган жойида, қондаги эриш хусусиятига эга бўлган фибриноген фибринга — майда ипчаларга ўхшаш оқсилга айланади ва жароҳатланган томир юзасини беркитади, натижада қон оқиши тўхтайдди. Аммо фибриногеннинг фибринга айланиши учун унга қондаги кальций иони билан тромбин оқсили таъсир қилиши керак. Улардан биттаси бўлмаса ҳам қон қуюлмайди. Одатда, қон таркибида тромбин оқсили бўлмайди, агар бўлганида қон томирларда ивиб қоларди. Қонда, одатда, тромбоген моддаси бўлиб, у тромбокиназа ферменти таъсирида тромбинга айланади. Тромбин билан кальций иони бирга фибриногенга таъсир қилиб уни фибринга, яъни майда ипчаларга айлантиради, натижада қон қуюлади. Тромбокиназа эса қон томирлар жароҳатланган жойда қон шаклли элементларининг емирилиши ва кислород билан реакцияга киришиши натижасида ҳосил бўлади. Шундай қилиб, қон қуюлиши учун, албатта, қон томирларнинг жароҳатланган қисми ва фибриноген, кальций иони ва протромбин моддаси иштирок

этиши шарт. Қонда шу элементлардан биронтаси кам бўлса ёки ўзаро бир-бирига таъсири бузилса, қон қуюлиш жараёни сусайиши ёки умуман тўхташи мумкин. Айрим қон касалликларида унинг қуюлиш жараёни бузилиб, кичкина жароҳатланган қон томирдан ҳам кўплаб қон оқиб кетиши мумкин. Гемофилия касаллигида қон қуюлиши бузилган бўлиб, қон томирларнинг кичкина жароҳати ҳам организмни ҳалокатга олиб келади.

Қоннинг шаклли элементлари

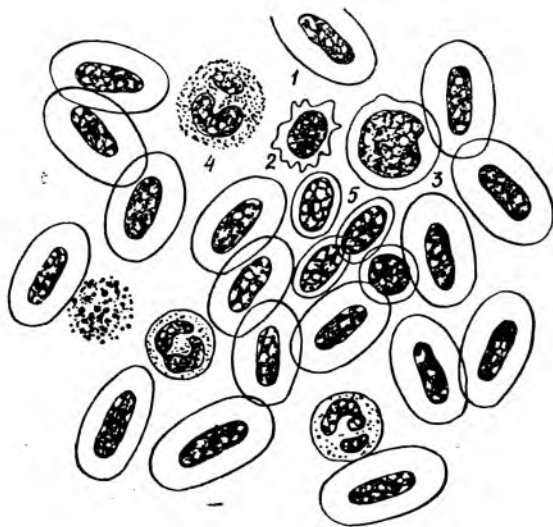
Демак, қоннинг шаклли элементлари қон яратувчи органларда етилгач, томирларга ўтади ва периферик қон томирлар бўйлаб айланиб юрarkan, қонга хос умумий вазифани бажаришга киришади.

Эритроцитлар. *Эритроцитлар* — қизил қон таначалари қон шаклли элементларининг энг кўп қисмини ташкил қилади. Уларнинг сони, одатда, эркакларда 1 мм^3 қонда 5—5,5 млн бўлса, аёлларда 4,5—5 млн, ёш организмда улар сони нисбатан кўп бўлади. Одам катта бўлгач, бу миқдор одатдаги даражага тушади ва организм қариган сари унинг миқдори яна ортиб боради, таркибидаги гемоглобин миқдори эса ёшларникига нисбатан камаяди. Эритроцитлар ҳар хил физиологик ҳолатларда ва касалликларда ошиб ёки камайиб туриши мумкин. Эритроцитларнинг сони умуртқали ҳайвонларнинг яшаш шароитига, жинси, ёшига ва йил фаслига қараб ўзгариб туради. Ҳар хил ҳис ва туйғулар натижасида ва жисмоний ҳаракат вақтида эритроцитлар сони кўпаяди. Улар миқдорининг бундай ўзгариб туриши организмнинг мослашиш хусусиятидан келиб чиқади. Ҳар бир эритроцит, масалан, одамда 3 ойдан ортиқ яшайди. Организмда жигар, талоқ ва терида қон деполари бўлиб, у ерда ҳамма вақт эритроцитлар мавжуд бўлади ва керак вақтида қонга чиқариб турилади. Эритроцитлар газлар алмашинувини, қон плазмасидаги ионлар муносабатини бошқаришда, гликолиз жараёнида, яъни углеводларнинг парчаланишида, токсинларнинг адсорбиланишида иштирок этади, вирусларни тутиб қолиш каби вазифаларни бажаради. Эритроцитларнинг газлар алмашинувидаги вазифаси организмни кислород билан таъминлаш ва карбонат ангидридни ташқарига чиқаришда намоён бўлади. Умуртқали ҳайвонлар эритроцитларининг таркибида кислородни ўзига тез қабул қилиб олиш хоссасига эга бўлган нафас пигменти — гемоглобин бўлади. Қон ўпка пуфакчаларидан (альвеолаларидан) ўтар экан, эритроцитлар гемоглобини худди магнитга ўхшаб кислородни ўзига тортиб олади ва ҳужайраларга етказиб беради.

Эритроцитлар, одатда, ниҳоятда ихтисослашган бўлиб, ривожланиш даврининг охириги поғоналарида ядро ва бошқа органонд ҳамда ҳужайра киритмаларини ўзидан ташқарига чиқаради. Цитоплазмаси фақат қонга қизил ранг бериб турувчи гемо-

глобин моддаси билан тўлади, бўлиниш хусусиятини йўқотади. Амфибияларда ва паррандаларда (бақа ва товуқларда) эритроцитлар таркибид ядролар охиригача сақланиб қолади, бинобарин, уларнинг эритроцитлари ядролигича қолади (22-расм).

Умуртқали ҳайвонларда ва одамда (туя ва ламалардан ташқари) эритроцитларнинг шакли деярли юмалоқ, икки томони ботиқ диск шаклида бўлади (23-расм). Уларнинг бундай морфологик тузилиши физиологик жиҳатдан катта аҳамиятга эга, гемоглобин ўзига кислородни тез қабул қилиб, организм



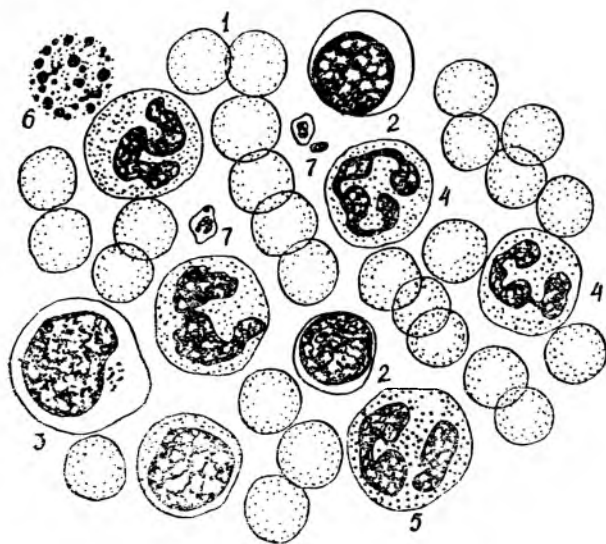
22-расм. Бақа қони суртмаси. Гематоксинин-розин билан бўялган (400 марта кат.):

1 — эритроцитлар; 2 — лимфоцит; 3 — моноцит; 4 — гранулоцит; 5 — тромбоцит.

талабини етарли даражада кислородга қондиради. Эритроцитлар жуда эластик хусусиятга эга бўлиб, ўз диаметридан кичик диаметрли капилляр томирлардан шаклини ўзгартирган ҳолда бемалол ўтиб кетаверади. Айрим тубан умуртқалиларда эритроцитлар шакли овалсимон, тухумсимон ёки икки томони қавариқ, бўртиқ бўлиши ҳам мумкин. Эритроцитларнинг диаметри ҳар хил бўлади. Масалан, товуқларда 12 мк, филда 8—10 мк, эчкида 4, қўйда 4,3, одамда 7,5 мк га тенг. Шунинг ҳам айтиб ўтиш керакки, умуртқалиларда эритроцитларнинг диаметри уларнинг умумий вазнига қараб ўзгармайди. Тубан умуртқалиларда ҳам эритроцитларнинг диаметри ҳар хил бўлиши, яъни йирик-майда бўлиши мумкин. Сутэмизувчиларда, одатда, майда, тубан хордалиларда анча йирик, айниқса, протейларда 58 мк.

бўлади. Битта эритроцитнинг сатҳи 128 мк^2 га; одамнинг $5,5 \text{ л}$ қонидаги эритроцитларнинг умумий сатҳи 3700 м^2 га тенг.

Замонавий скенур электрон микроскоп ёрдамида эритроцитларнинг нозик тузилиши яхши ўрганиб чиқилган. Шундан маълумки, эритроцитлар цитолеммасининг қалинлиги 20 нм га тенг бўлиб, унинг ташқи юзасида фосфолипаза, кислота, адсорбция қилинган протеннлар, ички юзасида эса гликолитик ферментлар, натрий ва калий, гликопротеитлар ва гемоглобин топилган. Эритроцитнинг мембранаси танлаб ўтказиш хоссасига эга бўлиб, ўзидан натрий, калий, кислород ва карбонат ангидридни ўтказди.



23-расм. Одам қонининг бўялган суртмаси (схема). Романовский-Гимза усулида бўялган (900 марта кат.):

1 — эритроцитлар, 2 — лимфоцитлар (майласи ва Инрини); 3 — моноцит; 4 — нейтрофил лейкоцит; 5 — эозинофил; 6 — базофил; 7 — тромбоцит.

Эритроцитларнинг химиявий таркиби: 60% сув, 40% қуруқ моддадан ташкил топган. Қуруқ модданинг 95% ни гемоглобин, 5% ни унинг қобиғи (стромаси) ва бошқалар ташкил этади. Битта эритроцит вазнининг $32,5\%$ ни гемоглобин моддаси ташкил этади. Организмдаги барча гемоглобиннинг массаси тахминан 800 г га тенг. Маълумки, гемоглобин мураккаб оқсилларга кириб, унинг оқсил қисми — *глобин*, оқсил бўлмаган қисми — *геминдир*. Улар таркибида темир бўлиб, протопорциринлар гуруҳига киради. Гемоглобин ўнкага кирган кислород билан тезда бирикиб, оксигемоглобинга айланади. Ўзидаги кислородни

тўқималарга бериб, у ердан карбонат ангидридни олиб карбоксигемоглобинга айланган ҳолда уни ўпка орқали ташқарига чиқариб юборади. Эритроцитларда қондаги карбонат ангидридининг $1/3$ қисми бўлади. Эритроцитлар, одатда, Романовский-Гимза (эозин ва лазур бўёқларининг аралашмаси) усули билан бўяб ўрганилади. Қон суртмаларининг фиксацияси этил ва метил спиртлар ёрдамида бажарилади. Бунда эритроцитлар кўзга яхши кўриниб туради. Одатда, қонда 5% атрофида ёш гемоглобин бўлади. Уларнинг цитоплазмасида тўрсимон дончалар бўлиб, буларни *ретикулоцитлар* дейилади. Улар эндоплазматик тўр билан рибосомаларнинг қолдигидир.

Эритроцитлар таркибида гемоглобин бўлгани учун кислотали бўёқларда оксифил бўялади. Қонда кам учрайдиган ёш эритроцитлар таркибида гемоглобин кам бўлганлиги учун кислотали бўёқларда яхши бўялмайди, аксинча, ишқорий бўёқларда базифил бўялади. Бундай эритроцитларга *полихроматофил эритроцитлар* дейилади. Умуман, эритроцитларнинг ҳар хил бўёқларда ҳар хил бўялишига *полихроматофилия* дейилади.

Сут эмизувчиларда эритроцитлар ҳар хил ташқи ва ички таъсирга сезгир бўлади. Айниқса, қонда осмотик босимнинг ўзгариши уларга кучли таъсир қилади. Масалан, 0,9% ли ош тузли изотоник эритма эритроцитлар учун нормал ҳисобланади. Гипотоник эритмаларда эритроцитлар сувни ўзига тортиб шишиб кетади, натижада улар ёрилиб, гемоглобин ташқарига чиқади. Бундай ҳолатга *гемолиз* дейилади. Гемолиз фақат гипотоник эритмада эмас, балки бошқа моддалар (хлороформ, спирт ва илон заҳари) таъсирида ҳам содир бўлиши мумкин. Аксинча, гипертоник эритмада эритроцитлар ўздан сувни ташқарига чиқариб юбориб, буришиб қолади, бунга *плазмолиз* дейилади. Иккала ҳолатда ҳам эритроцитларнинг физиологик фаолияти бузилади.

Эритроцитларнинг умри ўртача 110 кун, эркакларда — 126 кун, аёлларда 90 кун. Маълум бўлишича, организмда ҳар кун 200 млн га яқин эритроцитлар nobud бўлиб, емирилиб туради. Уларнинг ўрнини янги эритроцитлар эгаллайди. Эритроцитлар емирилиши натижасида гемоглобин глобин ва геминга ажралади. Бунда ажралиб чиққан темир элементларини янги ҳосил бўлган эритроцитлар ўзига қабул қилиб олади ва ундан ўз фаолиятида қайта фойдаланади.

Лейкоцитлар. Лейкоцитлар — оқ қон таначалари қоннинг шаклли элементларидан бири. Уни биринчи марта 1673 йили А. Левингук аниқлаган. Улар протоплазматик ўсимталари орқали амёба шаклида сурилиб юриш хусусиятига эга. Морфологик тузилиши ва бажарадиган физиологик вазифасига кўра ҳам бир-биридан фарқ қилади. Лейкоцитларнинг сони ҳар хил ҳайвонларда ҳар хил: 1 мм^3 қонда 3 мингдан 18 минггача бўлади, қушларда 30 мингдан ҳам ошади. Ёш болаларда уларнинг сони 1 мм^3 қонда 10—12 минг, катталарда 6—8 минг. Лейкоцитлар-

нинг сони ўзгариб туради, масалан, овқатланишдан ва жисмоний ҳаракатдан кейин кўпайиши мумкин. Шунинг учун анализга олинадиган қонни, одатда, наҳорда олинади. Борди-ю, лейкоцитларнинг сони 1 мм³ қонда 10 минггача ўзгарса, уни одатда физиологик ўзгариш дейилади, патологик ҳолат деб тушуинмайди. Айрим вақтларда, масалан, оғир касалликларда лейкоцитларнинг сони ундан ҳам кўпайиб кетади, уларнинг бундай ҳолатига *лейкоцитоз* дейилади, камайиб кетишига эса *лейкопения* дейилади. Лейкоцитлар актив ҳаракат қилиб кўчиб юриш хусусиятига эга, яъни сохта оёқчалари билан ҳаракатланиб, қон томирлардан атрофдаги бириктирувчи тўқималарга чиқиб, у ердаги патологик жараёнларда иштирок этади. Улар ҳаракатининг тезлиги ҳарорат, рН га боғлиқ. Лейкоцитларнинг энг муҳим вазифаларидан бири, юқорида эслатиб ўтганимиздек, организмга тушган ёт моддаларни ёки микроорганизмларни ўзига қамраб олиб, уни парчалаб юборишдир. Унинг бу иши *фагоцитоз* дейилади.

Лейкоцитлар микроорганизмларга икки хил: бактероцит ва бактериостатик таъсир кўрсатади. Биринчисида лейкоцитлар таркибидаги ферментлар ёрдамида микроорганизмларни тўла қамраб олиб, парчалаб юборади, иккинчисида эса уларни чалажон қилиб, касаллик келтириб чиқариш хусусиятини йўқотди. Бундан ташқари, лейкоцитлар гуморал вазифани бажараркан, иммунитет ҳосил бўлишида ҳам иштирок этади.

Умurtқали ҳайвонлар ва одамда лейкоцитлар цитоплазмасида доначалари бор ёки йўқлигига қараб икки гуруҳга бўлинади. Биринчиси, донатор лейкоцитлар — *гранулоцитлар*, иккинчиси, доначасиз лейкоцитлар — *агранулоцитлар*. Лейкоцит доначалари кислотали (эозин) бўёқлар билан текис бўялса, *эозинофил лейкоцитлар*, доначалари ишқорий (азур) бўёқ билан бўялса, *базофил лейкоцитлар*, кислотали ва ишқорий бўёқ билан бўялса, *нейтрофиллар* дейилади. Доначасиз лейкоцитлар лимфоцит ва моноцитларга бўлинади.

Донатор лейкоцитлар — гранулоцитлар. Юқорида айтиб ўтилганидек, донатор лейкоцитлар — гранулоцитлар ўз навбатида нейтрофил, эозинофил ва базофилларга бўлинади. Қуйида уларни бирма-бир кўриб чиқамиз.

Нейтрофил лейкоцитлар қонда лейкоцитлар турининг энг кўп қисмини, яъни жами лейкоцитларнинг 65—75% ни ташкил қилади. Нейтрофиллар асосан юмалоқ шаклда бўлиб, диаметри 7—15 мкм га тенг. Цитоплазмасида жойлашган майда доначалар бўлиб, улар очроқ бўялган. Электрон микроскопда яхши кўринади (24-расм). Хужайра марказида жойлашган ядроси ишқорий бўёқ билан яхши бўялади. Ядроларининг шакли хужайра шаклига қараб ҳар хил. Ёш нейтрофилларнинг ядроси таёкчага ўхшаган бўлгани учун *таёкчасимон ядроли нейтрофиллар* дейилади, улар жами лейкоцитларнинг 3—5% ни ташкил этади. Ёш хужайралар етила бориши билан бўғимлар ҳосил қилади.

Ҳар бир бўғим жуда ингичка, кўзга кўринмайдиган элементлар билан туташган бўлиб, уларга *бўғим ядроли нейтрофиллар* дейилади. Нейтрофиллар лейкоцитларнинг 60—65% ни ташкил этади. Одатда, нейтрофил лейкоцитлар ядросининг шаклига қараб уларнинг ёшини аниқлаш мумкин. Нейтрофил лейкоцитлар таркибида протеолитик ферментлардан цитохромоксидаза, ишқорий фосфатаза ҳамда аминокислоталар, липидлар ва гли-



24-расм. Сегмент ядроли нейтрофил лейкоцит.
Электрон микрофотограмма (12000 марта кат.,
нейтрофил дончалари кўп).

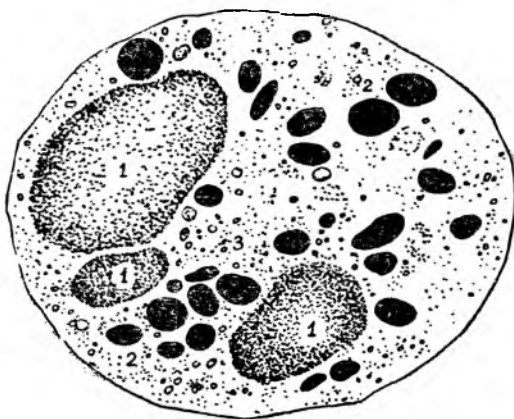
коген борлиги аниқланган. Нейтрофил лейкоцитлар организмга тушган микроорганизмларни ва касалликларда ҳосил бўладиган чиқинди моддаларни қамраб олиб, парчалаш хусусиятига эга. Ана шу фагоцитоз қилиш хусусиятига қараб уларга *микрофаглар* деган ном берилган.

Шуни ҳам айтиш керакки, ҳар хил умуртқалиларда нейтрофилларнинг сони, шакли ва ички тузилиши бир-биридан фарқ қилади. Масалан, мушук қонидаги нейтрофил лейкоцитлар дончаси жуда ҳам майда бўлиб, катта объективда ҳам деярли кўринмайди. Одатда улар қизғиш рангга бўялади. Отларда ва кавш қайтарувчи ҳайвонларда эса нейтрофил дончалар ксилота ва ишқорий бўёққа бўялади. Уй қуёнлари билан қушларники ксилотали бўёққа (эозинга) бўялади. Шунинг учун нейтрофил лейкоцитларни фақат бўялишига қараб ажратиш умуртқали ҳайвонларда аниқ маълумот бермайди.

Нейтрофил лейкоцитлар сони патологик ва физиологик ҳолатларга қараб ўзгариши мумкин. Чунончи, яллиғланиш жараёнида, жисмоний ҳаракат вақтида, ҳомиладор аёлларда унинг сони ортиб боради.

Эозинофил (ацидофил) лейкоцитлар қондаги лейкоцитлар умумий миқдорининг 2—5% ни ташкил этади. Бошқа доначали лейкоцитларга нисбатан улар анча йирик бўлиб, диаметри 9—14 мк га тенг. Цитоплазма қисмидаги доначалар бошқа гранулоцитларнинг дончасига нисбатан анча йирик, бир текис жойлашган доначалар бўлиб, эозин ва бошқа кислотали бўёқларда яхши бўялади. Отлар қонидаги эозинофил лейкоцитлар анча йириклиги билан фарқ қилади. Романовский бўёғида қизил рангга бўялади.

Эозинофил дончаларининг шакли юмалоқ ёки овалсимон бўлиб, бошқа лейкоцит дончаларидан анча йирик, диаметри 0,7—1,3 мк га тенг. Уларнинг дончалари оддий микроскопнинг кичик объективиди ҳам яхши кўринади. Улар липондлардан (оқсил моддалардан) ташкил топган. Доначалар таркибида фосфор, темир, оксидланиш ва кайтарилыш жараёнида иштирок этадиган ферментлар учрайди. Электрон микроскопда олиб борилган текширишлар шуни кўрсатдики, цитоплазма қисмида яхши ривожланган эндоплазматик тўр, Гольжи комплекси, ҳужайра маркази ва митохондрийлар бор экан. Эозинофил ядроси ҳужайра марказида жойлашган бўлиб, одатда, иккита, баъзида эса учта сегментдан ташкил топган, улар ингичка белбоғчалар ёрдамида бир-бири билан туташиб туради (25-расм).



25-расм. Сегмент ядроли эозинофил лейкоцит (ацидофил). Электрон микрофотограмма (10 000 марта кат.):

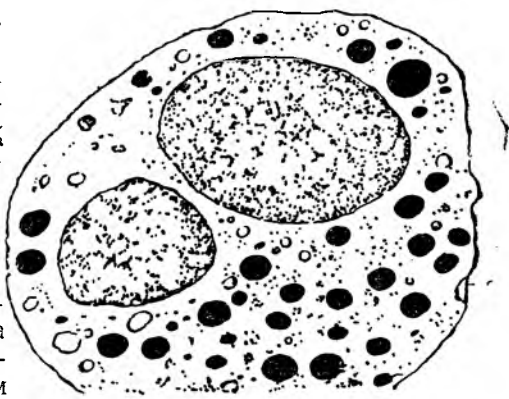
1 — ядро; 2 — ацидофил дончалари; 3 — цитоплазматик тўр аппарати (Э. И. Терентьев, З. Г. Шишкановдан).

Эозинофил лейкоцитлар ҳам суриллиб кўчиш хусусиятига эга. Организмнинг касалланган жойларида кўплаб учрайди. Фагоцитоз хусусиятига эга. Организмда ҳар хил захарлар таъсирида интоксикация бўлганда уларнинг активлиги янада ортади.

Эозинофилия баъзи бир юқумли касалликларда ҳам аниқланган. Масалан, гинжа касалликларда, аллергия ҳолатларида ва организмга ёт оқсиллар тушиб қолганида уларнинг қондаги миқдори бирмунча кўпаяди. Ҳайвонларда буйрак усти бези олиб ташланганида эозинофилия бўлиши кузатилган. Аксинча, қалқонсимон без олиб ташланганида эса унинг камайиши, яъни *эозинопения* содир бўлади.

Базофил лейкоцитлар умумий лейкоцитларнинг 0,52% ни ташкил этади, диаметри 6—10 мк. Базофиллар қушлар қонида бошқа умуртқалилардагига нисбатан кўпроқ бўлади, ядроси бошқа гранулоцитларга нисбатан анча оч бўялади, бўғимлари деярли кўринмайди. Цитоплазмасида интенсив равишда ишқорий бўёққа тўқ бўялган йирик доначаларни кўрамыз. Доначалари сувда тез эрийди, организмдаги вазифаси яхши ўрганилган эмас. Рентген нури ҳамда токсинлар таъсирида кўпаяди, янги базофиллар юзага келади (26-расм).

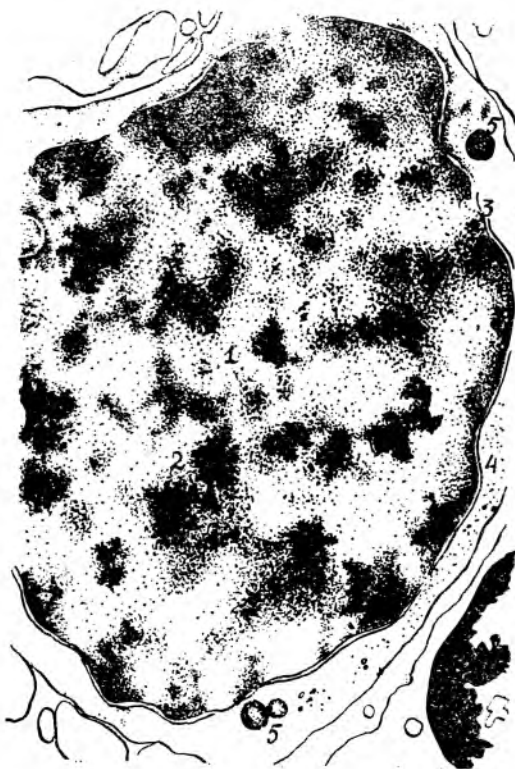
Доначасиз лейкоцитлар — агранулоцитлар. Доначасиз лейкоцитлар морфологик тузилиши ва вазифасига кўра доначали лейкоцитлардан фарқ қилади. Ҳужайра марказида битта юмалоқ ядроси бор. Доначали лейкоцитларга ўхшаш сегментлари ёки доначалари бўлмайди. Одатда, кам миқдорда бўлиб, шаронгга қараб тузилишини ўзгартириб туради. Айрим вақтларда фагоцитоз вазифасини бажаради. Доначасиз лейкоцитлар бемалол қон томирлардан ташқарига чиқиб, у ердаги бириктирувчи тўқималарга киради. Қонда уч хил: лимфоцит, плазмоцит ва моноцитлар шаклида бўлади.



26-расм. Сегмент ядролу базофил лейкоцит. Электрон микрофотограмма (11 000 марта кат.).

Лимфоцитлар оқ қон таначалари орасида кўп тарқалганлар қаторига киради (27-расм). Миқдори ҳар хил умуртқалиларда турлича. Айрим сут эмизувчилар ва қушларда лимфоцитлар умумий лейкоцитлар миқдорининг 40—60% ни ташкил қилса, йиртқич тоқ туёқлиларда 20—40% ни ташкил этади. Лимфоцитлар кўпчилик умуртқали ҳайвонларда ва одамда лейкоцитлар умумий миқдорининг 25—35% ни ташкил этади, шакли юмалоқ, ўртача диаметри 7—10 мк. Йирик-майдалигига қараб — йирик, ўртача ва майда лимфоцитларга бўлинади. Улар орасида энг кўп учрайдигани майдаси бўлиб, лимфоцит-

ларнинг 60% ни, ўртачаси — 33% ни ва йириги 1% ни ташкил этади. Майда ва ўртача лимфоцитлар ядроси тўқ бўлиб, микроскопда яхши кўринади. Йирик лимфоцитларда йирик, овалсимон бўлади. Лимфоцитлар кам табақаланган ҳужайралар қаторига киради ва бошқа ҳужайраларга айланиб, организмда улардан гистиоцит, макрофаг ва гемоцитобластлар ҳосил бўлади. Цитоплазмасида органондларнинг ҳаммасидан учрайди. Лимфоцит ўртача 3—6 кун яшайди. Улар йирик-майдалигидан ташқари, Т — лимфоцит ва В — лимфоцитларга бўлинади.



27-расм. Лимфоцит. Электрон микрофотограмма (24 000 марта кат.):

1 — ядро; 2 — ядроча; 3 — ядро мембранаси; 4 — рибосомалар; 5 — ядро атрофида жойлашган айрим митохондрийлар. Эндоплазматик тўрнинг тузилиши унча яхши ривожланмаган.

Т-лимфоцитлар айрисимон без — тимус нчида *тимоцитлар* дейилса, ундан чиққанидан сўнг яна Т-лимфоцитлар дейилади. Булар организмда иммунитетнинг сақланишида иштирок этади, фагоцитоз қилиш хусусиятига эга.

β -лимфоцитлар номи қушларнинг лимфоид органи ҳисобланган бурсе фабрициус деган номдан олинган бўлиб, биринчи марта у шу органда топилган. β -лимфоцитлар ҳам иммунитетни таъминлашда иштирок этади. Ўзидан махсус оқсил — антитело ишлаб чиқариб, организмни бактериялардан ва юқумли касалликлардан сақлайди. Унинг антитело ишлаб чиқариши Т-лимфоцитлар таъсирида юзага келади. Одатда, юқумли касалликдан тузалаётган одамларда лимфоцитлар сонни ортиб кетади, касалликнинг бошида эса кам бўлади.

Плазмоцитлар айрим β -лимфоцитларнинг табақаланиши жараёнида ҳосил бўладиган ҳужайралардир. Улар суяк кўмиги, талоқ, лимфа тугунлари ва сийрак бириктирувчи тўқималар таркибида учрайди. Ҳамма лейкоцитларнинг 1% ни ташкил этади. Бу ҳужайралар ҳам юмалоқ шаклда бўлиб, диаметри 8 мк га тенг. Ядроси овалсимон, эксцентрик жойлашади. Эндоплазматик тўрнинг юксак даражада ривожланиши ҳужайранинг иммун оқсиллари, яъни гамма-глобулин ишлаб чиқариши билан боғлиқ. Айрим вақтларда қондаги глобулин оқсиллини ҳам ишлаб чиқариши билан боғлиқ.



28-расм. Моноцит. Электрон микрофотограмма (9 000 марта кат.):

1 — нотўғри шаклдаги ядро, хроматин асосан ядро мембранаси бўйлаб жойлашган; 2 — ҳар хил шаклдаги митохондрий; 3 — эндоплазматик тўрнинг айрим қисмлари; 4 — цитоплазматик тўр апарати; 5 — кўплаб рибосомалар (Э. И. Терентьев, З. Г. Шишкановдан).

Моноцитлар (қон макрофаглари) дончасиз лейкоцитлар орасида энг йириклари ҳисобланади, диаметри 20 мк га тенг. Қондаги лейкоцитларнинг 5—8% ни ташкил этади. Ядроси йирик, левкоцитармон ёки юмалоқ бўлиб, сийрак тузилишга эга,

хроматиндан ташкил топган (28-расм). Цитоплазмасида барча органоидлар учрайди. Фагоцитоз қилиш хусусиятига эга. Организмни ҳимоя қилиш вазифасини бажаради.

Моноцитлардан бир қатор ҳужайралар ҳосил бўлади. Масалан, сийрак бириктирувчи тўқимадаги гистиоцит ҳужайралари, айрим макрофаглар, жигарнинг Куффери ҳужайралари, остиокласт, микроглия ва бошқалар шулар жумласидандир.

Қон пластинкалари — тромбоцитлар. Қон пластинкалари — тромбоцитлар қонда ҳар хил шаклда бўлиши мумкин. Кўпроқ юмалоқ ёки овалсимон шаклда кўринади. Агглютинация, яъни парчаланиш хусусиятига эга. Ҳаҷми 2—3 мк га тенг. Умумий миқдори 1 мм³ қонда 200—300 мингга етади. Ҳар қайси пластинкаси гяломер ва грануломер (хромомер) доначаларидан ташкил топган. *Гяломерлар* пластинканинг асосини ташкил этса, *грануломерлар* майда доначалар шаклида унинг марказида бўлади ёки тарқалиб жойлашади. Романовский бўёғи билан бўялганда гяломер оқиш-ҳаво рангга бўялади. Грануломер (доначалар) тўқ қизил ёки бишафша рангга бўялади. Одам ва сут эмизувчиларнинг қон пластинкасида ядролари бўлмайди. Цитохимиявий усулда бўялганда ДНК мусбат натижа беради. Умуртқалиларнинг бошқа синф вакиллари (қушларда ҳам) қон пластинкаларида ядролари бўлиб, уларни тромбоцит ҳужайралар дейилади. Бу ҳужайралар мустақил ҳужайра бўлиб, суяк кўмигида учрайдиган йирик ҳужайра — мегакариоцитларнинг юқори даражада табақаланган цитоплазмасидан ҳосил бўлади. Пластинкалар таркибида тромбопластин ферменти бўлиб, қон қуюлишида, томирлардан қон оққанда унинг тўхташида муҳим вазифа бажаради. У қон пластинкаси парчаланганда ажраб чиқади ва қон қуюлишида иштирок этади. Пластинкаларнинг ўртача умри 8 кун.

Қон ҳосил бўлиши

Қон ҳосил бўлиши, яъни гемопоэз (грекча *homa* — қон, *poisis* — яратилиш демакдир) деб, қон шаклли элементларининг ҳосил бўлиши, яъни ривожланишига айтилади. Гемопоэз организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида тўқима сифатида пайдо бўлса, постэмбрионал даврда физиологик регенерацияга учрайди. Чунки организмда доимо нобуд бўлиб турадиган шаклли элементларнинг ўрнини янгилари тўлдириб туради.

Эмбрионда қон ҳосил бўлиши

Эмбрионда қон дастлаб сариқ таначада, сўнг жигар, талоқ ва суяк кўмигида ҳосил бўлади. Ҳамма жойда ҳам қон яратилиши учун мезенхима ҳужайралари бирламчи қон ҳужайраси бўлиб хизмат қилади. Эмбрионнинг учинчи ҳафталарида сариқ танача деворидаги мезенхима ҳужайралари аста-секин юмалоқ шаклга кириб, бирламчи қон ҳужайралари пайдо бўла бошлайди. Улар йиғилиб, қон оролчаларини ҳосил қилади. Оролчалар

атрофидаги ҳужайралар аста-секин яссиланиб, бошқа ҳужайралардан ажралади ва андотелий ҳужайраларига айланади. Улар бирламчи қон томирлар деворини ташкил этади. Бир нечтаси йиғилиб бир-бири билан туташади ва бошланғич қон томирлар системасини ҳосил қилади. Қон оролчалари ўртасидаги мезенхима ҳужайраларидан бирламчи қон ҳужайраси — *бирламчи гемоцитобласт* пайдо бўлади. Гемоцитобласт ҳужайралар юмалоқ шаклда бўлиб, диаметри 13—15 мк га тенг. Ўртасида хроматинга бой юмалоқ ядроси, ядроси ичида 2—3 дона ядрочаси бўлади.

Гемоцитобластлар кўпайиши натижасида бирламчи эритроцитлар ҳосил бўлиб, уларда тезда гемоглобин моддаси йиғила бошлайди. Эмбрион ривожланишининг иккинчи ярмида бирламчи эритроцитлар аста-секин йўқолиб, қолган гемоцитобласт ҳужайралардан иккиламчи эритроцитлар ҳосил бўлади. Улар биринчисига нисбатан анча мураккаб йўл билан табақаланади. Иккиламчи эритроцитларда аста-секин гемоглобин йиғила бошлайди, натижада, аввал *полихроматофил эритробласт* ҳосил бўлади. Шундай қилиб, эритроцитлар бир йўла *эритропоэз йўли* билан ҳам пайдо бўлади. Қизил қон таначаси пайдо бўлиши билан бирга қон оролчаларидан ҳосил бўлган томирларнинг атрофидаги мезенхима ҳужайраларидан доначали лейкоцитлар ҳам ҳосил бўла боради. Бинобарин, гранулопоэз жараёни ҳам бирга кечади. Бунда гемоцитобласт ҳужайралари цитоплазма-сида доначалар тез йиғилиб, ядролари жипслашиб етилган ҳужайралар ҳосил бўлади.

Хулоса қилиб айтганда, дастлабки қон элементлари сариқ танача деворида пайдо бўлади, эритропоэз интраваскуляр жараён томирлар ичида кечади, гранулопоэз экстраваскуляр йўл билан содир бўлади.

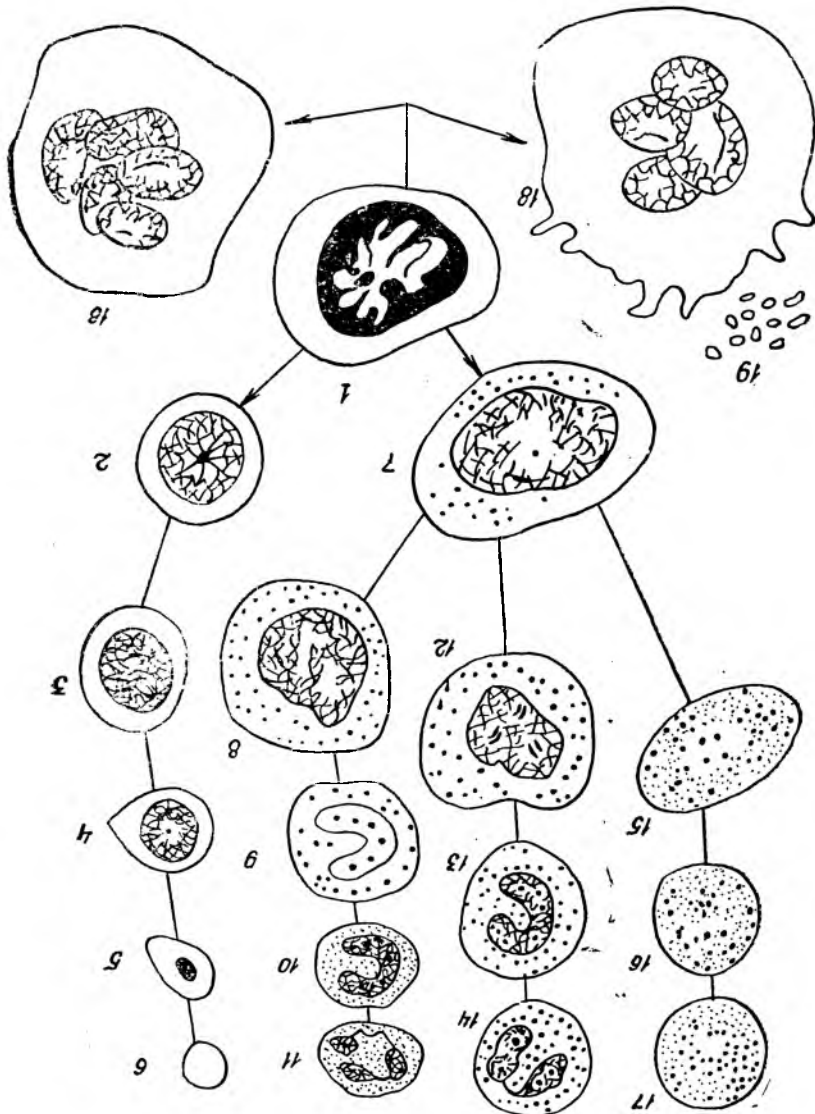
Эмбрион ривожланишининг олтинчи ҳафтасида сариқ танача аста-секин атрофияга учраши билан қоннинг кейинги такомилли жигарга ўтади. Жигардан эритро ва гранулопоэздан ташқари, гигант ҳужайралар, яъни мегакариоцитлар (35—60 мк) ҳам ҳосил бўла бошлайди. Қон такомиллашишида кўмигидаги жараён учинчи босқич ҳисобланади. Бинобарин, 3—4-ойдан бошлаб қоннинг кейинги такомиллашуви жигардан суяк кўмигига ўтади. Унда эритроцит, лейкоцит ва қон пластинкалари ҳосил бўлади.

Вояга етган организмда қон ҳосил бўлиши

Вояга етган организмда (постэмбрионал) қон ҳосил бўлиши жараёни анча қисқа бўлади. Суяк кўмигида қон шаклли элементларини етказиб берадиган тайёр ҳужайралар, яъни *ортохром эритробластлар* ва гранулопоэзда ҳосил бўладиган доначали шаклли элементлар кўн бўлади. Суяк кўмигидаги кам табақаланган ҳужайралар доим кўпайиб туриши натижасида у ерда узлуксиз гемопоэзни таъминлаб туради. Ҳозирги вақтда

1 — гемцитобласт; 2 — базофил зоянобласт — проэритроцит; 3 — полихроматофил эритробласт; 4 — анилофил эритробласт; 5 — нормобласт; 6 — эритроцит; 7 — промиелоцит; 8 — нейтрофил метамиеоцит (еще нейтрофил гранулоцит); 10 — таежа ядром гранулоцит; 11 — сегмент ядром нейтрофил гранулоцит; 12 — анилофил метамиеоцит (еще анилофил гранулоцит); 14 — анилофил гранулоцит; 15 — базофил метамиеоцит (еще базофил гранулоцит); 17 — базофил метамиеоцит; 18 — мегакариоцит; 19 — тромбоцит (кон пластиникалар, В. Т. Енисеевдан).

29-расм. Қон шакли элементларининг ривожланиши (схема):



Ворта етган организмда қон ҳосил бўлиши тўғрисида унитар назария асосланир. Бу назарияга мўвофиқ, қоннинг барча

шаклли элементлари дастлаб ягона ҳужайрадан, яъни гемоцитобластлардан пайдо бўлади. Улар бўлиниши натижасида ҳосил бўлган ҳужайралар кейинчалик табақаланиб, ҳар хил шаклли элементлар учун бошланғич ҳужайраларга асос бўлади (29-расм). Маълум бўлишича, суяк кўмигидаги ҳужайраларнинг 60% дан эритроцитлар, 30% дан лейкоцитлар ва 5% дан мегакариоцитлар ҳосил бўлади. Т-лимфоцитлар, яъни тимоцитлар суяк кўмигидаги ҳужайраларга таъсир қилиб, гемопоэз бошқарилишида иштирок этади.

Қон шаклли элементларининг такомиллашувида бош ҳужайралар гемопоэз жараёнининг бошланғич даврида икки хил ҳужайрани ҳосил қилади. Биринчи ҳужайралардан келажакда эритроцитлар, доначали лейкоцитлар, моноцитлар ва қон пластинкалари ҳосил бўлади. Бу жараён суяк кўмигида содир бўлгани учун унга *миелопоэз* дейилади. Иккинчи гуруҳ ҳужайралар ҳам суяк кўмигида ҳосил бўлади, лекин келажакда улардан пайдо бўладиган ҳужайралар, яъни лимфоцитлар лимфа органларига қараб миграцияланади. Лимфоцитларнинг ривожланиш жараёни *лимфопоэз* дейилади. Тромбоцитларникига эса *тромбоцитопоэз* дейилади. *Эритропоэз* деб, қизил қон таначалари — эритроцитларнинг яратилишига айтилади. Бунда гемоцитобластлар бошланғич ҳужайра ҳисобланади.

Эритропоэз — эритроцитлар қон томирларга тушгунига қадар бир неча босқични ўтади. Бу босқичларга уларнинг яратилиш босқичлари дейилиб, схема равишда у қуйидагича бўлади: гемоцитобласт — базофил эритробласт (проэритробласт) — полихроматофил эритробласт оксихроматофил эритробласт — нормобласт — эритроцит.

Энди буларнинг ҳар қайсисини қисқача алоҳида-алоҳида кўриб чиқайлик.

Гемоцитобластлар (1) йирик ҳужайралар қаторига кирази, диаметри 15—20 нк га тенг. Қон ишлаб чиқарадиган органларда кўп бўлади. Цитоплазмаси яхши (базофил) бўялади, ядроси юмалоқ ёки овалсимон ядрочаси ҳам яхши кўринади. Улар 3—4 та ҳужайрадан ташкил топган тўпларни ҳосил қилади, бўлиниш хусусиятига эга. Уларнинг бўлиниши натижасида проэритробласт, яъни базофил эритробластлар (2) ҳосил бўлади. Улар юмалоқ бўлиб, гомоген РНК га бой цитоплазмага эга. Цитоплазмасида оз миқдорда бўлса ҳам ҳар хил йирик-майда митохондрийлар, диффуз ҳолда тарқалган рибосомалар учрайди. Проэритробластлар ҳам бўлиниш хусусиятига эга. Бўлинганда улардан ҳам майдароқ кўплаб юмалоқ ҳужайралар ҳосил бўлади. Буларнинг цитоплазмаси базофил ҳолатини йўқотиб, фақат ишқорий бўёққа эмас, балки кислотали бўёққа ҳам бўяладиган бўлади. Шунинг учун улар *полихроматофил эритробластлар (3)* дейилади. Таркибида гемоглобин моддаси йиғила бошлайди, ядроси йўқолиб, ядро хроматини ядронинг ҳаммасига

ёйилиб кетади. Охири *оксихроматофил эритробластларга* (4) айланади. Булар бўлинганида майда *нормобластлар* (5) ҳосил бўлади, нормобластлар ядросида дегенерация жараёни кечиб, кариолизисга учрайди ва ташқарига чиқиб эритроцитларга (6) айланади.

Миелопоэз (гранулоцитопоэз, гранулопоэз) — доначали шаклли элементларнинг ҳосил бўлиши. Буларнинг ҳам бошланғич ҳужайралари бўлиб, уларга *гемоцитобластлар* дейилади. Бу ҳужайралар бўлиниши натижасида уч хил йўналишга эга бўлган ҳужайралар ҳосил бўлиб, улардан келажакда нейтрофил, эозинофил ва базофиллар пайдо бўлади. Улар ривожланишида қуйидаги босқичларни ўтади: гемоцитобласт — промиелоцит — миелоцит — метамиелоцит — етилган гранулоцит.

Гемоцитобласт (1) ҳужайралар табақаланиб промиелоцит (2) ҳужайраларни ҳосил қилади. Булар овалсимон бўлиб, ядросида бир нечта ядрочаси бўлади. Промиеоцитлар бўлиниши натижасида нейтрофил, эозинофил ва базофил (3) ҳужайралар ҳосил бўлади. Нейтрофил миелоцитлар жадал равишда бўлиниб, цитоплазмасида специфик доначалар диффуз ҳолда пайдо бўла бошлайди. Сўнг ядроларида ҳам ўзгаришлар бўлиб, тақасимон шаклга киради. Буларга *метамиелоцитлар* (4) дейилади. Сўнгги етилиш даврида ядро таёқчасимон шаклга киради. Кейин ядро сегментланиб, нейтрофил лейкоцитларга айланади. Эозинофил миелоцитлар ривожланиши даврида катта ўзгаришлар содир бўлмайди. Цитоплазма қисмида специфик доначалар йиғила бошлайди. Бир неча бор бўлинганидан сўнг ядросида ўзгаришлар бўлиб, тақасимон шаклга киради.

Базофил миелоцитлар кам учрайди, цитоплазмасида ҳар хил катталикда базофил доначалар ҳосил бўлади, улар микроскопда яхши кўринади.

Лимфопоэз — лимфоцитопоэз деб ҳам юритилади. Юқорида β-лимфоцитлар ва Т-лимфоцитлар фарқ қилинган эди. Уларнинг ҳосил бўлиши ҳам ўзига хос табақаланиш йўлини босиб ўтади. Масалан, β-лимфоцитларнинг табақаланиш йўлини схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин: плазмобластлар — проплазмоцитлар — плазматик ҳужайралар — β-лимфоцитлар.

Плазматик ҳужайралар ўз фаолиятида кўплаб ҳар хил иммуноглобулинлар ишлаб чиқаради. Т-лимфоцитлар эса пролимфоцитлардан табақаланиб ҳосил бўлади ва *киллер*, *супрессор*, *хелпер* деб аталувчи ҳужайраларга дифференцияланади. Мазкур ҳужайраларни морфологик жиҳатдан гистогенезда фарқлаш қийин, чунки улар бир-бирига ўхшаб кетади. Фақат гистогенез охирида юзага келган майда лимфоцитлар активлашиб, митозга киришиши мумкин. Агар улар митозга киришса, бластлар типидagi ҳужайраларга айланади. Чақалоқлар қонида лимфоцитлар (timoцитлар) пайдо бўлиши ташқи муҳит таъси-

рига қарши иммунологик реакцияларнинг юзага келиши билан боғлиқ.

Моноцитопоз. Матълумки, моноцитлар суяк кўмигида ҳосил бўлади, яъни қоннинг барча шаклли элементлари сингари моноцитлар ҳам дастлаб қон яратувчи ўзак ҳужайралардан дифференцияланиб юзага келади. Моноцитларнинг ҳосил бўлиш популяциясини қуйидагича схемага солиш мумкин: ўзак ҳужайралар — моноцитобластлар — промоноцитлар — моноцитлар.

Моноцитобластлар йирик ҳужайралар бўлиб, юмалоқ ядро ва ингичка ҳошияли цитоплазмага эга. Цитоплазмаси ўта базофил, бунинг устига уларни бошқа бласт формаларидан ажратиш анча қийин. Моноцитобластларнинг промоноцитларга ва моноцитларга айланишида ана шу цитоплазмалар зўр бериб кўпаяди, базофилияси бир оз пасаяди ҳам цитоплазма таркибидаги лизосомалар сони орта бошлайди, ядроси эса ловия шаклига киради.

Периферик қон таркибида айланиб юрган моноцитлар тўқималарга ўтар экан, улар фагоцитоз хусусиятини оширади, турли хил макрофагларга бўлинади.

Айтилганларни хулосалайдиган бўлсак, моноцитопоз жараёнида моноцитлар ўзак ҳужайрадан бошлаб лизосомалар сони ортишигача бўлган даврни босиб ўтар экан.

Тромбоцитопоз — тромбоцитлар — қон пластинкалари гигант ҳужайралар деб аталмиш мегакариоцитлардан ҳосил бўлади, улар фақат қон яратувчи суяк кўмигида бўлади. Тромбоцитлар пайдо бўлиш даврининг бошларида қон яратувчи ўзак ҳужайралар миелопоз ҳужайраларига, кейин мегакариобластларга айланувчи тромбоцитопознинг сезгир ҳужайраларга ажралади. Мегакариобластларда эса полиплоидизация жараёни кечиб, натижада ҳужайра йириклашиб, ядроси ўсади. Шундан сўнг мегакариобластлар промегакариоцитларга айланади. Промегакариоцитлардаги хромосомалар тўплами кўпайиб 32—64 тага етди деганда ҳужайралар мегакариоцитлар шаклига киради. Бунда уларнинг диаметри 40—50 мкм келадиган бўлади, ядроси кўп парракли, цитоплазмаси бўш базофил; таркибида азурофил доначалар тутади. Мегакариоцитлардан тромбоцитлар пайдо бўлиш вақти келганда уларнинг чеккасига кўплаб цитолеммалар суриб чиқарилади. Цитоплазмасида агрануляр ретикулум каналчалари зўр бериб ривожланади. Натижада плазмолеммалар мегакариоцитлар чеккасига сурилиши билан каналчалар бўйлаб цитоплазмалар майда бўлакчаларга ажрала бошлайди. Ажралган бўлакчаларнинг, одатда, усти плазматик мембрана билан қопланган бўлади. Мана шу бўлакчалар *тромбоцитлар* деб аталади. Агар тромбоцитлар ҳосил бўлиш жараёнида иштирок этувчи компонентларни схема равишда тасвирласак, қуйидагича бўлади: қон яратувчи ўзак ҳужайра — миелопоз — тромбоцитопозин — мегакариобластлар — промегакариоцитлар — мегакариоцитлар — тромбоцитлар.

14-§. Лимфа

Лимфа (латинча *lympha* — сув, намлик) бир учи берк томирлар системасидан оқадиган оқсилли сарғиш суюқлик бўлиб, у вена томирларига очилиб қонга аралашиб кетади. Қон плазмаси эса капилляр қон томирлар деворидан сизиб чиқиб, тўқималар суюқлигига ва ҳужайралараро моддаларга қўшилиб туради. Шаронг туғиллиши билан, яъни осмотик ва гидростатик босимлар таъсирида лимфатик томирларга шимилиб, у ердан яна қон томирларга ўтади. Ана шу суюқликка *лимфа суюқлиги* дейилади. Суюқликлар тўқималарда қолиб кетса, уларни шишириб юборади. Қон плазмаси, тўқима суюқлиги, ҳужайралараро модда ва лимфатик томирлардаги лимфа суюқлиги гарчи жами бирга лимфа деб юритилса ҳам уларнинг ҳар қайсисининг таркиби бир-биридан фарқ қилади. Ҳатто, ҳайвон танасининг ҳар хил жойидан оқиб келаётган лимфалар таркиби ҳам ҳар хил бўлади. Бу ўша органларнинг хусусиятларига боғлиқ. Масалан, ичаклар деворидан оқиб келаётган лимфа таркибида ёғлар (3—4%), оқсиллар (5%) ва қанд кўп бўлса, қон яратувчи органлардан, чунончи, лимфа тугунларидан оқиб келаётган лимфа суюқлигида лимфоцитлар кўп бўлади ва ҳоказо. Бундан ташқари, лимфа суюқлиги таркибида қоннинг шаклли элементларидан яна дончасиз лейкоцитлар, моноцитлар учрайди. Дончали лейкоцитлар, айниқса эритроцитлар эса жуда кам бўлади, чунки лимфа суюқлиги қоннинг шаклли элементлари учун яшаш муҳити бўла олмайди. Шу сабабли ҳам улар лимфага тушганида тез нобуд бўлади.

Лимфа суюқлиги — лимфаплазма химиявий таркибига кўра қон плазмасига яқин туради, аммо оқсили камроқ. Оқсиллар фракцияси орасида альбумин глобулинга қараганда кўпроқ бўлади. Оқсилнинг бир қисмини эса диастаза, липаза ва гликолитик ферментлар ташкил қилади. Бундан ташқари, лимфо-плазмада нейтрал ёғлар, оддий қандлар, минерал тузлар (NaCl , Na_2CO_3) ва кальций, магний ҳамда темир тутган турли хил бирикмалар бўлади. Улар қай даражада бўлиши қондан ҳужайралараро моддаларга ўтаётган сувга (плазмага) ва тўқималарда ҳосил бўлаётган суюқликка боғлиқ.

Умуман, лимфаплазмани таркибига кўра учга бўлиш мумкин: периферик лимфаплазма, бу — лимфатик тугунларгача бўлган масофадаги суюқлик; оралик лимфаплазма, бу — лимфатик тугунлардан ўтиб бўлган суюқлик; марказий лимфаплазма, бу — кўкракдаги ва ўнг лимфа йўлларидаги лимфаплазма. Буларнинг таркиби бир-биридан фарқ қилади, функцияси ҳам сезиларли, баъзи ерда сезилмас даражада фарқ қилади ва ҳоказо.

15-§. Лимфойд тўқима

Лимфойд тўқима¹ ўзида кўплаб лимфоцитлар сақлайдиган ретикуляр тўқима бўлиб, лимфа тугунлари, талоқ, бодомча безлар, айрисмон без паренхимасини, шунингдек, ички органлар шиллиқ пардасининг асл пластинкаларини ҳосил қилади. Шу жиҳатдан қараганда, умуртқали ҳайвонларнинг аксариятида улар марказий, периферик органлар системасини ҳосил қилади. Марказий органларга — суяк кўмиги, айрисмон без, Фабриций халтачаси кирса, периферик органларга — лимфа тугунлари, талоқ, лимфойд эпителий тўпламлари киради. Қон, лимфаплазма ва тўқима суяқлиги таркибидagi кўп сонли лимфоцитлар ҳам шу тўқима таркибига киради. Бунинг устига лимфоцитлар лимфойд тўқималар орасида асосийси ҳисобланади. Бажиз эмаски, худди шу лимфоцитлар ҳисобига лимфойд тўқима умуртқали ҳайвонларда иммунитет реакциясини юзага келтиради. Сүтэмизувчи ҳайвонларда уч хил периферик лимфойд тўқималар фарқ қилинади: а) овқат ҳазм қилиш, нафас олиш ва сийдик² — таносил аъзолари йўлларида тўпланган лимфойд тўқималар; б) лимфа томирлари йўлида жойлашган лимфа тугунчалари тўқималари; в) талоқ тўқимаси. Булар ҳар қайсисининг жойлашишига кўра вазифаси ҳам ўзига хос. Чунончи: 1) лимфойд тўплamlари шиллиқ пардалар юзасидаги антигенларни тутиб қолиб ичкарига, яъни тўқималар суяқлигига ўтишига йўл қўймайди; 2) лимфа тугунчалари антигенларни тутиб қолиб, лимфаплазмага ўтиб кетишининг олдини олади; 3) талоқ эса бундай антигенлар қонга қўшилиб кетишини тўхтатиб қолади ва ҳоказо. Бу ҳодисани А. А. Заварзин (1985) таърифлаб берган лимфа тугунчалари мисолида кўриб чиқамиз.

Лимфа тугунчаларининг шакли гарчи ҳар хил бўлса ҳам, аксарият ҳолларда, ловиясимон бўлади ва донмо лимфа томирлари йўлида жойлашади. Бундан тушунарлики, лимфа тугунчаларига ҳар томондан лимфа суяқлиги оқиб келади. «Ловия»нинг чуқурчасидан чиққан битта йirik томир орқали кетади. Худди шу тугунчанинг ўзидан лимфа томирларидан ташқари, 2 та артерия ва 2 та вена қон томири ҳам ўтади. Лимфа тугунчасини уст томондан йirik коллаген толачалар тутами бор зич бириктирувчи тўқимали капсуладан ўраб туради. Мана шу капсуладан тугунча бағрига коллаген толачалардан трабекулалар кириб, унинг механик каркасини ҳосил қилади. Лимфа тугунчасининг стромасини ретикуляр тўқима ташкил қилади, унинг таркибига эса ўсимталли фибробластлар билан улар синтез қилган ретикуляр толалар киради. Ретикуляр толачалар, одатда, фибробластлар юзасидаги новсимон

¹ Лимфойд тўқима — латинча *lymph* — сув, намлик, грекча *eidis* — симон, ўхшаш деган маъноларни англатади. Унинг синонимлари: лим, аденоид тўқима, лимфоретикуляр тўқима.

чуқурчаларда жойлашиб уларга зич бирикиб туради, иккинчи уч билан эса трабекула ва капсулага ёпишган бўлади. Шу билан у тугунчанинг барча тўрсимон ретикуляр стромасининг механик пишиқлигини таъминлаб туради. Тўр ўрамларида фибробластлар билан бирга ўзига хос ўсимтали макрофаглар ҳам жойлашган. Улар айниқса тугунчанинг пўстлоқ соҳасида кўп бўлади. Макрофаглар бу тур и устки юзасида антиген молекулаларини узоқ вақт тутиб қоллиш хусусиятига эга. Ўсимтали макрофаглардан ташқари, у ерда оддий макрофаглар ҳам кўп бўлади, буни унутмаслик керак.

Лимфа тугунчасининг стромасида эндотелийдан тўшалган синуслар системаси бор. Бу система капсула остида жойлашган чекка синусдан бошланади. Чекка синусга эса лимфа томирлари очилади. Улардан эса лимфа суюқлиги пўстлоқ синуси билан пўстлоқ оралик синусига, кейин мағиз синусларига қўйилади ва мағиз синусларидан битта олиб кетувчи томирга йиғилади. Синуслар эндотелий тўшамаларининг қизиқарли томони базал мембрана бўлмай, эндотелий ҳужайралари ўртасида тирқишсимон бўшлиқ бўлишидир. Шу туфайли тугунчада ҳужайралар стромадан синус ичига бемалол кириб ундан бемалол чиқиб туради. Бундан ташқари, мана шу тирқиш орқали синус ичига махсус макрофагларнинг ўсимталари киради. Бутун лимфа тугунча эса лимфоцитлар билан тўла бўлади. Унинг пўстлоқ моддаси чеккаларида кўпроқ β-лимфоцитлар зич бўлиб тўпланади. Улар шу тўпланишда ўзига хос майда (митти) тугунчалар ҳосил қилади, ҳар қайси тугунча марказида эса кўпаяётган ҳужайралар ўчоғи борлиги кузатилади. Пўстлоқ соҳасидаги митти тугунчалар остида Т-лимфоцитларнинг тасмасимон тўпламлари жойлашади. Заварзин фикрича, бۇ пўстлоқ соҳаси *тимус-мусбат* ёки *паракортикал соҳа* деб юритиладиган бўлди. Лимфа тугунчасининг мағиз моддасида лимфоид элементлар тасмалар ҳосил қилади, тасмалар, одатда, тугунчанинг ташқи томонига перпендикуляр йўналган бўлиб, улар *гўштли тизимчалар* деб ҳам аталади. Улар таркибида лимфоцитлардан ташқари, плазматик ҳужайраларга айланишнинг турли босқичларида бўлган талайгина ҳужайралар бўлади ва ҳоказо.

Аммо шуни айтиш керакки, одамдаги ва сутэмизувчи ҳайвонлардаги айрисимон без ташқи кўринишидан, агар катталигини ҳисобга олмасак, лимфа тугунчаларининг ўзгинасидир. Масалан, айрисимон без ҳам ташқи томондан бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Капсула муайян ораликларда тортишиб, безни бўлақчаларга бўлгандай бўлиб туради. Ҳар қайси бўлақча ҳудди лимфа тугунчасидагидек пўстлоқ ва мия моддасидан иборат. Капсулада туташган чекка лимфоид тўқималар зич жойлашган лимфоцитлардан, бундан чуқурроқ ётган лимфоид тўқималар эса анчагина сийрак тўқималардан тузилган. Ташқари томондан қараганда, масалан, микроанатомик жиҳатдан улар орасида муҳим фарқ борлиги сезилади.

Бироқ функционал жиҳатдан қараганда, лимфа тугунчаларининг строма ва синусларининг барча тузилмалари β -лимфоцит ва Т-лимфоцитларнинг антигенлар билан контактда бўлишини таъминласа, айрисмон безда, аксинча, унинг строма тузилмалари Т-лимфоцитларни антигенлар билан контактга киришишдан сақлайди. Бу ҳол айрисмон без тузилмалари гистологик жиҳатдан ўзига хос тузилишга эга эканлигини кўрсатади.

Хулоса қилиб шунни айтиш мумкинки, тўғарак оғизлилар акуласимон балиқлар каби тубан ҳайвонлардан тортиб юқори табақали ҳайвонлар, масалан, рептилиялар, қушлар, сут эмизувчиларгача барча умуртқали ҳайвонлардаги лимфонд тўқималарнинг мураккаб тузилишга эга. Улар барчасининг қонида, лимфа плазмасида ва тўқима суюқлигида лимфоцитлар бўлади, плазматик ҳужайралар эса бўлмайди. Шунга қарамай, улар плазмасида иммуноглобулинлар бор, шу туфайли ҳам улар гуморал иммунитет реакциясини юзага чиқара олади. Тубан ҳайвонлардан акуласимон балиқларда айрисмон без билан талоқ ҳам бор. Умуртқали ҳайвонларнинг бошқа синфларига онд вақилларида эса лимфонд тўқималар айрисмон без билан талоқдан ташқари яна қўшимча равишда буйракларда ичак деворларида тупланган бўлади, думсиз амфибияларда лимфомиелонд ва лимфонд безлар, қушларда эса Фабрицев халтачаси мавжуд. Фабрицев халтачаси ташқи кўринишидан буқоқ безига ўхшайди. У, одатда, клоака деворида жойлашган бўлади. Унинг стромасини ретикуляр толачалари бор ўсимтали фибробластлар билан ўсимтали эпителий ҳужайралари ташкил қилади ва ҳоказо. Умуман олганда, барча умуртқали ҳайвонларда гуморал ва ҳужайра иммунитетлари мавжуд бўлиб, улар асосан ҳайвонлар танасида айланиб юрган лимфоцитларнинг иммунитет реакциялари туфайли юзага чиқади.

VIII б о б. БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМА

Бириктирувчи тўқима организмнинг ҳамма органларида учрайди ва ўзига яраша ҳар хил вазифани бажаради. Уларнинг бир-бирига ўхшашлиги бу тўқималарининг бир хил механик элементлардан ва ҳужайралардан ташкил топганлигидадир. Булар бир-бирига нисбатан муайян муносабатда жойлашиб тўқима тузилишини ташкил этади.

Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида унда бирор орган йўқки, бириктирувчи тўқима учрамасин. Улар у фаолиятида трофик, ҳимоя ва механик (таянч) вазифаларни бажаради. Бириктирувчи тўқималарга ҳақиқий бириктирувчи тўқима, тоғай ва суяк тўқималари киради.

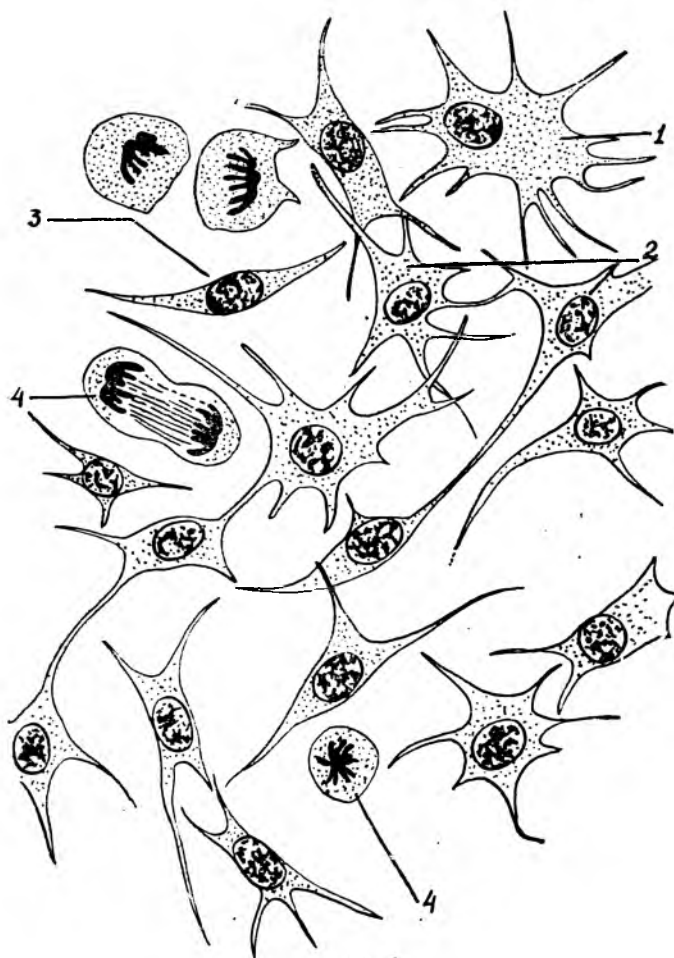
Ҳақиқий бириктирувчи тўқима. Ҳақиқий бириктирувчи тўқима икки хил, яъни толали бириктирувчи тўқима ва махсус хусусиятларга эга бўлган бириктирувчи тўқималардан иборат. *Толали бириктирувчи тўқима* сийрак ва эпч бириктирувчи тўқима

маларга, зич бириктирувчи тўқима эса ўз навбатида шаклланмаган ва шаклланган бириктирувчи тўқималарга бўлинади ва ҳоказо.

Толали бириктирувчи тўқима. Толали бириктирувчи тўқимага кирувчи сийрак бириктирувчи тўқима билан зич бириктирувчи тўқималар механик элементлари ва тўқима ҳужайраларининг ўзига хос жойлашиши ва вазифасига қараб фарқ қилади. Айниқса, сийрак бириктирувчи тўқима таркибидаги элементлари билан организмда трофик, ҳимоя ва механик вазифаларни бажарар экан, ички гомеостаз (ички биологик турғунлик) таъминланишида иштирок этади.

16-§. Умуртқали ҳайвонларнинг сийрак бириктирувчи тўқимаси

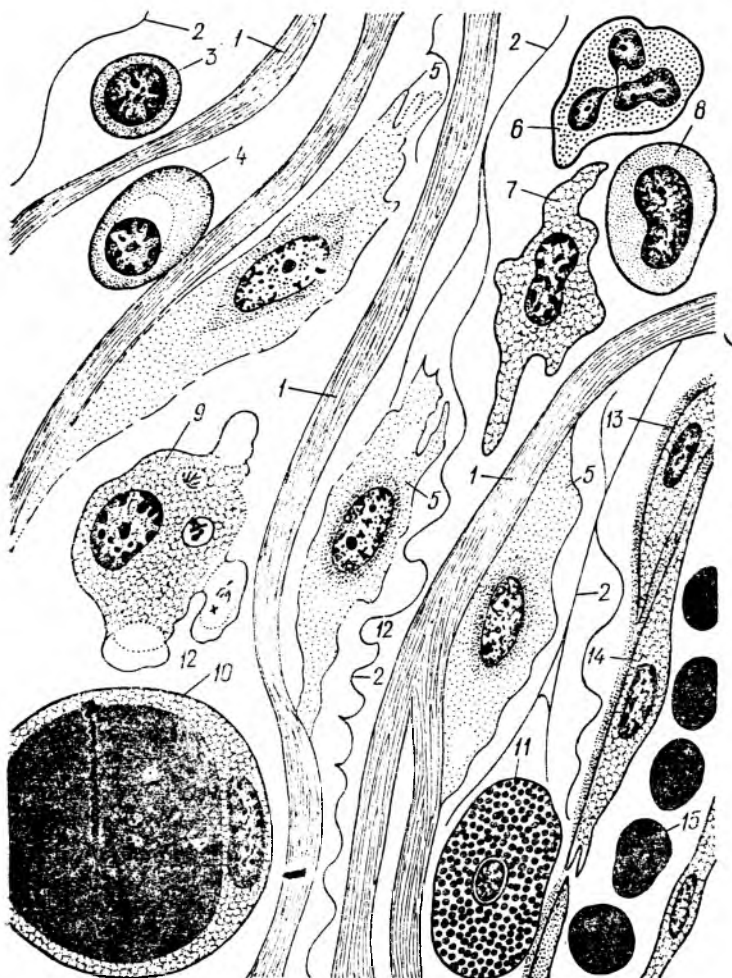
Сийрак бириктирувчи тўқима ҳам организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрион мезенхимисидан ҳосил бўлади



30-расм.
Мезенхима ҳужайралари. Гематоксилин-эозин билан бўялган (400 марта кат.):

1—3 — мезенхима ҳужайралари; 4 — мезенхима ҳужайраларининг митоз бўлиши билан ҳужайраиши.

(30-расм). Асосан трофик ва ҳимоя вазифаларини бажаради. У ҳам организмда кўп тарқалган тўқималар қаторига киради ва тери остида, ички органларнинг шиллиқ пардаси остида, бўлакчалардан ташкил топган органлар оралиғида, нерв, артерия, вена ва лимфа томирлари ҳамда безларнинг чиқарувчи каналчалари атрофида учрайди. Умуртқали ҳайвонларда ва одамда уларнинг таркибий тузилиши деярли бир хил. Микроскопик ту-



31-расм. Сийрак бириктирувчи тўқима (схема):

1 — коллаген толача; 2 — эластик толача; 3 — лимфоцит; 4 — плазматик ҳужайра; 5 — фибробласт; 6 — нейтрофил; 7 — гистиоцит; 8 — моноцит (олиқ ҳазм қилувчи вакуолали); 9 — макрофаг; 10 — сф. ҳужайра (цитоплазмасида қорамга бўялган ёғ томчиси); 11 — семиз ҳужайра; 12 — ҳужайралараро аморф молда; 13 — перецит; 14 — эндотелий ҳужайра; 15 — эритроцит (Е. А. Шубниковадан).

зилиш жиҳатидан сийрак бириктирувчи тўқима ҳам, бошқа бириктирувчи тўқималарга ўхшаш ҳужайралараро модда ва унда жойлашувчи ҳар хил ҳужайра элементларидан ташкил топган (31-расм). Ҳужайра элементлари, одатда, тўқима оралиқ моддасига нисбатан кўп бўлади. Оралиқ модда таркибидаги элементлар тўқимада механик ва эластик вазифаларни бажарса, ҳужайра элементлари трофик, ҳимоя вазифаларини ўтайди. Шунинг учун тўқимада камроқ оралиқ модда, кўпроқ ҳужайра элементлари учраса, сийрак бириктирувчи тўқима дейилади. Аксинча, оралиқ модда кўпроқ бўлиб, ҳужайра элементлари камроқ бўлса, зич бириктирувчи тўқима деб юритилади. Иккала тўқимада ҳам оралиқ моддалар толалари ҳар хил йўналиш ва зичликда жойлашиши билан фарқ қилади. Ҳужайралар миқдори ҳам тўқималарда ҳар хил бўлади. Зич бириктирувчи тўқима таркибида сийрак бириктирувчи тўқимада учрайдиган кўпгина ҳужайралар учрамайди. Сийрак бириктирувчи тўқима билан қоннинг айрим ҳужайралари организмда фагоцитоз вазифаларни бажаради. Шу жиҳати билан улар бир-бирига ўхшаш бўлиб, биргаликда ретикула эндотелий системасида иштирок этувчи ҳужайралар деб юритилади. Сийрак бириктирувчи тўқима оралиқ моддасининг таркибида коллаген ва эластик толачалардан ташқари мураккаб оқсиллар ва углеводлардан ташкил топган мукоид модда кўп учрайди. Коллаген ва эластик толачалар сийрак бириктирувчи тўқима таркибида кўп учраса, ретикула толачаси асосан ретикуляр тўқимани ташкил этади. Қуйида сийрак бириктирувчи тўқиманинг оралиқ моддасида учрайдиган элементлар билан танишамиз.

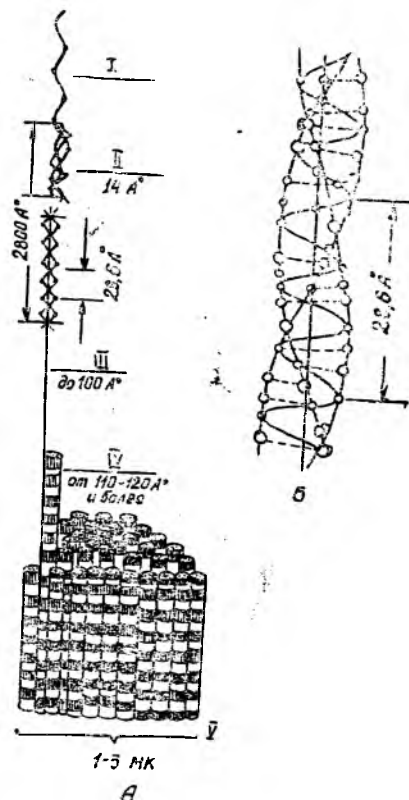
Сийрак бириктирувчи тўқиманинг ҳужайралараро моддаси

Сийрак бириктирувчи тўқиманинг ҳужайралараро моддаси коллаген эластик, ретикуляр толачалардан ва аморф моддалардан ташкил топган. Буларнинг ҳаммаси тўқима ҳужайраларининг маҳсулоти ҳисобланади. Организмда улар доимо сарфланиб, доимо ўрни тўлиб туради.

1. **Коллаген толачалар** узоқ вақт сувда қайнатилса, олдин ишишади, сўнг эриб елимга ўхшаш моддага айланади. Коллаген толачалар унча чўзилувчанлик хусусиятига эга бўлмаса ҳам, лекин жуда пишиқ бўлади. Сувда қайнатилганида умумий ҳажмига қараганда 50% га бўртиб кетади. Суюлтирилган кислота ёки ишқорга солиб қўйилганида ундан ҳам кўп, яъни 550% га бўртиб кетади. Коллаген толачалар фақат сийрак бириктирувчи тўқимада эмас, балки тоғай ва суяк тўқималарида ҳам кўплаб учрайди. Тоғайдагиси *хондрин*, суяк тўқимадагиси *оссеин* толалари дейилади. Толалар ҳар хил узунликда бўлиб, диаметри 1—15 мк атрофида. Микроскопда яхши кўринади. Тўқимада ҳар томонга йўналган, тартибсиз ҳолда жойлашиб, тўрсимон шакл ҳосил қилади. Бошқа толачаларга нисбатан йўғонроқ, ҳамма вақт тўлқинсимон бўлиб жойлашади. Чуқур ўрганиш шуни кўр-

сатдики, коллаген толачалар диаметри 1—3 мк келадиган майда ипсимон *фибриллалар* йўғиндисидан ташкил топган (32-расм). Улар ўзаро *глицолез*, *аминоглицан* ва *протеоглицан* моддалар ёрдамида ёпишган бўлади. Толачаларнинг йўғонлиги уларнинг ичидаги фибриллаларнинг сонига боғлиқ. Фибриллалар ўзи шохланимайди, лекин толачалари шохланиши ва ажраб чиқиши мумкин. Электрон микроскопда ўрганиш шуни кўрсатдики, фибриллалар ундан ҳам майда коллаген оқсил молекулаларидан иборат протофибриллалардан ташкил топган. Уларда навбатма-навбат бир хил такрорланувчи оқиш ва қорамтир чизиклар борлиги аниқланган. Уларнинг такрорланиш оралиғи 640 Å га тенг.

Коллаген толачаларнинг химиявий таркиби яхши ўрганилган. Толасидан ажратиб олинган коллаген оқсили, яъни *тропоколлаген* 280 мк узунликда ва 1,4 мк кенгликда бўлиб, бир-бири билан боғланган учта ярим пептидлардан ташкил топган занжирдан иборат. Ҳар бир занжир (пролин—глицин—оксипролин) аминокислоталардан иборат. Аминокислоталарнинг ўрин алмашилиб туришига қараб ҳозирги вақтда 4 хил коллаген борлиги аниқланган. *Биринчи хил коллаген* ҳақиқий бириктирувчи тўқимада, суякда, кўзининг шохлардасида, тиш боғламларида учрайди. *Иккинчи хил* *гиалин* ва толали тоғай таркибида, *учинчи хил* эмбрион терисининг дерма қаватида, қон томирларда, ретикула томирларида, *тўртинчи хил* базал мембрана билан кўз гавҳари капсуласида учрайди. Ҳар бир коллаген аминокислоталарининг таркибига қараб бир-биридан фарқ қилади. Гликопротеин моддаси эса коллаген толачаларни бир-бирига ёпиштириб туради.



32-расм. А — коллаген толачаларнинг тузилиш схемаси; Б — коллаген макромолекуласининг спирал структураси (Рич бўйича):

кичик оқ доиралар — глицин, йирик оқ доиралар — пролин. Штрихланган доира — гидроксипролин; I — полипептид занжир; II — коллаген молекулалари (тропоколлаген); III — протофибрилла; IV — қўндаланг чизикда фибриллалардан эгг ингичка фибриллалар; V — коллаген тола (В. Г. Елпсеевдан).

Тропоколлаген молекуласидан ташкил топган **коллаген склеропроteid** группасига кирувчи оқсиллардан иборат. Коллаген ўз таркибдаги аминокислоталарнинг миқдорига қараб ҳам фарқ қилади. Унинг таркибда энг кўп учрайдиган аминокислоталардан *глицин* ҳамда *пролин* ва *оксипролин*лар. Одатда, оксипролин коллаген ва эластин таркибда учрайдиган характерли модда қаторига кириб, бошқа оқсилларда учрамайди. Коллаген учун характерли моддалардан яна бири оксизиндир.

Коллаген толача деганда, организмда учрайдиган кўпгина тўқималар таркибда бўладиган толачаларнинг бири тушунилади. Коллаген деганида эса толача таркибининг ташкил этувчи асосий, ўзинга хос оқсил моддасининг тушуниши керак. Коллаген толача протофибриллаларининг нозик тузилиши рентген нурлари ёрдамида жуда яхши ўрганилган. Маълум бўлишича, протофибриллалар протоколлаген оқсидан иборат макромолекулалардан ташкил топган бўлиб, улар эса коллагенга ўхшамаган аминокислоталар таркибидан иборат пептид молекулалари, яъни телопептидлар ёрдамида бир-бири билан туташган бўлади. Пептидлар тропоколлаген молекулаларининг ён томонларидан бир-бирига туташтириб туради. Коллаген толача протофабриллаларининг нозик морфологик тузилиши ҳам электрон микроскопда яхши ўрганилган. Маълум бўлишича, протофибриллалар кўндаланг жойлашган оқ ва қорамтир чизиклардан ташкил топган бўлиб, уларнинг такрорланиш оралиғи 640°A га тенг. Бу чизикларнинг морфологик ва таркибий тузилиши ҳозиргача яхши ўрганилган эмас. Кўпчилик олимларнинг фикрича, тропоколлаген макромолекулаларининг ён агрегацияланиши натижасида содир бўлади. Ҳар бир молекулага 5 та қутбли (актив) қисми тўғри келса, 4 та қутбсиз (актив эмас) қисми тўғри келади. Тропоколлаген молекулалари бўйига қараб спирал ҳолда айланма жойлашиши натижасида бир-бирининг орқа томонида ҳам шундай қисмлари содир бўлади. Электрон микроскопда улар оқ ва қора чизиклар ҳосил қилиб кўринади, яъни электрон қаттиқ ва юмшоқроқ ҳошиялар навбатма-навбат жойлашган бўлиб кўринади. Олимларнинг фикрича, толачаларнинг кўндаланг кесиб ўтган қора чизиклар асосан қутбли аминокислоталардан ташкил топган бўлиб, улар ўртасидаги оқ чизиклар қутбсиз аминокислоталарни ташкил этади. Бошқа олимларнинг фикрича, бирин-кетин келувчи қора ва оқ чизиклар толача таркибдаги коллаген билан полисахарид моддаларнинг жойлашишига қараб содир бўлади. Толача таркибдаги мукополисахаридлар эритиб олинганида қора ва оқ чизиклар кўринмаган. Коллаген толача пепсин ва коллагеназа ферменти таъсирида 550% гача шишиб, сўнг парчаланиб кетади, сув ва кучсиз кислота ҳамма ишқорлар таъсирида 50% гача шишади.

Коллаген толачалар бошқа толачаларга қараганда жуда қаттиқ бўлади. Уларнинг қаттиқлик модули $60\text{--}70\text{ кг/мм}^2$ га тенг. Қаттиқликни толача устини қоплаб турувчи молекулалар-

нинг жойлашуви таъминлайди. Улар худди спирал шаклда ўралган арқонга ўхшаб жойлашади. Натижада бутун толачалар бир-бири билан мустақкам ҳолда ёпишиб кетган бўлади. Бундай боғланишда фақат ташқарисида жойлашувчи молекуларлар иштирок этмай, балки ички фибриллалар ҳам тутшиб кетган бўлади. Коллаген толачаларнинг қаттиқ тузилишида фақат протоколлаген иштирок этмасдан, балки бошқа оқсиллар ҳамда кислотали мукополисахаридлар (гиалурон ва хондроитинсульфат кислота) ҳам иштирок этади. Шуни ҳам айтиш керакки, коллаген толачалар фақат умуртқали ҳайвонлар организмиде учрамай, балки кўпгина умуртқасизларда ҳам учрайди. Ҳозирги вақтда моллюскалар, аннелидлар, игнатанлилар, ковакичлилар ва пўкаклиларда топилган, ҳаммаси бўлиб, аминокислоталар таркибига қараб, умуртқалиларда 32 та, умуртқасизларда 10 та коллаген хиллари топилган.

2. Эластик толачалар бошқа толачаларга нисбатан унча пишиқ бўлмаса ҳам, анча эгилувчан ва чўзилувчан хусусиятга эга. Шулар ҳисобига тўқима қисман бўлса ҳам чўзилиб-ёйилиб туради. Эластик толачалар ёруғликни кучли синдиради, орсин ва резорцин-фуксин ҳамда пикрин кислота бўёқларида яхши бўйалиб, микроскопда бошқа толалардан ажраллиб туради. Говак бириктирувчи тўқимада учрайдиган эластик толачаларнинг диаметри 1—3 мк, бошқалариники 10 мк га тенг.

Электрон микроскоп ёрдамида аниқланишича, эластик толалар эластин оқсидан иборат протофибриллардан ташкил топган бўлиб, уларнинг диаметри 304 мк га тенг. Ҳар хил моддаларга солиб бўктирилганида дарров шишмайди, лекин кейинроқ бориб шилимшиқ моддаларга парчаланиб кетади. Овқат ҳазм қилишда иштирок этадиган пепсин ва трипсин каби ферментларда деярли яхши парчаланмайди.

3. Ретикула толачалари бошқа толачаларга нисбатан калтароқ ва ингичка бўлиб, тўрсимон шаклда. Гистология препаратлари кумуш тузига солинса, яхши кўринадиган бўлади. Кумуш тузини ўзига яхши қабул қилиб бўйлагани учун улар *аргирофил толачалар* деб ҳам юритилади. Ретикула толачаларининг химиявий тузилиши яхши ўрганилмаган. Кўпчилик олимлар уларнинг асоси коллаген ва эластик толачаларга ўхшаш оқсидан ташкил топган дейдилар. Унинг кумуш тузини яхши қабул қилиш хусусияти толачаларнинг оқсидига эмас, балки таркибидеги мукополисахаридларга боғлиқ. Таркибидеги аминокислоталарнинг сифати ва миқдорига қараб коллаген ва эластик толачалар бир-биридан фарқ қилади. Ретикула толачаларида аминокислоталардан кўпроқ серин, оксидизин ва глютамин кислота учрайди. Тўқимада аморф модданинг миқдори ҳар хил бўлиши мумкин, ҳужайра элементлари қанча кўп бўлса, аморф модда шунча кам бўлади.

4. Аморф модда гомоген моддага ўхшаш бўлиб, унга асосий *цементловчи аморф модда* дейилади. У худди коллоидга ўхшаш

тузилган бўлиб, бўёқларда яхши бўялмайди. Шу модда ичида ҳар хил тўқима толалари ва ҳужайра элементлари ётади. Таркиби гиалурон ва хондроитин кислота ҳамда гепаринлардан ташкил топган. Айримларини семиз ҳужайралар ишлаб чиқарса, кислоталарни фибробласт ҳужайралари синтез қилиб туради. Асосий модда организмда моддалар алмашинуви жараёнида муҳим вазифани бажаради. Томирлардан сўрилган озиқ модда шу асосий модда орқали ҳужайраларга ўтади ва ҳосил бўлган чиқинди моддалар ҳам улар орқали томирларга ўтади ва ташқарига чиқарилади. Улар айрим касалликларни келтириб чиқарадиган микроорганизмларни тутиб қолади. Асосий модданинг физик-химиявий таркиби ҳар хил таъсир натижасида ўзгариши мумкин. Қалқонсимон безнинг вазифаси пасайиб кетганда микседема касаллиги пайдо бўлади. Бунда тери остидаги юмшоқ бириктирувчи тўқиманинг асосий моддаси суюлиб, шилимшиқ моддаси кўпайиб кетади ёки организмда С витамин етишмай қолганида коллаген модданинг ҳосил бўлиши бузилиб, асосий моддасининг таркиби ўзгаради. Аскорбин кислота юборилганида у яна ўз ҳолига қайтади. Демак, маълум бўлишича, асосий модда организмда моддалар алмашинуви жараёнида муҳим вазифа бажаради. Унинг таркибидаги ҳужайра элементлари организмни ҳар хил касалликлардан сақлаб туради. Таркибининг бузилиши патологиядан дарак беради.

Сийрак бириктирувчи тўқима ҳужайралари

Сийрак бириктирувчи тўқима ҳужайраларига: фибробластлар, гистоцитлар, плазматик ҳужайралар, семиз ҳужайралар (лаброцитлар), пигмент, адвентициал ҳужайралар ва қон томирлардан миграция йўли билан ташқарига чиқадиган айрим лейкоцитлар киради.

1. Фибробластлар сийрак бириктирувчи тўқима таркибида ҳамиша бўлади. Ташқи тузилиши жиҳатидан аниқ контурга эга эмас, йирик узунчоқ ҳужайра бўлиб, марказида юмалоқ ёки овалсимон хроматиннинг камроқ ядроси бор. Ядроси ичида 2—3 дона ядрочаси бўлади. Ҳужайранинг бир нечта протоплазматик ўсимталари ҳам бор. Ҳужайра цитоплазмаси тузилишига қараб иккига бўлинади. Унинг ташқи, яъни периферик қисми эктоплазма — суюқроқ, гомоген ҳолда бўлиб, бўёқларга жуда суё бўялади. Шунинг учун препаратларда яхши кўринмайди. Фақат махсус ишлов берилганидагина уни яхши кўриш мумкин. Фибробласт ядросининг атрофида жойлашувчи цитоплазмаси, яъни энтоплазма қуюқроқ тузилишга эга бўлиб, бўёқларда яхши бўялади ва микроскопда аниқ кўринади. Ҳужайра органосидлари: митохондрий, эндоплазматик тўр, Гольжи комплекси ва ҳужайра маркази эндоплазма қисмида жойлашади (33-расм). Эндо — ва эктоплазманинг нисбий миқдори ҳар хил бўлиши мумкин. Бу асосан ҳужайранинг ёшига, вазифасига ва турига боғлиқ. Шакли эса уларнинг учрайдиган жойига қараб ўзгариб

туради. Еш фибробластлар доимо митоз йўл билан бўлиниб туради ва қариши билан бу хусусиятини йўқотади. Хужайра қариши билан унинг эктоплазмаси камайиб боради, ҳажми кичиклашади, ядроси хужайра шаклини эгаллай бошлайди. Бўёқларда яхши бўяладиган бўлиб қолади. Хужайраларнинг бундай яхтисослашган шакли *фиброцит* деб юритилади.



33-расм. Фибробласт хужайрасининг электрон микрофотограммаси (18 000 марта кат.);

1 — фибробласт ядроси; 2 — митохондрий; 3 — эндоплазматик тўр; 4 — коллаген толача (Россдан).

Фиброцитлар, бу фибробласт хужайралар ривожининг сўнгги босқичида ҳосил бўладиган хужайралардир. Кейинги вақтларда электрон микроскоп ёрдамида ўрганиш шуни кўрсатадики, фибробласт хужайралар цитоплазмасида, айниқса, унинг протоплазматик ўсимталарида (псевдоподияларида) диаметри $60-70^{\circ}\text{A}$ га тенг майда ипсимон микрофибриллалар бўлар экан. Улар хужайралар ҳаракатини таъминлаб туради. Бундан ташқари, диаметри 250°A га тенг микронайчалар ҳам топилган.

Фибробластларнинг вазифаси сийрак бириктирувчи тўқимада жуда катта. Улар асосий модда ва толачалар яратилишида иштирок этади. Ҳар хил касаллик ҳолатларида, масалан, яллиғланишда, операциядан сўнг жароҳат битишида янги тўқима ҳосил қилиб туради. Агар организмга ёт моддалар (темир парчалар, милтиқ ўқи ва бошқалар) кириб қолса, унинг атрофида фиброз тўқима ҳосил бўлиб, уни ўраб бошқа органлардан ажратиб олади.

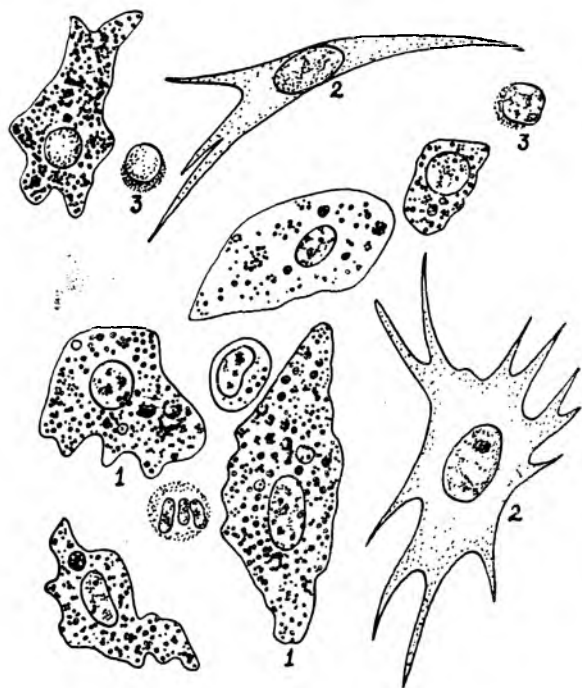
2. Гистиоцитлар (макрофаглар) ғовак бириктирувчи тўқима таркибида учрайдиган ҳужайраларга киради. Ташқи кўринишидан юмалоқ ёки овалсимон тасвирга эга, лекин шаклини ўзгартириб туради. Цитоплазма ва ядроси фибробластларга нисбатан интенсив бўлади. Органоидларда эндоплазматик тўр, митохондрий ва Гольжи комплекси борлиги аниқланган, лизосомалар кўплаб учрайди, ҳужайра хусусиятига эга.

Электрон микроскопда ўрганиш шуни кўрсатдики, ҳужайра мембранасини ташқи томонидан мукополисахарид ва оксилдан ташкил топган юнқа фибриляр парда ўраб туради. Тахмин қилинишича, бу ҳужайралар ўзига яқинлашган ёт моддаларни ёпиштириб олади. Организмда яллиғланиш жараёни содир бўлса, гистиоцит ҳужайралар у ерга қараб актив ҳаракат қилади. Бу ерда улар нобуд бўлган ҳужайра ёки микроорганизмларни қамраб олиб, парчалаб юборади. Шу жиҳати билан улар қоннинг шакли элементларига ўхшайди. Гистиоцитларнинг асосий вазифаси атрофидаги ёт моддаларни ўраб олиб, эритиб юбориш ва организмга нисбатан патологик таъсирини йўқотишдан иборат. Гистиоцитлар фаида яхшп ўрганилган. Маълум бўлишича, улар ҳар хил бўёқларда тез бўялади. Экспериментал ҳайвонларга бўёқ юбориб, уларнинг тўқимаси ўрганилганида, цитоплазмасида шу бўёқлар кўплаб топилган (34-расм). Бошқа ҳужайраларда эса бу бўёқ деярли топилмаган. Гистиоцитлар ретикула тўқимаси, қоннинг шакли элементлари лимфоцит ва моноцитлардан ривожланади, шунинг учун ҳам уларнинг ташқи кўриниши ҳар хил бўлиши мумкин.

3. Плазматик ҳужайралар (плазмоцитлар) организмда анти-тело яратилишида иштирок этади. Организмда антиген пайдо бўлиши билан ўзидан унга қарши гамма-глобулин оқсил, яъни антитело ишлаб чиқара бошлайди. Плазматик ҳужайралар суяк кўмигида, талоқ, жигар, буйрак ва лимфа тугунларида кўплаб учрайди. Ҳар хил касалликларда уларнинг сони кўпайиб кетади, қизамиқ, лейкоз касалликларида эса қон таркибида ҳам учрайди.

Юқорида айтиб ўтилган органлар таркибидаги сийрак бириктирувчи тўқимада плазматик ҳужайралар қон капилляр томирлари атрофида тўп-тўп бўлиб туради. Уларнинг кўриниши юмалоқ ёки овалсимон шаклда бўлиб, йирик лимфоцит ёки моноцитдек келади. Цитоплазмаси ўртача базофил бўлиб, РНК га бой, ядроси атрофи қисман оч бўялган, шу қисмида эса ҳужайра маркази, атрофида эса митохондрий, эндоплазматик тўр

ва рибосомалар жойлашган. Ядро хроматини тўқ бўялади, юмалоқ шаклда бўлиб, ҳужайра марказида жойлашади. Унинг цитоплазмасида ҳар хил ацидофил ҳужайра киритмалари пайдо бўлиб, улар эозин бўёғида тез бўялади. Ҳужайра танаси юмалоқланиб, цитоплазма базофилияси сусаяди, ядро кўпинча



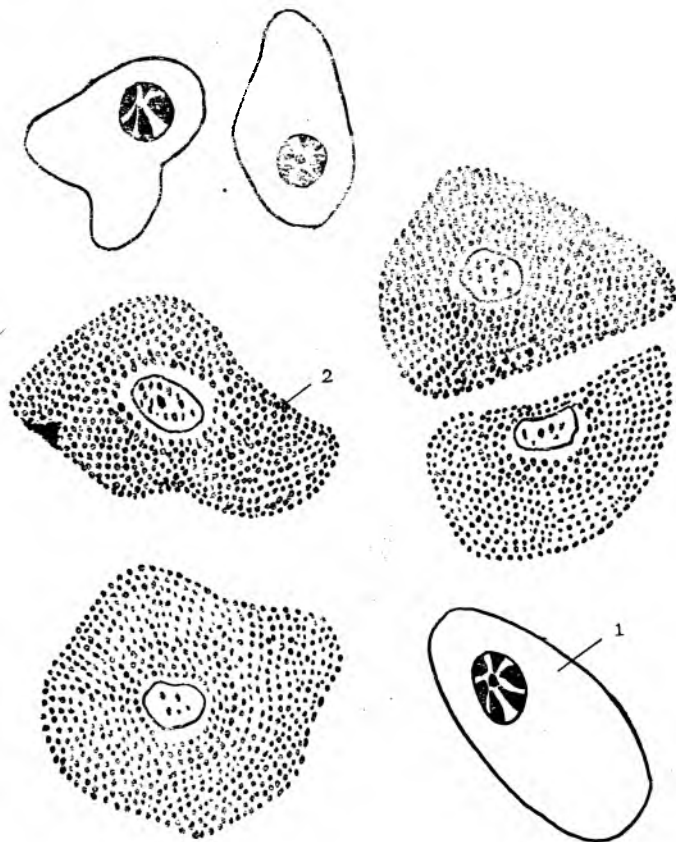
34-расм. Сўйра: бириктирувчи тўқимадаги макрофаг цитоплазмасида бўёқнинг (кўк трипан) йиғилиб қолиши:

1 — макрофаг; 2 — фибробласт; 3 — лимфоцит (И. В. Алмазов ва бошқалар).

фрагментацияга (парчаланишга) учрайди. Бу жараён давом этиши натижасида бириктирувчи тўқиманинг моддасида махсус оксифил таначалар (Руссел таначалар) ҳосил бўлади. Буларнинг пайдо бўлиши, одатда, организмда хроник яллиғланиш жараёни тамом бўлганини билдиради. Плазматик ҳужайралар ҳозирги замон назариясига қараганда суяк кўмигида қон ишлаб чиқарадиган бирламчи ҳужайралардан ҳосил бўлади.

4. Семиз ҳужайралар (лаброцитлар) буқоқ безида, тил, муртақлар, бачадон, сут безлари, меъда-ичак йўллари каби органларнинг капилляр томирлари деворида кўплаб учрайди. Шакли юмалоқ бўлиб, кўчиб юриш хусусиятига эга. Ядросида хроматин кўп. Бошқа ҳужайралардан асосий фарқи цитоплазмасида базофил лейкоцитларникига ўхшаш талайгина донча-

лар бўлади (35-расм). Бундан ташқари, митохондрий, Гольжи комплекси, эндоплазматик тўр ва ҳужайра маркази бўлади. Уларнинг вазифаси узоқ вақтларгача маълум бўлмай келди. Ниҳоят, чуқур тадқиқотлар шуни кўрсатдики, семиз ҳужайра доначалари оқсил билан бириккан гепарин моддасидан ташкил топган бўлиб, таркибида гистамин, линаза, кислотали ва ишқо-



35-расм. Мушук сийдик ва таносил синусидаги плазматик ва семиз ҳужайралар:

1 — плазматик ҳужайра; 2 — семиз ҳужайра (Н. Ф. Иванов ва бошқалар).

рий фосфатаза, цитохромасидаза ва пероксидазалар топилган. Электрон микроскопда эса ҳужайра доначалари нотўғри шаклда эканлиги, мустақил мембранаси бўлмаслиги, митоз ва амитоз йўл билан кўпайиш хусусиятига эга эканлиги маълум бўлди. Улар, охириги маълумотларга қараганда, суяк кўмигида бирламчи ҳужайра — миелоцит ва лимфоцитлардан тарқалади. Семиз ҳужайраларнинг миқдори организмда ҳар хил физиологик ҳо-

латга қараб ўзгариб туради. Масалан, ҳомиладорлик даврида бачадонда ва сут безларида кўпайиб кетади, овқат ҳазм қилиш органларида улар актив ишлаб турган вақтда ҳам кўпаяди.

Ҳайвонлар танасида улар ҳар хил жойлашган. Масалан, денгиз чўчқалари ва қуёнларнинг сийрак бириктирувчи тўқимасида семиз ҳужайралар камроқ учрайди. Аксинча, ит, мушук, маймун ва одамларнинг мазкур тўқималарида уларга нисбатан кўп учрайди. Худди шунингдек, ҳар хил касалликларда уларнинг миқдори турлича ўзгариб туради.

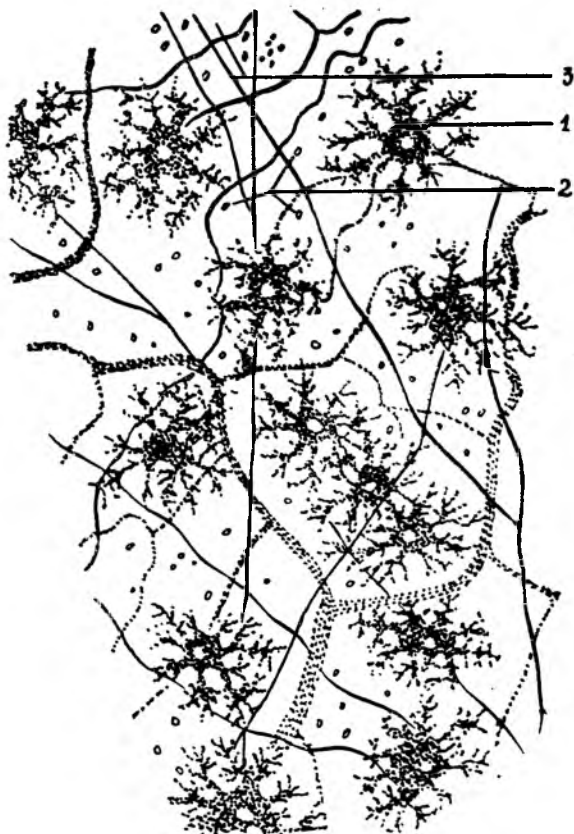
5. Ёғ ҳужайралари юмалоқ шаклда бўлиб, устидан парда ўраб туради. Судан III бўёғи билан бўялган ёғ тўқимада ҳужайралардаги ёғ томчилари маржонга ўхшаб тўқ сариқ рангга бўялади. Ҳужайра таркибида ёғ томчиларидан ташқари эстераза, фосфатаза ва бошқа ферментлар ҳам учрайди. Ҳужайрага ёғ йиғилиши билан у кенгайиб, катталашиб боради, ядроси ҳужайранинг периферик қисмига сурилган бўлади. Агар ёғ тўқимани спирт, эфир ёки ксилолдан ўтказсак, унинг ёғи эриб, фақат ҳужайра қобиғининг ўзи қолади. Организмда ёғ тез сарф бўладиган бўлса, ҳужайра бошланғич даврига қайтиб қолади, яъни у фибробласт, гистоцит ёки кам табақаланган ҳужайраларга ўхшаб қолади. Шундан ҳам маълумки, ёғ ҳужайралари ана шу ҳужайралардан ҳосил бўлар экан.

6. Ретикула ҳужайраси. Умurtқали ҳайвонлар организмида кўп тарқалган тўқималарга *ретикула тўқимаси* ҳам киради. Улар аксарият қон ҳосил қилувчи органларда, чунончи, суяк кўмиги, лимфа тугунлари ва талоқда ҳамда жигарда кўп учрайди. Микроскопик тузилишига келганда улар ретикула толачалари билан ретикула ҳужайраларидан ташкил топган. Улар орасида аморф моддаси ҳам бор. Ретикула ҳужайраларига келсак, улар кам табақаланган ва мўл табақаланган ретикула ҳужайраларига бўлинади: кам табақаланган ҳужайралар, одатда, оз базофилли бўлиб, киритмалари бўлмайди, деярли ҳамма органоидлари бўлади, ядроси овалсимон бўлиб, оқиб бўялади. Бу ҳужайралар бошқа ҳужайраларга айланиб кетиш хусусиятига эга. Масалан, физиологик ҳолатларга қараб улар гемоцитобласт, макрофаглар, фибробласт ҳужайраларга айланиши мумкин. Ретикула тўқимасининг иккинчи тур ҳужайраси, одатда, кам табақаланган ҳужайралардан ҳосил бўлади, ядросида хроматин кўпроқ бўлиб, яхши бўялади. Айрим вақтларда атрофидаги ҳужайралардан узлиб, макрофагларга айланади.

Ретикула ҳужайраси бошқа бириктирувчи тўқима ҳужайралари ҳамда қоннинг шаклли элементлари билан бирга ретикула-эндотелий системани ташкил этади. Бу система бутун организмда ёки локал қисмида ҳимоя вазифасини бажаради. Организмга тушган ёғ микроорганизмларни фагоцитоз қилади. Бу ҳужайраларнинг яна энг муҳим хусусиятларидан бири таъсир-

ланганда юмалоқланиб, бошқа ён ҳужайралардан ажралиб олишидир.

7. **Пигмент ҳужайралари** овалсимон ёки чўзинчоқ шаклда бўлиб, атрофида узунлиги ҳар хил майда ўсимталар бўлади. Одамларда пигментлар тўғри ичакнинг ташқи чиқарув тешиги (анус) атрофида, ёрғоқда, кўкрак сўрғичлари атрофида учрайди. Бундан ташқари, пигмент ҳужайралари кўзнинг томирли ва рангдор пардаларида ҳам кўп учрайди. Бу ҳужайраларга меланобластлар дейилади. Пигмент ҳужайраси цитоплазмасида меланин пигментининг майда доначалари бор (36-расм). Бу



36-расм. Сийрак бириктирувчи тўқима таркибдаги пигмент ҳужайралари (200 марта кат.):

1 — пигмент ҳужайралари; 2 — бириктирувчи тўқима ҳужайраларининг ядроси; 3 — коллаген ва эластик толачалар (И. В. Алмазов ва бошқалар).

доначалар ультрабинафша нурлар таъсирида кўпайиб-камайиб туради. Аниқланишича, у тирозиназа ферменти таъсирида тирозин аминокислотасидан ҳосил бўлар экан. Унинг асосий ва-

зифаси организмни қуёшнинг ультрабинафша нури таъсиридан сақлашдир.

8. Адвентициал, яъни комбиал ҳужайралар асосан капилляр қон томирлар атрофида кўп ривожланган бўлади. Улар аслида кам табақаланган ҳужайралар бўлиб, дуксимон шаклда, ўрта-сида битта ядроси бор, органоидлари кам ривожланган. Табақаланиши натижасида бу ҳужайралар фибробласт, лимфобласт ва лимфоцитларга айланиши мумкин. Демак, сийрак бириктирувчи тўқимадаги шаронгга қараб адвентициал ҳужайралардан бошқа ҳужайралар ҳосил бўлиши ҳам мумкин бўлган. Шунинг учун уларни комбиал ҳужайралар дейиш расм бўлган.

9. Перичитлар қон томирлари микроскопик тузилишининг замонавий усулларда чуқур ўрганилиши натижасида топилган. Улар эндотелий ҳужайраларининг базал мембрана билан туташган қисмидаги ораликда кўп ўсимталарга эга ҳужайра қурилган бўлиб, унга перичит ёки перикапилляр ҳужайралар деб ном берилган. Мавжуд гипотезаларга қараганда, бу ҳужайра эндотелий ҳужайраларига нерв томирларидан импульс ўтказишда иштирок этади. Текширишлардан маълум бўлишича, нерв толаларининг учлари бевосита эндотелий ҳужайралари билан туташган бўлмай, балки перичит ҳужайраларида тугаб, уларнинг ўсимталари ёрдамида эндотелий ҳужайралари билан туташади ва капилляр томирларни ҳаракатга келтиради, натижада томирлар кенгайиб туради (В. А. Шахламов, 1970).

Юқорида айтилганидек, қон томирлар деворида адвентициал ҳужайралар учрайди. Кўпгина олимларнинг фикрича, адвентициал ва перичит ҳужайралар иккаласи битта ҳужайра деб юритилган. Лекин В. В. Куприянов фикрича, булар алоҳида ўзига мустақил ва ҳар хил вазифаларни бажарувчи ҳужайралардир. Унинг фикрича, перичит ҳужайралари эндотелий ҳужайраларига узвий туташган ҳолда жойлашса, адвентициал ҳужайралар бундай тузилишга эга бўлмай, балки бир жойдан иккинчи жойга кўчиб юриш хусусиятига эга.

Маълумки, сийрак бириктирувчи тўқима таркибида қондан миграция йўли билан ўтган ҳар хил лейкоцитлар, яъни лимфоцит ва моноцитлар бўлади. Чарвида ва сут безларида эозинофиллар сони бирмунча кўп бўлиб, аммо турли хил касалликларда уларнинг бу миқдори ўзгаради.

Эндотелий ҳужайралари

Эндотелий мезодермадан келиб чиқувчи, қаватлар ҳосил қилиб тузилган энг майда қон ва лимфа капилляр томирлардан бошлаб то йирик томирлар ҳамда юрак камераларининг ички юзларини қоплайдиган тўқима. Эндотелий ўзига хос морфологик тузилишга эга ҳужайралардан ташкил топган ҳамда мустақил физиологик вазифани бажарса ҳам алоҳида тўқима сифатида ўрганилмайди. Айрим олимлар эндотелий артерия ва вена томирлари ички юзларини қоплаб тургани ҳамда ҳужайра-

ри базал мембрана билан туташиб тургани учун уни қопловчи эпителий билан бирга ўрганишни тавсия этадилар. Эндотелийни сийрак бириктирувчи тўқима билан боғлаб ўрганишга ҳам ҳеч қандай асос йўқ. Эндотелий кўпроқ хусусий гистологияда, юрак ва қон томирларнинг морфологик тузилишини ўрганишда мукамал ифодаланади. Лекин шунга қарамасдан, эндотелий ҳужайраларининг (эндотелиоцит) организмдаги тўқималар билан бевосита физиологик боғлиқлигини ва организмда кўп тарқалганлигини назарга олиб, гистологиянинг умумий курсида ўрганилади.

Эндотелий ҳужайралари ташқи морфологик тузилиши жиҳатидан худди мезотелий, яъни ясси эпителий ҳужайраларининг тузилишига ўхшайди. Ҳужайраларнинг бир-бири билан туташган ён чегаралари нотекис, айрим ҳолларда бевосита бириккан бўлса, баъзи ҳолларда эса ҳужайра ён қисмлари бир-бирининг устига чиқиб тургандек, яъни черепица териб қўйилгандек кўринади, шунинг учун кўп қаватли, яъни қатламлар ҳосил қилиб тузилганга ўхшайди. Эндотелий ҳужайралари ўзига кумушни яхши қабул қилиб, у ёрдамида яхши бўялади. Шунинг учун бу ҳужайралар ҳам аргирофил ҳужайралар қаторига киритилади. Кейинги вақтда замонавий усуллар ёрдамида эндотелий ҳужайралар цитоплазмасида майда ипсимон структуралар, протофибриллар топилган бўлиб, уларнинг таркибий тузилиши ва асосий вазифалари яхши ўрганилган эмас. Шу билан биргаликда кўплаб пиноцитоз пуфакчалар мавжуд бўлиб, улар капилляр томирлардаги ҳар хил моддаларни ҳужайра оралиқ моддасига ва тўқималардаги моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўладиган чиқинди моддаларни томирларга ўтказишда иштирок этади. Пуфакчалар таркибидаги АТФ-азанинг активлиги аниқланган бўлиб, улар АТФ-ни парчалаб, ҳосил бўлган энергия ёрдамида капилляр томирлар ва тўқималар орасидаги моддалар алмашинуви жараёнини таъминлайди. Эндотелий ҳужайралар цитоплазмасида кўплаб гликоген топилган. Электрон микроскоп ёрдамида текширилганда ҳужайра таркибида бошқа ҳужайралардагига ўхшаб, органоидлардан митохондрий, Гольжи комплекси, донатор цитоплазматик тўр ва рибосомалар топилган. Айрим органларда (буйрак, нейрогипофизда) эндотелий ҳужайралари жуда ҳам юпқа тузилганлиги учун уларнинг ташқи ва ички мембраналари бир-бирига тегиб ёпишиб туради. Ҳужайранинг бундай қисмлари «фенестр» тешикча дейилиб, ҳужайранинг шу жойида моддалар алмашинуви жараёни тезроқ боради. Эндотелий ҳужайраларининг базал мембрана томонига қараган қисмида ҳужайра плазмолеммаси майда, айрим жойларда йirik микроворсини ва ўсиқларига эга. Эндотелий ҳужайраларининг базал томонида худди эпителий ҳужайраларига ўхшаб базал мембрана жойлашган. Мембрана асосан фибрилляр толачалардан оқсил ва ўзида кўплаб мукополисахаридлар сақловчи аморф моддалардан, гиалурон кислота ва липидлардан ташкил топган.

Базал мембрана орқали капилляр томирлардан сўрилган моддалар филтрланиб, тўқималарга ўтади. Демак, базал мембрана ўтказувчанлик хусусиятига эга. Гиалуронидаза ферменти таъсирида гиалурон кислота эриб, базал мембрана орқали моддаларнинг ўтишини тезлаштиради. Липидлар эса ёғларда эрувчи моддаларнинг базал мембранага сингишини таъминлайди. Ҳар хил органларда капиллярлар деворидаги эндотелий ҳужайралари жойлашган базал мембрана турлича ривожланган бўлади. Буйрак капилляр тўпчаси ва мия капилляр томири эндотелий ҳужайраларининг базал мембраналари анча қалин бўлади, аксинча юрак, мускул ва эндокрин безларда эса юпқа тузилган. Айрим органлардан қизил иликда эса базал пластинка умуман кўринмайди, жигарда узиллиб-узиллиб ёки тешикчалар ҳосил қилиб тузилган (Шахламов, 1971).

Ҳар хил томирлар системасида, яъни артерия, вена ва лимфа эндотелий ҳужайралари морфологик тузиллишига кўра бир-биридан қисман бўлса ҳам фарқ қилади. Артерия капилляр томирлари эндотелий ҳужайраларининг юзаси текисроқ тузилган бўлса, веналарда ўсимта, бўртиқлар ва ботиқлардан ташкил топган. Лимфа томирларида эса биринчидан, базал пластинка бўлмайди, иккинчидан, эндотелий ҳужайралари базал томонидан унинг остида жойлашувчи тўқима коллаген толалардан иборат тутиб турувчи филоментлар ёрдамида туташган бўлади. Бу толалар худди парашют арқонларига ўхшаб ҳужайрани тутиб туради. Бундай тузилиш лимфа капилляр томирлари коллаген толалар билан ниҳоятда мустаҳкам туташганлигини билдиради. Толалар, бир томондан, ҳужайра цитоплазмасигача кириб борган бўлса, иккинчи томондан, ҳужайра ташқарисида чигал ҳосил қилиб тузилган бўлади. Бундай тузилиш моддаларнинг филтрланиб ўтишида катта аҳамиятга эга.

Эндотелий ҳужайралари фақат томирларнинг ички деворини қоплаб турмай, балки митоз йўли билан бўлиниб, жароҳатланган томир юзасининг ётишида актив иштирок этади. Қон ишлаб берувчи органларда айрим ҳужайралар алоҳида ажралиб чиқиб, макрофагларга айланиш хусусиятига эга, шу билан ретикула-эндотелий системани ташкил этишда ҳам иштирок этади.

Умurtқасиз ҳайвонларнинг интерстициал тўқималари

Интерстициал тўқима деб, паренхиматоз органларининг стромаларини ҳосил қилувчи толали сийрак бириктирувчи тўқимага айтилади. Унинг синоним *интерстиций* — оралиқ деган маънони англатади. У, аксарият умurtқасиз ҳайвонларда бўлади. Масалан, бирламчи оғизлилардан бўғимсоққилларда интерстициал трофик тўқима характерли тузилишга эга. Айниқса, бурун шохли қўнғизлар личинкасида интерстициал тўқима аморф моддали пластинкалардан ва толали структуралардан тузилган. Бу ерда фибробластлар учрамайди ва шу сабабли бу

структураларнинг ҳосил бўлиш манбаи ҳамон ноаниқлигича қолмоқда. Ипак қурти гумбагида ҳужайралараро моддада фибробластлар кўп бўлади. Заварзин (1985) маълумотига кўра, баъзи бир ҳашаротлар ҳужайралараро моддасининг айрим жойларида эластаза ферменти кесмаларидан чиққан толачалар топилган. Топилган бу толачалар умуртқали ҳайвонлар сийрак бириктирувчи тўқимасининг эластик толачаларига жуда ўхшайди.

Қисқичбақасимонлар билан қилич думлиларнинг интерстициал трофик тўқималари ҳам ипак қурти гумбагиники билан бир хил.

Бу ўринда шунини айтиб ўтиш керакки, бўғимоёқлиларнинг фибробластлари структура-биохимиявий тузилишига кўра бошқа кўп ҳужайрали ҳайвонларнинг фибробластларига ўхшайди. Уларда цитоплазманинг мембрана органоидлари, айниқса, эндоплазматик тўр (ЭПТ) ва Гольжи комплекси яхши ривожланган. Ҳашаротларнинг фибробластларида ҳам, умуртқали ҳайвонларида ҳам ЭПТ нинг кенгайган цистерналари Гольжи комплекси цистерналарининг марказий қисми билан кетма-кет туташган бўлади. Бу туташниш, одатда, силлиқ ЭПТ каналчалари ёрдамида бўлади. ЭПТ нинг цистерналари ичида ўртача электрон зичликда материал борлиги сезилиб туради. Бинобарин, ҳашаротлар фибробластининг тузилиши билан вазифаси умуртқали ҳайвонларникига ўхшаш. Бундан ташқари, дейди А. А. Заварзин, — ҳашаротларда ҳам, умуртқали ҳайвонларда ҳам фибробластларда прогрессив табақаланиш вақтида цитоплазма метаболик аппаратининг редукциясини кузатиш мумкин. Аниқроқ қилиб айтганда ЭПТ цистернасининг диаметри қисқаради. Гольжи комплекси структуралари жойлашган соҳа кичрайдиган, гиоплазма зичлашади ва ҳоказо, яъни ҳужайраларнинг қариш босқичларини акс эттирувчи фибробласт-фиброцитларни кўплаб аниқлаш мумкин.

Заварзин баёнига кўра, бирламчи оғизчилар, хусусан, ҳашаротлар интерстициал тўқималарининг ҳужайралараро моддалари худди умуртқали ҳайвонларники сингари асосий модда ва толали тузилмалардан ташкил топган. Толалар орасида умуртқалиларникидек коллаген толачалар топилади. Улар жуда аниқ-равшан ва бир тартибда бўлади. Ҳар қайси толанинг четларида иккитадан кенг электрон зич дисклар жойлашган бўлади.

Тубан кўп ҳужайралилардан, айниқса, булутлар, ковакиччилар ва умуман танасида иккинчи бўшлиғи бўлмайдиган чувалчангларнинг интерстициал тўқималари характерлидир. Уларнинг интерстициал тўқималари бурунги аждодларининг фагоцитал табиитини уйғотиб юборган. Масалан, тўқима тузилиши бўлмаган булутларда росмана коллаген толачалар топилган. Уларнинг ўлчами умуртқалилар ва юқори бирламчи оғизчиларники билан деярли бир хил — 66 нм бўлиб чиқди.

Немертгин паренхимаси ҳужайраларида жуда кўплаб фибро-бластлар билан бирга ҳужайралараро моддаларнинг мураккаб системаси мавжуд. Улар толали ва яластинкасимон мукопротеид тузилмага эга бўлади. Бинобарин, улар умуртқали ҳайвонларнинг ғовак бириктирувчи тўқимаси тузилишига ўхшашдир. Агар немертгиннинг бириктирувчи тўқимасидан намуна олиб, препарат тайёрлаб микроскопда кўрилса, унда: томир, фибробластлар, толали тузилмалар, асосий моддалар ва мускул толалари яққол кўрилади.

Юқорида айтилганлардан маълум бўладики, интерстициал трофик тўқималарнинг ривожланиш даражаси билан тузилиш характери бир хил бўлмайди. Бу, айниқса, умуртқасиз ҳайвонларда жуда сезиларли фарқ қилади. Аммо шунга қарамай, айрим умуртқасизлар бирламчи паренхимасининг интерстициал тўқимаси умуртқали ҳайвонларнинг худди шундай тўқимасига ўхшайди. Масалан, умуртқали ҳайвонларнинг сийрак бириктирувчи тўқима типидagi интерстициал трофик тўқимасини айрим нинатерилилар (голотуриялар) билан моллюскалар синфига мансуб барча ҳайвонлардан топиш мумкин. Чунки уларнинг ҳар иккаласининг интерстициал тўқимасидаги асосий ҳужайра элементи юқорида айтиб ўтилганидек, бу — фибробластдир. Тўқима ва ҳужайралардаги бошқа ўхшашлик ва фарқ юқорида бошқа қиссий мисолларда кўриб чиқилди.

Интерстициал тўқима умуртқали ҳайвонлар ва одам органларининг ички қисмида учрайдиган тўқималарни ташкил этиб, физиологик вазифани бажаришда иштирок этади. Бундай тўқима кўпгина ички органлар бўлакчаларининг орасида, безлар, жигар, силлиқ ва скелет мускуллар орасида учрайди. Тўқима билан бирга ҳар бир органнинг ички қисмига томирлардан артерия, вена ва лимфа, нерв биргаликда ўсиб киради ва ҳар бир органнинг бир бутунлигини ташкил этади. Шунинг ҳам айтиб ўтиш керакки, интерстициал тўқима ҳар хил органларда турлича ривожланган бўлади. Айрим органларда кучли ривожланган бўлиб, микроскопда яхши кўринади, айримларида эса кам ривожланган бўлади. Интерстициал тўқима турли синфларга кирадиган умуртқали ҳайвонларда ҳам турлича ривожланган. Масалан, чўчқа, туя ва айниқсининг жигар ораллиқ тўқималари яхши ривожланган бўлиб, каламушларда ва одамда кам ривожланган. Микроскопик тузилиши жиҳатидан зич толали бириктирувчи тўқимага ўхшаган бўлади, таркибида коллаген ва эластик толалар, ҳужайра элементларидан фибробласт ва гистиоцитлар доимо учрайди.

17-§. Ички муҳит тўқималари турларининг ўзаро функционал муносабати

Асосий мақсадга ўтишдан аввал ички муҳит тўқималари турлари хусусида яна бир бор қисқача тўхталиб ўтайлик. Де-

мак, барча умуртқасиз ҳайвонлардаги ички муҳит тўқималарида биринчидан, дончасиз амёбацитлар — лимфоцитларнинг аналоглари бўлиб, улар ҳаракатчан бўлиш билан бирга фагоцитоз хусусиятига эга, иккинчидан, десмобласт ҳужайралар мавжуд, булар фибробластларнинг аналоглари бўлиб, бириктирувчи тўқиманинг ҳужайралараро моддасини ҳосил қилади. Эритроцитлар эса ҳамма умуртқасиз ҳайвонларда бўлмайди, аммо умуртқали ҳайвонларнинг ҳаммасида бўлади. Масалан, моллюскалар қонининг ҳужайралари бўлган амёбацитлар уларнинг ҳамма турларида бўлса, эритроцитлар фақат қўш оғизлиларда бўлади. Ҳашаротлар қонида амёбацитларнинг ҳар иккала дончасиз ва дончали тури бўлади. Бириктирувчи тўқималари таркибида эса десмобластлар, ёғ таначаларида трофоцитлар учрайди. Маълумки, трофоцитлар таркибида ёғ киритмалари билан гликоген сақлайди. Тўғарак оғизлилар қонида эритроцитлар, лимфоцитлар, моноцитлар ва дончали лейкоцитлар бўлади. Тромбоцитлар эса бўлмайди. Уларнинг бириктирувчи тўқималарида фибробластлар билан гистиоцитлар учрайди. Балиқлар қонида ядроли эритроцитлар, ядроли тромбоцитлар ва лейкоцитлар кўп. Уларнинг бириктирувчи тўқималарида ҳам фибробластлар бор, баъзан гистиоцитлар, палаҳсасимон ҳужайралар билан семиз ҳужайралар ҳам топилади. Амфибиялар қонида бўлса, ядроли эритроцитлар, ядроли тромбоцитлар, лимфоцитлар, нейтрофил, эозинофил, дончали лейкоцитлар бўлади. Фибробластлар, гистиоцитлар учрайди. Ғовак бириктирувчи тўқима камдан-кам топилади. Рептилиялар ва қушлар қонида ҳаммаша ядроли эритроцитлар, дончали базофил ва эозинофил лейкоцитлар, майда ядроли тромбоцитлар бўлади. Бириктирувчи тўқималарда фибробласт, гистиоцит ҳужайралар, ёғ ҳужайралари, плазматик ва семиз ҳужайралар мавжуд, лимфоцитлар билан гранулоцитлар жуда кўп. Сутэмизувчи ҳайвонлар билан одамда лейкоцитлар дончали ва дончасиз лейкоцитларга бўлинади, аммо ядросидаги сегментлар билан бўялиши жиҳатидан эса фарқланади. Чунончи, одам қонининг лейкоцитлари, нейтрофил дончали, денгиз чўчқаси билан қуёнларники эса эозинофил дончалидир. Итлар билан мушукларда ҳам дончали нейтрофиллар устун туради. Барча сутэмизувчи ҳайвонлар билан одамдаги бириктирувчи тўқималарда фибробластлар, гистиоцитлар, макрофаглар, семиз ва ёғ ҳужайралари, плазматик ҳужайралар, дончасиз ва камроқ дончали лейкоцитлар бўлади. Фақат цитоплазмаси қанчалик ривожланганлиги ва ядросининг шакли билан бир-биридан бир оз фарқ қилади.

Кўриниб турибдики, умуртқали ҳайвонлардаги ички муҳит тўқималари энг кучли ривожланган ва энг кўп ҳамда мураккаб функцияларни бажаради. Бирламчи оғизли ҳайвонлардан моллюскаларда, айниқса бошобқин моллюскаларда мазкур тўқиманинг солиштирма миқдори кўпни ташкил қилади. Сутэмизувчи ҳайвонларда ҳимоя функциясини фагоцитлар ва улар асосида

шаклланган доначали амёбацитлар ҳамда лимфоид тўқималар бажаради. Бундан ташқари, ички муҳит тўқималарининг ҳаммаси учун умумий бўлган функцияси ҳам бор. Масалан, бир неча хил механизмлар ёрдамида юзага чиқадиган трофик ўтказувчи функцияни олайлик. Уларнинг бу функцияси лакуналар ва томирлар системалари биргаликда махсус оқсил полисахаридли асосий модда ҳосил қилиш ёки ҳужайрали паренхималар яратиш йўли билан юзага чиқади.

Қўп ҳужайрали ҳайвонларнинг турли гуруҳларида ички муҳит тўқималарининг функцияси тартибсиз равишда турли хил механизмлар ёрдамида юзага чиқиши ҳам мумкин. Тартибсизлик филогенетик метаплазия ҳодисаси таъсирида яна ҳам кучайиши мумкин. Бунинг маъноси шуки, бир тўқима турига мансуб бўлган функцияни бошқа бир тўқима тури ўз зиммасига олади. Масалан, ички муҳит тўқималари мусбат метаплазияда, силлиқ мускул тўқималари фибробластлар асосида шаклланади. Бундай ҳодисани умуртқали ҳайвонлар билан моллюскаларда кўриш мумкин. Заварзин фикрича, силлиқ мускул тўқималари фибробласт элементларининг кўпгина хусусиятларини сақлаб қолади. Бинобарин, улар бошқа тўқима турлари функцияларини ўз зиммасига ола оладиган бўлади — манфий метаплазия. Бу бирламчи оғизлилар — полихет, олихет, ҳашаротлар ва бошқа бўғимоёқлиларга хос хусусиятлардир. Чунончи, ҳашаротлар билан қуруқликда яшовчи бўғимоёқлилардаги қопловчи кутикуляр эпителий скелет функцияси билан газлар алмаштириш функциясини ўз зиммасига олган бўлади. Иккинчи бир мисол: нафас пигментлари целомик эпителийларига айланар экан, ҳимоя функциясини ва шунингдек, кислород ғамлаш вазифасини бажаришга ихтисослашади ва ҳоказо. Кўриниб турибдики, ички муҳит тўқималари турларидан бирортаси бўлмаса, у бажарадиган функцияни бошқа мавжуд тўқима тури бажарар экан. Юқорида эслатиб ўтилган ва қон лимфоид тўқималари ҳамда уларнинг ҳужайралари, шаклли элементларининг ўзаро муносабатлари хусусида гапирилганда ҳам шуларни айтиш мумкин.

IX БОБ. СКЕЛЕТ ТЎҚИМАЛАРИ

18-§. Умуртқали ҳайвонларнинг скелет-таянч тўқималари

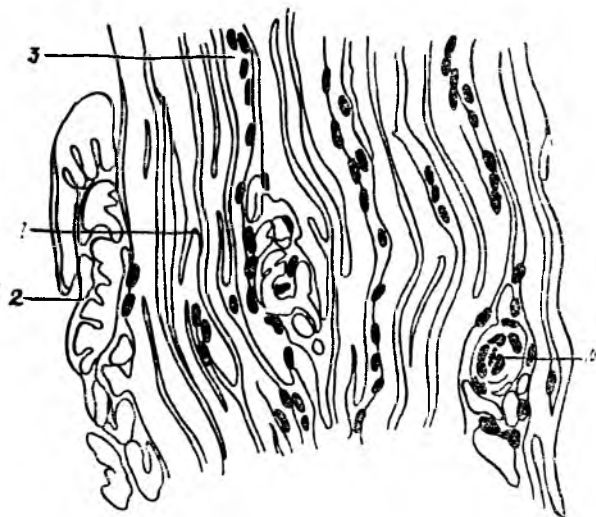
Умуртқали ҳайвонларнинг таянч тўқималари ўз компонентлари билан сиёрак бириктирувчи тўқималардан фарқ қилмайди. Уларнинг асосий ҳужайра элементлари ҳам фибробластлардир. Ҳужайралараро структуралар бирдан-бир таянч вазифасини ўтайди. Бунда биринчи типдаги коллагенлардан ҳосил бўлган коллаген толачалар асосий роль ўйнайди. Улар тўпланиб мустаҳкам тутамлар ҳосил қилади ва мазкур тўқималарнинг пи-

шиқлигини асосан шу тутамлар таъминлайди. Зич бириктирувчи тўқималар деб аслида шуларга айтилади.

Зич бириктирувчи тўқима

Зич бириктирувчи тўқима юқорида айтиб ўтилганидек, таркибда механик элементлар кўпчилиги билан фарқ қилади. Уларнинг толалари зич жойлашган бўлади, демак, тўқима мустаҳкамлигини таъминлайди. Зич бириктирувчи тўқима коллаген толачаларининг жойлашишига кўра *шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима* ва *шаклланган зич бириктирувчи тўқимага* бўлинади.

Шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима. Тўқиманинг бу турини «шаклланмаган» дейишига сабаб коллаген толачалар тутамларининг тартибсиз жойлашган бўлишидир. Бу тўқимага терининг тўр қавати (37-расм), бўғимлар ва ички органлар



37-расм. Шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима (одам қўли панжа терисининг тўрсимон қаватидан тайёрланган):

1 — коллаген толачалар тутамининг узунасига кесими;
2 — коллаген толачалар тутамининг кўнрақ кесими; 3 —
фибробласт ядроси; 4 — сийрак бириктирувчи тўқима ва тар-
кибидан толалар.

устини қоплаб турувчи капсула тўқималари киради. Шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима ҳар хил йўналишда жойлашган коллаген толачаларидан иборат тутамлардан ҳамда тўрсимон шаклда жойлашувчи эластик толачалардан ташкил топган бўлиб, улар орасида ретикула толачалари ҳам учрайди. Бириктирувчи зич тўқимада асосий модда кам бўлади, ҳужайралардан фақат фибробласт ва кичрайган узунчоқ шаклда фиброцитлар бўлади. Айрим вақтларда шаклланмаган ва шаклланган бирик-

тирувчи тўқималарни бир-биридан ажратиш қийин. Масалан, терининг сўрғичли қаватидаги эластик толачалар узилмасдан тўр қаватига ўтиб киради. Эластик толачалар, одатда, мазкур тўқимага қўшимча пишқиткич ва қайишқоқлик беради. Шу туфайли зич бириктирувчи тўқима чўзилиш ва қисқариш, яъни механик вазифани бажариб бўлгандан кейин асли ҳолига қайтиш хусусиятига эга бўлади. Демак, шаклланмаган зич бириктирувчи тўқима организмда асосан механик вазифани бажаради.

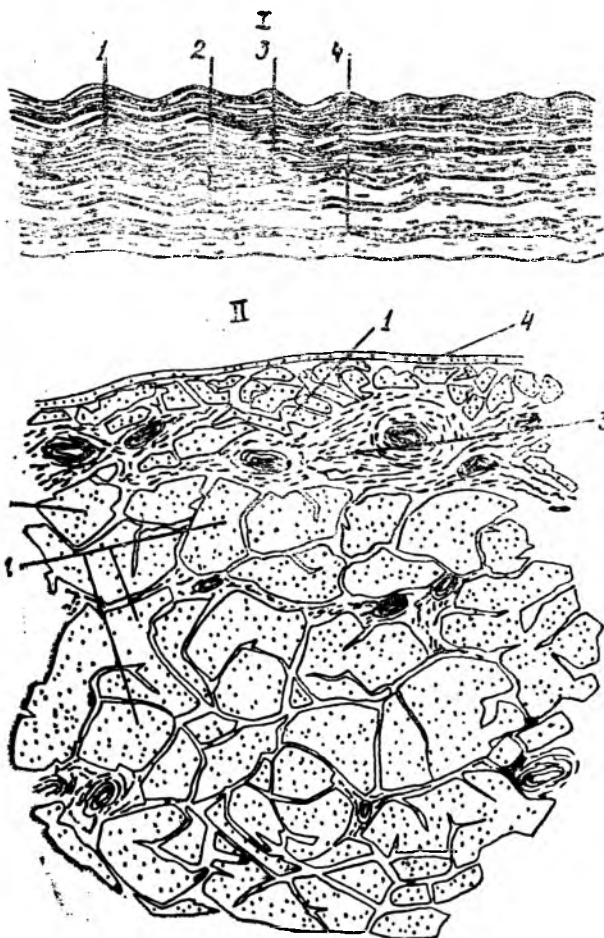
Шаклланган зич бириктирувчи тўқима. Бу тўқимани ажратиб туривчи асосий фарқ унда коллаген ва эластик толалардан ташкил топган тутамлар бир-бирига нисбатан муайян тартибда жойлашган бўлишидир. Тутамлар жойлашиши органлар вазифасига қараб турлича бўлиши мумкин. Шаклланган зич бириктирувчи тўқима пайлар ва бойламларда, фиброз мембрана (пластинка) ва пластинкасимон бириктирувчи тўқималарда учрайди.

Пайлар. Одамда ва сутэмизувчи ҳайвонларда таянч ва ҳаракат органларига кирувчи пайларда коллаген толачалар тутамлари бир-бирига нисбатан зич, параллел жойлашган (38-расм). Уларнинг бундай жойлашиши мускулларнинг қисқариши ва ёзилишига мувофиқ келади. Толачалар ва тутамлар орасида тўқима ҳужайраларидан фиброцитлар учрайди. Фиброцитлар узунчоқ шаклда бўлиб, пластинкасимон учлари билан бир нечта толачалардан ташкил топган бойламнинг атрофидан ўраб олиб, бирламчи тутам ҳосил қилади. Бу фиброцитлар пай ҳужайралари ҳам дейилади. Бир нечта бирламчи бойламлар йиғиндисининг атрофидан сийрак бириктирувчи тўқима ўраб олиб, иккиламчи тутам ҳосил қилади. Иккинламчи тутамни ўраб турган сийрак бириктирувчи тўқима эндотеноний ҳам дейилади.

Бир нечта иккиламчи тутам йиғиндиси атрофидан бир оз зичроқ бириктирувчи тўқима ўраб олган бўлиб, улар учламчи тутам ҳосил қилади. Шундай йўл билан тўртламчи тутам ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Пайларнинг устки қаватини ўраб турадиган бириктирувчи тўқима перитеноний деб юретилади. Эндотеноний ва перитенонийлар орқали қон томирлар билан пайларни иннервация қиладиган нерв толлари ўтади.

Бойламлар. Шаклланган зич бириктирувчи тўқималардан яна бири бойлам тўқималардир. Улар ҳам бойламларнинг бўйига параллел жойлашган бўлиб, эластик толачалар тўридан ҳамда мембраналардан ташкил топган. Бойлам тўқималари пай тўқималаридан кўп фарқ қилмаса-да, аммо уларда фибробластлар қаторининг камбиал ҳужайралари жойлашган органларига қараб фарқланиб турмайди. Шундай бўлса ҳам ҳайвонларнинг елинидаги ёки овоз бойламларидаги тўқималар эластик толачаларнинг ўзига хос механик вазифаси билан ажралиб туради. Масалан, пайларда асосий ва механик вазифа коллаген толачаларга юкланган бўлса, буларда эластик толачаларга юкланган. Бундаги эластик толачалар коллаген толачалар сингари ўта

пишиқ бўлмасада, аммо эгилувчанлиги, чўзилувчанлиги ва эластиклиги билан устунлик қилади. Уларнинг бир-бирининг устига чиқиб кетадиган суяктарни (бўғимларда) бириктириб туриш вазифаси ҳам шундандир.



38-расм. Шаклланган зич бириктирувчи тўқима. Пайнинг гистологик тузилиши. Гематоксилин-эозин билан бўялган (80 марта кат.):

I — ҳўндаланг кесими: 1 — коллаген толачалар тутами; 2 — фиброцитлар; 3 — иккиламчи толачалар тутамини бир-биридан ажратиб турувчи сийрак бириктирувчи тўқима; 4 — учламчи толачалар тўпламини ажратиб турувчи ташқи бириктирувчи тўқима; II — узунасига кесими: 1 — коллаген толачалар; 2 — фиброцитлар (пай ҳужайралари); 3 — иккиламчи толачалар тутами орасида жойлашган сийрак бириктирувчи тўқима (И. В. Алмазов ва бошқалар).

Фиброз мембрана (пластинка)га фасция, апоневрозлар, диафрагманинг пайли қисмлари, ички органлар капсулалари,

тоғай ва суяк устки пардаси, мояк ва тухумдоннинг оқсил пардаси киради. Бу тўқимада коллаген тутамлардан ташқари, эластик толачалардан ташкил топган тутамлар ҳам учрайди. Фиброз мембранадagi коллаген тутамлар айтарли чўзилиш хусусиятига эга эмас. Толалар бир-бирига нисбатан параллел жойлашган бир неча қават ҳосил қилади. Улар қисман тўлқинсимон ҳолда жойлашган. Тутам толалари айрим органларда қийшиқ ҳолда жойлашиб, бир тутамдан иккинчи тутамга ўтиб туриши мумкин. Шунинг учун уларни бир-биридан ажратиш қийин. Толалар ва тутамларнинг оралиғида фибробласт ва кўпроқ фиброцит ҳужайралар жойлашади. Эластик толачалардан ташкил топган тутамлар суяк устки пардасида, тухумдон ва уруғдоннинг оқ пардасида бўғимлар капсуласида учрайди. Кўп органларда фиброз мембраналар юқори ва пастки қаватдаги тутамларга бевосита ўтиб қўшилиб кетиши мумкин.

Пластинкасимон бириктирувчи тўқима фиброз мембрананинг бир тури бўлиб, айрим ички органлар деворида ёки уларнинг устки қопламида учрайди. Нерв ўзини қоплаб турувчи тўрсимон парда (нериневрит)да ёки уруғдоннинг эгри-бугри каналчалари деворидаги зич бириктирувчи тўқима таркибида бўлади.

Пластинкасимон бириктирувчи тўқимани микроскопда кўрилганда кўпроқ узунасига, айрим органларда кўндаланг ёки тартибсиз жойлашган коллаген толачалардан ташкил топганлиги, улар орасида ўсимтали фибробласт ҳужайралар борлиги кўзга ташланади. Бундан ташқари, пластинкалар ўртасида макрофаглар ҳам учрайди. Айрим органларда толалар оралиғида оралиқ модда ва силлиқ мускул ҳужайралари ҳам учраши мумкин.

Эластик бириктирувчи тўқима одамда ва сутэмизувчиларда асосан бўйин ва овоз боғламларида учрайди. Бу тўқималарнинг микроскопик тузилиши коллаген толачалардан ташкил топган зич бириктирувчи тўқимага ўхшаган бўлади. Асосий фарқи структура элементларининг асосини бир-бирига параллел ҳолда жойлашган эластик толалар ташкил этади. Эластик толаларнинг атрофини ғовак бириктирувчи тўқима ўраб, уларни бир-биридан ажратиб туради. Ораларида айрим коллаген толалар ҳам учраши мумкин. Боғламчалар ҳосил қилиб тузилиш эластик бириктирувчи тўқимада учрамайди. Эластик толалар орасида фиброцит ҳужайралар жойлашади. Тўқиманинг кўндаланг кесимида эластик толалар баъзан йирик-майда гуруҳлар ҳосил қилиб жойлашгани кўринади. Улар орасида эса сийрак бириктирувчи тўқима кўринади. Тўқимада эластик толалар кўп бўлганлиги сабабли сариқ рангга бўялиб кўринади. Тўқималарнинг асосий вазифаси учрайдиган органларнинг эластик ҳолатини таъминлашдан иборат. Асосан доимий ҳаракатда бўлиб турадиган органлар деворида учрайди. Масалан, йирик артерия деворида, аорта, ўпка артерияларида ва ҳоказо. Бу ерда асосан

тўрсимон дарчалар ҳосил қилиб тузилган бўлади, бундай қават органларнинг катта ёки кичиклигига ва улардаги босимнинг кучига қараб бир неча мембраналарни ташкил этиши мумкин. Мембраналар орасида силлиқ мускул ҳужайралари ва мукоид моддалар учрайди.

Ретикуляр тўқима бириктирувчи тўқималар қаторига кириб, тўрсимон тузилишга эга. Асосан ретикула ҳужайра ва ретикула

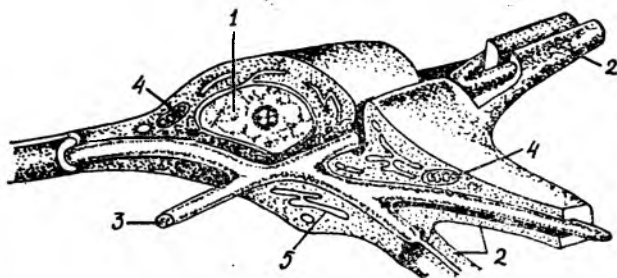


39-рasm. Мушук ичак тутқичи лимфа тугунидagi ретикуляр бириктирувчи тўқима:

1 — ретикуляр тодалар; 2 — ретикуляр ҳужайра ядроси.

толачаларидан ташкил топган (39-рasm). Ҳужайралари толачалари билан бириккан ҳолда бўлиб (40-рasm), тодалар тарғибсиз йўналишдаги органлар асосини ташкил этади. Қизил илиқ ва лимфа тугунларида ҳамда ичакнинг шиллиқ қаватида, буйракда ва бошқа органларда ретикуляр тола асосини қоллаген микрофибриллалар ташкил этган бўлиб, устини мураккаб углевод моддалар қоплаб туради. Шунинг учун бу толача осмий кислотани ўзига яхши сингдиради.

Ретикуляр тўқима организмда муҳим вазифаларни бажаради. Қон ҳосил қи-



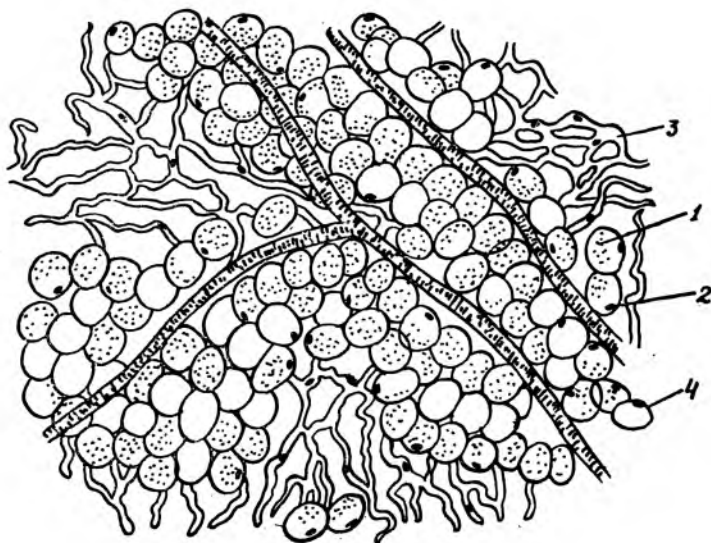
40-рasm. Ретикула толаси ва ҳужайрасининг ўзаро боғланиши:

1 — ретикула ҳужайра ядроси; 2 — ретикула ҳужайрасининг цитоплазматик ўсимтаси; 3 — ретикула толача; 4 — митохондрий; 5 — эндоплазматик тўр (Сем ва Кларкдан).

лувчи органларда қоннинг шаклли элементларини яратади. Ретикуляр тўқима бор жойдан ўтаётган қон ва лимфа томирларида учрайдиган организм учун ёт бўлган оқсилларни ва

микробларни тутиб, яъни макрофагларга айланиб фагоцитоз қилиш ва уларга қарши антитела ишлаб чиқариш хусусиятига эга. Одатда, ретикуляр тўқима таркибида (лимфа тугуни мисолида кўрсак) лимфоцитлар кўп бўлганлиги туфайли ретикуляр тола ва ҳужайра яхши кўринмайди. Шунинг учун кесмада лимфоцитлар йўқ ёки кам жойларни топиб, катта объективда кузатиш мумкин.

Ёғ тўқимаси ҳайвонлар организмида учрайдиган бириктирувчи тўқима қаторига киради. Ёғ тўқимаси ҳужайра ва унинг цитоплазмасининг ёғ киритмаларидан иборат (41-расм). У



41-расм. Ёғ тўқимаси (чарвидан тайёрланган, 200 марта кат.):

1 — ёғ ҳужайралари; 2 — ёғ ҳужайраларининг ядроси; 3 — ёғ ҳужайраларининг цитоплазмаси; 4 — чарви тутқичи (И. О. Алмазов ва бошқалар).

парчаланганда (ёнганда) кўплаб энергия ҳосил бўлади. Ёғ организмда фақат энергия манбаи бўлиб қолмай, балки ундан сув ҳам ажраб чиқади. Демак, ёғ тўқимаси организм учун фақат озиқ ва энергия манбаи ҳисобланмай, сув манбаи ҳам ҳисобланар экан. Организмда сув етишмаса, унинг эриши тезлашади. Ёғнинг таркиби атроф-муҳитга ва истеъмол қилинадиган овқатга боғлиқ. Эчки ва чўчқалардан ташқари, деярли ҳамма ҳайвонларнинг ёғ тўқимаси таркибида каратиноид пигменти бўлиб, ёғга сариқ ранг бериб туради. Организм қариши билан унинг сарғайиши кучайиб боради. Умurtқали ҳайвонларда икки хил — оқ ва қўнғир ранг ёғ тўқима бўлади.

Оқ ёғ тери остида, қорин деворида ва думба ҳамда чарвида кўп йиғилади. Ёғ томчилари сийрак бириктирувчи тўқима орасидаги ҳужайраларда тўплана бошлайди. Бошқа тўқима ҳужай-

раларини суриб четлатиб қўяди. Бу тўқима орасида коллаген, эластик толачалар ва қон томирлар бор. Оқ ёғнинг миқдори истеъмол қилинадиган овқат таркибига боғлиқ. Кам овқат қабул қилинганида, яъни одам очкиб юрганида ёғ эриб, ҳужайра яна дастлабки ҳолига қайтади.

Қўнғир ёғ тўқима ёш болаларда ва қишда узоқ вақт уйқуга кетувчи айрим умуртқали ҳайвонларда учрайди. Буларда ёғ бўйин қисмида, умуртқа поғонаси бўйлаб ва кураклар ўртасида учрайди. Тузилиши жиҳатидан майда ёғ ҳужайраларидан ташкил топган. Бу билан у без ҳужайраларига ўхшайди. Ҳар бир ҳужайра капилляр томирлар тўри билан ўралиб туради. Организмда моддалар алмашинувида актив иштирок этади. Оқ ёғга нисбатан 20 марта кўп энергия беради. Бу ёғ тўқима қушларда ҳам топилган.

Тоғай тўқимаси

Тоғай тўқимаси морфологик тузилишига, ривожланиши ва вазифасига кўра бошқа тўқималардан тубдан фарқ қилади. У бириктирувчи тўқималар қаторига киради ва улар билан биргаликда ўрганилади. Бунга сабаб, тоғай организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида бириктирувчи тўқималар ҳосил бўладиган эмбрионал тўқимадан, яъни мезенхима ҳужайраларидан тарқалади, яъни организмнинг дастлабки онтогенез ривожланиши даврида скелет суяқларининг аксарияти ўрнида олдин тоғай тўқимаси пайдо бўлиб, сўнг улар суяк тўқимага айланади.

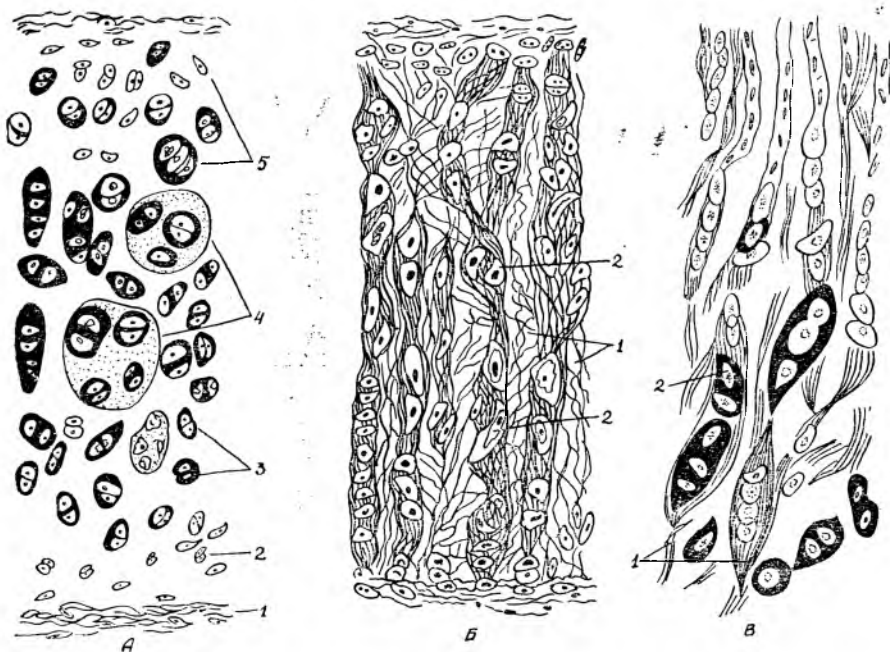
Тоғай организмда таянч, механик ва бириктирувчи вазифани бажаради. Одамда ва сутемизувчи ҳайвонларда етук ва юксак даражада табақаланган бўлади. Тузилиши жиҳатидан қаттиқ тўқималар қаторига киради. Қаттиқлиги жиҳатидан эса скелет суяқларидан кейин иккинчи ўринда туради. Шунинг учун тоғай тўқима таркибида қон томирлари ва нерв толалари каби бошқа тўқималар учрамайди.

Тоғайда моддалар алмашинуви унинг устини ўраб турган тоғай устки пардаси орқали содир бўлади. Нерв толалари билан таъминланиши ва иннервацияси ҳам шу парда орқали амалга ошади.

Тоғай гидратив тўқималар қаторига киради, таркибининг 80% сув, 15% органик моддалар ва 5% минерал тузлардан ташкил топган. Органик моддаларнинг асосини оқсиллар, мукополисахаридлар ва липидлар ташкил этади. Тўқимада учрайдиган оқсиллар асосини эса фибрилляр оқсиллар, яъни коллаген ва эластик ҳамда мукополисахаридлар билан бириккан ҳолда учрайдиган нофибрилляр оқсиллар — хондронин сульфатлар, кератосульфат ва сиалит кислота ташкил этади. Хондромукопротеин ва хондромукоид тоғай тўқиманинг асосий моддаси сифатида кўплаб учрайди.

Тоғай тўқимаси ҳам бошқа бириктирувчи тўқималарга ўхшаб, тўқима ҳужайралари ва оралиқ моддадан ташкил топ-

ган. Ҳужайралар таркибига шакли юмалоқ ёки овалсимон тоғай ҳужайралари (хондроцитлар) ва тўқиманинг ривожланиши ҳамда регенерациясини таъминловчи хондриобласт ҳужайралари кирази. Ҳужайра оралиқларини эса оралиқ модда тўлдириб туради. Оралиқ модда бошқа тўқималардагига нисбатан бу ерда кўпроқ бўлади ва таянч ҳамда механик вазифаларни бажаради. Вазифаси ва морфологик тузилишига кўра уч хил тоғай тўқимаси учрайди; гиалин, эластик ва толадор тоғай тўқималар (42-расм). Ҳужайра ва оралиқ моддаларни қуйидагича классификация қилиш мумкин.



42-расм. Тоғай тўқимаси: А — гиалин тоғай; кекирдакдан тайёрланган. Гематоксиллин-эозин билан бўялган (200 марта кат.); В — эластик тоғай; умуртқалараро дисктдан тайёрланган. Гематоксиллин-эозин билан бўялган (200 марта кат.); С — тоғайли тоғай; кўккарандан тайёрланган. Гематоксиллин-эозин билан бўялган (200 марта кат.): 1 — тоғай уст пардаси; 2 — ёш тоғай ҳужайралари зонаси; 3 — тоғай ҳужайралари; 4 — изоген гуруҳлар; 5 — ҳужайралараро модда.

А — гиалин тоғай; кекирдакдан тайёрланган. Гематоксиллин-эозин билан бўялган (200 марта кат.): 1 — тоғай уст пардаси; 2 — ёш тоғай ҳужайралари зонаси; 3 — тоғай ҳужайралари; 4 — изоген гуруҳлар; 5 — ҳужайралараро модда. В — эластик тоғай; умуртқалараро дисктдан тайёрланган. Гематоксиллин-эозин билан бўялган (200 марта кат.): 1 — эластик толадча; 2 — тоғай ҳужайралари. В — толадли тоғай, умуртқалараро дисктдан тайёрланган. Гематоксиллин-эозин билан бўялган (200 марта кат.): 1 — коллаген толадчалар; 2 — тоғай ҳужайралари.

Тоғай тўқимаси ҳужайралари. Тоғай тўқимаси ҳужайралари тузилиши ва вазифасига кўра хондроцит ва хондробластларга бўлинади.

Хондроцит тоғай тўқимасининг асосий қисмини ташкил этади. Одатда, юмалоқ ёки овалсимон шаклда бўлиб, ташқи юзаси нотекис, ҳужайра юзасида микроворсиналарга ўхшаш ўсимта-

лар бор. Ҳар бир тоғай ҳужайраси ёки бир нечта ҳужайрадан ташкил топган бир гуруҳ ҳужайралар тўқиманинг оралиқ моддасида ҳосил бўлган бўшлиқларда жойлашади. Тоғай ҳужайраларининг битта бўшлиқда ҳосил қилган гуруҳи *изоген гуруҳ* дейилади. Одатда, бундай гуруҳлар битта ҳужайранинг кўпайиши натижасида ҳосил бўлади. Ҳар бир тоғай ҳужайрасида биттадан, айримларида иккитадан ядро бўлиб, бу ядролар ичида бўёқларга яхши бўяладиган битта ёки иккита ядроча бўлади.

Электрон микроскопда ҳужайра цитоплазмасида митохондрий, донатор эндоплазматик тўр за яхши ривожланган Гольжи комплексини кўрамиз. Ёш тоғай ҳужайраларида митохондрийларнинг сони одатда кўп бўлади, бошқа органоидларнинг шакли ҳам аниқ кўринади. Ҳужайралар қариб боргани сари митохондрийларнинг сони камайиб, органоидларнинг шакли кўринмайдиган бўлиб боради. Ҳужайраларда содир бўладиган бундай жараён *регрессив ўзгариш* дейилади. Бунинг оқибатида ҳужайранинг физиологик вазифаси ҳам анча пасаяди. Тоғай ҳужайраларининг химиявий тузилишини тадқиқ қилиш унинг таркибида гликогенлар, липидлар, ферментлар, яъни ишқорий фосфатаза, липаза ва оксидаза ферментлари борлигини кўрсатади.

Хондробласт кам табақаланган ёш ҳужайра бўлиб, шакли ясси, ўртасида битта ядроси бор. Тоғайнинг устки пардасига яқин жойларда кўп учрайди. Хондробласт доим кўпайиб туриш хусусиятига эга. Кўпайиши натижасида янги тоғай ҳужайралари—хондроцитлар ҳосил бўлади. Натижада тоғай периферик қисмига қараб ўсади. Тоғайнинг бундай ўсишига *периферик (опозицион) ўсиш* дейилади. Хондробластларнинг иккинчи хусусияти ҳужайралараро модда — коллаген ҳосил бўлишида актив иштирок этишидир. Коллаген ҳужайралараро модда бўлиб, унинг таркибида тропоколлаген, эластин ва тоғайнинг асосий моддаси учрайди. Хондробласт цитоплазмасида РНК кўп, ҳужайра органоидлари ҳам яхши ривожланган.

Тоғай тўқиманинг ҳужайралараро моддаси. Тоғай тўқиманинг ҳужайралараро моддаси коллаген (хондрин) ва камроқ учрайдиган эластик толалардан ҳамда асосий аморф моддадан ташкил топган. Хондрин толачалари химиявий тузилишига кўра бириктирувчи тўқима таркибида учрайдиган коллаген толачаларга ўхшайди. Микроскопда оддий нур ёрдамида кўринмайди, уни кўриш учун трипсин, барийли сув билан имирегнация қилиш керак. Шунда толачаларнинг тўрсимон шаклда жойлашганлиги яхши кўринади.

Тоғай тўқимасининг асосий аморф моддаси протеин ва углеводдан ташкил топган. Улар бир-бири билан мустаҳкам бирикши натижасида тоғайнинг асосий моддаси—хондрамукоид бирикмаси ҳосил бўлади, яъни бунда хондроитин сульфат кислота оқсил билан бирикади. Гистологик препаратларда хондронинг сульфат кислота асосий бўёқларга базофил, яъни

тўқ бўялади. Коллаген толачалар оксифил, яъни анча оч бўялади.

Тоғай тўқимаси таркибида толачалар ва хондромукоид мода нотекис жойлашганлиги учун бўялиши ҳам турлича бўлади. Тоғай ҳужайралари ва изоген гуруҳларининг атрофида хондромукоид кўп бўлиб, тўқиманинг бошқа жойларига нисбатан бўёқларга базофил, яъни тўқ бўялади. Хондромукоид моддаларнинг тўқимада нотекис жойлашиши ёши ўтган организмда рўй-рост кўзга ташланиб туради. Бундай жараён натижасида тўқима пишиқлигини йўқотади. Кейинчалик унинг ички қисмларида, яъни озиқ модда етиб бориши қийин жойларда кальций тузлари йиғилиб, тўқимани янада мўрт, синувчан қилиб қўяди. Бу тўқима эластиклигини йўқотди, деган сўздир.

Юқорида айтилганлардан кўриниб турибдики, тоғай тўқималари таркибий таркибий тузилиши билан ажралиб туради. Худди шунинг учун ҳам тоғай тўқимаси гиалин тоғай тўқима, эластик тоғай тўқима, толалп тоғай тўқималарга бўлинади. Уларнинг учаласи ҳам микроскопик ва ультрамикроскопик тузилишга кўра бир типдаги ҳужайралардир. Бироқ ҳужайралараро моддалари бир-биридан фарқ қилувчи ўзига хос хоссаларга эга. Уларнинг ана шу хусусияти тоғайларни бўлиб ўрганишни тақозо этади.

Гиалин (ялтироқ) тоғай тўқима. Гиалин тоғай организмда учрайдиган тоғайларнинг асосий қисмини ташкил этади. Гиалин тоғай нафас олиш системасининг ҳаво ўтайдиган найсимон қисми билан эмбрион скелетининг кўпгина қисмини ташкил этади. Бундан ташқари, қовурғаларнинг тўш суяги билан бирикадиган жойда, узун найсимон суякларнинг эпифиз ва диафиз қисмлари туташадиган жойларда (метаэпифизар тоғай), скелет суякларининг бўғим юзларида учрайди. Бўялмаган тоғай тўқима ялтироқ, оч пушти бўлиб, ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан иборат юпқа парда, яъни тоғай устки пардаси (перихондрий) билан ўралган. Бу парда асосан узунчоқ шаклдаги тоғай ҳужайраси — фибробласт ва коллаген толаалардан ташкил топган тутамлардан тузилган. Буларнинг орасида қон томирлар билан нерв толалари тарқалган. Тоғай устки пардаси аста-секин тоғай устки қатламларига қўшилиб кетади. Шу зонада учрайдиган тоғай ҳужайралари — хондробластлар, одатда, биттадан бўлиб, улар устидан ҳужайра оралиқ моддаси капсулага ўхшаб ўралиб туради.

Хондробластларнинг бўлиниши натижасида ҳосил бўлган ёш хондроцитлар аста-секин ажралиб чиқиб, тоғай тўқима ҳужайрасига — хондроцитга айланади. Тоғай пардасининг остида эса асосан дуксимон ёш хондроцитлар бўлади. Тўқиманинг ички қаватларида хондроцитлар овалсимон ёки ғовак бўлади.

Айрим хондробластларнинг бўлиниши натижасида ҳосил бўлган ҳужайралар бир-биридан узоқлашиб кетмай битта капсула ичида қолиб, ҳужайра гуруҳини ҳосил қилади. Бундай

гуруҳга *изоген гуруҳ* дейилади. Буни юқорида эслатиб ўтган эдик.

Тўқима ичидаги айрим хондроцитлар ҳам кўпайиш хусусиятига эга. Ана шундай кўпайиш хусусиятига эга бўлган ҳужайра I тип хондроцитлар дейилади. Демак, маълум бўлишича, тоғай тўқимада икки хил ўсиш жараёни кечади. Биринчи тоғай устки пардасидаги хондробластларнинг кўпайиши натижасида (оппозицион) ўсиш содир бўлса, иккинчиси тўқима ичидаги I тип хондроцитларнинг ўсишидир. Бунга *интерстиционал ўсиш* дейилади. Ҳужайра оралиқ моддаси етарли даражада қаттиқ бўлгани учун бўлинган ҳужайралар бир-биридан узоқлашиб кета олмайди. Шу сабабли ҳам тоғай тўқимада изоген гуруҳлар кўп учрайди. Организм қариган сари улар сони кўпайиб боради.

Изоген гуруҳда 3—10 тагача хондроцит учраши мумкин. Ҳар бир гуруҳ ҳужайралараро модда бўшлиқларида алоҳида-алоҳида жойлашади. Ҳужайралар жойлашган бўшлиқларни ўраб турган ҳужайралараро модда анча зич жойлашган бўлиб, бўёқларга тўқ бўялади. Шу жиҳати билан зич жойлашмаган қисмларидан ажралиб туради. Бунга *ҳужайра капсуласи* ҳам дейилади. Бу ўринда шунини эслатиб ўтиш лозимки, капсула термини ноўрин ишлатилади, чунки капсула дейилганда, одатда, қаттиқ, ўзига хос мустақил структура тушунилади. Бу ерда эса «капсула» зич жойлашган ҳужайралараро моддалар йиғиндисидан ташкил топган.

Тўқима фиксация қилинганда, одатда, хондроцитлар зичлашиб, капсула деворидан қисман қочган бўлади. Капсула деворини ўраб турувчи тўқ бўялган ҳужайралараро модда юқори даражада концентрланган мукополисахаридлардан иборат. Микроскопда кичик объектив орқали қаралганда ҳужайра капсуласи овалсимон ёки юмалоқ шарчаларга ўхшаб кўринади. Шунинг учун улар *хондрин шарчалари* ҳам дейилади. Ҳар бир шарча бир-биридан маълум масофада жойлашади. Организм қариган сари мана шу масофа узоқлашиб боради.

Хондрин шарчаларининг атрофидаги тўқ бўялган ҳужайралараро модда *территориал модда* дейилади. Шарчалараро масофада жойлашган ҳужайралараро модда *интертриториал модда* дейилади. Интертриториал модда очроқ бўялган бўлиб, таркибида хондрамукоид, яъни тоғайнинг асосий моддаси кам учрайди. Аксинча, альбумид ва коллаген (хондрин) эса кўп бўлади.

Гиалин тоғай ҳужайралараро моддаси асосан коллаген толадан ва камроқ эластик тола билан асосий аморф моддадан ташкил топган. Толачалар коллаген таркибида учрайдиган II тип молекулалардан ташкил топган. Бундай модда суяк ва зич бириктирувчи тўқима ҳамда эластик тўқима оқсилида учрайди.

Тоғайнинг асосий аморф моддаси юқори молекулали полианни, галактозамингликол, гликозамингликал, хондросульфат, кератосульфат, гиалуронат ва снадат кислота, гепариндан ташкил топган. Булар оқсиллар билан бирикшиши натижасида ҳосил бўлган протеогликаннинг молекуляр структураси тоғайни эгилувчан қилиб туради. Шунинг айтиб ўтиш керакки, тоғайнинг эгилувчанлик хусусияти асосан ҳужайралараро модданинг тузилишига ҳам боғлиқ. Тоғай тўқиманинг айрим моддалар (пепсин, барийли сув ва калий перманганат эритмаси) ёрдамида таъсир кўрсатиши натижасида тоғайнинг асосий аморф моддаси эриб, хондромукоид билан ёпишиб турган коллаген толачалар кўринадиган бўлиб қолади. Организм қарши билан ҳужайралараро оралиқ моддасида кальций тузлари йиғилиб бориб, тоғай мўртлашади ва синувчан бўлиб қолади.

Эластик тоғай тўқима бошқа тоғайларга нисбатан кам тарқалган, лекин организм учун муҳим бўлган органларда учрайди, айримларининг эса скелетини ҳосил қилади. Сутэмизувчи ҳайвонларда эластик тоғай қулоқ супраси ҳамда кекирданинг чўмичсимон ва нўхатсимон тоғай пластинкаларини ташкил этади. Шу билан бирга ташқи қулоқ йўли, қулоқ найи ва эшитиш найининг скелети қурилишида материал бўлиб хизмат қилади. Янги фиксация қилинган эластик тоғай сарғиш бўлади.

Гистологик тузилишига кўра у гиалин тоғайга ўхшайди. Ташқи томонидан тоғай устки парда билан қопланган. Табақаланган ёш тоғай ҳужайралар, хондрацитлар юқоридаги тоғайга ўхшаб ҳужайра капсулаларида биттадан ёки бир нечтадан гуруҳ ҳосил қилиб жойлашади.

Эластик тоғайнинг бошқа тоғайлардан асосий фарқи ҳужайралараро моддасида коллаген толачалардан ташқари кўп миқдорда эластик толачалар бўлишидир. Улар тўқимани эгилувчан қилади. Тўқиманинг тоғай устки пардасига яқин жойлашган эластик толачалар ҳеч қандай чегарасиз, тўсиқсиз ҳамиша бир-бирига ўтиб туради. Эластик тоғайнинг таркибий тузилишидаги асосий фарқ бунда оқсиллар гликоген ва хондронтин-сульфатлар кам учрайди, кальций тузлари ҳеч қачон йиғилмайди. Шунинг учун ҳамма вақт эластиклик хоссасини сақлаб туради.

Толали тоғай тўқимаси умуртқа поғоналари орасидаги тоғай дисклари ҳосил қилади. Зич бириктирувчи тўқиманинг гиалин тоғайга ўтиш қисмида (пай ва боғламлар таркибида) бўлади. Соннинг юмалоқ боғламчаси ҳам толали тоғайдан ташкил топган. Толали тоғай микроскопик тузилишига кўра гиалин тоғайга ўхшайди. Уларнинг асосий фарқи шундаки, ҳужайралараро моддадаги коллаген толачалар гиалин тоғайда тўрсимон шаклда бўлса, толали тоғайда боғламчалар ҳосил қилиб жойлашади. Тоғай ҳужайралари бу ерда ҳам биттадан ёки изоген гуруҳлар ҳосил қилган ҳолда учрайди. Ҳужайра цитоплазмасида вакуолалар нисбатан кўп. Толали тоғай бирикти-

рувчи тўқимага яқинлашгани сари таркибий тузилиши ўзгариб, пайларнинг тузилишига ўхшаб боради. Тоғай тўқимаси билан бириктирувчи тўқима чегарасида овалсимон ёки юмалоқ тоғай ҳужайралари, хондроцитлар аста-секин шаклини ўзгартириб яссилашиб боради ва у ҳам бириктирувчи тўқима ҳужайраларига ўхшаб жойлашади. Тоғай тўқимасининг ҳужайралараро моддасидаги одатда кўринмайдиган коллаген толачалар бириктирувчи тўқимага яқинлашгани сари боғламчалар шаклида кўрина бошлайди.

Шундай қилиб, толали тоғай гиалин тоғай билан бириктирувчи тўқима ўртасидаги оралиқ тўқимани ташкил қилади. Бинобарин, толали тоғайларда коллаген толачаларнинг специфик, яъни узунасига ва кўндалангига жойлашган бўлиши тўқиманинг қаттиқлигини, оғир босим остида эзилмаслигини ва йиртилмаслигини таъминлайди.

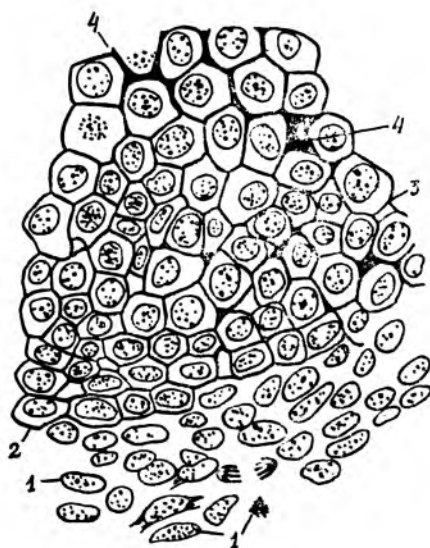
Тоғай устки пардаси — перихондрий. Тоғай устки пардаси зич бириктирувчи тўқимадан таркиб тоingan бўлиб, организмдаги тоғайлар устини қоплаб туради. Унинг таркибий қисми асосан коллаген ва эластик толачалардан ва улар орасида жойлашган дуксимон шаклдаги фибробластларга ўхшаган ҳужайралардан иборат. Микроскопик тузилиши яққол чегарага эга эмас, икки қаватдан ташкил топган: 1) ташқи (қаттиқ) атрофдаги тўқималарга бевосита туташиб кетган қават; 2) ички (юмшоқроқ) қавати. Бевосита тоғай тўқима устига ёнишиб туради, унга *хондроген қават* ҳам дейилади. Мана шу хондроген қават ҳужайралари кўпайиб тоғай тўқимани ўстиради. Тоғайдаги регенерация жараёни ҳам шу вақтда содир бўлади. Хондробласт бўлиниши натижасида хондроцитлар ҳосил бўлади. Коллаген ва эластик толачалар ҳеч қандай чегара ҳосил қилмасдан тўқиманинг ҳужайралараро моддасига қўшилиб кетади. Перихондрийда қон томирлари билан нерв тоалари кўплаб учрайди.

Тоғай тўқиманинг ривожланиши ва регенерацияси

Тоғай тўқимасининг ривожланиши ўрганилар экан, икки нарсага: тўқималарнинг эмбрионал ва постэмбрионал даврдаги ривожланишига ва ҳужайралараро моддалар билан аморф моддаларнинг ҳосил бўлиш жараёнига аҳамият бериш керак. Тоғай тўқиманинг ривожланишида иккала жараён деярли баравар кечади.

Тоғай организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида мезенхима ҳужайраларидан келиб чиқади (43-расм). Организмнинг бундай тоғай ҳосил бўладиган қисмларида мезенхима ҳужайралари аста-секин ўзгара бошлайди. Дастлаб ҳужайралар шаклини ўзгартиради, ўсимталари йўқолади, сўнг кўпаяди. Ҳосил бўлган ҳужайралар аста-секин овалсимон ёки юмалоқ шаклга айланади, бир-бирига яқинлашади, уларнинг цитоплазмасида ҳам бир йўла ўзгариш бўлади. Мезенхима тўқиманинг

шундай қисмларига *скелетоген пушлар* ёки *скелетоген тўқима* дейилади. Мезенхима ҳужайраларидан аста-секин хондробласт ҳужайралари табақаланади. Кейинги босқичларида марказда жойлашган ҳужайралар тоғай ҳужайралари шаклига киради ва улар табақаланиши натижасида хондроцитлар ҳосил бўлади. Уларнинг ораларида қоллаген оқсиллардан ташкил топган ҳужайралараро моддалари тўплана бошлайди. Натижада бошланғич перихондрал тоғай тўқимаси пайдо бўлади. Кейинчалик ёш хондроцитлар ҳужайралараро модда комплексини ташкил этувчи фибрилляр оқсил, гликозаминогликан, протогликоген моддаларни синтезлай бошлайди. Ҳужайралараро оралик модданинг ёш тоғай ҳужайраси цитоплазмасига тегиб турадиган жойида ялтироқ қават, яъни тоғай ҳужайрасининг капсуласи ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган тоғай тўқимасининг периферик қисмида эса, яъни мезенхима билан чегараланган жойида, ниҳоят икки қаватдан иборат тоғай устки пардаси ҳосил бўлади.



43-расм. Тоғай тўқимасининг мезенхимадан ривожланиши:

1 — мезенхима; 2 — тоғайнинг дастлабки ривожланиш босқичи; 3 — тоғайнинг охириги ривожланиш босқичи; 4 — ривожланаётган тоғай оралик моддаси (А. А. Максимовдан).

Тоғай устки пардасининг ички комбиал қаватида жойлашган хондроген, яъни хондробласт ҳужайраларни кўпайиб, ҳосил бўлган тоғай тўқимаси устки қаватида йиғила бошлайди. Натижада тоғай тўқимасида периферик ўсиш жараёни содир бўлади. Тоғай тўқимасининг ички қисмларида жойлашган ёш хондроцитлар митоз ва амитоз йўли билан кўпайиб, тоғайнинг ичида интерстициал ўсиш жараёни кечади, бу ўз навбатида, тоғайнинг ички массасини кўпайтиради.

Одатда, интерстициал ўсиш, организмнинг актив шаклланиши даврида ва тоғайларда кечадиган регенерация жараёнларида содир бўлади. Тоғай ривожланишининг сўнгги даврларида тўқима ўртасида, яъни орасида жойлашган ҳужайраларда қон томирлар узоқлашган сари моддалар алмашинуви жараёни сусая боради. Бу даврда ҳужайралар диффузия йўли билан тўқимага тарқалаётган озиқ моддалар билан озиқланиб туради. Натижада бу ҳужайраларда кўнайиш хусусияти аста-секин сўниб, улар дистрофияга учрайди.

Айрим вақтларда ўз вазифасини ўтаб бўлган ҳужайралар ўрнига суяк тўқимаси ҳосил бўлади. Тоғай тўқимасининг суяк тўқимасига айланиши жараёнида кўп ядроли остиокласт (хондрокласт — суяк майдаловчи) ҳужайралар актив иштирок этади. Бу ҳужайралар ўздан ҳужайралараро моддани эритиб юборадиган ва суяк тўқимаси ҳосил бўлишини таъминлайдиган ферментлар ишлаб чиқаради.

Тоғай тўқимасининг регенерацияси жараёнида тоғай устки пардасининг комбиал ҳужайралари билан тўқима ичидаги ёш хондрокитлар актив иштирок этади.

Суяк тўқимаси

Суяк тўқимаси таркибида оҳакланган ҳужайралараро моддалар тутадиган бириктирувчи тўқима бўлиб, суяк скелетининг асосий структура компоненти ҳисобланади. У механик вазифаларига кўра бошқа бириктирувчи тўқималардан фарқ қилади, яъни умуртқали ҳайвонлар (одам) скелетини ташкил этади, гавда тузилишини шакллантиради, ҳаракат функцияларини юзага чиқаради (чунки уларга кўндаланг йўлли мускуллар бириккан бўлади). Химиявий-биологик жиҳатдан эса суяк тўқимаси организмда минерал моддалар алмашинуви балансини таъминлаб туради ва ҳоказо. Унинг ҳужайралараро моддалари таркибида кўп миқдорда кальций тузлари ва фтор elementi бор. Организмдаги кальций тузининг 97% суяк тўқимада учрайди.

Тирик организмнинг суяк тўқимасида минерал элементларнинг миқдори доим ўзгариб туради. Бундай ўзгаришларга, одатда, биринчидан, организм ёшининг улғайиб бориши, кундалик қабул қилинадиган овқат таркиби, иккинчидан, нерв системасининг ички секреция безларининг унга кўрсатадиган таъсири сабаб бўлади. Суяк тўқимаси ҳам бошқа бириктирувчи тўқималарга ўхшаб асосан суяк ҳужайраларидан ва ҳужайралараро моддалардан таркиб топган.

Суяк тўқимасининг ҳужайралари. Демак, суяк тўқимаси ҳужайралари бажарадиган физиологик вазифаси ва морфологик тузилишига кўра учга бўлинади: остиобласт, остиоцит ва остиокласт ҳужайралар.

1. **Остиобласт ҳужайралар** кам табақаланган битта ядроли суяк ҳосил қилувчи ҳужайра бўлиб, суяк тўқимаси ҳужайралараро моддаси билан асосий модда учун керакли моддаларни синтез қилиб беради. Остиобласт ҳужайралар табақаланган суяк тўқимасида, унинг синган ёки тикланаётган жойларида кўп учрайди. Барча скелет суякларни устини қоплаб турувчи суяк устки пардаси таркибида доимо бўлади. Шакли кубсимон ёки бурчаксимон. Цитоплазмасининг периферик қисмида юмалоқ ёки овалсимон ядроси бўлади. Ҳар бир ҳужайра ядросида битта ёки бир нечта ядроча бўлади. Электрон микроскопда кўрилганда таркибидаги органоллардан митохондрий, эндоплазматик

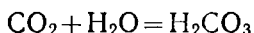
тўр ва Гольжи комплекси яхши кўриниб туради. Бундан ташқари, цитоплазма қисмида кўплаб РНК ва юқори активликка эга бўлган ишқорий фосфатаза учрайди. Булар тўқимада минерал тузлар алмашинувида иштирок этади. Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида остеобласт ҳужайралар мезенхима ҳужайраларидан ҳосил бўлиб, сўнг эмбрион скелетининг ривожланишида актив иштирок этади. Шу билан бирга тўқимада содир бўладиган физиологик ва репаратив регенерация жараёнларини ҳам таъминлайди. Остеобласт ҳужайралар аста-секин остеоцитларга айланиши ҳам мумкин.

2. *Остеоцитлар* етилган, юқори даражада табақаланган, суяк тўқимасининг асосини ташкил этувчи ҳужайралар жумласидандир. Атрофи ҳужайралараро модда билан ўралган. Ҳар бир ҳужайра ҳужайралараро моддада ҳосил бўлган бўшлиқларда жойлашган. Остеоцитлар яссилашган юмалоқ ёки овалсимон шаклда бўлиб, атрофидан каналчасимон бир нечта ўсимта чиқарган. Ёнма-ён жойлашган ҳужайра ўсимталари бир-бири билан туташган бўлиб, тўқимага тўрсимон шакл беради. Ҳужайра ўсимталари ҳужайралараро моддада жойлашган бўлиб, шу йўл орқали тўқиманинг ички қисмига озиқ модда жиради. Ишдан чиққан ёки қариган тўқима каналчаларида озиқ моддалар кўринмайди. Остеоцитлар жойлашган бўшлиқларнинг деворидаги ҳужайралараро модда таркибида, одатда, тузлар йиғилмайди. Эски адабиётларда тоғай ҳужайраларининг капсуласига ўхшатиб, уни ҳам суяк ҳужайрасининг капсуласи деб аташган ва ўзига хос мустаҳкам тузилишга эга бўлган деб тушунишган. Лекин электрон микроскоп ёрдамида олиб борилган тадқиқот натижалари шунни кўрсатдики, ҳақиқатан ҳам капсулада минерал тузлар йиғиндиси бўлмас экан, капсула деворидаги модда, тўқиманинг бошқа қисмидаги тузларга бой моддаларга нисбатан, аксинча, юмшоқ тузилишга эга экан. Шунинг учун капсула микроскопда ялтираб кўринар экан. Остеоцитнинг очроқ бўялган цитоплазмаси марказида, одатда, битта тўқ бўялган ядро бўлади. Органоидлардан митохондрий кўп учрайди. Гольжи комплекси ҳам унча ривожланмаган. Остеоцитлар тўқима фаолиятида деярли актив иштирок этмайдиган, тўқимада стабил ҳолатда жойлашган ҳужайралардир. Айрим ёш остеоцитлар кўпайинш хусусиятига эга. Тўқиманинг ҳужайралараро моддаси таркибидаги минерал тузлар алмашинувида иштирок этади.

Остеокласт ҳужайралар тоғай ва суяк ҳужайраларини бузиш хусусиятига эга. Бошқа суяк ҳужайраларидан анча йирик (50—90 нм), нотўғри шаклда бўлиб, кўп ядролли ҳужайралар қаторига киради. Таркибида 3—10 тагача ядроси бўлиши мумкин. Ҳужайралараро моддага тегиб турган ташқи мембранасида цитоплазматик ўсимталарга ўхшаш, ингичка ичак эпителийси микроворсиналарини эслатувчи кўп миқдордаги ўсимталарга эга. Ўсимталар ичида кўп миқдорда лизосомаларга ўхшаш вакуолалар учрайди. Улар ҳужайра мембранаси орқали ташқа-

рига, яъни ҳужайралараро моддага чиқиб, уни шиддат билан эритади. Шу йўл билан остиокласт ҳужайралар тўқиманинг ривожланишини, ўсиши ва тикланишини таъминлайди.

Остиокласт ҳужайралар цитоплазмасининг маркази асосан базофил, яъни тўқ бўялади, периферик қисмлари оксифил, яъни очроқ бўялади. Ҳужайра ўсимталарининг ичидаги лизосома-ларда гидролитик ферментлар кўп. Митохондрийларнинг сони ҳам кўп. Донали эндоплазматик тўр донасиз эндоплазматик тўрға нисбатан оз. Лизосома билан вакуолалар кўп миқдорда бўлади. Остиокласт ҳужайраларнинг ҳужайралараро моддаси билан туташган жойларида майда бўшлиқлар ёки лакуналар ҳосил бўлади. Остиокласт ҳужайралар нормал физиологик ҳолатда атрофидаги ҳужайралараро моддаларга карбонат ангидрид чиқаради, у ерда карбонат ангидрид сув билан бирикиб, карбонат кислота ҳосил қилади:



Натижада кальций тузлари эриб, оралиқ модданинг органик структураси бузилади.

Кўриниб турибдики, остиокласт ҳужайралар суяк тўқимасининг эмбрионал ва постэмбрионал ривожланиши даврида ва регенерация жараёнларида ўзига хос муҳим вазифаларни бажарар экан.

Суяк тўқимасининг ҳужайралараро моддаси

Ҳужайралараро модда структура тузилишига ва таркибий компонентларига кўра тоғай тўқимасининг оралиқ моддасига деярли ўхшайди, яъни ҳужайралараро модданинг таркиби суякнинг асосий моддаси бўлган оссиомуконд толачалар ва ҳар хил анорганик тузлардан иборат. Оссеин ёки оссиоколлаген номи билан аталувчи толачалар сийрак бириктирувчи тўқима таркибидаги коллаген толачаларга ўхшайди ва суяк тўқимасининг 20—40% ни ташкил этади. Оссеомуконд ҳам тоғайнинг асосий моддаси — хондромукондга ўхшайди. Асосан, гликопротеидлардан, яъни оқсилларнинг углеводлар билан бирикишидан ҳосил бўлган ҳамда гидратланган нордон сульфатланган мукополисахаридлардан ташкил топган. Суяк тўқимаси ниҳоятда қаттиқ бўлишига қарамасдан таркибида нисбатан кўп миқдорда сув бўлади. Аниқроқ қилиб айтганда, мазкур тўқиманинг 50% ни сув, 15,7% ни ёғ, 12,45% ни органик моддалар ва 21,85% ни ҳар хил тузлар ташкил қилади. Суяк тўқимасининг қаттиқ бўлишига асосий сабаб унинг таркибида коллаген (фибрил) ва минерал тузларнинг кўплиги ҳамда улар бирикмасининг мустаҳкамлигидир. Агар тўқима таркибидаги анорганик моддалар (масалан, кальций тузи) декальцинация усулида эритиб ажратиб олинса, унда тўқиманинг гистологик тузилишини сақлаб турувчи органик бирикмаларнинг ўзигина қолади. Натижада

суяк қаттиқлик хусусиятини йўқотиб, юмшоқ тортиб қолади. Одатда суяк тўқимадан гистологик препарат тайёрлашда унинг шу хусусиятидан фойдаланилади. Чунончи, бир парча суяк бўлакчаси 5% ли сульфат кислотага 8—24 соат мобайнида солиб қўйилса, юқорида таърифланган ҳодиса рўй беради. Суяк тўқимасини куйдириш йўли билан таркибидаги органик моддалар ажратиб олиниса, у ҳолда суяк ўз шаклини сақлаб қолади, лекин мўрт бўлиб қолиб, осон майдаланиб кетади.

Тажрибалардан ҳам кўриниб турибдики, суяк тўқимасининг қаттиқлиги фақат органик ва анорганик моддаларнинг ўзаро бирикишидан юзага келар экан.

Суяк тўқимасида коллагенлашган протофибриллалар (яъни фибриллаларнинг асосини ташкил этувчи элементлар) ҳар хил йўналишда жойлашган бўлади. Масалан, улар ҳужайраларининг атрофида тартибсиз ҳолда жойлашган бўлса, атрофидаги кальций тузлари кўп жойларда эса бир-бирига нисбатан зич бўлиб параллел боғламчалар ҳосил қилиб жойлашади.

Толачаларнинг қалинлиги ёш организмда 100 Å дан 600 Å гача келади. Катта одамда уларнинг қалинлиги 1600 Å га тенг. Суяк тўқимаси минерал моддасининг қалинлиги 15—75 Å, узунлиги 1500 Å. Шакли нина учига ёки пластинкасимон заррачаларга ўхшаш гидроксипатит кристалларидан ташкил топган.

Организм ривожланиши даврида суяк тўқимасида кальций тузларининг йиғилишидан олдин тўқима фибриллалари ҳосил бўлади, улар орасига тузлар йиғилади ва бир-бири билан мустақкам бирикади.

Суяк тўқимасининг ҳужайралараро моддасида кўп миқдорда овалсимон бўшлиқлар бўлиб, уларда суяк ҳужайралари жойлашади. Бўшлиқларнинг узунлиги 22—25 мк, эни 6—14 мк, қалинлиги 4—9 мк га тенг. Бўшлиқларнинг тўқима устки пардаси олиниб, метилен кўки бплаи бўялса яхши кўринади. Бўялган препаратларда ҳужайра бўшлиқлари билан уларни бир-бири билан туташтириб турган каналчалар ҳам яхши кўринади. Суяк бўшлиқлари ва каналчаларининг деворлари бошқа қисмларига нисбатан тўқроқ бўялган асосий модда билан қопланган. Бу ерда суякнинг асосий моддаси тоғай ҳужайрасининг капсуласига ўхшаш анча зич жойлашган, уни суяк бўшлигининг капсуласи дейилади.

Коллаген толачалар ҳужайралараро модданинг қаерида ва қандай йўналишда жойлашганлигига қараб суяк тўқимаси: дағал толали суяк тўқимаси ва пластинкасимон суяк тўқимасига бўлинади.

Дағал толали суяк тўқимаси кўпроқ эмбрион скелети суякларини ташкил этади. Катта организмда эса калла суяклари чеккаларининг юзаларида, пайларнинг суякларга бирикадиган жойларида учрайди. Тубан умуртқалилардан балиқ, амфибия-

ларнинг скелет суяклари, асосан, дағал суяк тўқимасидан ташкил топган. Тўқимада толачалар йирик дағал боғламчалар ҳосил қилиб, ҳар томонлама йўналган бўлади ва оддий микроскопда ҳам яхши кўринади. Дағал суяк тўқимасининг ҳужайралараро моддасида лакуналар ҳамда майда микроскопик чуқурчалар кўп учрайди, уларда тўқима ҳужайралари — остиоцитлар жойлашган бўлади. Бундан ташқари, бириктирувчи тўқимага тўлган бўшлиқлар ҳам кўп. Суяк тўқимасининг усти-ни суяк устки пардаси ўраб туради.

Пластинкасимон суяк тўқимаси мураккаб тузилган бўлиб, скелет суяқларининг талайгина қисмини ташкил этади. Пластинкасимон суяк тўқимасининг асосий қисми суяк пластинкаларидан иборат (номининг аталнишига эътибор беринг). Суяк пластинкаси оссеин (коллаген) толалардан ва улар оралиғидаги минерал тузларга бой аморф моддадан ҳамда суяк ҳужайрасидан ташкил топган.

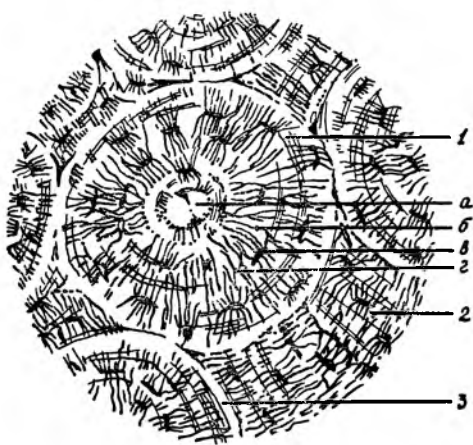
Пластинкалардаги толачалар, одатда, бир-бирига нисбатан зич параллел жойлашиб, бир томонга йўналган бўлади. Қўшни пластинкаларда эса аксинча, толачалар тескари томонга йўналган бўлиб, шу билан суякнинг тузилишидаги қаттиқликни таъминлаб туради. Ясси ва найсимон скелет суяқларининг ғовак ва зич қисмлари пластинка шаклларида ташкил топган. Пластинкасимон суяқларнинг гистологик тузилиши (найсимон суяк-

нинг диафиз қисми мисолида) катта организмларда икки хил шаклда учрайди: сийрак ва компакт (зич) суяқлар. Буларнинг иккаласи ҳам, одатда, пластинкасимон суяк тўқимасидан ташкил топган.

Пластинкасимон ғовак (ковак) суяк тўқимаси, одатда, юққа суяк пластинкаларидан ташкил топган. Пластинкалар бир-бири билан кесишиб жойлашиши натижасида ҳосил бўлган бўшлиқлар ичида қизил қўмик ва капилляр томирлар жойлашган.

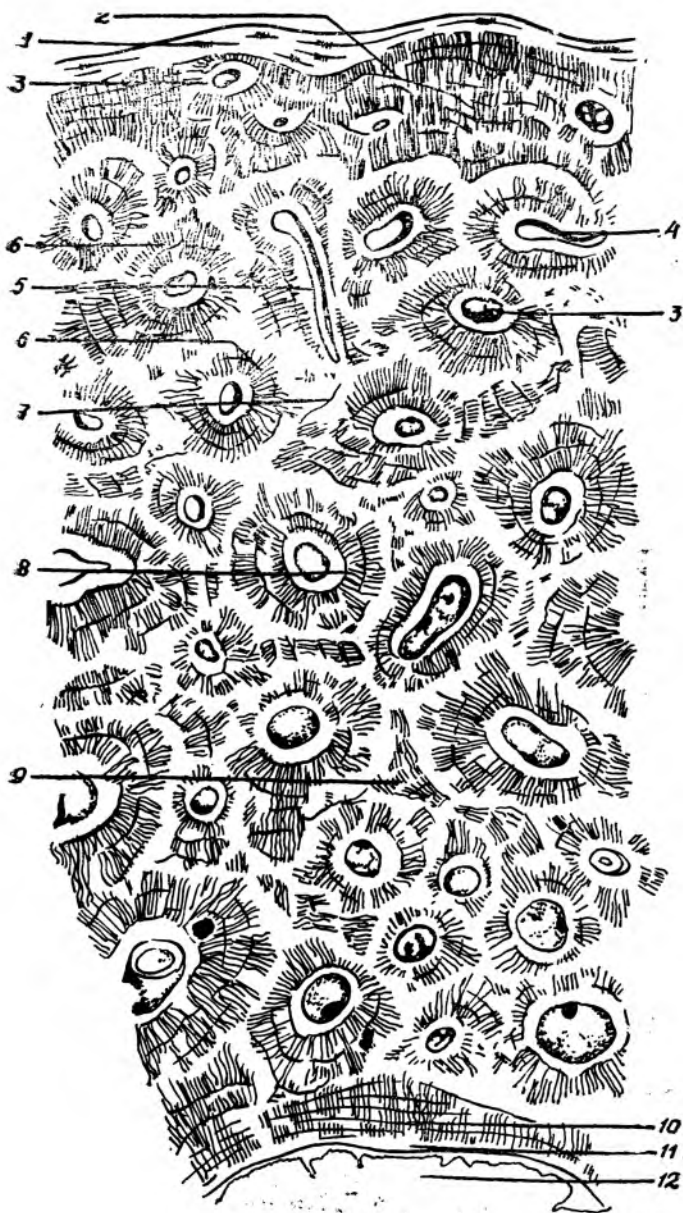
Пластинкасимон компакт (зич) суяк тўқимасида суяк пластинкалари

ниҳоятда тартибли, найсимон суяк ўқига (бўйламасига) параллел ҳолда жойлашган. Қон томирлари атрофидаги суяк плас-



44-расм. Пластинкасимон суяк тўқимасининг остион системаси. (кўндаланг кесими, 400 марта кат.):

1 — остион; а — остион канали (ичида қон томири жойлашган); б — суяк каналчалари; 2 — оралиқ пластинкалар системаси; 3 — резорбция (улаб турувчи) чизиги.



45-расм. Суяк тўқимасининг кўндаланг кесими:

1 — суяк усти пардаси (перност); 2 — ташқи умумий пластинкалар қавати; 3 — остион (Гаверсов) капали; 4 — остион каналчаларининг анастомози; 5 — тешиб ўтувчи (Фолкман) канали; 6 — остеоцит ўсимталари каналчалар билан туташган; 7 — асосий модда; 8 — суяк пластинка системаси (остион); 9 — оваллиқ пластинкалар; 10 — ички умумий пластинкалар; 11 — эндост; 12 — суяк ички бўшлиғи (И. В. Алмазов ва бошқалар).

тинкалари цилиндр шаклда жойлашган. Ҳар бир қон томир атрофида 5—15 тагача суяк пластинкалари жойлашиши мумкин. Суяк пластинкаларининг ораларида суяк ҳужайралари ётади. Битта қон томир атрофида жойлашган суяк пластинкалари комплексига *остион ёки Гаверсов системаси* дейилади (44-расм). Найсимон суяк кўндалангига кесиб кўрилганида остионлардан бир нечтаси кўзга ташланади, яъни нечта қон томир бўлса, ҳар бирининг атрофида биттадан остион кўринади. Остионлар бир-бирига нисбатан яқин жойлашган, ораларидаги бўшлиқларида оралиқ ёки қўшимча суяк пластинкалари бор. Найсимон узун суякларда суяк пластинкалари бир неча шаклда учрайди. Улар жойлашишига қараб тўртга бўлинади (45-расм):

1) ташқи умумий ёки улкан пластинкалар; 2) ўрта остион пластинкалар; 3) оралиқ ёки қўшимча пластинкалар; 4) ички умумий ёки улкан пластинкалар.

Ташқи умумий ёки улкан пластинкалар. Суяк тўқимасида учрайдиган ҳамма остион ва бошқа қисмларни ташқи томондан ўраб туради. Бир неча доирача бўлиб жойлашган, айтарли зич бўлмаган суяк пластинкаси қаватидан иборат. Юқори томондан суяк устки пардаси ички қавати билан бевосита чегараланиб, ундан тўқима ички қисмига қараб толачалар ва озик модда олиб келувчи қон томирлар каналчалари ўтади.

Ўрта остион пластинкалар асосан қон томир каналчаларининг атрофида доирача бўлиб жойлашган пластинкалардан ташкил топган, ўртасидан остион канал ўтади.

Оралиқ ёки қўшимча пластинкалар тўқимада учрайдиган барча остионлар, яъни Гаверсов системаси ораларини тўлдириб туради.

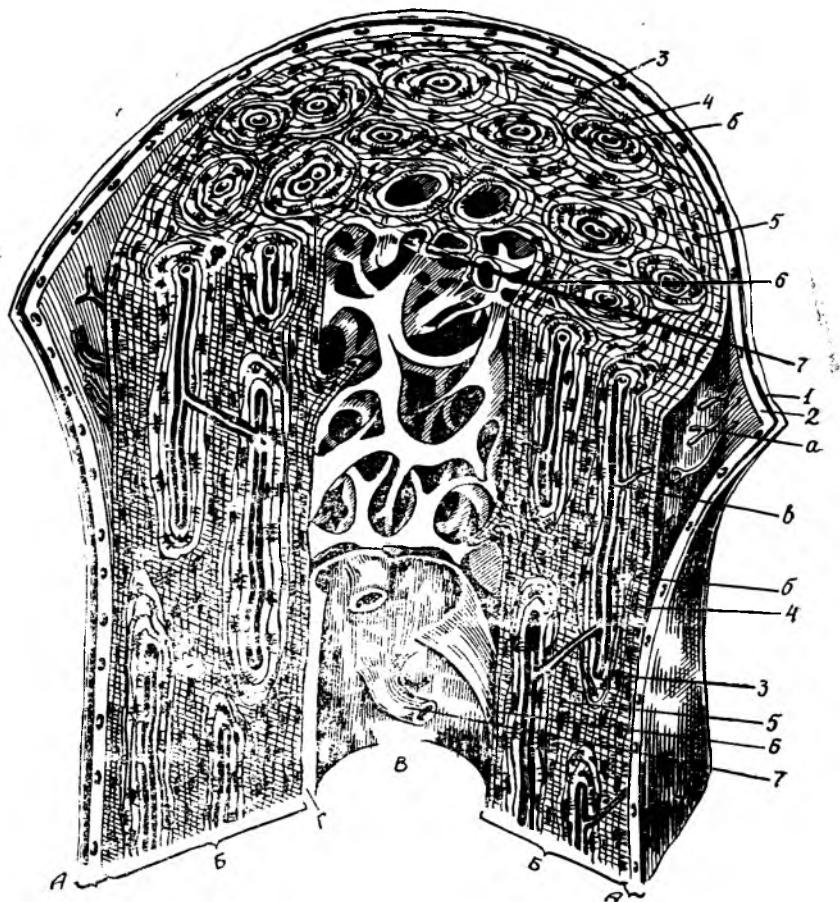
Ички умумий ёки улкан пластинкалар пастки томондан, яъни суяк канали томондан худди ташқи умумий бош пластинкаларга ўхшаб ҳар томонлама ўраб туради.

Бундан ташқари, найсимон суяк канали деворида ҳам бир неча қават суяк пластинкаси бўлиб, ички юзаси коллаген толачалардан ташкил топган ва юпқа парда — эндост билан қопланган (46-расм).

Бу ўринда шунини айтиб ўтиш керакки, суяк тўқималарининг дағал толали ва пластинкасимон турларидан ташқари, яна дентиноид тури ҳам бор, у морфологик тузилиши жиҳатдан тубдан фарқ қилади. Унинг энг характерли томони — бағрида ҳужайралараро модда бўлмайди. Юксак даражада ривожланган ҳайвонлар билан одамда бу тўқима фақат тишда бўлади (тишнинг дентин қавати дегаанда мана шу суяк тўқима тури тушунилади). Тубан ҳайвонларда бундай суяк тўқимаси скелет суякларининг ташқи томондан қоплаб туради. Қазилмалардан топилган қадимги тубан ҳайвонлар қолдиқларида ҳам ана шундай тўқима бўлганлиги фанга маълум.

Суяк тўқимаси гистогенези

Суяк тўқимаси асосан икки йўл билан ривожланади. Биринчисида у организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг мезенхима тўқимаси ҳужайраларидаи ҳосил бўлса, иккинчисида суяк тўқимаси тоғай тўқимасидан ҳосил бўлади. Шунини айтиб ўтиш керакки, иккала ҳолда ҳам суяк тўқимасининг ривожланишида мезенхима ҳужайралари бирламчи материал бўлиб хизмат қилади. Тоғай тўқимасининг ўзи ҳам аслида бошланғич даврда мезенхимадан келиб чиқади.



46-расм. Найсмон суякнинг тузилиши (схема).

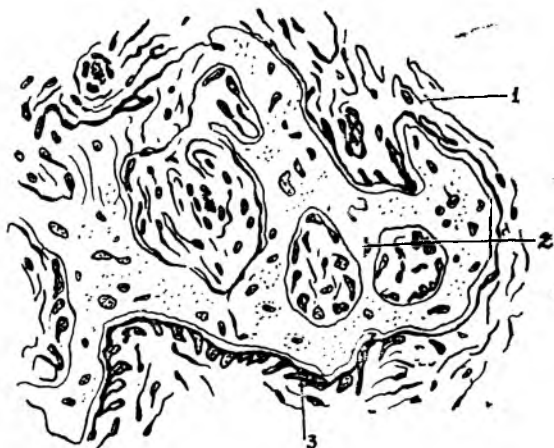
А — суяк усти пардаси (перност): 1 — тоғай қават; 2 — камбиал қават; а — кон томир. Б — суякнинг компакт моддаси; 3 — ташқи умумий пластинкалар; 4 — остион; 5 — остион каналли; 6 — тсшиб ўтувчи (фолькман) каналли; 7 — оралиқ пластинкалар системаси; 8 — ички умумий пластинкалар; 9 — ғовак суяк трабекуласи. В — суяк ички бўшлиғи. Г — эндост (В. Г. Клисеевдан).

Буни юқорида кўриб ўтган эдик. Суяк тўқимасининг асосий моддасини эса суяк ҳужайралари ишлаб чиқаради.

Суяк тўқимасининг мезенхимадан ривожланиши

Суяк тўқимаси организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрионнинг кам табақаланган мезенхима ҳужайраларидан пайдо бўлади. Бу ҳодиса билан атрофлича танишамиз.

Маълумки, дастлаб пластинкасимон суякларга нисбатан оддий тузилишга эга бўлган дагал суяк тўқимаси пайдо бўлиб, сўнг у аста-секин суяк пластинкасига айланади. Бунгача мезенхиманинг суяк тўқимаси ҳосил бўладиган қисмидаги ҳужайра-



47-расм. Суяк тўқимасининг мезенхимадан ривожланиши. Гематоксилин-эозин билан бўялган (400 марта кат.):

1 — мезенхима; 2 — суяк трабекулалари ва ҳужайралари (остиоцитлар); 3 — суяк трабекулалари устидаги остиобластлар (И. В. Алмазов ва бошқалар).

лар шиддат билан бўлинади. Бўлинган ҳужайралар бир-биридан узоқлашиб кетмай, қаттиқ бирикма ҳосил қилади. Шу билан бир вақтда улар оралиғида бошланғич ҳужайралараро модда ҳам йиғила бошлайди. Шу моддадан кейинчалик табақаланиш жараёни натижасида коллаген толачалар ҳосил бўлиб, уларнинг зичлашиб қаттиқлашиши оқибатида суяк пластинкалари ҳосил бўлади. Оралиқ модданинг кўпайиши натижасида суяк ҳужайралари бир-бири билан ўсимталари орқали туташган ҳолда пича узоқлашади. Сўнг аста-секин асосий модда таркибида (оссимуконд) пайдо бўлиб, тўқима толачаларини бир-бирига зич ёпиштиради ва ниҳоят қаттиқ модда (масса) шаклланади. Шаклланмаган суяк тўқимасининг периферик қисмидаги мезенхима ҳужайраларидан остиобласт ҳужайралар пайдо бўлиб, улар ҳам шиддат билан бўлина бошлайди. Бўлиниш на-

тижасида ҳосил бўлган ҳужайралар суяк пластинкасининг ташқи томонига жойлаша бошлайди. Сўнг бўлинишдан тўхтаб, аста-секин остиоцитларга айланади ва яна мезенхима ҳужайраларидан ҳосил бўлган остиобластлар кўнаиб, бошқа суяк ҳужайралари қатламини ҳосил қилади. Шундай қилиб, аста-секин суяк пластинкалари қаватлари ҳосил бўлади.

Суяк тўқимасининг оралиқ моддаси ҳосил бўлишида остиобласт ҳужайралари асосий роль ўйнайди. Остиобласт ҳужайралар, одатда, икки қисмдан таркиб топган. Биринчиси ташқи — периферик қисми бўлиб, уни *эктоплазма* дейилади. Иккинчиси ички қисми, бунини *эндоплазма* дейилади. Эктоплазма қисми, одатда, аста-секин ҳужайрадан ажралиб чиқиб оралиқ модда ҳосил қилади, сўнг унинг орасига минерал тузлар ва бошқа компонентлар йиғилиб, қаттиқ модда ҳосил қилади. Натижада, суякнинг оралиқ моддаси ҳосил бўлади. Бу жараён суяк тўқимасининг эмбрионал ривожланиши даврида ниҳоятда шиддат билан боради.

Тоғайдан суяк тўқимасининг ривожланиши

Умуртқали ҳайвонларда эмбрионал ва постэмбрионал ривожланиш даврида тоғай тўқимасидан суяк тўқимаси ҳосил бўлиши жараёнини узун найсимон суяклар мисолида жуда яхши ўрганиш мумкин. Қуйида бу ҳодисани чуқурроқ кўриб чиқамиз.

Маълумки, эмбрионал ривожланишнинг бошланғич давларида, яъни унинг иккинчи ойидан бошлаб бўлажак узун найсимон суяклар ўрнида гиалин тоғай тўқимасидан суякнинг дастлабки элементлари пайдо бўла бошлайди. Тоғай устки пардасида жойлашган хондробласт ва ичидаги хондроцит ҳужайралар ҳисобига тоғайда шиддатли равишда ривожланиш жараёни кечади. Бу даврда тоғай таркибида гликоген моддаси кўп бўлиб, аста-секин суяк тўқимасига айланиш билан унинг миқдори камайиб боради ва охирида тугайди. Ривожланишнинг бошланғич даврида тоғай устки пардасида интенсив равишда қон томирлар ривожланиб, суякнинг кам табақаланган остиобласт ҳужайралари пайдо бўла бошлайди. Остиобласт ҳужайралар аста-секин суяк атрофини ўраб олиб, дастлабки дағал суяк тўқимасини вужудга келтиради. Суяк тўқимаси ривожланишининг бу даврига тоғай тўқимасининг суяк тўқимасига айланишининг дастлабки даври дейилади.

Кейинчалик остиобласт ҳужайралардан остиоцит ҳужайралар ва ҳужайралараро модда ҳосил бўла бошлайди. Бундай йўл билан тоғайнинг суякка айланиш жараёни суякнинг диафиз қисмидан бошланиб, аста-секин эпифиз қисмига ўтади (48-расм). Тоғай устки пардаси ҳам аста-секин суяк устки пардасига айланади. Суяк тўқимаси ривожлана борган сари мураккаблашиб боради. Унинг орасига остиоцитлар билан бирга остиобласт ҳужайралар ҳам кириб боради. Остиобласт ҳужайралар тоғай ҳужайраларининг суяк ҳужайраларига айланиш жараёнини

тезлаштиради. Шундай қилиб, диафиздан бошлаб эпифиз томон кечаётган суяк тўқимаси ҳосил бўлиш жараёни натижасида суякнинг тўқима қавати қалинлашиб боради. Суяк пластинкалари ва остионлари, яъни Гаверсев системалари юзага келади.

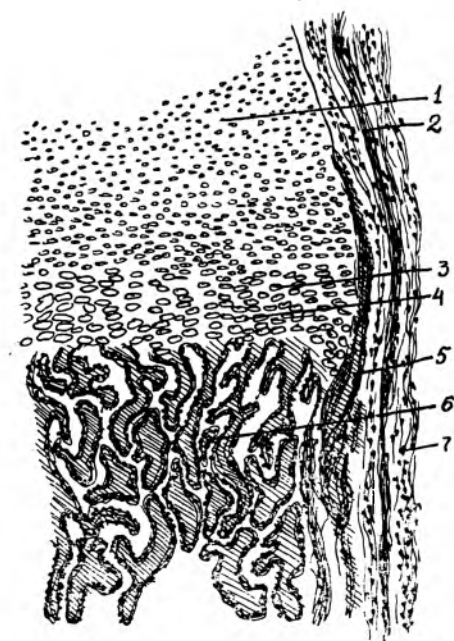
Постэмбрионал даврда ҳам 23—25 ёшгача диафиз ва эпифиз чегараларида тоғайнинг суяк тўқимасига ўтиш жараёни давом этади. Организмда ўсиш жараёни тўхтамагунча бу жараён давом этади. Тахминан 25 ёшдан кейин ўсиш жараёни тўхтаб, ҳамма тоғай тўқимаси суякка айланиб бўлади.

Шу даврда ҳосил бўлган барча дағал суяклар ҳам пластинкасимон суякларга бутунлай айланиб бўлади. Шу билан организмдаги ўсиш жараёни тўхтади. Дағал суяклар скелет суяқларининг айрим қисмларидагина қолади.

Суяк тўқимасига таъсир этувчи омиллар ва регенерация

Суяк тўқимасига таъсир этувчи асосий омиллардан бири истеъмол қилинадиган овқат таркибиде кальций ва фосфор етишмаслигидир. Масалан, овқатда Д витамин етишмаса, кальций тузларининг сўрилиши издан чиқади ва етарли даражада бўлмайди. Натижада коллаген толачалар яхши шаклланмайди, остиобласт ҳужайраларининг вазифаси ҳам шу билан бузилади.

Суяк тўқимасининг ривожланишига эндокрин безлар маҳсулоти, яъни гормонлар ҳам катта таъсир кўрсатади. Масалан, организмда қалқонсимон без ёни



48-расм. Гиалин тоғай ўрнида суяк тўқимасининг ривожланиши (бармоқ суягининг бўйлама кесими). Гемотоксин-эозин билан бўялган (56 марта кат.):

1 — эпифизар гиалин тоғай; 2 — тоғай усти пррдаси (перехондир); 3 — тоғайнинг устунчалар зонаси; 4 — пуфакчасимон ўзгарган тоғай ҳужайралари зонаси; 5 — перехондриал суякланиш; 6 — эндокондриал суякланиш; 7 — суяк усти пардаси (И. В. Алмазов ва бошқалар).

безининг гормони таъсирида суяк тўқимасининг ривожланиши бошқарилади. Агар қонда бу безнинг гормони кўпайиб кетгудай бўлса, остиокласт ҳужайралар кўпайиб кетиб тўқимада резорбция жараёни тезлашади. Қалқонсимон безнинг гормони етишмаслиги сабабли суяк тўқимасининг ривожланиши сусайиб қолади ёки суяк тўқимасининг ривожланишида гипофиз бе-

зининг саматотроп гормони ҳам катта таъсир кўрсатади. У суякларда оқсил модда синтезланишини тезлаштиради. Шу билан суяк ривожланиши ҳам тезлашади. Бу эса акромегалия касаллигига олиб келиши мумкин.

Ёш организмда жинсий фаолият барвақт бошланса ҳам найсмон узун суяклардаги тўқиманинг ривожланиши тезлашиши аниқланган. Суяк тўқимаси узоқ вақт фаолият кўрсатмай қолган ҳолларда эса унинг таркибида остиокласт ҳужайралар кўпайиб кетиб, тўқимани емириб юборади.

Суяк регенерацияси одатда, суяк синганида остиобластлар билан хондриобластларга айлана оладиган кўмик ҳужайралари билан суяк устки пардаси ҳужайралари фаолиятидан юзага чиқади, яъни шикастланган жойда мазкур ҳужайралардан мустаҳкам суяк-тоғай қадоқлари ҳосил бўлади. Албатта, суяк-тоғай қадоқлари дастлаб остеон тузилишдан маҳрум қаттиқ массадан иборат бўлади. Аммо вақт ўтиши билан улар қайта қурилиб, ортиқча материаллар сўрилиб кетади ва ўрнида суяк пластинкалар ҳосил бўлади (Гаверсев томирлари атрофида). Натижада суяк қадоқ бўшлиғи юзага келади. Баъзан шундай ҳам бўладикки, нормал ҳолатда суяк тўқимаси бўлмайдиган жойда пайдо бўлиб қолади. Бу, албатта, патологик ҳолат бўлиб, хусусан, буйракларда, ўпкада, қалқонсимон безда, кўз пардасида кузатилади. Суяк ҳосил бўлишининг бундай турини *гетеротоп (эктопик)* усул дейилади. Айрим суяклар регенерацияланиш хусусиятига эга бўлмайди. Масалан, калла суягининг гумбази шикастланганида у қайта тикланмайди. Шикастланган жойда фақат фиброз бириктирувчи тўқима ҳосил бўлади, холос.

Фикримизни якунлар эканмиз, юқорида кўриб чиқилган тўқималарнинг морфологияси, вазифалари, ҳосил бўлиши ва эволюцияси гистология фанида ўзига хос муҳим ўрин эгаллайди, дея оламиз. Бунда А. А. Максимов, Н. Г. Хрущёв, А. А. Заварзин, А. Я. Фриденштейн, А. Н. Студитский, Л. В. Полежаев ва бошқа гистолог ҳамда морфолог олимларнинг хизмати бениҳоят катта.

19-§. Умуртқасиз ҳайвонларнинг таянч-бириктирувчи тўқимаси

Умуртқасиз ҳайвонларнинг таянч-бириктирувчи тўқимаси асосан ички органлар тўқималари бағрида танани бақувват тутади. Умуртқасиз ҳайвонларнинг таянч тўқималари тузилишига кўра икки хил бўлади: минераллашган скелет системаси ва тоғайлашган тўқималар системаси.

Минераллашган скелет системаси ўзига хос морфологик тузилма бўлиб, ковакичлилар, булутлар (сув жониворлари) ва нинатанлиларнинг ички муҳитида ривожланган бўлади. Шулардан, масалан, ковакичлилар билан булутларда таянч тўқималар спикул скелет тарзида, яъни нинасимон суяклар кўринишида учрайди, нинатанлиларда эса пластинкалар ёки шуларга

Ўхшаш тузилмалардан таркиб топган субэпителый скелет ҳосил бўлади. Қандай бўлганда ҳам бу хилдаги таянч тўқималар химиявий таркибига кўра ҳар хил бўлади. Чунончи, оҳакли булутларда спикуллар кальций (CaCO_3) дан, булутларда кремнезем (SiO_2) дан таркиб топган бўлади. Уларнинг ҳужайраси *спикулобласт* дейилади ва минерал ҳамда органик компонентларга фарқ қилинади. Органик компонентларга толасимон тузилмалар ва аморф матрикслар¹ киради.

Нинатанлилар билан ковакичлиларнинг спикул скелетларида минерал тузилмаларнинг тўқима уюшмалари бўлмайди, булутларнинг спикул скелетларида эса бўлади. Нинатанлиларда минераллашган пластинкалар ҳар хил шаклда бўлиб, нинасимон спикуллари бириктирувчи тўқималарда ривожланади. Уларнинг шаклланиш характери ва ҳужайралар билан бўлган ўзаро муносабати булутларники билан деярли бир хил, умуртқали ҳайвоилар суяк тўқимасининг тўқима уюшмалари билан эса бир хил эмас. Юксак даражада ривожланган бирламчи оғизлиларда минераллашган скелетлар фақат баъзи бир кутикуляр эпителийлар учунгина типикдир. Аммо бир қатор бирламчи оғизлиларнинг ички таянч тўқималари тоғай тўқима ҳосил бўлиши учун кўпроқ имкониятга эга бўлади. Бундай тоғай тўқималар эса одатда, органик моддалар асосида юзага келиб, механик скелет структуралари вазифасини ўтайди. Одатда, тоғай тўқимаси умуртқасиз ҳайвонларда деярли барча типларнинг айрим вакилларида бўлади. Нинатанлилар билан булутларда эса тоғай тўқимаси умуман бўлмайди.

Тоғайлашган тўқима системаси полихетларнинг пайпаслагичлари асосида яхши ривожланган бўлади. Тўқима таркибида ҳужайралараро модда билан йирик полигонал ҳужайраларнинг юпқа қатламлари яссиланиб ётади. Бундай тоғай тўқимаси тубан умуртқали ҳайвонларнинг ҳужайралари тоғайини эслатади. Ҳужайралараро моддаси эса хондронинсульфатлар ва коллаген толачалардан таркиб топган. Қориноеқли моллюскаларда субрадуляр тоғай тўқима кенг тарқалган, аммо вазифасига қараб ҳар хил даражада ривожланган. Масалан, бош-жабрали моллюскаларда тоғай тўқимаси бўлмайди, таяниб турадиган тузилмалари — коллаген толачалари яхши ривожланган зич бириктирувчи тўқимадан таркиб топган. Қориноеқли моллюскаларнинг бошқа бир хилларида тоғай ҳужайралари тарқоқ ҳолда бўлади, уларда мускул толлари ҳам бўлади. Мана шуларнинг ҳар иккаласи бир бўлиб, қисқариш ва таянч системаларини ҳосил қилади.

Қилич думли *Limulus* да мезодермадан ҳосил бўладиган икки хил тоғай тўқимаси фарқ қилинади: жабра ўсимталари

¹ Биологияда *матрикс* деганда ҳужайра ички тузилмаларини ва улар оралтидаги бўшлиқларни тўлдириб турадиган майда доначали, ярим суяқ, қовушқ моддалар тушунилади.

асосида жойлашган тоғай тўқимаси ва бош-кўкрак қисмининг қорин томонида жойлашган тоғай пластинка. Катта қилич думлиларнинг тоғай ҳужайралари йирик пуфаксимон ҳужайралардан иборат бўлиб, таркибида вакуол, цитоплазма ва эксцентрик жойлашган ядро бўлади. Цитоплазмасида йирик вакуоллардан ташқари, ҳар хил катталиқдаги мембрана билан ўралган доначалар, липид томчилари, гликоген доналари ва дегенерацияланган рибосомалар учрайди. Ҳужайралараро моддаси тўқима ҳужайраларидан асосан икки йўл билан ҳосил бўлади. Биринчисида анчагина ёшроқ ҳужайралар цитоплазмасининг периферик қисмида таёқчасимон тузилмалар пайдо бўла бошлайди. Кейин, микроапокрин секреция йўли билан мазкур тузилмалар—ҳужайралар суриб чиқарилади. Иккинчисида ҳужайралараро модда тамоман қайтадан пайдо бўлади. Қайта пайдо бўлган жойда ҳужайралараро модданинг характерли қисмлари қолади. Уларнинг периферик соҳаси концентрик пластинкаларнинг зич жойлашган системаларидан таркиб топади ва ҳоказо.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, умуртқасиз ҳайвонларда типик тоғай тўқимаси бўлиши билан бирга зич бириктирувчи тўқима ҳам бўлади. Унинг асосий функционал структураси коллаген толачалардир. Улар, одатда мукопротеинлар билан боғланиб туради. Масалан, юсак тузилган бирламчи ҳашаротларнинг айрим вакилларидаги типик зич коллаген бириктирувчи тўқима айниқса характерлидир. Бунга *Locusta migratoria* чигирткаси эркагининг копулятив органлари таянч тузилмаларини мисол қилиб кўрсатиш мумкин, яъни копулятив органлари каналининг эпителий тўшамаси типик бириктирувчи тўқима билан қопланган. Унда ҳар хил коллаген толачалар ва ҳужайралараро асосий модда рўй-рост фарқланиб туради. Мазкур чигирткада асосий модда жуда яхши ривожланган бўлиб, у тоғай тўқима билан зич бириктирувчи тўқима ўртасида оралиқ вазифани ўтайди.

ТУРТИНЧИ ҚИСМ

МУСКУЛ ТЎҚИМАСИ ВА НЕРВ СИСТЕМАСИ ТЎҚИМАСИ

Х 606. МУСКУЛ ТЎҚИМАСИ

Мускул бу — қисқариш хусусиятига эга бўлган, тирик организмнинг у ёки бу бўлагини ҳаракатга келтирадиган орган: у аксарият, кўндаланг йўлли ва силлиқ мускул тўқималаридан тузилган. Хўш, мускул ҳайвонларда ва одамда қандай пайдо бўлган? Уларнинг тузилиши, ишлаш принципи қандай? У нима-лар таъсирида ва қандай ҳаракатга келади? Қисқариш ва чўзилиш механизми нималарга ёки қандай жараёнларга асосланган?

Кўп ҳужайрали организмларнинг пайдо бўлиш тарихи шундан гувоҳлик берадики, мускуллар, яъни мускул тўқималари организм ривожланишининг анча кеч даврида, эпителий ва бириктирувчи тўқима пайдо бўлганидан кейинги даврда вужудга келган. Ҳар қайси организмнинг келиб чиқиши ташқи муҳит тақозоси билан, яъни ташқаридан таъсир этиб турган муҳит омилларига мослашиш эҳтимоли билан пайдо бўлар экан, мускуллар ҳам организмнинг ташқи муҳит қўйнида унинг таъсир-ларига жавоб қайтариш ёки тирик мавжудот сифатида озиқ излаш, унга интилиш зарурияти туфайли пайдо бўлган. Бинобарин, мускул тўқимаси эволюция жараёнида цитоплазмасида қисқариш хусусиятига эга бўлган оқсил тузилмалари бор ҳужайралардан келиб чиққан. Ҳозирги замон фан тили билан айтиладиган бўлсак, эндиликда мускул тўқимаси эмбрион ривожланиши даврида бошқа тўқималарга ўхшаб мезенхиманинг турли қисмларидан ҳосил бўлади.

Мускулатура — бутун гавданинг ёки унинг бирор қисмининг, организмнинг мускуллар мажмуаси. Кўзнинг силлиқ мугузли пардаси ва тер безларининг атрофидаги силлиқ мускуллар эктодермадан ривожланади. Кўндаланг йўлли мускуллар мезенхиманинг сегментланган миотомларидан тарқалса, бош мия мускуллари мезенхиманинг ўзгаришидан келиб чиқади. Юрак мускуллари ҳам асосан мезодермадан тарқалади. Бундан ташқари, эктодермадан вужудга келадиган мускулларга сўлак ва сут беzi мускуллари ҳам киради.

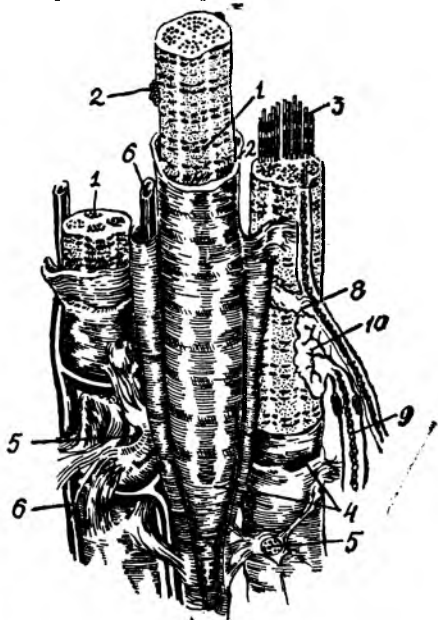
Умуман олганда, барча мускул турларини уларнинг функциялари ва тузилишидаги ўзига хос бирлик, яъни цитоплазма-сидаги оқсил иплари — миофиламентлар (мускул протофибрил-лалари) йиғилиб *миофибриллалар* деб аталадиган тутамлар ҳосил қиладиган бирлик бирлаштириб туради. Аммо умуртқали ҳайвонлар билан умуртқасиз ҳайвонларнинг мускуллари гарчи вазифалари бир хил бўлса ҳам, тузилиши бир-биридан бир оз фарқ қилади. Шунга кўра мускулларни белгиларига қараб қуйидагича классификациялаш мумкин: 1) тузилиши бўйича:

а) кўндаланг йўлли мускуллар, б) силлиқ мускуллар; в) иккиёқлама қия мускуллар; 2) организмда жойлашиш ҳолати бўйича: а) ички аъзолар мускуллари; б) юрак мускуллари; в) соматик мускуллар; 3) функциялари бўйича: а) тоник мускуллар; б) тетаник мускуллар; в) қўлфдош (бекитиш) функциясига эга бўлган мускул тўқималари; 4) келиб чиқиши бўйича: а) эктодермал мускуллар; б) энтодермал мускуллар; в) мезодермал мускуллар.

20-§. Скелетнинг кўндаланг йўлли мускул тўқималари

Скелетнинг кўндаланг йўлли мускул тўқимаси асосини узун, кўп ядроли қора ва оқ дисклардан иборат толачалар ташкил этади (49-расм). Толачалар цилиндр шаклида бўлиб, учлари юмалоқ, айримлариники тармоқланган. Уларнинг узунлиги 100 мм дан 12 см гача. Диаметри бир неча микрондан — 100 мк гача. Ҳар бир толача юпқа парда — *сарколемма* билан ўралган. Сарколемма уч қаватдан ташкил топган: 1) ички қаватининг қалинлиги 50—100 Å; 2) ўрта ёки оралиқ қаватининг қалинлиги 150—250 Å; 3) ташқи—базофил қаватининг қалинлиги 300—500 Å.

Ҳар бир мускул толасига устки томондан тўрсимон шаклда преколлаген толачалар келиб туташади. Уларни устки томондан эса базал мембрана ёпиб туради. Ингичка фибриллалардан ташкил топган базал мембрана аморф модда ёрдамида бир-бири билан ёпишиб, мускул толаси атрофида жойлашувчи бириктирувчи тўқима — коллаген ва аргирофил толачалар билан туташади. Шундай қилиб, ҳар бир мускул толачаси ўзига тегишли бириктирувчи тўқимадан иборат қават билан ўралиб туради. Бу қаватга *эндомизиум* дейилади. Бир нечта шундай эндомизиумлар йиғилиб битта гутам ҳосил қилади ва уларни



49-расм. Кўндаланг йўлли мускул тўқимаси (схема):

1 — мускул толачаси; 2 — ядролари; 3 — миофибриллалар; 4 — сарколемма; 5 — эндомизиум; 6 — қон томирлар; 7 — кўндаланг йўлли мускул толачасининг пай қисми; 8 — вегетатив нерв толаси; 9 — соматик ҳаракатлантирувчи (нerv толаси); 10 — ҳаракатлантирувчи нервнинг учу (мотор танача, Крелинг ва Граудан).

ҳам бириктирувчи тўқимадан иборат иккинчи бир янги парда ўраб олади. Бу пардага *перимизиум* дейилади. Битта ёки бир нечта мускулни ўраб турган пардага *фасция* дейилиб, унга *эпимизиум* номи берилган.

Бириктирувчи тўқима орқали ҳар бир мускул толачаларига қон томирлар билан нерв шохобчалари кириб келган. Кўндаланг йўлли мускул толачалари, одатда, кўп ядролли бўлиб, ядроларининг сони ўнтадан юзтагача бўлиши мумкин. Ядролар, одатда, толачаларининг периферик қисмига жойлашган. Ядро ва протофибриллалар атрофидаги бўшлиқларни цитоплазма (саркоплазма) суюқлиги тўлдириб туради. Бундан ташқари, толачалар таркибида ҳужайра органоллари ва киритмалари бор. Булар орасида энг кўп учрайдигани миоглобин (пигмент ҳамда оқсил глобин) билан мускулларга қизил ранг берувчи гемоглобиндир. Кўндаланг йўлли мускул тўқималари таркибидаги миоглобин оқсилларнинг кўп ёки озлигига қараб улар қуйидагича фарқ қилинади:

Қизил мускуллар. Бу мускулларда миоглобин кўп бўлиб, уларга тез ҳаракатланадиган мускуллар киради. Масалан, қолибра номли қушнинг қанот мускуллари тез ҳаракатланадиган мускуллар жумласидандир. Бу қуш жуда кичкина бўлиб, узунлиги 5—21 см, вазни 2—10 г, жуда тез учади. Улардан баъзилари бир секундда 80 тагача қанот қоқади, учиш тезлиги соатига 80 км, бир нуқтада учиб туриши ҳам мумкин, орқага ҳам учолади. Мускул тўқимасининг бошқа хил тўқималардан фарқи шундаки, эволюция жараёнида камдан-кам ҳолларда бошқа тўқимага айланади. Масалан, бундай ҳодисани балиқларнинг мускул тўқималарида кўриш мумкин, эволюция жараёнида балиқларнинг мускул тўқимаси қисқариш хусусиятига эга бўлган тўқимага эмас, балки электр энергиясини аккумуляция қилиш хусусиятига эга бўлган тўқимага айланади, яъни янги функция мембрана системаларининг ўзгариши ва гипертрофияланиши асосида юзага келади. Бунинг бир қатор балиқларнинг кўндаланг йўлли мускул тўқималарида ҳам, силлиқ мускул тўқималарида ҳам кўриш мумкин.

Оқ мускуллар. Бу мускулларда миоглобин кам. Улар ҳам кам ҳаракат қилади. Масалан, товуқ қанотининг мускуллари қизил мускул толачаларига кириб, қон томирларга анча бой, оқ мускулларда эса аксинча, жуда оз бўлади.

Кўндаланг йўлли мускул толачалари қуйидаги компонентлардан таркиб топган:

1. Қисқарувчи аппарат. Бунга миофибриллалар киради.
2. Таянч аппарати. Бунга плазмолемма, базал мембрана, тартибли жойлашган мио- ва протофибриллалар, бириктирувчи тўқимадан иборат пардалар, бундан ташқари, миофибриллаларда учрайдиган кўндаланг жойлашган қора ва оқ (анизотроп ва изотроп) дисклар ҳамда улар ўртасидан ўтган телофрагма ва мезофрагмалар киради.

3. Трофик аппарат. Бунга саркоплазма органоидлари, митохондрийлар (мускул толачаларида уларни саркосомалар дейилади), Гольжи комплекси ва эндоплазматик тўр киради.

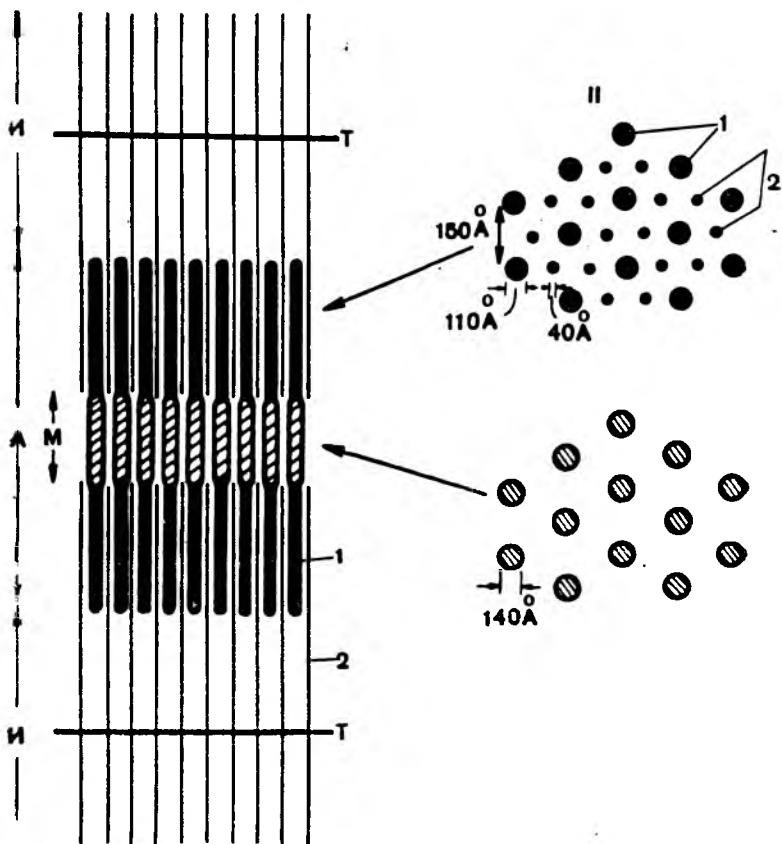
4. Нерв аппарати. У нерв учларидан ташкил топган саватча ва нерв-мускул рецепторларидан ташкил топган.

Кўндаланг йўлли мускулнинг қисқарувчи аппарати

Қисқарувчи аппарат асосан мускул тўқимаси ҳаракатини таъминлайди. Фибриллалар қисқариш-бўшашиш хусусиятига эга. Уларнинг морфологик тузилиши ҳам бажарадиган вазифаларига мослашган. Мускул толачаларининг қисқарувчи аппарати асосан миофибриллалар киради. Уларнинг узунлиги, одатда, толасининг узунлигига тенг бўлади. Кўндаланг кесими эса ҳар хил умуртқали ҳайвонларда турлича бўлиб, ўртача 0,5—2 микронга тенг. Миофибриллалар ўзига хос физик ва химиявий тузилишга эга, изчил жойлашган оқ ва қора дисклардан ташкил топган. Қора диск бўёқларда яхши бўялиш ва иккита нур синдириш хусусияти билан ажралиб туради. Шунинг учун улар *анизотроп дисклар* дейилиб, *A* ҳарфи билан белгиланади. Иккинчиси — оқ дисклар эса яхши бўялмай, икки марта нур синдириш хусусиятига эга эмас. Буларни *изотроп дисклар* дейилиб, *I* ҳарфи билан белгиланади. Ҳар иккала дискнинг ўртасидан кўндаланг ҳолда чизик ўтган бўлиб, улар иккига бўлиниб туради. *A* дискнинг ўртасидан ўтган чизикқа *мезофрагма* дейилиб, *M* ҳарфи билан белгиланади, изотроп ёки *I* диски кесиб ўтган чизикқа эса *телофрагма* дейилади ва *T* ҳарфи билан белгиланади. Ҳозирги вақтда бунга *Z* чизиги ҳам дейилади. Бўшашган ҳолатда турган мускулда анизотроп дискнинг ўртасида оқниш жиякка ўхшаган чизик ҳосил бўлиб, унга *H* диск дейилади. Одатда, шу *H* диск ўртасидан мезофрагма ўтган бўлади. Миофибриллалар саркомер қисмлардан ташкил топган. Саркомер деб, одатда, иккита *T* дискларнинг ўртасидаги миофибрил қисмларга айтилади. Ҳар бир саркомерга биттадан тўла анизотроп ва икки томондан яримтадан изотроп дисклар киради (50-расм).

Электрон микроскоп ёрдамида текширишлар шуни кўрсатадики, ҳар бир миофибриллалар бир-бирига параллел ҳолда жойлашган ингичка майда оқсил ипчалардан, яъни протофибриллалардан (миофламентлардан) ташкил топган. Ана шу ипчаларнинг бири йўғон, иккинчиси ингичка бўлади. Йўғон протофибриллаларнинг кўндаланг кесими 100—250 Å га, ингичка протофибриллаларнинг кўндаланг кесими 50—70 Å га тенг. Йўғонларининг узунлиги 1,5—2 мк бўлса, ингичкаларининг узунлиги 2 мк га тенг. Миофибриллаларнинг кўндаланг кесимида протофибриллалар гексагонал тартибда жойлашади, яъни таш-

қаридан бир нечта қалам йиғиндиси — тўтами шаклида кўринади. Ҳар бир йўғон протофибрилла олтига майда протофибрилла-лар билан ўралган. Бу одамда тахминан 1:3 нисбатда бўлади. Йўғон ипчалар *A* диск асосини ташкил этиб, таркиби миозин оқсилдан ташкил топган, ингичка ипчалар эса *H* диск асосини



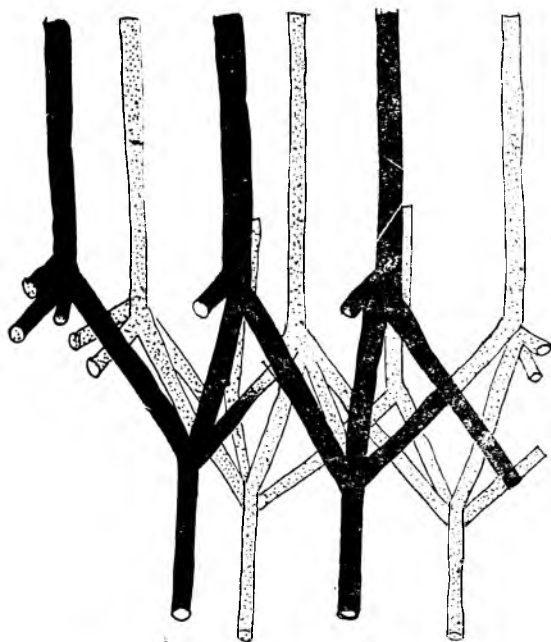
50-расм. Йўғон (миозинли) ва ингичка, (актинли) миопротофибрил-лаларнинг миофибрилда жойлашиш схемаси;

I — бўйлама кесими; *II* — кўндаланг кесими; *H, H* — диск, *T* — телофрагма; *H-H* — зона; *1* — йўғон протофибрилла; *2* — ингичка протофибрилла (Хакслидан).

ташкил этиб, актин оқсилдан таркиб топган. Ингичка ипчалар *H* дискдан бошланиб, *T* чизигига келиб туташади. Саркомерлар қисқарганида актин ипчаларнинг учлари миозин ипчаларнинг орасига кириб *H* чизикқача етиб боради. Бинобарин, *A* дискнинг периферик қисмида йўғон ҳамда ингичка ипчалар ҳам бўлади. Ҳозирги вақтда мускул толачаларида юқорида айтиб ўтилган оқсиллардан ташқари, яна бир нечта бошқа оқсиллар топилган. Буларга тропомиозин билан тропонинни мисол қилиб келтириш мумкин.

Кўидаланг йўлли мускулнинг таянч аппарати (элементлари)

Юқорида айтиб ўтилганидек, миофибриллалар қисқариши натижасида уларнинг охирги структура элементи бўлган йўғон ва ингичка миофиламентлар, яъни протофибриллалар бир-бирига қарама-қарши ҳаракат қилиб, ингичка протофибриллалар йўғон протофибриллаларнинг орасига киради, бўшаганида эса ўз ҳолига қайтади, бу уларнинг физиологик ҳолатидир. Фибриллаларнинг бу ҳаракати албатта таянч аппаратларсиз содир бўлмайди. Демак, ҳар бир фибрилла ўзининг таянч структура элементига эга. Бу уларнинг морфологик ва физиологик хусусиятига хос ҳодиса. Бундай структураларга — сарколемма *M* ва *Z* чизиқларини ташкил этувчи тузилмалар, субфибриллалар ҳамда бириктирувчи тўқима толалари киради. Кейин-



51-расм. *Z* — чизиғининг тахминий катталаштирилган модели.

Z — чизиғи қисмида ингичка протофибриллалар яна ҳам ингичка субфибриллаларга тармоқланиб, қўшни саркомер субфибриллалар билан туташishi (Е. А. Шубниковадан).

ги вақтларда электрон микроскоп ёрдамида ультраюпқа кесмаларни кўздан кечириш шуни кўрсатдики, ҳар бир миофибриллаларнинг ичини тўлдириб турувчи миофиламентлар ўз таянч структурасига эга экан. Ингичка миофибриллаларнинг бир учи майда ўсимталарга (субфибриллаларга) шохланиб, улар қўшни

саркомер миофиламент субфибрилла шохчалари билан туташади (51-расм). Миофиламентларнинг (протофибриллаларнинг) ана шу туташган қисмига Z чизиги дейилади. Миофиламентларнинг иккинчи учи эса йўғон протофибриллалар орасида тармоқланмай тугайди ва миофибрил қисқарганида эркин ҳолда сирғаниб ҳаракат қилади. Ташқи таянч элементларига сарколемма ва миофибриллаларни тўрсимон шаклда ўраб турган бириктирувчи тўқима толалари киради. Улар, одатда, қисқарган тола чегарадан чиқиб кетмаслигини ва яна эркин ҳолда ўз ҳолига қайтишини таъминлайди.

Қўдаланг йўлли мускулнинг трофик аппарати (элементлари)

Мускул тўқимасининг трофик аппаратиға саркоплазма органоидлари, ядро ва ядроча, митохондрийлар киради. Оқсил ва оқсил бўлмаган айрим моддалар ҳам трофик аппаратға киририлган.

Мускул толасининг цитоплазмасида жуда кўплаб саркосомалар учрайди. Улар морфологик тузилиши ва физиологик вазифасиға кўра асосий ҳужайра митохондрийларига ўхшайди. Саркосомалар ҳам митохондрийларға ўхшаб кислород кўп сарфланадиган жойларда учрайди. Демак, саркосомалар ҳам мускул толачаларида оксидланиши ва кўплаб энергия ҳосил қилиши билан актив иштирок этади. Саркосомалар таркибида суксिनоксида ва бошқа оксидланиш ферментлари кўп. Митохондрийлар одатда, ядролар атрофида ва плазмолемманинг каналлар томирлар тегиб турган жойларида кўплаб учрайди. Маълум бўлишича, қизил мускулларда суксинатдегидрогеназа билан ишқор фосфатаза юқори актив бўлганида фосфорилаза ҳам актив бўлади ва аксинча оқ мускулларда фосфорилаза юқори актив бўлганида суксинатдегидрогеназа билан фосфатаза кам актив бўлади ва ҳоказо.

Толача геоплазмасида (мембрана ва вакуола компонентларисиз цитоплазмада) мускулнинг физиологик вазифани бажаришида актив иштирок этадиган миоглобин кўп бўлади. Миоглобиннинг асосий вазифаси тўқимада кислородни ўзига бириктириб кўплаб йиғиб беришдир. Тўқимада миоглобин қанча кўп бўлса, кислород ҳам шунча кўп тўпланади. Сувда яшовчи ҳайвонлардан тюленнинг мускул тўқимасида 47% кислород миоглобин билан бириккан ҳолда учрайди, 3,8% кислород эса унинг қонида бўлади.

Мускул толачасининг кейинги трофик элементларига саркоплазматик тўрри киритиш мумкин. Цитоплазмада улар кучли ривожланган бўлади. Айниқса доимо ҳаракатда бўладиган мускулларда (кекирдик, кўршапалак мускулларида) ниҳоятда яхши ривожланган бўлади. Аксинча, кам ҳаракатланадиган мускулларда у айтарли ривожланмаган.

Шуни ҳам айтиб ўтиш керакки, ҳар хил ҳайвонларда бир хил номли мускулнинг активлиги ҳар хил бўлиши мумкин. Масалан, товуқнинг кўкрак мускули кам ҳаракат қилади, пассив, яъни оқ мускулларга киради, тез учадиган қалдирғочнинг кўкрак мускули эса кўп ҳаракатда бўлгани учун актив, яъни қизил мускулларга киради, многоглобинга ҳам бой. Баъзан қизил мускул таркибида оқ мускул толачалари ҳам учрайди.

Қўндаланг йўлли мускулнинг нерв аппарати (элементлари)

Маълумки, мускуллар ўз-ўзидан қисқармайди, қаерда, қандай ҳолатда бўлса шундай тураверади. Уни ҳаракатга келтириш, яъни қисқартириш, ёзилтириш учун на совуқ, на иссиқ, на тиг, на калтак таъсир қила олади. Бир сўз билан айтганда, ҳеч қандай омил уни қисқартира олмайди. Уларнинг қисқариб ҳаракатга келиши учун мускул толаларига бириккан махсус ҳаракатлантирувчи — эффектор нерв учлари — мотор пилакчалари импульс бериши керак. Мана шундай мотор пилакчалари, одатда, бирлашиб *мотор нерв толасини* ҳосил қилади. Биргина нерв толасини эмас, балки бир неча юз, минг мускул толаларини бошқариб туради. Масалан, одамнинг болдир мускулининг медиал бошчасида жойлашган битта нейрон 1634 та мускул толасини, болдирнинг олд томонидаги мускуллар эса 667 та мускул толасини иннервация қилиб туради.

Бундан ташқари, мускул тўқималарида афферент (сезувчи) нерв аппарати бўлиб, у нерв мускул урчуқларидан иборат бўлади. Мускулларнинг пай қисмида мускул пай урчуқлари, сезувчи қадахсимон ва дарахтсимон афферент нерв учлари жойлашган. Ана шулар иннервацияси оқибати ўлароқ мускул толалари — мускуллар у ёки бу тарзда қисқаради, ёзилади, чўзилади, бўшашади ва ҳоказо. Бир сўз билан айтганда, мускуллар фақат нерв фаолияти туфайли ҳаракатланади. Нерв — нерв тўқимаси бирор тарзда шикастланиб, фаолиятдан тўхтаса, шу нерв идора этувчи—иннервация қилувчи мускул — мускул тўқима шу заҳотиёқ ҳаракатдан тўхтайдди. Натижада мускуллар фалажи касаллиги (шол) келиб чиқади.

Қўндаланг йўлли мускул тўқимасининг регенерацияси

Организм эмбрионал ривожланишнинг бошланғич даврида мезодерманинг сегментлашган қисмидаги миотомлардан ривожлана бошлайди. Қалланинг айрим мускуллари, силлиқ мускулларга ўхшаб, бевосита мезодермадан вужудга келади. Миотомлар эмбрионнинг бўйи бўйлаб узунасига жойлашган, бири-бирига яқин ётувчи узунчоқ ҳужайралардан иборат. Буларга *миобласт ҳужайралар* дейилади. Цитоплазма қисми найча шаклидаги майда фибрилла ипчалари билан тўлиб туради. Миобласт ҳужайралар митоз йўли билан тез бўлиниб, мезенхима атрофига тарқалади ва келажакда улардан мускул тўқималари

вужудга келади. Бошланғич даврда миобластлар бир-бири билан занжирсимон шаклда туташиб қўшилишади ва *синпласт* шаклни олади.

Кейинчалик ҳужайралар цитоплазмасида специфик элементлар шакллана бошлайди. Йўғон ва ингичка протофибрилларлар пайдо бўлади. Баъзи бир миобластлар табақаланмай қолади, бундай миобластларни *сателлитлар*¹ дейилади. Булар мускул толаси яқинида жойлашиб, атрофдаги бириктирувчи тўқима билан бирга сарколеммага ёпишади ва уни атрофидан ўраб олади. Кейинчалик уларнинг ядроси кўпайиб катталашади ва периферик қисмини эгаллаб, миофибриллалари йўғонлашиб, *T* системасини ҳосил қилади.

Физиологик ва репаратив регенерация жараёнларида мускул тўқимасида миобласт ҳужайралар анча кўпайиб кетади. Бу кўпайиш, одатда, кам табақаланган сателлитларнинг бўлиниши ҳисобига бўлади. Ёш мускул ҳужайралари пайдо бўлиши билан бирга уларнинг бошқа структура элементлари ҳам такомиллашиб боради.

21-§. Юракнинг кўндаланг йўлли мускул тўқимаси

Юрак мускули бажарадиган вазифасига ва микроскопик тузилишига кўра юқорида айтиб ўтилган мускулларга ўхшайди. Бу мускул силлиқ мускулларга ўхшаб ритмик равишда қисқариб чарчамайдиган хусусиятга эга. Мускул ҳужайраларининг таркиби ҳам шунга мослашган. Иннервацияси ҳам одам ёки ҳайвонлар ихтиёрига боғлиқ эмас, марказий бош мия орқали муттасил бошқариб турилади.

Микроскопик тузилиши кўндаланг йўлли бошқа мускулларникига ўхшайди. Масалан, унинг миофибриллаларида анизотроп ва изотроп дисklar ва уларнинг ўртасида телофрагма ва мезофрагмалар бор.

Ҳозирги замонавий электрон микроскоплар ёрдамида олиб борилган тадқиқот ишлари шуни кўрсатдики, юрак мускули ўзига хос нозик микроскопик тузилгаилиги билан бошқа мускуллардан қисман фарқ қилар экан. Масалан, у толачалардан эмас, балки занжирсимон шаклда бир-бирига бирикиб кетган узун мускул ҳужайраларидан таркиб топган. Бинобарин, узунчоқ шаклдаги мускул ҳужайралари цитоплазмасининг ўртасида асосан ядро жойлашган бўлиб, миофибрилласи периферия қисмида ётади. Миофибриллаларда худди скелет мускуллари толачаларидагидек, қора ва оқ диск учрайди.

Миофибриллалари ингичка (актин) ва йўғон (миозин) про-

¹ *Сателлит* — грекча *satillis* — йўлдош, шерик деган маънони билдиради.

тофибриллалардан ташкил топган. Улар худди скелет мускулатурасидагига ўхшаб сарколемма ичида гексагональ шаклда жойлашади. Миофибриллалар ораларида митохондрийлар (саркосомалар) нисбатан кўп учрайди. Характерли томони шундаки, бу ерда митохондрийларнинг кристаллари кўп учрайди. Бундан маълум бўладики, мускул тўқимасида оксидланиш жараёни ннҳоятда тез боради, натижада жадал равишда АТФ (аденозинтрифосфат) ишлаб чиқарила бошлайди.

Чуқур текширишлардан маълум бўлишича, ҳар бир мускул ҳужайрасининг чегараси бу — қўшимча чизиқ бўлиб, уларни бир-биридан ажратиб туришда хизмат қилади. Бинобарин, ҳар бир ҳужайра территорияси шундай чизиқ билан ажралиб туради. Бу чизиқ, одатда, туташувчи иккита ҳужайранинг плазмолеммалари туташишидан ҳосил бўлади. Плазмолеммалар орасида жуда кичкина бўшлиқ ҳам бор. Плазмолеммалар бир-бирига бармоқсимон ўсимталар ёрдамида бирикади. Саркоплазма ичида бошқа элементлардан ташқари, ўзига хос структуралар бўлиб, улар ҳужайралар қисқаришида актив иштирок этади. Уларга *саркоплазматик тўр* дейилади. Нозик тузилишига кўра, у ҳам худди скелет мускулатурасининг мембрана аппарати тўқимасига ўхшаш бўлади. Саркоплазматик тўр ўзига мустақил икки хил структурадан ташкил топган. Улардан биринчиси миофибриллалар бўйлаб узунасига жойлашган бўлиб, бошқа ҳужайралардаги эндоплазматик тўр вазифасини бажаради. Иккинчиси, мускул толасига кўндаланг жойлашган «Т» система структурасини ташкил этади. Айрим жойларда бу структура сарколеммага ҳам туташиб туради. У организмда таъсирни ташқаридан мускул ичкарисига узатилишини таъминлайди.

Юракнинг ритмик равишда қисқариб туриши унда борадиган физиологик регенерацияни ҳам бир йўла таъминлаб туради. Ўз вазифасини ўтаб бўлган ҳужайралар регенерация жараёнида янгилари билан алмашилиб туради. Юракнинг мускул ҳужайралари ҳам, одатда, кўпайиш хоссасига эга.

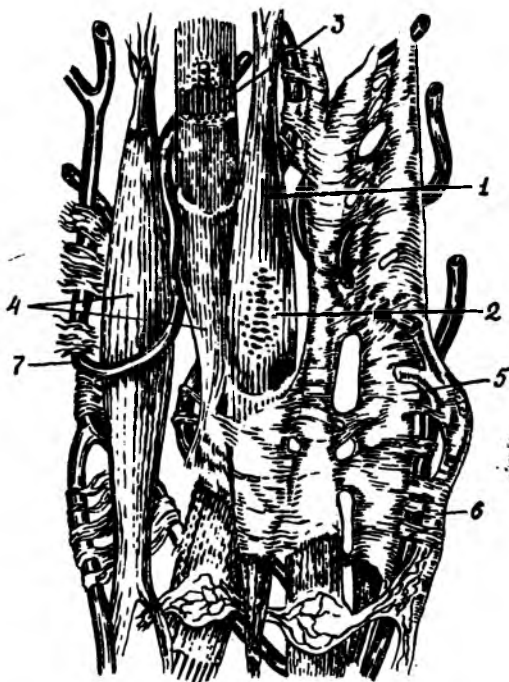
Заварзин фикрига таянадиган бўлсак, юракнинг мускул тўқимаси онтогенезда спланхатам висцерал варағининг алоҳида эпителий қисмларидан ҳосил бўлади. Муртак миокардининг содда ҳужайра толачалари системасини шакллантирувчи ҳужайраларининг табақаланиши онтогенезнинг дастлабки босқичларидаёқ юзага келади.

Шикастланган миокард миоцитлари, одатда, нобуд бўлади. Бинобарин, миокард репарацияси уч хил механизм орқали рўёбга чиқади:

1) миоцитлар шикастланган жойда зич чандиқли бириктирувчи тўқима ҳосил бўлади; 2) шикастланмаган ва демак, нобуд бўлмаган миоцитлар гипертрофияланади; 3) ихтисослашган миоцитлар қисман дифференцияланади ва митоз йўл билан

бир марта бўлинади, бу ҳодиса фақат шикастланган соҳада юз бермай, балки юрак мускулларининг бошқа соҳаларида ҳам юзага келади. Чунончи, тажрибада каламушнинг юрак қоринчасида инфаркт юзага келтирилганда юрак бўлмачасидаги миоцитлар кўнлаб митотик бўлиниш циклини бошдан кечиради. Ваҳоланки, бўлмача шикастланган қоринчадан анча узоқда туради.

Маълум бўлишича, одам ва ҳайвонларнинг юрагида миокард инфаркти юз берганда ўлган мускул тўқимаси ўрни ана шу механизмлар орқали тикланади.



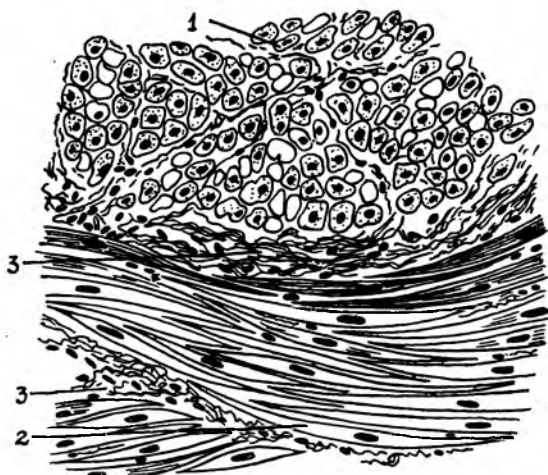
53-расм. Силлиқ мускул тўқимасининг тузилиши (схема):

1 — силлиқ мускул тўқимасининг ҳужайралари; 2 — ҳужайра ядроси; 3 — саркоплазмадаги миофибриллалар; 4 — сарколемма; 5 — эндомизий; 6 — нерв; 7 — капилляр томир (И. В. Алмазов ва бошқалар).

22-§. Силлиқ мускул тўқимаси

Одамда ва умуртқали ҳайвонларда силлиқ мускул тўқимаси асосан ички органларда бўлиб, улар ҳаракатни таъминлайди.

Масалан, ички органларга овқат ҳазм қилиш ва нафас олиш системаси органлари, ажратиш органлари ҳамда қон томирлар ва лимфа темирларининг ҳаракатини таъминловчи мускуллар киради. Умуртқасиз ҳайвонлардан бўғимоёқлилар ҳамда оёқли моллюскалардан ташқари, барча жониворлар мускулатурасини ташкил этади. Силлиқ мускуллар, одатда, секин ритмик қисқариб, чарчаш хусусиятига эга эмас. Тузилишига кўра, уларнинг асосий қисми дуксимон шаклдаги мускул ҳужайраларидан ташкил топган (53, 54-расмлар). Ҳужайраларнинг узунлиги 20—



54-расм. Сийдик пуфаги деворидаги силлиқ мускул тўқимасининг бўйламасига ва кўндалангига кесими. Гематоксилин-эозин билан бўялган (400 марта кат.):

1 — бўйламасига кесилган препаратда силлиқ мускул ҳужайраларининг кўрinishи; 2 — кўндаланг кесилган препаратда силлиқ мускул ҳужайраларининг кўрinishи; 3 — силлиқ мускул тутамлари орасидаги бириктирувчи тўқима ва томирлар.

100 мк, диаметри 10—20 мк га тенг. Айрим физиологик ҳолатларда, масалан, ҳомиладорликда бачадон силлиқ мускулларининг ҳужайраси 500 мк га чўзилиши ва бола туғилгандан сўнг ўз ҳолига қайтиши мумкин. Марказида битта ядроси бор. Айрим органлар, масалан, бачадон мускулатураси ҳужайралари учлари тармоқланган шаклда бўлиб, ҳар бир ҳужайра устки томонидан миолемма қобиғи билан ўралган. Унинг устига эса базалмембрана ёпишиб туради. Унга ташқаридан ҳужайралар орасида учрайдиган коллаген ва ретикула толачалари туташиб туради. Булар мускул тўқимасининг таянч аппарати қисмига киради.

Электрон микроскопда кўрилганда мускул ҳужайраларининг устки қисмида пиноцитоз пуфакчаларига ўхшаган кўп миқдорда плазмолемма бўртиклари борлиги кўринади. Маълум бўлишича, ана шу плазмолемма бўртиклари орқали ҳужайра ичига ҳар хил моддалар кириб, ҳужайранинг қисқаришини ва ҳаракатини таъминлайди.

Силлиқ мускул ҳужайрасининг асосини унинг цитоплазма қисмини тўлдириб турувчи миофиламент ёки протофибриллалар ташкил этади. Улар цитоплазмада бир-бирига нисбатан мустақил ва параллел жойлашган бўлиб, ҳар бир толаси алоҳида мустақил ҳаракат қилишга мослашган. Ҳозирги вақтда ҳужайра таркибида уч хил протофибрилл (миофиламент) толачалари бўлиши аниқланган: *актин толачалар, миозин толачалар, оралиқ толачалар*. Асосан актин ва миозин толачалар қисқариб, бўшашиб ҳужайралар ҳаракатини таъминлайди. Оралиқ протофибриллар эса тутамча ҳолида жойлашган бўлиб, ўзидан чиқарган ўсимталари ёрдамида бир-бири билан бирикиб миоцит тўртини ҳосил қилади ва қисқарган мускул толачаларини дастлабки ҳолига қайтаради. Бундан ташқари, улар толачаларни нормадан ташқари ортиқча қисқаришдан сақлайди.

Шунингдек, силлиқ мускул ҳужайраларининг атрофида коллаген ва эластик толачалардан таркиб топган тўрсимон қобик бўлиб, у ҳам таянч вазифасини бажаради.

Силлиқ мускул ҳужайралари таркибида ўзига хос қисқаришни таъминлаб бевуви уч хил оқсил моддалар: *актин, миозин ва протомиозин* топилган. Улар мускуллар қисқариши жараёнида уларни энергия билан таъминлайди. Шу сабабли ҳам силлиқ мускул ҳужайралари таркибида бу учала оқсил доим бўлади.

Силлиқ мускулларни қон билан таъминлайдиган томирлар системасига бириктирувчи тўқима таркибидаги йирик, мускул ҳужайраларининг тутамлари оралиғида учрайдиган нисбатан майда ва бевосита ҳужайралар орасида жойлашган капиллярлар тўртини ташкил этувчи томирлар киради.

Организм қариб борган сари бошқа органларда бўлганидек, силлиқ мускулларда ҳам ўзгаришлар содир бўла бошлайди. Масалан, мускул ҳужайралари юқалашиб борган сари ички органларнинг мускул қаватлари ҳам юқалашади, натижада унинг чўзилувчанлиги чекланади, бинобарин, атрофидаги коллаген ва эластик толачаларнинг чўзилувчанлиги ҳам, эгилувчанлиги ҳам шу билан камаяди. Силлиқ мускул ҳужайраларининг дастлабки ривожланиши ҳам эмбрион мезенхима ҳужайраларининг миобластларга айланишидан бошланади. Эмбрионнинг ривожланиш даврида мезенхиманинг силлиқ мускуллар ҳосил бўладиган қисмидаги ҳужайралари шиддат билан бўлина бошлайди. Бунинг натижасида ҳосил бўлган ҳужайралар бир-биридан узоқлашиб кетмай дуксимон шаклга киради.

Шу билан бир вақтда ҳужайра цитоплазмасида ҳам табақаланиш жараёни кечиб, протофибринлар ҳосил бўла бошлайди. Улардан эса бирламчи мускул ҳужайралари — миобластлар вужудга келади. Кейинроқ бориб протофибринлар кўнайиб, цитоплазмани тўлдиради ва миобластларнинг силлиқ мускул ҳужайраларига айланади.

Эмбрион ҳаётининг тўққизинчи ҳафтасида айрим ички органларнинг силлиқ мускул қаватларининг тўқималари етарли даражада табақаланиб бўлади. Шу билан бир вақтда мускул ҳужайралари ва боғламчалари орасида қон томirlари билан нерв толлариини ҳосил қилувчи бириктирувчи тўқима ривожланади.

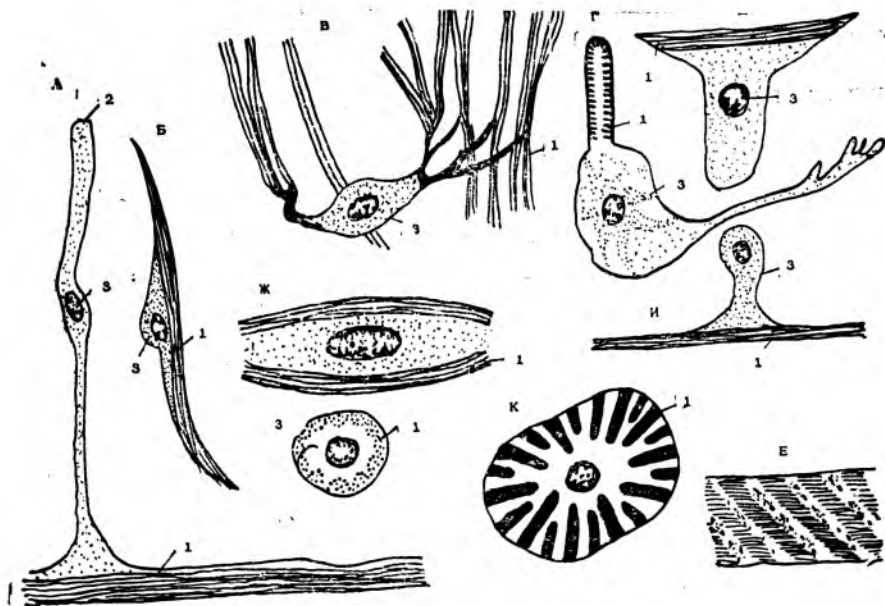
Силлиқ мускул тўқималари ҳам бошқа тўқималарга ўхшаб, физиологик ва репаратив регенерацияланиш хусусиятига эга. Мускулнинг вазифасини ўтаб бўлган ёки атрофияланган ҳужайралар қайта кўпая бошлайди ва керакли жойларни тўлдириб туради. Айрим вақтларда мускул ҳужайралари кам табақаланган бириктирувчи тўқима ҳужайраларидан ҳам ҳосил бўлиши мумкин.

Силлиқ мускул ҳужайралари шароитга қараб, физиологик жиҳатдан жуда яхши мослашади. Масалан, ҳомиладорлик даврида бачадоннинг силлиқ мускул ҳужайралари ўзидан ўн марта ортиқ чўзилиб, яна ўз ҳолига қайтади. Ҳужайралар чўзилган вақтда уларни тўрсимон шаклда ўраб турган толачалар ҳам бирга чўзилиб ҳужайранинг структурасини бузилишдан сақлайди. Шуни айтиб ўтиш керакки, регенерация жараёнида силлиқ мускул ҳужайралари билан бирга бириктирувчи тўқима ҳужайралари ҳам регенерацияга учрайди. Айрим вақтларда булар бир-бирига ўхшаб кетиши ҳам мумкин. Масалан, силлиқ мускул тўқималарида ҳосил бўлган ўсма — миома бириктирувчи тўқима ўсмаси фибромага айланиб кетиши мумкин.

22-§. Умуртқасиз ҳайвонларнинг мускул тўқимаси

Умуртқасиз ҳайвонлар организмида ҳам умуртқали ҳайвонлардагидек мускуллар ҳар хил бўлади. Улар бажарадиган вазифасига, микроскопик тузилишига ва қаерда жойлашганига қараб фарқ қилинади (55-расм).

Уларнинг ҳам ҳужайралари таркибида трофик, қисқартирувчи элементлар бўлади. Чунончи, трофик элементлардан—митохондрий, Гольжи комплекси, эндоплазматик тўр элементлари, ядро ва айрим ҳужайра киритмаларида гликоген бор, ҳужайраларнинг қисқаришини таъминловчи элементлардан миофибриллалар, ёки протофибриллалар мавжуд. Уларнинг йўғонлиги 50—200 А га тенг, айримлари 1000 А, йўғонлари ҳам бўлиши мумкин. Ақтин ва миозин оқсиллари бўлади.



55-расм. А — актин радиал тўсиғи бўйлама мускулнинг энтодермал эпителий мускул ҳужайраси; Б — ёмғир чувалчанги мускулнинг ҳужайраси; В — жигар қурти личинкаси мускулнинг ҳужайраси; Г — аскарида қий чилиниги бўйлама ичиги ҳужайраси (кўндаланг кесими); Д — гидранинг эпителий мускул ҳужайраси; Е — икки палла чиғаноқли моллюсканинг қўш чизиқли мускули; Ж—З — қориноёқли моллюска силлиқ мускулнинг бўйига ва кўндалангига кесими; И — киврикчи чувалчанлар; К — ниначи кўндаланг йўлли мускул толасининг кўндаланг кесими; 1 — қисқартирувчи элемент; 2 — хивчини; 3 — ядро жойлашган қисми (Е. А. Шубниковадан).

Умurtқасиз ҳайвонларнинг мускул тўқимаси уч хил: силлиқ мускул тўқимаси, кўндаланг йўлли мускул тўқимаси, оралиқ ёки икки ёқлама қийшиқ чизиқли мускул тўқимаси бўлади.

Умurtқасиз ҳайвонларнинг силлиқ мускул тўқимаси

Силлиқ мускул тўқимаси умurtқасиз ҳайвонларда, айниқса, ковакичлилар, тароқлилар, турбелляриялар, моллюскалар ва минатанлиларда турли хил кўринишда бўлади. Уларнинг аксарияти тана ва висцерал мускул аппаратларини ҳосил қилади. Масалан, прианулид ва бошоёқлиларнинг барча висцерал мускуллари мана шу силлиқ мускул тўқималаридан иборат. Келиб чиқиши, яъни эволюцион тараққиёти жиҳатидан улар эпителий мускул ҳужайраларидан ривожланган қадимги бирламчи мускул тўқималаридан таркиб топган. Заварзин фикрича, силлиқ мускул тўқималари икки гуруҳга: а) цитоплазмасида зич танаачалар — диска ўхшаш структуралар яхши ривожланган силлиқ мускуллар структурасига ингичка протофибриллалар бирикиб туради; б) цитоплазмасида бундай морфологик структуралар бўлмайдиган силлиқ мускулларга бўлинади. Биринчи хил

силлиқ мускуллар айниқса кенг тарқалган, моллюскаларда эса яхши ўрганилган. Иккинчи хил силлиқ мускуллар тубан кўп ҳужайрали ҳайвонлардагина бўлади ва камроқ ўрганилган.

Биринчи хил силлиқ мускуллар, масалан, моллюскаларда ҳужайралардан тузилган. Уларнинг микроскопик кўриниши урчуқсимон. Плазмолеммалари устида ўзига хбс мембрана ажралиб туради. Ҳужайралар мана шу мембрана орқали ярим десмосом структуралар билан боғланиб туради. Ҳужайралар тутам бўлиб тўпланиб туради ёки ҳужайралараро моддалар қаватларидан иборат қатлам ҳосил қилади. Моллюскалар та-насидаги силлиқ мускул ҳужайралари тутамлари эластик ва коллаген толачалар ёрдамида скелет структуралари билан боғланиб туради ва ҳоказо.

Умurtқасиз ҳайвонларнинг кўндаланг йўлли мускул тўқимаси

Умurtқасиз ҳайвонларда кўндаланг йўлли мускул толалари бир-бири билан чегарасини аниқлаб бўлмайдиган даражада ҳар томонлама ёпишган ҳолда учрайди. Бундай тузилишга симпласт тузилиш дейилади (*sima* — бирга ва *plast* — ёпишган, ҳосил бўлган). Чунonчи, бўғимоёқлиларнинг кўпгина ҳаракатланиш мускуллари мана шу турдаги мускулларга киради. Умurtқасиз ҳайвонлардан эса, спифомедуза соябонининг ҳалқасимон мускуллари, чувалчанг мускуллари ва қанотли моллюскаларнинг қанотларидаги мускуллар шулар жумласидандир. Адабиётларда келтирилган маълумотларга қараганда, мускулларнинг кўндаланг йўлли тузилиши фақат скелет мускулларига хос эмас. Аксинча, бундай тузилиш ҳайвонларнинг ҳар хил мураккаб экологик шарoитга мослашиб яшаши натижасида юзага келадиган морфологик-физиологик ўзгаришдир. Масалан, бирламчи трахеялиларда соматик мускуллар силлиқ мускул тўқимасидан ташкил топган бўлса, уларга анча яқин бўлган ҳашаротларда кўндаланг йўлли мускуллардан таркиб топган ёки ҳар хил моллюскаларнинг аддукторларида силлиқ, кўндаланг йўлли ва иккиёқлама қийшиқ чизиқли мускулларни учратиш мумкин. Булар активлигига қараб уч хил морфологик тузилишга эга бўлади. Шунинг учун кўндаланг йўлли мускуллар организмнинг эволюцион ривожланиши даврида пайдо бўлади деймиз. Умurtқасиз ҳайвонлар кўндаланг йўлли мускулларининг микроскопик ва ультрамикроскопик тузилиши деярли умurtқали ҳайвонларникига ўхшаш бўлади.

Иккиёқлама қийшиқ чизиқли мускул тўқимаси

Иккиёқлама қийшиқ мускуллар кўндаланг йўлли мускуллардан ўзига хос томонлари, шунингдек, мустақил эволюцияси билан фарқланиб туради. Бу хилдаги мускулларда миофибриллалар ичидаги протофибриллалар жойлашишида ўзгаришлар бўлади. Тузилиши ва бажарадиган вазифасига кўра улар силлиқ ва кўндаланг йўлли мускулларга ўхшаш бўлади. Шунинг

учун бу мускуллар *оралиқ мускуллар* ҳам дейилади. Бундай мускул тўқималари моллюскаларнинг (масалан, мидия ва устрицаларнинг) ёпқич мускулатурасини ҳамда зулукларнинг айрим мускулларини ташкил этади. Электрон микроскоп ёрдамида текширишлар шуни кўрсатдики, уларнинг миофибриллалари ҳужайра ўқиға нисбатан параллел ҳолда жойлашган. Улар қисқариши жараёнида ичидаги йўғон ва ингичка протофибриллалар юқорига ёки пастга сурилиб қийшиқ чизиклар ҳосил қилади.

Мана шу хусусияти туфайли улар чувалчангсимон ҳаракатлана олади. Айрим қийшиқ мускулларнинг ҳужайралари нерв системаси билан ҳам боғланади. Масалан, нематодалар, нинатанилар ва ланцетникларнинг мускул ҳужайралари узун-узун ўсимталар ҳосил қилади. Улар марказий нерв системаси томон йўналиб, у ерда нерв-мускул синапсларини ҳосил қилади. Бундан кўринадики, мускулларга нервлар эмас, балки нервларга мускуллар ўз ўсимталари билан туташиб, марказий нерв системасидан ахборот олиб туради. Шундай қилиб, умуртқасиз ҳайвонларда ҳар хил мускул тўқималари учрагани билан улар морфологик тузилиши жиҳатидан бажарадиган вазифасига мослашган бўлади. Умуртқасиз ҳайвонларнинг мускул тўқималари умуртқалиларникига нисбатан анча тубан, яъни содда тузилган бўлади. Бунга асосий сабаб умуртқали ҳайвонлар узоқ, мураккаб эволюцион ривожланиш ва экологик мосланиш босқичини бошдан кечирганлигидир.

XI б о б. НЕРВ ТЎҚИМАСИ

Нерв тўқималари жаъми бир бутун бўлиб, организмда юқори даражада ихтисослашган ва такомиллашган мураккаб нерв системасини ташкил этади. Бу система ҳар қандай ташқи ва ички таъсирни қабул қилиб, марказий нерв системасига етказиб бериш ва у ерда анализ-синтез жараёнида ҳосил бўлган жавоб импульсини (реакциясини) ҳаракат органларига етказиб бериш каби ўта мураккаб вазифани бажаради. Демак, нерв системаси орқали организмда доимо ташқи ва ички муҳит билан узлуксиз боғланиш бўлиб туради.

Маълумки, организмнинг ташқи ва ички органларида ҳар хил таъсирни қабул қилувчи аппаратлар — *рецепторлар* жойлашган. Ташқи таъсирни қабул қилувчи рецепторлар *экстерорецепторлар*, ички таъсирни қабул қилувчи рецепторлар *интерорецепторлар* дейилади. Юқорида айтиб ўтилганидек, ташқи ва ички рецепторлар қабул қилган таъсир импульс тариқасида марказга интилувчи нерв (афферент) ҳужайралари (нейронлар) орқали тезда марказий нерв системасига (МНС) етказилади. У ерда анализ-синтез қилиниб, жавоб импульси ҳаракат нейронлари, яъни марказдан қочувчи (эфферент) нейронлар орқали ҳаракат органларига (мускул ёки безларга) етказилади.

Шундан кейин бу органлар қисқаради ёки бўшашади, безлари эса маҳсулот (секрет) ишлаб чиқаради.

Ҳайвонлар ташқаридан қабул қиладиган импульсларнинг анализ-синтези билан атроф-муҳитда ўзининг турган жойи ва йўналишини аниқлаб оладилар. Одам эса дунё сирларини чуқур ўрганиб чиқиб, ўрганган нарсаларни амалда қўлайди.

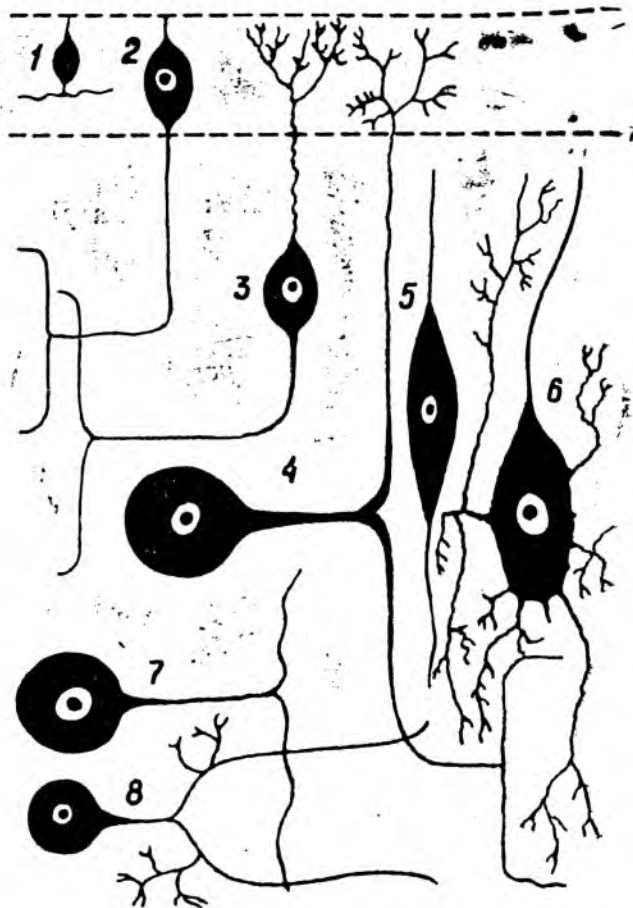
Нерв тўқимаси таркибида фақат сезувчи (марказга интилувчи) ва ҳаракат (марказдан қочувчи) нервлари учраб қолмай, балки учинчи гуруҳ — оралик (ассоциатив) нейронлар ҳам учрайди. Улар бир нейрондан иккинчи нейронга импульс ўтказиш вазифасини бажаради. Масалан, импульсни улар афферент нейрондан эфферент нейронга ўтказиши мумкин.

Умуман олганда, нерв тўқимаси иккита катта таркибдан: ўзига хос вазифани бажарувчи нерв ҳужайраларидан (1) ва тўқимада таянч, трофик, секретор, ҳимоя вазифаларини бажарувчи бир неча хил нейроглиядан (2) ташкил топган. Булар ҳаммаси бир бутун ҳолда организмда морфологик ва функционал жиҳатдан яхлит нерв системасини ташкил этади.

24-§. Нерв ҳужайраси (нейрон)

Нерв ҳужайраси (нейроцит ёки нейрон) ниҳоятда ихтисослашган мураккаб морфологик тузилишга эга бўлиб, ҳар хил ташқи ва ички таъсирни қабул қилиб, уни импульсга айлантириш ва ҳужайра ўсимталари орқали узатиб бериш хусусиятига эга. Нейрон цитоплазма ва ядро қисмларини ташкил этувчи танаси, яъни перикариондан ҳамда бир неча ўсимталардан таркиб топган. Айниқса унинг ўсимталари жуда кўп бўлиб, улардан биттаси узун бўлади, мана шу узун *аксон* ёки *нейрит* дейилади. Нейрит орқали ҳужайра танасидан бошқа нерв ўсимтасига ёки ҳаракат органларига импульс ўтказилади. Аксоннинг узунлиги бир неча микрондан 1—1,5 метргача бўлиши мумкин. Унинг йўғон-ингичкалиги бутун узунлиги бўйлаб бир хил. Айрим вақтларда у ён томонларга ўсимталар чиқаради, уларга *ён коллатерал ўсимталар* дейилади. Нейроннинг қолган ўсимталари калта бўлиб, улар *дендритлар* дейилади. Дендритлар, одатда, ҳужайра танасидан йўғон бўлиб чиқиб, учига томон ингичкалашиб боради. Улар иккинчи нерв ҳужайраси ўсимталари билан туташиб, синапслар ҳосил қилади. *Синапс* иккита нейрон ўсимталарининг бир-бири билан туташган қисмидир. Улар импульсни бир нейрондан иккинчи нейронга ўтказиш функциясини бажаради. Айрим вақтларда дендритнинг учлари таъсирни қабул қиладиган рецепторга айланиб, таъсирни қабул қилишда иштирок этади.

Одам ва ҳайвонлар организмда учрайдиган нейронлар ўзидан чиқарадиган ўсимталарнинг сонига қараб қуйидагиларга бўлинади (56-расм):

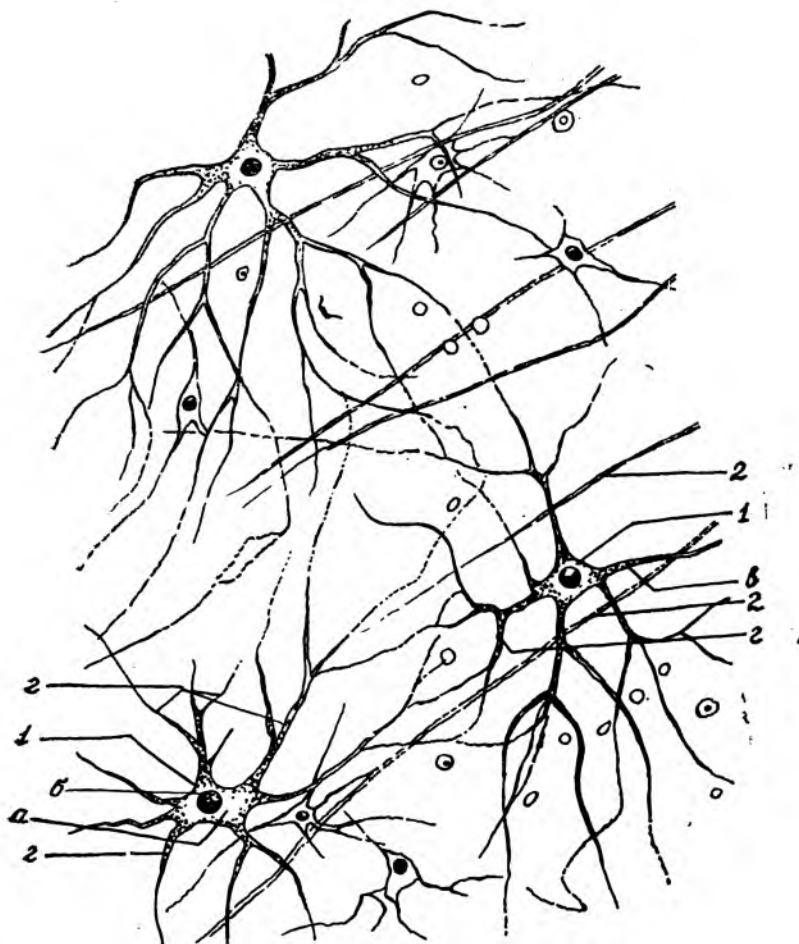


56-расм. Ҳайвонларда учрайдиган айрим нейронларнинг ўзига хос тузилиш схемаси. 1—IV — қопловчи эпителий билан боғлиқ бўлган рецептор нейронлар:

1 — ковакиччилар юқориги чигал оддий нейронининг тузилиши; 2 — умуртқасиз ҳайвонларда учрайдиган типик рецептор нейрони (учи иккига тармоқланган аксон ва калта дендритдан иборат); 3 — умуртқасиз ҳайвонларда учрайдиган биполяр рецептор нейрон; 4 — униполяр рецептор нейрон (дендрити тармоқланган орқа миёя ганглиясида олинган, қайтадан униполяр шаклга кирган нейрон); 5 — биполяр-биполяр нейрон (медуза нерв чигалида); 6 — мультиполяр нейрон (умуртқалиларда МНС да кўн тарқалган); 7—8 — униполяр мотонейрон (юксак умуртқасизлар МНС да кўплаб учрайди, Буллака ва Харридан).

1. Униполяр (латинча *unus* — бир дегани) — бир қутбли, яъни бир ўсимтали нейронлар.

2. Биполяр (латинча *bi* — икки дегани) — икки қутбли, яъни икки ўсимтали нейронлар.



57-расм. Мультиполяр нерв ҳужайралари ва кўз тўр пардасининг нерв толалари (400 марта катта.):

1 — мультиполяр нерв ҳужайралари: а — тана қисми; б — ядро; в — нейрит; 2 — нерв толалари (И. В. Алмазов ва бошқалар).

3. Мультиполяр (латинча *multum* — кўп дегани) — кўп қутбли, яъни кўп ўсимтали нейронлар.

Униполяр нейронларнинг танасидан, одатда, битта ўсимта чиқади. Улар қаторига дендрит ўсимталари пайдо бўлмайдиган нейробласт ҳужайралари кириши мумкин. Униполяр нейронлар асосан умуртқасиз ҳайвонлар организмда учрайди. Одам танасида эса бундай нейронлар бўлмайди.

Биполяр нейронлар қарама-қарши қутбларидан иккита ўсимта чиқаради. Биттаси аксон, иккинчиси дендрит вазифасини бажаради. Биполяр нейронлар ҳам одам организмда кам учрай-

ди. Улар фақат кўзнинг тўр пардасида, ички қулоқнинг спирал ганглиясида ҳамда ҳид биллиш органларида учрайди. Биполяр нейронлар кўпроқ ҳашаротлар терисида бўлади. Айрим адабиётларда псевдоуниполяр нейронлар қаторига қўшиб ўрганилади. Бунини ёдда тутиш керак. Псевдоуниполяр нейронлар танасидан, одатда, битта ўсимта чиқиб, сўнг у «Т» ҳарфи сингари иккига ажралади. Лекин ўсимтанинг ўзаги битта бўлади. Шунинг учун уларни *псевдоуниполяр* дейилади. Ўсимталарнинг биттаси дендрит вазифасини бажарса, яъни таъсирни қабул қилса, иккинчиси аксон вазифасини ўтайди, яъни таъсирни марказга етказиб беришда иштирок этади.

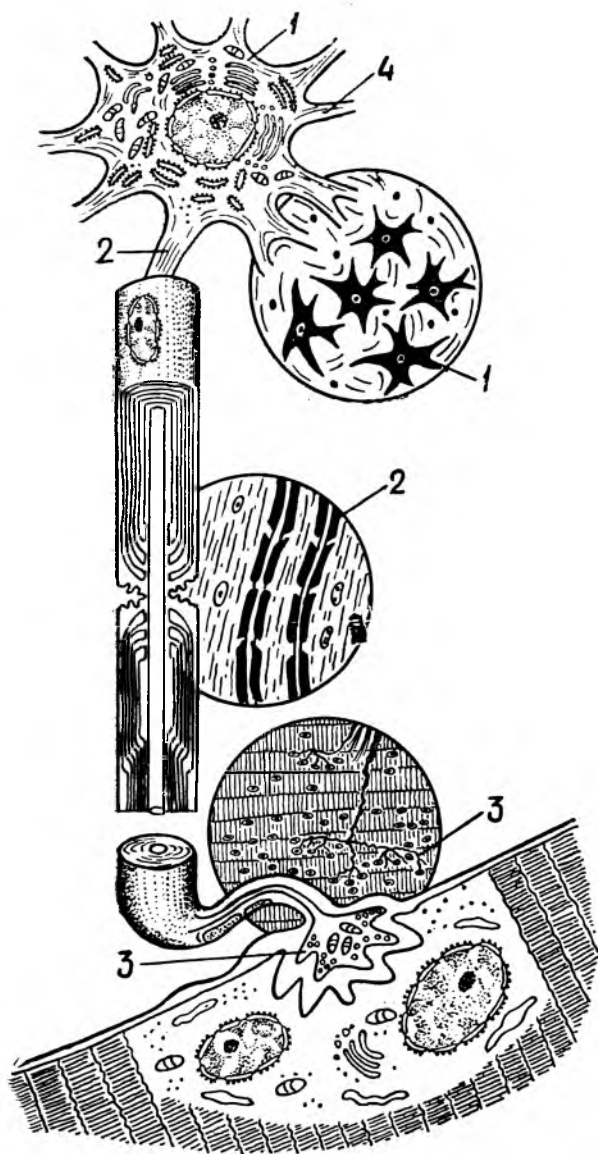
Мультиполяр, яъни кўп қутбли (тармоқли) нейронлардан ҳар томонга қараб бир нечта ўсимта чиқади. Уларнинг биттаси, одатда, узун бўлиб, аксон вазифасини бажарса, қолганлари майда, калта бўлиб, дендрит ролини ўйнайди. Мультиполяр нейронларга орқа миyanнинг барча ҳаракат нейронлари киради (57-расм).

Нерв ҳужайрасининг морфологик тузилиши

Нерв ҳужайраси морфологик тузилишига кўра, тана, яъни перикарион ва ўсимталардан ташкил топган (58-расм). Тана қисми ядро, цитоплазма, органондлар ва ўзига хос киритмалардан иборат. Ўсимталари эса аксон ва дендритлардан иборат. Ядроси, одатда, юмалоқ ёки овал шаклда бўлиб, ҳар бир ҳужайрада битта бўлади, камдан-кам иккита ёки кўп ядроли нерв ҳужайралари учрайди. Масалан, простата безининг нерв системасини ташкил қилувчи нейронларда кўп ядроли нерв ҳужайралари бор. Уларнинг сонини 15 тагача этади. Нейронларда интенсив равишда физиологик жараёнлар кечиши натижасида ядро таркибида хроматин моддаси камроқ бўлади. Битта ёки иккита РНК га бой ядрочага эга. Цитоплазмаси (нейроплазмаси) таркибида ҳамма органондлар ва специфик ҳужайра киритмалари: митохондрийлар, эндоплазматик тўр, Гольжи комплекси (аппарати), центросома, лизосома, нейратубула ва нейрофилиманталар, специфик элементлардан — нейрофибриллалар ва тигроид моддалар учрайди.

Нейрофибриллалар перикарион бўшлиғи ва ўсимта ичини тўлдириб турадиган ингичка ипсимон ўсимта бўлиб, кумуш нитрат тузи билан бўялган препаратларда яхши кўринади. Электрон микроскопда аниқланишича, миофибриллалар нерв ҳужайрасининг узунаси бўйлаб жойлашган бўлиб, кўндаланг кесимининг диаметри 500 Å га тенг. Характерли томони шундаки, миофибриллалар ҳужайранинг тана қисмида ҳар томонга ўйналган, нозик чигалланган тўрсимон шаклда жойлашса, ўсимталарда бир-бирига нисбатан тўғри, параллел жойлашган бўлади. Тигроид модда фақат нейрон перикариони ва дендрит бўлиши мумкин. Айрим ҳолларда энч жойлашган нейрофибриллалар тутами ҳосил қилган шаклда кўринади. Айрим вақтларда

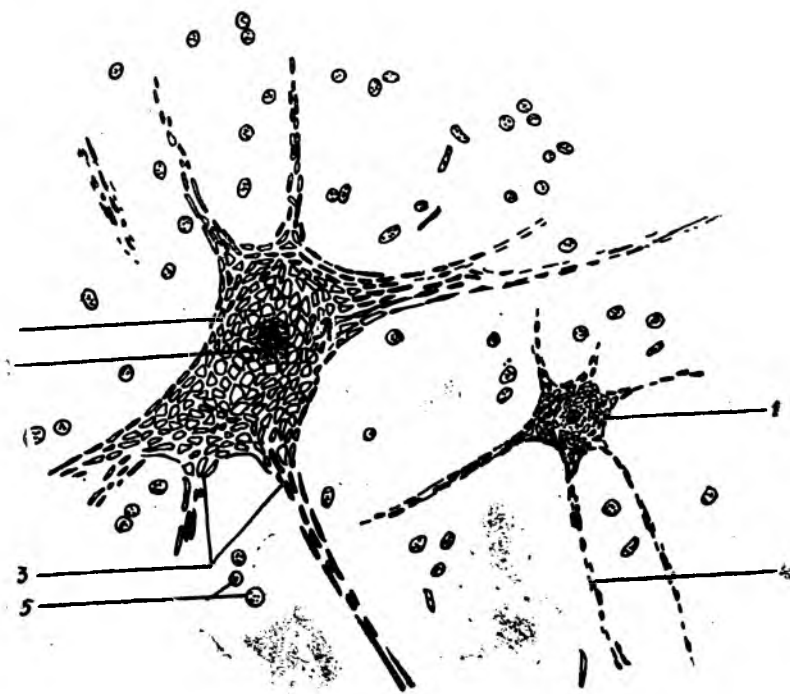
эса толачалар бир-бири билан ёпишган бўлиши мумкин, бу — миянинг эслаб қолиш хусусиятига, фикрлаш қobiliятига салбий таъсир қилади.



58-расм. Ҳаракатлантириш нейронининг схемаси:

1 — нерв ҳужайрасининг танаси (перикарион); 2 — аксон ва нерв толаси; 3 — мускулларга боровчи ҳаракатлантириш нервчининг учи; 4 — дендрит. Схемада оддий ва электрон микроскопдаги кўриниш тасвирлари бир-бирига таққослаб келтирилган (И. Ф. Иванов, П. А. Ковальскийдан).

Кейинги вақтларда электрон микроскопда текшириш шунинг кўрсатдики, нейрофибриллалар тўрсимон шаклда жойлашган икки хил майда толачалардан (фибриллалардан) таркиб топган экан. Улардан биринчиси — диаметри $60\text{--}100\text{ \AA}$ га тенг *нейропротофибриллалар* ёки *нейрофиламентлар* бўлса, иккинчиси — диаметри $200\text{--}300\text{ \AA}$ га тенг *нейронайча* ёки *нейротубулалар*дир. Булар кумуш нитрат тузи билан бўялган гистологик препаратларда қўшилиб кетиб, йўғон миофибриллаларга ўхшаб кўринади. Тирик ҳужайраларда бу протофибриллалар деярли кўринмайди. Нейронайчалар оқсиллардан ташкил топган нозик структура бўлиб, фақат электрон микроскопда яхши кўринади. Препаратларни электрон микроскоп ёрдамида кўрилганда уларни фиксаторлардан ўтказиш жараёнида нейронайчалар нейрофиламентларга ёпишиб йўғон бир нейрофибриллалар толасига ўхшаб кўзга ташланади.



59-расм. Орқа миyaning ҳаракатлантирувчи нерв ҳужайраси цитоплазмасидаги тигроид модда (400 марта кат.):

1 — нерв ҳужайраси нейроплазмасидаги тигроид модда доначалари (Ниссель таначалари); 2 — ядро билан ядроча; 3 — дендритлар; 4 — нейрит; 5 — глиа ҳужайра ядроси.

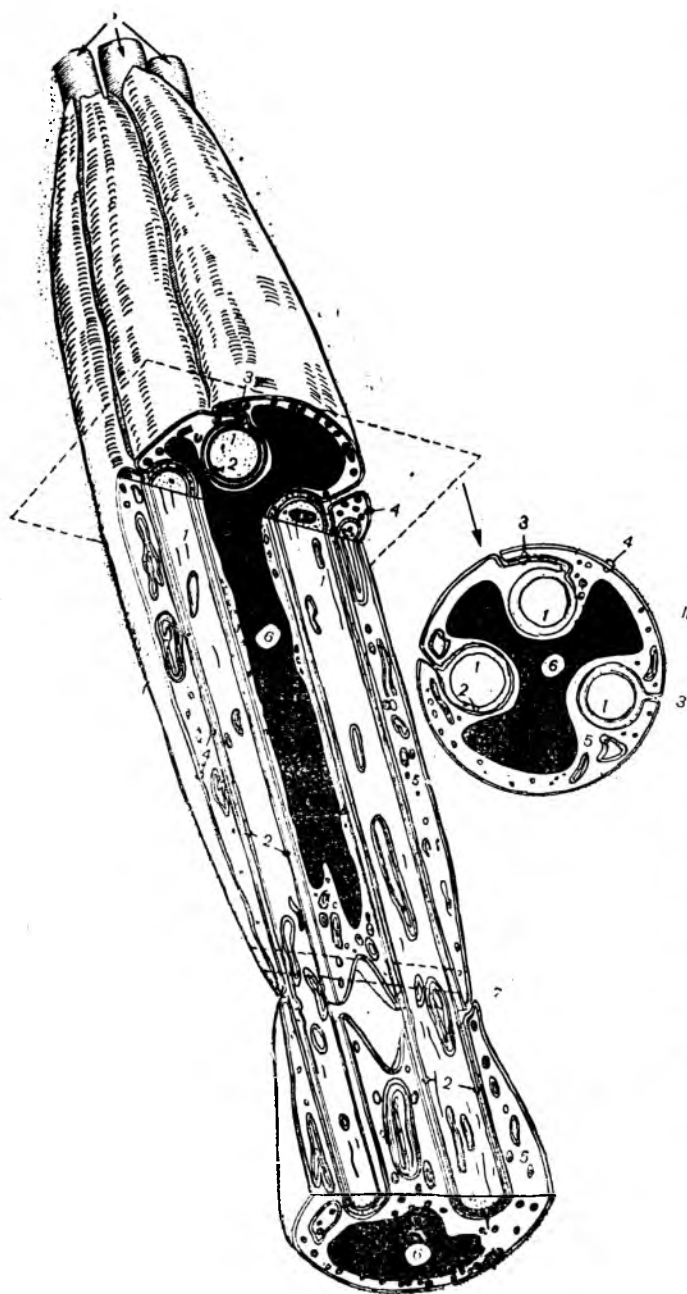
Тигроид модда нерв ҳужайрасининг цитоплазмасида учрайдиган ўзига хос киритма бўлиб, гистологик препаратларда ҳар хил катталиқда гранула (донача)ларга ўхшаб кўринади (59-

расм). Олдин адабиётларда булар Ниссель таначалари деб юритилар эди. Ҳозир эса бу модда тионин ва кўк толуидин бўёқларда тўқ бўялгани учун *базофил модда* деб ҳам юритилади. Тигроид модда фақат нейрон перикарниони ва дендрит ўсимтаси таркибида учраб, аксон (нейрит) таркибида учрамайди. Аксоннинг ҳужайрадан чиқувчи ўзагида ҳам топилмаган. Тигроид модда таркибида кўп миқдорда рибонуклеопроteid ҳамда маълум миқдорда гликоген ва оқсил моддалар топилган. Электрон микроскопда текшириш шуни кўрсатдики, тигроид модда асосан донатор эндоплазматик тўр йиғилган жойда кўп учраб экан.

Юқорида айтиб ўтилганидек, аксон таркибида оқсил синтезловчи органоидлар ҳамда тигроид модда бўлмайди. У ерда ҳужайра ўсимтаси ўқ қисмини ташкил қилувчи нейрофибриллардан ташқари, танасидан аксоннинг учи томон суткасига миллиметр ва ундан ҳам кўпроқ тезликда муттасил оқиб турадиган ҳужайра плазмаси бор. Тигроид модда миқдори ҳужайраларнинг физиологик ҳолатига қараб доимо ўзгариб туради. Нейроннинг физиологик вазифаси кучайганда ёки унга узлуksиз таъсир қилинса, тигроид модда аста-секин камайиб бориб, ҳатто йўқолиб кетиши мумкин. Аксинча, ҳужайрага дам берилса, тигроид миқдори қайта яна тикланади. Нерв ҳужайраларида содир бўладиган ҳар хил паталогик жараёнларда (ялиғланиш, интоксикация, дегенерация ва бошқа ҳолатларда) ҳам тигроид модда миқдори ўзгариб туради. Демак, маълум бўлишича, тигроид модданинг миқдори ва сифати нерв ҳужайраларининг физиологик ҳолатига бевосита боғлиқ бўлади.

Нерв ҳужайрасининг ўсимталари асосан ташқи ва ички таъсирни марказга ва у ердан жавоб импульсини ҳаракат органларига узатиб бериш вазифасини бажаради. Улар организм нерв системасининг бир бутунлигини таъминлайди. Нерв ўсимталарининг ўртасида унинг ўқ қисми ётади, унинг устидан эса юмшоқ парда ўраб туради. Бунга *миелин парда* дейилади. Айрим нерв ўсимталарининг пардаси бўлмаслиги ҳам мумкин, яъни ўсимта фақат ўқ қисмдан ташкил топган бўлади. Нерв ҳужайралари пардаси бор-йўқлигига қараб иккига, яъни миелинсиз ва миелинли нерв толаларига бўлинади.

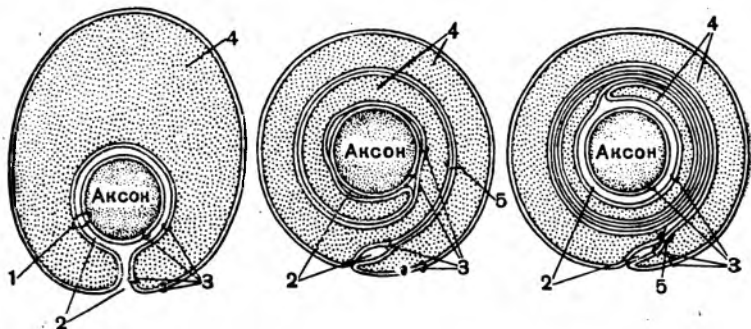
Миелинсиз нерв толалари кўз, қулоқ ҳамда аччиқ ва чучукини сезадиган органлар ва вестибуляр аппаратнинг нерв системасини ташкил этади. Улар кўпгина вегетатив нерв системасида учрайди. Бу нерв системаси юксак даражада ихтисослашган бўлиб, организмнинг ташқи муҳит билан мослашишини таъминлайди. Ҳар бир нерв толаси таркибида 3—20 тагача ўқ цилиндр учрайди (60-расм). Айрим вақтларда бошқа нейроннинг ўқ цилиндрлари ҳам қўшилиб кетиши ёки ажралиб бошқа нейронга ўтиши мумкин. Уларнинг бундай тузилишига кабелсимон ўқ цилиндрлар дейилади. Ҳар бир ўқ цилиндр ташқи томондан Шванн ҳужайраларидан (синонимлари — леммоцит, нейролем-



60-расм. «Кабель» типнда тузилган миелинсиз нерв толасининг катталаштириб чизилган схемаси:
 I — бўйига кесим; II — қўндаланг кесим; 1 — ўқ цилиндр; 2 — аксолемма; 3 — мезаксон; 4 — деммоцит (Шваан) хужайра қобйғи;
 5 — деммоцит цитоплазмасы; 6 — деммоцит ядроси. Қўндаланг кесилган жойи нуқтали чизик билан жүрсатилган
 (В. Л. Боровягина); 7 — иккита деммоцитнинг туташуви (Н. В. Алмазов ва бошқалар).

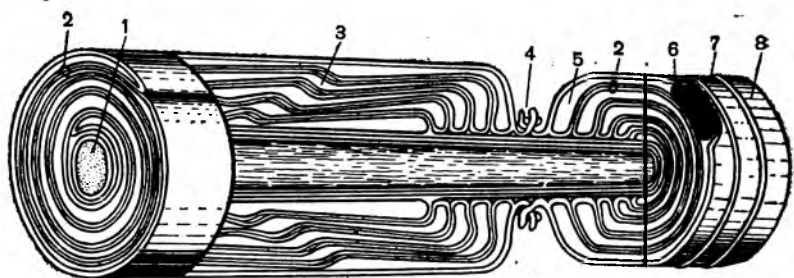
моцит, олегодендролеммоцит, глиял ҳужайралар) ташкил топган юпқа парда билан ўралган бўлади, миелин пардаси бўлмайди. Одатда, Швани ҳужайраларининг ўқ қисмини икки томондан (мембраналари узилмасдан) аста ўраб ўз ичига олади. Бу — фагоцитоз хусусиятига эга бўлган ҳужайраларнинг микроорга- низмларини икки томонидан ўраб қамраб олишга ўхшайди. Ўқ ҳужайралари икки ён томонидан ўраб келувчи Шванн ҳужайра- ларининг учларига мезаксон дейилади. Нерв толачасининг тар- кибидagi ўқ цилиндрнинг сонига қараб мезаксон ҳам бир нечта бўлиши мумкин.

Оддий микроскопда миелинсиз нерв толачалари худди ўқ цилиндрдан ташкил топган тутамларга ўхшайди. Уларнинг устини ўраб турувчи леммоцитлар ҳам ядроси билан яхши кў- ринади. Фақат уларнинг чегаралари ва мезаксонлари кўрин- майди. Миелинсиз толардан импульс анча секин — 1 м/сек тезлик билан ўтади.



61-расм. Миелинли нерв толасининг ривожланиш схемаси:

1 — аксолема ва леммоцит ҳужайра (Швани ҳужайра) қобикларининг муносабати; 2 — ҳужайралараро тирқинч; 3 — аксолема ва леммоцит қобиги; 4 — леммоцит цитоплазмаси; 5 — мезаксон (Робертсондан).



62-расм. Миелинли нерв толасининг тузилиши (схема):

1 — ўқ цилиндрлари (аксон); 2 — мезаксон; 3 — неврилемма ўймаси; 4 — ҳал- қасимон (Ранье) бўғилмаси; 5 — леммоцит (Швани ҳужайра цитоплазмаси); 6 — леммоцит ядроси; 7 — неврилемма; 8 — эндоневрит (Робертсон схемаси) бўйича Т. Н. Радостина тузган).

Миелинли нерв толалари организмда кўп учрайди. Масалан, периферик ва МНС нейронлари миелинли нерв толаларидан ташкил топган. Характерли томони шундаки, миелинли нерв толаларида ўқ цилиндрлар, одатда, битта бўлиб, ўзига тегишли миелин пардага эга (61, 62-расм). Миелин парда асосан липидлардан ташкил топганлиги учун осмий кислотада яхши бўялиб, микроскопда тўқ жигарранг бўлиб кўринади. Аксоннинг айрим қисмларида миелин модда учрамайди. Бундай қисмлар *бўғилмалар* ёки *Ранье бўғилмалари* деб юритилади. Ҳар бир бўғилма қўшни Шванн ҳужайралари чегараларига тўғри келади. Толанинг икки бўғим орасидаги қисми *миелинсиз сегмент* деб юритилади. Ҳар бир толанинг муайян оралиғида миелин моддани қийшиқ ҳолда кесиб ўтган оқиш кесмани кўрамиз, унга *Шмидт-Лантерман* қийиқлари дейилади. Ҳозир замонавий электрон микроскопда текшириш усуллари жорий қиллиниши билан нерв толаларидаги бўғилмалар, қийиқлар ва Шванн ҳужайралари ҳамда улар орасида жойлашган миелин қаватларини батафсил ўрганиш имконияти туғилди. Энди маълум бўлишича, ҳар бир бўғилма иккита леммоцитларнинг, яъни Шванн ҳужайраларининг чегараси бўлиб, бу ерда кўплаб митохондрий ва микроворсинкалар бор.

Миелин қавати, одатда, нерв тўқимасининг ривожланиши давридан бошлаб ҳосил бўла бошлайди. Бунда толачаларни олдин леммоцитлар икки томондан ўраб олади, яъни мезаксон ҳосил қилади. Ривожланишнинг сўнгги даврларида ўқ цилиндр атрофида миелин қават ҳосил бўлади. Унинг устидан эса леммоцит ҳужайралари ўраб туради. Илгарилари бу пардани ўзига мустақил Шванн ҳужайраларидан ташкил топган парда дейилар эди. Шванн пардасининг устидан базал мембрана билан бириктирувчи тўқима пардаси ўраб туради—унга *эндоневрий* дейилди. Миелинли нерв толасидан импульсларнинг ўтиш тезлиги анча юқори — 70—100 м/с.

25-§. Нерв учлари (синапслар)

Барча нерв ҳужайраси толачаларининг учи ўзига хос тузилишга эга бўлган структуралар билан тугалланади. Бунга нерв охирлари дейилади. Бажарадиган вазифаси ва морфологик тузилишига қараб нерв охирлари уч хил бўлади: 1) ҳаракаг (эффектор) нерви охирлари; 2) сезувчи нерв охирлари (рецепторлар); 3) нейронлараро синапслар.

Ҳаракат (эффектор) нерви учлари

Эффектор нерв учларини ташкил этувчи нейронларга орқа мия билан бош мия соматик нейронларининг ҳаракат органларига туташган учлари киради. Қўндаланг йўлли мускул толаларидаги ҳаракат нерви учларига *нерв-мускул (аксомускул) синапслари* дейилади (63-расм). Аксомускул синапслари нерв

учлари мускул ҳужайраларига туташидан олдин миелин қаватини йўқотади. Ўқ цилиндрлар қисман тармоқланиб, мускул ҳужайраси устига туташади, лекин саркоплазма ичига ўтмайди. Туташган жойида нерв учлари қисман йўғонлашиб кенгайди. Бу ерда ҳам импульсни синапс бўшлиғидаги медиаторлар ўтказди.

Сезувчи нерв учлари (рецепторлар)

Ташқи ва ички таъсирни, одатда, сезувчи нерв учлари қабул қилади, уларни фанда *рецепторлар* дейиш расм бўлган. Бинобарин, рецепторлар сезувчи нерв учлари бўлиб, таъсирни қабул қилиш ва уни импульсга айлантириш, марказ томон узиб бериш хусусиятига эга. Ҳамма рецепторлар иккита катта гуруҳга бўлинади: 1) экстерорецепторлар — таъсирни ташқи муҳитдан қабул қиладиган рецепторлар; 2) интерорецепторлар — таъсирни органларнинг ички қисмидан қабул қиладиган рецепторлар. Бундан ташқари, таъсирни қабул қилиш характерига қараб, яна бир неча хил рецепторлар учрайди. Масалан, иссиқ-совуқни сезадиган рецепторлар (терморецепторлар), барорецепторлар (босимни сезадиган), хеморецепторлар (кимёвий таъсирни сезадиган), механорецепторлар (механик таъсирни сезадиган) ва ҳоказо. Оғриқни сезувчи рецепторлар ҳам шулар жумласига киради. Улар оғриқни сезиб, алоҳида ингичка миелинсиз нерв толалари орқали импульсни МНС га узатади.

Сезувчи нерв учлари морфологик тузилишига кўра иккита катта гуруҳга бўлинади: 1) эркин сезувчи нерв учлари. Бунда ўқ цилиндр нерв учларининг тармоқлари бевосита иннервация қилиши керак бўлган тўқима ҳужайралари орасида ётади (масалан, Меркель ҳужайралари, қуйига қаранг); 2) эркин бўлмаган сезувчи нерв учлари. Бунга нерв толаларининг ҳамма компонентлари, яъни ўқ цилиндр тармоқлари, таъсирни қабул қилишга мослашган глиа ва эпителий ҳужайралари киради.

Эркин бўлмаган нерв учлари, бундан ташқари, бириктирувчи тўқимадан иборат капсула билан ўралган-ўралмаганлигига қараб ҳам иккига бўлинади: 1) капсулага ўралган нерв учлари. Бунда нерв учлари бириктирувчи тўқимадан иборат капсулага ўралган бўлади; 2) капсулага ўралмаган нерв учлари—капсуласи бўлмайди.

Юқорида барча нерв учлари ўзига хос физиологик хусусияти ва морфологик тузилишига кўра бир-биридан фарқ қилади, деб айтиб ўтган эдик. Шулардан айрим нерв учлари билан танишиб чиқамиз.

Меркель дисклари ёки ҳужайралари. Эркин нерв учларига кирувчи бу нерв толалари одатдагидек эпителий қатламига келиб миелин қаватини йўқотади ва охириги терминал тармоқлари тўқима ҳужайралари ичига тарқалади. Бунинг характерли томони шундаки, бундай нерв учларида терминал тармоқлардан ташқари, специфик ўзгаришга эга бўлган ҳужайралар ҳам

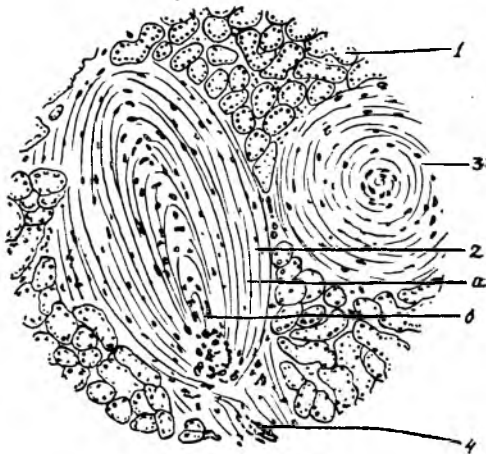
учрайди. Бунга сезги (идрок) дисклари ёки Меркель ҳужайралари дейилади. Бу ҳужайралар оқиш бўлган цитоплазма ва яссиланган ядроси ҳамда диаметри 100 мк атрофидаги осмиофил доначалари билан ажралиб туради. Нерв тармоқлари ана шундай ҳужайралар билан туташиб нозик тўр шаклида сезувчи нервлар учини ҳосил қилади. Сезги (идрок) дисклари, одатда, тери эпителийсининг сезиш хусусияти кучли бўлган жойларда кўп учрайди.

Фатер-Пачен таначаси (64-расм). Бириктирувчи тўқимадан иборат капсулани сезувчи нерв учини бўлиб, ички органларда (ичак деворида, меъда

ости беги, томирлар ва бўғимлар атрофида) бўлади. Кўпроқ тери остида учрайди. Капсуланинг ўртасида колбасимон Шванн глиясининг ўзгарган ҳужайраларидан таркиб топган, тармоқланган нерв учлари жойлашган. Одатда, нерв толаси капсулага кириш олди-дан миелин қаватини йўқотади ва ичига фақат ўқ цилиндрининг ўзи киради. Пластинкасимон капсула фибробласт ҳужайралари ва спирал ҳолда жойлашган коллаген толачалардан ҳосил бўлган. Капсула билан колбанинг чегарасида, яъни дендритнинг учини билан капсула ички чегарасида контакт бўлишини таъминлаб турувчи глиялардан ҳосил бўлган ҳужайралар бор. Пластинкасимон таначага теккан ҳар қандай таъсир тезда нерв учларига етказиб берилади.

Мейснер таначаси. Бу ҳам бириктирувчи тўқимадан иборат капсулага ўралган сезувчи нерв учларига киради. Бунга сезувчи танача ёки Мейснер таначаси дейилади. Таначада ўзига нисбатан перпендикуляр ҳолда олигодендроглия ҳужайралари жойлашган. Капсуласи нисбатан юпқа коллаген толачалардан ташкил топган. Бошқа таначаларга ўхшаб нерв толаси таначага кириш олдида миелин қаватини йўқотади ва капсула ичида ўқ цилиндр тармоқланиб, глия ҳужайралари юзасидан жой олади.

Вундай сезувчи таначалар тери сўғичлари таркибида учрайди.



64-расм. Капсула билан ўралган нерв таначаси. Пластинкасимон (Фатер-Пачин) таначаси. Ошқозон ости безидан тайёрланган гистологик препарат. Гематоксилин-эозин билан бўялган (120 марта кат.):

1 — ошқозон ости безининг экзокрин қисми; 2 — пластинкасимон таначанинг бўйига кесими; 3 — ташқи колба пластинкалари; 4 — ички пластинка; 5 — пластинкасимон таначанинг қўндалиг кесими; 6 — пластинкасимон таначага келувчи нерв танаси (Н. В. Алмазов ва бошқалар).

Генитал таначалар жинсий органларда, организмнинг бошқа жойларида, бириктирувчи тўқима таркибида ҳам учрайди. Бошқа таначалардан асосий фарқи шундаки, бунда капсула таначасига одатдагидек битта нерв толаси кирмай, балки бир нечта нерв толаси (2—3 тагача) киради ва кўп миқдорда охириги тармоқларни ҳосил қилади.

Краузе колбаси кўп тармоқланган бўлиб, бу ҳам ташқи бириктирувчи тўқимадан иборат капсула ва унинг ичида жойлашган охириги сезувчи тармоқларни ўраб турувчи нейроглиал колбадан ташқил топган. Адабиётларда ёзилишича, бу танача иссиқ-совуқни сезишда иштирок этади.

6) **Скелет мускулларидаги рецепторлар** морфологик тузилишига кўра бошқа нерв учларига қараганда ўзига хос тузилишга эга. Улар *нерв-мускул дуклари* деб ҳам юритилади. Улар ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан иборат капсула билан ўралган бўлиб, ичида бир нечта йўғон ва ингичка мускул толалари бор. Бу ўринда скелет мускуллари ўзининг кўндаланг йўлли тузилишини йўқотган. Толачалар орасида ўзига хос тўқима суюқлиги бўлади. Марказда жойлашган ҳар бир мускул толаси жуда кўп сезувчи нерв учлари билан спирал шаклда чирмашиб кетган. Мускул толачаларининг айримларидаги ядролар толанинг ўртасида тўп-тўп бўлиб туради.

Шу хусусиятларга асосланиб, улар *ядролар халтачаси* дейилади. Бошқа мускул толачаларида эса ядролар толача бўйлаб узунасига занжирга ўхшаб жойлашган. Дукнинг кенгайган кўп ядроли марказини экваториал зона дейилади. Бу ерда ядролар тўп-тўп бўлиб жойлашган ва толалар учи дукнинг қарама-қарши қутбларида йқунланади. Тузилиши жиҳатидан улар ҳаракат нерви учларига, мотор пиллакчаларига ўхшайди.

Нейронлараро синапслар

Нейронлараро синапслар нерв ҳужайраси қисмларининг бири-бири билан бирикадиган жойи бўлиб, улар асосан уч хил бўлади.

1) *Аксосоматик синапс* — биринчи нейроннинг аксон ўсимтаси иккинчи соматик нейрон танаси билан туташган жой.

2) *Аксодендритик синапс* — бу, биринчи нейрон аксони билан иккинчи нейрон дендрити ўсимтаси туташган жой.

3) *Аксосонал синапс*. Иккита аксон ўсимтаси ўртасида содир бўлиб, маълум бўлишича, бундай синапслардан қўзғатувчи таъсир ўтмайди, яъни аксосоматик ва аксодендритик синапслардан ўтган таъсирни у тормозлаб қўяди, деб тахмин қилинади.

Синапсларнинг шакли ҳар хил бўлишига қарамай, уларнинг морфологик тузилиши бир-бирига деярли ўхшайди. Аксоннинг ҳаракатланадиган учи қисман кенгайди, ичида эса кўп миқдорда, ҳар хил катталиқда, яъни 400—900 Å га тенг пуфакчалар пайдо бўлади. Буларга *синаптик пуфакчалар* дейилади. Бу ерда майда митохондрийлар ҳам кўп учрайди.

Ўсимталар ўртасидаги синапсда 200 А° га тенг келадиган бўшлиқ бўлиб, унга *синапслараро ёриқ* дейилади. Унда специфик моддалар бўлиб, уларга *медиаторлар* дейилади. Уларнинг вазифаси таъсирнинг бир нейрондан иккинчи нейронга ўтишини таъминлашдир. Медиаторлар, одатда, нерв учларидан ажралиб, синапс бўшлиғига ўтади. Нейронлар типига қараб медиаторлар ҳар хил бўлади. Худди шунингдек, ишлаб чиқарадиган медиаторларига қараб, нейронлар ҳам ҳар хил бўлади:

1. *Холинергик синапс* (ацетилхолин ишлаб чиқаради).
2. *Адренергик синапс* (дофамин, норадреналин, яъни катехоламинлар ишлаб чиқаради).
3. *Сератонин — эргис синапс* (серотонин ишлаб чиқаради).
4. *Пептиэргик синапс* (пептид ва аминокислоталар ишлаб чиқаради).

Кейинги вақтларда булардан ташқари, бошқа медиаторлар ҳам борлиги аниқланди, масалан, гистамин, глицин шулар жумласидандир. Ҳар бир синапсларда пресинаптик ва постсинаптик қутблар бўлиб, пресинаптик қутбдаги мембраналарда юқорида кўрсатилган медиаторлар ишланиб чиқади. Постсинаптик мембрана эса ўзига хос оқсил модда ишлаб чиқаради.

5. *Электротоник синапс* — бунда нерв ҳужайралари бир-бири билан зич бирикиб, ўртасида синаптик ёриқ деярли қолмайди.

26-§. Нейросекретор ҳужайралар

Маълумки, нейросекретор ҳужайралар умуртқали ҳайвонлардан ташқари, умуртқасизларда ҳам учрайди. Нейросекретор ҳужайралар дейилишига сабаб ўзида мукопротеид ёки гликолипопротеид хоссасига эга бўлган секрет доначаларини тутган нейронлардан иборат бўлишидир. Энделикда ана шундай секрет ишлаб чиқарувчи нейронлар *нейросекретор ҳужайралар* деб юритиладиган бўлди. Улар физиологик жиҳатдан нейронлар белгиларига эга бўлши билан бирга без ҳужайралари хусусиятларини ҳам ўзида сақлаган бўлади. Бинобарин, ҳосил бўлган секретлар ҳужайра аксонлари бўйлаб оқиб келиб, охириги шохланган ерда ҳужайрадан чиқади. Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, ҳужайра маҳсулотлари (секретлар) синапс ёриғига эмас, балки бевосита қонга ёки мия суюқлиғига ўтади. Цитоплазма қисмида секрет пуфакчалари ва доначалари бўлади. Умуртқали ҳайвонларда бундай нерв ҳужайралари бош миyaning гипоталамо-гипофизар қисмида учрайди. Ҳужайраларнинг секретини умуртқасиз ҳайвонларда метаморфоз ва хроматофор вазифаларини бажаради, яъни ҳужайраларнинг ташқи рангини белгилайди.

Гипоталамус соҳасидаги нейросекретор ҳужайралар маҳсулотининг химиявий таркибига кўра икки гуруҳга бўлинади:

- 1) пептидэргик ҳужайралар;

2) монаминэргик ҳужайралар.

Номидан кўриниб турибдики, биринчиси пептид гормонлар ишлаб чиқарса, иккинчиси монамин гормонлар — норадреналин, серотонин, дофамин ишлаб чиқаради.

Пептидэргик гормонлар ишлаб чиқарадиган нейросекретор ҳужайраларни ҳам ўз навбатида иккига бўлиш мумкин:

а) висцеротроп гормонлар ишлаб чиқарадиган ҳужайралар ва б) аденогипофизотроп гормонлар ишлаб чиқарадиган ҳужайралар. Булардан висцеротроп гормонлар висцерал органларга таъсир қилади. Бундай гормонларга: вазопрессинлар ва уларнинг гомологлари киради. Аденогипофизотроп гормонлар эса аденогипофизнинг безсимон ҳужайралари фаолиятини бошқариб туради. Булар орасида аденогипофиз ҳужайраларининг без функцияларини кучайтириб турадиган либерин ёки аксинча супсайтирадиган статинлар ҳам бор.

Монаминэргик гормонлар ишлаб чиқарадиган нейросекретор ҳужайралар ўз нейрогормонларини асосан гипофиз орқа бўлагининг портал томир системасига чиқаради.

Шундай қилиб, сут эмизувчи ҳайвонларнинг гипоталамик нейросекретор системаси цитологик жиҳатдан ҳам, гистологик жиҳатдан ҳам ниҳоятда мураккаб дифференцияланган системадир. Улар нерв системаси билан ҳам, эндокрин системаси билан ҳам яқиндан боғлиқ фаолият кўрсатади.

27-§. Нейроглиялар

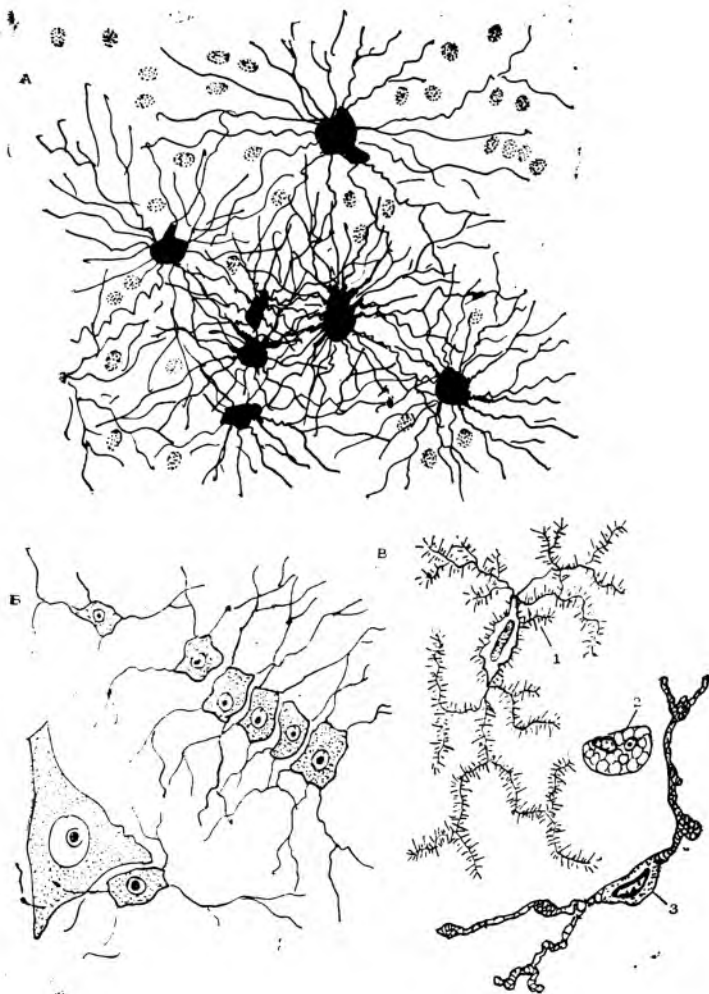
Нейроглиялар нерв тўқималаридаги ёрдамчи структура элементлари қаторига киради. Улар нерв тўқималарида таянч, чегаралаб туриш, гомеостатик, ҳимоя ва трофик вазифаларни бажаради. Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида нейроглиялар эктодермадан ривожланади.

Нейроглия иккига бўлинади: макроглия — глиоцитлар ва микроглия — глиял макрофаглар (65-расм). Ўз навбатида макроглиялар бир неча хилга бўлинади: эпендимоглия, астроцитглия, мультипотенциалглия ва олигодендроглиялар.

Макроглиялар (глиоцитлар)

1. **Астроцитглия (астроцитлар)** нерв тўқимасида кўп бўлади ва ўзига хос таянч вазифасини бажаради. Ўзи майда бўлишига қарамай, талайгина ўсимта чиқаради. Улар асосан икки хил: протоплазматик (плазматик) ва толали (фиброз) астроцитлар бўлади.

Протоплазматик (плазматик) астроцитлар асосан марказий нерв системасининг кулранг моддаси таркибида бўлади. Ҳужайра танаси юмалоқ ёки овал бўлиб, цитоплазмасида хроматин моддаси сийрак бўлган ядро жойлашган. Астроцит танасидан ҳар томонга кўплаб йўғон, бўйига калта ўсимталар чиқади. Цитоплазмаси бошқа ҳужайраларникига нисбатан тиниқ, фиб-



65-расм. Нейроглияларнинг микроскопик тузилиши:

А — толали астроцитнинг глия ҳужайраси; Б — олигодендроглиоцитлар (чап томонида нейрон); В — микроглия ҳужайраси: 1 — оддийси; 2 — юмалоқ шаклдагиси; 3 — ўзгарувчан шаклдагиси (Е. А. Шубниковадан).

риллалари кам. Электрон микроскоп ёрдамида текширишлар цитоплазмасида протофибриллалар тутамлари борлигини кўрсатди. Унда донатор эндоплазматик тўр кам ривожланган, лекин митохондрий нисбатан кам. Ҳужайра киритмаларидан гликоген тоңилган. Протоплазматик астроцитлар асосан чегаралаб туриш ва трофик вазифаларни бажаради.

Толали (фиброз) астроцитлар асосан марказий нерв системасининг оқ моддаси таркибида учрайди. Ўзидан узун ва калта ўсимталар чиқариб, тўрсимон тузилишга ўхшаб туради. Узун ўсимталарнинг учи бир оз кенгайиб капилляр томирларга, калта ўсимталари эса бош миянинг юмшоқ пардасига бориб туташади, шу ерда у ҳужайра мембранаси билан чегаралаб туриш вазифасини ўтайди. Цитоплазмаси таркибида кўплаб аргирофил толачалар бор. Электрон микроскопда текшириб, унда протофибрилла тутамлари билан микронайчалар борлиги аниқланди. Эндоплазматик тўр деярли учрамайди, митохондрий ҳам кам учрайди. Умуман унда ҳужайра органондлари кам ривожланган бўлади.

2. Эпендимоглия (эпендимоцитлар) кубсимон, бир қатор жойлашган ҳужайралардир. Асосан орқа мия канали ва бош мия каналчаларининг ички юзасини худди эпителий тўқимасига ўхшаб қоплаб туради. Ҳужайранинг апикал қисмида майда киприкчалар бўлиб, улар муттасил тебраниб туради ва шу билан орқа ҳамда бош мия бўшлиғидаги суюқликларни силжитиб туради. Унинг базал қисмидан ҳам бир нечта узун ўсимта чиқиб, миянинг оқ ва кулранг қисмларидаги нерв ҳужайраларининг ўсимталари билан туташади. Баъзи ҳужайралар таркибида секретор пуфакчалар топилган, улар секретини орқа мия суюқлигига чиқариб беради. Ҳужайранинг цитоплазмаси марказида жойлашган ядро атрофида йирик митохондрийлар, ёш томчилари ва пигмент дончалари учрайди.

3. Олигодендроглия (олегодендроцитлар) бошқа глия ҳужайраларига нисбатан кўп учрайди. Марказий нерв ва периферик нерв системасида нерв ҳужайралари билан ўсимталарининг устини қоплаб туради. Бундан ташқари, улар нерв учларида ҳам бўлиб, импульсларни қабул қилиш ва узатишда актив иштирок этади.

Олигодендроглияларни электрон микроскопда ўрганиш шуни кўрсатдики, уларнинг тузилиши нерв ҳужайралари тузилишига ўхшаса-да, лекин таркибида нейрофиламентлар йўқ экан. Ҳужайра танаси юмалоқ, ундан бир нечта калта ўсимталар чиқади. Олегодендроцитлар нерв ва ҳужайра толалари устини худди Шванн ҳужайраларига (леммоцитларга) ўхшаб ўраб туришда иштирок этади. Нерв ҳужайраларининг регенерацияси ва дегенерацияси жараёнида иштирок этади. Маълум бўлишича, бу глия ҳужайралари қон томирлар билан бевосита алоқада бўлиб озиқ моддаларни қайта ишлаб нерв ҳужайраларига узатади.

4. Мультипотенциал глия майда ҳужайра бўлиб, ўзидан талайгина ўсимталар чиқаради. Унинг бошқа глия ҳужайраларидан фарқи шундаки, бу ҳужайра юксак даражада табақаланиш ва ўта кўпайиш хусусиятига эга. Айрим вақтларда у астроцит ва олегодендроцит ҳужайраларига айланади. Бундай ҳолларда уларнинг цитоплазмаси қисмида шу ҳужайраларга хос микро-

найчалар, гликоген, нейтрофиламентлар, микроструктура элементлари пайдо бўлади. Баъзан эса мультипотенциал глия макрофагларга ҳам айлана олади. Гистохимиявий усул билан текширишлар уларда нордон фосфат актив бўлишини, лизосомалар кўп эканлигини кўрсатади.

Бу ўринда шуни айтиб ўтиш керакки, мультипотенциал хужайра катта организмда кам табақаланадиган нейроглия хужайралари қаторига киради. Улар нерв тўқимада регенерация ҳамда ҳимоя вазифаларини бажаришда иштирок этади.

Микроглиялар (глиал макрофаглар). Организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида мезенхима хужайраларидан ҳосил бўлади. Улар нерв тўқимаси таркибида кўп тарқалган бўлиб, қон томирлар атрофида фагоцитоз вазифасини бажаради. Кўпгина ўсимталари ёрдамида кўчиб юриш хусусиятига эга, ядроси юмалоқ, хроматин моддаси кўп. Кўчиб юрганида хужайра шакли ўзгаради.

Нерв тўқималарининг ривожланиши ва регенерацияси

Нерв тўқималарининг ривожланиши. Нерв тўқималари организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида эктодермадан ҳосил бўлади, яъни дастлабки даврда эктодерманинг дорзал қисмида кам табақаланган, кўпайиш хусусиятига эга хужайралардан нерв пластинкалари ҳосил бўлади. Нерв пластинкаларининг четлари аста-секин йўғонлашиб бориб нерв найчасига айланади. Цилиндр шаклидаги хужайралар кўпайиши натижасида нерв найчаси қалинлашиб уч қаватга бўлинади: ички — эпендима қавати, ўрта — мантия қавати (ёки ёпқич қават), ташқи — чекка вуаль қавати. Бу қават асосан олдинги қават хужайраларининг ўсимталаридан таркиб топади. Иккинчи ва учинчи қаватлар биринчи қаватни ташкил этувчи хужайраларнинг кўпайиши ва бошқа жойга кўчиши натижасида ҳосил бўлади. Бу қаватлар хужайраларидан нейробласт, спонгиобласт хужайралари ва нейробласт ўсимталари пайдо бўлади.

Нейронлар ҳосил бўлишида дастлаб нерв системасининг ўзаги деб аталмиш нейробластлар ҳосил бўлади. Нейробластларнинг ўсимталари эса бир томонга йўналиб (ўсиб) марказий нерв системаси билан периферик нерв системаси ўртасида импульс ўтказувчи «йўл» га айланади. Нейроглия хужайралари пайдо бўлишида эса олдин спонгиобластлардан эпендима хужайралари, сўнг олигодендроцитлар ҳосил бўлади. Олигодендроцитлар бўлса, нерв найчаси ташқарисига чиқувчи аксонлар тутамига қўшилади. Кейин яланғоч қолган аксонлар аста-секин нерв тодаларига айланади ва ҳоказо.

Нерв тўқималарининг регенерацияси. Нерв тўқималари регенерацияси ҳақида шуни айтиш мумкинки, масалан, нерв толаси шикастланса, шикастланган жойидан буёғи дегенерацияга учрайди, яъни ажраб қолган ўсимта кесиги йўғонлашиб ва янгиқчалашиб 2—5 кун деганда ёрилиб бўлакчаларга бўлиниб

кетади. Кейинчалик кўп ўтмай, бу бўлакчалар мультипотенциал глиялар, лейкоцитлар ва астроцитлар иштирокида фагоцитоз қилинади ва сўрилиб кетади. Қават-қават бўлиб турган миелин қолдиқларини эса юқоридаги ҳужайралар қамраб олади. Натижада улар цитоплазмасида кўплаб қаватма-қават миелинли таначалар пайдо бўлади. Нейроннинг шикастланган жойидан бўғидаги кесик ўсимта емириляётганда мультипотенциал глиялар ҳужайралар билан астроцитлар нобуд бўлмайди, аксинча, зўр бериб митотик бўлишга бошлайди. Нерв толаларининг қолдиғини ҳазм қилиб бўлгач, узун тасма ҳосил қилади. Нарироқ бориб эса мана шу леммоцит тасмаларидан ўсимталар чиқади, улардан эса кейинчалик нейрон танаси билан боғланидиган оралиқ ўсимталар ҳосил бўлади. Шикастланган нерв толаси ўрнида шу усулда янги толалар ҳосил бўлади. Аммо марказий нерв системасининг шикастланган жойида бундай митотик бўлиниш юз бермайди.

Демак, унда регенерация жараёни бормайди. Нерв тўқимасининг ҳужайравий регенерацияси бўлмаслиги, ҳужайра ички регенерациясининг бўлиши унинг вазифасига боғлиқдир. Чунончи, бош миёна пўстлогининг ёки орқа миёнининг вазифаси атрофдаги ва ҳатто узоқда жойлашган турли хил органлардаги нейронлар ва бошқа тўқима ҳужайралари билан муттасил боғлиқдир. Чунки уларда нейрон танасини томирлар, мускуллар, безлар ва бошқа аъзолар билан туташтириб турувчи минглаб ўсимталар борки, шу ўсимталар ёрдамида бош миёна ҳам, орқа миёна ҳам «хабардор» бўлиб туради. Борди-ю, ҳужайралар бўлиниши йўли билан регенерация бўладиган бўлса, мазкур боғланишлар бузилиб кетган бўлур эди. Ҳужайра ичида регенерация бўлганда эса нейронларнинг боғланиши бузилмай қолади, ҳужайра ичидаги элементлар эса янгиланади ва ҳақово. Нерв тўқималарининг бундай регенерацияси аниқланганча шу вақтгача фанда нерв ҳужайралари кўпаймайди, ҳайвонлар эмбрионида қанча нейрон бўлса, шунча нейрон билан яшаб ўтади, деган назарияга чек қўйилди. Янги туғилган ҳайвон боласининг овқат ҳазм қилиш системасидаги нейронлар сонига қараганда вояга етган ҳайвонлар овқат ҳазм қилиш системасидаги нейронлар сони анча ортиқ бўлиши ҳозир фанга маълум. Бу икки йўл билан: кам табақаланган нейроглиял элементларнинг яшаш мобайнида (туғилгандан кейин) нейронларга айланиши орқали ва табақаланиб бўлган нерв ҳужайраларининг ички митотик бўлиниши орқали юзага келади. Ҳайвонларнинг бирор органи (масалан, оёқлари)нинг нерви шикастланишидан ҳаракатдан қолса ёки сезгисини йўқотса ва вақт ўтиши билан бу ҳолат тикланишга мана шу нерв ҳужайралари регенерацияси туфайли содир бўлади. Буни юқорида нерв толаси шикастлангандаги дегенерация ва регенерация ҳодисаси мисолида кўриб ўтдик.

Шундай қилиб, гистология ҳайвонлар (одамлар) тўқимала-

рининг тузилишини ўрганар экан, биологиянинг бир тармоғи сифатида уни тўлдириб туради, унга асос бўлади, пойдевор вазифасини ўтайди. Тўқималарнинг нормал патологик ҳолатлардаги тузилишини ёки ўзгаришини билиш билангина уларнинг функцияси хусусида аниқ ва тўғри хулоса чиқариш мумкин. Бинобарин, тўқималарнинг микроскопик, ультрамикроскопик ва молекуляр тузилишини ўрганиш, тадқиқ қилиш ва ниҳоят уларини функциялари билан боғлаш ҳозирги замон гистологиясининг энг муҳим вазифасидир. Шунда биологияда организмларнинг функционал қонуниятларини яна ҳам чуқурроқ тадқиқ қилиш ишига ҳисса қўшилган бўлади. Чунки тўқималарнинг тузилиши билан функцияси бир-бирига чамбарчас боғланган. Бирини билмаслик, тушунмаслик иккинчисини рад этиш демакдир. Демак, тўқималарнинг гистологик тузилишини билиш билан уларнинг физиологик жиҳатларини ҳам билиш мумкин бўлади.

Дарсликни ёзишда ана шуларга эътибор берилди. Бундан ташқари, дарсликда ҳайвон организми тўқималарининг ривожланиши, эволюцион ривожланишининг қиёсий структуралари, онтогенез ва филогенез ҳақида маълумотлар берилди. Эпителий тўқимаси билан ички муҳит тўқималарига, мускул тўқималари билан нерв тўқималарига катта ўрин берилдики, бу гистология фани бўйича тузилган дастурга мос келади.

ФОЙДАЛАНИЛГАН АДАБИЁТ

- Алмазов И. В., Сутулов Л. С.** Атлас по гистологии и эмбриологии. М., «Медицина», 1978.
- Бабаев А. Г.** Иммунологические механизмы регуляции восстановительных процессов. М., «Медицина», 1972.
- Бендолл Д.** Мышцы, молекулы, движение. М., «Мир», 1970.
- Вельш У., Шторх Ф.** Введение в гистологию и гистологию животных. М., «Мир», 1976.
- Волокова О. В., Пекарский М. И.** Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов человека. «М», «Медицина», 1976.
- Елисеев В. Г., Афанасьев Ю. И., Котовский Е. Ф.** Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. М., «Медицина», 1970.
- Заварзин А. А.** Очерки по эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М., «Медгиз», 1945, 1947.
- Заварзин А. А.** Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л., «Наука», 1976.
- Зуфаров К. А.** Гистология. «Медицина», Ташкент, 1932.
- Зуфаров К. А., Ташходжаев П. И., Шишова Е. К., Хамидов Д. Х.** Атлас. Электронная микроскопия органов и тканей. Ташкент, 1971.
- Михайлов В. П.** Классификация тканей и явления метоплазии в свете принципа тканевой детерминации. «Архив АГиЭ», 1972, т. 62, вып. 6, с.12.
- Поликар А.** Воспалительные реакции и их динамика (биология, патология и фармакология). Новосибирск, 1969.
- Хлопин Н. Г.** Общественнобиологические и экспериментальные основы гистологии. М., «Наука», 1969.
- Хрущёв Н. Г.** Функциональная цитохимия рыхлой соединительной ткани. М., «Наука», 1969.
- Хрущёв Н. Г.** Гистогенез соединительной ткани. М., «Наука», 1976.
- Шахламов В. А.** Капилляры. М., «Медицина», 1971.
- Шубникова Е. А.** Функциональная морфология тканей. Изд-во Московского университета. 1981.

Сўз боши	3
----------	---

БИРИНЧИ ҚИСМ

Умумий гистология	5
I боб. Гистология фанининг темаси ва вазифаси	5
II боб. Гистологияда қўлланиладиган тадқиқот усуллари	8
III боб. Гистология фанининг қисқача ривожланиш тарихи	15
Хужайра биологияси	24
IV боб. Қиёсий гистологиянинг биологиядаги аҳамияти	38
V боб. Тўқима ҳақида таълимот	41
1-§. Тўқима нима?	41
2-§. Онтогенезда ¹ тўқималарнинг шаклланиши	42
3-§. Тўқималар классификацияси	45
4-§. Тўқималарнинг ўзаро боғлиқлиги	49
5-§. Тўқималар регенерацияси	51
6-§. Тўқималарнинг қайта тузилиши ва метаплазия	53
7-§. Тўқималар эволюциясини ўрганишнинг аҳамияти	55

ИККИНЧИ ҚИСМ

VI боб. Эпителий тўқимаси	58
8-§. Эпителий тўқимасининг умумий таърифи	58
9-§. Эпителий тўқимаси ҳужайраларининг махсус структуралари	61
10-§. Эпителий тўқимасининг классификацияси	64
11-§. Эпителийнинг турлари, уларнинг жойлашиши ва вазифаси	68
12-§. Безлар	103

УЧИНЧИ ҚИСМ

Ички муҳит тўқималари	113
VII боб. Умurtқали ҳайвонларнинг қон ва лимфа тўқималари	113
13-§. Қон	113
14-§. Лимфа	132
15-§. Лимфoнд тўқималар	133
VIII боб. Бириктирувчи тўқима	135
16-§. Умurtқали ҳайвонларнинг сийрак бириктирувчи тўқимаси	136
17-§. Ички муҳит тўқималари турларининг ўзаро функционал муносабати	153
IX боб. Скелет тўқималари	155
18-§. Умurtқали ҳайвонларнинг скелет-таянч тўқималари	155
19-§. Умurtқасиз ҳайвонларнинг таянч-бириктирувчи тўқимаси	181

ТўРТИНЧИ ҚИСМ

Мускул тўқимаси ва нерв системаси тўқимаси	184
X боб. Мускул тўқимаси	184
20-§. Скелетнинг кўндаланг йўлли мускул тўқималари	185
21-§. Юракнинг кўндаланг йўлли мускул тўқимаси	192
22-§. Силлиқ мускул тўқимаси	195
23-§. Умurtқасиз ҳайвонларнинг мускул тўқимаси	197
XI боб. Нерв тўқимаси	200
24-§. Нерв ҳужайраси (нейрон)	201
25-§. Нерв учлари (синапслар)	210
26-§. Нейросекретор ҳужайралар	215
27-§. Нейроглиялар	216
Фойдаланилган адабиёт	222

ҚОДИРОВ ЭРКИН ҚОДИРОВИЧ

ГИСТОЛОГИЯ

Университет ва педагогика институтларининг биология
факультетлари талабалари учун ўқув қўлланма.

Тошкент «Ўқитувчи» 1993

Таҳририят мудир А. Раҳимов,
Муҳаррир Н. Иноятова
Бадний муҳаррир Ж. Одилов
Техник муҳаррир Ш. Бобохонова
Мусаҳҳиҳ А. Иброҳимов

ИБ 5852

Теришга берилди 3.02.92. Босишга рухсат этилди 26.08.93. Формати 60×90^{1/16}.
Тип. қоғози. Кегли 10 шпониз. Литературная гарнитураси. Юқори босма усулида бо-
силди. Шартли 6. л. 14,0. Шартли кр.-отт. 14,19. Нашр. л: 14,5: Нусхаси 3000:
Буюртма 2326.

«Ўқитувчи» нашриёти, Тошкент, Навоий кўчаси, 30. Шартнома № 12—215—92.

Ўзбекистон Республикаси Давлат Матбуот қўмитаси 1-босмахонасида босилди. 700002.
Тошкент, Сағбон кўчаси, 1-берк кўча, 2-уй. 1994.