

ГИСТОЛОГИЯ

ЦИТОЛОГИЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Проф. Қ.Р.Тўхтаев тахрири остида

ДАРСЛИК

(тиббиёт олий таълим муассасалари талабалари учун)

Муаллифлар

Тўхтаев Қ.Р. – ТГА, гистология ва тиббий биология кафедраси

Азизова Ф.Х. - ТГА, гистология ва тиббий биология кафедраси

Абдурахманов М. - ТГА, гистология ва тиббий биология кафедраси

Турсунов Э.А. – ТПТИ, гистология ва патологик анатомия кафедраси

Рахматова МХ. – ТДСИ, гистология ва тиббий биология кафедраси

АННОТАЦИЯ

«Гистология, цитология ва эмбриология»

Дарсликда гистология, цитология ва эмбриологиянинг асослари бўйича замонавий маълумотлар келтирилган. Унда маълум кетма-кетликда хужайра биологияси, умумий ва хусусий гистология ҳамда одам эмбрионал тараққиётининг асослари ёритилган. Амалий тиббиёт вазифаларидан келиб чиққан ҳолда, дарсликнинг барча бўлимларида ўрганиладиган структураларга функционал ёндошишга ва уларнинг тиббиёт учун аҳамиятига алоҳида эътибор қаратилган. Дарслик берилган назарий материални ўзлаштиришни анча енгиллаштирувчи расмлар ва схемалар билан жиҳозланган.

Дарсликнинг мазмуни Ўзбекистон Республикаси соғлиқни сақлаш вазирлиги томонидан умумий амалиёт шифокорлари учун гистология, цитология ва эмбриология фанидан тасдиқланган фан дастурига тўла мос келади. Дарслик тиббиёт олий таълим муассасалари талабаларига мўлжалланган.

Такризчилар:

Юлдашев А.Ю. – тиббиёт фанлари доктори, профессор, Тошкент Давлат стоматология институти гистология ва тиббий биология кафедраси профессори.

Орипов Ф.С. – тиббиёт фанлари доктори, доцент, Самарқанд давлат тиббиёт институти гистология кафедраси мудири

Устозимиз, Ўзбекистон Республикаси

Фанлар Академияси академиги

Комилжон Ахмаджонович Зуфаровнинг

ёрқин хотирасига бағишланади

Сўз боши

Гистология, цитология ва эмбриология фундаментал тиббиётнинг энг муҳим фанларидан бири ҳисобланади. Тиббиётнинг заминий фанларидан, хусусан гистология ва эмбриологиядан, чуқур билимга эга бўлмай туриб, замон талабларига жавоб берувчи умумий амалиёт шифокори бўлиб етишишни тассавур ҳам қилиш қийин.

Устозимиз академик К.А.Зуфаров тайёрлаган “Гистология” дарслигининг охирги нашри (1991 йил) чиққанидан буён орадан чорак асрдан ошиқроқ вақт ўтди. Динамик ривожланувчи фан бўлган гистология ва эмбриология шу давр мобайнида кўпгина янги далиллар билан бойиди. Замонавий тиббиётнинг охирги ўн йилликларда эришган муваффақиятлари (ўзак ҳужайраларни ажратиш олиш ва амалиётда қўллаш, трансплантация учун тўқималар етиштириш, экстракорпорал уруғлантириш усулларини такомиллаштириш, ўсмаларни иммуногистокимёвий ташхислаш усуллари ва ҳоказолар) кўп жиҳатдан гистология, цитология ва эмбриология фани ютуқларининг маҳсулидир.

Буларнинг бари ўзида гистология, цитология ва эмбриология фанининг охирги ютуқларини ўзида мужассамлаштирган, ҳамда умумий амалиёт шифокори тайёрлаш бўйича қабул қилинган дастур талабларига тўла мос келувчи янги дарслик яратишни тақозо қилди. Тошкент тиббиёт академияси ва тиббиёт институтларининг гистология ва эмбриология соҳасида кўп йиллик илмий-педагогик тажрибага эга бўлган бир гуруҳ олимлари шу маъсулиятли вазифани бажаришга киришдилар. Мазкур дарсликда гистология, цитология ва эмбриологиянинг асослари бўйича замонавий

маълумотлар келтирилган. Унда маълум кетма-кетликда хужайра биологияси, умумий ва хусусий гистология ҳамда одам эмбрионал тараққиётининг асослари ёритилган. Амалий тиббиёт вазифаларидан келиб чиққан ҳолда, дарсликнинг барча бўлимларида ўрганиладиган структураларга функционал ёндошишга ва уларнинг тиббиёт учун аҳамиятига алоҳида эътибор қаратилган. Дарслик берилган назарий материални ўзлаштиришни анча ўнғайлаштирувчи расмлар ва схемалар билан жиҳозланган.

Дарсликнинг мазмуни Ўзбекистон Республикаси соғлиқни сақлаш вазирлиги томонидан умумий амалиёт шифокорлари учун гистология, цитология ва эмбриология фанидан тасдиқланган дастурга тўла мос келади.

Табиийки, дарслик айрим нуқсон ва камчиликлардан холи бўлмаслиги мумкин. Шу туфайли барча таклиф ва мулоҳазалар муаллифлар томонидан миннатдорчилик билан қабул қилинади.

ЇБОБ

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ ВА ЭМБРИОЛОГИЯ ФАНИГА

КИРИШ

1.1. Гистология, цитология ва эмбриология фани

Гистология (юнон. histos — тўқима, logos — таълимот, фан) фани хужайра, тўқима ва аъзо (орган)ларнинг тараққиети, тузилиши ҳамда уларнинг ҳаёт фаолиятларини ўрганувчи таълимотдир. У бошқа фанларнинг сўнгги ютуқларидан фойдаланиб, ўта тез ривожланиб бормокда. Гистология анатомия, физиология, биохимия, патологик анатомия каби тиббиёт фанлари ва биологиянинг турли соҳалари билан узвий боғланган. Ҳозирги пайтда гистология цитология, эмбриология, умумий ва хусусий гистологияни ўз ичига олади.

Цитология хужайраларнинг тараққиети, тузилиши ва фаолиятини ўрганса, эмбриология (юнонча қўшма сўз бўлиб, em - ичида, brio – қобик, биргаликда эса embrio — пушт, ўсувчи) одам ва ҳайвонлар тараққиёт қонуниятларини ўрганади. Умумий гистология, яъни тўқималар ҳақидаги таълимот турли аъзо тўқималарининг тараққиети, тузилиши ҳамда вазифаларини чуқур талқин қилади. Хусусий гистология эса одам ва ҳайвонлар маълум бир аъзолари ва улар ташкил этган системаларнинг тараққиети, тузилиши ва ҳаёт фаолиятини ўрганади.

Гистология фанини бундай алоҳида курсларга бўлиб ўрганиш шартли ҳисобланади. Чунки организм бир бутун бўлиб, унинг барча қисмлари бири-бири билан ўзаро узвий боғланган. Хужайралар ва хужайралараро модда тўқималарни ташкил этса, бир неча тўқималар мажмуаси маълум бир орган (аъзо) ҳосил қилади, ўз навбатида органлар келиб чиқиши, тузилиши ва вазифасига қараб маълум бир тизим (система)ларга киритилади.

Гистологияни ўрганишда, асосан, микроскопик усулдан фойдаланилади. Электрон микроскопнинг яратилиши тўқима ва аъзоларнинг нозик тузилишини ўрганиш учун кенг йўл очиб берди. Охирги йилларда фан ва

технологияларнинг ривожланиши ҳужайра ва тўқималарда кечадиган жараёнларни молекуляр-генетик даражада ўрганиш имкониятларини яратди.

Тўқилмаларнинг тузилиши ва таракқиётини ўрганиш Ч. Дарвиннинг эволюция таълимотига асосланиб олиб борилади. Одам танасини ҳосил қилувчи ҳужайра, тўқима ва органлар тарихий таракқиёт натижасида оддийликдан мураккабликка — олий шакл ифодасига етишган, органик табиат яратган эволюция жараёнининг маҳсули деб қаралади.

Тўқималарни ўрганиш ташқи муҳит билан узвий боғлиқ бўлган организмнинг бир бутунлиги нуқтаи-назаридан олиб борилади. Организмнинг яхлитлиги эса барча орган ва системалар фаоллигининг уйғунлиги ҳамда нейро-эндокрин системаларнинг асосий етакчилик роли билан белгиланади.

Тўқималарни функционал томондан ёндошиб ўрганиш замонавий гистологияга хосдир. Ҳужайра, тўқима ва аъзолар тузилишининг улар фаолиятига боғлиқ томонини ёритувчи гистологиядаги бу йўналиш гистофизиология ёки функционал гистология деб аталади. Структура (тузилма) ва функция (фаолият)нинг чамбарс боғлиқлиги қонунияти гистологияда яққол намоён дир. Тузилма (структура) — бу ҳар қандай фаолият (функция) нинг материал асосини (субстратини) ташкил этади. Масалан, нерв ҳужайралари ва тўқимасидан ташкил топган бош мия инсон тафаккурининг моддий субстрати ҳисобланади. Ҳужайралар ядроси ва органеллалари организмда кечадиган турли хил моддалар алмашинуви жараёнининг структур асосини ташкил этади. Замонавий гистология, цитология ва эмбриологияда қўлланиладиган гистокимёвий, молекуляр-генетик ва иммуно-гистокимёвий усулларфақатгина ҳужайра, тўқима ва аъзоларнинг тузилишини, улар фаолияти даражасини кўрсатибгина қолмай, балки рўй бераётган жараёнлар қонуниятларини очиқ бериш ва уларни бошқариш имкониятларини яратади. . Гистология, цитология ва эмбриология

фани ҳал қилаётган илмий муаммолар назарий ва амалий тиббиётнинг равнақи учун муҳим аҳамиятга эга.

Гистология, цитология ва эмбриология фани олдида қўйилган муҳим ва ҳал этилиши лозим бўлган вазифалар қуйидагилардир:

- одам ва ҳайвонлар ҳужайра, тўқима ва аъзоларининг тараққиёти, дифференциалланиши, тузилиши ва фаолиятининг умумий қонуниятларини очиб бериш;
- яхлит организм миқёсида тўқима ва аъзолар ҳаёт фаолиятини бошқарувчи механизмларнинг структур-функционал асосларини ўрганиш;
- турли хил тўқималарнинг физиологик ва патологик ҳолатларда қайта тикланиш ёки регенерация қилиш қонуниятларини ўрганиш ҳамда регенерация жараёнларининг бошқарилиш механизмларини очиб бериш;
- одам тўқималари ва аъзоларининг ёшга қараб ва турли шароитларга мослашувида кузатиладиган хусусиятларини аниқлаш;
- одам ҳужайралари, тўқималари ва аъзоларининг эмбрионал тараққиёти қонуниятларини ва ривожланиш нуқсонлари келиб чиқишининг структур-функционал механизмларини ўрганиш;
- ташқи муҳитдаги турли биологик, физик ва кимёвий омилларининг ҳужайра, тўқима ва аъзоларга таъсирини ўрганиш.

Гистология, цитология ва эмбриология фани, анатомия, физиология ва биокимё фанлари билан бир қаторда, назарий тиббиётнинг асосларидан бири бўлиб хизмат қилади. Замонавий тиббиётнинг аксарият ютуқлари (ўзак ҳужайраларни ажратиб олиш ва тиббиётда қўллаш, турли хил ўсмаларни ташҳислаш ва даволаш, экстракорпорал уруғлантириш ва бошқалар) кўп жиҳатдан ушбу фанда очиб берилган янгиликлар билан боғлиқлиги унинг шифокор учун нақадар муҳим эканлигини тасдиқлайди. Ҳозирги кунда гистологик текшириш усуллари клиник медицинада кенг қўламда қўлланилади. Ҳар хил клиник усуллар билан бир қаторда турли морфологик методлар — қон ва суяк кўмиги ҳужайраларини, меъда-ичак шиллиқ

пардасиини, жигар, талоқ ва бошқа аъзолар олинган биоптатларни ўрганиш беморга аниқ ва тўғри ташҳис қўйишда ўта муҳим аҳамиятга эга.

Клиник практикада сўнгги йилларда меъда, ингичка ва йуғон ичак шиллиқ пардасининг турли ўзгаришларини аниқлашда морфологик ва цитологик диагностика ўз ўрнини топди. Турли эгилувчан фиброскопларнинг пайдо бўлиши ва уларнинг кенг қўламда ишлатилиши ҳар хил патологик ҳолатларнинг ўз вақтида аниқланишига имконият беради. Жароҳат устидан олинган суртмаларни текшириш жароҳат битаётганда ҳосил бўлаётган грануляцион тўқима хужайралари ва бу ердаги микроблар ҳолатларини кўрсатиб беради. Бу усулнинг қўлланилиши жароҳат регенерацион ҳолатини аниқлаш, организмнинг қаршилиқ кучини белгилаб олиш ва ярани даволаш омилларини ҳал қилишда муҳим роль ўйнади.

Хужайраларда рўй берадиган мураккаб химик, физик жараёнларнинг ўргаилиши гистологиянинг химия ва физика фанлари билан ҳам бевосита боғлиқ эканини кўрсатади. Шундай қилиб, гистология, цитология ва эмбриология нормал ва касал одам организмнинг ҳаёт фаолиятининг морфофункционал ҳолатларини чуқур илмий ўрганиб, тиббиёт фанида муҳим ўрин тутди.

1.2. Гистология, цитология ва эмбриологиянинг қисқача тарихи

Тана тўқималарининг классификациясини тузиш учун қадимги табиатшунослар: Аристотель (эр. ав. IV аср), Гален (эр. ав. III аср), Авиценна (Абу Али Ибн Сино, X аср) ва бошқа кўпгина олимлар уриниб кўрганлар. Лекин тўқималарнинг нисбатан тўла классификацияси француз анатоми Ксавье Биш асарларида келтирилган. К. Биш 1801 йилда 21 хил микроскопик тўқималарни тафовут қилган ва ҳайвон аъзолари ана шу ҳар хил тўқималарнинг мураккаб уйғунлигидан ҳосил бўлади деб ҳисоблаган. Шундай қилиб, гистология фани микроскоп кашф этилмасдан анча илгарн бунёдга келган ва ички аъзолар, тўқималар ва хужайралар тузилишини

ўрганиб ривожланган. «Гистология» термини эса фанга К.Бишнинг шогирди Майер томонидан 1819 йили киритилган. Гистологиянинг фан сифатида ривожланишида микроскопнинг яратилиши ва унинг органлар тузилишини ўрганишда қўлланилиши муҳим роль ўйнади. Фақат микроскоп тузилишининг такомиллашиши туфайлигина гистология фани ривожланиши мумкин. Г. Галилей томонидан XVII аср бошларида телескоп (кўриш найи) яратилди. 1609 йилда эса у ушбу телескоп асосида, жуда содда бўлса ҳам, микроскоп конструкциясини яратди. Микроскопни илмий текшириш ишларида қўллашда Лондон қирол жамиятининг аъзоси — физик, астроном, геолог ва биолог Роберт Гук (1635—1703) катта роль ўйнади. У микроскопнинг конструкциясини ўзгартириб, техник жихатдан анча мураккаблаштирди. Органларнинг микроскопик тузилишини ўрганишда Марчелло Малпиги (1628—1694), Неемия Грюлар (1641 — 1712) ҳам ўзларининг классик асарлари билан катта ҳисса қўшдилар. Улар томонидан бир қатор кашфиётлар қилинди. Хусусан, Малпиги тери, талоқ, буйрак ва бошқа органларнинг микроскопик тузилишини тасвирлаб берди. Хозир ҳам бир қанча микроскопик структуралар унинг номи билан юритилади. Тўқима тушунчасини илк бор М.Малпиги таклиф этган. Унинг фикрича, тўқима ўз тузилиши билан «пуфакча» ёки «қопчалар» йиғиндисини эслатади.

Ҳаваскор микроскопчи Голландиялик Антон ван Левенгук (1632—1723) ўзининг микроскопик текширишлари билан бир қатор катта ва сезиларли кашфиётлар қилди ва микроскопик анатомиянинг ривожланишига ҳам сезиларли ҳисса қўшди. Левенгукнинг ишлари микроскопик структуралар ҳақидаги фанга асос бўлиб хизмат қилади. Ўзининг кўп йиллик илмий ишлари туфайли у 1680 йилда Британия қирол жамиятига аъзо қилиб сайланди.

Гистологиянинг фан сифатида шаклланаётган даврида рус олимлари ҳам унинг ривожига ўзларининг катта ҳиссаларини қўшдилар. М.Тереховский (1740 — 1796) биринчи бўлиб микроскоп ёрдамида биологик

темада экспериментал текширишлар ўтказиб тирик микроорганизмлар жонсиз органик моддалар йиғиндисидан пайдо бўлади деган идеалистик карашларга зарба беради. Биринчи рус гистологиясининг асосчиларидан А.М.Шумлянский (1782) эса микроскоп ёрдамида кўпгина органларнинг тузилишини ўрганди. У буйрак нефронининг тўғри ва эгри-бугри каналчалари, томирли коптокчалари тузилишини тўла тасвирлаб берди. XIX аср ўрталарида тўқималар ва органлар тузилишини ўрганишда микроскопик текширишларнинг қўлланиши гистология фанининг гуркираб ривожланишига олиб келди. Бу даврга келиб микроскопик анатомия асосан яратилган эди. Буларнинг ҳаммаси ўша даврда Гассал, Келликер, Лейдиг ва бошқалар томонидан яратилган бир қатор гистология дарсликларидан ўз ифодасини топди. Келликер ва Лейдиг ўз қўлланмаларида тўқималарнинг 4 хилини, яъни эпителий, бириктирувчи, мушак ва нерв тўқималарини тафовут қилганлар. XIX аср охирида цитология мустақил фан сифатида шакллана бошлади. Хужайра бўлиниши тасвирланган илмий ишлар ана шу даврга тегишлидир. И. Д. Чистяков (1874) кариокinez бўлинишининг айрим томонларини текширди, лекин уларни бнр умумий жараёнга тегишли эканлигини аниқлай олмади.

Кариокinez бўлиниш процессининг асосий босқичларини биринчи марта Э. Страсбургер ўзининг «Хужайралар ҳосил бўлиши ва хужайралар бўлиниши тўғрисида» деган асарида (1875) тўла тасвирлаб берди. У шуни аниқладики, хужайралар бўлиниш вақтида ядро йўқолмайди, балки ўзгаради ва натижада иккита «қиз» ядро ҳосил бўлади. Лекин Э. Страсбургер ишларида ҳам митоз фазаларининг аниқ кетма-кетлиги берилмаган.

Ҳайвон организмларида соматик хужайра ядроларининг бўлиниш процесси киевлик гистолог П. И. Перемежко томонидан (1878) тритон терисининг эпителийси мисолида тасвир этилган. У ҳам бўлиниш процессида фазаларнинг кетма-кетлигини аниқлай олмади. Шунини айтиб ўтиш керакки, «кариокinez» термини фанга 1879 йилда В. Шлейхер томонидан киритилди.

Кариокинез бўлиниш фазаларининг кетма-кетлигини 1879 йилда В. Флемминг тасвирлаб берди. Хужайралар бўлинишининг янада тўларо таърифи XIX асрнинг йирик олимларидан Оскар Гертвиг (1849 — 1922) томонидан берилган. У кариокинез бўлиниш пайтида, хужайра ядроси моддасининг тузилишида ўзига хос ўзгаришлар бўлиб ўтишини кўрсатади. Гертвиг ва Страсбургер ядронинг ирсий белгиларини авлоддан-авлодга ўтишидаги ролини аниқ таърифлай олдилар. Хужайраларнинг ўз навбатида жуда кўп майда компонентлардан тузилганлиги тўғрисидаги фикрни О. Гертвиг олға сурди.

Цитологиянинг фан сифатида ривожланишида хужайра назариясининг яратилиши ҳал қилувчи қадам бўлди. Хужайра назариясини яратишда Гук, Грю, Мальпиги ва Левенгук томонидан ўсимликлар хужайралари тузилишининг очилиши асос бўлди. «Хужайра» терминини биринчи марта фанга Гук киритган. Микроскопнинг такомиллашуви хужайра назариясини ривожлантиришда катта аҳамият касб этди. Ҳайвон тўқималарини ўрганиш эса хужайра назариясининг шаклланишида катта роль ўйнайди. Бунда буюк чех олими Я. Пуркинъе (1787—1869) ва унинг шогирдларининг хизматлари катта бўлди. Унинг шогирдлари орасида хар хил ҳайвонтўқималарини ўрганган Г. Валентинни (1810—1883) алоҳида кўрсатиб ўтиш керак. Я. Пуркинъенинг ўзи микроскопик анатомия ва микроскоп техникасининг асосчиси ҳисобланади. Аммо Пуркинъе ва унинг шогирдлари Т. Шванн томонидан дадиллик билан олға сурилган ва тадқиққилинган ўсимлик ва ҳайвонхужайраларининг элементар структураси орасидаги ўхшашликни ишлаб чиқишга журъат эта олмадилар. Матиас Шлейден (1804—1881) томонидан яратилган хужайраларнинг пайдо бўлиш назарияси ҳам хужайра назариясини яратишда катта рол ўйнайди. Бу назария кейинчалик цитогенезнс назарияси деб аталди. Шлейденнинг таърифича, янги хужайралар фақат мавжуд хужайралар асосида пайдо бўлади. Хужайра

назариясини Теодор Шванн (1810—1882) яратишга муяссар бўлди («Цитология» га қ).

XIX асрнинг иккинчи ярмида хужайра назариясининг яратилиши, микроскоп техникасининг такомиллашиши, биология, химия ва бошқа фанлардаги йирик кашфиётлар гистология фанининг гуркираб ривожланишига олиб келди. Чунончи, XIX аср ўрталарида Петербург медицина академиясида, Москва, Қозон, Киев, Харьков ва бошқа шаҳар университетларида мустақил гистология кафедралари вужудга келди. Буларнинг ташкилотчилари ва раҳбарлари А. И. Бабухип, Ф. В. Овсянников, Ф. Н. Заварикин, Қ. А. Арнштейн, П. И. Перемежко, П. А. Хржоншчевский бўлдилар. Пировардида, И. П. Павлов ва И.М.Сеченовларнинг таълимотлари гистологик ва асосан нейрогистологик тадқиқотларини ривожлантиришда катта рол ўйнади. Бу даврга келиб Россияда ўзнинг оригинал йўналиши билан фарққиладиган бир қанча йирик гистология мактаблари вужудга келди. Булар орасида Москвада А.И.Бабухин (1827—1891) ташкил этган гистология мактабининг материалистик дунёқарашлари яққол кўзга ташланиб туради. Бу мактабнинг илмий йўналишлари асосида нерв ва мушак тўқимасининг гистофизиологияси ётади.

А.А.Заварзин (1886-1945) гистология фанида янги йўналиш-эволюцион гистология йўналишини очиб берди. У ҳар хил ҳайвонлардаги бир-бирига ўхшаш функцияни бажарувчи тўқималар бир-бири билан ўхшаш тузилишига эга деган хулосага келди. А.А.Заварзин яратган тўқималар классификацияси асосида функционал принцип ётади. Муҳитнинг бир-бирига монанд факторлар таъсири, бир томондан, ҳар хил ҳайвонларнинг келиб чиқишига сабабчи бўлса, иккинчи томондан, улар тўқима тузилишининг бир хиллигини таъмин этади. А. А. Заварзин филогенетик жихатдан бир-биридан жуда узоқда турувчи ҳайвонлар тузилишларининг ўхшашлик ҳодисасини «тўқималар эволюциясининг параллел қатори назарияси» деб атади. Н. Г. Хлопин (1897—1962) эволюция асосида

тўқималарнинг табиий классификациясини ишлаб чиқди. У муайян тўқималар ўзига хос хусусиятларини доимо сақлаш хусусиятига эга эканлигини кўрсатади. Хлопиннинг дивергент эволюция назарияси бўйича тўқималар ўзининг эволюция ва онтогенезида органнинг ривожланишидан ажралмаган ҳолда дивергент ривожланади, яъни белгиларнинг ажралиши кузатилади.

Ўзбекистонда гистология фанининг ривожланиши Тошкент шаҳрида Ўрта Осиёда биринчи илм ўчоғи - Ўрта Осиё давлат университети ташкил этилиши билан боғлиқдир. Университет қошидаги тиббиёт факултетининг биринчи гистология кафедрасини Москва университетининг профессори Е. М. Шляхтин ташкил этди ва унга бошчилик қилди (1920— 1939). Ўзбекистонда ва умуман Ўрта Осиёда, гистология фанининг пайдо бўлиши ва ривожланиши университет тиббиёт факультети билан боғлиқдир. Республикамизда гистология фанининг гуркираб ривожланиши ва бу соҳада олиб борилаётган илмий-педагогик ишларнинг жаҳон миқёсида тан олинishi профессор, Ўзбекистон ФА академиги Комилжон Ахмаджонович Зуфаров номи билан боғлиқдир (1.1-расм). У 1963 йилдан то умрининг охиригача (2002 йил) Тошкент тиббиёт институти гистология, цитология ва эмбриология кафедрасига раҳбарлик қилиб келди. 1965-1970 йилларда К.А.Зуфаровнинг юксак илмий ва ташкилотчилик қобилиятлари боис гистология кафедраси қошида энг замонавий электрон микроскоплар, ултрамикротомлар, ультрацентрифугалар билан жиҳозланган клиник-экспериментал илмий текшириш лабораторияси ташкил этилди. Тез орада лаборатория собиқ Иттифоқ республикалари ва хорижий давлатлар учун *электрон микроскопия бўйича илмий марказ* мақомини олди.



1.1-расм. К.А.Зуфаров



1.2-расм. Ж.Х.Хамидов

Академик К.А.Зуфаров республикамизда илк бор йирик морфологлар мактабини яратди, биринчи бўлиб гистологияда янги истиқболли йўналишни - функционал морфологияни ва хужайра даражасидаги мослашув жараёнларини тиббиёт амалиётига самарали тадбиқ этди. Ўзбекистон гистологларининг асосий илмий йўналиши ички аъзолардаги процессларнинг морфологик асосларини ўрганиш, хужайралардаги моддалар транспортининг ва секрет ҳосил бўлиш процессининг функционал морфологиясини ўрганишга бағишланган. Тошкент Давлат медицина институти олимлари академик К.А. Зуфаров, проф. В. М. Гонтмахер, проф. А. Ю. Йўлдошевлар самарали илмий текшириш ишлари олиб бориб, 1987 йили янги кашфиёт яратдилар. Улар дунёда биринчи бор гўдак болаларда ичак орқали сўрилган оксил моддалари буйракда парчаланишини исботладилар ва педиатрия, диетология фанларининг ривож топишига салмоқли ҳисса қўшдилар.

Цитология фани соҳасида Ўзбекистон Биохимия институти электрон микроскопия бўлимида академик Ж. Х. Хамидов (1.2-расм), раҳбарлигида цитологик ва цитогенетик ишлар молекуляр даражаларида олиб борилди,

биринчи марта трансген ҳайвонлар олинди, ҳужайралардан нервларни ўстирувчи омиллар ажратилиб, улар турли шароитларда ўрганилди, нур таъсирида фило-онтогенезда гемопоз, иммунопоз ва эндокрин аъзолар ўрганилди. Цитология соҳасида яратилган бу илмий мактаб ҳам катта шухрат қозонди. Бу мактабнинг талантли олимлари О.Т. Оқилов К.Н.Нишонбоев ва бошқалар цитология соҳасида Республика Давлат мукофотиغا сазовор бўлдилар.

Электрон микроскопнинг яратилиши ва унинг биология ва тиббиётга тадбиқ қилиниши жаҳон гистологлари тадқиқотларида оламшумул бурилиш ясади. Электрон микроскоп 1928—1931 йилларда яратилди. Ультрамикротомнинг яратилиши, фиксация, қуйиш, бўйаш методларини янада ривожланиши эса электрон микроскопнинг биологик тадқиқотларда кенг қўлланилишига имкон яратди. Унинг гистологик текширишларда ишлатилиши билан ҳужайранинг мембраналар системасидан тузилганлиги, ҳужайра ичида рибосомалар каби нозик структуралар борлиги аниқланди. Морфологияда электрон микроскопия, электрон микроскопик радиоавтография, цитохимия ва иммуноцитохимия каби замонавий текшириш усулларининг қўлланилиши гистологияда янги йўналиш— ҳужайранинг функционал морфологиясини вужудга келтирди.

Эмбриологиянинг фан сифатида шаклланиши ҳам бевосита микроскопик текширишларнинг такомиллашуви, гистология ва цитологиянинг ютуқлари билан боғлиқдир. Туғилиш, ривожланиш ва тарраққиётнинг турли тирик мавжудотларнинг сири, жараёнлар намоён бўлиши учун шароит (ҳеч бўлмаганда қушларда) яратилиш эҳтимоллиги қадимда юзага келган. Сунъий шароитларда (инкубаторларда) жўжаларни очириш ҳақидаги маълумотлар қадимги Юнон, Миср, кейинроқ эса Ҳинд ва Хитой философлари ишларида мавжуддир. Эрамиздан анча илгари бола туғилиши муносабати билан йўлдош ҳақида бир қанча маълумотлар пайдо бўлди. Бироқ, дастлабки эмбриологик кузатувлар ва муҳим эмбриологик

тасаввурларнинг шаклланиши, афтидан, Гиппократ (эрамизгача 460-377 йиллар) ва унинг издошларига мансубдир. Унинг “Аёллар табиати ҳақида”, “Етти ойлик ҳомила”, “Уруғ ҳақида”, “Уруғланиш ҳақида” ва бошқа китобларида баён этилган аксарият фикрлари, кўпинча тахминий хулосалар бўлишига қарамасдан, ҳақиқатга яқин эди.

Гиппократ замондоши Аристотель (эрамиздан олдинги 384-322 йиллар), ўзининг “Ҳайвонларнинг пайдо бўлиши” ва бошқа асарларида аслида умумий ва қиёсий эмбриологияга асос солди. Таъкидлаш жоизки, ўша даврдаёқ Аристотель томонидан ривожланиш механизми ҳақидаги масала кўтарилган ва эпигенез ҳақидаги қарашлар (юнондан ері —устиди, genesis — келиб чиқиш) шакллантирилган эди. Аристотель илгари сурган нотўғри ғояга, эмбрион эркак шахвати фаоллаштирилганидан кейин менструал қондан ҳосил бўлган шаклсиз массадан ривожланади дея, қарамасдан у эмбриологиянинг асосчиси ҳисобланади. Юнон врачлари ва олими Клавдий Гален (ок.эрамиздан аввалги 130-201) ҳомила шаклланиши ҳақида китоб ёзди ва унда ҳомиланинг ривожланиши, озикланиши, ҳамда тузилишини баён этиб берди. Бугунги кунда бу тушунчалар аллантоис, амнион ва йўлдош сифатида маълум.

Уйғониш асрида қон айланишини ихтиро этган биринчи олим В.Гарвей эмбриология тараққиётига кўп ҳисса қўшди. У ўзининг 1651 йилда чоп этган “Ҳайвонларнинг тузилиши” китобида қатор тўғри ва илғор ғояларни илгари сурди. Унинг “Тириклик-тухум хужайрасидандир”, “Қон аввал ҳомилада ҳосил бўлади”. “Қон ҳомилани тараққий этдиради” каби тезислари тиббиётдаги ўлмас ғоялар бўлиб қолган. У ҳомилага турли омиллар тасири ҳақида турли фикрлар билдиради. XVII асрнинг иккинчи ярмига келиб, эмбриологияда катта бурилиш бўлади. Санкт - Петербургда ишлаган немис олим К.Вольф (1733-1794) ўзининг “Туғилиш назарияси” (1759) номли буюк асарида эпигенез назариясини ривожлантирди, преформистлар (анималкулистлар) ва шу каби назарияларини инкор этди. Преформистлар

фикрича, жинсий хужайраларда тайёр одамчалар бўлади. К.Вольф биринчи марта ҳомила варақлари (экто-, мезо-, энтодерма) ва уларнинг ҳомила ривождаги ролини кўрсатди, кўп азолар, тўқималарнинг ривожланиши-гистогенезини ёзиб қолдирди. К. Ф. Вольф, Х. И. Пандера и К. Э. Бэр тадқиқотларида замонавий эмбриологияга асос солинган эди.

Микроскопнинг пайдо бўлиши эмбриология тараққиётига ҳам катта таъсир кўрсатди. 1670 йилда Р.Грааф томонидан тухумдонда тухум хужайраси ётадиган Грааф пуфагини, 1677 йилда А.Левенгук ва талаба Гаммлар сперматозоидларни ёзиб қолдиришди. Лекин бу даврларда қарама-қарши ғоялар ҳали кўп эди. И.И. Мечников (1845—1916) и А. О. Ковалевский (1840—1901) томонидан умуртқасизлар ва қуйи умуртқалиларни қиёсий ўрганиш юзасидан олиб борилган классик тадқиқотлар натижасида турли синфлар ва типларга мансуб ҳайвонлар ўртасида кўпгина умумийлик мавжудлиги, уларнинг барчаси ўз ривожланишида ўхшаш босқичларни, хусусан ҳомила куртаклари пайдо бўлиш босқичини ўтиши аниқланди. Бу билан ҳайвонот оламининг бирлиги узил-кесил исботланди. Шунингдек, XIX аср охири – XX аср бошларида эмбриология соҳасида ҳомила ривожланишининг ташкил топиши, нейрогуморал бошқарув ва эмбриогенез жараёнига ташқи муҳит омилларининг таъсири ҳақидаги тасаввурларга аниқлик киритиш имконини берувчи экспериментал усуллар қўлланила бошланди. П. П. Иванов (1872—1942) эмбрионал ривожланиш ва регенерациянинг ўзаро таъсири, тўқима нишоналарининг дифференциаллашувига муҳит омилларининг таъсири каби қатор муҳим эмбриологик муаммони ўрганишга ҳисса қўшди. У органогенезини стимулловчи бош ва танадан иборат иккита бошқарувчи мавжудлигини кўрсатиб берди, сегментланган ҳайвонлар ривожланиши назариясини яратди. П.П.Ивановнинг шогирди П.Г.Светлов (1892-1974) эмбриогенез кечишида қатор экологик омилларнинг (харорат, очлик, ионловчи радиация ва бошқалар) ўрнини ўрганишга диққат эътиборини қаратди. У барча

хайвонлар ривожланишидаги (жумладан сут эмизувчилар) критик даврларни аниқлаб берди. П.Г.Светлов томонидан ишлаб чиқилган критик даврлар назарияси биология ва тиббиёт учун муҳим аҳамиятга эга, чунки ривожланишдаги патологиялар ва нуқсонлар пайдо бўлиши эҳтимоллигини олдиндан аниқлаш имконини беради. Эмбриолог А. Г. Кнорре (1914—1981) эмбриология дарслиги яратди ва эмбрионал гистогенез ҳақидаги таълимотга бебаҳо ҳисса қўшди. Эмбриологиянинг тараққиёти умумий ва тиббий генетика ютуқлари билан чамбарчас боғлиқдир. Ҳозирги замон эмбриологияси цитология, тиббий генетика ва ултратовуш диагностикаси усулларида самарали фойдаланган ҳолда ҳомила тараққиётида эҳтимоллиги юқори бўлган туғма нуқсонларнинг олдини олиш учун хизмат қилмоқда.

1.3. Гистологияда қўлланиладиган асосий тадқиқот усуллари

Гистологияда қўлланиладиган тадқиқот усуллари бир неча хил. Улар махсус қўлланилган батафсил келтирилган. Замонавий тадқиқот усуллари тирик ва фиксация қилинган тузилмаларни ўрганиш имконини беради. Гистологик препаратлар жуда юпқа (5 микрометрдан 50 микрометргача), тиниқ ва ёруғлик нуруни яхши ўтказиши керак. Гистологик препарат сифатида аъзоларнинг юпқа кесмалари ёки тотал (бутун) препарат (миянинг юмшоқ пардаси), суртма (қон ёки суяк қўмиги суртмаси) қўлланилиши мумкин. Гистологик препаратларни ўрганишнинг асосий усули уни микроскоп остида кўришдир. Замонавий микроскоплар ҳужайра ва тўқималарнинг нозик тузилишларини ўрганиш имконини беради. Препаратлар кўпинча ёруғлик микроскопи остида кўрилади (1.3-расм). Электрон микроскоп кенг қўлланилаётган ҳозирги даврда ҳам ёруғлик микроскопияси ўз аҳамиятини ҳечам йўқотгани йўқ.

Оптик системаларнинг энг майда заррачаларини кўрсатиш(ҳал қилиш) қобилятини ошириш ва препаратларни аниқ кўриш учун оддий микроскоплар такомиллаштирилди ва янги микроскоплар ихтиро қилинди.



1.3-расм. Ёруғлик микрокопи Микмед-5.

Ҳозирги даврда оддий ёруғлик микрокопидан ташқари қуйидаги микрокоплар ва уларда кўриш усуллари мавжуд.

Қоронғи майдонли микрокопда кўриш. Бу микрокоп оддий микрокоп бўлиб, кўриш майдони марказига нур туширмайдиган махсус қоронғи конденсор билан таъминланган. Объект қия тушаётган нур билан ёритилади. Бу микрокоп тирик ҳужайра тузилмаларини, бўялмаган тирик ҳужайраларни, бактерияларни кузатишга имкон беради.

Ультрабинафша нурли микрокоп билан кўриш. Бу микрокоп линзалари кварц (оқтош, чакмоқтош)дан ясалган бўлиб, у фақат ультрабинафша нурларни ўтказди. Бундай микрокопда кўриш учун тайёрланган препаратлар кварцдан қилинган буюм ойналарига олинад ва кварцдан тайёрланган ёпқич ойна билан ёпилади. Бу микрокоп биологик тузилмаларнинг тузилишини чуқурроқ ўрганишга шароит яратади.

Люминесцент ёки флюоресцент микрокопия. Объектнинг нурланишига люминесценция дейилади. Ёруғлик манбаи бўлиб ультрабинафша нурлар ёки узунлик тўлқини 0,27—0,4 мкм бўлган спектрнинг кўк қисми ҳисобланади. Бу нурларнинг таъсири вақтида нурлар

энергияси ҳисобига препарат нурланади — флюоресценция қилади. Бирламчи ва иккиламчи флюоресценция фарқ қилинади. Бирламчи флюоресценция деб, баъзи бир моддаларнинг нур таъсирида нурланишига айтилади. Бу моддаларга витамин А ва В₂, пигментлар, липоидлар ва бошқалар киради. Иккиламчи флюоресценция препаратларни махсус нурланувчи моддалар (флюорохром) билан ишланганда ҳосил бўлади. Бу моддаларга тўқ сарик акридин, флюоресцин, родамин ва бошқалар киради.

Препаратларни тўқ сарик акридин билан ишланганда хужайрадаги ДНК яшил рангда, РНК эса қизил рангда нурланади.

Шундайқилиб, турли турдаги нурланишларни ўрганиш тузилмаларнинг химиявий таркибини билишимизга ёрдам беради.

Фазоконтраст микроскопия — объектларнинг оқ-қоралигини (контрастлигини) кескии оширишга ва бўялмаган препаратларни ўрганишга имкон беради. Табиий ҳолатда биологик объектлар тиниқ, рангсиз ва ноконтраст бўлади, яъни тузилмалар ўтаётган нурни бир хил ютади. Оддий микроскопда контрастликка препаратларни бўяш асосида эришилади. Контрастликни ошириш билан бўялмаган препаратларнинг нур синдириш қобилияти ёки зичлиги асосида фарқланувчи тузилмаларни кўриш мумкин. Бу микроскоплар тирик хужайра ва тўқималарни кўриш имконини беради.

Интерфракцион микроскопия — фазоконтраст микроскопияга нисбатан кўпроқ имкониятга эга. Интерфракцион микроскоп билан кўрганда хужайраларнинг турли компонентлари зичлиги бўйича турли рангга эга бўлади. Иккинчи тарафдан тузилмаларнинг рангига қараб ўрганилаётган тузилмаларнинг зичлиги тўғрисида фикр юритиш ва хужайраларнинг қуруқ оғирлигини топиш мумкин.

Поляризация микроскопия — хужайра ва тўқималарнинг анизотроп ёки икки хил нур синдирувчи тузилмаларини ўрганиш учун ишлатилади. Бу микроскоп билан ўрганилаётган анизотроп тузилмалардаги (кристалл ва фибрилляр оқсилларда) молекулаларнинг жойлашишини ўрганиш мумкин.

Бу микроскоп хужайра бўлиниши, хромосомалар ва органеллалар тузилишини ўрганишда ҳамқўл келади.

Электрон микроскопларнинг ихтиро қилиниши микроскопда кўриш техникасининг ривожланишида алоҳида ўрин тутди. Бу микроскопда электронларнинг тўлқинли хусусиятларидан ва магнит майдонида электрон нурларини фокуслаш мумкинлигидан фойдаланилади (расм1.4). Электронлар оқимининг тўлқин узунлиги жуда кичик бўлганлиги сабабли электрон микроскопда хужайра ва тўқималарни 1 млн ва ундан кўпроқ даражада катталаштириб кўриш мумкин. Аммо электрон микроскопларнинг сифати унинг қанча катталаштириб кўрсатиши билан эмас, балки унинг ҳал қилиш қобилияти билан белгиланади. Ҳал қилиш қобилияти деганда микроскопнинг бир-бирига яқин турган икки нуқтани алоҳида нуқталар шаклида кўрсата оладиган масофа тушунилади. Масалан, микроскопнинг ҳал қилиш қобилияти 10 ангстремга (A^0) тенг бўлса, бу микроскоп бир-биридан $5 A^0$ масофада ётган жисмларни алоҳида кўрсатаолмайди, улар қўшилиб битта бўлиб кўринади. Демак, ҳал қилиш қобилияти (жисмлар орасидаги масофа) қанча кичик бўлса, микроскопнинг майда жисмларни аниқ кўрсатиш имконияти шунчалик даражада юқори бўлади. Замонавий электрон микроскопларнинг ҳал қилиш қобилияти 0,2 дан 1 нм (2-10 ангстрем) гачадир. Эслатиб ўтамиз: 1мм = 1000 микрометр(мкм), 1мкм = 1000 нанометр(нм), 1 нм = 10 ангстрем (A^0). Электронлар оқими ойнадан ёки шиша линзалардан ўтаолмайди. Шу сабабдан электрон микроскопда линзалар ролини электромагнит ғалтаклар бажаради. Ғалтакларда ток кучини турлича ўзгартириш унда ҳосил бўлган магнит майдонини бошқариш имконинин беради. Шундай қилиб, электромагнит линзалардаги токни ўзгартириб, биз электронлар оқимини бошқариш, кўринадиган объектни катталаштириш, тасвирни аниқ, равшан қилиш имконига эга бўламиз. Бу микроскопларда кўриш учун ўта юпқа (ультраюпқа), қалинлиги 20—40 нм дан ошмайдиган кесмалар ишлатилади. Кесмалар махсус ультрамикротомларда

тайёрланади. Электрон микроскоп хужайра ичидаги тузилмаларнинг нозик тузилишини ўрганишга имкон беради.

Ҳажмий (растрловчи, сканловчи) электрон микроскопнинг яратилиши органларнинг электрон микроскопда ўрганишнинг кейинги босқичидир. У билан объектнинг ҳажмий тузилишини ўрганиш мумкин. Электрон микроскоп объектни 100 000 марта катталаштириб беради ва унинг ҳал қилиш қобилияти 3-4 нм дир.

Микроскопда тадқиқот қилиш усулларининг қисқача таърифидан кўришиб турибдики, ҳозирги даврда хужайраларнинг нозик тузилишини ҳам тирик, ҳам фиксация қилинган объектларда ўрганиш имконияти мавжуд экан.

Микроскоп остида турли усуллар билан объектнинг морфологик тузилишини ўрганилса ҳам, аммо бу усулларнинг ўзигина хужайраларнинг ҳаёт кечириш жараёнининг ўзига хос томонларини очиқ бера олмайди. Морфологик тадқиқотлар физиологик ва биохимик маълумотлар билан тўлдирилиши керак. Бу камчиликларни маълум даражада тўқималарни химиявий анализ қилиш усули — гистохимия тўлдиради.



1.4-расм. Электрон микроскоп JEM-1400.

Гистохимия ва цитохимия ҳужайра тузилмаларининг химиявий таркибини ва уларнинг тақсимланишини ўрганишга имкон беради. Бу эса ўрганилаётган тузилмаларнинг функционал ҳолати ва модда алмашинуви тўғрисида тўғри маълумот олишимизга ёрдам беради. Гистохимия усуллари тузилмалардаги аминокислоталар, оқсил, нуклеин кислоталар, турли типдаги углеводлар, липидларни аниқлашга, ферментларнинг активлигини белгилашга ёрдам беради. Бу моддаларни аниқлаш реактив билан тўқима ва ҳужайра таркибига кирувчи субстрат орасидаги ўзига хос реакцияга боғлиқ.

Гистологияда *иммуногистохимия* усули ҳам кенг қўлланилади. Бу усул асосида тўқималарда ва ҳужайраларда мавжуд турлихил химиявий хусусиятларга эга бўлган моддаларни (гормонлар, рецептор ва ҳоказо) шу моддаларга қарши олинган моноклонал антитаналар ёрдамида аниқлаш ётади. Антитаналарни нишонлаш мақсадида турли ферментлар (пероксидаза, ишқорий фосфатаза), электрон микроскопияда эса ферритин ёки коллоид

олтин ишлатилиши мумкин. Иммуногистохимия усули айниқса онкогистологияда, турли хил ўсмаларни ташхислашда кенг қўлланилади.

Хужайранинг турли таркибий қисмларини (ядро, митохондрия, микросома) ажратиш учун дифференциал центрифугалаш усули қўлланилади. Ажратиш учун суперцентрифуга (минутига 20 000 — 40000 марта айланувчи) ва ультрацентрифуга (100000 — 150000 марта айланувчи) ишлатилади.

Гистохимия ва цитохимиянинг замонавий усулларида *радиоавтография* усули алоҳида ўрин тутди. У тузилмалардаги модда алмашинувини тўлиқроқ ўрганишга имкон яратади. Бу усул асосида радиоактив моддаларни (фосфор P_{32} , углерод C_{14} , оғир водород - H_3) ёки улар билан нишонланган моддаларнинг бири киритилиб, маълум вақт оралиғида уларнинг миқдорини тўқима ва органларда аниқлаш ётади. Бу усул билан нишонли аминокислоталарнинг оқсил таркибига киришини, нуклеин кислоталарнинг ҳосил бўлишини, нишонланган хужайраларнинг миграциясини ўрганиш мумкин.

Микрохирургия усули - бу тирик хужайрада махсус асбоб - микроманипулятор ёрдамида нозик операциялар ўтказиш усулидир. Микрохирургия йўли билан хужайралардан ядрони ажратиш, ядро қобиғини йиртиш ёки бўлинаётган хужайра хромосомаларини ажратиш мумкин. Бу усул ёрдамида хужайра тузилмаларининг физик хусусиятларини, хужайра ядроси ва органеллаларининг функционал ҳолатларини ўрганиш мумкин. Кўпгина олимлар бу усул ёрдамида хужайра ядросини бир хужайрадан иккинчисига ўтказиб ядронинг ирсий белгиларини авлоддан-авлодга ўтказишдаги ролини очиқ бердилар.

Тирик хужайрани ўрганиш усуллариغا яна тўқималарни ўстириш усули киради. Тўқима ва хужайраларни организмдан ташқарида (*invivo*) ва организм ичида (*invitro*) ўстириш мумкин. Тўқималар организмдан ташқарида ўстирилганда махсус озик муҳитга ўтказилиши керак. Бу муҳитда

хужайра ҳаракатланиш, бўлиниш ва дифференцировка қобилиятини сақлаб қолади. Тўқима бўлакчалари стерил муҳитда физиологик эритма сақловчи Петри идишига солиб майдаланади. Сўнгра майда бўлакчалар озиқ муҳитига ўтказилиб, термостатда 38- 39°C да сақланади. Ҳар 3-4 кундан сўнг уларни янги озиқ муҳитига ўтказиб туриш керак. Шундай қилиш билан тўқимани йиллаб ўстириш мумкин.

Бундан ташқари, тўқима тузилмаларини ҳайвоннинг ҳаёти даврида ёки витал (in vivo- ҳаёт) бўяш мумкин. Бу усул тирик хужайра ва тўқималарнинг тузилишини, баъзи бир моддаларнинг хужайрага кириш ва ундан чиқишини кузатишга имкон беради. Ҳаёт даврида бўяш учун коллоид бўёқ моддалар, масалан, литий, кармин, трипан синкасини ва бошқа захарли бўлмаган моддаларни ишлатиш мумкин. Бу моддалар ҳайвон қонига, тери ости бириктирувчи тўқимасига, қорин бўшлиғига юборилади. Маълум вақтдан сўнг ҳайвон ўлдирилиб, тўқима ва органлар микроскоп остида кўрилади.

Тирик объектлар тадқиққилинаётганда тузилмаларни микросъёмка қилиш яъни микроскоп остида суратга олиш алоҳида ўрин тутди. Ҳаёт даврида тадқиқот қилиш усулларида ташқари тўқима ва органларни ўтказиб ўрганиш ҳам мумкин, яъни аъзоларнинг бир қисми ёки ҳаммаси бошқа организмга ўтказилади (трансплантация қилинади) ва уларнинг яшаб кетиши кузатилади. Бу методнинг тўқимани ўстириш усулидан афзаллиги тўқима бутунлиги бузилмаган ҳолатда кузатишдир.

Бундан ташқари, гистологияда аъзо, тўқима, хужайралар, ҳамда уларнинг таркибий қисмларининг юза майдонларини, ҳажмини аниқлаш имконини берувчи *морфометрия* усули кенг қўлланилади. Тасвирларни автоматик ўрганиш системаси ҳам гистологияда кенг ўрин олмоқда. Бу усул ўрганилаётган гистологик объектларни ҳажмий хусусиятлари тўғрисида объектив маълумот олишга ёрдам беради.

Юқорида келтирилган фикр ва далиллардан кўриниб турибдики, замонавий гистология кўп ва турли хил тадқиқот усуллари билан

қуролланган. Улар хужайра, тўқима, органларнинг тузилишини ҳар томонлама мукамал ўрганишга ёрдам беради. Математиканинг аниқ анализ усуллари, миқдорий анализ усули бу билимларимизни тўлдиради. Электрон микроскоп остида кўриш, электрон цитохимия ва радиоавтографиянинг қўлланиши метаболик жараённинг кечиши тўғрисида тўлиқ билим олишимизга ёрдам беради. Умуман олганда, бу усулларнинг барчаси хужайрани, хужайра тузилмаларини, макромолекулаларнинг тузилиши тўғрисида аниқ бир фикрга келишимизга, дифференцировка, регенерация ва ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтишини чуқурроқ ўрганишимизга ёрдам беради. Иккинчи тарафдан, бу усуллар молекуляр биологиянинг ривожланишида муҳим восита бўла олади.

ШБОБ ЦИТОЛОГИЯ

Хужайра (лот. cell, cellula, юнон. kytos) - организмлар тузилишининг асосини ташкил этувчи энг кичик тирик бирлик ҳисобланади. Цитология (кўпинча хужайра биологияси деб ҳам аталади) - хужайраларнинг такомиллашиши, тузилиши ва фаолиятини (юнонча. kytos – хужайра, logos – таълимот) ўрганадиган фандир. Бу фан алоҳида хужайраларнинг тузилишини, уларнинг организмда умумий физиологик жараёнларда ва ушбу жараёнларни бошқаришда иштирок этишини, янги хужайраларнинг ҳосил бўлишини (хужайралар репродукцияси), хужайраларнинг атроф-муҳит шароитларига мослашувини (адаптация), уларнинг турли физиологик ва патологик омилларга нисбатан жавоб реакциясини ва хужайралардаги патологик ўзгаришларни ўрганади. Цитология асосларини билиш тиббиёт учун жуда муҳим аҳамиятга эга, чунки деярли барча касалликларнинг асосида хужайраларнинг шикастланиши ва шу туфайли келиб чиқадиган тўқима ва аъзолар фаолиятининг бузилиши ётади.

Хужайраларнинг икки, бир-биридан тубдан фарқлановчи – прокариот ва эукариот турлари мавжуд. Прокариот (юнон. pro — илгари, олдин + karyon – ядро) хужайралар фақат бактериялар ва баъзи сув ўтлари орасида топилган. Бу хужайралар майда (узунлиги 1-5 мкм) бўлиб, уларда генетик материални (ДНКни) хужайранинг бошқа тузилмаларидан ажратиб турувчи ядро қобиғи бўлмайди. Бундан ташқари, прокариот хужайраларда ДНК гистонлар (махсус асосий оқсиллар) билан боғланмаган ва одатда мембранали органеллалар бўлмайди.

Прокариотлардан фарқли ўлароқ, эукариот (юнон. eu — яхши + karyon — ядро) хужайралар йирикроқ бўлиб, ўзида қобиқ билан ўралган ва аниқ ифодаланган ядро сақлайди. Хужайранинг генетик материали гистонлар билан боғлиқ бўлиб, цитоплазмасида кўплаб мембрана билан қопланган

(мембранали) органеллалар учрайди. Гистологияда "хужайра" деганда тўқималар, аъзолар ва яхлит организмнинг асосий элементи бўлган фақатгина эукариот хужайралар назарда тутилади. Шундай қилиб, хужайра қобиқ билан чегараланган, цитоплазма ва ядродан иборат тирик тизим бўлиб, ўсимлик ва ҳайвонлар ҳаётининг асосини ташкил қилади.

Кўп хужайрали организм, жумладан одам ҳам, типик хужайралардан ташқари хужайра бўлмаган тузилмалардан иборат. Шунини таъкидлаш лозимки, барча хужайра бўлмаган тузилмалар у ёки бу хужайраларнинг ҳосиласи, ёки хужайра ҳаёт фаолиятининг маълум бир босқичидир. Одатда хужайра бўлмаган тузилмаларга **симпластлар, синцитий** ва **хужайралараро модда** киради. Симпластлар йирик (100 мкмдан то бир неча сантиметргача) цитоплазмадан ва жуда кўп ядролардан ташкил топган тузилмалардир. Симпластларга мисол қилиб скелет мушак толаларини, йўлдош (плацента) трофобластларини ва суяк тўқимасининг остеокластларини келтириш мумкин. Симпластлар иккиламчи равишда алоҳида мавжуд хужайраларнинг бир-бири билан қўшилишидан келиб чиқади ёки хужайрада тўлиқ бўлмаган митоз жараёни натижасида ҳосил бўлади. Бу жараёнда фақат ядронинг бўлиниши рўй беради, цитоплазма эса катталашади, аммо бўлинмайди (цитотомия бўлмайди). Синцитий ҳам митоз жараёнининг ҳали охиригача етмаганлиги ҳисобига ҳосил бўлади. Бунда қиз хужайралар орасида уларни бирлаштириб турувчи ингичка цитоплазматик кўприкчалар сақланган бўлади. Агар бўлинаётган хужайралар кўп бўлса, битта синцитий бир неча минг хужайрани бирлаштириб туриши мумкин. Одамда синцитий ҳосил бўлишини жинсий хужайраларнинг етилиш даврларида – овогенез ва сперматогенез жараёнларида кузатиш мумкин. Симпласт ва синцитий **прецеллюлар** (хужайрагача бўлган) тузилмалар деб ҳисобланади. Улардан ташқари одам организмида дифференциация жараёнида ривожланадиган **постцеллюлар** (хужайрадан кейинги) тузилмалар ҳам мавжуд. Уларга тери, тирноқлар, сочларнинг мугуз тангачалари (корнеоцитлар), ҳамда қоннинг

эритроцитлари ва қон пластинкалари (тромбоцитлар) киради. Мугуз тангачалар ва эритроцитлар дифференциация жараёнида ўз ядросини йўқотган хужайралар бўлса, қон пластинкалари (тромбоцитлар) улардан фарқли ўлароқ суяк кўмигида жойлашган йирик хужайралар (мегакариоцитлар) цитоплазмасининг алоҳида фрагментларидир. Гарчан ўзида ядро, баъзида эса органеллалар ҳам тутмаседа (масалан, эритроцитлар), постцеллюлар тузилмалар маълум вазифаларни бажаришга ўта юқори даражада ихтисослашган бўлади. Улар бу вазифаларни то ҳаёт муддатлари тугагунча бажаради. Бу хусусиятлари билан улар оддий емирилган хужайраларнинг фрагментларидан тубдан фарқ қилади. Кўп хужайрали организмнинг ҳаёт фаолиятида хужайралараро модда муҳим ўрин тутаети. Бу модда одатда аморф моддадан ва унда жойлашган коллаген ва эластик толалардан иборат. Хужайралараро модданинг миқдори ва таркиби турли тўқималарда ҳар хил бўлади. Масалан, бириктирувчи тўқимада у жуда кўп бўлса, эпителий ва нерв тўқималарида деярли учрамайди. Хужайралараро модданинг асосий манбаси бўлиб махсус ихтисослашган хужайралар ҳисобланади. Демак, хужайралар нафақат бошқа хужайралар авлодини, балки кўп хужайрали организмнинг хужайра бўлмаган тузилмаларини ҳам яратадилар.

Шундай қилиб, хужайра кўп хужайрали организмнинг структур ва функционал бирлигидир. Шу билан бирга хужайранинг ҳаёт фаолияти бошқа хужайралар, хужайралараро ва ташқи муҳитлар билан узвий боғланган ҳолда кечаети.

Хужайралар морфологияси, физиологияси ва патологиясини ўрганиш **хужайра назарияси** сифатида танилган асосий биологик назарияга асослангандир.

2.1. ХУЖАЙРА НАЗАРИЯСИ

Хужайра назарияси — бу тирикликнинг энг кичик бирлиги бўлган хужайраларнинг тузилиши, кўпайиши ва уларнинг кўп хужайрали организмларни шакллантиришдаги тутган ўрни ҳақидаги қонуниятларни умумлаштирувчи таълимотдир. Албатта, бу назария дабдурустдан ва ўз-ўзидан пайдо бўлган эмас. Кўп хужайрали организмнинг энг кичик бирлигини кузатган биринчи олимлардан Роберт Гук (1665) эди. Унинг текширувлари ўсимлик ва ҳайвонларнинг тузилиши борасида тизимли тадқиқотлар пайдо бўлиши учун бир туртки бўлиб хизмат қилди. 1671 йилда М. Малпиги, Н.Грю ва Ф. Фонтаналар Роберт Гукнинг кузатишларини тасдиқладилар ва ўсимликларнинг турли қисмлари бир-бирига яқин "пуфаклар" ёки "қопчалар"дан иборат эканлигини кўрсатдилар. Бироқ, бу ва бошқа тадқиқотлар деярли икки аср давомида ўсимлик ва ҳайвонхужайраларининг универсал тузилишга эга эканлиги ҳақидаги тўғри тушунчага олиб келмади.

Хужайра морфологиясини ўрганишдаги ютуқлар XIX асрда микроскопик усулларни такомиллаштириш ва уларни амалиётда қўллаш билан боғлиқдир. Бу пайтга келиб, ядро ва протоплазма тушунчалари пайдо бўлди (Я. Пуркинйе, Р. Браун ва бошқалар). Олинган жуда кўп далиллар ўсимлик ва ҳайвон хужайраларининг тузилиши ҳақидаги фикрни тубдан ўзгартирди. 1839 йилда немис зоологи Теодор Шваннинг *«Ҳайвон ва ўсимликларнинг ўсиши ва тузилишининг мутаносиблигига доир микроскопик тадқиқот»* китоби чиқди. Бу китобда у хужайра назариясининг асосларини, яъни тўқималарнинг хужайралардан ташкил топганлигини, барча хужайралар умумий ривожланиш қонуниятларига эга эканлигини, ҳар бир хужайра мустақил ривожланиши мумкинлигини кўрсатиб берди. Хужайра назариясининг ривожланишида 1858 йилда чоп этилган немис патологиди Рудольф Вирховнинг *«Физиологик ва патологик гистологияга асосланган хужайра патологияси»* номли асари ҳам жуда

муҳим ўрин тутди. Р.Вирховгача касалликларнинг келиб чиқиши организмда мавжуд суюқликлар таркибий қисмининг ўзгариши туфайлигина бўлади, деган фикр ҳукм сурарди. Р.Вирхов эса патологик жараённи тушунтиришга тўғри ёндошди ва касалликларни хужайралар тузилишининг ўзгариши билан боғлади. Бу тадқиқот янги таълимот — «**хужайра патологияси**» яратилишига асос бўлиб хизмат қилди. Бу таълимотга асосан барча касалликлар хужайралар тузилишининг ўзгаришлари билан боғлиқ деб таъкидланади. Хужайра патологияси турли касалликларнинг келиб чиқиш механизмларини очиб берди ва шу билан назарий ва клиник тиббиётнинг негизини ташкил этди. Р.Вирховнинг яна бир буюк хизматларидан шуки, у Т.Шванн ва М.Шлейден фикрларига қарама-қарши ўлароқ, хужайралар қандайдир бир структурасиз тирик тузилмадан (цитобластемадан) эмас, балки фақат олдиндан мавжуд бўлган хужайралардан ҳосил бўлади деган фикрни олдинга сурди. Унинг «*omnis cellula e cellula*», яъни, ҳар бир «*хужайра хужайрадан*» деган ибораси биологиянинг кейинги ривожланишига туртки бўлди. Ҳозирги вақтда хужайралар мавжуд хужайранинг бўлиниши натижасида ҳосил бўлади, деган хулоса биологиянинг асосий хулосаларидан бири ҳисобланади. Р.Вирховнинг *хужайрадан ташқарида ҳаёт йўқ* деган ибораси ҳозирги кунгача ўз қадрини йўқотмаган.

Хужайра назариясининг асосий қоидалари қуйидагилардан иборатдир:

1. Хужайра тирик мавжудотнинг энг кичик бирлигидир. Ўзини қайтадан тиклаш (репродукция), энергиядан фойдаланиш ва уни трансформация қилиш, метаболизм, сезгирлик ва ўзгарувчанлик, шароитга мослашиш – буларнинг бари тириклик белгиларидир. Ушбу белгиларни илк бор фақатгина хужайрада кўриш мумкин. Айнан хужайрагина тирикликнинг барча хусусиятларини ўзида мужассамлаштирган энг кичик бирликдир. Хужайранинг алоҳида ажратилган қисмлари (компонентлари) эса, масалан, ядро ёки органеллалар, ушбу хусусиятларни намоён этишга ожизлар.

Хужайрадан ажратилгандан сўнг улар ўз-ўзини сақлаб қолиш ва янгидан ҳосил бўлиш хусусиятларини йўкотадилар. Бундан фарқли ўлароқ кўпгина хужайралар, ҳатто кўп хужайрали организмдан ажратиб олинган бўлсада, тегишли муҳитда ўзида модда алмашинуви, репродукция каби бир қатор тириклик белгиларини сақлаб қоладилар.

2. Турли организмлар хужайралари тузилиши бўйича принципиал ўхшашликка эга. Хужайралар энг турли шаклларга ва катталиқга эга бўлиши мумкин. Бироқ, ўсимликлар ёки ҳайвонлар турли органлар хужайраларини ўрганганда уларнинг тузилиши бўйича умумий бир қонуният мавжудлиги диққатни жалб этади. Ҳақиқатан ҳам, барча хужайралар уч асосий қисмларга эга: хужайрани ташқи муҳитдан ажратиб турувчи қобиғи (плазматик мембрана, плазмолемма); ўзида хромосомалар таркибида асосий ирсий материал (ДНК) сақловчи ядро; цитозол, органеллалар ва киритмалар тутувчи цитоплазма. Хужайралар тузилишидаги бу ўхшашлик тирик тизимнинг ўз эҳтиёжи учун зарур бўлган вазифаларнинг умумийлиги (нуклеин кислоталар ва оқсиллар синтези, хужайра биоэнергетикаси ва бошқалар) билан белгиланади. Бир хужайрадан (зиготадан) кўп хужайрали организм ҳосил бўлиш жараёнида хужайралар махсус оқсиллар синтезлайди, ўз шаклини ва катталигини ўзгартиради, ва шу билан муайян вазифаларни бажаришга ихтисослашади. Бу жараён хужайра дифференциацияси (differentiation – ўзгариш, фарқланиш) деб аталади. Масалан, миобластлар чўзилиб, дуксимон шаклга келади, миофибриллалар оқсилларини (актин, миозин) ишлаб чиқариб, тўплайди. Актин ва миозин иплари бошқа хужайраларда ҳам бор, аммо фақатгина мушак хужайралари бу оқсиллардан кимёвий энергияни қисқариш кучига айлантиришга ихтисослаштирилган бўлади. Худди шунингдек бириктирувчи тўқимадаги фибробластлар хужайралараро моддани синтезлаш ва секрет қилишга, нерв хужайралари физик ва кимёвий сигналларни ҳаракат потенциалига айлантиришга, буйрак усти бези, тухумдон, уруғдоннинг баъзи хужайралари стероидлар гормонлар

синтези ва секрециясига, ҳазм системаси без ҳужайралари ферментлар ишлаб чиқаришга, ичак ва буйрак ҳужайралари моддаларни сўришга ихтисослашади ва ҳоказо. Тузилиши ва функцияси жихатдан турлича бўлган ҳужайралар ҳосил бўлишининг молекуляр-генетик механизмлари ҳали охиригача ўрганилмаган. Шу нарса аёнки, дифференциация турли ҳужайраларда ҳар хил генларнинг кетма-кетликда ва танлаб активлашуви натижасидир. Шубҳасиз, бу жараёнда сигнал молекулари ва рецепторлар ёрдамида амалга ошириладиган ҳужайралараро ўзаро таъсирлар муҳим ўрин тутди. Буларнинг бари махсус тузилмалар ва махсус (специфик) хусусиятларга эга бўлган ҳужайралар пайдо бўлишига олиб келади. Дифференциация жараёнида махсус ҳужайраларнинг бир ёки бир неча вазифаларни бажариш имкониятлари ошади. Организм ташқи муҳит таъсирларига сезувчан бўлиб, нормал ва патологик ҳолатларда бир ҳужайра шарт-шароитларига кўра ўзини турлича намоён қилиши мумкин. Тузилиши бўйича ўхшаш ҳужайралар таъсирга бир хилда сезгир бўлмайди, чунки уларнинг юзасида жойлашган гормон ва ҳужайрадан ташқари матрикс сигналларини қабул қилувчи рецепторлар турлича бўлади. Масалан, сут безидаги фибробластлар ва бачадоннинг силлиқ мушаклари жинсий гормонларга нисбатан юқори сезгирликка эга бўлиб, улар таъсирида кучли жавоб реакциясини беради. Шу билан бирга бошқа аъзодаги фибробластлар ва силлиқ мушак ҳужайралари жинсий гормонларга сезгир бўлмайди ва гормонлар таъсирига жавоб бермайди.

Шундай қилиб, турли организмдаги ҳужайраларнинг тузилишидаги ўхшашлик бу ҳужайранинг ҳаёти ва кўпайиши учун лозим бўлган вазифаларнинг умумийлиги билан белгиланади. Турли хил тузилишга эга бўлган ҳужайраларнинг келиб чиқиши уларнинг дифференциацияси ва функционал ихтисослашишининг натижасидир.

3. Ҳужайраларнинг кўпайиши фақат мавжуд ҳужайраларнинг бўлиниши натижасида амалга ошади. Ҳужайраларнинг кўпайиши фақат

мавжуд она хужайраларнинг бўлиниши натижасида амалга ошиб, бу жараёндан олдин она хужайрада генетик материалнинг икки карра ортиши (ДНК репродукцияси) рўй беради. Ҳайвон ва ўсимликларнинг эукариот хужайраларида тўлақон бўлинишнинг ягона усули бўлиб митоз (нотўғри бўлиниш) ҳисобланади. Бунда хужайра бўлинишининг махсус тузилмаси – бўлиниш дукчаси ёки хужайра дукчаси ҳосил бўлади. Шу дукча ёрдамида олдиндан икки карра кўпайган хромосомалар текис ва аниқ икки бўлғуси янги хужайраларга (уларни одатда қиз хужайралар деб аталади) тақсимланади. Одам организмида 200 га яқин хужайра турлари мавжуд бўлиб, уларнинг сони тахминан 10^{13} - 10^{14} ташкил этади. Шуларнинг барчаси тухум хужайранинг сперматозоид билан уруғланишидан ҳосил бўлган ягона хужайра – зиготадан келиб чиқади. Деярли барча тўқималарда, нерв ва юрак мушак тўқимасидан ташқари, бутун ҳаёт давомида хужайралар мунтазам равишда янгиланиб туради. Етилиш жараёнида кўп хужайралар бўлиниш қобилятини йўқотади ва ҳаёт циклини ўтаб бўлгач, ҳалок бўлади. Уларнинг ўрнига янги хужайралар келади. Бироқ, янги хужайраларнинг ҳосил бўлиш имконияти фақат бўлиниш ва ўзига ўхшаш хужайралар авлодини бериш қобилятига эга бўлган хужайралар мавжуд бўлгандагина амалга ошади. Бундай хужайралар *ўзак хужайралар* деб аталади ва турли тўқималар ва хужайраларнинг мунтазам янгиланиши учун манба бўлиб ҳисобланади. Узоқ вақтлардан бери жонсиз материалдан сунъий тирик хужайралар ҳосил қилишга уринишган ва бу уринишлар ҳозир ҳам давом этаяпти. Замонавий хужайра технологияларининг гуркираб ривожланиши маълум махсус вазифаларни бажаришга (масалан, моноклонал антитаналар ишлаб чиқаришга) ихтисослашган гибрид хужайралар клонини яратиш имконини берди. Зигота ядросини клонланадиган ҳайвон соматик хужайрасининг ядроси билан алмаштириш йўли билан бутун бошли организмнинг клонини яратиш мумкинлиги тасдиқланди (масалан, клон усули билан яратилган машҳур қўйча Долли). Хужайралар ҳаёт фаолиятини ва бўлинишини сунъий

шароитда таъминлаш усуллари батафсил ишлаб чиқилди. Маълум ирсий касалликларни даволашда ген инженерлик усуллари тиббиёт амалиётига тобора чуқурроқ кириб бормоқда. Бироқ, шуни эсда тутиш керакки, бу ишларнинг барчаси табиат томонидан яратилган тирик ҳужайраларда ёки уларнинг маълум қисмларида бажарилмоқда. Ҳужайра биологиясининг улкан муваффақиятларига қарамасдан жонсиз, ҳужайра бўлмаган материалдан тирик ҳужайра яратиш йўлидаги барча уринишлар ҳозирча самарасиз қолмоқда. Буларнинг бари машҳур Р.Вирхов томонидан ҳужайра назариясига киритилган «*Omnis cellula e cellula*», яъни, ҳар қандай ҳужайра фақат ҳужайрадан ҳосил бўлади, деган хулосаси батамом ҳақ эканлигини тасдиқлайди.

4.Ҳужайра яхлит организмнинг бир қисмидир. Кўп ҳужайрали организмлар тўқима ва аъзолар тизимларини ҳосил қилувчи ҳужайралар ва улар ҳосилаларининг мураккаб ансамблидир. Бу ансамблда ҳужайралар бири-бири билан нерв, гуморал ва бошқа омиллар орқали узвий боғланган бўлиб, ўзаро ҳамкорликда фаолият кўрсатади. Ҳужайралараро ўзаро таъсир ҳужайралар такомили ва дифференциацияси жараёнларининг асосий шартларидан биридир. У ёки бу ихтисослашган ҳужайранинг шаклланиши учун ҳужайрага киритилган генетик дастурдан ташқари, бошқа ҳужайралар ва ҳужайралараро модданинг таъсири талаб қилинади. Улар шаклланаётган ҳужайра учун ўзига хос микромуҳит яратадилар ва шу билан ҳужайранинг специфик структур ва функционал ихтисосланишини таъминлайдилар. Шундай қилиб, кўп ҳужайрали организмларда ҳужайра тирикликнинг элементар бирлиги бўлиб, у турли махсус вазифаларни бажаришга ихтисослашган. Бу вазифаларни у яхлит организм таркибига кирувчи бошқа ҳужайралар ва ҳужайралараро модда мажмуасида амалга оширади.

Шундай қилиб, ҳужайра назарияси биология ва тиббиётни ривожланишига катта таъсир кўрсатди, ҳамда гистология ва эмбриология фанларининг шаклланиши учун асос бўлиб хизмат қилди. Организмнинг

хужайра тузилиши тамойилини қабул қилиш унинг фаолиятини функционал бирликлар бўлган хужайралар даражасида ўрганишни тақозо этиб, шу билан физиология фаниниг ривожланишига ҳам чуқур ижобий таъсир кўрсатди. Ушбу назария ҳаётни илмий тушуниш асосларини берди, ҳамда организмларнинг индивидуал ривожланиши ва уларнинг эволюцион муносабатларни тушунишга имкон яратди. Орадан ўтган қарийб икки аср мобайнида хужайра тузилиши ва фаолияти тўғрисида кўпдан-кўп янги маълумотлар тўпланган бўлсада, хужайра назариясининг асосий қоидалари ўз қадри-қийматини ҳозирги кунгача сақлаб қолган.

2.2. ХУЖАЙРА ТАРКИБИЙ ҚИСМЛАРИ

Ҳар бир хужайра уч асосий таркибий қисмдан: 1) *хужайра қобизидан* (хужайра мембранасидан); 2) ўзида субхужайравий бирликлар сақловчи *цитоплазмадан*; 3) *ядродани* иборат. Хужайра ташқи муҳитдан ёки қўшни хужайралардан хужайра мембранаси (*плазмолемма*, ёки *плазматик мембрана*, ёки *цитолемма* ҳам деб аталади) ёрдамида ажратилгандир. Цитоплазма цитоплазма матриксидан ёки цитозолдан (аввал гиалоплазма деб аталган) ва унда жойлашган цитоскелетдан, хужайра органеллалари ва киритмалардан иборат. Ядро ядро қобиғи (*кариолемма* ёки *нуклеолемма*), *нуклеоплазма* (*кариоплазма*), *хроматин* (*хромосомалар*), *ядроча* ва *ядронинг* оқсилли асоси (*ядро матрикси*) тафовут қилинади.

2.2.1. ЦИТОПЛАЗМАНИНГ УМУМИЙ ТУЗИЛИШИ

Цитоплазма цитоплазма матриксидан ёки *цитозолдан* ва унда жойлашган *цитоскелетдан*, хужайра *органеллалари* ва *киритмалардан* иборат.

Цитоплазма матрикси (**цитозол**, эски номи гиалоплазма) умумий хужайра ҳажмининг қарийб ярмини ташкил қилади. Цитозол асосан сув ва унда эриган турли моддалардан ташкил топган мураккаб коллоид тизимдир. Бу тизимда хужайра органеллалари ва киритмалар муаллақ сузиб юради. Цитозолда ноорганик ионлар (Na^+ , K^+ , Ca^{++}) ва оралиқ метаболитлар,

углеводлар, липидлар, оксиллар ва РНК каби органик молекулалар бўлади. Ушбу тизим суюқ (зол) ҳолатидан гел ҳолатига, ва аксинча, гелдан зол ҳолатига ўтиб туриш қобилиятига эга. Хужайралар цитозоли мембраналар ёрдамида бир неча аниқ ифодаланган бўлимларга (компаратментларга) бўлинади. Бу компартментлар хужайра ичида ионлар ва молекулалар оқимини бошқаради. Бундан ташқари улар ферментларни ва тегишли субстратларни йиғиб, хужайра фаолиятининг самарадорлигини оширади. Кўп компонентли бўлган цитозолда унинг алоҳида қисмлари шароитга ва бажарадиган вазифаларига қараб ўз агрегат ҳолатини ўзгартириши мумкин. Гарчан цитозол структурасиз бўлсада, унда турли хил фибрилляр оксилларнинг ҳосил бўлиши ва емирилиши доимий равишда кечади. Цитоплазматик матрикс асосан глобуляр оксиллар бўлиб, улар умумий хужайра оксилларининг 20-25 ғойизини ташкил қилади. Цитозол органеллаларнинг хужайра ичидаги ҳаракатини бошқаради ва цитоплазманинг ёпишқоқлигини таъминлайди. Мембрана билан боғланмаган (эрувчан) ферментлар маълум бир тартибда жойлашгандагина энг самарали фаолият кўрсатади. Айнан цитозол ферментларнинг субстрат билан таъсири кетма-кетлигининг структур асоси бўлиб хизмат қилади. Цитозол юзлаб ферментлар сақлайди. Бу ферментлар махсус «қурилиш блоклари» ҳосил қилиб, улар йирикроқ молекулаларни йиғишда ва майда молекулаларни парчалашда иштирок этади. Цитозолда оксил синтези механизмининг барча элементлари (рРНК, иРНК, тРНК, ферментлар ва бошқа омиллар) мужассамлаштирилган. Улар ёрдамида цитозолда хужайранинг ўз эҳтиёжлари учун зарур бўлган оксиллар синтезланади. Хужайранинг осмотик ва буфер хусусиятлари кўп жиҳатдан цитозол таркибига боғлиқ. Айнан ана шу ярим суюқ муҳит хужайранинг барча тузилмаларини бирлаштиради ва уларнинг ўзаро кимёвий таъсирини таъминлайди. Цитозол орқали аминокислоталар, ёғ кислоталари, нуклеотидлар ва карбонсувларнинг хужайра ичи транспорти амалга ошади. Цитозол орқали

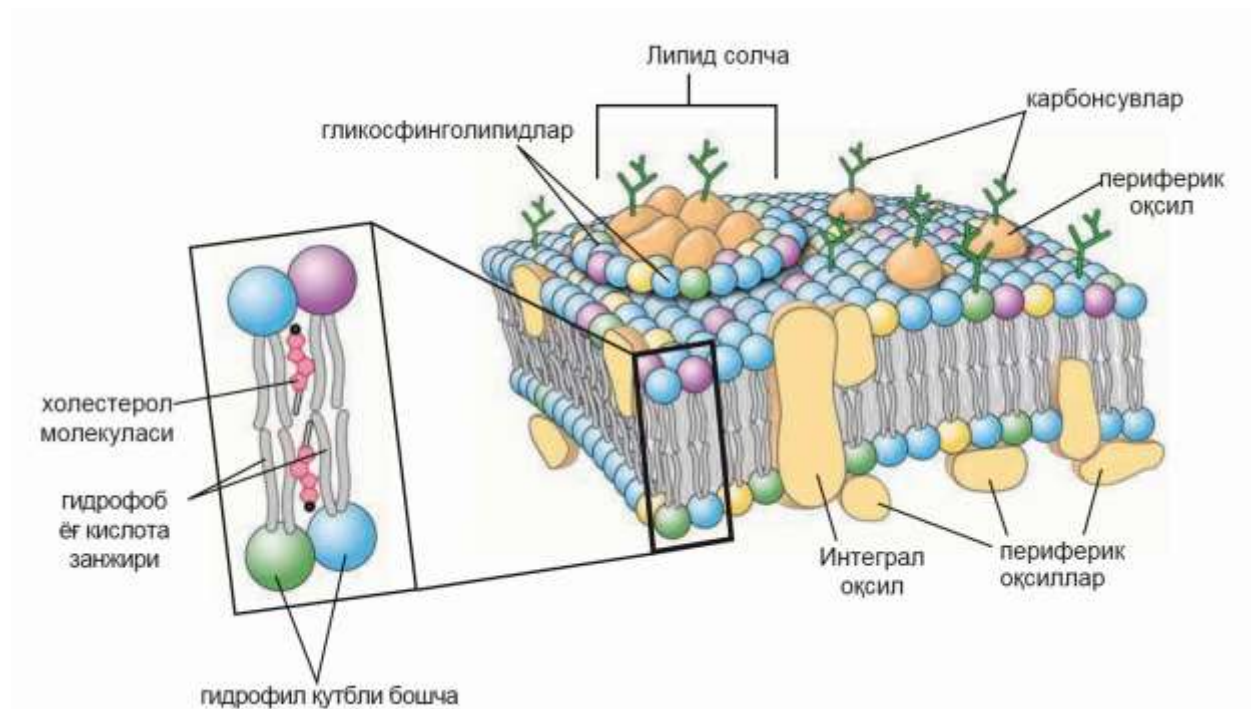
доимий равишда ионлар оқими плазмолеммага ва ундан митохондрийларга, ядрога ва пуфакларга қараб ҳаракат қилади. Цитозол АТФ сақланадиган асосий жой ҳисобланиб, бу ерда АТФ молекуласи массаларининг бир жойдан иккинчи жойга кўчиш жараёнлари амалга ошади.

Цитоскелет цитоплазманинг структур компоненти бўлиб ҳисобланади. Цитоскелет хужайрада асосан мембранасиз органеллалар – микронайчалар, актин ва оралик филаментлардан иборат мураккаб тўр ҳосил қилиб жойлашади. Цитоскелет таркибига кирувчи структур оқсиллар хужайранинг шаклини сақлаб туришни таъминлайди, ҳамда органеллалар ва цитоплазматик пуфакчаларнинг ҳаракатида муҳим рол ўйнайди. Ушбу оқсиллар яхлит хужайранинг ҳаракатида ҳам фаол иштирок этади.

Цитозол цитоскелет билан биргаликда цитоплазманинг асосини ташкил этиб, ушбу асосда **органеллалар** ва **киритмалар** жойлашади. **Киритмалар** одатда хужайранинг муваққат компонентлари бўлиб, карбонсув, ёғ, оқсил ва пигмент бирикмаларнинг тўпламларидир. Хужайрада улар липид томчилари, гликоген, оқсил ёки пигмент доначалари шаклида кўринади. Улар хужайранинг доимий бўлмаган тузилмалари бўлиб, одатда мембрана билан қопланмаган. Киритмалар йўқолиб кетиши ва яна янгидан пайдо бўлиши мумкин, уларнинг миқдори ва тузилиши хужайранинг функционал ҳолатига қараб турлича бўлади. Киритмалардан фарқли ўлароқ **органеллалар** («жажжи ёки миниатюр органлар», олдинги номи органоид – «органга ўхшаш») хужайраларнинг доимий компонентлари бўлиб, унинг ҳаёт фаолиятида жуда муҳим ўрин тутаяди. Ҳақиқатан ҳам агар биз хужайрани яхлит организм сифатида қабул қилсак, органеллаларни унинг миниатюр органлари деб ҳисоблаш мумкин. Жойлашиши ва функционал хусусиятларига кўра умумий ва махсус органеллалар ажратилади. Умумий органеллалар деярли барча хужайраларда бўлади. Махсус органеллалар эса фақат маълум турдаги хужайраларда учраб, уларда специфик функцияни бажаради. Масалан, мушак толаларидаги миофибриллар, нафас йўли

хужайраларидаги киприкчалар, сперматозоидлардаги хивчин ва хоказо. Бироқ, шуни назарда тутиш керакки, барча махсус органеллаларнинг асосини кимёвий таркиби, сони, тузилиши ва жойлашиши бўйича ўзига хос хусусиятларга эга бўлган умумий органеллалар (*микронайчалар, микрофиламентлар*) ташкил этади.

2.3. БИОЛОГИК МЕМБРАНАЛАР ҲАҚИДА ТУШУНЧА



Расм 2.1. Биологик мембрананинг «суяқлик-мозаик модели»

Ўтган асрнинг 50-йилларида олиб борилган электрон-микроскопик тадқиқотлар эритроцитлар хужайра мембраналарининг (плазмолеммасининг) уқаватли тузилишга эга эканлигини кўрсатди. Осмий билан фиксация қилингандан сўнг мембранада икки (ташқи ва ички) қорамтир бўялган қаватлар мавжудлиги, ва улар оқишроқ бўялган (ўрта) қават билан бир-бирдан ажралиб туриши аниқланди. Айнан шундай уч қаватли тузилишга эга мембраналар нафақат плазмолеммада, балки хужайранинг бошқа тузилмаларида, масалан, мембранали органеллаларда,

ядро қобиғида ҳам топилди. Демак, "*элементар биологик мембрана*" деб аталмиш уч қаватли тузилишга эга бўлган мембраналар хужайранинг **универсал** тузилмалари ҳисобланади. Хужайранинг барча мембранали тузилмалари, шу жумладан плазмолемма ҳам, тузилиш жиҳатдан бир-бирига тубдан ўхшашдир. Мембраналарда электрон микроскоп остида кўринадиган уч қават фиксация учун ишлатилган осмийнинг металл шаклида икки қаватли липидларнинг гидрофил гуруҳлари жойлашган қисмига чўкиши натижасида пайдо бўлади деб ҳисобланади. Бироқ, бундай аниқ ифодаланган уч қават фақатгина фиксация қилинган, яъни, ўлик биологик мембраналар учун характерлидир. Тирик биологик мембраналар эса, уларда жуда кўп турдаги жараёнлар кечиши туфайли анча мураккаб тузилишга эгадир. Ҳозирги пайтда биологик мембраналар тузилишининг энг кенг тарқалган модели бўлиб Г.Николсон ва С.Сингер томонидан таклиф этилган "**суюқлик-мозаика**" модели ҳисобланади. Бу моделга кўра, биологик мембрана оқсил, липидлар ва уларга бириктирилган карбонсув занжирлар мозаик тартибда жойлашган суюқ динамик система ҳисобланади. Ҳар бир мембрананинг асосини икки қават ҳосил қилувчи липидлар (билипид қаватлар ёки липидлар қўшқавати) ва улар орасида жойлашган оқсиллар (*интеграл ёки трансмембранва ярим интегралоқсиллар*), ҳамда мембрананинг ички ёки ташқи юзасига бириккан оқсиллар (*периферик оқсиллар*) ташкил қилади. Баъзи оқсиллар (гликопротеинлар) ва липидлар (гликолипидлар) мембрананинг ташқи сиртига бўртиб турувчи карбонсув занжирларини тутиши мумкин (расм 2.1). Бу модел хужайрадаги барча мембранали структураларнинг, шу жумладан плазмолемманинг, асосий тузилиш принципларини акс эттиради. Бироқ, турли жойларда жойлашган мембраналар ўзининг кимёвий таркиби (липидлар, оқсиллар, карбонсувлар) бўйича фарқланиши мумкин. Бу уларнинг ўзига хос хусусиятлари ва бажарадиган вазифаларининг хилма-хиллиги билан боғлиқ бўлади. Бу борада

плазмолемма ҳужайрадаги барча биологик мембраналарининг тузилиши ва функциясини ўрганиш учун ўзига хос эталон бўлиб хизмат қилади.

ПЛАЗМОЛЕММАНИНГ ТУЗИЛИШИ ВА ФУНКЦИЯСИ

Ҳужайра қобиғи (ҳужайра мембранаси, плазмолемма, плазматик мембрана) ҳужайрани мустақил яшаш бирлиги сифатида белгилайдиган асосий таркибий қисмларидан бири ҳисобланади. Плазмолеммагарчан ҳужайранинг ташқи чегараларини ифодаласада, у ҳужайранинг ички муҳити билан ташқаридаги ҳужайралараро модданинг макромолекулалари орасидаги боғланишни амалга оширади. Ҳужайра мембранасида махсус **интегрин** оқсиллари мавжуд бўлиб, улар ҳам цитоплазманинг цитоскелет тузилмалари билан, ҳам ҳужайралараро модданинг молекулалари билан боғланган бўлади. Ушбу боғланиш туфайли цитоплазма ва ҳужайралараро модда орасида доимий равишда икки томонлама ўзаро муносабат амалга ошади. Ҳужайра мембранаси баъзи моддаларнинг ҳужайра ичига, ва аксинча, ундан ташқарига ҳаракатланишини бошқариб, ҳамда муайян молекулаларнинг ундан ўтишини енгиллаштириб, ўзига хос танлаб ўтказувчи тўсиқ вазифасини бажаради. Ҳужайра мембранасининг энг муҳим вазифаларидан бири бўлиб унинг ҳужайра ичидаги муҳитнинг доимийлигини сақлаб туришдир, чунки бу муҳит ҳужайрадан ташқаридаги суюқликдан кескин фарқ қилади. Ҳужайра мембранаси вазифаларининг хилма-хиллиги унинг тузилиши ва физик-кимёвий хоссаларини ўзига хос хусусиятлари билан боғлиқдир.

Ҳужайрани ташқи тарафдан ўраб турувчи қобиғи фақатгина биологик мембрананинг ўзидангина иборат бўлиши мумкин. Лекин, кўпинча, ҳужайра мураккаб тузилган 3 зонадан: **ташқи**, **ўрта** ва **ички** зоналардан ташкил топган ҳужайра қобиғи билан ўралган. **Ташқи зона гликокаликс** деб номланиб оқсил ва унга ёпишган карбонсув занжирларидан ҳосил бўлган. У электрон микроскоп остида узлуксиз структура ҳолида кўринади. Гликокаликс ҳужайранинг ташқи муҳит билан алоқасида муҳим ўрин тутаяди.

Гликокаликс зонасининг химиявий таркиби турли хужайраларда фарқланади. Баъзи бир хужайраларда гликокаликс моддаларни парчаловчи ферментларга бой бўлса, бошқа хужайралардаги гликокаликсни ҳосил қилувчи гликопротеидлар рецептор (турли хил специфик сигналларни қабул қилиш, ёт ёки ўзига тегишли хужайраларни таниб олиш ва бошқалар) хусусиятга эга. Ичак эпителиал хужайрасининг (энтероцит) микроворсинкалари устидаги гликокаликс озик моддалар парчаланишида, сўрилишида муҳим рол ўйнайди. У хужайра микроворсинкаларини апикал қисмининг мустаҳкамлигини белгилаб, химиявий моддалар ва баъзи бир микроблар таъсиридан энтероцит хужайраларини сақлайди. **Ўрта зонани** эса юқорида таърифлаб ўтилган типик биологик мембрана ҳосил қилади. Хужайра қобиғининг биологик мембранаси хужайрани бошқа мембранали тузилмаларига нисбатан бироз калинроқ бўлиб, 7,5 – 10 нм ни ташкил этади. **Ички зона (кортикал қават, кортекс)** цитоплазманинг биологик мембранага тегиб ётувчи юпқа қисмидан иборат. Бу ерда органеллалар бўлмай, цитоплазмадан микрофиламентлар (асосан актин иплари) келиб тугайди. Бу қават плазмолемманг периферик оқсиллари ҳамда хужайранинг цитоскелети билан туташган. Микрофиламентлар қисқарувчи оқсиллар ушлагани учун ички зона хужайра мембранасининг ҳаракатида муҳим рол ўйнайди. Бу ҳаракат псевдоподиялар ҳосил қилиш ва фагоцитоз, пиноцитоз процессларида ботикликлар ҳосил қилиш билан белгиланади.

Плазмолемма таркибида липидлар (42-45%), оқсиллар (50%дан ортиқ) ва карбонсувлар (5-10%) бўлади. Липидлар асосан фосфолипидлар, сфинголипидлар, гликолипидлар ва холестерин бўлиб, улар мембрананинг асоси бўлган билипид қўшқаватни ҳосил қилади. Холестериндан ташқари барча липидлар амфифиллик ёки амфипатик (юнон. amphí – иккиюзлама) хусусиятга эга. Ҳар бир липид молекуласи қарама-қарши хусусиятларга эга икки қисмдан иборат. Унинг бошчаси ёки поляр қисми гидрофил бўлиб, нополяр қисми (думи) гидрофобдир. Сувли муҳитда ушбу молекулалар

билипид қўшқават ҳосил қилади. Бунда уларнинг гидрофоб думлари ичкарига, бир-бирига қараб жойлашса, гидрофил бошчалари эса сувли муҳитларга (хужайра ташқарисига ва цитоплазмага) қараб ётади. Қўшқаватнинг айрим жойларида, фақат гидрофоб думлар жойлашган соҳаларида холестерин молекулалари ётади. Холестерин молекулалари мембрананинг маълум зоналарида фосфолипид молекулаларини ўраб олиб, ўзига хос «липид солчалари»ни ҳосил қилади. Одатда бу соҳаларда мембрана бироз қаттиқлашиб, эластиклиги пасаяди. Шу туфайли бу зоналарда эндо-экзоцитоз жараёнлари бўлмайди. Шу билан бирга холестерин мембрана оқувчанлигини бошқаришда иштирок этиб, хужайра гомеостазини таъминлашда муҳим рол ўйнайди. Мембрананинг ташқи қаватида жойлашган баъзи липид молекулалари карбонсув занжирлари билан боғланган бўлиб (гликолипидлар), бу занжирлар гликокаликсга ўтиб кетади. Гликолипидлар ташқи қават барча липидларининг тахминан 5 %ни ташкил этади.

Плазмолемма оқсиллари бажарадиган вазифаларига кўра структур (хужайранинг шаклини, механик хусусиятларини белгиловчи), транспорт (моддаларни ташувчи), хужайралараро алоқаларни таъминловчи ва сигналларни ўтказувчи оқсиллар бўлиши мумкин. Жойлашишига қараб **интеграл ёки трансмембран, ярим интеграл ва периферик** оқсиллар ажратилади. Интеграл оқсиллародатда билипид қаватларга мустақкам ёпишган бўлиб, периферик оқсиллар эса мембрана юзаси билан сустроқ бойланган бўлади. Оқсилларнинг баъзилари билипид қаватларни тўла қамраб олган бўлиши мумкин (трансмембран оқсиллар), бошқалари эса ё ташқи, ёки ички липид қаватларда жойлашади (ярим интеграл оқсиллар).Интеграл оқсиллар ўзларининг липофил қисмлари билан билипид қаватга ботиб киради, уларнинг ташқи гидрофил охирлари эса гликокаликс карбонсувлари ва периферик оқсиллар билан боғланади. Барча оқсил молекулалари мембранада мозаика шаклида жойлашган бўлиб, цитоскелет элементлари ёрдамида мембрана бўйлаб енгил кўчиб юриши мумкин. Периферик

оқсиллар (фибрилляр ва глобуляр) мембрананинг ё ташқи, ёхуд ички юзасида жойлашади ва интеграл оқсиллар билан ноковалент боғланган бўлади. Ташқи юзада жойлашган периферик оқсилларга рецептор ва адгезив оқсиллар, ички юзадагиларига эса цитоскелет билан боғланган оқсиллар мисол бўлади.

Карбонсувлар одатда мембранада соф ҳолда учрамайди, улар липидлар (гликолипидлар) ва оқсиллар (гликопротеинлар) билан бириккан ҳолда жойлашади. Гликолипидлар ва гликопротеинлар билан ковалент ёпишган олигосахарид занжирлари плазмолемманинг фақат ташқи юзасида бўлади ва *гликокаликс* ҳосил қилишда иштирок этади. Шу билан плазмолемма хужайранинг бошқа мембраналаридан тубдан фарқ қилади.

Тирик организмнинг ўта муҳим хусусиятларидан бири унинг генетик (ирсий) жиҳатдан индивидуаллигидир. Плазмолемманинг таркибида бир организм хужайраларининг бошқа организмдан генетик фарқланишини таъминловчи (фақат монозигот эгизакларгина бундан мустасно) *уникал гликопротеин молекулалар* борлиги биологик индивидуалликни белгиловчи асосий омилдир. Ушбу молекулаларнинг синтези бош гистологик мувофиқлик (мослик) комплекси (БГК, ингл. major histocompatibility complex, МНС) генлари томонидан бошқарилади. БГК молекуларининг икки синфи мавжуд бўлиб, шулардан I синфи шу индивиднинг барча хужайраларида учрайди. БГК молекулаларининг II синфи эса антигенларни (бегона молекулаларни) лимфоцитларга етқазиб беришда ва уларнинг фаоллашувида муҳим ўрин тутди. Ҳар бир БГК молекуласи гликокаликсга чиқиб турувчи интеграл оқсил ва унинг сиртмоқларидан, кичик молекуляр массали периферик оқсилдан, ва ниҳоят, сиртмоқлар билан ноковалент боғланган кичик оқсил молекуласидан иборат. Айнан ана шу кичкина оқсил (одатда у 9 аминокислотадан иборат пептид) ушбу индивидга тегишли бўлган нормал оқсилнинг фрагменти бўлиб, иммун хужайралар томонидан «ўзиники» сифатида таниб олинади. Турли патологик ҳолатларда (бегона тўқима трансплантация қилинганда, рак касаллигида, вирусли инфекцияда)

плазмолеммада структураси ўзгарган оқсил пайдо бўлса организмда бундай «бегона» хужайраларни йўқ қилишга қаратилган иммун реакция ривожланади. Шу билан хужайраларнинг, демакки, бутун организмнинг ирсий индивидуаллиги сақланиб қолади.

Хужайралараро информацион алоқалар

Плазмолемма хужайрага ташқи ва ички муҳитдан келувчи турли хил (физик, кимёвий, механик ва ҳоказо) сигналларни қабул қилувчи, уларни ўзгартирувчи (трансформацияловчи) ва хужайранинг тегишли жавоб реакциясини бошлаб берувчи асосий бўлимдир. Умумлаштириб олганда бу жараён *сигнал трансдукцияси* деб аталиб, қуйидаги кетма-кетликда амалга ошади: сигнал (биринчи воситачи) – рецептор – (иккинчи воситачи) – эффектор – жавоб реакцияси. Бир хужайрада ишлаб чиқарилган сигнални иккинчисига махсус сигнал молекулалари ёки *лигандлар* ўтказади. Иккинчи хужайрада, у «*нишон-хужайра*» бўлиб хизмат қилади, айнан шу сигнални қабул қилишга ихтисослашган (специфик) *рецепторлар* мавжуд бўлиши лозим. Рецепторларнинг мембрана ва цитоплазматик (ядро) турлари фарқланади. Функционал жиҳатдан мембрана рецепторларининг каталитик, ион каналлари билан боғлиқ ва G-оқсил орқали фаолият кўрсатувчи турлари ажратилади. Рецепторлар фақатгина ўзига тегишли сигнални қабул қилади ва уни хужайра ичи сигнал молекулаларига (иккинчи воситачига) узатади. Иккинчи воситачи сифатида турли-туман кимёвий моддалар, жумладан циклик нуклеотидлар (цАМФ ва цГМФ), инозитолтрифосфат, диацилглицерол, Ca^{2+} хизмат қилиши мумкин. Улар эса ўз навбатида информацияни жавоб реакциясини амалга оширувчи молекулаларга (эффекторларга) етказади. Барча сигнал молекулалари (*лигандлар*) физик-кимёвий хоссаларига кўра **қутбланган** (гидрофил) ва **қутбланмаган** (липофил ёки ёғда эрувчи) бўлиши мумкин. Қутбланган моддалар (масалан, оқсиллар, ионлар) тўғридан-тўғри мембранадан ўтаолмайди, шунинг учун уларнинг рецепторлари плазмолемма гликокаликсида жойлашган. Айнан шу учун ҳам бу моддаларнинг мембрана орқали (трансмембран) ўтиши махсус мембрана пуфакчалари ёрдамида амалга ошади (эндоцитоз ва экзоцитоз). Мембрана рецепторлари *гликопротеинлар* бўлиб, улар плазмолемманинг ўтказувчанлигини бошқаради, турли молекулаларнинг хужайра ичига киришини ва информацион сигналларни қайд қилади ва хужайра ичидаги

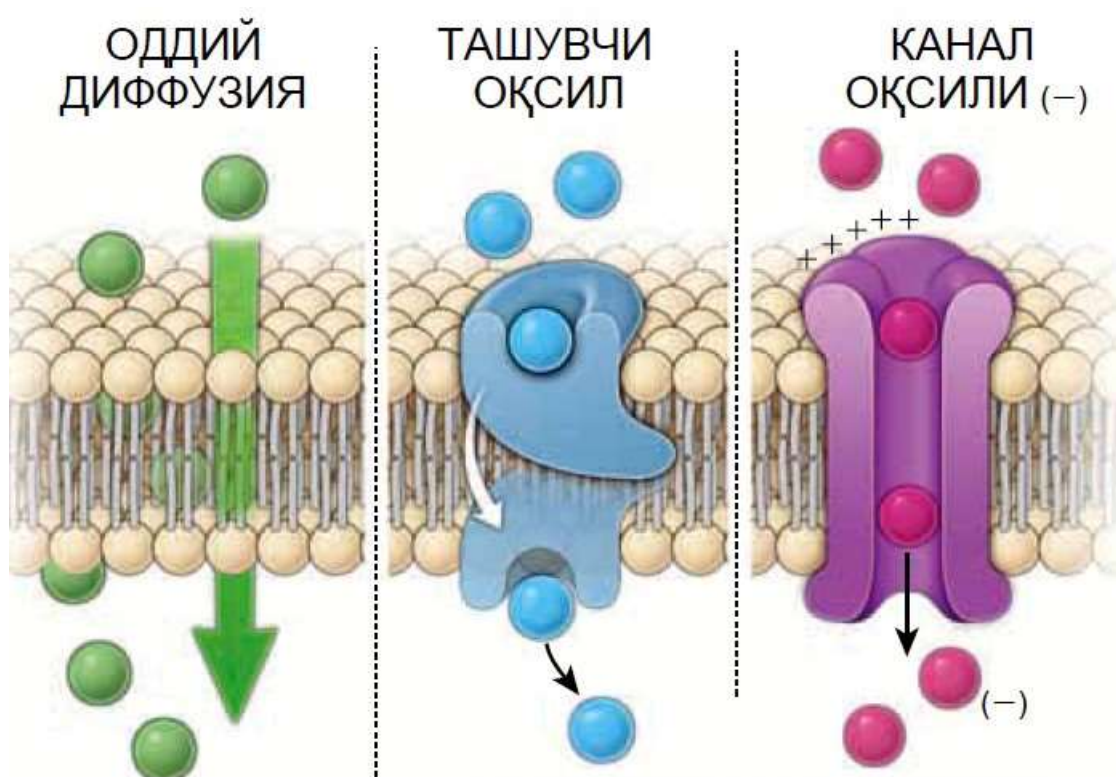
кимёвий бирикмаларга узатади. Кутбланмаган моддалар (асосан холестерин ва унинг ҳосилалари) мембранадан бемалол ўтаолади, шу туфайли уларнинг рецепторлари ҳужайра ичида, аниқроғи, ядрога жойлашган. Ядро рецепторлари асосан стероид гормонлар, ретиноидлар, тироид гормонлар, ўт кислоталари ва бошқаларни таниб олиш учун хизмат қилиб, оқсил табиатга эга. Ҳар бир ядро рецептори икки қисмга эга бўлиб, биринчиси лиганд билан ёпишса, иккинчи қисми ядронинг ДНК молекулари билан боғланган. Бошқача қилиб айтганда, ядро рецепторлари - булар лиганд томонидан фаоллаштирилувчи транскрипция омилларидир. Баъзи кичик молекулали сигналлар (масалан, азот оксиди - NO, углерод монооксиди - CO) ҳужайраларга ҳеч қандай рецепторсиз бевосита таъсир кўрсатиши мумкин. Ушбу молекулалар тўқималар гомеостазини таъминлашда муҳим рол ўйнайди. Азот оксиди тўқималарда NO-синтаза ферменти ёрдамида ҳосил бўлиб, нишон-ҳужайраларда (одатда бу томирлар деворининг силлиқ мушак ҳужайралари) иккинчи воситачи (цГМФ) миқдорини оширади. Натижада мушак ҳужайра бўшашади, шу билан қон томири деворининг тонуси маълум мейёрда сақлаб турилади.

Плазмолемма орқали моддалар транспорти

Плазматик мембрана биологик мембрана орқали ҳаракатланадиган кўп миқдордаги молекулаларнинг ҳужайра ва ташқи муҳит ўртасидаги алмашинувини амалга оширувчи жой бўлиб ҳисобланади. Ионлар ва макромолекуляр бирикмаларнинг плазмолемма орқали кўчиб ўтиши турли йўллар билан амалга ошади. Шартли равишда уларни икки гуруҳга бўлиш мумкин – ***трансмембранал диффузия ва везикуляр транспорт.***

Трансмембранал диффузия ўз навбатида ***оддий (пассив), энгиллаштирилган ва актив*** шаклларда амалга оширилиши мумкин. ***Оддий диффузияда*** кичик молекулалар плазмолемма оқсиллари ҳосил қилган махсус каналлар орқали бевосита, ҳеч қандай энергия сарфланмасдан ўтади. Масалан, сув молекулалари пассив ҳаракатланиб, ***акваноринлар*** деб

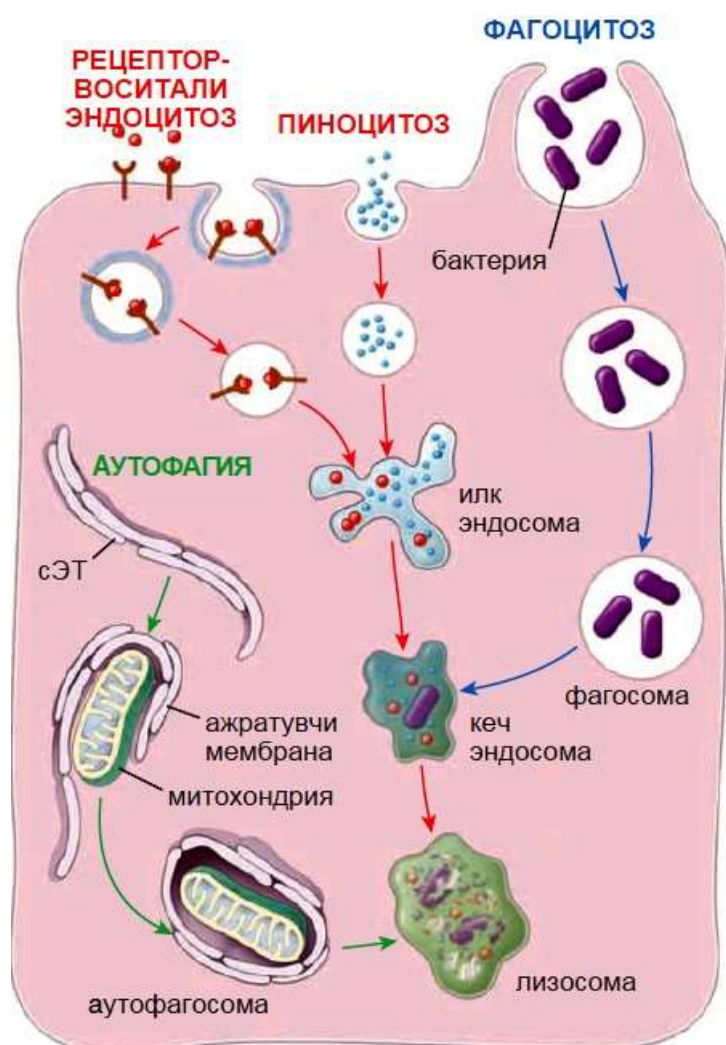
номланувчи трансмембранал оқсиллар орқали кўп мартаба ўтади. Аммо аксарият кўпчилик моддаларнинг плазмолемма орқали ўтиши махсус ташувчи оқсиллар (юк оқсиллари) ёрдамида амалга оширилади (расм 2.2). Ушбу оқсиллар ёки уларнинг липопротеид комплекслари субстрат билан ёпишиб, унинг плазмолемма орқали ўтишини енгиллаштиради (*енгиллаштирилган диффузия*). Одатда оддий ва енгиллаштирилган диффузия кичик молекулали бирикмаларнинг концентрация градиенти йўналишида бўлиб, бунда энергия сарфланиши талаб қилинмайди. **Актив**, яъни, концентрация градиентига қарама-қарши йўналишдаги (концентрация паст жойдан концентрация юқори бўлган жойга) транспортни амалга ошириш учун энергия талаб қилинади. Баъзи ионлар, Na^+ , K^+ ва Ca^{+2} интеграл оқсиллар орқали хужайра мембранасидан ион каналлариёки ион насослари орқали ўтади. Бу каналларда ионлар (Na^+ , K^+) ёрдамида фаоллашувчи АТФ-аза ферменти мавжуд бўлиб, у АТФни парчалайди. Ажралиб чиққан энергия моддаларнинг актив транспорти учун сарфланади.



Расм 2.2. Трансмембранал диффузиянинг асосий кўринишлари.

Актив транспорт ёрдамида бир моддани маълум бир йўналишда ўтказиш ёки икки моддани бир хил ёки икки бир-бирига қарама-қарши бўлган йўналишларда ўтказиш мумкин (**бирлаштирилган актив транспорт**).

Везикуляр транспорт кичик молекулали моддаларни ўтказувчи трансмембран диффузиядан фарқ қилиб, асосан йирик, макромолекуляр бирикмаларни плазмолемма ҳосил қилган майда пуфакчалар (везикулалар) ёрдамида ўтказилади. У **эндоцитоз** (хужайрага кириш), **экзоцитоз** (хужайрадан чиқиш), ва **трансоцитоз** (хужайранинг бир юзасидан кириб, қарама-қарши юзасидан чиқиб кетиш) каби жараёнларни ўз ичига олади.



Расм 2.3. Эндоцитоз жараёнларининг асосий кўринишлари

Эндоцитоз – бу сув, макромолекуляр моддалар, заррачалар ва микроорганизмларнинг хужайра томонидан ютилиш жараёни (интернализацияси) бўлиб, куйидаги кетма-кетликда амалга ошади: моддаларнинг плазмолеммага ёпишиши (адгезия) – плазмолеммада ботиклик (чуқурча, инвагинация) ҳосил бўлиши – ботиклик чеккаларининг бир-бирига уланиши – ҳосил бўлган пуфакчанинг (илк эндосома) плазмолеммадан ажралиши ва цитоплазма томон силжиши. Эндоцитоз жараёни плазмолеммадаги рецептор оқсилларнинг иштирокида кечганда бу **специфик эндоцитоз** дейилади, рецепторлар иштирокисиз эса **носпецифик эндоцитоз** деб аталади. Шунингдек, эндоцитоз пуфакчалари ҳосил бўлишида махсус **клатрин** оқсили бўлиши ёки бўлмаслигига қараб эндоцитознинг **клатринга боғлиқ** ва **клатринга боғлиқ бўлмаган** турлари ажратилади. Эндоцитознинг кенг тарқалган кўринишларидан бўлиб **пиноцитоз**, **фагоцитоз** ва **рецептор воситачилигидаги эндоцитоз** ҳисобланади (расм 2.3).

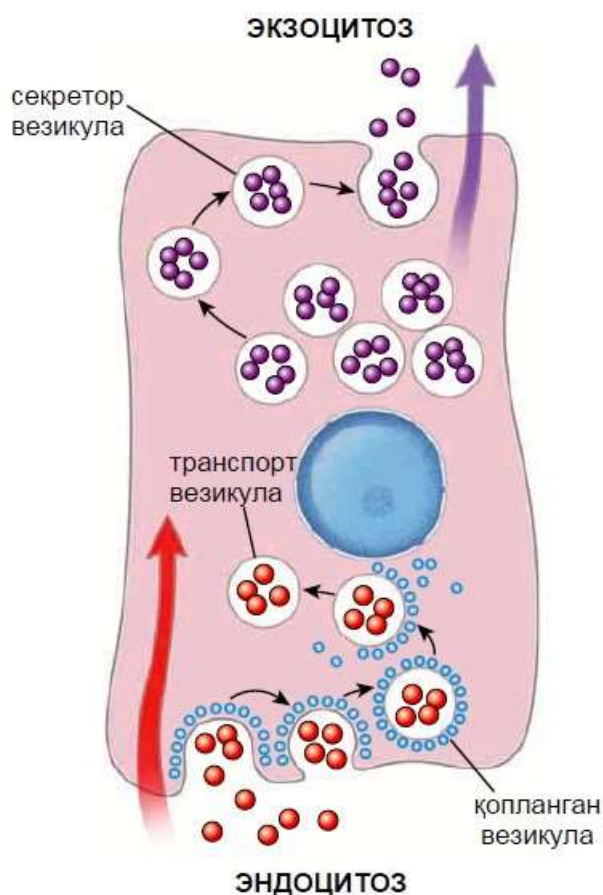
Пиноцитоз – бу суюқлик ва унда эриган моддаларнинг плазмолемма ҳосил қилган майда пуфакчалар (диаметри 150 нмдан кичик) ёрдамида ютилишидир. Пиноцитозга хужайрадан ташқаридаги суюқликни ва ундаги моддаларни сўриш учун мўлжалланган носпецифик эндоцитоз сифатида қаралади. Бу жараён барча хужайралар учун хос бўлиб, конститутив динамика, яъни, пуфакчаларнинг узлуксиз равишда ҳосил бўлиши билан характерланади. Майда пиноцитоз пуфакчаларининг ҳосил бўлиши учун клатрин оқсили талаб қилинмайди, шунинг учун пиноцитозни эндоцитознинг **клатринга боғлиқ бўлмаган** тури деб ҳисоблаш мумкин. Пиноцитоз пуфакчаларнинг ҳосил бўлиш механизми **кавеолин**, баъзи ҳолларда эса **флотиллин** оқсилларига боғлиқдир.

Фагоцитоз – бу йирик, маълум бир каттиқликка эга бўлган заррачаларнинг (бактериялар, ўлган хужайра қолдиқлари ва бошқалар) махсус фагоцитлар (нейтрофил лейкоцитлар, макрофаглар) псевдоподийлари томонидан қамраб олиниши ва ютилишидир. Фагоцитоз жараёнида йирик эндоцитоз пуфаклари - **фагосомалар** ҳосил бўлади ва бирламчи лизосомалар билан қўшилиб **фаголизосомаларга** айланади. Пиноцитоздан фарқли ўлароқ, фагоцитоз жараёнини фагоцитлар плазмолеммасидаги махсус рецепторларга таъсир этувчи сигнал молекулалари бошлаб беради. Бундай сигнал молекулалари бўлиб ютиладиган заррачани қоплаб олган (опсонизация қилган) оқсиллар (антитаналар) хизмат қилади.

Рецептор воситачилигидаги эндоцитоз – бу плазмолеммадаги рецептор оқсилларнинг иштирокида кечадиган **специфик эндоцитоздир**. Кўпгина моддаларнинг рецепторлари (масалан, оқсил табиатли гормонлар) плазмолемма юзаси бўйлаб тарқоқ ёки баъзан, чуқурчалар ҳосил қилиб тўпланиб жойлашади. Лигандани ўз рецептори билан боғланиши тарқоқ рецепторларни чуқурчалар атрофида йиғилишига олиб келади. Везикуляр чуқурчаларни ҳосил қилишда махсус **клатрин қобиқ оқсили** муҳим ўрин тутаяди. Клатрин полипептидлари беш ва олти бурчакли элементлардан иборат тўрсимон саватчани ҳосил қилиб, чуқурча мембранасини қоплайди. Клатрин билан қопланган чуқурча пастга тобора ботиб кириб, ниҳоят плазмолеммадан пуфакча шаклида ажралади. Клатрин қобиғи борлиги учун бу пуфакчалар **қопланган (жиякли, хошияли) пуфакчалар** деб юритилади. Жиякли пуфакчанинг плазматик мембранадан ажралиб чиқишида ГТФ-аза ферменти сақловчи **динамин оқсили** асосий рол ўйнайди. У плазмолемманинг пуфакчага ёпишиб турган жойида ўзига хос молекуляр пружина ҳосил қилади. ГТФ-ни парчаланишидан ҳосил бўлган энергия ҳисобига бу пружина кенгайиб, пуфакчани плазмолеммадан узиб чиқаради. Пуфакча плазмолеммадан ажралгандан сўнг қобиқ ҳосил қилувчи клатрин

молекулалари пуфакчаларни тарк этиб, яна хужайра мембранасига қайтади ва янги жиякли чуқурчалар ҳосил бўлишида иштирок этади.

Барча эндоцитоз жараёнларида пуфакчалар жуда тез ҳосил бўлиб, **эндосомал бўлма (компаратмент)** томон сурилади. Хужайра юзасига якин жойлашиши (**илк эндосома**) ёки цитозолда чуқурроқ жойлашишига (**кеч эндосома**) қараб транспорт пуфакчаларининг динамикадаги турли ўлчамлари, шакли ва таркиби юзага келади. Барча эндосомаларнинг мембранаси АТФ энергиясини сақлайди. Эндосомалар ичидаги молекулалар (лиганд-рецептор комплекслари) тақдири турлича бўлиши мумкин. Рецептор ва лигандлар аввал кечки эндосомаларга, сўнг парчаланиш учун лизосомаларга ўтиши мумкин. Эндосомадаги рецептор ўз лигандидан ажралгандан сўнг, яна хужайра мембранасига қайтиб келиши ва қайтадан ишлатилиши мумкин (рециркуляция). Масалан, паст зичликдаги липопропротеинларнинг рецепторлари бир неча маротаба ишлатилиши мумкин. Лигандлар ҳам хужайрада ўз вазифасини ўтагач, яна ташқи муҳитга қайтиб, қайта ишлатилиши мумкин. **Илк эндосомаларнинг** асосий вазифаси эндоцитоз йўли билан кирган оксилларни саралаш ва қайта ишлаш ҳисобланади. Эндоцитоз пуфакчаларининг, яъни илк эндосомаларнинг, кўпчилиги рецепторлар ва лиганддан озод бўлгач, яна хужайра мембранасига қайтиб, плазмолемма билан бирлашиб кетиши мумкин. Аммо уларнинг анчагина қисми хужайра цитоплазмасига янада чуқурроқ ботиб кириб, Голжи комплекси ва эндоплазматик тўр компонентлари билан алоқа қилади. Натижада эндосоманинг кимёвий таркиби ўзгаради, ички муҳити султ кислотали ($\text{pH} < 6.0$) бўлади. Бундай эндосомалар **кеч эндосомалар** деб аталади ва уларга лизосома ҳосил бўлишининг илк босқичи (**прелизосома**) сифатида ҳам қаралади. Кеч эндосомалар Голжи комплексига ўтиб, ферментлар билан бойиши ва ҳақиқий лизосомаларга айланиши ёки шу ердаги янги ҳосил бўлган лизосомалар билан бирлашиши мумкин.



Расм 2.4. Экзоцитоз ва эндоцитоз жараёнларининг схематик тарзда кўриниши.

Кўпгина моддалар ва макромолекулалар (ўсиш омиллари, баъзи токсинлар ва вируслар) **клатринга боғлиқ бўлмаган эндоцитоз** ёрдамида ютилиши мумкин. Бунда плазмолемма **кавеолалар** деб аталувчи майда (диаметри 50-80 нм) пуфакчалар ҳосил қилиб, улар ёрдамида моддаларни ютади. Кавеолалар ҳосил бўлиш механизми **кавеолин**, баъзи ҳолларда эса **флотиллин** оқсилларига боғлиқ бўлиб, кавеола орқали эндоцитоз кўпчилик хужайралар учун хосдир. Улар айниқса эндотелий хужайраларида жуда кўп учрайди ва бу ерда йирик макромолекулаларни ташиш учун хизмат қилади.

Экзоцитоз (секреция) – бу хужайра ичидаги секретор везикулалардан (масалан, синаптик пуфакчалардан) ёки секретор доначалардан (грануладан) моддаларнинг хужайрадан ташқарига чиқариш жараёнидир. Даставвал

пуфакча ёки донача плазмолемма остига қараб сурилади. Сўнгра везикула мембранаси плазмолеммага ёпишади ва у билан қўшилади (“докинг” рўй беради, ингл. dock – қўшилиш, жойлашиш). Пуфакча (гранула) маҳсулоти ташқарига чиқади ва унинг мембранаси эса қайта тикланиб, плазмолемманинг таркибий қисмига айланади. Экзоцитоз натижасида мембраналарнинг бирлашиши қийин жараён. Хужайра мембранаси манфий зарядланганлиги учун мембранали тузилмалар у билан бирлашмасдан, балки бир-бирдан итарилади. Шунинг учун экзоцитоз мембрана оқсилларнинг бирлашишини таъминловчи махсус фузоген оқсиллар ёрдамида кечади. Секреция жараёни **конститутив (ўз-ўзидан)** ва маълум бир **тартибли** бўлиши мумкин. Конститутив секрецияда пуфакчалар ҳеч қандай қўшимча сигналсиз, ўз-ўзидан мунтазам равишда плазмолемма билан қўшилиб, маҳсулотни ташқарига чиқаради. Бошқариладиган ёки тартибли секрецияда эса пуфакчалар плазмолемма остида тўпланиб туради, аммо улар мембраналарининг бир-бири билан қўшилиши ва экзоцитоз рўй бериши учун албатта қўшимча сигнал талаб қилинади. Аксарият кўпчилик ҳолларда цитозолда Ca^{2+} ионлари концентрациясининг ошиши ана шундай сигнал бўлиб хизмат қилади.

Трансцитоз – бу макромолекулаларнинг хужайра орқали транспорти бўлиб, бунда эндоцитоз жараёнининг тезкор ва самарадор экзоцитоз жараёни билан алмашилиши кузатилади. Трансцитоз одатда кавеолалар иштирокида кечади. Кавеолалар хужайранинг апикал ва базал қисмлари орасида қатновчи транспорт пуфакчаларини ҳосил қилади. Бу пуфакчалар ҳар бир транспорт циклида апикал плазмолеммадан ажралади (эндоцитоз) ва базал плазмолемма билан қўшилади (экзоцитоз). Шундай қилиб, трансцитоз жараёнида апикал плазмолеммада эндоцитоз йўли билан ютилган макромолекулалар бирор бир ўзгаришсиз экзоцитоз механизми орқали хужайранинг базал ёки ён қисмидан ташқарига чиқарилади. Трансцитоз айниқса эндотелий хужайралари учун хос бўлиб, у орқали макромолекулалар қон томирларидан тўқималарга, ва

аксинча, тўқималардан қонга транспорт қилинади.

Хужайра юзасининг махсус тузилмалари

Плазматик мембрана нафақат турли хил хужайралардагина, балки бир хужайранинг ўзида ҳам мураккаб тузилишга эга бўлиши мумкин. Хужайра қобиғида жойлашган тузилмалар шу хужайранинг қайси вазифани бажаришга ихтисослашганлиги билан бевосита боғлиқдир. Улар хужайранинг қайси қисмида жойлашганига қараб хужайранинг устки (апикал) юзасида, ён юзасида ва пастки (базал) қисмида жойлашган махсус тузилмаларга бўлинади.

Хужайра устки юзасининг махсус тузилмалари. Кўпгина хужайраларнинг устки юзасида апикал плазмолемманинг майда ўсимталари бўлган **микроворсинкалар** кўринади. Кўпинча микроворсинкалар кам миқдорда, кичик ўлчамли ва бетартиб жойлашган бўлади. Аммо моддаларни сўришга ихтисослашган хужайраларда, масалан, ичак энтероцитлари, буйрак нефронининг проксимал найчалари хужайраларининг апикал қисмида микроворсинкалар узун (1 мкм гача) бўлиб, бир бирига яқин ва тартибли жойлашган. Оддий микроскопда микроворсинкалар жияклар ҳолида кўринади. Ҳар бир энтероцитда 1000 дан ортиқ микроворсинкалар бўлиб, улар ҳисобига хужайра апикал қисмининг сўриш юзаси 20 баробар катталашади. Микроворсинкаларда барча хужайра қобиғи учун хос бўлган уч зонани (гликокаликс, биологик мембрана ва ички зона) фарқлаш мумкин. Гликокаликс зонаси нозик ипсимон ва донадор элементлардан ташкил топган бўлиб, у гликопротеид ва гликолипидлардан иборат. Мембрана таркибида жуда кўп гидролитик ва транспорт фермент системалари жойлашган. Бу ферментлар гликокаликс ферментлари билан бир қаторда моддаларнинг хужайра ичига ўтишида (сўриш жараёнида) муҳим ўрин тутди. Ички зона (матрикс ёки мембрана ости қавати) доначалар, марказда жойлашган 20-40 параллел микрофиламентлардан (асосан актин ипчаларидан) ва уларни бир бири билан боғлаб турувчи фимбрин, эспин ва фасцин оқсилларидан иборат.

Микроворсинкалар ичидаги доначаларда миозин I, терминал тўрда эса миозин II оқсили бўлиб, улар актин ипчалари билан биргаликда ҳаракатчанликни таъминлайди. Микрофиламентларнинг юқори учи микроворсинкалар учидида зич доначада тугаб, иккинчи, пастки учи эса терминал тўрни ҳосил қилади. Терминал тўр соҳасида спектрин оқсили актин ипчаларининг стабиллигини таъминлайди ва уларни апикал плазмолемма билан бирлаштириб туради.

Баъзи аъзоларда (уруғдон ортиғи, уруғ чиқарувчи йўллар, эшитув ва мувозанат аъзоларининг тукли хужайралари) микроворсинкаларга ўхшаш тузилишга эга узун **стереоцилиялар** учрайди. Уларнинг вазифалари хилма хил бўлиб, шу аъзоларнинг фаолиятини тўлақон таъминлашга ихтисослашган бўлади.

Нафас ўтказиш йўллари (бурун бўшлиғи, трахея, бронхлар) ва бошқа баъзи бир аъзолар (бачадон найлари) хужайраларининг апикал қисмида узунлиги 5-10 мкм, кенлиги 0,2 мкм бўлган махсус тузилмалар - **киприкчалар** жойлашган. Киприкчаларни ички зонасида 9 жуфт периферик ва 1 жуфт марказий **микронайчалардан** иборат бўлган **аксонема** бўлиб, улар ўзларида тубулин-динеин ва тубулин-кинезин оқсиллари мажмуаларини сақлайди. Аксонеманинг борлиги билан киприкчалар тузилиш жиҳатдан микроворсинкалардан тубдан фарқ қилади. Динеин ва кинезин оқсилида АТФаза активлиги бўлганлиги туфайли энергия ажратиб чиқарилади ва киприкчалар фақат маълум бир йўналишда ҳаракат қилиш қобилиятига эга бўлади. Одатда киприкчаларнинг тебраниши хужайра юзасидаги суюқликни, у билан бирга эса ёт зарраларни ташқи муҳит томон ҳаракатга келтиради. Киприкча аксонемасининг туб қисмида базал танача жойлашган бўлиб, у 9 дона триплетдан, яъни ҳар бири учтадан микронайча тутувчи мажмуадан иборат. Барча триплетлар айлана шаклда, таначанинг фақат перифериясида жойлашади, марказида эса микронайчалар бўлмайди. Базал танача янги микронайчалар йиғиладиган марказ ҳисобланади. Мувозанат аъзосининг

сезувчи тукли хужайраларида киприкчаларга ўхшаш тузилишга эга бўлган (микронайчалари бор) махсус тузилмалар – **киноцилия** мавжуд. Марказида микронайчалардан иборат аксонема тутувчи яна бир ноёб тузилма – бу сперматозоидларнинг **хивчин** қисмидир. Одам сперматозоиди хивчинининг узунлиги 50—55 мкм, йўғонлиги 0,2—0,5 мкм бўлиб, у хужайранинг фаол ҳаракатчанлигини таъминлайди.

Қўшни хужайралар ён юзасидаги махсус тузилмалар. Ҳар хил хужайралар ён қисмларида моддаларни диффузия қилишга тўсқинлик берувчи махсус тузилмалар жойлашади (8-расм). Бу тузилмалар бир неча турга фарқланади:

1. **Оддий бирикиш.** Хужайра плазматик мембраналари бир-бирига параллел ётиб, улар орасида тахминан 20 нм кенгликдаги хужайра оралик моддаси жойлашади. Ана шу модда икки плазматик мембрананинг боғланишини таъминлайди.

2. **Зич бирикиш ёки мембраналарнинг зич жипслашган зонаси.** Бу бирлашиш эпителий тўқимасига хос бўлиб, у хужайрани ҳар тарафдан ўраб туради. Бу бирлашиш соҳасида умуман хужайра оралик моддаси бўлмай, қўшни мембраналарнинг оқсил молекулалари ўзаро қўшилиб кетади. Бу бирлашиш ичак эпителий хужайралари соҳасида турли моддаларнинг ичак бўшлиғидан ички муҳитга ўтишига тўсқинлик қилади. Натижада, заҳарли моддалар ичак бўшлиғидан ички муҳитга ўта олмайди. Моддалар фақат эпителий хужайраларига сўрилиш йўли билангина ички муҳитга ўтиши мумкин. Оддий бирикиш ва зич бирлашиш хужайраларни ҳамма тарафдан ўраб туради ва натижада ўзига хос **белбоғни** ҳосил қилади.

3. **Эпителий хужайраларида десмосомалар орқали бирлашиши** ҳам фарқланади. Электрон микроскопда кўрилганда десмосома соҳасида қўшни хужайралар цитоплазмаларининг бир-бирига томон йўналган бўртмалари кўзга ташланади. Бу бўртмалар плазмолемма билан қопланган бўлиб, электрон зич хужайралараро жойлашган цементловчи модда ёрдамида ўзаро

бирлашади. Плазмолемманинг ички тарафида электрон зич диск шаклидаги тузилмалар жойлашиб, уларни *бирлаштирувчи пластинка* дейилади. Цитоплазма ичидаги микрофиламентлар шу пластинкага ёпишади.

4. **Тирқишли туташииш (нексус)**- бу туташиишда икки қўшни хужайралар плазматик мембраналари орасида 2-3 нм кенгликда оралик (тирқиш) қолади. Икки қўшни хужайра плазматик мембраналарининг оксиллари биргаликда цилиндр шаклидаги тузилмалар (коннексонлар) ҳосил қилиб жойлашади. Ҳар бир коннексонда икки хужайрани бир-бирига боғловчи каналчалар мавжуд бўлиб, улар орқали ионлар ва кичик молекулали бирикмалар бир хужайрадан иккинчи хужайрага ўтади. Иккала хужайрадаги коннексон оксилларининг тешиги бир-бирига тўғри келганда канал очик бўлади, оксиллар ўз ҳолатини ўзгартирса канал ёпилади. Шундай қилиб, тирқишли туташииш хужайралараро ионлар ва турли молекулалар алмашинувида муҳим ўрин тутаяди. Ундан ташқари, бу туташииш орқали бир хужайрадан иккинчи хужайрага қўзғатувчи импульслар тарқалиши мумкин (масалан, юрак мушак хужайраларида).

5. Хужайра ён юзасидаги **интердигитациялар** тез ўзгарувчан тузилма бўлиб, бунда бир хужайранинг бармоқсимон цитоплазматик ўсиқчалари қўшни хужайранинг худди шундай ўсиқчалари орасига кириб бирлашади.

6. **Синапслар ва синаптик бирикмиш.** Бу боғланиш нерв хужайралари учун хос. Синапс икки нерв хужайраси орасида - нейронлараро синапс ёки нерв ва нерв бўлмаган тузилмалар (рецептор ва эффекторлар) орасида бўлиши мумкин («Нерв тўқимаси»-га қ.).

Базал плазматик мембрананинг махсус тузилмалари. Кўпчилик эпителий хужайраларнинг базал плазматик мембранаси текис. Лекин сув ва ионларнинг транспортида иштирок этувчи хужайраларнинг базал плазматик мембраналари текис бўлмай, кўпгина бурмалар ҳосил қилади. Бурмаларнинг катталиги турли хужайраларда турлича бўлади. Масалан, кўзнинг олдинги камераси хужайралари, миянинг хориоидал чигали хужайраларидаги

бурмалар сон жиҳатидан кам ва юза жойлашган бўлади. Лекин буйрак нефронининг проксимал, дистал қисмларидаги, безларнинг сўлак чиқарув найларидаги хужайралар натрий ионини концентрацияси юқори бўлган муҳитга ҳайдагани учун базал плазматик мембрана бурмаси кучли ривожланган. Базал плазматик мембрана бурмаси орасида йирик митохондриялар бор. Бундай базал плазмолеммада ионларнинг актив транспортида иштирок этувчи натрий ва калий билан активланувчи аденозинтрифосфатазининг ($\text{Na}^+, \text{K}^+/\text{АТФ-аза}$) юқори фаоллиги кузатилади. Фермент системасининг митохондриялар билан яқин жойлашишига қараб, бу икки системани морфологик жиҳатдан *плазмолемма-митохондриял насос* деб аташ мумкин.

Базал плазматик мембранада «*гемидесмосомалар*» (ярим десмосомалар) ҳам учрайди. Улар ёрдамида эпителий хужайралари базал мембрана (пластинка) билан бирлашади. Ярим десмосомалар десмосомаларнинг ярмини эслатиб, бир хужайра цитоплазмасининг бўртмасидан ва шу бўртма соҳасида жойлашган зич дисксимон тузилмадан (бирлаштирувчи пластинкадан) иборат.

ХУЖАЙРА ОРГАНЕЛЛАЛАРИ

Органеллалар – хужайранинг доимий таркибий қисмлари бўлиб, маълум бир тузилишга эга ва махсус вазифаларни бажаришга ихтисослашган бўлади. Ҳозирги кунда органеллаларнинг барча томонидан тан олинган морфологик классификацияси қўлланилади. Бунга асосан органеллалар икки гуруҳга – *мембранали* ва *мембранасиз* органеллаларга бўлинади. Мембранали органеллалар ўз таркибида биологик мембрана тутиб, у органелланинг ички муҳитини цитозолдан ажратиб туради.

Мембранасиз органеллаларда эса биологик мембрана бўлмайди ва улар асосан структурланган оқсиллардан иборат. Органеллаларни у ёки бу гуруҳга бўлиш маълум даражада шартлидир, чунки улар бир-бирлари билан ўзаро узвий боғланишга эга. Хужайранинг тўлақон

ҳаёт фаолияти фақат органеллаларнинг ўзаро, плазмолемма, цитозол ва ядро билан структур ва функционал ҳамкорлиги натижасидагина амалга ошади.

Мембранали органеллалар:

- **митохондриялар** – бошқа мембранали органеллалардан ўзида икки (ички ва ташқи) мембраналари борлиги билан ажралиб туради. Оксидланиш фосфорланиш жараёнида АТФ ишлаб чиқариб, ҳужайрани энергия билан таъминлайди;

- **эндоплазматик тўр** (эндоплазматик ретикулум). Унинг донатор (ДЭТ, мембранасига рибосомалар боғланган) ва силлиқ (СЭТ, силлиқ мембранасида рибосомалар йўқ) турлари ажратилади. ДЭТ оксил синтези ва синтезланган оксилнинг модификацияси кечадиган асосий жой ҳисобланади. СЭТ эса фосфолипидлар, стероидлар ва гликоген синтезида, ҳамда мушакларда Ca^{2+} ионларининг алмашинувида иштирок этади;

- **Голжикомплекси (аппарати)** – ясси цистерналар, везикулалар ва вакуоллардан иборат. Унда оксил ва липидларни ҳужайра ичига ёки ҳужайрадан ташқарига транспорт қилиш учун тайёрлаш, саралаш ва қадоқлаш жараёнлари кечади;

- **лизосомалар** – мембрана оксиллари ва гидролитик ферментлар ёрдамида экзоген или эндоген моддаларнинг ҳужайра ичида парчаланиб, ҳазм бўлишини таъминлайди;

- **пероксисомалар** – майда органеллалар бўлиб, H_2O_2 ажралишида ва парчаланишида, ёғ кислоталарни парчалашда, ҳамда ўт кислоталари ва холестерин синтезида иштирок этади; Юқорида келтирилган органеллалар ***классик мембранали органеллаларга*** киради. Митохондриялардан ташқари уларнинг бари ҳужайра вакуоляр системасига бирлаштирилади.

Ҳужайра биологиясининг охириги ўн йилликларда қўлга киритган ютуқлари ҳужайранинг мембранали тузилмаларини янада чуқурроқ ўрганишга имкон берди. У ёки бу вакуоляр мембран тузилмалар ҳақида янги

далиллар пайдо бўлди. Гарчан бу тузилмалар келиб чиқиши, тузилиши ва функциясига кўра плазмолемма ва классик мембранали органеллалар билан чамбарчас боғлиқ бўлсада, кўп ҳолларда уларга хужайранинг мустақил структуралари деб қаралади:

- **транспорт пуфакчалари** – ўз ичига пиноцитоз, эндоцитоз ва қопланган (хошияланган) пуфакчаларни олиб, ҳам эндоцитоз, ҳам экзоцитоз жараёнларида иштирок этади. Пуфакчалар бир биридан транспорт қилиш усуллари ва ташиладиган модданинг турларига қараб ажралиб туради;

- **эндосомалар** – эндоцитозпуфакчаларида келган оксилларни саралаш ва уларни хужайранинг турли компартментларига етқазиб бериш вазифасини бажаради. Эндосомаларнинг **илк** ва **кеч** турлари фарқланиб, улар биргаликда эндосомал компартментни ташкил қилади. Кеч эндосомаларга лизосомалар ҳосил бўлишининг илк босқичи деб қаралади.

Мембранасиз органеллалар:

- **рибосомалар** – оксил синтези кечадиган тузилмалар бўлиб, рибосомал РНК (рРНК) ва рибосомал оксиллардан иборат;

- **микронайчалар ва уларнинг ҳосилалари** - тубулин оксидан иборат найчалар бўлиб, актин ва оралик микрофиламентлар билан биргаликда цитоскелетнинг асосини ташкил қилади; **микронайчаларнинг ҳосилалари** бўлиб *центриолалар* ва *базал таначалар* ҳисобланади; **центриолалар** - микронайчалар ҳосил қилувчи марказнинг ёки центросоманинг бир жуфт цилиндрсимон тузилмалари бўлиб, митоз жараёнида бўлиниш дукчасини ҳосил қилади, шу билан хромосомаларнинг қиз хужайраларга бир текис тақсимланишини таъминлайди; **базал таначалар** – аксонемаларёки киприкчалар ва хивчинларнинг ўқ иплари ҳосил бўлишини бошқаради;

- **микрофиламентлар** – асосануч хил:ингичка (диаметри 5-7 нм), оралик (10-12 нм) ва йўғон (14-16 нм) ипларни ўз ичига олади; **ингичка** ипларда асосан актин оксили мавжуд ва улар **актин** микрофиламентлари дейилади; **оралик** микрофиламентлар турли тўқималарда ҳар хил оксиллар сақлайди; йўғон

иплар қисқариш оқсили бўлган **миозин** сақлайди; актин ва оралик микрофиламентлар микронайчалар билан биргаликда цитоскелетнинг асосини ташкил қилади; **актин** ва **миозин** микрофиламентлари ҳужайранинг қисқарувчи тузилмалари бўлган миофибрилла ва миофиламентларнинг асосини ташкил этади.

Охирги ўн йилликларда ҳужайраларда мембрана билан боғлиқ бўлмаган оқсил мажмуалари топилди. Уларнинг катталиги тахминан рибосомаларнинг кичик суббирликларига тенг бўлиб, **протеасомалар** деб аталади:

- **протеасомалар** – асосан протеаза ферментларидан иборат мембранасиз оқсил комплексларидир; улар убиквитин оқсили воситачилигида ҳужайрага ортиқ кераксиз ёки у учун зарарли бўлган оқсилларни емиради; лизосомалардан фарқли ўлароқ, улар оқсилларга алоҳида олинган молекулалар даражасида таъсир кўрсатади, лизосомалар эса йирик массаларни (масалан, вируслар, бактериялар) парчалайди.

Митохондрия

Митохондрия (юнон. mitos - ип, chondros - донача) сферик ёки ипсимон, кўшмембранали органелла бўлиб, ўзида аэроб парчаланишнинг махсус ферментларини ва аденозин трифосфат(АТФ) маҳсулотини сақлайди (расм 2.5). Митохондриялар ҳар бир ҳайвон ҳужайраларида учрайдиган органеллалардир. Митохондрия номи биринчи марта 1898 йилда Бэнда томонидан берилган бўлсада, Флемминг (1882) ва Алтман (1890) бошқа ном билан бу органеллани ундан илгарироқ таърифлаб берганлар. Митохондрия одатда чўзинчоқ шаклда бўлиб, диаметри 0,5 -1 мкм, узунлиги 7 мкмгача бўлади (ўртача 2 мкм). Улар кўпроқ ҳужайра цитоплазмасининг энергия сарфи юқори бўладиган ерларида тўпланади. Масалан, киприкли ҳужайраларнинг апикал қисмида, сперматозоидларнинг ўрта сегментида, кўз тўр пардасининг таёқча ва колбачасимон ҳужайраларида эса ички бўғимнинг бир қисмига йиғилади. Актив ионлар ташувчи буйрак каналчалари

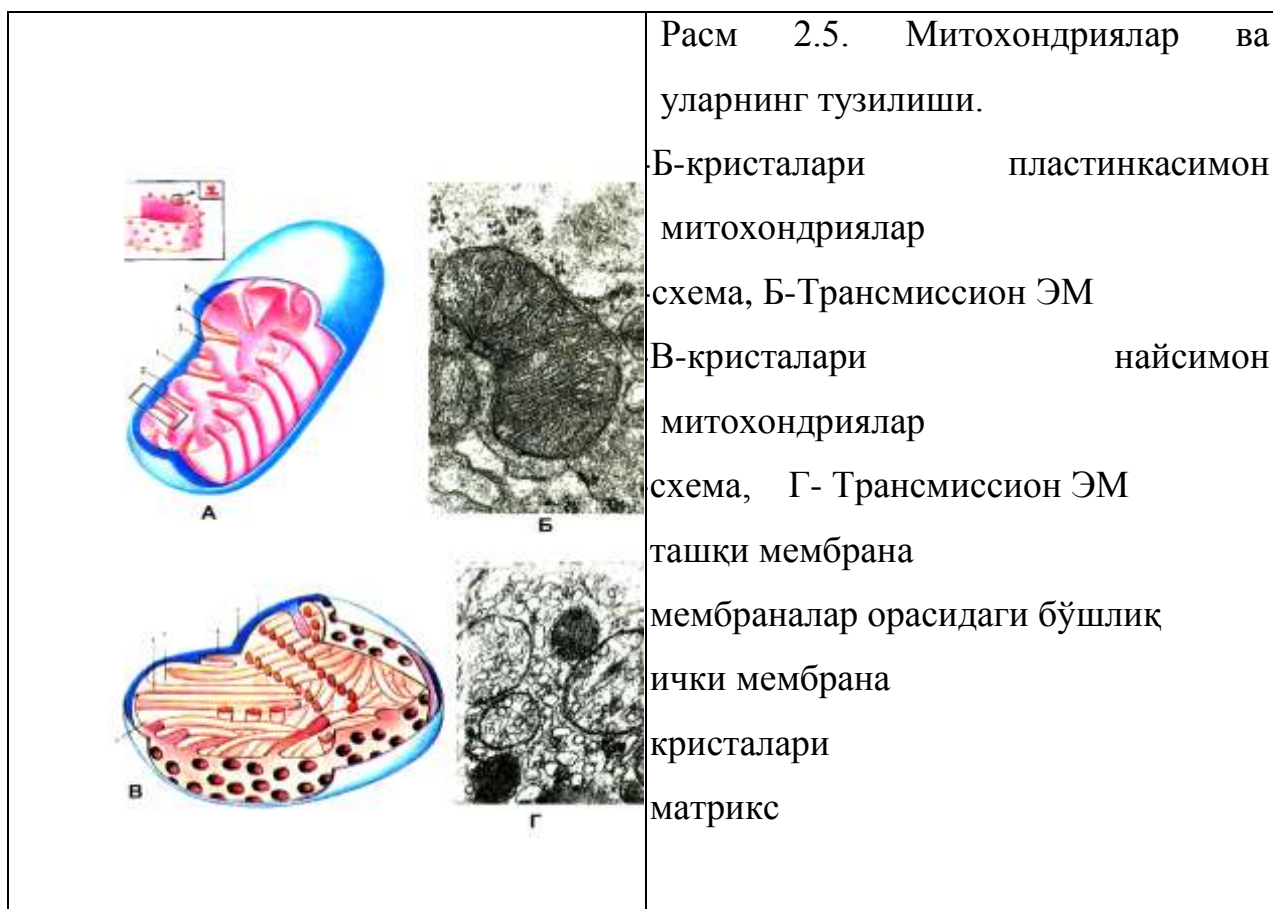
хужайраларида митохондриялар базал плазматик мембрана бурмаларида тўпланади.

Хужайралардаги митохондрияларнинг сони хужайра типига ва функционал ҳолатига боғлиқ. Электрон микроскопда митохондриянинг ҳар бирининг калинлиги тахминан 6 нм бўлган икки биологик мембрана билан ўралганлиги, улар орасида эса мембраналараро бўшлиқ борлиги кўринади.

Ташқи мембрана нисбатан текис бўлиб, ўзида кўп миқдорда каналчали трансмембран оқсиллар (поринлар) сақлайди. Бу оқсиллар мембрананинг кичик молекулалар учун юқори ўтказувчанлик хусусиятини белгилайди, шунинг учун ҳам кўп олимлар ташқи мембранани “ғалвир” га қиёслашади.

Мембраналараро бўшлиқда митохондриял матриксдан ажралиб чиқувчи водород ионлари тўпланади, бу эса ички митохондриял мембрананинг иккала юзасида протонлар градиентини ҳосил қилади. Протонлар оқими АТФ синтези жараёнида муҳим ўрин тутаяди. **Ички митохондриял мембрана** ташқисидан фарқли ўлароқ, текис бўлмай, ичкарига ботиб қирувчи бурмалар (крита)ларни ҳосил қилади. Кристалар ҳисобига митохондриянинг ички юзаси анча катталашади. Ҳар хил типдаги хужайраларда кристалар сони турлича. Буйрак хужайраларида, скелет ва юрак мушагида кристалар сони кўп ва зич жойлашган. Жигар хужайраларида, сперматидларда эса камроқ ва сийрак. Бир типдаги хужайраларда ҳам митохондрия кристаларининг сони ҳар хил бўлиши мумкин. Баъзи бир ҳолатларда (скелет мушаги митохондриялари, нейрон ўсимталарида ва баъзи бир организмларнинг сперматидларида) кристалар митохондрия ўқида кўндаланг эмас, балки ўқ бўйича жойлашиши мумкин. Аксарият кўпчилик хужайраларда кристалар ясси, пластинкасимон тузилишга эга. Шу билан бирган баъзи аъзоларда, асосан стероид гормонлар ишлаб чиқарувчи (буйрак усти беши ва уруғдон интерстициал) хужайраларида ички мембраналар найсимон кристаларга эга. Митохондриялар ички мембранасида, асосан кристалар юзасида, глобуляр структуралар жойлашган. Бу тузилмалар катталиги 6-10 нм бўлган думалок

заррачадан ва уни криста билан туташтирувчи оёқчадан (узунлиги 3-5 нм) иборат. Глобуляр структуралар АТФ синтетазаси фаол бўлган оксил тузилмалардир. Айнан шу тузилмаларда, кимё-осмотик назария бўйича, протонлар оқими таъсирида оксидланиш фосфорилланиш ферментлари аденозиндифосфатни (АДФ) фосфориллаб, АТФ га айлантиради. Шунинг учун глобуляр тузилмалар АТФ-синтези тизимининг марказий бўғини ҳисобланади. Ички митохондриял мембрана танлаб ўтказиш хусусиятига эга. У ўзида турли хил моддаларни (АДФ, АТФ, фосфор бирикмалари, пируват, сукцинат, цитрат, гуанидинтрифосфат, цитидинтрифосфат ва бошқалар) ҳар икки йўналишда ташувчи транспорт тизимларини мужассамлаштирган. Бундан ташқари ички мембранада оксидланиш фосфорилланиш ферментлари ва сукцинатдегидрогеназа (СДГ) билан боғлиқ бўлган электронлар транспорти занжирлари жойлашган.



Ички мембраналар орасидаги бўшлиқ майда донатор моддалар билан тўлган бўлиб, *митохондрия матрикси* деб аталади. Митохондрия матриксида электрон зич (тўқ) гранулалар бўлиб, уларнинг зичлиги Ca^{+2} ва Mg^{+2} ионларига боғлиқ. Матриксда лимон кислотаси (Кребс) циклининг, сукцинатдегидрогеназадан ташқари, барча ферментлари, ёғ кислоталарининг оксидланиш ферментлари ва бошқа тизимларнинг баъзи ферментлари аниқланган. Бундан ташқари митохондрия матриксида ДНК ва РНК топилган. Митохондрияда 3 хил РНК – рибосомал, информацион, транспорт РНК бўлади. Митохондриял рибосомаларнинг ўлчами цитоплазматик рибосомаларга нисбатан кичикроқ бўлади. Митохондрия матриксида ўзига хос оксил синтез жараёни ҳам юз беради. Лекин бу оксил синтези маҳсулотлари митохондрия функция бажариши учун етарли эмас, шунинг учун кўпчилик оксиллар митохондрияга цитоплазмадан кириб келади. Митохондриял матриксдан олинган ДНК ҳалқасимон тузилган бўлиб, икки занжирлидир. У митохондриянинг ўзида синтезланади, редупликацияси ҳам ядродаги ДНК репликациясига боғлиқ бўлмаган ҳолда содир бўлади. Шунга ва бошқа далилларга асосланиб, митохондриялар аэроб прокариотлардан ҳосил бўлади, улар эукариот ҳужайраларнинг ичига кириб, эндосимбиотик жараёнларга мослашган, деган фикр кўпчилик олимлар томонидан билдирилади

Митохондрия асосий функцияси АДФ ва ноорганик фосфатдан АТФ ҳосил қилиши ҳамда Кребс цикли оралиқ моддаларининг аэроб йўл билан оксидланишини таъминлашдир. АТФ макроэргик боғларнинг энергияси механик (мушакларда), электрик (бош мия ҳужайраларида, нерв ҳужайралари ўсимталарида, рецепторларда ва балиқнинг электрик органида), ёруғлик ва осмотик энергияларга айланиши мумкин. Бундан ташқари, митохондрия ҳужайра ичидаги кальций концентрациясини бошқариб туришда ҳам иштирок этади. Ҳужайранинг функционал активлиги ошса, масалан, юрак мушагининг ёки буйрак каналчаларининг гипертрофиясида, митохондрия

йириклашади, крсталар сони ортади ва матриксни зич жойлашган кристалар тўлдириб туради. Митохондрия узок ҳаёт кечирмайди. Митохондриянинг биологик ярим ҳаёт (бор митохондрия ярмининг янгилашиши) даври кўп хужайраларда ўртача 10 кунга тенг. Митохондрия куртак отиш йўли билан ёки кўндалангига иккига бўлиниши натижасида кўпаяди. Митохондриянинг ўсиши ва бўлиниши даврида митохондрия ичидаги синтетик процесслар митохондрия липопроteid мембранасини ва асосий ферментларини ҳосил қилади, баъзи бир энзимлар эса (масалан, цитохром С) рибосомаларда синтез бўлиб, митохондрияларга келтирилади. Митохондрияларнинг мембраналараро бўшлиғидан цитоплазмага цитоплазмага ажралиб чиқувчи цитохром С хужайраларнинг дастурланган ўлими **апоптоз** жараёнида муҳим рол ўйнайди. Цитоплазмада бу оксил хужайравий тузилмаларни парчаловчи каспазлар синфига оид протеаза ферментларини фаоллайди. Протеазалар таъсирида хужайра апоптоз йўли билан нобуд бўлади.

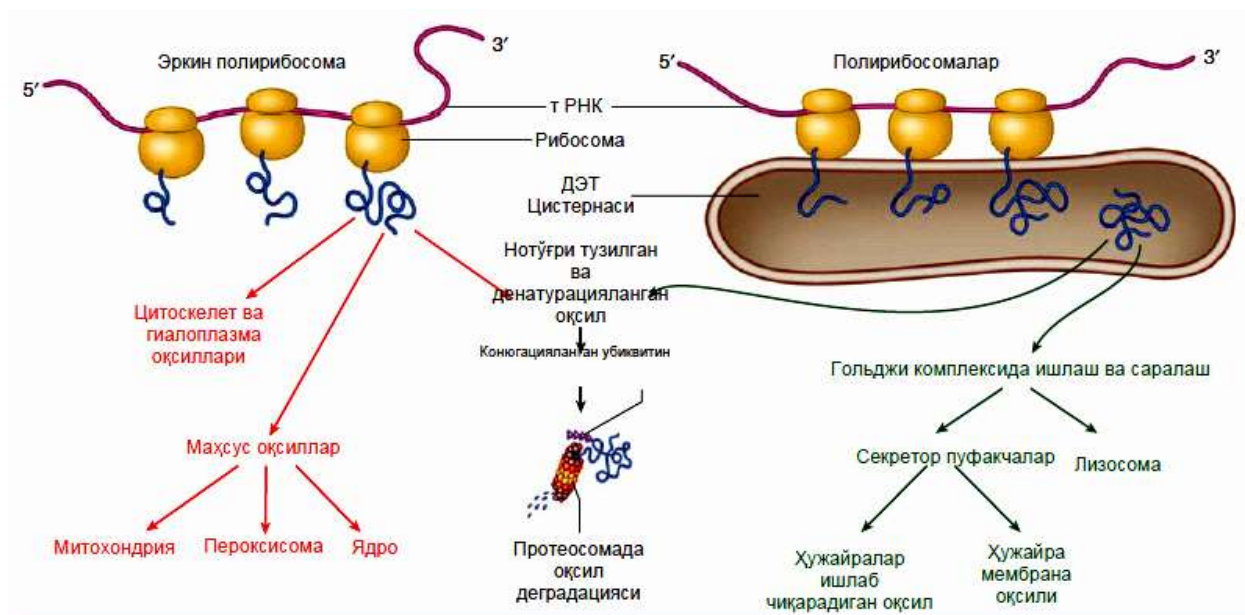
Рибосома

Гарчан рибосома мембранасиз органелла бўлсада, у оксил синтези ва эндоплазматик тўр билан чамбарчас боғлиқ бўлганлиги учун уни мембранали органеллалар билан биргаликда кўриб чиқиш мақсадга мувофиқдир. Маълумки, оксил синтези жараёнида уч хил РНК иштирок этади. Матрица ёки информатсион РНК (иРНК ёки мРНК) ўзида юзлаб ва минглаб нуклеотидлар тутиб, генетик информацияни ядродан цитоплазмага етказиб беради (транскрипция) ва рибосомаларда полипептид занжирларни йиғишда бевосита иштирок этади (трансляция). Транспорт РНК (тРНК) ўзида 80га яқин нуклеотидлар тутиб, аминокислоталарни ўсаётган полипептид занжирга боғлаш учун рибосомаларга етказиб беради. Бошқача қилиб айтганда, тРНК нуклеотидлар кетма-кетлигини аминокислоталар кетма-кетлигига ўтказиб беради. Рибосомал РНК (рРНК) полипептидлар занжирини йиғиш давомида иРНК ва тРНК билан ҳамкорлик қилади ва оксиллар, шу жумладан ферментлар билан биргаликда рибосомаларни ҳосил қилади.

Рибосомалар (Палад доналари, рибонуклеопротеид доналари) зич думалок шаклдаги диаметри 15-30 нм келадиган мембранасиз тузилмалардир. Митохондриял (майда, седиментация константаси 60 S) ва цитоплазматик (йирик, седиментация константаси 80 S) рибосомалар фарқланади. Цитоплазматик рибосомалар *мембрана билан бириккан* (донадор эндоплазматик тўр ва ташқи ядро мембранаси) ёки *эркин* ҳолда жойлаган бўлиши мумкин. Ҳар бир рибосома икки – катта (50 S) ва кичик (30 S) суббирликлардан иборат бўлиб, орасида ёриқ кўринади. Ҳар бир суббирлик битта юқори полимер рибосомал РНК молекуласини ва оқсилни тутувчи рибонуклеотид моддасини сақлайди. Рибосомал оқсиллар таркибига актив бўлмаган рибонуклеаза, латент ҳолатдаги дезоксирибонуклеаза, активлашган лейцинаминопептидаза, β - галактозидаза ва бошқа ферментлар киради. Рибосома ўзида кўп миқдорда магний ва сезиларли оз миқдорда кальций тутатади. Кўпчилик ҳолатларда бир неча (5-10) цитоплазматик рибосомалар иРНК молекуласи атрофида бирлашиб, рибосомалар мажмуасини – *полирибосомаларни ёки полисомаларни* ҳосил қилади. Полисомалар ҳам алоҳида рибосомалар каби эркин ёки мембрана билан бириккан бўлиши мумкин. Эркин полисомалар одатда хужайранинг ички эҳтиёжлари учун мўлжалланган оқсиллар ва ферментларни синтезласа (конститутив синтез), эндоплазматик тўр мембраналари билан бириккан рибосомалар кўпроқ хужайрада тўпланувчи ва ташқарига чиқарилувчи оқсилларни синтезлайди (экспорт учун синтез, расм 2.6). Рибосомалар учун зарур бўлган рРНК ва рибосомал оқсиллар синтези ДНК томонидан кодлаштирилган ҳолда ядрочада амалга оширилади. Шу ерда улар қўшилиб, кичик ва катта суббирликларни ташкил этади ва ядро тешиклари комплекси орқали цитоплазмага чиқарилади. Рибосома суббирликларининг бирлашиши цитоплазмада рўй беради.

Рибосомаларнинг асосий вазифаси *трансляция*, яъни, ядродан информация РНК (и-РНК) орқали берилган генетик ахборотни ўқиш ва

шунга асосан аминокислоталар конденсациясини, ҳамда уларнинг полипептид занжирга терилиб, маълум бир оқсилнинг синтезланишини таъминлашди. Бу ерда матрица ролини и-РНК (мРНК) бажариб, у ўз навбатида ядро ДНК матрицасида жойлашган генетик ахборотнинг РНК нусхаси бўлиб ҳисобланади (*транскрипция*). Информацион РНК ядродан чиқиб, рибосомаларга ўтади. Рибосома юзасида транспорт РНК (т-РНК) ва аминокислоталар комплекси билан и-РНК нинг комплементар нуклеотидлари ўзаро таъсир қилади. Шундай қилиб, рибосомалар хужайра оқсиллари синтезида энг муҳим ўрин тутди.

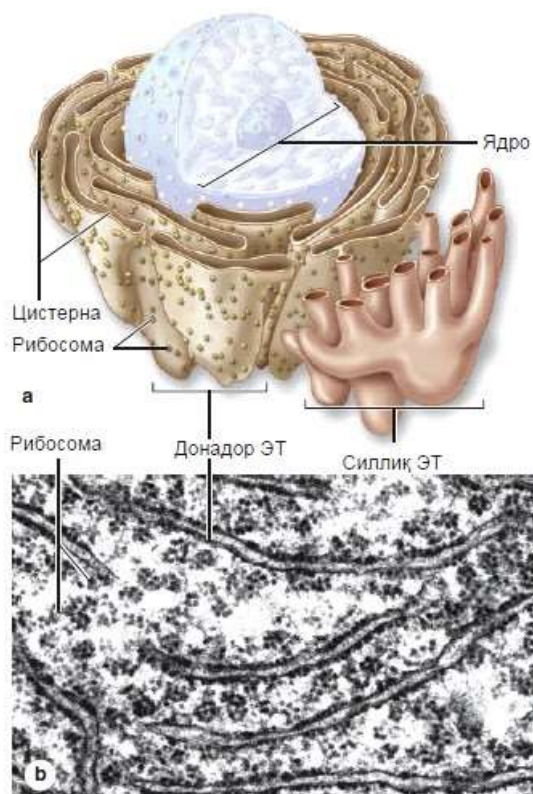


Расм 2.6. Рибосомаларнинг оқсил синтезида иштирокининг соддалаштирилган схемаси.

Эндоплазматик тўр

Эндоплазматик тўр (ЭТ) электрон микроскоп яратилгандан сўнг 1945 йилда Портер томонидан таърифланган. Эндоплазматик тўрнинг (ЭТ) мембранасида рибосомалар бўлишига ёки бўлмаслигига қараб *донадор ёки*

грануляр (дЭТ) ва *силлиқ ёки агрануляр* эндоплазматик тўр (сЭТ) турлари фарқланади (расм 2.7). ЭТ хужайра ичи каналчалар системасидан, вакуолалар ва цистерналардан ташкил топган бўлиб, девори элементар биологик мембрана билан ўралган. Улар ўзаро бирлашиб, мураккаб тўр системасини ҳосил қилади. ЭТ бўшлиғи гомоген, паст электрон зичликдаги модда тутади. ЭТ етилган эритроцитлардан ташқари ҳамма хайвон хужайраларида топилган. ЭТ нинг тузидиши такомил даражаси турлича бўлган



хужайраларда ҳар хил бўлади.

Расм 2.7. Эндоплазматик тўр. а –схема, б – трансмиссион электрон микроскопда (ТЭМ) кўриниши.

Донадор ЭТ (дЭТ) мембранасининг ташқи қисмида рибосомалар бўлади. Рибосомалар мембрананинг ташқи, яъни цитозолга қараган юзасига махсус оқсиллар – **рибофоринлар** ёрдамида ёпишиб ётади. Донадор ЭТ хужайра плазмолеммаси, лизосома ва пероксисомалар учун оқсиллар, энг муҳими, хужайрадан секреция (экспорт) қилиш учун мўлжалланган оқсиллар синтезланади. ДЭТ мембраналари ядронинг ташқи мембранаси ва

перинуклеар бўшлиқ билан боғланган бўлади. Одатда дЭТ цистерналари Голжи комплекси ва ядрога бевосита яқин жойлашади. Донадор ЭТ рибосомаларида синтезланган оқсиллар тўр цистерналари ичига кириб, у ерда қайта ишланади. Цистерналарда оқсил молекулаларига карбонсувлар қўшилиб гликопротеинлар, ёки оқсилларнинг металллар билан бирикмалари ҳосил бўлиши мумкин. Кўпчилик оқсиллар дЭТ цистерналаридан хужайранинг бошқа тузилмаларига, жумладан, Голжи комплексига ўтиб, у ерда яна модификация қилинади. Голжи комплексида охиригача шаклланивчи лизосомалар, пероксисомалар, секретор доначаларнинг асосий оқсиллари ва ферментлари айнан дЭТ маҳсулотидир. Донадор ЭТ оқсилга бой секрет ишлаб чиқарувчи хужайраларда жуда яхши ривожланган, масалан, меъда ости беши ацинар хужайралари, плазматик хужайралар, жигар, нерв хужайралари ва бошқалар. Сперматозоид, буйрак каналчалари хужайраларида, лейкоцит, ичак криптаси эпителий хужайраларида эса донадор ЭТ суст ривожланган. Донадор ЭТ да синтезланган оқсиллар карбонсув бирикмалари билан қўшилиб модификацияга учраши мумкин. Шу билан бирга синтезланган оқсиллар концентрацияланиб, йирик секретор доначалар шаклланиши мумкин (масалан, меъда ости бешида). Донадор ЭТ хужайра мембранаси шаклланишида ва барча мембрана оқсиллари синтезида ҳам иштирок этади. У липопротеид тўпламларини ҳосил қилади, мембранасида фосфолипид синтезида қатнашувчи ферментлар ҳам бўлади.

Цистерналарда ишлаб чиқарилган ва кейин бошқа тузилмаларга ўтиб кетувчи оқсиллардан ташқари дЭТ каналчаларида фақат шу органелланинг фаолияти учун маъсул оқсиллар ҳам бўлади. Бу оқсиллар резидент оқсиллар ёки **шаперонлар** деб аталиб, улар дЭТ цистерналарида синтезланаётган асосий оқсилларнинг таркибини ва сифатини назорат қилади.

Шундай қилиб, донадор ЭТ рибосома ва полисомалар билан биргаликда хужайрада оқсил синтезини амалга оширувчи асосий органелла ҳисобланади. Бунда эркин полисомалар кўпроқ хужайранинг ўз эҳтиёжлари

учун лозим бўлган оксилларни ишлаб чиқарса, донатор ЭТ асосан хужайрадан экспорт (секреция) қилинувчи оксилларни синтезлашга ихтисослашгандир.

Силлик эндоплазматик тўр (сЭТ) тузилиши бўйича донатор эндоплазматик тўрдан мембранасида рибосомалар йўқлиги ва шунинг учун ташқи юзаси силликлиги билан фарқланади. У майда вакуола, каналчалар ва найсимон цистерналардан иборат бўлган, бир-бирига ўтиб турувчи мембраналар тизимидан ташкил топган тузилмадир. Вакуола ва каналчалар диаметри 50-100 нм. Одатда силлик ЭТ хужайрада алоҳида зона ёки тутам ҳолатида жойлашади. Баъзан силлик ва донатор ЭТ нинг бир-бирига ўтиш соҳаларини ҳам кўриш мумкин. Шу билан бирга кўпчилиكنинг фикрича, бу иккала ЭТ цистерналари ва улардаги маҳсулот бир бири билан қўшилмайди. Силлик ЭТ бажарадиган вазифалар донатор ЭТ вазифаларидан тубдан фарқ қилади. Силлик ЭТ детоксикация (заҳарсизлантириш) жараёнларида фаол иштирок этади. Жигар хужайраларидаги силлик ЭТ турли ташқи экзоген кимёвий моддалар, дори воситалари, алкоголь, барбитуратлар ва бошқа токсинларни зарарсизлантиради. Зарарсизлантирилган метаболитлар сўнгра буйрак ва ўт орқали ташқарига чиқариб ташланади. Силлик ЭТнинг яна бир муҳим вазифаларидан бири унинг стероид гормонлар синтезида иштирокидир. Буйрак усти беши ва жинсий безларда силлик ЭТ найсимон кристали митохондриялар билан биргаликда стероид гормонлар ҳосил бўлишини таъминлайди. Силлик эндоплазматик тўр барча хужайралар мембранаси учун фосфолипидларни синтезлайди. Силлик эндоплазматик тўрда глюкоза 6 фосфатаза ферменти бўлиб, у жигарда глюкогендан глюкоза ҳосил бўлишини таъминлайди. Ва ниҳоят, силлик ЭТ кўпгина хужайралар (нейронлар, эндокрин хужайралар) учун, айниқса скелет ва юрак мушаклари учун Ca^{2+} депоси бўлиб хизмат қилади. Силлик ЭТ цистерналарида махсус кальций боғловчи оксиллар мавжуд бўлиб, улар ёрдамида Ca^{2+} сЭТ цистерналарида тўпланади. Хужайрага тегишли сигнал тушганда кальций

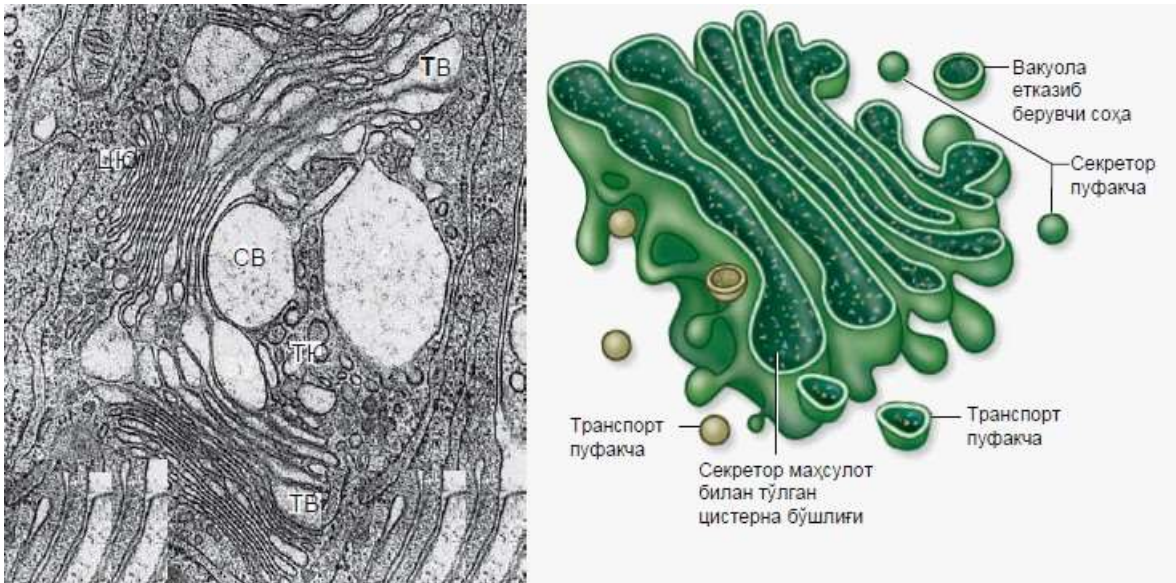
ионлари Ca^{2+} -АТФаза насослари ёрдамида цитозолга чиқарилади ва жавоб реакцияси (масалан, мушак хужайрасининг қисқариши) амалга оширилади.

Эндоплазматик тўрнинг келиб чиқиши ва янгилиниши тўғрисида турли фикрлар бор. Донадор ЭТ ядронинг ташқи мембранаси ҳисобига ҳосил бўлиши мумкин, Шунингдек эндоплазматик тўрнинг янгилинишида плазмолемма ҳосил қилган пуфакчалар иштирок этиши ҳам таъкидланади.

Голжи комплекси

1898 йилда Камилло Голжи кумуш тузи билан бўяш усулини ишлатиб, хужайра цитоплазмасида тўрсимон тузилмани аниқлади, кейинчалик бу тузилма “Голжи комплекси” деб аталди. Голжи комплексида уч хил мембранали тузилмалар мавжуд :

1. Ясси цистерналар системаси – силлиқ мембраналар билан чегараланган. Ясси цистерналар кўпинча 5-10 та бўлиб, бир-бирига яқин ётади. Цистерна мембраналари марказда бир-бирига яқин, периферик қисмида эса ампуласимон кенгайган бўлади. Яқин цистерналар орасидаги масофа 140-150 Å.
2. Майда микропуфакчалар – цистерналар охирида жойлашади. Микропуфакчаларнинг диаметри 300-500 Å бўлиб, зич гранулалар шаклидадир.
3. Йирик вакуолалар ҳам цистерналар ва микропуфакчалар сингари мембраналар билан ўралган. Вакуолалар катталиги 0,2-0,3 мкм ва кўпинча улар ясси цистерна боғламларининг ўрта қисмида, цистерналар орасида ва ташқарисида ётади (расм 2.8).



Расм 2.8. Голжи комплексининг трансмиссион электрон микроскопда (ТЭМ) ва схематик кўриниши. ЦЮ – цис юзаси, ТЮ – транс юзаси, СВ – секретор вакуола, ТВ – транспорт пуфакча (везикула).

Голжи комплексининг асосий элементи бўлиб диктиосомалар ҳисобланади. Диктиосомалар бир-бирига параллел ётган ясси пластинка ёки цистерналардан иборат. Улар ўзаро каналчалар билан боғланади. Диктиосомалар тўнқарилган қадаҳ шаклида бўлиб, унинг бўртган томонига эндоплазматик тўрдан ажралган транспорт пуфакчалари келиб қўшилади. Диктиосомаларнинг ушбу юзаси **цис** - шаклланивчи ёки етилаётган кутби дейилади. Унга қарама- қарши бўлган ботик юзасидан эса, яъни цистерналардан мембрана билан ўралган ва турли моддалар тутган, диаметри 0,2-0,3 мкм гача келадиган вакуоалар ажралади. Диктиосомаларнинг бу юзаси эса **транс** - шаклланган ёки етилган кутби дейилади. Цис- ва транс-кутбларнинг орасида ўрта ёки оралик қисм цистерналари бўлади.

Голжи комплексида эндоплазматик тўрдан келган бирламчи маҳсулот (макромолекулалар) модификацияланади, яъни полисахаридлар синтези давом этади, оксиллар, углеводлар ва липидлар комплекси ҳосил бўлади.

Бунда ҳосил бўлаётган моддалар бир цистернадан иккинчисига ўтиб, транс кутбида йиғилади ва секретор вакуолалари шаклида гиалоплазмага турли йўналишларда ажралади. Уларнинг бир қисми хужайранинг юзасига йўналиб, синтезланган моддаларни ташқарига чиқаради. Вакуолаларнинг бошқа бир қисми эса хужайра ичида қолади ва ўз эҳтиёжи учун зарур бўлган моддалар билан таъминлайди. Вакуолаларнинг яна бир қисми гидролитик ферментлар тутади ва лизосомаларнинг бошланғич структураси бўлиб ҳисобланади.

Голжи комплекси цистерналарининг транс- юзасидан синтезланган моддалар тутувчи секретор вакуолалар ажралганда цистерналарнинг мембрана материали сарф бўлади. Бу етишмовчилик албатта тўлдирилиши лозим. Мембрана материални йиғиш Голжи комплексининг яна бир хусусиятига киради. Бу ҳолат эндоплазматик тўрдан келувчи транспорт пуфакчалар мембрана материалининг цистерналар цис- юзасига келиб кўшилиши натижасида амалга оширилади.

Голжи комплекси ва эндоплазматик тўр орасида доимий равишда моддалар транспорти амалга ошади. Бу транспорт ҳам махсус оқсил билан кобиқланган (жияклаган, хошияланган) везикулалар ёрдамида бажарилади. Аммо икки йўналишда ҳаракатланувчи клатрин билан қопланган плазмолемма пуфакчалардан фарқли ўлароқ, бу транспортда қобиқ сифатида икки синфга кирувчи махсус оқсиллар ёки коатомерлар - COP I and COP II (ингл. coating proteins or coatomers) хизмат қилади. Ҳар бир оқсил моддаларни фақат биргина йўналишда ташийдди. Агар COP II билан қопланган пуфакчалар фақат **антероград транспорт** учун, яъни, донадор ЭТдан цис-Голжи тўрига ташиш учун хизмат қилса, COP I билан кобиқланган пуфакчалар эса аксинча, фақат **ретроград транспортни**, яъни цис-Голжидан донадор эндоплазматик тўрга ўтишни амалга оширади.

Функционал фаоллигига кўра хужайра Голжи комплексининг тараққий этганлик даражаси турли хужайраларда турличадир. Голжи комплекси

кўпинча ишламаётган, ихтисослашмаган хужайраларда кучсиз ривожланган. У ядро атрофида ёки хужайра маркази атрофида жойлашади. Эндоплазматик тўрда синтезланган моддалар Голжи аппарати бўшлиғига ўтади. Рибосомаларда синтез бўлган оксил ҳам шу ерга келиб карбонсувлар билан кўшилади ва гликопротеид ҳосил бўлади.

Голжи комплексининг ёғлар сўрилишида иштироки тўғрисида ҳам далиллар бор. Ҳайвонга ёғ берилгандан сўнг 40-75 мин. ўтгач, кўпгина майда липид томчилари ичак призматик эпителийси Голжи комплексининг кенгайган цистерналарида ва вакуолаларида йиғилади. Шундай қилиб, бу органелла ёғ сўрилишида ҳам иштирок этади. Голжи комплекси, шунингдек лизосомалар ва хужайра мембраналарини ҳосил қилишда қатнашади.

Хулоса қилиб айтганда, Голжи комплекси хужайранинг синтетик ва секретор фаолиятида муҳим ўрин тутди. У бошқа хужайра компонентлари билан – эндосомалар, транспорт везикулалари билан узвий равишда боғланган. Айниқса Голжи комплекси донадор эндоплазматик тўр билан чамбарчас бошлиқ бўлиб, бу иккала органелла ўзига хос “хужайра ичи ёки Хирш конвейерини” ҳосил қилади. Донадор ЭТда ишлаб чиқарилган маҳсулот Голжи комплексида модификация қилинади, янги бирикмалар билан бойитилади, қадоқланади ва экзоцитозга тайёр секретор доначалар кўринишини олади. Бирламчи лизосомаларнинг кеч эндосомалардан ва транспорт пуфакчаларидан етилиши Голжи комплексида амалга ошади.

Лизосомалар

Бу органеллалар Дэ Дюв томонидан 1955 йилда таърифланган бўлиб, *лизосома* (юнон. lisis - эритиш, soma - тана) деб аталади. Улар кислотали шароитда таъсир этувчи гидролитик ферментларга бой. Лизосомалар сут эмизувчиларда, қушлар, амфибийларда, бошқа ҳайвон ва одам организми хужайраларида топилган.

Электрон микроскоп остида заррачалар катталиги ўртача 0,2-0,4 мкм бўлиб, думалоқ шаклга эга. Бу таначалар қалинлиги 8 нм келадиган мембрана

билан ўралган. Лизосомалар ички моддаси турли хил табиатли бўлиб, кўпинча қорамтир кўринишга эга. Лизосомалар қобиғи бузилганда гидролитик ферментлар ажралади. Лизосомаларда ҳозирги даврда 50 дан ортиқ фермент (кислотали фосфатаза, кислотали рибонуклеаза, арилсулфатаза, бета-глюкуронидаза, бета-галактозидаза, эстераза, липаза, катепсинлар ва бошқалар) аниқланган. Лизосомал ферментлар кислотали муҳитда (рН-5,0) энг юқори фаолликка эга. Лекин лизосомаларда липидларни (хусусан, фосфолипидларни) парчаловчи ферментлар жуда кам ёки бутунлай бўлмайди. Шунинг учун лизосомаларда парчаланмаган қолдиқ моддалардан (асосан фосфолипидлардан) ташкил топган миелинсимон структура қолади.

Лизосомаларнинг асосий физиологик фаолияти унинг хужайра ичига пиноцитоз ва фагоцитоз йўли орқали кирган моддаларни ҳазм қилишидадир. Шунинг учун лизосомалар фагоцитоз қилишга ихтисослашган хужайраларда (нейтрофиллар, макрофаглар) кўп бўлади. Бундан ташқари лизосома баъзи хужайраларда ўзига хос вазифаларни ҳам бажаради. Масалан, қалқонсимон без хужайраларидаги лизосома тиреоид гормонни ҳосил қилишда, уруғланишда тухум хужайрага сперматозоидни кириши учун тухум хужайра қобиғини эритишда иштирок этади. Айрим хужайраларда лизосомалар ўз ферментларини хужайралараро бўшлиққа ажратади. Масалан, остеокластлар лизосомаларидан секреция қилинган коллагеназа таъсирида суяк тўқимасининг матрикси парчаланаяди. Лизосомаларнинг бирламчи ва иккиламчи турлари фарқланади.

Бирламчи лизосомаларга Голжи комплекси атрофида жойлашувчи ва кислотали гидролазаларга бой бўлган майда везикулалар (йиғувчи гранула) киради. Бирламчи лизосомалар ичида ҳали ҳеч қандай парчаланаятган моддалар йўқ. Лизосомал мембрана ферментларни цитозолдан ажратиб, хужайра тузилмаларини емирилишдан асрайди.

Иккиламчи лизосомалар фагоцитоз ва пиноцитоз жараёнида хужайрага тушган моддаларнинг бирламчи лизосомалар билан қўшилиши натижасида ҳосил бўлувчи лизосомалардир.

Иккиламчи лизосомаларнинг икки тури фарқланади: а) **фаголизосомалар** ёки гетерофагосомалар. Бу лизосомалар фагоцитоз пуфакчалари орқали хужайрага тушган ёт моддаларни бирламчи лизосомалар билан қўшилишидан ҳосил бўлади; б) **аутофагосомалар** - бирламчи лизосомаларни шу хужайранинг яроқсиз ва нобуд бўлаётган митохондрия, рибосома, эндоплазматик тўр компонентларини ва баъзи бошқа тузилмаларни қамраб олиши ҳисобига ҳосил бўлади.

Қолдиқ таначалар ёки телолизосомалар. Гидролитик парчаланиш натижасида баъзи моддалар охиригача парчаланмайди ва лизосома ичида парчаланмаган моддалар йиғилади. Бу лизосомаларни *қолдиқ танача* деб юритилади. Қолдиқ таначалар қаватли тузилмаларни ҳосил қилиши мумкин. Бу таначалар хужайрадан чиқариб юборилиши ёки бутун ҳаёти давомида сақланиши мумкин. Баъзан қолдиқ танача ичида пигментлар, асосан липофусцин йиғилиши мумкин. Қари одамларда мия нерв хужайраларида, жигарда, терида ва мушак тўқималарида қарилик пигменти «липофусцин» тўпланади.

Лизосомаларнинг ҳосил бўлиши Голжи комплекси билан боғлиқ. Бирламчи лизосомалар майда пуфакчалар ёки зич таналар шаклида Голжицистерналари атрофида жойлашади. Кислотали фосфатазанинг Голжикомплексида бўлиши лизосомаларнинг ҳосил бўлишида Голжи комплексининг роли муҳим эканлигини кўрсатади. Лизосома ферментлари эса асосан донадор эндоплазматик тўрда синтезланади. Лизосомалар такомиленинг бошқа манбаи плазмолемма ҳисобланади. Эндоцитоз йўли билан ҳосил бўлган кеч эндосомаларга ҳам лизосомаларнинг дастлабки босқичи деб қаралади. Бундан ташқари плазмолемма ҳисобига пиноцитоз ва фагоцитоз вакуолалари ҳосил бўлади. Ана шу вакуолалар, бирламчи

лизосомалар билан бирлашиб, иккиламчи лизосомаларни асосини ташкил этади. Ҳар хил патологик жараёнларда лизосома ферментлари синтезининг бузилиши, бирламчи лизосомалар ривожланишининг кучайиши ёки сусайиши улар мембранасининг эриши ва гидролитик ферментларнинг цитоплазмага чиқиши кузатилади. Лизосомалар турли модда алмашинув жараёнларида ҳам иштирок этади. Шунинг учун баъзи касалликлар лизосомал ферментларни етишмовчилиги туфайли юзага келади. Масалан, метахроматик лейкодистрофияда сульфатазаларнинг йўқлиги туфайли. хужайранинг ичида сульфатланган цереброзидлар йиғилади. Ҳозирги кунга келиб лизосомал ферментларнинг етишмовчилиги ёки нофаоллиги туфайли келиб чикувчи 20 дан ошиқ касаллик ва синдромлар аниқланган. Бу синдромлар умумий қилиб “тўпланиш касалликлари” деб юритилади ва хужайраларда лизосомал ферментлар дефекти билан боғлиқ бўлган зарарли моддаларнинг тўпланиб қолиши билан ифодаланади.

Пероксисома

Пероксисомалар катталиги 0,3- 1,5 мкм, мембрана билан ўралган доначалар бўлиб, марказида электрон зич нуклеоид жойлашган. Нуклеоид соҳасида фибрилла ва найчалардан ташкил топган кристаллсимон структуралар бўлади. Бу структуралар уратоксидаза ферментини сақлайди. Пероксисомалар асосан жигар ва буйрак хужайраларида аниқланган. Каламуш жигарининг ҳар бир хужайрасида тахминан 70-100 пероксисома бор. Пероксисомалар мембранасида улар учун хос пероксин оксиллари, матриксида эса 40 га яқин ферментлар бўлади. Бу ферментлар орасида водород пероксиди (H_2O_2) метаболизми билан боғлиқ бўлган оксидаза, уратоксидаза, а-аминокислота оксидазаси бўлиб, улар H_2O_2 ҳосил қилади. Пероксисомаларда H_2O_2 ни парчаловчи пероксидаза ва каталаза ферментлари ҳам мавжуд. Жигар пероксисомалари оксилининг 40% каталазадан иборат. H_2O_2 захарли модда бўлгани учун каталаза муҳим ҳимоя функциясини ўтайди. Пероксисомалар ёғ кислоталарининг биосинтезида, ҳамда турли

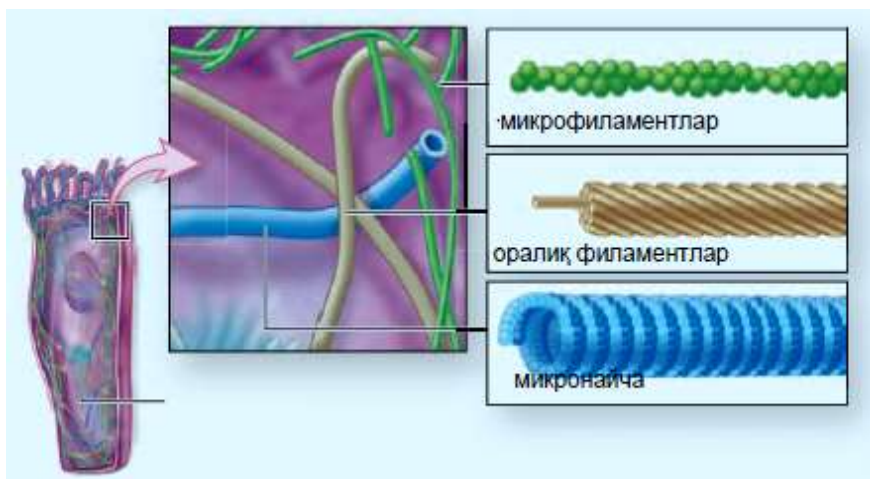
моддаларни зарарсизлантиришда (детоксикацияда) иштирок этади. Пероксисомаларнинг барча оксиллари ва ферментлари уларга цитозол орқали келиб тушади. Органелланинг яшаш муддати 5-6 сутка бўлиб, янги пероксисомалар оддий бўлиниш йўли билан ҳосил бўлади. Шунингдек, уларнинг эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси тузилмаларидан янгидан ҳосил бўлиши ҳам тахмин қилинади.

Протеасома

Ҳужайрада оксил миқдори нафақат оксил синтези тезлиги, балки уларнинг парчаланиш (деградация) тезлигига ҳам боғлиқ бўлади. Оксил синтези жараёнида баъзан бузилган ёки нотўғри тузилган оксил молекулалари ҳам учрайди. Мана шундай оксил молекулалари ёки яшаш муддати тугаган оксиллар махсус **мембранасиз органеллалар – протеасомалар** ёрдамида бартараф қилинади. Протеасомалар ўзида нолизосомал протеиназа ферментлари сақловчи мембранасиз оксил комплексларидир. Улар оксил деградацияси жараёнида махсус полипептид – **убиквитин** билан ҳамкорликда фаолият кўрсатади. Убиквитин организмнинг барча ҳужайраларида (лот.ubique – ҳамма жойда) бўлиб, унинг асосий вазифаси ҳужайрага ортиқ кераксиз ёки у учун зарарли бўлган оксилларни нишонлаб беришдир. Убиквитин билан нишонланган оксил молекулалари осонгина таниб олинади ва протеасома ферментлари ёрдамида парчаланadi. Ҳосил бўлган аминокислоталар қайтадан янги оксиллар синтези учун ишлатилиши мумкин. Лизосомалардан фарқли ўлароқ, протеасома-убиквитин тизими оксилларга алоҳида олинган молекулалар даражасида таъсир кўрсатади, лизосомалар эса йирик массаларни (масалан, вируслар, бактериялар) парчалайди. Протеасомалар ҳужайрада кечадиган муҳим жараёнларни, жумладан, ҳужайра циклини, цитокинлар ишлаб чиқаришни, ангиогенезни бошқаришда иштирок этади. Улар шикастланган ва ўсма мутант оксилларни йўқ қилади.

Цитоскелет

Цитоплазманинг *цитоскелети* мураккаб тўр бўлиб, микровайчалар, микрофиламентлар (актин филаментлар) ва оралик филаментлардан иборат (расм 2.9).



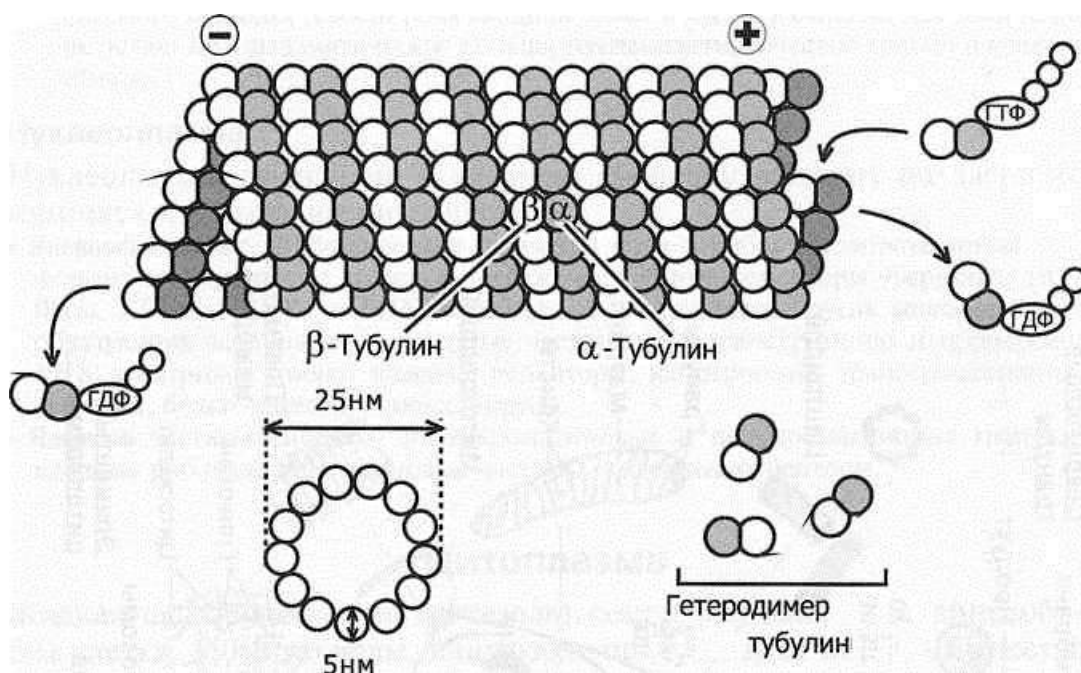
Расм 2.9. Цитоскелет ва унинг таркибий компонентларининг схематик кўриниши.

Цитоскелет таркибига кирувчи оксиллар хужайранинг шаклини ушлаб туриш, органеллалар ва цитоплазматик пуфакчаларнинг харакатида муҳим рол ўйнайди. Цитоскелет компонентлари ўзига хос тўр ҳосил қилиб, цитоплазманинг таянч каркасини ҳосил қилади, цитозолда оқим ҳаракати ва умуман хужайра харакатини, хужайра бўлиниш даврида эса хромосомаларни бир текис тақсимланишини таъминлайди.

Микронайчалар ва уларнинг ҳосилалари

Микронайчалар электрон микроскоп остида ўтган асрнинг 60-йилларида топилган. Микронайчалар асосан оксилдан ташкил топган бўлиб, мембрана тузилишига эга эмас. Микронайчалар аниқ тузилишга эга бўлгани учун уларни хужайранинг бошқа компонентларидан ажратиш осон. У эукариотик хужайраларнинг ҳаммасида бўлиб, бактериялар ва бошқа прокариотик хужайраларда учрамайди. Микронайчалар цитоплазманинг

муваққат тузилмаларини (масалан, бўлиниш дукини) ҳосил қилиши мумкин. Микронайчалар центриола, базал танача, хивчин ва киприкчаларнинг асосий структур бирлиги бўлганлиги туфайли уларни **микронайчаларнинг ҳосиллари** деб ҳисоблаш мумкин. Микронайча тўғри, шохланмайдиган, диаметри 25 нм, узунлиги бир неча микрометрча (мкм) бўлган ичи бўш цилиндрдир. Унинг деворини қалинлиги 5 нмга тенг, бир бирига зич, параллел жойлашган тубулин протофиламентларидан иборат **глобуляр суббирликлар** ташкил этади (расм 2.10).



Расм 2.10. Микронайчанинг схематик ифодаланиши.

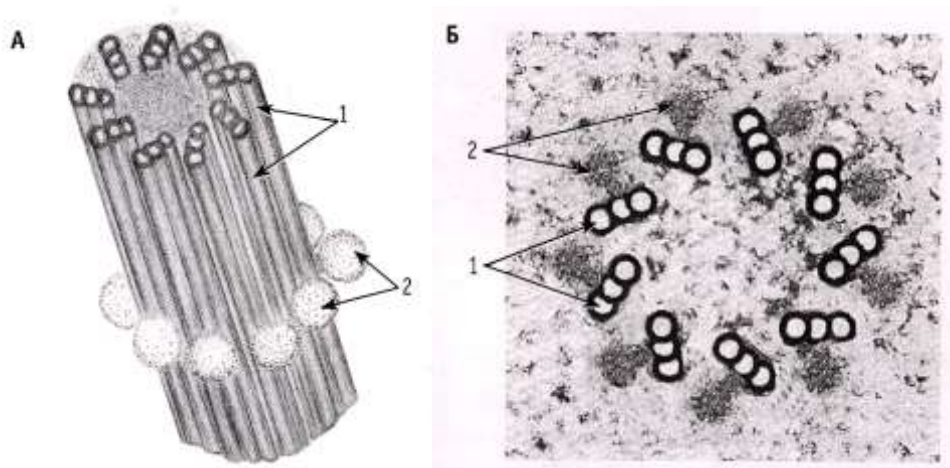
Протофиламентлар ёки суббирликлар α - ва β - тубулин гетеродимерларининг полимеризацияси натижасида ҳосил бўлади. Ҳар бир микронайча деворини асосан 13, баъзиларида эса 11 тубулин протофиламентлари ташкил этади. Микронайчалар ўзгарувчан, динамик беқарор бўлиб, уларда мунтазам равишда тубулин гетеродимерларининг

полимеризацияси (бирлашиши) ва деполимеризацияси (тарқалиб кетиши) кечади. Тубулин молекулаларининг полимеризацияси ҳисобига микронайчалар узунасига ўсади. Ҳар бир микронайчада унинг мусбат (+) ва манфий (-) охирилари (кутблари) фарқланади. Полимеризация ва деполимеризация жараёнлари (+)-охирда кечади, (-)-охирда эса (агар у стабилловчи оксил билан ёпишмаган бўлса) тубулин гетеродимерлари найчадан ажралиб чиқади. Микронайчаларнинг барқарорлиги (стабиллиги) уларнинг қайси тузилмалар таркибида бўлиши билан боғлиқ. Масалан, киприкчалар, киноцилийлар ва хивчинларда аксонема ҳосил қилувчи микронайчалар нисбатан барқарор бўлса, центриолалар найчалари эса динамик ўзгарувчандир. Найчаларнинг барқарорлиги цитозолдаги микронайчалар билан боғлиқ оксиллар томонидан бошқарилади. Микронайчалар центриола, базал танача, хивчин ва киприкчаларнинг асосини ташкил этади, цитоскелет таркибига киради. Шу боисдан улар бажарадиган вазифалар ҳам хилма-хилдир. Микронайчалар цитоскелет таркибида таянч вазифасини ўтаб, ҳужайранинг шаклини белгилайди; макромолекулалар, органеллалар, эндосомалар, секретор пуфакчаларнинг турли йўналишлардаги транспортида, ҳамда фагоцитоз ва лизосомал парчаланиш жараёнларида фаол иштирок этади. Улар аксонема ва базал таначалар ҳосил қилиб, киприкчалар ва хивчинларнинг ҳаракатчанлигини таъминлайди. Центриолада эса айнан микронайчалар бўлиниш дуқини ҳосил қилиб, митоз пайтида хромосомаларнинг текис тақсимланишини таъминлайди. Микронайчаларни ушбу вазифаларни бажаришида АТФаза активлигига эга бўлган *динеин* ва *кинезин* оксиллари муҳим рол ўйнайди. Улар бир томондан микронайча тубулини билан, иккинчи томондан эса транспорт қилинувчи тузилмалар (макромолекулалар, органеллалар, хромосомалар ва ҳоказо) туташган. АТФ парчаланишидан ажралиб чиққан энергия ҳисобига оксиллар микронайчалар бўйлаб ҳаракат қилади ва макромолекулалар, органеллалар транспортини амалга оширади.

Центриолаларда эса улар хромосомаларнинг силжишини таъминлайди. Шундай қилиб, тубулин-динеин ва тубулин-кинезин тизимлари хужайра ичи транспортда ўзига хос молекуляр хемомеханик моторлар ролини ўтайди. Бунда кинезин найчанинг (+)-охири, динеин эса аксинча, (-)-охири йўналишида ҳаракат қилади. Киприкча ва сперматозоид хивчинларининг ҳаракатчанлиги ҳам шу оқсилларнинг фаолияти билан боғлиқ.

Хужайра маркази ёки центросома деб номланувчи тузилмани 1875 йили Гертвиг очган. Хужайра маркази деб у бўлиниш дукининг устки қисмидаги тузилмани атаган. Хужайра маркази ҳамма ҳайвон хужайраларида топилган бўлиб, фақатгина тухум хужайрасида етилиш даврида йўқолади. Интерфаза ҳолатидаги хужайраларда центросома икки *центриоладан* (диплосома) иборат бўлиб, бир бирига тўғри бурчак остида жойлашади. Хужайра маркази митоз жараёнида, шу жумладан, бўлиниш дукчасини ҳосил қилишда муҳим рол ўйнайди. Митозда қутбланиш хужайра маркази, аниқроғи центриолалар томонидан бажарилади. Бўлиниш даврида центросоманинг тузилиши мураккаблашиб, атрофида нурафшон зона - астрросфера ҳосил бўлади.

Центриола цилиндрсимон танача бўлиб, узунлиги 0,3-0,6 мкм, диаметри 0,1-0,15 мкм. Баъзида узунлиги бир неча мкм бўлган центриолалар ҳам учрайди. Таначанинг девори бир-бирига параллел ётган микронайчалардан ташкил топган бўлиб, таначанинг ичи бўш. Найчалар ҳамма хужайраларда бир хил бўлиб, бир-биридан гомоген, зич оралиқ модда билан ажралиб турувчи 9 та гуруҳ бўлиб жойлашади (расм 2.11).



Расм 2.11. Центриола. А – умумий схематик кўриниши. Б – Кўндаланг кесимининг трансмиссион электрон микроскопта кўриниши. 1 – микронайчалар триплети. 2 – сателлитлар (микронайчалар шакллантириш марказлари)

Ҳар бир гуруҳ 3 та (А, В, С) микронайчадан ташкил топган бўлиб, уларни *триплет* деб юритилади. А-микронайча 13, В ва С найчалар эса 11 тубулин протофиламентларидан (глобуляр суббирликдан) ташкил топган. Учала микронайча зич ётади. Центриолада микронайчадан ташқари яна қўшимча тузилмалар бор. А микронайчадан икки ўсикча (кўлча) лар чиқиб, уларнинг бири қўшни триплетнинг С микронайчасига, иккинчиси эса центриола марказига йўналган. Центриола цилиндрининг марказида «арава ғилдираги» сингари тузилма бўлиб, «ўқ қисм» ва 9 та спицадан ташкил топган. Спицанинг ҳар бири триплетнинг А микронайчасига қараб йўналган. Центриолада микронайчалар триплетлари атрофида сателлитлар (йўлдошлар) деб номланган тузилмалар ҳам учрайди. Кўпчиликнинг фикрича улар янги микронайчалар шакллантириш марказларининг таркибий қисми бўлиб ҳисобланади. Хужайралар митоз бўлинишга тайёрланаётганда центриолалар сони икки хисса ошади, яъни центриолалар дупликацияси рўй беради. Бу мавжуд центриоланинг бўлиниши ёки майдаланиши ҳисобига эмас, балки

микронайчалар шакллантириш марказларидаги куртакдан янги центриола ҳосил бўлиши туфайли амалга ошади.

Худди шундай марказлар киприкчалар ва хивчинларнинг асос қисмида жойлашган **базал таначаларда** ҳам бўлади. Базал таначалар тузилиши бўйича центриолаларга жуда ўхшаш. Улар цилиндрсимон бўлиб (узунлиги 0,5 мкм, диаметри 0,1 - 0,2 мкм) центриола сингари 9 триплетдан ва сателлитлардан иборат. Одам эмбриони юқори нафас йўлларидаги киприкчалар базал таначадан ривожланади. Сперматогенез даврида ядрога нисбатан дистал жойлашган центриола базал таначага айланиб, ундан эса сперматозоид думи ҳосил бўлади. Киприкчалар ва хивчиннинг асосини ташкил қилувчи микронайчалар системаси **аксонема** деб аталади. Аксонема базал танача ва центриола микронайчалар системасидан фарқли равишда 9 триплетдан эмас, балки аксонема деворини ҳосил қилувчи 9 жуфт периферик ва 1 жуфт марказий микронайчадан иборат. Демак, киприкчалар ва хивчинлар микронайчалар системасини $(9 \times 2) + 2$ деб кўрсатиш мумкин. Центриолада ва базал таначада эса бу система $(9 \times 3) + 0$ га тенг. Базал танача ва киприкчалар аксонемаси бир-бирига давом этувчи тузилмани ҳосил қилади. Базал таначанинг А ва В микронайчалари аксонеманинг А ва В микронайчаларидир. Базал таначалар ҳам центросома каби **микронайчалар шакллантирувчи марказ** ҳисобланади.

Турли хужайралардан ажратиб олинган микронайчаларнинг кимёвий таркиби бир хил бўлиб, тубулин оқсилларидан иборат. Тубулин полимеризацияси микронайчалар билан боғлиқ оқсиллар (МБО) ҳамда Ca^{2+} концентрацияси билан назорат қилинади. Колхицин алкалоиди тубулин билан бирикиб, полимеризация жараёнини тўхтатади. Деполимеризация давом этади ва натижада микронайчалар емирилиб, митоз жараёни бузилади. Клиник амалиётда ишлатиладиган кўпчилик ўсмага қарши химиотерапевтик препаратлар (винкристин, винбластин, таксол) айнан тубулин полимеризацияси ва деполимеризациясига таъсир этиб, уни издан чиқаришга

ва шу билан ўсма хужайраларининг бўлинишини тўхтатишга ёки пасайтиришга қаратилган. Афсуски, бу препаратлар соғлом, тез кўпайувчи (қон, ичак эпителийси) хужайраларга ҳам салбий таъсир кўрсатиши ва нохуш оқибатларга олиб келиши мумкин.

Микрофиламентлар

Микрофиламентларасосануч хил:ингичка (диаметри 5-7 нм), оралик (10-12 нм) ва йўғон (14-16 нм) ипларни ўз ичига олади. Ингичкаипларда асосан актин оксили мавжуд ва улар **актин микрофиламентлари** дейилади. **Оралик микрофиламентлар** турли тўқималарда ҳар хил оксиллар сақлайди. Йўғон иплар қисқариш оксили бўлган **миозин** сақлайди. Актин ва оралик микрофиламентлар микронайчалар билан биргаликда цитоскелетнинг асосини ташкил қилади. **Актин** ва **миозин микрофиламентлари** хужайранинг қисқарувчи тузилмалари бўлган миофибрилла ва миофиламентларнинг асосий тузилмалари ҳисобланади. Актин филаментлари ингичка бўлиб, K^+ ва Mg^{2+} таъсири остида фибрилляр (F-актин) филаментларига икки ҳисса спирал каби ўралган глобуляр (G-актин) мономерларидан ташкил топган. Актин филаментлари юқори динамик хусусиятга эга. Микронайчалар каби актин микрофиламентлари ҳам кутбланган бўлади. Унинг (+)-охирида полимеризация, яъни янги актин молекулаларининг қўшилиши, (-)-охирида эса аксинча, мономерларнинг ажралиб чиқиш (деполимеризация) жараёни содир бўлади. Актин филаментларининг полимерланиши Ca^{2+} ва циклик АМФ га боғлиқ. Бу жараёнлар турли хил оксиллар (гелсолин, филамин, алфа-актинин, спектрин) томонидан бошқарилади. Актин микрофиламентлари актин-боғловчи оксиллар билан ҳамкорликда хужайранинг турли хил тузилмаларини ҳосил қилади. Улар цитоскелетнинг асосий таркибий қисмларидан бири бўлиб, плазмолемманинг кортикал қаватини, микроворсинкалар ва стереоцилийларнинг асосини ташкил қилади. Миозин билан биргаликда хужайралар ҳаракатида, эндоцитоз ва экзоцитоз, цитокинез жараёнларида

иштирок этади. Баъзи захарлар (масалан, цитохалазин, фаллоидин) актин ипларининг полимерланишини тўхтатиб қўяди, натижада хужайранинг ҳаракатчанлик, фагоцитоз ва цитокинез фаолиятлари бузилади.

Оралик филаментлар диаметри 10 – 12 нм, микронайчалар ва актин филаментларига нисбатан турғунроқ бўлади. Бу филаментлар турли хужайра типларида ҳар хил оксил суббирликларидан ташкил топган. Оралик филаментлар суббирликларининг шакли ва жойлашган жойи иммуногистокимёвий усулда аниқланади. Деярли барча суббирликлар ҳалқага ўралган, таёқчасимон димерлари карама қарши жойлашган тетрамерларни ҳосил қилади. Оралик филаментлар оксиллари маълум бир турдаги хужайраларда учраб, шу хужайралар учун специфик ҳисобланади.

Цитокератинлар эпителий хужайраларида, **десмин** мушакларда, **виментин** эмбрионал бириктирувчи тўқима бўлган мезенхимада, **глиал фибрилляр оксил** нерв тўқимасининг астроцитларида учрайди, **нейрофиламент** оксиллари эса нейронларнинг асосий оралик филаментларини ташкил этади. **Ламин** оксиллари барча хужайралар ядросида бўлиб унинг каркасини, яъни ядро пластинкасини ҳосил қилади. Оралик филамент оксилларининг маълум бир турдаги хужайра учун ҳослиги баъзи ўсмаларнинг қайси хужайрадан ривожланганлигини аниқлаш имконини беради. Иммуногистокимёвий усул ёрдамида олинган ахборот касалликни тўғри ташҳислашда ва даволашда аҳамиятлидир. Кенг тарқалган бош мия ўсмаси астроцитоманинг ҳосил бўлишини аниқловчи **глиал фибрилляр оксил** бунга мисол бўла олади. Оралик филаментлар хужайрада таянч вазифасини ўтайди, бошқа цитоскелет компонентлари билан биргаликда хужайранинг шаклини ва таранглигини белгилайди. Улар хужайра компонентларининг тартибли жойлашишини таъминлайди, хужайрадан ташқаридаги моддалар билан цитоплазма ва ядро орасидаги алоқаларни бошқариб туради.

Илгари фақат маълум бир турдаги хужайралар учунгина хос бўлган **махсус органеллалар** мавжудлиги таъкидланарди. Уларга эпителий хужайраларидаги тонофибриллалар, мушак хужайраларидаги ёки толалардаги миофибриллалар ва нерв хужайраларидаги нейрофибриллалар киритилган. Ҳозирги вақтда махсус органеллаларни ажратишнинг ҳожати йўқ. Чунки махсус органеллаларни ҳосил қилувчи тузилмалар бошқа хужайраларда ҳам учрайди. Масалан, эпителий хужайраларидаги тонофибриллалар бошқа хужайраларда ҳам учровчи микрофиламент ва оралиқ филаментларнинг катта бир тўпламидир. Мушак тўқимасининг миофибриллалари ингичка (актин) ва йўғон (миозин) микрофиламентлардан ҳосил бўлади. Нейрофибриллалар асосан оралиқ нейрофиламентлар ва микронайчалардан иборат.

ЦИТОПЛАЗМА КИРИТМАЛАРИ

Киритмалар цитоплазманинг доимий бўлмаган таркибий қисмлари ҳисобланади. Улар хужайра ичидаги модда алмашинуви, секреция ва пигмент ҳосил қилиш жараёнлари давомида ва эндоцитоз йўли билан ташқи муҳитдан хужайрага моддалар киришидан ҳосил бўлади. Хужайранинг метаболик ҳолатига қараб улар йўқолиб кетиши ёки қайтадан пайдо бўлиши мумкин. Бир неча гуруҳ – трофик, секретор, экскретор ва пигмент киритмалар фарқланади.

Трофик киритмаларга ёғ томчилари, оқсил доначалари, гликоген тўпламлари, витаминлар ва бошқалар киради. Оқсил захираларининг тўпланиши одатда эндоплазматик тўр билан боғлиқ бўлади. Хужайранинг эҳтиёжларига қараб озиқа моддалар камайиб кетиши ва қайтадан тўпланиши мумкин.

Секретор киритмалар одатда хужайра томонидан ишлаб чиқарилган ва секреция (экспорт) қилиш учун тайёрланган турли катталиқдаги думалок

доначалардир. Масалан, без хужайраларидаги зимоген гранулалар ва бошқалар.

Экскретор киритмалар хужайра учун ортиқча керак бўлмаган ёки зарарли бўлган ва чиқариб ташланадиган модда алмашинувининг қолдиқ моддаларидир. Одатда уларда ферментлар ёки бошқа биологик фаол моддалар йўқ. (ўт кислотаси, мочевино ва б.)

Пигмент киритмалар эндоген (гемоглобин, гемосидерин, билирубин меланин, липофусцин) ва экзоген (каротин, чанг заррачалари, турли бўёқлар ва бошқалар) бўлиши мумкин. Улар тўқима ва аъзоларнинг рангини вақтинчалик ёки доимий ўзгартириши мумкин. Меланин доначалари кўпроқ терида учраб, ултрабинафша нурлардан ҳимоя вазифасини бажаради. Липофусцин киритмалари кексаларда терида, нейронларда ва юрак мушагида тўпланиши мумкин. Шунинг учун бу пигментни *қариш пигменти* деб ҳам аталади. Тўқималарда пигментларнинг ғайри табиий ошиб кетиши турли касалликлар аломати ёки ёш билан боғлиқ бўлиши мумкин.

ҲУЖАЙРА ЯДРОСИ

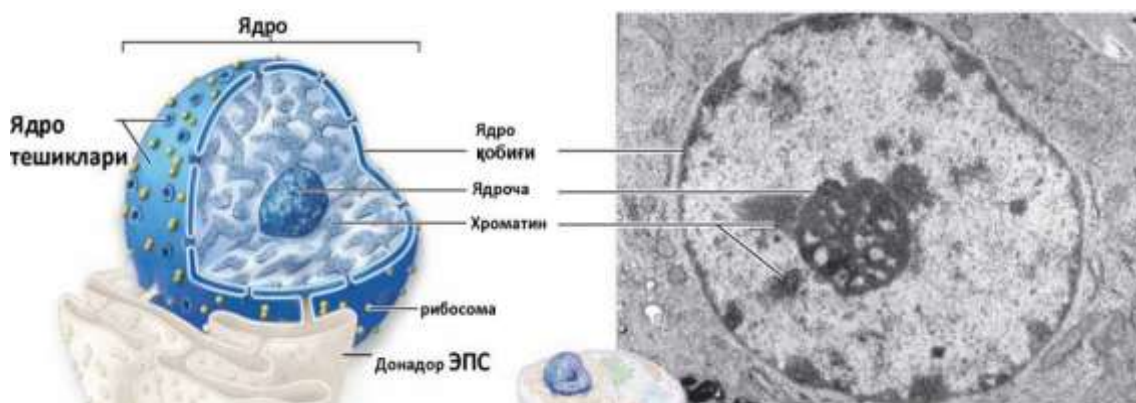
Ядро(юнонча *καρυον*, лот. *nucleus*) термини 1833 йилда Броун тарафидан киритилган бўлиб, у ўсимлик хужайраларидаги шарсимон доимий тузилмаларни шу ном билан атаган. Ядро ҳамма эукариот хужайраларида бўлади. Ядро фақат сут эмизувчилар эритроцитларида бўлмайди, чунки улар дифференцировка вақтида ўз ядросини йўқотади. Ядронинг шакли хужайра шаклини қайтаради, лекин нотўғри формада ҳам бўлиши мумкин. Шарсимон, кубсимон ва кўп қиррали хужайраларда ядро юмалоқ шаклга эга. Призматик, цилиндрсимон, дуксимон хужайраларда ядро узун эллипсоид, ясси хужайраларда эса дуксимон бўлади. Нотўғри шаклдаги ядроларга баъзи бир лейкоцитларнинг ядроси мисол бўлади (тақасимон ва парраксимон). Ядро хужайрада асосан битта (бир ядроли хужайра) ёки иккита (икки ядроли хужайра) бўлади. Кўп ядроли хужайралар ва симпластлар ҳам мавжуддир.

Ядронинг катталиги турлича бўлиб, 4 мкм дан (сперматозоид) 40 мкм гача (тухум хужайра) боради. Ядро ўлчами цитоплазма ўлчамига кўпинча тўғри пропорционал бўлади. Ядронинг хужайрада жойлашиши ҳар хил бўлиб, хужайранинг фаолияти ва шаклига боғлиқ бўлади. Без хужайраларида ядро хужайранинг базал қисмида жойлашиб, апикал қисми секрет билан банддир. Дифференциаллашмаган хужайрада ядро геометрик марказда жойлашади.

Ядро қуйидаги асосий структур компонентлардан иборат.

1. **Ядро қобиғи.** 2. **Хроматин структуралари** (хроматин, хромосома).
3. **Бир ёки бир неча ядроча.** 4. **Кариоплазма** (ядро шираси).

Ядронинг асосий компоненти хромосомалар ДНК дан иборат бўлиб, ўзида генетик информацияни сақлайди. ДНК дан ташқари хужайра ядросида иРНК, рРНК ва транспорт тРНК ҳам бор. Хужайра ядроси таркибида яна гистон типидagi оксиллар бўлиб, ДНК билан бирикмалар ҳосил қилади. Шунинг билан бирга ногистон типидagi оксиллар ҳам мавжуд. Ядрода бир қанча ферментлар - АТФ-аза, гликолитик ферментлар бор, лекин оксидланиш ферментлари учрамайди.

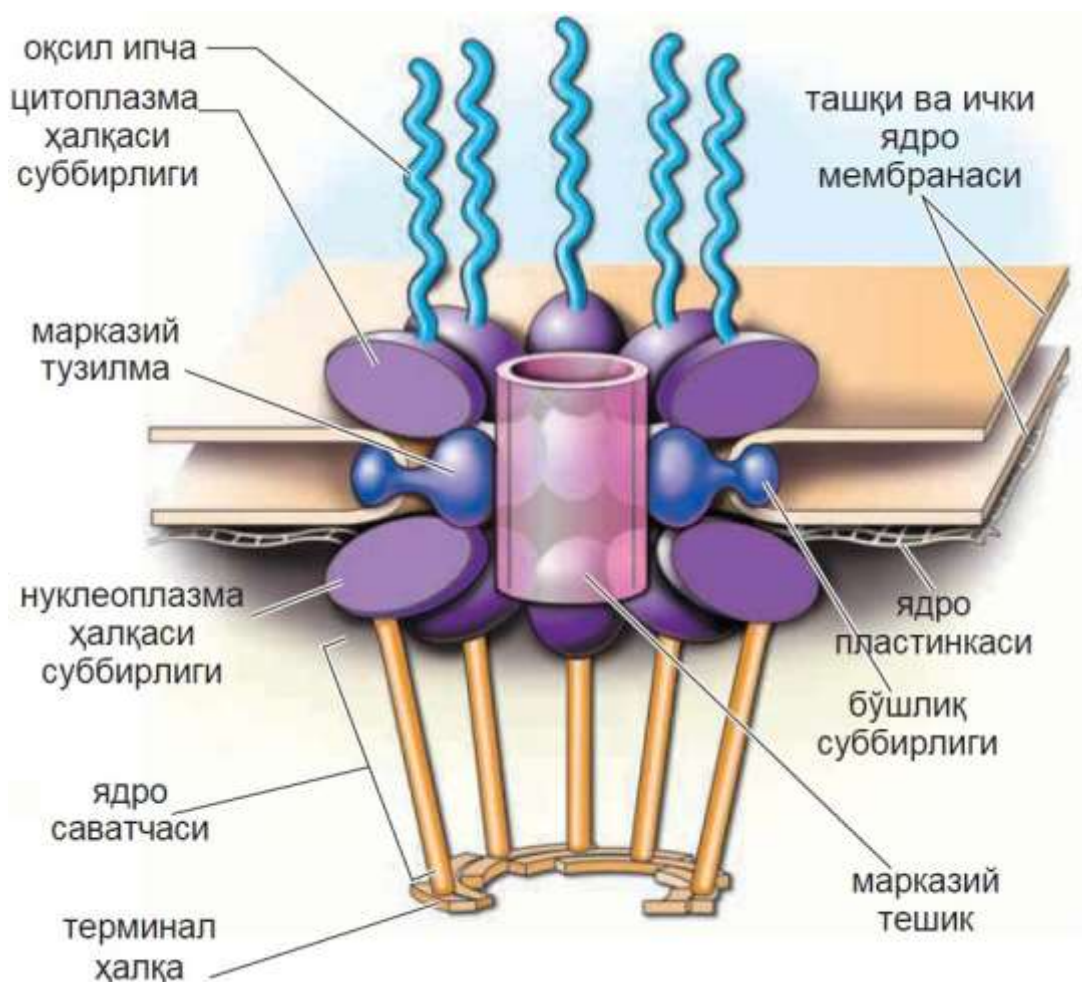


Расм 2.12. Ядронинг схематик ва трансмиссион электрон микроскопда кўриниши.

Ядро қобиғи (кариолемма). Ядро қобиғи икки мембранадан ташкил топган бўлиб, ҳар бирининг қалинлиги 10 нм ва аниқ 3 қаватдан тузилган.

Ички ва ташқи ядро қобиғи орасида 30-50, баъзан 100 нм га тенг перинуклеар бўшлиқ бўлади. Ядронинг ташқи қобиғи донатор эндоплазматик тўр мембранасига ўтади. Ички ядро қобиғи оқсил табиатли структура – ўзида ламин оқсиллари тутувчи ядро фиброз пластинкаси ёки ядро ламинини билан боғланган бўлади. Интерфаза давридаги хужайраларда ядро пластинкаси билан хромосомалар боғланган. Ядро қобиғининг иккала мембранаси ҳам бошқа хужайра мембраналари сингари оқсил ва липиддан ташкил топган типик биологик мембраналардир

Ядро қобиғининг ўзига хос хусусияти кўп миқдорда ядро тешикларининг бўлишидир. Тешиклар ички ва ташқи ядро мембраналари қўшилган жойларда ҳосил бўлади (расм 2.13).



Расм 2.13. Ядро тешиклари комплексининг ҳажмий схематик ифодаланиши.

Тешикларнинг диаметри ўртача 80-90 нм. Тешиклар атрофида ядро қобиғи мембраналари ўзаро бирлашади. Тешиклар мураккаб тузилишга эга бўлган глобуляр ва фибрилляр тузилмалар билан тўлган. Ядро тешиклари билан бу тузилмаларни қўшиб **ядро тешиклари комплекси** деб юритилади. Бу комплекс октогонал тузилишга эга бўлади. Ядро тешиги чегарасида ташқи ва ички ядро мембраналарида 8 тадан оқсил суббирликлари жойлашади. Улар тешикнинг цитоплазма ва нуклеоплазма оқсил ҳалқаларини ҳосил қилади. Мембраналар туташган жойда ҳам 8 дона марказий оқсил суббирликлари бўлади. Ички ҳалқадан кариоплазмага фибриллалар чиқиб, ядро саватчасини ҳосил қилади. Ташқи ҳалқадан фибрилляр оқсиллар цитоплазмага қараб йўналади. Оқсил суббирликларининг катталиги 20-25 нм бўлиб, улар фибрилляр тузилмалар орқали марказий суббирликлар билан туташади. Бир ядро тахминан 12 000 тешик бор ёки 1 мкм² га 45 та тешик тўғри келади. Тешиклар сони хужайранинг функционал активлигига боғлиқ бўлиб, фаол синтез кетаётган хужайраларда уларнинг сони ошади. Ядро тешиклари комплекси цитоплазма билан ядро орасида кечадиган мураккаб жараёнларни таъминлаб берувчи тузилмалардир. Цитоплазма билан ядро алоқаси оддий эмас. Ҳатто майда ионлар K^+ , Na^+ , Ca^{2+} ядро қобиғидан эркин ўтолмайди. Ядро қобиғи ионлар, молекулалар, моддалар алмашинуви маҳсулотлари ўтказмайди. 9 нм дан кичик бўлган ионлар, молекулалар ядро тешикларидан осон, энергия сарфисиз ўтади. 9 нм дан катта бўлган молекулалар ядро тешикларидан энергия сарфи билан ўтади. Ядро қобиғининг эндоплазматик тўр мембраналарига қадар давом этиши, ядро билан цитоплазманинг ўзаро ионлар билан алмашинушига имкон яратади. Бир томонидан, ионларнинг майда молекулалари учун бу тешиклар ўтиб бўлмас чегара бўлса, иккинчи тарафдан, катта молекулали РНК ядродан цитоплазмага ўта олади.

Цитоплазмадан ядрога цитоплазмада синтезланувчи ва ядрони энергия билан таъминлашда керак бўлган мононуклеотид трифосфатнинг катта молекулалари ўтади. Аминокислоталар, пурин ва пиримидин асослар, АТФ ядрога актив транспорт йўли билан ўтади. Ядро қобиғи эндоплазматик тўр ҳосил бўлишида иштирок этади, деган фикр исботланган. Профазада ядро қобиғи фрагментацияга учраб, донатор эндоплазматик тўр билан бирлашади. Телофазада эса қобиклар қайтадан эндоплазматик тўр элементларидан ҳосил бўлади.

Хроматин структуралари. Хроматин тўри интерфазадаги ядронинг ипсимон чўзилган хромосомаларидан иборат. Интерфазада хроматин бўёқни яхши қабул қилмайди, ёруғлик микроскопи остида нозик ипча шаклида кўринади. Хроматиннинг асосий цитохимик белгиси унда ДНК нинг бўлишидир. Ёруғлик ва электрон микроскоп ёрдамида кўрилганда хромосомаларнинг спираллашиш даражасига кўра иккита тип хроматин фарқланади. **Гетерохроматин** хромосомаларнинг спираллашган қисми бўлиб, яхши бўялади ва электрон микроскоп остида зичдоначалар шаклида кўринади. **Эухроматин** хромосомаларнинг деспирализацияга учраган қисмларидир. Электрон микроскоп остида эухроматин бўлимлари сийрак дисперсли донатор материал ҳолида, ёруғлик микроскопида эса оч базофил бўялган бўлим ҳолида кўринади. Хроматинни структур бирлиги нуклеосомадир.

Хроматинни ядрога тақсимланиши хужайранинг синтетик активлигига боғлиқ. Ядрога эухроматин, яъни хроматинни деспираллашган қисмлари қанчалик кўп бўлса, хужайраларда оқсил синтези шунчалик жадал кечади. Асосан гетерохроматин сақловчи ядроли хужайраларда оқсил синтези суст кечади, чунки хроматинни спираллашган қисмидан оқсил синтези хақида информация олиш қийин. Хромосомаларнинг гетерохроматин бўлимлари яна *хромоцентрлар* деб номланиб, улар ядрочага бирлашиб кетганлиги туфайли *ядроча хроматини* деб ҳам аталади. Хроматиннинг гетерохроматин

қисмлари хромосоманинг теломерлар, центромерлар соҳасига тўғри келади. Гетерохроматин қисмлари актив бўлмаса ҳам улар эухроматин қисмлари функциясига кучли таъсир қилади.

Ядроча. Сферик шаклдаги тузилма бўлиб, рРНК ва оксилларга бойдир. Ядрочани интенсив базофил бўялишига сабаб ундаги юқори концентрациядаги рибосомал РНК (рРНК) бўлишидир. Хужайраларда битта ёки бир неча ядрочалар булиши мумкин. Ядрочаларнинг ҳосил бўлиши ва уларнинг сони хромосомаларнинг иккиламчи тортма соҳасида жойлашган ядроча ҳосил килувчи қисмларнинг миқдори ва активлиги билан боғлиқ. Хромосомаларнинг ядроча ҳосил килувчи қисмларидаги ДНК дан рибосомал РНК синтезланиб, бу РНК ядроча соҳасида оксил билан ўралади ва рибосома суббирликлари ҳосил бўлади. Суббирликлар бирлашиб рибосома шаклланади ва у ядрога ёки цитоплазмада оксил синтезида қатнашади ва рибосомалар ҳосил бўлишида муҳим рол ўйнайди. Ядроча структураси бир хил бўлмай, унда фибрилляр ва грануляр компонентлар фарқланади. Фибрилляр компонент ядрочани марказида, грануляр компонент эса ядрочани перифериясида жойлашади. Грануляр компонент ипсимон тузилма нуклеолонемаларни ҳосил қилади. Нуклеолонемалар қалинлиги 0,2 мкмдир. Фибрилляр компонент рибонуклеопротеид ипчаларидан иборат. Доначалардан рибосома суббирликлари ҳосил бўлади. Шундай қилиб, ядроча рибосомалар синтезланадиган асосий жой ҳисобланади.

Ядро шираси ёки кариоплазма интерфазадаги деспирализация бўлган хромосомалари ва ядроча жойлашган муҳитдир. Тирик хужайраларда ядро шираси структурасиз масса ҳисобланади. Фиксация қилинган препаратларда эса кариолимфа оксиллари коагуляция бўлиши натижасида нозик тўрға ўхшаб кўринади. Ядронинг шаклини тутиб туришда ички ядро мембранаси билан боғланган ядро фиброз пластинкаси ёки ядро ламинини ҳам муҳим рол ўйнайди. Ядро ламинини ўзига хос каркас бўлиб, таянч вазифасини ўтайди.

ХУЖАЙРАЛАРНИНГ БЎЛИНИШИ

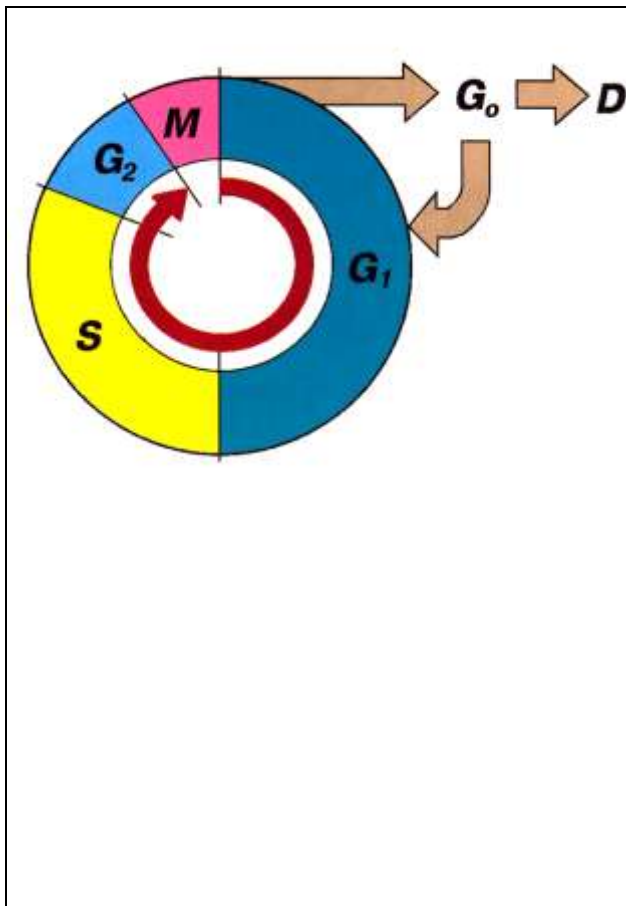
Хужайраларнинг ажойиб сифатларидан бири – унинг ўзидан кўпайишидир. Бу жараён хужайра авлодларининг тугалмаслигини (турғунлигини) таъминлайди.

Хужайра цикли (ёки хужайранинг ҳаёт цикли) - бу хужайра ҳосил бўлгандан то унинг бўлиниши ёки нобуд бўлишигача бўлган циклик даврдир (расм2.14). Кўп хужайрали ҳайвонларда хужайранинг ҳаёт цикли бутун организм ҳаётидан қисқа бўлади. Кўп хужайрали организмда ўлаётган хужайралар доимо янги хужайралар билан алмашилиб туради. Хужайранинг репродукцияси организм ўсиши ва тараққиётининг асоси ҳисобланади.

Хужайра репродукциясининг бир неча турлари бор: *митоз* (нотўғри бўлиниш), *меёз* ва *полиплоидия*.

Митоз. Митотик бўлиниш ўтган асрнинг охирларида ҳайвон хужайраларида Флемминг (1882), ўсимлик хужайраларида Страсбургер (1882) томонидан таърифланган. Митоз (юнонча *mitos* - ип) бўлиниш қонуниятлари барча хужайралар учун умумийдир.

Хужайра бўлинишидаги жараёнлар маълум қонуният асосида бориб, уларни кетма-кет келадиган интерфаза ва митозга бўлиш мумкин. Баъзи бир хужайралар популяцияси бўлинишда бўлади (камбиал зона хужайралари). Бўлинишга тайёргарлик вақтини: (интерфаза) ва митоз бўлинишни қўшиб *митотик цикл* дейилади.



Расм 2.14. Хужайра цикли. М - митоз. G₁ - (пресинтетик ёки постмитотик) давр хужайранинг митотик бўлинишидан сўнг бошланади. S - (синтетик) давр, ДНК миқдори икки хисса ошади. G₂ - (постсинтетик ёки премитотик) давр, митоз бошланишигача давом этади. G₀ - репродуктив тинчлик даври. Кўпинча у гетеросинтез даври, хужайра дифференциаллашади, ўзининг специфик функцияларини бажаради ва нобуд бўлади (D).

Интерфазанинг илк даврида хужайра ичидаги структураларнинг кескинўсиши ва шаклланиши бошланади. Бу даврга G₁ – *синтез олди даври* деб аталади. Биохимиявий томондан бу давр оқсил ва РНК интенсив синтези билан ифодаланади, бу давр бўлинувчи хужайралар генерация вақтининг 30-40% ни ташкил этади. G₁ даврида узун ва ўзаро чигал ҳосил қилган ядро хроматини бўёқларни ёмон қабул қилади (гетерохроматин бўлимларидан ташқари). Сўнгра ДНК *синтези даврига ўтади*. Бу синтетик давр - S. Бу давр давомида ядро ДНК синтези кузатилади. Генерация вақтининг 30-50% ини ташкил қилувчи бу даврда ДНК нинг специфик азот асоси тимидин ядро хроматини таркибига киради. Синтетик давр натижасида ДНК миқдори (хромосомалар), яъни хужайранинг насл материали икки марта кўпаяди. S даврдан сўнг G₂- *митоз олди даври* келиб, у хужайранинг специфик оқсиллар ҳамда АТФ синтези ва хужайранинг бўлинишига тайёргарлиги билан ифодаланади. Бу давр генерация вақтининг 10-20% ини ташкил этади. G₂-

давридан сўнг, генерация вақтининг 5-10% ини ташкил қилувчи М - митоз даври бошланади.

Митоз жараёнининг ўзида 4 фаза фарқ қилинади.

Профазада хромосомаларнинг конденсация бўлиши ва митотик аппаратнинг шаклланиши кузатилади. Хромосомалар катталашади ва йўғонлашади. Бу ҳодиса S даврида ҳосил бўлган хроматидаларнинг спиралланиши билан тушунтирилади. Спирализация процессида хроматидаларнинг бири иккинчиси атрофида айланмай, балки ҳар бири ўзича спирал ҳосил қилади. Шунинг учун улар митознинг кейинги фазаларида енгил ажралади. Профазанинг охирида хромосомалар жуфт хроматидалардан ташкил топди. Хромосомаларнинг катталаниши ва йўғонлашиши билан бирга хроматидалар центромерлар деб аталувчи маълум бўлмалари билан бирлашади. Профаза охирида хромосомалар бўлинаётган ядронинг экваториал юзасида жойлашиб, бўлиниш дукчасини ҳосил қила бошлайди. Дук икки типдаги ипчалардан - кутбларни бирлаштириб турувчи марказий ва кутбларни хромосома центромерлари билан бирлаштириб турувчи хромосома ипчаларидан ташкил топган. Электрон микроскопия митотик аппарат ипчалари зич деворли найчалардан ташкил топганлигини кўрсатади. Уларнинг диаметри 20 нм, девори қалинлиги 4-5 нм.

Ҳайвонларда центриолалар орасидаги дукча центриолалар яд-ронинг бир томонида ётганда ҳосил бўлади. Сўнгра, центриолалар ядронинг қарама-қарши кутбларига қараб силжийди. Бу вақтда дукча катталаниб, ядро соҳасини эгаллаб олади. Профаза учун ядрочанинг йўқолиши ва ядро қобиғининг эриши характерлидир. Электрон микроскопик кузатишлар митоз даврида ядро қобиғининг бўлакчалари йўқолмай, балки эндоплазматик тўр мембраналарга айланишини кўрсатди. Митоз охирида ядро қобиғи донатор эндоплазматик тўр мембраналаридан қайта ҳосил бўлади.

Метафазада бутунлай шаклланган хромосомалар экваториал юзада жойлашган бўлади. Хромосомаларнинг дукка қараб ҳаракат қилиши

хромосома центромерларининг митотик аппаратнинг хромосома ипларга бирлашиши билан тугайди (экваториал пластинка ёки оналик юлдузи). Метакинез (хромосомаларнинг дукка ҳаракати) натижасида хромосомалар дук ипчаларга нисбатан перпендикуляр ётади, хромосомаларнинг бундай жойлашиши уларнинг сонини, шаклини ва катталигини аниқлашга ёрдам беради. Ҳар бир тур мавжудотда маълум сондаги хромосомалар бор. Худди шу фазада ҳар бир хромосома бир хил икки нусхадан - хроматидадан ташкил топганлиги кўрилади.

Анафаза - хромосомалар хроматидаларининг бир-биридан ажралишидан бошланади. Бу вақтда ҳар бир хромосома ҳосил қилган қиз хромосомалар (хроматидалар) қарама-қарши кутбга қараб ҳаракат қилади. Бу тарзда «қиз юлдузи» шаклланади. Хромосомаларнинг ҳаракати бир хилда - синхрон кечади. Бу ҳаракат механизми ҳали номаълум.

Телофаза - митознинг охириги даври. Унинг бошланиши хромосомаларнинг ҳужайранинг қарама-қарши кутбларига етишига тўғри келади. Телофаза гўё профазанинг тескараси бўлиб, ҳамма жараёнлар тескари тартибда кетади. Дук йўқолади, буралган хромосомалар ёйилиб, узунлашади. Қиз ядролар қайтадан тикланади, ядроча ва ядро қобиғи ҳосил бўлади. Митотик аппарат парчаланади ва ҳужайра танасининг бўлиниши рўй беради (цитотомия ёки цитокинез). Цитотомия жараёни актин билан боғланган миозиндан иборат микрофиламентлар фаолияти ҳисобига амалга ошади, улар ҳужайра мембранаси остида ўзига хос белбоғ ҳосил қилади. Белбоғнинг сиқилиши натижасида қиз ҳужайралар бир биридан ажралади..

Хромосомалар (юнон. chroma - ранг, soma - тана) - ядро хроматинидан ташкил топган бўлиб, ҳужайраларнинг ирсий белгиларини сақловчи субстратдир. Ҳар бир хромосома узунаси бўйлаб иккита морфологик бир хил тузилган хроматидалардан ташкил топган. Ҳар бир хроматида бир гигант дезоксирибонуклеопроteid ипчадан ҳосил бўлган.

Шундай қилиб, хромосома, хроматиданинг асосий структур бирлиги ДНК молекуласидир. Хромосомаларда узунлиги бўйича бўялувчи қисмлар - хромомерлар (ёки дисклар) ва бўялмайдиган - хромомерлар орасидаги қисмлар фарқ қилинади.

Ҳар бир гомологик хромосомалар - маълум бир мунтазам тузилишга эга. Хромосомаларнинг тузилиши маълум турлар учун доимий. Хромосомаларнинг шакли бирламчи тортманинг жойлашишига, яъни хромосома икки елкасининг бирлашиш ўрнига боғлиқ. Хромосомаларнинг бу ери оч бўлиб, унда маълум структура- центромера (кинетохор ёки киномера) жойлашади.

Хромосомаларнинг катта-кичиклиги турли ҳайвонларда кенг доирада фарқ қилади. Одатда одам хромосомаларининг узунлиги 4-6 мкм атрофида. Турли ҳужайраларда хромосомалар сони ҳар хил бўлади. Одам соматик ҳужайраларида сони жуфт, яъни диплоид 46 хромосома бор. Жинсий ҳужайралар якка, яъни гаплоид хромосомалар тўпламини сақлайди (одамда 23 та). Икки гаметанинг (эркак ва аёл) бирлашиши натижасида гомологик хромосомалар қўшилади ва диплоид тўплам хромосомаларини ҳосил қилади, улар кейинги ҳамма соматик ҳужайраларга берилади.

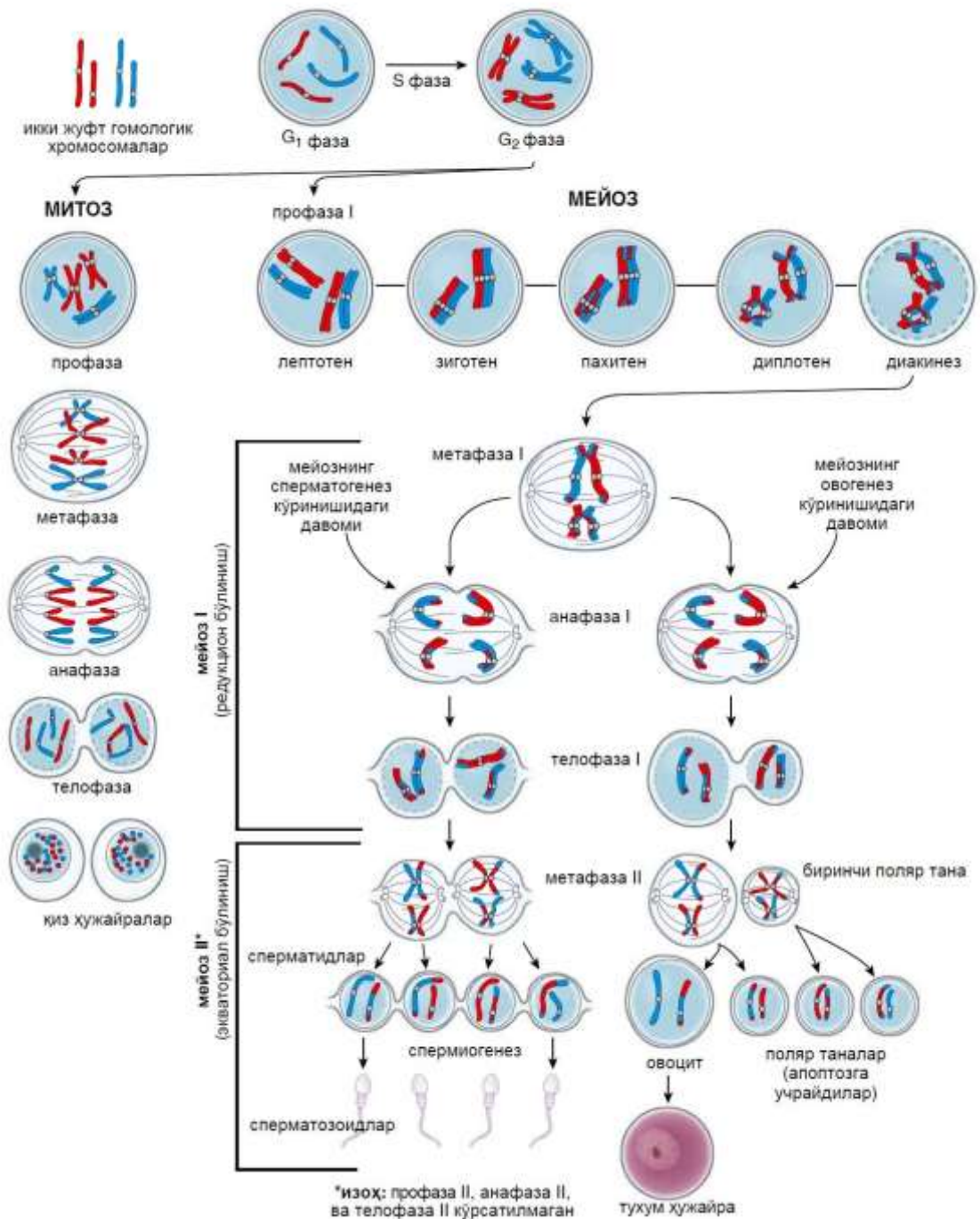
Ҳужайранинг хромосома тўплами фақат оддий хромосомаларни (*аутосомаларни*) ушлабгина қолмай, ундан морфологик жиҳатдан ва ўз хусусияти билан фарқ этадиган камида яна битта хромосома ушлайди. Бундай хромосомалар *қўшимча хромосома* ёки *жинсий хромосомалар* дейилади. Жинсий хромосомалар тузилиши бўйича 2 турли бўлади. Эркаклар соматик ҳужайраларида X-ва Y хромосома, аёл организмида эса иккита бир хил жинсий хромосомалар учрайди (XX). Сперматозоид ва тухум ҳужайра ядролари бирлашганда уруғланган тухум ҳужайра битта X-хромосомани сперматозоиддан, иккинчи X-хромосомани эса тухум ҳужайрадан олади. 1949 йилда Барр ва Бертрам урғочи мушукнинг нерв ҳужайралари ядросида эркак мушук ядросида учрамайдиган кичик хроматин таначалар борлигини

кўрсатишди. Кейинчалик бундай таначалар аёл нейтрофил хужайрасида «барабан таёқча» шаклида бўлиши аниқланди. Ҳозирги даврда жинсий хроматин аёл (X-хроматин, Барр таначаси) организмнинг деярли ҳамма хужайраларида топилган. Маълум бўлишича, икки X-хромосома ушловчи аёл соматик хужайраларида икки X-хромосоманинг бири хроматин таначалар шаклида жойлашар экан (шунинг учун бир X-хромосома тутувчи эркак соматик хужайраларида бу танача топилмайди). X-хромосомалар сони ўзгариши билан боғлиқ бўлган генетик касалликларда бу таначалар сони ортади.

Митотик циклниң бошқарилиши. Организмда хужайра бўлиниши кўпгина омиллар ёрдамида бошқарилади – ўсиш гормони, ўсиш омиллари, жинсий гормонлар ва бошқалар). Интерфазанинг ҳар бир даври учун (G_1 , S, G_2) ўзига хос назорат пунктлари мавжуд бўлиб, улар шу босқичларнинг тўғри ва тўла бажарилганлигини назорат қилади. Айниқса ДНК синтези кечаётган S давр ва митоз даври синчиклаб назорат қилинади. Хужайра циклини бошқаришда *циклинлар* (A, B, C, D, E) ва *циклинга боғлиқ киназалар* комплекси муҳим ўрин тутуди. Хужайранинг бошқарувчи турли факторларга жавоби унинг функционал ҳолати, дифференцировка даражасига ва ёшига боғлиқ. Хужайралар бўлиниши ва дифференцилланиши бир гуруҳ проонкогенлар томонидан бошқарилади. Ушбу генларнинг шикастланиши ўсма хужайраларининг ривожланишига олиб келиши мумкин.

Мейоз. Мейоз бўлиниш натижасида жинсий хужайралар сперматозоидлар ва тухум хужайралар ҳосил бўлади. Овогенез ва сперматогенез тегишли бобларда батафсил ёритилган. Мейознинг хромосома аспектлари митоз билан солиштирилса бир қанча фарқларни кўриш мумкин. Содда қилиб айтганда мейоз иккита кетма кет митоздан иборат бўлиб, уларнинг орасида интерфаза ва ДНК синтези бўлмайди. Биринчи мейоз бўлинишида (профаза I), хроматин конденсацияланади, ҳар бир хромосома иккитахроматидлардан иборат бўлиб қолади. Гомологик хромосомалар бир-

бири билан якинлашади ва ўзаро контактга киришади (синапсис). Иккита хромосомада тўртта хроматидалар бўлиб, уларни ҳар бирида генетик информациялар бор. Кроссинговер натижасида тўртта хроматидаларда генлар алмашинуви кузатилади. Ота-она хромосомалар орасида генлар алмашилишидан янги генетик тўплам ҳосил бўлади. Синапсис ва кроссинговер жараёнлари охирига етгандан кейин, хромосомлар тўлик конденсацияланади ва метафаза, анафаза ва телофаза босқичларини ўтади. Биринчи мейоздан кейин гомологик хромосомалар бир- биридан ажралади, лекин хроматидалар бир- бири билан центромерлар билан боғланган бўлади. Биринчи ва иккинчи мейоз бўлиниш орасида интеркинез даври йўқ. S фазани йўқлиги сабабли ДНК синтези кузатилмайди. Иккинчи бўлинишда кутбга ҳар бир хромосомадан хроматидалар кетади. Ҳар бир гаплоид тўплам хромосомалар атрофида ядро қобиғи шаклланади. Мейоз митоз бўлинишни алоҳида тури деб қаралса бўлади, лекин йуналишларида фарқ бор. Митоз бўлиниш натижасида иккита хромосомалари диплоид тўпламли ҳужайралар ҳосил бўлади. Мейоз бўлинишда эса тўртта гаплоид тўпламли ҳужайралар ҳосил бўлади. Мейоз бўлинишда синапсис ва кроссинговер натижасида генетик ҳар хил бўлган жинсий ҳужайралар ҳосил бўлади. Митоз бўлинишда эса генетик бир хил бўлган соматик ҳужайралар ҳосил бўлади. Мейозда икки митоз бўлиниш орасида ДНК синтези бўлмаганлиги туфайли хромосомалар сони икки баравар камаяди, яъни гаплоид тўпламли ҳужайралар ҳосил бўлади. Мейозни шу учун ҳам редукцион (редукция – камайиш) бўлиниш деб ҳам аталади. Митоз ва мейоз жараёнларининг солиштирма схематик кўриниши 2.15. расмда келтирилган.



Расм 2.15. Митоз ва мейоз жараёнларининг солиштирма схематик кўриниши

Гаплоид тўпلام хромосомаларга эга бўлган сперматозоид ва тухум хужайралари қўшилиши натижасида диплоид тўпلام тикланади.

Полиплоидия ҳужайра ядросида ДНК нинг икки ва ундан кўп марта ортишидир. Бу ҳолат митоз бўлиниш босқичларининг ўзига хос кечиши натижасида юзага келади. Агар ҳужайраларнинг бўлиниши митотик циклнинг постсинтетик фазасида тўхтаса ДНК миқдорини икки марта кўп сақловчи ҳужайралар ҳосил бўлади. Баъзи ҳолатларда ҳужайра ядроларидаги ДНК нинг синтези яна давом этиши мумкин. Бу эса бир ядроли 4n, 8n, 16n ДНК ни сақловчи ҳужайралар ҳосил бўлишига олиб келади. Агар ҳужайра ядроси бўлинсаю, лекин ҳужайра цитоплазмасининг бўлиниши - цитотомия бўлмаса, унда 2 ядроли ҳужайралар ҳосил бўлади. Бу жараён яна қайтарилса кўп ядроли ҳужайралар ҳосил бўлади, масалан, суяк кўмигидаги мегакариоцитлар. ДНК миқдорини бир неча марта кўп сақловчи ҳужайралар *полиплоид ҳужайралар* деб юритилади. Полиплоид ҳужайраларни жигарда, сийдик пуфагида учратиш мумкин. Полиплоид ҳужайралар актив функция қилаётган, дифференциалланган ҳужайралардир.

ҲУЖАЙРА ФИЗИОЛОГИЯСИ

Ҳужайра - кўп ҳужайрали организмнинг элементар қисмидир. У биологик система бўлиб, ташқи муҳит билан унинг ўртасида доимо модда ва энергия алмашилиб туради. Кўп ҳужайрали организмда ҳужайра учун ташқи муҳит бўлиб ҳужайра ташқарисидаги суюқлик ҳисобланади.

Кўп ҳужайрали организмда ҳар бир ҳужайра ўзининг модда алмашинуви даражаси билан фарқланиб туради. Ташқи муҳитдан ҳужайрага ҳужайра ички тузилмаларини ҳосил қилишда иштирок этадиган ҳамда ҳужайрада парчаланиб энергия берувчи моддалар ва кислород киради. Юқорида айтилган моддалар ҳамда сув, ионлар, витаминлар, гормонлар (ҳужайра функциясини бошқариб турувчи) ҳужайрани ташқи муҳитдан ажратиб турувчи плазматик мембрана орқали актив ва пассив транспорт йўли билан ҳужайрага киради. Худди шу йўл билан ҳужайра метаболизми маҳсулотлари ҳужайрадан ташқарига чиқарилади. Моддаларнинг ҳужайра ичига актив кириши (моддаларнинг йиғилиши) ва ташқарига чиқарилиши

(секреция ва экскреция) энергия сарф бўлиши билан кечади. Кўпгина хужайра мембраналарида шу процессни таъминловчи АТФ-аза системаси яхши ривожланган бўлади. Моддаларнинг хужайра ичига киришида хужайра органеллалари, хусусан, эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси ҳам иштирок этади.

Хужайранинг таъсирланувчанлиги. Юқорида айтиб ўтилганидек, хужайра очик система бўлиб, у ташқи муҳит билан доимо алоқада бўладн. Хужайра температура, химиявий таркиби ва бошқа муҳитларнинг ўзгаришига ўзига хос таъсирланиш билан жавоб беради. Хужайрада у ёки бу ўзгаришларга олиб келувчи фактор эса таъсирловчи ҳисобланади. Хужайранинг таъсирловчи факторларга бўлган жавоби унинг компонентларининг функционал ва морфологик ўзгаришлари орқали ифодаланади.

Хужайра кўзгалувчанлиги таъсирланувчанликнинг юқори формасидир. Хужайра ўзи учун адекват (мос) таъсирдан ташқари нормал ҳолатда учрамайдиган ва унинг учун фавқулодда бўлган таъсирловчи факторларга дуч келади. Бу турдаги кўзгатувчиларга ионловчи нурлар, температура, механик ва бошқа таъсирлар киради. Табиийки, таъсирловчи факторлар турли вақт давом этгани сингари, хужайранинг уларга жавоби ҳам ҳар хилдир.

Хужайра органеллалари шикастловчи таъсирларга турлича сезувчанлик билан жавоб беради. Энг сезгир органеллалар митохондрия, Голжи комплекси, силлик эндоплазматик тўр мембраналари, хужайра қобиғининг махсус структураларидир. Донадор эндоплазматик тўр, ядро қобиғи шикастловчи таъсирларга нисбатан чидамли бўлади.

Хужайранинг ўсиши. Ҳар бир тирик мавжудот маълум ўлчамларга эга. Бу ўлчамларга организм хужайраларининг кўпайишн ва ўсиши орқали эришилади. Одам танасининг ҳамма хужайралари ўсиш қобилятига эга. Аммо бизнинг аъзоларимиздаги кўпчилик хужайралар ўзининг ўртача

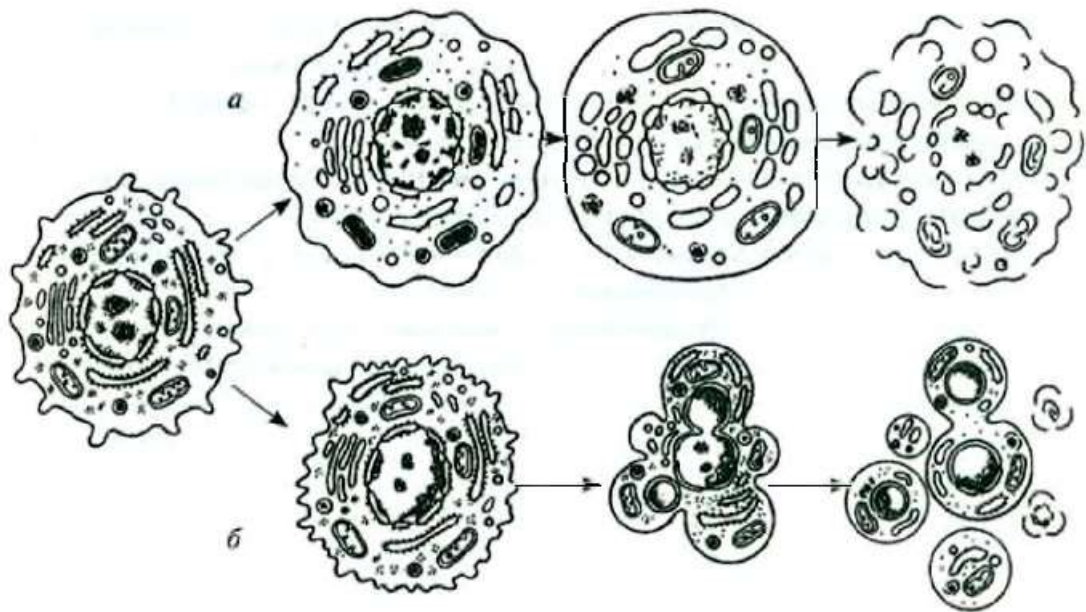
ўлчамларини сақлаб қолади. Аъзо активлигининг кескин ошиши ёки патологик жараёнлар натижасида хужайра ўлчамлари одатдагидан кўра катталашини - гипертрофия кузатилади.

Хужайранинг ҳаёт цикли. Янги ҳосил бўлган хужайралар ҳаёт циклини ўтайди. Ҳаёт цикли хужайранинг янги хужайра ҳосил бўлишида унинг кейинги бўлинишига қадар ёки унинг ўлишигача бўлган даврни ўз ичига олади. Хужайра ўз ҳаёти даврида бўлиниши, ўсиши, дифференциалланишга учраши кузатилади. Дифференцировкага учраган хужайра ихтисосланган хужайра бўлиб, у маълум вазифани бажаришга мослашган. Улар кўпинча бўлиниш қобилятини йўқотади. Масалан, дифференциалланган қон хужайралари - эритроцитлар, нерв хужайралари ва ҳоказо. Баъзи хужайралар дифференцировка ҳолатида бўлиниш қобилятига эга бўлади (жигар хужайралари).

Эмбрионал такомиллашиш даврида эпителий, бириктирувчи тўқима, мушак ва нерв хужайралари эмбрионал варақлардан ривожланса, етилган даврида дифференциалланган аъзоларнинг турли қисмларида жойлашган камбиал хужайралар учрайди. Қон ишлаб чиқарувчи органлардаги камбиал хужайралар «ўзак хужайралар» деб юритилади. Ҳозирги кунда кўпгина хужайралар қаторлари учун ўзининг ўзак хужайралари мавжуд эканлиги аниқланган. Бу хужайралардан сунъий шароитда маълум бир тўқималар (масалан тери, бириктирувчи тўқималар) яратиш устида самарали ишлар олиб борилмоқда.

Ҳамма хужайралар маълум муддатда яшайди. Масалан, эритроцитлар 120 кунгача, эпидермис хужайралари 4-10 кун ва ҳоказо. Нерв ва юрак мушак тўқимаси хужайралари организмнинг бутун ҳаёти давомида янгиланмайди, деган фикрлар ҳам бор.

Хужайра ўлими. Хужайра ўлимининг икки асосий турини ажратиш мумкин: некроз ва апоптоз (расм 2.16).



Расм 2.16. Хужайра ўлими. А – некроз. Б – апоптоз.

Некроз кўпинча ташқи шикастловчи омиллар таъсирида юз беради. Бу омиллар бевосита ёки билвосита мембрана тузилмаларининг ўтказувчанлигига таъсир кўрсатади. Натижада хужайра тузилмалари ва улар функциясининг кетма-кет бузилиши рўй беради. Лизосомал ферментларнинг фаоллашуви туфайли хужайра органеллалари ва плазмолемма лизисга учрайди. Хужайра ичи моддалари атрофдаги тўқималарга чиқиб у ерда яллиғланиш жараёнларини чақириши мумкин. Организмда хужайраларни пролиферацияси билан бирга уларни дастурлашган ўлими апоптоз жараёни ҳам муҳим ўрин тутади. Апоптоз хужайраларнинг генетик бошқариладиган ўлими бўлиб, унинг натижасида нуксонли ва қари хужайралар нобуд бўлади. Апоптозда хужайра ичи компонентлари ташқарига чиқмайди. Апоптоз Вc1 - 2 оиласига кирувчи цитоплазма оқсиллари билан бошқарилади. Бу оқсиллар митохондриялардан ўлим факторларини ташқарига чиқишини таъминлайди. Митохондриялар мембраналарини бутунлигини бузилади ва цитохром С ни ташқарига чиқиши кузатилади. Цитохром С таъсирида протеолитик ферментлар - каспазалар активлашади. Бу ферментлар гуруҳи хужайрадаги барча оқсилларни деградацияга олиб келади. Эндонуклеазалар активлашиб, нуклеосомалар

орасидаги ДНК ни фрагментларга парчалайди. Плазматик мембрана оксиллари денатурацияга учрайди, липидларни харакатчанлиги ортиб кетади. Хужайра бужмайиб, унинг ядроси ва цитоплазмаси фрагментларга ажралади. Бунинг натижасида апоптотик таначалар ҳосил бўлади. Улар тезда қўшни хужайралар ёки макрофаглар томонидан фагоцитоз қилинади. Апоптоз эмбрионал тараққиётда аъзоларнинг шаклланишида, тимусда лимфоцитларнинг етилишида, овогенезда муҳим рол ўйнайди. Озик моддалар етарли бўлмаса, радиация ва бошқа шикастловчи таъсирлар остида хужайралар вақтидан илгари апоптозга учраши мумкин.

III БОБ

ТЎҚИМАЛАРНИНГ УМУМИЙ ТАСНИФИ

Тўқиматарихий (филогенетик) тараққиёт жараёнида вужудга келиб умумий тузилишга эга бўлган, маълум функцияни бажаришга ихтисослашган хужайралар ва хужайра бўлмаган тузилмалар мажмуасидан иборат.

Тарихий тараққиёт натижасида 4 хил тўқима вужудга келган: эпителий, ички муҳит, мушак ванерв тўқималари. Булардан эпителий ва бириктирувчи тўқима энг қадимий ҳисобланади. Ривожланишининг сўнгги босқичларида ҳайвонлар тузилишининг мураккаблашиши билан бирга мушак ва нерв тўқималари такомиллашган.

Тўқималар бир-бирларидан алоҳида эмас, балки ўзаро турли нисбатларда бирлашиб, тананинг турли орган ва тизимларини ҳосил қилади.

Тўқималарнинг ҳосил бўлиш жараёни гистогенез деб юритилади. Бу жараён давомида ҳар бир тўқима тузилмалари турли томонга такомиллашади ҳамда бир тўқимага хос бўлган махсус тузилмаларни ва хусусиятларни ўзида мужассамлаштиради. Тўқималарнинг такомиллашуви даврида тўқима куртаклари тўқимага айланади. Тўқималар детерминацияси (лотинча -

белгилаш) асосан авлоддан-авлодга ўтувчи ирсий белгилар билан боғлиқдир. Ирсий омиллар организм такомиленинг умумий йўналишини белгилайди. Давом этаётган дифференциалланиш ва ўсиш даврида хужайралараро таъсирлар натижасида организмнинг интеграцияси (лотинча - бутун) вужудга келади. Интеграция ибораси организм алоҳида қисмларининг бир бутунга бирлашишини кўзда тутади.

Кўпчилик органлар таркибига асосан иккита компонент киради: ушбу органга тегишли асосий вазифани бажарувчи хужайралардан ташкил топган **паренхима** ва таянч вазифани бажарувчи **строма**. Строма бош ва орқа миядан ташқари бошқа барча аъзоларда бириктирувчи тўқимадан иборат.

Тўқималарнинг физиологик ва репаратив регенерацияси

Тўқима ва органларда хужайралар ҳамда хужайра шаклига эга бўлмаган тузилмалар бутун ҳаёт давомида қайтадан тикланиб туради. Бу жараён *физиологик регенерация* деб аталиб, турли тўқималарда турлича кечади. Масалан, тери ва ичак эпителийси, қон шакли элементлари, бириктирувчи тўқима хужайралари, силлиқ мушак тўқимасида физиологик регенерация анча тез боради. Сўнгги йиллар маълумотига кўра нерв тўқимасида физиологик регенерация жараёни бошқа тўқималарга нисбатан сустроқ кечади. Тўқималарнинг шикастлангандан сўнг қайтадан тикланиши *репаратив регенерация* дейилади. Репаратив регенерация ҳамма тўқималарга хос жараёндир. Репаратив регенерация бир неча йўл билан боради.

1. *Регенерацион гипертрофия*. Бу регенерацияда аъзонинг массаси хужайраларнинг бўлиниши ёқи уларнинг гипертрофияси (катталаниши) натижасида қайта тикланади. Бу типдаги регенерация юқори табақали ҳайвонларнинг жигар, буйрак ва айрим бошқа аъзоларига хосдир.

2. *Хужайра пролиферацияси*. Бу регенерацияда органнинг шикастланган жойи хужайралар бўлиниши ҳисобига қайта тикланади. Масалан, меъда-ичак йўли эпителийси бунга мисол бўлади.

3. *Хужайра ичи регенерацияси*. Бу регенерацияда хужайра органелларининг

ҳажми ва сони ортиш ҳисобига ҳужайра ҳажми ҳам ортади ва натижада орган ёки тўқиманинг ҳам ҳажми қайта тикланади. Масалан, юракнинг мушак қавати, нейронларда.

Эпителий, бириктирувчи ва силлиқ мушак тўқималари жуда тез қайта тикланади. Кўндаланг-тарғил мушак толалари эса маълум шароитдагина қайта тикланиши мумкин. Нерв тўқимасида қайта тикланиш жуда ҳам суст боради.

Тўқималарнинг ўзгарувчанлиги (метаплазия). Ҳар бир тўқима ўзига хос тузилишга ва хусусиятларга эга ва шу билан бошқа тўқималардан фарқ қилади. Моддалар алмашилишининг ўзгариши тўқималарнинг махсус функцияларининг ва морфо-функционал хусусиятларининг ўзгаришига ёки патологик ўзгарувчанликка олиб келади. Бу жараёнида тўқима ўзининг махсус хусусиятларини йўқотади ва шу тўқимага хос бўлмаган тузилмалар ҳосил бўлади. Тўқималардаги бундай ўзгаришлар *метаплазия* дейилади. Метаплазия турли патологик ҳолатларда ва экспериментлар таъсирида пайдо бўлиши мумкин.

ЭПИТЕЛИЙ ТЎҚИМАСИ

Эпителий тўқимаси тана юзасини ва бўшлиқли аъзоларнинг ички юзасини қопловчи тўқимадир. Эпителий тўқимаси қуйидаги вазифаларни бажаради: қопловчи; сўриш; секретор; сенсор; экскретор.

Эпителий тўқимасининг умумий морфофункционал тавсифи:

эпителий тўқимаси бир-бири билан зич бирикиб, пласт ҳосил қилувчи ҳужайралардан иборат. Улар орасида ҳужайралараро модда деярли бўлмайд;

эпителий тўқимасида ҳужайралар базал мембранада жойлашади. Базал мембрана юпқа, ҳужайрасиз, махсус оқсиллар ва гликозаминогликанларга шимилган коллаген ва ретикулин толалардан тузилган. Базал мембрана эпителий ва бириктирувчи тўқималар орасида тўсик, моддалаони танлаб

Ўтказиш вазифасини бажаради;

эпителий тўқимасида кон томирлари бўлмади, хужайраларнинг озиқланиши базал мембрана остида жойлашган бириктирувчи тўқимадаги кон томирлар орқали диффуз йўл билан амалга ошади.

эпителий хужайралари қутбли тузилишга эга. Уларнинг бўшлиққа караган *апикал* ва базал мембранага караган *базал* қутблари мавжуд.

эпителий тўқимаси кучли регенерация қобилиятига эга.

Эпителий хужайраларининг ўзаро бирикиш турлари:

1) Хужайраларнинг апикал қисмига яқин жойда *зич бирикиши* кузатилади. Зич бирикиш хужайраларни белбоғ сифатида ўрайди. Парацеллюляр яъни икки хужайра ўртасидан моддаларни ўтишига тўсқинлик қилади.

2) *Елимловчи (адгезив) белбоғ* турли хужайраларнинг бирикишида трансмембрана оқсиллари иштирокида хужайраларни ҳар томонлама ўрайди ва хужайраларнинг адгезиясини таъминлайди.

3) *Десмосомалар* орқали икки хужайра орасида зич бирикишлар ҳосил бўлади. Ярим десмосомалар хужайраларни интегрин оқсиллар ёрдамида остидаги базал пластинкага бириктиради.

4) *Тирқишли бирикишда (нексус)* икки қўшни хужайралар орасида коннексон оқсиллар ёрдамида тирқишлар ҳосил бўлади. Бу тирқишлар орқали ионлар ва молекулалар бир хужайрадан иккинчисига ўтиши таъминланади.

Эпителий хужайраларининг апикал юзасидаги махсус тузилмалар:

микроворсинкалар апикал плазматик мембрананинг ўсиқчалари бўлиб, асосида актин филаментларини туттади. Микроворсинкалар эпителий хужайраларининг сўрилиш юзасини оширади.

стереоцилиялар микроворсинкаларнинг бир тури бўлиб, микроворсинкалардан бирмунча узунроқдир.

киприкчалар микронайчалар системасидан тузилган бўлиб, динеин оқсиллари ҳисобига микронайчалар бир-бирлари ичига кириб, сирпаниб ҳаракат қилади.

Эпителий тўқимасининг морфофункционал классификацияси:

- 1) *Бир қаватли эпителий*. Эпителийнинг мазкур турида барча эпителий хужайраларининг асоси базал мембранага тегиб туради. Бир қаватли эпителий бир ва кўп қаторли бўлади. Бир қаватли бир қаторли эпителийда барча хужайралар бир хил шакл ва бир хил баландликка эга бўлиб, уларнинг барчаси базал мембранада ётади. Мазкур эпителий хужайраларининг шаклига қараб, бир қаватли ясси, кубсимон ва цилиндрсимон бўлади. Бир қаватли кўп қаторли эпителийда хужайраларнинг шакли ва баландлиги ҳар хил бўлиб, уларнинг ядролари турли текисликда жойлашади.
- 2) *Кўп қаватли эпителий*. Эпителий икки ва ундан ортиқ қават хужайралардан иборат бўлиб, фақатгина пастки қават хужайралари базал мембранага тегиб туради. Кўп қаватли эпителий кўп қаватли ясси мугузланадиган ва мугузланмайдиган, шунингдек ўзгарувчан бўлади.

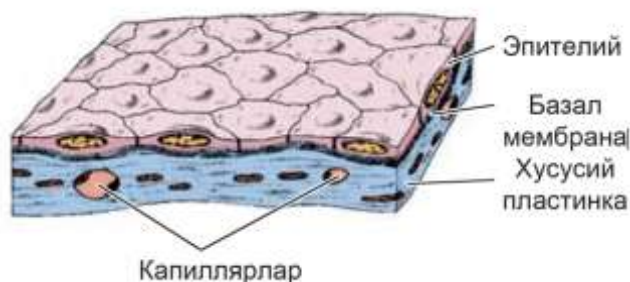
Эпителий тўқимасининг онтофилогенетик классификацияси:

- 1) *Тери эпителийси* – эктодермадан ҳосил бўлади, кўп қаватли ясси мугузланмайдиган ва мугузланадиган эпителий турлари киради. Ҳимоя вазифасини бажаради.
- 2) *Ичак эпителийси* – энтодермадан ҳосил бўлади, бир қаватли цилиндрсимон жиякли бўлади. Ичак найи ва нафас йўллари эпителийси киради. Сўриш, газ алмашилиш вазифаларини бажаради.
- 3) *Буйрак эпителийси* – мезодерманинг ҳосиласи, бир қаватли кубсимон ёки цилиндрсимон бўлади. Экскретор вазифани бажаради.
- 4) *Целомик эпителий* – мезодермадан ҳосил бўлади, мезотелий ва жинсий безлар эпителийси ҳосил бўлади.
- 5) *Эпендимоглиал эпителий* – нейрал келиб чиқишга эга. Мия қоринчалари ва орқа мия каналини қоплайди.
- 6) *Ангиодермал эпителий* – мезенхимадан ҳосил бўлади. Қон ва лимфа томирлари эпителийси киради.

Эпителй тўқимасининг турлари

Бир қаватли эпителй

Бир қаватли ясси эпителй–мезотелй(расм 3.1). Мезотелй тананинг иккиламчи бўшлиғи ёки целом бўшлиғини ҳосил қилувчи мезодерманинг ҳосиласидир. Мезотелй сероз пардалар - плевра ва қорин пардасининг париетал ва висцерал варақларини, юрак олди халтачаси деворларини қоплаб туради. Мезотелй хужайралари икки ёки учта яссилашган ядроларга эга бўлиб, электрон микроскоп остидақарагандақорин бўшлиғига қараган эркин юзасида микроворсинкалар тутати. Хужайралар бир-бири билан десмосомалар ёрдамида боғланади.



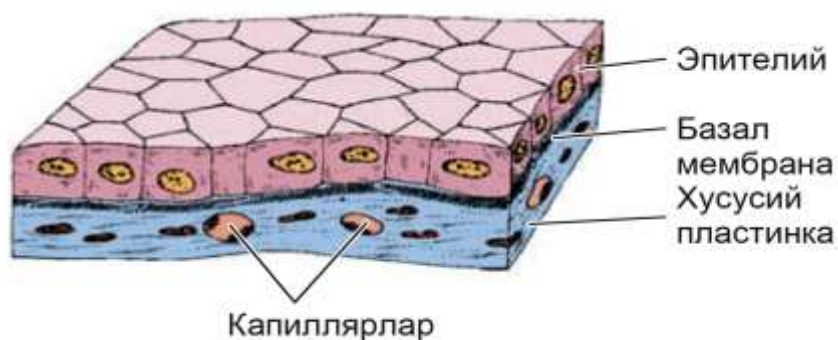
Расм.3.1.Бир қаватли ясси эпителй (схема).

Мезотелй юзаси силлиқ бўлганлиги сабабли ичак перистальтикасида, юракнинг қисқариши, ўпканинг нафас экскурсиясида, органларнинг сирпанма ҳаракатларида муҳим рольўйнайди, ҳамда органларнинг ўзаро ёпишиб қолмаслигини таъминлайди. Бундан ташқари, мезотелй хужайралари фагоцитоз қилиш хусусиятига ҳам эга. Масалан, улар ёт заррачаларни, микробларни, меланин киритмаларини қамраб олади. Шунинг учун ҳам эпителй тўқимаси бириктирувчи тўқима ва тана бўшлиқлари ўртасидаги «сероз-гемолимфатик тўсиқ»ни ҳосил қилишда иштирок этади.

Мезотелй юқори физиологик регенерация қобилиятига эга. Мезотелй

хужайраларининг ўзига хос хусусияти улардаги декомплексация жараёнидир. Бу жараён давомида хужайраларда десмосомалар емирилади, хужайралар қисқариб юмалоқлашади ва базал мембрана билан алоқаси узилади. Ажралиб тушган хужайралар ўрнини қўшни хужайралар сурилиб тўлдиради. Уларнинг атрофида эса бошқа хужайраларнинг бўлишини кўриш мумкин. Хужайраларнинг шикастланган жойга секин-аста сурилиши натижасида ажралиб тушган хужайралар ўрни тўлиб боради. Патологик ҳолатларда эса ажралиб тушган хужайралар ўрнида тешикчалар ҳосил бўлади ва улар стоматалардеб аталади.

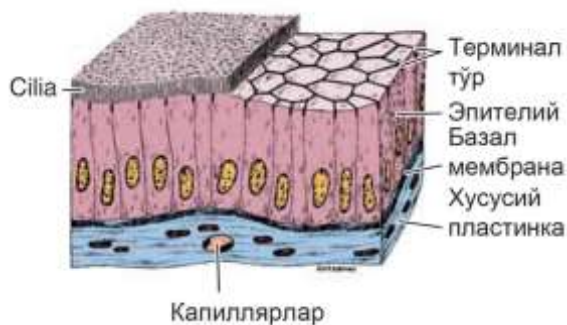
Бир қаватли кубсимон эпителий(расм 3.2). Буйрак каналчаларида, безларнинг чиқарув найларида, кичик бронхларда учрайди. Кубсимон хужайраларнинг ядроси юмалоқ шаклда бўлиб, хужайранинг марказий қисмида жойлашади.



Расм.3.2.Бир қаватли кубсимон эпителий (схема).

Бир қаватли цилиндрсимон ёки призматик эпителий(расм 3.3)асосан меъда, ичак, ўт қопининг ички юзаси, жигар ва меъда ости безининг чиқарув найларини, буйрак каналчаларини, бачадон ва бачадон найини қоплайди.Меъданинг юза қаватида жойлашган хужайралар шиллик секрет ишлайдиган хужайралар қаторига киради. Ичак эпителийсида айрим хужайралар шиллик секрет ишлайди. Улар секрет билан тўлган вақтда апикал қисми кенгаяди, базал қисми эса ингичка бўлиб қолади ва натижада қадаҳ шаклини олади.Бундай хужайралар қадахсимон хужайралардеб

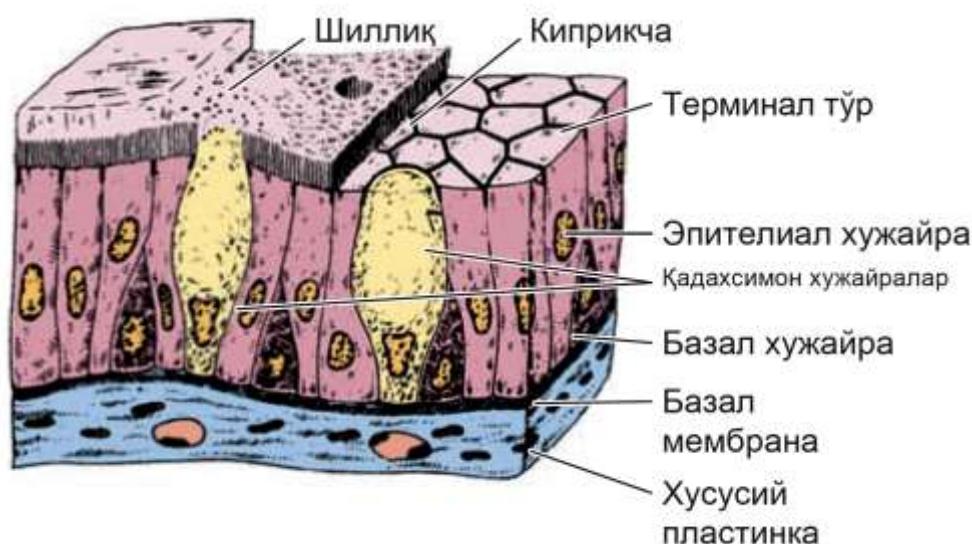
аталади. Ичак эпителиида сўриш жараёнида иштирок этадиган жиякли хужайралар мавжуд. Ёруғликмикроскопи орқали кузатилганда призматик хужайраларнинг апикал юзасида микроворсинкаларни оч пушти рангдаги жияк кўринишида кўриш мумкин.



Расм.3.3 Бир қаватли цилиндрсимон ёки призматик эпителий (схема).

Шунинг учун ҳам бундай эпителий бир қаватли цилиндрсимон жиякли эпителий деб аталади. Микроворсинкалар ҳисобига эпителий хужайрасининг сўрувчи юзаси бир неча марта ошади.

Бир қаватли кўп қаторли кичрик хилпилловчи эпителий(расм 3.4). Ушбу эпителий нафас йўлларида ва жинсий системанинг айрим қисмларида учрайди. Эпителий таркибидаги ҳар бир хужайра базал мембранада ётади, уларнинг шакли ва баландлиги турлича бўлганлиги сабабли ядролари ҳар хил текисликда ётади.

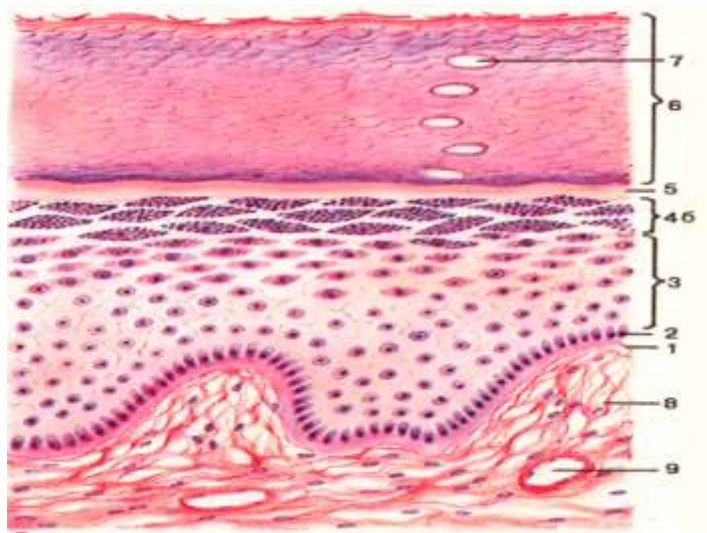


Расм.3.4. Бир қаватли кўп қаторли киприкли хилпилловчи эпителий (схема).

Кўп қаватли эпителий

Кўп қаватли эпителий асосан химоя функциясини бажаради, шунинг учун ҳам у тананинг кўпроқ ташқи таъсиротларга учрайдиган жойларини қоплайди. У терининг юзасини, оғиз бўшлиғини, қизилўнғач, кўзнинг мугуз пардасини, буйраккосачаси, сийдик пуфаги, сийдик чиқарув йўли ва қинни қоплайди. Кўп қаватли ясси эпителий бир неча қават бўлиб жойлашган хужайралардан тузилган, унинг фақат базал қаватидаги хужайралари базал мембранада ётади. Кўп қаватли эпителий 3 турга бўлинади: 1) кўп қаватли ясси мугузланадиган эпителий; 2) кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий; 3) ўзгарувчан эпителий.

Кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителий(расм 3.5). Бу эпителий терининг эпидермис қаватини ташкил қилади. У бир неча қават жойлашган хужайралардан тузилган. Морфофункционал хусусиятларига қараб 5 та қават тафовут қилинади: базал, тиканаксимон, донадор, ялтироқ ва мугуз қаватлар.



Расм3.5. Кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителий.

1. Базал мембрана;
2. Базал қават;
3. Тиканаксимон қават;
4. Донадор қават;
5. Ялтироқ қават;
- 6- 6. Мугуз қават;
- 7- 7. Ҳаво пуфакчалари;
- 8- 8. Бириктирувчи тўқима;
- 9- 9. Қон томир.

Базал мембрана устида цилиндрсимон шаклдаги *базал қават* хужайралари ётади. Унинг устида бир неча қават бўлиб кўп қиррали хужайралар жойлашади. Бу қават *тиканаксимон* хужайралар қавати деб аталади. Тиканаксимон хужайралар орасида хужайралараро кўприкчалар мавжуд бўлиб, улар электрон микроскоп орқали текширилганда цитоплазматик ўсимталардан ташкил топганлиги аниқланган. Бу ўсимталар бир-бирига зич тегиб туради ва десмосомалар орқали бирикади. Базал ва тиканаксимон хужайраларнинг цитоплазмасида махсус органеллалар - тонофибриллалар бўлади. *Донадор қават* цитоплазмаси кератогиалин доначаларини тутувчи ясси хужайралардан ташкил топган. *Ялтироқ қават* асосан қафт ва товон терисида учрайди. Бу қават ядро тутмаган, цитоплазмаси оқсил модда - элеидин билан тўлган 3-4 қават ясси хужайралардан иборат. Элеидин яхши бўялмайди, лекин кучли нур синдириш хусусиятига эга. Шунинг учун хужайралар чегараси аниқ билинмайди ва бу қават препаратда рангсиз ялтироқ тасма ҳолида кўринади.

Мугуз қават ясси мугуз тангачалардан иборат. Уларнинг таркибида ҳаво пуфакчалари ва мугуз модда-кератин бўлади. Хужайраларнинг мугуз тангачаларига айланиши уларнинг нобуд бўлиши билан боради. Ядро ва цитоплазма органеллалари парчланади, ялтироқ қават бор жойда элеидиндан, бошқа қисмларда эса тонофибрилла материалдан кератин ҳосил бўлади. Ясси мугуз тангачалар доимо тушиб, унинг ўрнига пастки қаватдаги хужайралар силжиб келади. Бунинг ҳисобига эпителий доимо тикланиб туради. Базал ва тиканаксимон хужайралар бўлиниб кўпаяди, кейинчалик уларда мугузлиниш жараёни кечади ва тушиб кетади, уларнинг ўрнини бошқа хужайралар тўлдиради. Бу жараён тери эпителийсининг физиологик регенерацияси дейилади.

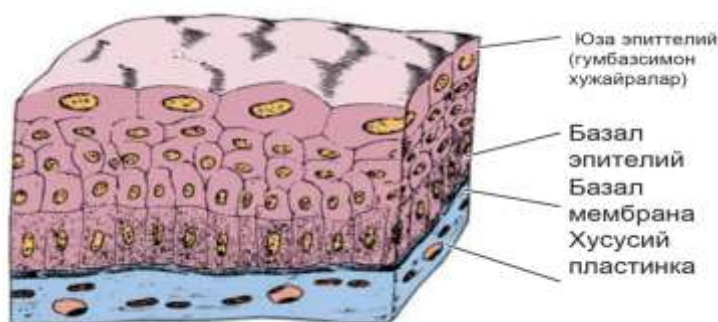
Кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий(расм 3.6). Ушбу эпителий оғиз бўшлиғининг ички юзасини, қизилўнгачнинг шиллиқ қаватини ва кўзнинг мугуз пардасини қоплайди. Унда қуйидаги қаватлар фарқланади: базал, тиканаксимон ва ёпқич. Эпителийнинг энг юза қаватида яссилашган хужайралар ўзининг ҳаёт циклини тугатиб, мугузланмай тушиб кетади.



Расм 3.6. Кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий (схема).

Ўзгарувчан эпителий(расм 3.7) сийдик йўлари, буйрак косачаси ва жомчаси, сийдик пуфагининг ички юзасини қоплаб туради. Ушбу аъзоларнинг сийдик билан тўлган ёки тўлмаганлигига қараб эпителий хужайралари ўз шаклини ўзгартиради. Ўзгарувчан эпителийда 3 қаватни фарқ қилиш мумкин: базал, оралиқ ва ёпқич қаватлар. *Базал қават* митозийўли

билан кўпаядиган майда хужайралардан иборат. Улар камбиал, дифференциаллашмаган, цитоплазмаси базофил бўладиган хужайралардир. Хужайралар шакли турлича бўлиб, чегараси аниқ кўринмайди. *Оралиқ қават* хужайралари бир ёки бир неча қават хужайралардан иборат бўлиб, нотўғри ёки ноксимон шаклга эга. *Ёлқич қават* ноксимон шаклдаги кўп ядроли йирик хужайралардан ташкил топган.



Расм 3.7. Ўзгарувчан эпителий (схема).

Эпителий тўқимасининг регенерацияси

Эпителий тўқимаси қопловчи тўқима бўлганлиги сабабли турли ташқи таъсирларга учрайди. Шу сабабли эпителий хужайралари жуда тез халок бўлади. Соғлом одамда оғиз бўшлиғи эпителийсида 5 минут давомидида 500 минг, ичакда эса бир суткада 3 миллиард эпителий хужайралари тушиб кетади. Улар митоз йўли билан бўлинувчи, кам дифференциалланган, камбиал хужайралар ҳисобига тикланади.

Бир қаватли эпителийда айрим хужайралар бўлиниш қобилятига эга, кўп қаватли эпителийда эса базал қават хужайралари ва қисман тиканаксимон хужайралар бўлинади. Бундай юқори бўлиниш қобиляти эпителий шикастланганда ҳамда патологик ҳолатларда қайта тикланишнинг асоси бўлиб хизмат қилади.

Эпителийнинг репаратив регенерацияси шикастланган жой атрофидаги хужайраларнинг жадал бўлиниши ҳисобига амалга ошади. Бўлинаётган

эпителий хужайралари секин-аста шикастланган жойни тўлдира боради ва дифференциаллашади, яъни ўзига хос структура ва хусусиятга эга бўла бошлайди. Бундай регенерация пайтида чандиқ ҳосил бўлмайди. Агар шикастланган жойда аввал грануляцион тўқима (ёш бириктирувчи тўқима) ҳосил бўлса, сўнг эпителий хужайралари билан қопланса, бундай ҳолларда шикастланган жой ўрнида чандиқ ҳосил бўлади.

БЕЗЛИ ЭПИТЕЛИЙ

Эпителий тўқимасининг яна бир асосий вазифаси секрет ишлаб чиқаришдир. Секрет ишлайдиган хужайралар йиғилиб, безларни ҳосил қилади. Безлар асосан эпителийдан ҳосил бўлади. Бироқ эпифиз, гипофизнинг орқа бўлаги ва буйрак усти безининг мағиз қисмигина нерв тўқимасидан ривожланади.

Секретор хужайралар синтезлаши, синтезлаган маҳсулотини сақлаши ва уларни ажратиши мумкин. Оқсил табиатли секрет (масалан, меъда ости беzi), липид табиатли секрет (масалан, буйрак усти беzi, ёғ безлари), глюкоза ва оқсил аралаш табиатли секрет (масалан, сўлак безлари). Сут безининг эпителий хужайралари уч турдаги моддаларни синтезлайди. Баъзи бир безлар (масалан, тер безлари) синтетик активлиги паст бўлиб, асосан қондан ўтган туз ва электролитларни (ионлар) ажратади. Кўпгина аъзоларда бир хужайрали безлар учрайди, масалан ингичка ичак ва нафас йўллари эпителийсидаги қадахсимон хужайралар. Юқоридаги хужайралар аъзо фаолияти учун керак бўладиган моддалар синтезлайди. Безлар эмбрионал даврда қопловчи эпителийнинг пролиферацияси ва остидаги бириктирувчи тўқимага ботиши, кейинчалик ихтисослашиши натижасида ривожлананади.

Эндокрин безлар ривожланиш даврида эпителий юзаси билан алоқасини узади. Шунинг учун эндокрин безларни чиқарув найлари йўқ. Шу сабабли уларни бўшлиқ билан алоқаси бўлмайди. Эндокрин безлар атрофида кўплаб капиллярлар бўлиб, гормонлар капиллярлар орқали қонга тушади ва

нишон-аъзоларга етиб олади.

Экзокрин безлар ўзи ҳосил бўлган юза билан алоқасини узмайди. Ушбу боғловчи қисм эпителий юзасига секретини ажратувчи чиқарувчи найга айланади. Экзокрин безларнинг эпителийси узлуксиз системани эслатиб, кўплаб майда секретор охирлар ва каналлардан тузилган. Каналлар безлардаги секретни жамлаш вазифасини бажаради.

Экзокрин ва эндокрин безларнинг стромасини бириктирувчи тўқима ташкил этади. Бириктирувчи тўқима безни ташқи томондан ўраб, уни капсуласини ҳосил қилади. Капсуладан безни бўлақларга бўлувчи тўсиқлар ҳосил бўлади. Хар бир без бўлақчаси секретор ёки охирги бўлим ва чиқарув найларидан иборат. Секретор ёки охирги бўлим хужайралари кўпинча базал мембранада бир қават бўлиб жойлашади. Фақатгина ёғ безларининг охирги бўлимларида бир неча қават бўлиб жойлашган хужайраларни кўриш мумкин. Баъзи бир безларнинг охирги бўлимида секретор хужайралардан ташқари қисқариш функциясини бажарувчи миоэпителиал хужайралар ҳам жойлашади. Охирги бўлимда ишланган маҳсулот (секрет) чиқарув йўлари орқали ташқи муҳитга ёки у билан боғлиқ бўлган бўшлиққа чиқарилади. Чиқарув йўллар хужайралари секрет маҳсулотини сув ва турли минерал тузлар, оқсил моддалар билан бойитиши ёки улар орқали ўтаётган секрет маҳсулоти таркибидан сув ва баъзи моддаларни қайта сўриб олишлари мумкин.

Секретор бўлим ва чиқарув найларининг тармоқланишига қараб экзокрин безлар қуйидагича классификацияланади:

- 1) Оддий (чиқарув найи тармоқланмаган), мураккаб (чиқарув найи иккита ва ундан ортиқ секретор бўлим билан боғланган).
- 2) Секретор ёки охирги бўлим найсимон (узун, калта ва эгилган), алвеоляр ва алвеоляр-найсимон бўлиши мумкин.
- 3) Аралаш безларда бир вақтнинг ўзида ҳам алвеоляр, ҳам найсимон, ҳам алвеоляр-найсимон секретор охирлар бўлиши мумкин.

	<p>Расм 3.8. Экзокрин безларнинг тузилишига кўра турлари:</p> <p>1-оддий тармоқланмаган найсимон</p> <p>2-оддий тармоқланган найсимон</p> <p>3-оддий тармоқланган альвеоляр</p> <p>4-мураккаб тармоқланган найсимон</p> <p>5-мураккаб тармоқланган альвеоляр</p>
--	--

Кўпхужайрали безларнинг эпителий хужайралари датўпланган секрет маҳсулотлари учта йўл билан ташқаригачи қарилади (расм 3.9):

1. *Мерокрин* типдаги секреция: Бу секреция тури кенг тарқалган бўлиб, мембрана билан боғланган оксилларни,

гликопротеинларни экзоцитоз ёрдамида ташқаригачи қарилишидир.

Мерокрин безлар гатервасулак безларимисол бўлади.

2. *Апокрин* типдаги секреция:

Хужайранинг апикал қисмида этилган секрет доналар тўпланади ва озмиқдорда цитоплазма ва апикал плазматик мембрана билан қўшилиб ташқаригачи қарилади.

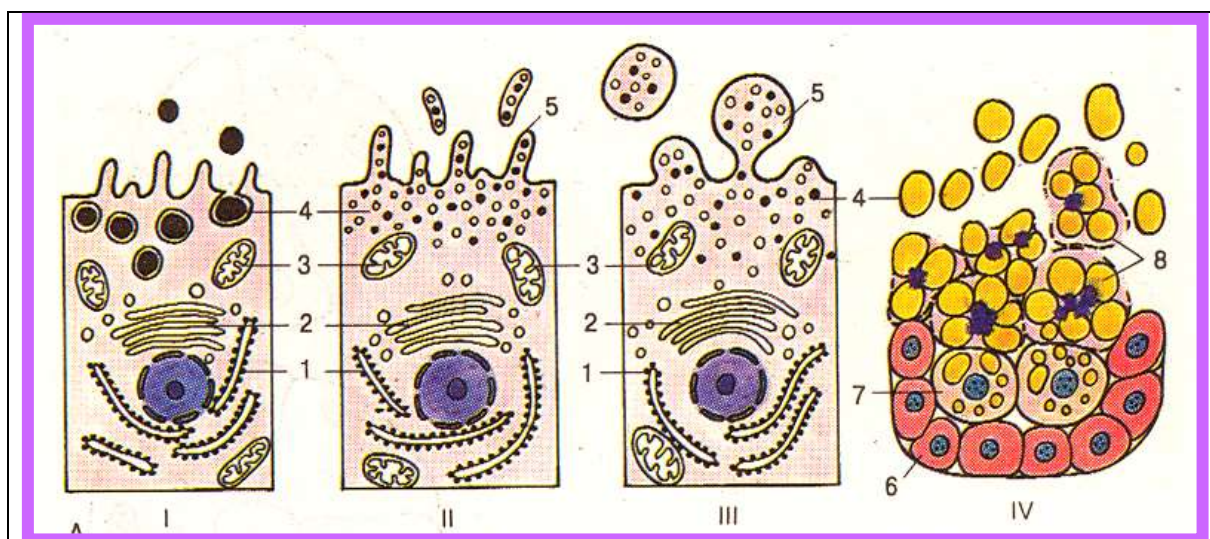
Шумеханизм орқали сут безлари даёғтомчиларисутга секрецияланади.

3. *Голокрин* типдаги секреция:

Хужайра датўпланган секрет етилиши билан хужайра ҳам парчаланиб,

секрет таркиби га қўшилиб кетади. Буни ёғ безларимисолида кўриш мумкин.

Нобудбўлган хужайралар ўрнини безнинг периферик қисмида жойлашган камди фференциаллашган хужайралар тўлдириб туради (расм 3.9.).



I – мерокрин, II – микроапокрин, III – макроапокрин, IV - голокрин

Расм 3.9. Экзокрин безларнинг секреция турлари (схема).

Экзокрин безларда ишланаётган секрет шиллик, оксил, аралаш ёки липид табиатли бўлиши мумкин. Без хужайраларининг секрет ишлаш жараёни *секретор цикл* деб юритилади. Уни қуйидаги 5 фазага бўлиш мумкин: 1) хужайрага секрет ишлаш учун керак бўлган моддаларнинг кириши; 2) хужайра ичидаги структуралар иштирокида секретнинг синтезланиши; 3) секретор модданинг етилиши; 4) етилган секретор модданинг тўпланиши; 5) секретор модданинг ажралиб чиқиши.

Биринчи фазада қон ва лимфадан хужайранинг базал плазматик қобиғи орқали секрет ишлаш учун керакли бўлган турли моддалар унинг цитоплазмасига киради. Сўнг улардан хужайраларнинг эндоплазматик тўрида органик бирикмалар ҳосил бўлиб, улар Голжи комплексида етилади ва шаклланади. Голжи комплексидан ажралган секрет дончалари хужайранинг апикал қисмида тўпланади ва без охириги бўлимлари бўшлиғига

ажралади.

IV БОБ

БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМАЛАР. ҚОН, ЛИМФА ВА ГЕМОПОЭЗ

Мезенхимадан ҳосил бўлиб, таянч-трофик вазифани бажарувчи, лекин тузилиши билан фарқланувчи тўқималар (таянч-трофик, ички муҳит тўқималари) *бириктирувчи тўқималар* гуруҳини ташкил этади. Бу гуруҳ барча тўқималар ичида ўзининг хилма-хиллиги билан ажралиб туради ва таркибига қон, лимфа, сийрак ва зич бириктирувчи тўқима, ретикуляр, ёғ, пигмент ва шиллиқ тўқима, тоғай ва суяк тўқималари киради.

Бириктирувчи тўқима ҳужайраларининг келиб чиқиши устида таниқли рус гистологи А.А.Максимов бир қатор ноёб тажрибалар ўтказди ва у биринчилардан бўлиб, қон ва бириктирувчи тўқималар генетик ва функционал нуқтаи назардан бир эканлигини исботлади.

Кўп экспериментал изланишлар шуни кўрсатдики, бириктирувчи тўқима ҳужайралари қон ҳужайралари каби ўзига хос ўзак ҳужайрадан ривожланар экан. Ўтган аср бошларида А. А. Максимов илгари сурган, яъни барча қон ҳужайралари ва бириктирувчи тўқима ҳужайралари лимфоцитларга ўхшаш ҳужайралардан ривожланади, деган назария ҳозирги кунда тўла тасдиқланди. Такимил даврида юқорида келтирилган тўқималарнинг ҳаммаси ҳомиланинг бошланғич ривожланиш босқичида ҳосил бўладиган мезенхимадан тараққий этади. Мезенхима бирламчи кам дифференциаллашган бириктирувчи тўқимадир. У мезодермадан кўчиб, ҳомила варақлари орасида ва ўқ органлар атрофида жойлашиб, ҳужайралар ҳосил қилади. Мезенхиманинг ҳосил бўлишида қисман эктодермадан кўчган ҳужайралар ҳам иштирок этади. Мезенхима тўқимасини ҳосил қилувчи мезенхима ҳужайралари юлдузсимон шаклга эга бўлиб, ўсиқлар билан бирлашади ва тўрсимон тузилмани ҳосил қилади. Бу ҳужайралар аморф ва фибрилляр ҳужайралараро модда ишлаб чиқаради.

Ҳамма ички муҳит тўқималари учун хос умумий хусусият – бу уларда *ҳужайралар ва ҳужайралараро моддаларнинг* мавжудлигидир. Ички муҳит тўқимасининг қон ва лимфа тўқимасидаги ҳужайралараро модда суюқ бўлса, тоғай ва айниқса суяк тўқималарида унинг зичлашганлигини кузатиш мумкин.

Бажарадиган вазифаси бўйича ҳам ички муҳит тўқимасининг таркибий қисми бир-биридан фарқланади. Қон, лимфа, сийрак бириктирувчи тўқима бутун организмни озиқа моддалар билан таъминлагани учун уларни *трофик тўқималар* деб аталади. Шу тўқималар организмга тушган микроблар ва ёт оксиллар билан курашда асосий ўрин тутаяди. Қон ва бириктирувчи тўқима маълум ҳужайралари фагоцитоз қилиш ва антителолар ҳосил қилиш қобилиятига эга. Ички муҳит тўқимасининг бошқа турлари эса кўпроқ механик вазифани бажаради. Улар суяк, тоғай ва зич бириктирувчи тўқималардир. Ички муҳит тўқимаси ҳужайралари эпителий тўқимасидан фарқли равишда нополяр ҳужайралардир.

ҚОН

Қон, лимфа ва тўқима суюқлиги билан бирликда организмнинг ички муҳитини ташкил қилувчи тўқимадир. Қон ҳаракатчан муҳит бўлиб, ўз таркибини доимо ўзгартириб туради. Қон таркибининг ўзгариши тартибсиз бўлмай, балки организмнинг маълум функционал ҳолатига мос равишда юз беради.

Қон таркибининг организм функционал ҳолати билан ўзаро боғлиқлиги тиббиёт амалиётида катта аҳамиятга эга, чунки кўп ҳолларда қондаги ўзгаришлар иккиламчи бўлиб, турли органлар физиологик вазифасининг бузилиши туфайли келиб чиқади.

И. А. Кассирский ибораси билан айтганда, «қон - организмнинг *ойнаси* бўлиб, унда аъзо ва тўқималарда бўладиган ҳар хил ўзгаришлар ўз аксини топади».

Қон суюқ хужайралараро модда - *плазмадан* ва унда муаллақ жойлашган *шаклли элементлардан* иборат. Уларнинг ўзаро нисбати соғлом одамда 55:45 ни ташкил этиб, *гематокрит кўрсаткичи*деб аталади. Гематокрит кўрсаткичининг у ёки бу томонга ўзгариши қоннинг суюлиши ёки қуюлишини кўрсатиб, муҳим диагностик белги ҳисобланади.

Қон миқдори вояга етган организмда тана оғирлигининг тахминан 7 процентини ташкил этиб, ўрта ҳисобда 5-5,5 литрга тенг.

Қоннинг вазифалари: 1) *транспорт* ва *трофик* вазифаси - ўпкадан кислородни тўқима ва органларга етказиб, улардан карбонат ангидридни олиб кетади; ичак ва меъдада сўрилган ва организм учун муҳим бўлган ҳар хил озиқ моддаларни тўқималарга етказиб беради; 2) *ҳимоя вазифаси* - асосан оқ қон таначалари томонидан бажарилади ва организмга тушган микроблар, захарли, бегона заррачаларни фагоцитоз қилиш (ютиш ва емириш) дан иборат бўлади. Қон таркибида махсус оқсил моддалар - антителолар бор бўлиб, улар ўз навбатида организмга тушган бегона оқсиллар, микробларга (антигенларга) жавобан ишлаб чиқарилади. Антителоларнинг асосий роли кўрсатиб ўтилган антигенларни зарарсизлантириш (нейтраллаш) ҳисобланади; 3) *Гомеостатик* (гомеостаз - организм ички муҳитининг доимийлигини таъминлаш демакдир) вазифаси - қон орқали ҳар хил орган ва системаларнинг физиологик фаолиятини бажаришда иштирок этувчи гормонлар ва турли хил моддалар ташилади. Ўз химиявий таркибининг муайянлиги туфайли қон организмда физик-кимёвий кўрсаткичларнинг доимийлигини, чунончи, тана ҳароратининг, осмотик босимнинг ва организмда кислота-асос тенглигининг доимийлигини таъминлаб туради.

ҚОН ПЛАЗМАСИ

Рангсиз, тиниқ сууюқлик бўлиб, 90-92% сувдан ва 8-10% куруқ моддадан иборат. Куруқ модданинг 5,5-8% оксиллар бўлиб, 2-3,5% ни эса логаник ва минерал бирикмалар ҳосил қилади. Қон оксилларидан энг муҳимлари *албумин* (4,5-5,5%), *глобулин* (1,2-2,5%) ва *фибриноген* (0,2-0,6%).

Оксиллар миқдори ва уларнинг проценти нисбати физиологик шароитларда доимий бўлиб, турли патологик ҳолатларда ўзгариши мумкин. Қон плазмасида глобулинларнинг бир неча турлари (фракциялари) учрайди (алфа, бета ва гамма-глобулинлар).

Гамма-глобулинлар фракцияси қон зардобида антителолар тутувчи асосий оксиллар ҳисобланади. Фибриноген эса маълум шароитда фибрин толаларига айланиш хусусиятига эга бўлиб, қон ивишида муҳим аҳамиятга эга. Фибриногенсиз плазма *қон зардоб*и деб аталади. Плазмада минерал моддалардан темир, калий, калций, фосфор, мис ва бошқалар бўлиб, улар кўпчилик ҳолларда органик моддаларнинг таркибига киради. Бундан ташқари, плазма таркибида модда алмашинув маҳсулотлари - мочевина, креатинин, ёғ ва карбонсувлар бўлади. Плазманинг муҳити (рН) нейтрал бўлиб, физиологик шароитларда 7,3-7,4 га тенг. Унинг доимийлиги буфер системалар туфайли сақланади.

ҚОННИНГ ШАКЛИ ЭЛЕМЕНТЛАРИ

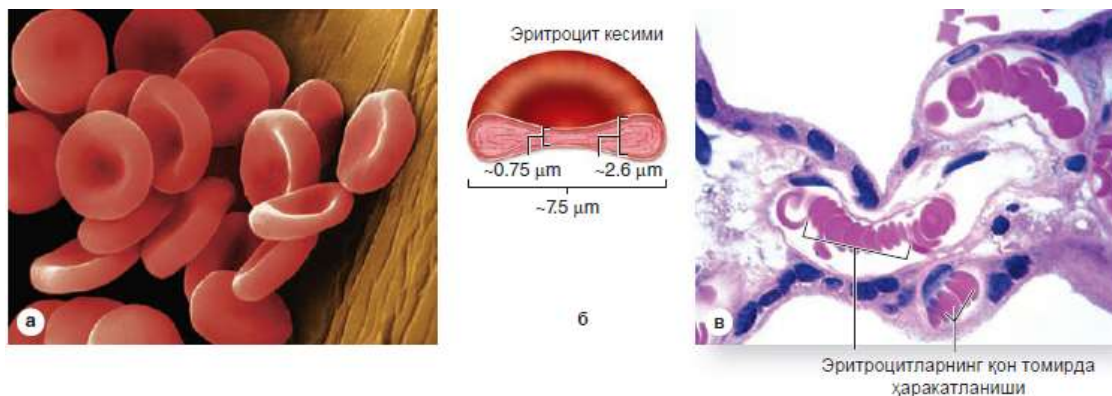
Қон шаклли элементлари қаторига қизил қон таначалари - *эритроцитлар*, оқ қон таначалари - *лейкоцитлар* ва қон пластинкалари - *тромбоцитлар* киради.

ЭРИТРОЦИТЛАР

Одамда ва бошқа сут эмизувчи ҳайвонларда эритроцитлар юқори даражада дифференциаллашган элементлар бўлиб, уларда ядро ва хужайра органеллалари бўлмайди. Етук эритроцитлар цитоплазмаси махсус оксил

гемоглобин билан тўлган. Тубан умуртқалилар ва қушларда эритроцитлар зичлашган ядро ва микронайчалар сақлайди.

Эритроцитлар энг кўп сонли қон ҳужайралари ҳисобланади. Соғлом эркекларда уларнинг сони 1 мм² қонда 4,0-5,5 млн (халқаро бирликлар системасида $4,0-5,5 \times 10^{12}/л$),



Расм 4.1. Эритроцитлар. А – сканерловчи электрон микроскопда кўриниши. Б – кесма схемаси. В – қон томир ичида ҳаракатланиши.

аёлларда эса 3,9-5,0 млнга ($3,9-5,0 \times 10^{12}/л$)га тенгдир. Вояга етган одамда ўртача 25 триллионга яқин эритроцитлар бўлади. Эритроцитлар сони ёшга ва физиологик ҳолатларга қараб ўзгариши мумкин. Масалан, чақалоқларда ва 60 ёшдан ошган кишиларда эритроцитлар сони 6-6,5 млн га етиши мумкин. Сийраклашган атмосферада, кучли жисмоний меҳнат пайтида ҳам эритроцитларнинг сони ортиши мумкин. Эритроцитлар сонининг турғун кўпайиб кетиши полицитемия дейилади ва қон системаси касалликларида учрайди. Эритроцитлар сонининг камайиб кетиши эритроцитопения деб аталиб, бу турли хил камқонлик (анемия) ларнинг характерли белгиси ҳисобланади. Қонда эритроцитлар икки томонлама ботиқ диск шаклига эга бўлиб, қоннинг суртма препаратларида юмалоқ доира шаклини олади. Растрловчи (сканерловчи) электрон микроскоп остида кўрилганда диск шаклидаги эритроцитлар (дискоцитлар) энг кўп (80%) учрайди (расм 4.1). Улардан ташқари, шарсимон (сфероцитлар), гумбазсимон (стоматоцитлар) ва

тиканаксимон ўсиқли (эхиноцитлар) эритроцитлар ҳам оз миқдорда учраши мумкин. Эритроцитлар одатда жуда эгилувчан, ёки букилувчан бўлиб, кичик қон томирлардан, айниқса капиллярларнинг бўшлиғидан ўтишга мўлжалланган бўлади. Эритроцитларнинг бу хусусиятлари уларнинг *деформацияланиш* қобилияти деб аталиб, бунда эритроцитлар цитоскелетидаги актин ипларини мембрана оқсиллари гликофоринлар билан мустаҳкам боғловчи спектрин, анкирин ва 3-тизмача оқсиллари муҳим рол ўйнайди. Ушбу оқсиллар цитоскелет билан биргаликда эритроцитнинг мембранасини мустаҳкамловчи тўрсимон тузилма ҳосил қилади, бу эса ўз навбатида эритроцитларнинг дисксимон шаклини ва унинг пластиклигини белгилайди. Эритроцитлар шакли муҳим диагностик аҳамиятга эга. Қонда нотўғри шаклли - урчуқсимон, ноксимон, эритроцитларнинг пайдо бўлиши *пойкилоцитоз* (юн. *poikilos* - ҳар хил) деб аталиб, баъзи бир патологик ҳолларда учрайди. Ўроқсимон анемия каби ирсий табиатга эга касалликларда эритроцитлар ўзига хос шаклини олиши мумкин (масалан, ўроқ шаклини). Эритроцитларнинг ўртача диаметри соғлом одамларда 7,2 мкм (7,1-8,0 мкм) бўлиб, бундай эритроцитлар *нормоцитлар*, 6 мкм дан кичиклари *микроцитлар*, 9 мкм дан йириқлари эса *макроцитлар* деб юритилади. Қон эритроцитларининг доимий катталиги ўзгариб, уларнинг нормадагидан катта ёки кичик бўлишига анизоцитоз дейилади.

Эритроцитларнинг ўртача ҳажми тахминан 88 мкм^3 га, юзаси эса 125 мкм^2 га тенг. Тирик эритроцитлар сарғиш-яшил рангга эга бўлиб, эритроцитларнинг қалин қатлами қон учун характерли бўлган қизил рангни беради. Янги тайёрланган қон суртмаларида эритроцитлар ўзларининг ён юзалари билан ёпишиб «танга устунчалари» деб номланган тузилмаларни ҳосил қилиши мумкин. Романовский усулида азур-эозин билан бўялганда эритроцитлар кислотали бўёқлар (масалан, эозин) билан, яъни оксифил бўялади. Эритроцитларнинг тахминан 2-3 проценти эса ҳам кислотали, ҳам ишқорий бўёқлар билан бўялиш (полихроматофилия) хусусиятига эга. Агар

эритроцитларни ҳали тирик вақтида (суправитал) бриллианткрезил кўк ёки азур-2 бўёғи билан бўясак, уларнинг маълум бир қисмида хаворанг бўялган ва ипчалар билан туташган доначаларни кўрамиз. Бу тузилмалар донадор-тўр модда (*substantia reticulo-filamentosa*) номини олиб, ўзида шу тузилмаларни тутадиган эритроцитлар эса *геморетикулоцитлар* дейилади. Геморетикулоцитлар миқдори соғлом одамда 1-6% бўлиб, уларнинг миқдори қон йўқотганда ёки турли камқонлик касалликларида кўпаяди. Электрон микроскоп остида геморетикулоцитларда эндоплазматик тўр, рибосомалар ва митохондрияларнинг қолдиқлари сақланиб қолганлиги кўринади. Демак, геморетикулоцитлар ҳали охиригача етилмаган ёш эритроцитлардир. Эритроцитлар осмотик босим ўзгаришига жуда сезгир. Гипотоник эритмаларда улар шишиб ёрилади, бу ҳодиса *эритроцитларнинг гемолизи* дейилади. Гипертоник эритмаларда эса эритроцитлар бужмаяди. Гемолиз процесси эритроцитлардан гемоглобиннинг чиқиб кетишига олиб келади. Гемолизга учраган эритроцитлар қобиғини электрон микроскоп остида ўрганиш жуда қулай. Эритроцитлар қобиғи типик биологик мембранадан иборат бўлиб, унинг ташқи юзасида фосфолипидлар, олигосахаридлар ва гликопротеинлар жойлашади. Ички юзада эса актив гликолитик ферментлар, АТФ-азалар ва гликопротеинлар мужассамлашгандир. Эритроцитлар қобиғи ёки плазмолеммаси ярим ўтказувчи мембрана бўлиб, қон ва тўқималар орасида актив модда алмашинувини таъминлайди. Эритроцитлар мембранасида *гликофорин* гликопротеини бўлиб, унинг таркибига кирувчи сиал кислота қолиқлари эритроцитлар юзасининг манфий зарядланганлигини белгилайди. Гликофоринлар фақат эритроцитларда учрайди, улар қон гуруҳларида эритроцитлар антигенларининг (*агглютиногенларнинг*) турларини белгилашда иштирок этади. Мембрана гликолипидлари ва гликопротеидларининг карбонсув занжирлари глюкурок кислотаси билан бирликда эритроцитларда А ва В агглютиногенларни ташкил қилади. Улар қон плазмасининг гамма-глобулинлар фракциясига кирувчи тегишли

оқсиллар – алфа- ва бета-агглютининлар таъсирида эритроцитларнинг агглютинациясини (бир-бирига ёпишишини) чакиради. Эритроцитлар юзасида резус-фактор антигени ҳам бўлади (Rh). У 86% одамларда бўлади (Rh+), 14% одамда бўлмайди (Rh–). Ҳозирги кунда қоннинг 30га яқин группалар системаси аниқланган. Аммо клиник амалиётда қон қуйишда биринчи навбатда донор ва реципиентларнинг АВ0 системаси (тўртта группа) ва Rh-фактор (икки группа – (Rh+) ва (Rh–) аниқланади.

Гемолизга учрамаган эритроцитлар электрон микроскоп остида гомоген тузилишга эга бўлиб, электронлар учун ўта юқори зичликка эга. Эритроцитлар таркибида хромопротеидлар группасига кирувчи мураккаб оқсил – гемоглобиннинг (Hb) борлиги уларнинг электрон микроскоп остида юқори зичликка эга бўлишини таъминлайди.

Эритроцитлар тахминан 60% сувдан ва 40% қуруқ моддадан иборат. Қуруқ модданинг тахминан 95% ини гемоглобин ташкил этади.

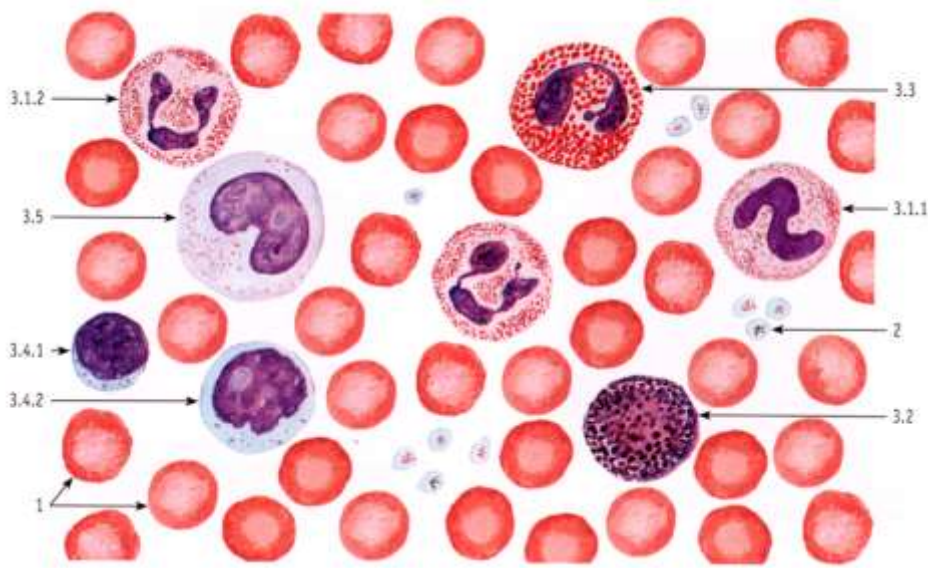
Химиявий тузилиши бўйича гемоглобин молекуласида темир элементи бўлган актив протетик группа гемдан (4%) ва оқсил группа глобиндан (96%) таркиб топган. Гем одам гемоглобинининг барча турлари учун бир хил бўлиб, глобин эса турли хилда бўлиши мумкин. Гемоглобиннинг 15 дан ортиқ тури мавжуд бўлиб, улар ёшга ва организм ҳолатига қараб ўзгариши мумкин. Янги туғилган чақалоқларда гемоглобиннинг F тури (HbF, fetus - эмбрион) 80% дан ортиқроқ бўлиб, А тури эса (HbA, adult - етук) 20% ни ташкил этади. Организм вояга етгандан сўнг гемоглобин асосан А турдан (98% дан ортиқроқ HbA) ташкил топади. Баъзи бир ирсий касалликларда генлар мутацияси туфайли бузилган гемоглобин молекулалари ҳосил бўлади. Бундай гемоглобин полимерланиб, агрегатлар ҳосил қилади, натижада эритроцитлар бужмайган ёки ўроқ шаклини олади. Бу ҳолат ўроқсимон анемия деб аталиб, қон тизимининг бошқа қисмларида (масалан, қоннинг ивиш системаси) ҳам бўладиган ўзгаришлар билан биргаликда кечади. Гемоглобин, аниқроғи глобин оқсили молекуласидаги аминокислоталар

таркибидаги ўзгаришлар *гемоглобинозлар* ёки *гемоглобинопатиялар* деб юритилади. Ҳозирги кунда уларнинг 150 дан ортиқ турлари маълум.

Эритроцитлар кислородни тўқималарга ва ҳосил бўлган карбонат ангидридни тўқималардан ўпкага ташиб берувчи асосий элементлардир. Эритроцитлар тўқиманинг нафас олиш процессида иштирок этишдан ташқари, ўзларига ҳар хил моддаларни, аминокислоталарни ва токсинларни бириктириш (адсорбция) хусусиятига эга. Эритроцитларнинг яшаш муддати ўртача 90 – 120 кун. Эритроцитлар қарий бошлаши билан уларнинг таркибидаги ферментлар активлиги пасаяди, модда алмашинуви сусаяди, оксиллар (спектрин, гликофорин) деградацияга учрайди. Мембранасида оксил деградацияси туфайли ўзига хос “қарилик” антигенлари пайдо бўлган эритроцитлар иммуноглобулин молекулалари билан қопланади. Қариган эритроцитлар макрофаглар томонидан таниб олиниб фагоцитоз қилинади. Бу жараён асосан талокда ҳамда жигар ва суяк кўмигида амалга ошади. Емирилган эритроцитлар таркибидаги гемоглобин оксилга ва темир сақловчи қисмларга парчаланаяди. Темир сақловчи гемосидерин ёки ферритин моддалари янги тараққий этаётган эритроид хужайралар цитоплазмасига тушиб, қайтадан гемоглобин синтези учун ишлатилади. Шунингдек, парчаланган эритроцитларнинг маҳсулотлари жигарда билирубин ва ўт кислоталари синтезида ҳам ишлатилиши мумкин. Бир кунда эритроцитлар умумий массасининг 0,5 – 1,5% ёки 1 мкл қонда 40000-50000 эритроцит ҳалок бўлади. Соғлом одамда кунига ўрта ҳисобда 200 - 250 миллион эритроцит емирилади.

ЛЕЙКОЦИТЛАР

Бу термин юнонча лейкос сўзидан келиб чиққан бўлиб, оқиш демакдир. Лейкоцитлар ёки оқ қон таначалари тузилиши ва вазифалари турлича бўлган



Расм
4.2. Одам
кони
суртмаси.Р
омановски

й-Гимза усули бўйича бўялган. 1 - эритроцитлар; 2 - тромбоцитлар; 3 - лейкоцитлар: 3.1 - нейтрофил гранулоцитлари, 3.1.1 - таёқча ядроли, 3.1.2 - сегмент ядроли, 3.2 - базофил гранулоцитлар, 3.3 - эозинофил гранулоцитлар, 3.4 - лимфоцитлар (3.4.1 - кичик лимфоцит, 3.4.2 - ўртача лимфоцит), 3.5 - моноцит.

хужайралар группасини ташкил этади (расм 4.2). Барча лейкоцитлар ўз цитоплазмасидаги махсус доначаларга қараб икки қатга группага ажратилади: 1) *донадор лейкоцитлар ёки гранулоцитлар*; 2) *донасиз лейкоцитлар ёки агранулоцитлар*. Гранулоцитлар уларнинг доначалари қайси бўёқлар билан бўялишига қараб *нейтрофилларга* (ҳам кислотали, ҳам ишқорий бўёқларни қабул қилувчи доначалари бор лейкоцитлар), *эозинофилларга* (кислотали бўёқлар билан яхши бўялувчи доначаларга эга лейкоцитлар) ва *базофилларга* (ишқорий бўёқлар билан бўялувчи доначаларга эга лейкоцитлар) бўлинади. Агранулоцитлар эса келиб чиқиши, тузилиши ва функционал белгиларига қараб икки группага - *лимфоцитларга* ва *моноцитларга* бўлинади.

Физиологик шароитларда соғлом одамда лейкоцитларнинг сони 1 мм^3 қонда 3800-9000 ($3,8-9 \times 10^9/\text{л}$) га тенг. Лейкоцитлар сонининг кўпайиб

кетиши *лейкоцитоз* деб аталиб, организмда турли хил яллиғланиш процесслари рўй берганда кузатилади. Бундан ташқари, жисмоний меҳнат жараёнида, ҳомиладорлик вақтида ва овқатдан сўнг ҳам лейкоцитлар сонининг маълум даражада ошиб кетиши юз бериб, бу ҳолат физиологик *лейкоцитоз* дейилади.

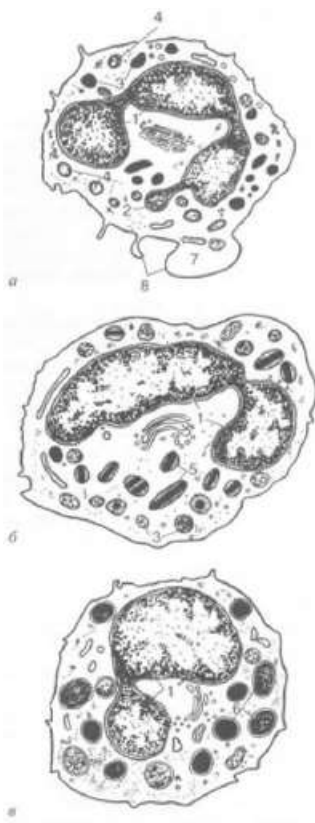
Лейкоцитлар организмда турли-туман вазифаларни бажаради, шулар жумласидан трофик ва ҳимоя вазифаларини қайд қилиб ўтмоқ зарур.

Лейкоцитларнинг ҳимоя вазифаси ёт заррачаларни (антигенларни) фагоцитоз қилиш ва емириш, уларга қарши махсус оқсиллар (антителолар) ишлаб чиқариш ва ниҳоят, ёт ҳужайраларга таъсир этиб, ўлдиришни ўз ичига олади. Микроорганизмлар ва ёт заррачалар лейкоцитлар (асосан, нейтрофиллар ва моноцитлар) томонидан ютилгандан сўнг гидролитик ферментлар таъсирида парчаланadi (носпецифик ёки умумий иммунитет). Айрим ҳолларда эса дастлаб лейкоцитлар емирилиб, натижада, ташқи муҳитга чиққан гидролитик ферментлар микроорганизмларни парчалашда иштирок этади. Лейкоцитлар (асосан В-лимфоцитлар) организмга кирган антигенлар таъсирига жавобан антителолар ишлаб чиқариш жараёнида иштирок этади (гуморал иммунитет). Лейкоцитлар (асосан Т-лимфоцитлар) ёт ҳужайраларни бартараф қилишни таъминлайди (ҳужайравий иммунитет).

ГРАНУЛОЦИТЛАР (ДОНАДОР ЛЕЙКОЦИТЛАР)

Барча гранулоцитларнинг умумий тузилиши бир-бирига ўхшайди (махсус доначалари бундан мустасно). Улар юмалоқ бўлиб, ядроси бир неча алоҳида бўлақларга (сегментларга) бўлинган. Хроматин зичлашган бўлиб, асосан ядронинг чекка қисмида жойлашади. Электрон микроскоп остида гранулоцитлар ҳужайра қобиғининг кўп сонли псевдоподиялари ҳисобига нотўғри шаклда эканлиги кўринади. Ҳужайра органеллалари кам сонли: цитоплазма бўйлаб бир текисда тарқоқ жойлашган майда митохондриялар ва эндоплазматик тўр пуфакчалари кўринади. Цитоплазманинг асосий қисмини эса бир-биридан фарқ қилувчи махсус доначалар эгаллаб ётади (расм 4.3).

Нейтрофил лейкоцитлар ёки нейтрофиллар. Улар юмалоқ шаклга эга бўлиб, диаметри қонда 7- 9 мкм, қон суртмаларида эса япалоқлашиб 10-13 мкм гача етади. Нейтрофиллар лейкоцитлар ичида энг кўп сонли бўлиб, улар умумий миқдорининг 65-70 процентини ташкил этади.



Расм 4.3. Гранулоцитларнинг ёки донадор лейкоцитларнинг ультрамикроскопик тузилиши (схема). А-сегмент ядроли нейтрофил лейкоцит; Б-эозинофил лейкоцит; В-базофил лейкоцит; 1-ядро сегментлари; 2 - жинсий хроматин; 3 - бирламчи ёки азурофил доначалар; 4 - иккиламчи ёки специфик доначалар; 5- специфик, кристаллоид сақловчи эозинофил доначалар; 6- турли тузилишга эга бўлган базофил доначалар; 7-органеллалар бўлмайдиган периферик зона; 8-микроворсинкалар ва псевдоподиялар.

Романовский усули билан бўялганда нейтрофиллар цитоплазмаси оч оксифил бўлиб, унда кўп сонли кўкиш-пушти рангли майда доначалар кўринади. Электрон микроскоп остида нейтрофилларнинг доначалари асосий икки хилдан - бирламчи (азурофил) ва иккиламчи (специфик) доначалардан иборат эканлиги аниқланган. Бирламчи доначалар йирикрок (0,4- 0,8 мкм диаметрга), юмалоқ ва юқори электрон зичликка эга. Иккиламчи доначалар электрон зичлиги камроқ ва ўлчамлари ҳам нисбатан кичикрок(0,2-0,5 мкм), шакли ҳар хил (овал, таёқчасимон, вергулсимон) бўлиши мумкин. Шуни таъкидлаб ўтиш керакки, нейтрофил хужайраларининг суяк кўмигидаги таракқиёти давомида бирламчи доначаларнинг сони нисбатан камайиб боради ва улар етук нейтрофилларда умумий доначалар сонининг фақатгина 10-15% га яқин қисмини ташкил этади. Мазкур доначалар бир-биридан ўз химиявий таркиби билан тубдан фарқ қилади. Бирламчи доначалар лизосомаларга яқин бўлиб, ўз таркибида бир қатор гидролитик ферментлар, жумладан, кислотали фосфатаза, бета-глюкуронидаза, арилсулфатаза, кислотали протеазалар, лизоцим, катионли оқсиллар ва миелопероксидаза сақлайди. Иккиламчи доначаларнинг таркибида асосан ишқорий фосфатаза бўлади, кислотали фосфатаза ва миелопероксидаза эса учрамайди. Уларга хос бўлиб лактоферрин, катионли оқсиллар, лизоцим ва бошқа микробларга қарши моддалар ҳисобланади. Нейтрофиллар ташқи томондан қалинлиги 10 нм ва кўп сонли ёлғон оёқлари (псевдоподийлар) туфайли нотекис бўлган хужайра қобиғи билан ўралгандир. Кўп сонли псевдоподийларнинг бўлиши нейтрофилларнинг актив ҳаракат қилиш қобилиятига эга эканидан далолат беради. Шунингдек нейтрофиллар плазмолеммасида турли хил: опсонинлар (иммуноглобулин Г ва комплемент оқсиллари), адгезия молекулалари, цитокинлар, яллиғланиш медиаторлари билан боғланувчи рецепторлар жойлашган. Азуорофил ва специфик доначалар билан биргаликда бу рецепторлар нейтрофилларнинг асосий вазифаси бўлган **фагоцитозда** муҳим рол ўйнайди.

Лейкоцитлар умумий сонининг мутлоқ кўпчилигини (60- 65%) сегмент ядроли етук нейтрофиллар ташкил этади. Етук нейтрофиллар ядроси кўпинча 3-4 та алоҳида бўлаклардан (сегментлардан) иборат бўлиб, бу бўлаклар ингичка кўприкчалар ёрдамида ўзаро тутшиб туради. Хроматин асосан ядро чеккасида тўпланган бўлиб, ядро марказида эса сийрак жойлашади.

Нейтрофилларнинг бир қисми (2-4%) эгилган таёқча шаклида ядро туттади ва таёқча ядроли нейтрофиллар деб аталади. Ёш нейтрофиллар ёки метамиелоцитлар деб аталувчи нейтрофиллар ловиясимон ёки тақасимон, хроматини тарқоқ ядрога эга. Бу нейтрофиллар физиологик шароитларда периферик қонда ҳам учраб, уларнинг миқдори 0,5% дан ошмайди. Таёқча ядроли ва ёш нейтрофиллар сонининг кўпайиб кетиши муҳим диагностик аҳамиятга эга. Аёлларнинг етук нейтрофилларида махсус хроматин таначалари ёки Барр таначалари учрайди. Улар ядро қобиғи остида барабан таёқчаси ёки узилаётган томчи шаклида бўлади. Барр таначалари XX хромосомага эга бўлган кишиларда, яъни фақат аёллар нейтрофилларидагина бўлиб, эркакларда битта X-хромосома бўлганлиги сабабли учрамайди. Барр таначалари ёки жинсий хроматиннинг бўлиши суд-тиббийёт тажрибасида муҳим аҳамиятга эга. Нейтрофиллар актив ҳаракат қилиш қобилиятига эга бўлиб, организмнинг яллиғланиш жараёни ва тўқималар емирилиши содир бўлаётган жойларига етиб боради. Бу ерда нейтрофиллар ёт зарралар, микроблар ва емирилган хужайра бўлакларини фагоцитоз қилади. Шу хусусияти туфайли нейтрофилларни *микрофаглар* ҳам деб аталади.

Нейтрофилларнинг муҳим хусусиятларидан бири уларнинг базал мембранадан ва хужайра элементлари орасидан ўтиб, бириктирувчи тўқиманинг асосий моддаси томон силжиш қобилиятидир. Юқорида кўрсатиб ўтилганидек, нейтрофиллар ўз цитоплазмасида қатор гидролитик ферментларни сақлайди. Булардан ташқари, нейтрофилларда 5 га яқин бактерицид (микроорганизмни емирувчи) оксил моддалар, жумладан, фагоцитин, опсонин ва бошқалар топилган. Нейтрофилларда гликоген ва бир

катор аминокислоталарнинг бўлиши уларнинг модда алмашинув процессларида актив иштирок этишидан далолат беради. Булардан ташқари, нейтрофилларда махсус моддалар - кейлонлар бўлиб, улар гранулоцитларнинг пролиферация ва дифференциаланиш жараёнларини бошқаришда иштирок этади. Нейтрофиллар ўткир яллиғланиш дараёнларида қатнашиб, опсонин билан қопланган микроорганизмларни фагоцитоз қилади. Фагоцитоз жараёнида нейтрофиллар жуда кўп миқдорда кислород ютади ва уни тезлик билан сарфлайди. Бу жараён “респиратор портлаш” номи билан юритилиб, унинг натижасида микробларга ўлдирувчи таъсир кўрсатувчи H_2O_2 , супероксид O ва гидроксил OH радикаллари ҳосил бўлади. Фагоцитоз бер неча босқичда кетади. Даставвал рецепторлар ёрдамида таниб олинган, опсонинланган микроблар фагоцитар вакуолага қамраб олинади ва фагосома ҳосил бўлади. Фагосома бирламчи лизосома билан қўшилиб фаголизосомага айланади. Шундан кейин фаголизосомаларга нейтрофилларда мавжуд барча бактерицид моддалар, жумладан лактоферрин, миелопероксидаза, лизоцим, супероксид радикаллар ва бошқалар киради. Микробларни парчалаш жараёнида нейтрофилларнинг ўзи ҳам нобуд бўлади. Нейтрофилларнинг емирилиши туфайли пироген, яъни ҳароратни кўтарувчи моддалар ҳосил бўлади. Яллиғланиш ўчоқларида нобуд бўлган нейтрофиллар емирилган микроблар ва тўқима тузилмалари билан биргаликда йирингни асосий қисмини ташкил этади. Нейтрофилларнинг яшаш муддати ўрта ҳисобда 10,2 суткага тенг бўлиб, шундан 4 суткаси суяк кўмигида ўтади. Нейтрофиллар периферик қонда оз муддат (8-24 соат) бўлади. Тўқимага тушгач, улар қайтиб томирларга ўтмайди, тўқималарда ўз вазифаларини адо этгач, емирилади. Нейтрофиллар миқдорининг кўпайиб кетиши - нейтрофилёз турли хил яллиғланиш реакцияларида кузатилади. Бундай ҳолларда кўпинча таёқча ядроли ва ёш нейтрофиллар процент миқдорининг кўпайиши, яъни лейкоцитар формуланинг чапга силжиши қайд этилади.

Эозинофил лейкоцитлар ёки эозинофиллар. Улар нейтрофилларга нисбатан бирмунча йирикроқ бўлиб, диаметри қонда 10-11 мкм, кон суртмасида эса 12-15 мкм га тенг. Эозинофиллар физиологик ҳолатда лейкоцитлар умумий миқдорининг 2-5% ини ташкил этади. Эозинофиллар ядроси, нейтрофилларникига ўхшаш тузилган бўлиб, алоҳида бўлақлардан (сегментлардан) иборат. Бўлақлар сони эозинофилларда асосан 2 та бўлиб, 3 ёки ундан кўп сегментли ядро сақловчи эозинофиллар жуда кам учрайди. Эозинофилларни бошқа лейкоцитлардан ажратиб турувчи асосий хусусияти улар цитоплазмасида жойлашган махсус доначаларнинг ўзига хос тузилишидир. Эозинофил доначалари икки турли бўлиб, биринчиси юмалоқ ёки овал шаклга эга ва нейтрофилларникига нисбатан йирикроқдир (диаметри 0,3-1,5 мкм). Улар кўп миқдорда бўлиб, Романовский усули билан бўялганда эозин билан қизил рангга бўялади ва ташқи кўриниши бўйича «қизил икрани» эслатади.

Электрон микроскоп остида эозинофиллар ўзларининг хужайра органеллалари тузилиши бўйича нейтрофиллардан деярли фарқ қилмайди. Улар цитоплазмасидаги махсус эозинофил донадорлиги эса ўзига хос ултрамикроскопик тузилишга эга.

Одамда ва каламуш эозинофилларида биринчи тур доначалар овал ёки чўзинчоқ шаклга эга бўлиб, ҳар хил электрон зичликка эга бўлган қисмлардан иборат. Доначаларнинг марказида ёки марказдан сал четроқда катта электрон зичликка эга бўлган призма, трапеция ёки тўғри бурчак шаклидаги *кристаллоид* тузилма жойлашган бўлиб, қолган қисми эса электрон зичлиги камроқ донадор материалдан иборат. Иккинчи тур доначалар майдароқ (0,1-0,5 мкм) бўлиб, гомоген ёки донадор тузилишга эга. Уларда кристаллоид учрамайди. Бу доначалар оз миқдорда бўлиб, ўзида кислотали фосфатаза ва арилсулфатаза ферментларини сақлайди. Уларга биринчи тур доначалар ҳосил бўлишидаги дастлабки босқич деб қаралади.

Биохимиявий ва цитохимиявий усуллар билан биринчи тур эозинофил доначаларда кислотали фосфатаза ва арилсулфатазадан ташқари оксидланиш ферментлари - пероксидаза, *диаминоксидаза (гистаминаза)* ва каталазалар борлиги аниқланган. Пероксидаза эозинофилларда нейтрофилларга нисбатан 2,5 баравар кўп бўлиб, химиявий таркиби билан лактопероксидазаларга киради. Пероксидаза доначаларнинг периферик қисмида жойлашиб, кристаллоид тузилмаларда учрамайди. Ферментлардан ташқари доначалар таркибида кўп миқдорда асосий ва катион оксиллар бор. Барча кўрсатилган моддалар эозинофилларнинг махсус вазифаларни бажаришини таъминлайди.

Эозинофил лейкоцитлар актив ҳаракат қилиш ва бирмунча фагоцитоз қобилиятига эга. Турли аллергия ҳолатларда эозинофилларнинг сони билан гистамин моддаси алмашинуви орасида ўзаро боғланиш бўлиб, эозинофиллар гистаминни актив равишда ютади ва гистаминаза ферменти ёрдамида парчалайди. Шунингдек, эозинофиллар серотонинни ҳам парчалаш қобилиятига эга. Арилсулфатаза ва катион оксиллар аллергия реакцияларда ҳосил бўладиган моддалар (аллергия медиаторлари) ни нейтраллашда актив иштирок этадилар. Пероксидаза, асосий ва катион оксиллар организмга тушган турли хил паразитларга ва уларнинг личинкаларига цитотоксик таъсир кўрсатади. Эозинофилларнинг антипаразитар таъсирида доначаларнинг кристаллоид қисмида жойлашган *бош ишқорий оксил* асосий ўрин тутди. Эозинофиллар плзмолеммасида иммуноглобулинларнинг Fc-қисмлари, комплементнинг C3, C4, C5 компонентлари рецепторлари мавжуд. Аллергия омилларини нейтраллаш билан бирга, эозинофиллар базофил лейкоцитлар ва семиз хужайралар дегрануляциясига, яъни улардан гистамин ва серотонин ажралиб чиқишига тўсқинлик қилади. Бу борада эозинофиллар шу хужайраларнинг ўзига хос антагонисти ҳисобланиб, тўқима гомеостазида катта рол ўйнайди.

Эозинофиллар сонининг ошиб кетиши *эозинофилия* деб аталиб, турли хил аллергия ҳолатларда, жумладан, бронхиал астмада, зардоб касаллигида,

паразитар касалликларда ва бошқаларда учрайди. Эозинофиллар такомилли ва уларнинг қонга тушиши гуморал бошқарув механизмлари таъсири остида бўлади. Эозинофилларнинг яшаш муддати 10-12 суткага тенг бўлиб, шундан 4 суткаси суяк кўмигида ўтади. Улар қонда қисқа вақт (4-12 соат) бўлиб, кейин тўқималарга чиқади ва ўз асосий вазифаларини бажаради.

Базофил лейкоцитлар ёки базофиллар. Улар нейтрофил ва эозинофилларга нисбатан майдароқ бўлиб, ўртача диаметрлари қонда 7-8 мкм, қон суртмаларида эса 10-12 мкм га тенг. Базофиллар, лейкоцитлар ичида энг кам сонли хужайралар бўлиб, физиологик шароитларда улар лейкоцитлар умумий миқдорининг 0,5-1 % ини ташкил этади. Базофил лейкоцитлар ядроси кўпинча 2 сегментдан иборат бўлиб, хужайра органеллаларининг тузилиши жиҳатидан нейтрофил ва эозинофиллардан деярли фарқ қилмайди. Базофиллар цитоплазмасидаги махсус доначаларнинг тузилиши ва бўялиши уларни бошқа донадор лейкоцитлардан ажратишга имкон беради. Базофил доначалари Романовский усули билан бўялганда ўзларига ишқорий бўёқларни яхши қабул қилиб, ҳар хил, яъни пушти бинафшадан тортиб қора ранггача бўялади. Базофил доначаларининг бу хусусияти, яъни бўёқ рангига хос бўлмаган тусни олиши *метахромазия* деб номланади ва доначалар таркибидаги махсус гликозаминогликан - гепарин билан боғлиқ.

Электрон микроскоп остида кўрилганда базофил доначаларининг бир хил тузилишга эга эмаслиги аниқланган. Доначалар анча йирик (диаметрлари 0,4-1,2 мкм) бўлиб, юмалоқ ёки овал шаклга эгадир. Уларнинг мағзида бири-бирига параллел йўналган кўп сонли тузилмалар кўринади. Доначалар таркибида *гепарин, гистамин ва серотонин (5-окситриптамин)* борлиги аниқланган. Базофиллар таркибида қондаги барча гистаминнинг ярми мужассамлашгандир. Улар гепаринга ҳам бой. Базофиллар таркибида гликоген, кислотали фосфатаза ва пероксидаза ҳам учрайди. Булардан ташқари, доначаларда махсус *гистидиндекарбоксилаза* ферменти бўлиб, у

гистидиндан гистамин синтезланишини таъминлайди. Шундай қилиб, химиявий таркиби бўйича базофил лейкоцитлар бириктирувчи тўқиманинг семиз хужайралари ёки тўқима базофилларига жуда ҳам яқин туради. Ўз таркибида кўп миқдорда гепарин ва гистамин сақловчи бу хужайралар аллергия реакцияларда ва иммунитет процессларида фаол иштирок этади. Улар организмда аллергенларнинг махсус IgE антителолар билан ҳосил қилган комплексига жавобан ўз доначаларини чиқаради (дегрануляция). Натижада, ажралиб чиққан гистамин ва бошқа биологик актив медиаторлар тўқималар ички муҳитининг ўзгаришига ва аллергия пайдо бўлишига олиб келади. Базофилларнинг ҳаётий цикли 10-12 суткадан иборат бўлиб, эозинофиллардан деярли фарқ қилмайди.

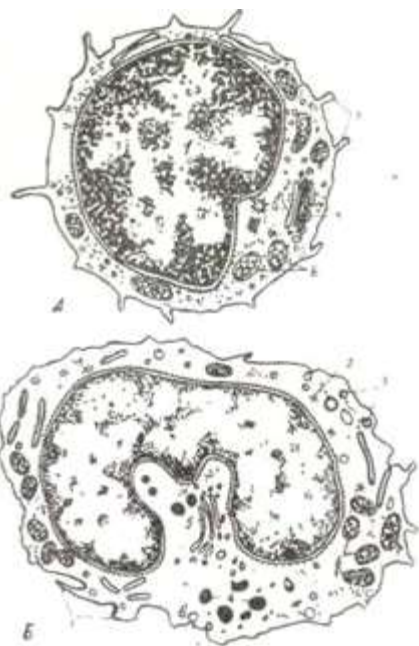
АГРАНУЛОЦИТЛАР (ДОНАСИЗ ЛЕЙКОЦИТЛАР)

Агранулоцитлар ёки донасиз лейкоцитлар ўз цитоплазмаларида махсус доначалар сақламайдиган оқ қон таначаларидир. Аммо «агранулоцитлар» термини кўп жиҳатдан шартли бўлиб, хужайраларнинг тузилишини тўла ифодаламайди. Тузилиши ва функцияси жиҳатидан агранулоцитлар *лимфоцитларга* ва *моноцитларга* бўлинади.

Лимфоцитлар. Улар вояга етган организмда лейкоцитлар умумий сонининг 20-35% ини ташкил қилади. Организмда ўрта ҳисобда 1,5 кг атрофида лимфоцитлар бўлиб, шундан фақатгина 5 г га яқинигина периферик қонда, 70 г суяк кўмигида, қолганлари эса тўқима ва органларда тақсимланган бўлади. Лимфоцитлар йирик (диаметри 10-15 мкм), ўрта(диаметри 7-9 мкм) ва майда лимфоцитларга (диаметри 4,5-6 мкм) ажратилади. Нормал шароитларда қонда фақат 10% га яқин йирик лимфоцитлар бўлиб, қолган 90% ини эса ўрта ва майда лимфоцитлар ташкил қилади. Лимфоцитларнинг умумий тузилиш принципи жуда оддий, улар

кўпинча марказда жойлашган йирик, юмалок ва ловиясимон шаклга эга бўлган ядро сақлайди.

Электрон микроскоп остида ядро структурасининг йирик, ўрта ва майда лимфоцитларда ҳар хил эканлиги кўринади. Майда лимфоцитларда ядро юмалок ёки биргина ботикликка эга бўлиб, хроматин зичлашган ва ядро бўйлаб баробар тақсимлангандир. Орта ва йирик лимфоцитлар очроқ ядрога эга бўлиб, хроматин майда доначалар шаклида асосан ядро қобиғи остида тўпланган. Бу лимфоцитлар ядросида кўпинча бир ёки бир неча ядрочаларни учратиш мумкин. Лимфоцитлар цитоплазмаси ингичка, баъзида эса кенг хошия шаклида ядро атрофида жойлашиб. Романовский усули билан бўялганда тўқ кўкиш рангдан (ўта базофил) оч ҳаворанг тусгача (сул базофил) бўялиши мумкин.



Расм. 4.4. Агранулоцитларнинг ёки донасиз лейкоцитларнинг ултрамикроскопик тузилиши (схема). А-лимфоцит; Б- моноцит; 1- ядро; 2-

рибосомалар; 3 -микроворсинкалар: 4 – лизосомалар; 5-Голжи комплекси; 6-митохондриялар; 7- пиноцитоз пуфакчалар.

Электрон микроскоп ёрдамида майда ва ўрта лимфоцитлар цитоплазмасида кўп сонли эркин рибосомаларни ва бир неча митохондрияларни кўриш мумкин. Эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси суи тараккий этган бўлади. Баъзида ядронинг ботиқ зонасида хужайра маркази ва майда пуфакчалар учрайди (расм 4.4). Растрловчи электрон микроскоп остида лимфоцитларнинг юзасида турли миқдорда ва катталикида бўлган микроворсинкалар кўринади (расм 4.5). Микроворсинкалар асосан Б лимфоцитларда кўп бўлиб, Т лимфоцитларнинг юзаси эса нисбатан силлиқ бўлади. Йирик лимфоцитлар цитоплазмаси нисбатан кўпроқ ва текис тақсимланган митохондриялар бўлиши, баъзи бир ҳолларда эса электрон зич доначалар сақлаши билан характерланади. Шунини қайд этиб ўтиш керакки, лимфоцитлар гарчанд донасииз лейкоцитлар қаторига кирсада, уларнинг маълум бир миқдорида цитоплазмада зич доначалар ва параллел йўналган найчалар системаси топилган. Бу лимфоцитлар асосан йирик бўлиб, «йирик донадор лимфоцитлар» номи билан юритилади. Улар умумий лимфоцитларнинг тахминан 10% га яқинини ташкил этиб, цитотоксик таъсир кўрсатади, ёт хужайралар ёки микроорганизмларни ҳалок этишда муҳим аҳамият касб этади. Шунинг учун уларни “*табиий киллерлар*” (ингл. natural killer) ёки НК-хужайралар деб аталади.

Лимфоцитлар таркибида кўп миқдорда нуклеопротеидлар, катепсинлар, гликоген, гистидин, ферментлардан нуклеазалар, амилаза, кислотали фосфатаза, цитохромоксидаза ва бошқалар бўлади. Лимфоцитлар иммунитет жараёнининг энг асосий хужайраларидир.

Иммунологик ва функционал нуқтаи назардан лимфоцитларнинг асосий икки тури - *Т- ва Б-лимфоцитлар* фарқланади. Морфологик жиҳатдан Т- ва Б-лимфоцитлар бир хил тузилишга эга бўлиб, фақат плазмолемма юзасида жойлашган гликопротеид рецепторлари билан фарқланади.

Булардан ташқари, қонда юқорида кўрсатилган табиий киллер (0 ёки НК-хужайралар) лимфоцитлар ҳам бор. Т-лимфоцитлар айрисимон безда (тимусда) ривожланади. Уларнинг номи ҳам шу аъзонинг бош ҳарфидан келиб чиқади. Тимусга келган лимфоцитларнинг бошланғич хужайралари тимик гормонлар таъсирида Т-лимфоцитларга айланади. Тимусда Т-лимфоцитларнинг антигенга боғлиқ бўлмаган дифференциалланиши ва селекцияси (танлаб олиниши) кузатилади. Т-лимфоцитлар қон орқали периферик органларга (талок, лимфа тугуни, муртаклар ва бошқалар) боради ва шу аъзоларнинг маълум қисмида (Т-зонасида) жойлашади. Талокда Т-зона периартериал қисми, лимфа тугунида эса паракортикал қисми таркибига киради. Б-лимфоцитларнинг номи кушларда бўладиган Фабриций халтаси (BursaFabricius) билан боғлиқ. Илк бор шу халтада (бурсада) топилган лимфоцитлар Б-лимфоцитлар деб аталиб, бурса уларнинг марказий такомилланиш органи ҳисобланади. Одамда ва бошқа сут эмизувчиларда Б-лимфоцитларнинг марказий аъзоси бўлиб қизил суяк кўмиги ҳисобланади. Шунингдек, шиллик қаватлар боғлиқ бўлган лимфоид тўқималар (танглай, тил, юткин муртаклари, ингичка ичакдаги пейер пилакчалари, аппендикс, бронхлар ва сийдик йўллариининг лимфатик фолликулалари ва бошқалар) ҳам Т- ва Б-лимфоцитларнинг кейинги такомилланиши ва фаолиятида муҳим ўрин тутди.



Расм 4.5. Периферик қондаги микроворсинкалар тутувчи лимфоцит. Растрловчи (сканловчи) электрон микроскопда кўриниши. 1-микроворсинкалар.

Шундай қилиб, одамда Т-системанинг асосий аъзоси бўлиб тимус хизмат қилса, В-системанинг марказий аъзоси қизил суяк кўмигидир. Унда ҳосил бўлган В-лимфоцитлар талок, лимфа ва бошқа лимфоид тузилмаларга бориб, у ерда маълум бир қисмларда етук В-лимфоцитларга шаклланади. Бу қисмлар В-лимфоцитлар зонаси ёки В-зона деб номланади. В-лимфоцитлар организм бирор антиген билан учрашганда фаоллашиб кўпая бошлайди. Дастлаб В-бластлар ҳосил бўлиб (йирик, ёш хужайра), улардан эса антителолар синтез қиладиган плазматик хужайралар ҳосил бўлади. Т-лимфоцитлар хужайравий иммунитет жараёнларида иштирок этса, В-лимфоцитлар гуморал иммунитет реакцияларини таъминлайди. Лимфоцитлар ва бошқа иммун (иммунокомпетент) хужайраларнинг турлари уларнинг қобиғида махсус рецептор молекулалари бўлиши билан бир биридан ажралиб туради. Бу молекулалар бир хил хужайра ёки уларнинг туркумлари учун специфик бўлиб, *дифференциалланиш кластерлари* (ингл. clusters of differentiation, қисқача CD) деб аталади. CD молекулалари моноклонал антителолар ёрдамида иммуногистохимия ёки цитометрия усулларини қўллаб аниқланади. Шу усуллар билан аниқланган CD молекулалари *CD маркерлари* (белгиловчилари) деб юритилади. CD маркерлар халқаро системага мувофиқ равишда рақамлар билан ифодаланади, масалан, CD1, CD2, CD3, CD4, CD8, CD12, CD20, CD27 ва ҳоказо. Баъзи CD маркерлар хужайраларнинг бутун ҳаёти давомида аниқланади, баъзилари эса дифференциалланишнинг маълум босқичларида ёки хужайра фаоллашганида намоён бўлади. Қон Т-лимфоцитлари CD маркерларига қараб 2 турга бўлинади. Ёрдамчи (Т-хелперлар) Т-лимфоцитлар CD4, цитотоксик (Т-киллерлар) ва бошқарувчи (Т-

супрессорлар) CD8 маркерларни намоиш қилади. В-лимфоцитларни аниқловчилари бўлиб В-хужайраларнинг иммуноглобулин рецепторлари ва CD19, CD20, CD22 маркерлар хизмат қилади. NK-лимфоцитларда CD2, CD7 ва CD16 маркерлар аниқланади.

Шундай қилиб, кон лимфоцитлари функционал жиҳатдан турли хил бўлиб, уларнинг таркибига В-лимфоцитлар, Т-хелперлар ва цитотоксик Т-лимфоцитлар (CD4 + ва CD8 +), ҳамда табиий киллерлар (NK) киради. Лимфоцитлар организмнинг иммун-химоя вазифасини (иммунитетни) таъминлаб берувчи асосий хужайралардир. Улар бошқа хужайралар (гранулоцитлар, макрофаглар, интердигитловчи ва дендритик хужайралар ва бошқалар) билан уюшган ҳолда организмга тушган микроорганизмлар, паразитлар, ёт хужайралар ва ўсма хужайраларга қарши курашида муҳим рол ўйнайди. Лимфоцитларнинг маълум шароитларда турли моддалар (масалан, бактериал антигенлар) таъсирида кам дифференциалланган лимфобласт хужайраларга айланиши уларнинг муҳим хусусиятларидан биридир. Бласт хужайралар бўлиниш ва дифференциалланиш қобилятига эга бўлиб, натижада, улар ҳисобига активлашган лимфоцитлар (иммуноцитлар) клони ҳосил бўлади.

Лимфоцитларнинг яшаш муддати турлича бўлиб, улар орасида қисқа муддат (бир неча кун ва ҳафталаб) яшовчи В-лимфоцитлар 5 - 15 % ни ташкил этади. Узоқ муддат (бир неча йилгача) яшовчи лимфоцитлар кўпроқ (80% гача) бўлиб, асосан, Т-лимфоцитлардан иборатдир. Лимфоцитлар миқдорининг абсолют кўпайиб кетиши (*лимфоцитоз*) турли касалликларда кузатилиши мумкин. Янги туғилган чақалоқларда лимфоцитлар умумий лейкоцитлар миқдорининг 50-60% ни ташкил этади.

Лимфоцитлар сонининг камайиб кетиши (*лимфоцитопения*) нур касаллигида, вирусли инфекцияларда (масалан ОИДС) ва турли хил интоксикацияларда учрайди.

Моноцитлар. Моноцитлар қоннинг энг йирик хужайралари ҳисобланади. Уларнинг катталиги суртмаларда 20 мкм гача, қонда эса 9-12 мкм гача бўлади. Моноцитлар сони етук организмда умумий лейкоцитлар миқдорининг 6-8% ини ташкил этади. Моноцитлар ядроси шаклининг турли хилда бўлиши билан характерланади - кўпчилик ҳолларда ядро ловиясимон ёки тақасимон шаклга эга бўлади. Хроматин сийрак, ноте-кис тўр шаклида жойлашиб, Романовский усули билан бўялганда қизғиш бинафша рангга бўялади. Баъзан 1-2 та оксифил бўялган ядроча кўринади. Моноцитлар цитоплазмаси базофил бўялиш хусусиятига эга бўлиб, уларнинг базофиллиги лимфоцитларга нисбатан кўпроқ ифодалангандир.

Цитоплазма Романовский усули билан қисман кўк, қисман бинафша рангга бўялиб, бу цитоплазмага характерли кўкиш-бинафша тус беради. Моноцитлар цитоплазмасида нафис махсус азурофил донадорлик, баъзан эса йирикроқ базофил бўялувчи донадорлик ҳам учраши мумкин. Электрон микроскопда моноцитлар цитоплазмасининг лимфоцитларга нисбатан хужайра органеллаларига анча бой эканлиги кўзга ташланади (расм 4.4).

Митохондриялар кўп сонли бўлиб, эндоплазматик тўр ва Голжи комплекслари яхши тараққий этган. Хужайра қобиғи остида жуда кўп пиноцитоз пуфакчалар жойлашиб, баъзан уларда фагоцитоз қилинган заррачалар учрайди. Бундан ташқари, сушт электрон зичликка эга бўлган, катталиги 0,1-0,5 мкм келадиган доначалар ҳам бўлиб, улар ёруғлик микроскопида кўринадиган азурофил доначаларига мос келади. Бир хужайра цитоплазмасида 150 га яқин донача бўлиши мумкин. Доначалар таркибида кислотали фосфатаза, пероксидаза ва арилсулфатаза ферментлари бўлиб, улар доначаларнинг ўзига хос лизосомалар эканлигидан далолат беради. Моноцитлар актив ҳаракат қилиш қобилиятига эга бўлиб, уларнинг асосий вазибаларидан бири фагоцитоздир. Улар қонда 2-3 сутка давомида айланиб, сўнгра тўқималарга ўтади. Тўқималар ва органларда моноцитлар микромуҳит таъсири остида турли хил макрофагларга (эркин макрофаглар, алвеоляр

макрофаглар, жигарда Купфер хужайралари, суякда остеокластлар, нерв тўқимасида глиал макрофаглар ёки микроглия ва бошқаларга) айланади.

Барча макрофагларни моноцитларнинг авлоди деб ҳисоблаш мумкин. Шу туфайли моноцитлар моноклеар фагоцитлар системасининг асосий хужайраларидир.

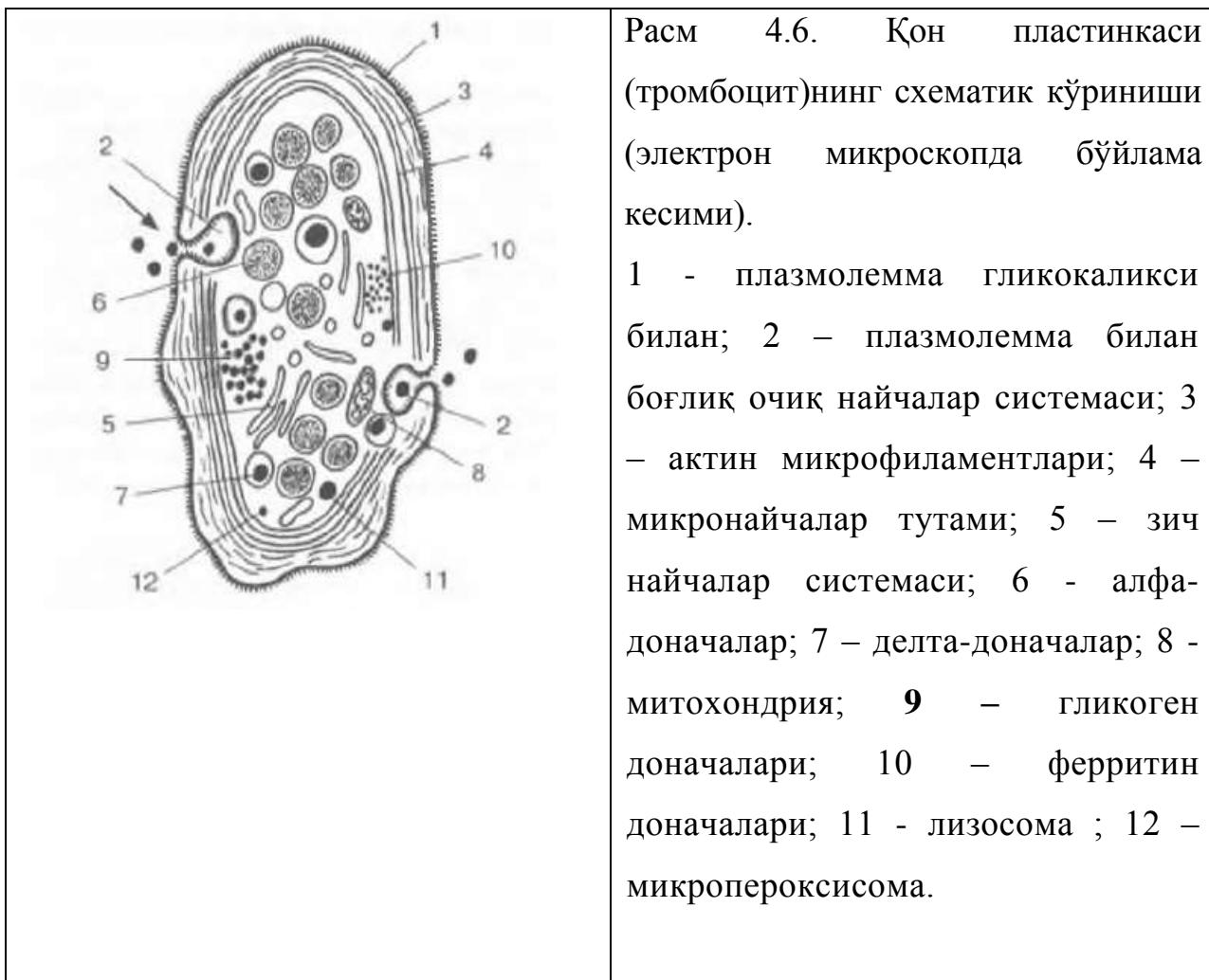
ҚОН ПЛАСТИНКАЛАРИ - ТРОМБОЦИТЛАР

Қон пластинкалари эритроцитлар ва лейкоцитлар билан бир қаторда қоннинг учинчи хил шаклли элементларини ташкил этади. Лейкоцитлар ва эритроцитлардан фарқли равишда қон пластинкалари ҳақиқий хужайралар бўлмай, суяк кўмигидаги гигант мегакариоцит хужайралари цитоплазмасининг майда (катталиги 2-5 мкм) фрагментларидир. Гарчан *тромбоцит* атамаси одам қон пластинкаларига нисбатан унчалик тўғри келмасада, аммо клиник амалиётда у жуда кенг қўлланилади. Ўзида ядро сақловчи ва ҳақиқий хужайралар бўлган тромбоцитлар фақат тубан умуртқалиларда (масалан, амфибийлар, қушлар қонида) кузатилади ва Рекленгаузен хужайралари деб аталади. Нормал шароитда қон пластинкаларининг миқдори одамда 1 мм^3 қонда 200000 дан 300000 гача ($200\text{-}300 \times 10^9/\text{л}$) бўлади. Қон пластинкалари одатда юмалоқ ва овал шаклга эга бўлиб, уларда периферик, структурага эга бўлмаган зона - *гиаломер* ва марказий, донадор зона - *грануломер* тафовут этилади.

Қон пластинкалари қонда турли шаклларда, яъни ёш, етук, дегенератив ва қари пластинкалар шаклида учраши мумкин. Ёш пластинкалар тўқ бинафша рангга бўялган грануломер зонага ва оч пушти гиаломер зонага эга бўлади. Патологик ҳолатларда қонда дегенератив ва гигант (катталиги 7-9 мкм) пластинкалар учрайди.

Электрон микроскоп остида қон пластинкаларининг кўп сонли бўртмалар - псевдоподияларга эгаллиги кўринади. Уларнинг сони ва

катталиги пластинкаларнинг функционал ҳолатига боғлиқ бўлади. Донадор зона ёки грануломерда органеллалар, киритмалар ҳамдатурли катталикка эга бўлган доначалар кўринади (расм 4.6).



Тромбоцитлар плазмолеммаси қалин гликокаликсга эга бўлиб, у псевдоподийларда ва инвагинацияларда ҳам кузатилади. Гликокаликс гликопротеинларида пластинкаларнинг адгезия ва агрегация жараёнларида иштирок этувчи рецепторлар жойлашади. Тромбоцитлар цитоскелети яхши ривожланган бўлиб, актин микрофиламентлари ва микронайчалар тутамларидан иборат. Цитоскелет тузилмалари тромбоцитларнинг шаклини сақлаб туришда, ўсиқлар ва инвагинациялар ҳосил қилишда, эндоцитоз ва экзоцитоз жараёнларида муҳим рол ўйнайди. Бундан ташқари актин

ипчалари ҳосил бўлган қон тромбининг сиқилиб, жипслашишида (ретракциясида) иштирок этади.

Тромбоцитлар гиаломерида плазмолемма билан боғлиқ бўлган *очиқ каналлар системаси* бўлиб, у орқали пластинкалар моддаларни ютиши ёки ўз маҳсулотини плазмага чиқариши мумкин. Бундан ташқари плазмолемма билан бевосита боғланмаган (*ётиқ*) *зич каналчалар системаси* ҳам бўлиб, у тўда-тўда бўлиб жойлашган ва ўзида аморф материал сақлайдиган найчалардан ташкил топган.

Грануломерда, айниқса ёш тромбоцитларда, органеллалар: рибосомалар, митохондриялар, эндоплазматик тўр ва Голжи комплекслари элементлари, майда лизосомалар, микропероксисомалар, микронайчаларни кўриш мумкин. Уларнинг орасида тўда-тўда бўлиб ётган гликоген заррачалари (гликоген пакетлари) ва ферритин доначалари ҳам учрайди. Буларнинг бари қон пластинкаларида синтетик жараёнларининг фаол давом этаётганлигини кўрсатади. Грануломернинг асосий тузилмалари унинг сони 60-120гача бўлган махсус доначаларидир. Доначаларнинг икки асосий тури фарқланади – алфа- ва делта-гранулалар. Алфа доначалар энг кўп сонли ва йирик (300-500 нм) бўлиб, ёруғлик микроскопида ҳам яхши кўринади. Улар тромбоцитларнинг энг асосий функционал доначалари бўлиб, таркибида қон ивишида иштирок этувчи оксиллар, гликопротеинлар, тромбоцитар ўсиш омиллари, ферментлар, тромбоспондин ва бошқалар бўлади. Делта-гранулалар катталиги 250-300 нм бўлган зич таначалар бўлиб, ичида эксцентрик жойлашган ўта зич мағзи кўринади. Доначалар таркибида серотонин бўлиб, у асосан қон плазмасидан кириб, пластинкаларда тўпланади. Тромбоцитлар қонда серотонин депоси сифатида хизмат қилади. Бундан ташқари делта-доначаларда гистамин, адреналин, юқори концентрацияда Ca^{2+} , АДФ, АТФ ва 10 га яқин қон ивиш омиллари бўлади. Кўрсатилган доначалардан ташқари тромбоцитларда ламбда-доначалар деб аталадиган майда лизосомалар, ҳамда ўзида пероксидаза

ферменти тутувчи микропероксисомалар ҳам бўлади. Тромбоцитлар фаоллашганда унинг доначаларидаги маҳсулот плазмолемма билан боғлиқ очиқ каналчалар орқали чиқарилади. Тромбоцитларда турли биологик фаол моддаларнинг тўпланиши ҳам эндоцитоз йўли билан шу система орқали амалга оширилади.

Тромбоцитлар организмда кўп вазифаларни бажаради, шу билан бирга уларнинг қон ивишида ва шикастланган томир деворини тиклашда иштирок этиши энг асосий ҳисобланади. Физиологик ҳолатларда одатда тромбоцитлар соғлом томирлар эндотелийсига ёпишмайди, шунинг учун томир ичида тромб ҳосил бўлмайди. Томирлар деворининг шикастланиши натижасида тўқималардан ажралиб чиққан ивиш омиллари тромбоцитларнинг томирлар эндотелийсининг базал мембранасига ва коллаген толаларга ёпишишига (адгезия) олиб келади. Тромбоцитлар доначаларидаги қон ивиш омиллари каналчалар системаси орқали ташқарига чиқиб, фибрин толалари билан биргаликда қон куйқаси – *тромбни* ҳосил қилади. Баъзи касалликларда (масалан атеросклерозда) томирлар эндотелийсининг жароҳатланиши туфайли томир ичида тромблар ҳосил бўлиши (*тромбоз*) мумкин. Айниқса юрак ва мия томирларининг тромбози ўта хавфли бўлиб, миокард инфарктига ва мия инсултига олиб келиши мумкин.

Қон пластинкаларининг сони симпатик нерв системаси кўзгалганда, ҳаддан ташқари жисмоний ҳаракатларда, талоқ олиб ташланганда ва бошқа ҳолларда кўпайиб кетиши мумкин. Бу ҳол *тромбоцитоз* деб аталади. Пластинкалар сонининг камайиши - *тромбоцитопения* ҳам турли касалликларда учрайди.

Қон пластинкаларининг яшаш муддати қисқа бўлиб, ўртача 5-8 кунга тенг. Қариган тромбоцитлар асосан талоқда емирилади. Баъзи касалликларда талоқнинг бу функцияси кучайиб кетиб (гиперспленизм), қонда тромбоцитопенияга олиб келади.

Гемограмма. Гемограмма тушунчаси қон шаклли элементларининг миқдорий нисбати, гемоглобин миқдори, эритроцитларнинг чўкиш реакцияси (СОЭ), гематокрит кўрсаткичи ва бошқаларни ўз ичига олади. Бу кўрсаткичлар тиббиёт амалиётида кенг қўлланиб, уларни билиш ҳар бир шифокор учун муҳим аҳамият кашф этади. Турли лейкоцитлар процент миқдорининг нисбати лейкоцитар формула ёки *Шиллинг формуласи* деб аталади. Ҳозирги вақтда нормал лейкоцитлар формула кўрсаткичлари қилиб қуйидагилар қабул қилинган.

Лейкоцитлар миқдори 1 мм^3 қонда 3,8-9,0 минг ($3,8-9 \times 10^9/\text{л}$) атрофида бўлади, шулардан: нейтрофиллар-65-70% ни (сегментядролилари-60-65% ни, таёқча ядролилар-2-4% ни, ёш нейтрофиллар ёки метамиелоцитлар 0-0,5% ни), эозинофиллар-2-5% ни, базофиллар-0,5-1% ни, лимфоцитлар-20- 35% ни, моноцитлар-6-8% ни ташкил этади.

ГЕМОГРАММАНИНГ ЁШГА ҚАРАБ ЎЗГАРИШИ

Клиник практикада гемограмманинг ёшга қараб ўзгаришини билиш ҳам муҳим аҳамиятга эга. Янги туғилган чақалоқда эритроцитлар сони $6-7 \times 10^{12}/\text{л}$ бўлиб, 2 ҳафтадан сўнг $4,5-5,5 \times 10^{12}/\text{л}$ гача камаяди. Эритроцитлар миқдори яна тобора камайиб 3-6 ойлик чақалоқда минимал даражага ($3,5-4,0 \times 10^{12}/\text{л}$) етади. Ёшболаларда эритроцитлар сони бирмунча камроқ бўлиб, фақат балоғат ёшидагина вояга етган катта одамникига яқинлашади.

Лейкоцитлар сони ҳам ёшга қараб турлича бўлади. Янги туғилган чақалоқларда улар жуда кўпайган ($10-28 \times 10^9/\text{л}$) бўлади. Иккинчи ҳафтага келиб лейкоцитлар сони $9-15 \times 10^9/\text{л}$ гача камаяди. Организм ўсиши давомида лейкоцитлар миқдори секин-аста камаяди ва балоғат ёшида вояга етган одамникидек бўлиб қолади. Янги туғилган болаларда нейтрофиллар ва лимфоцитларнинг нисбати вояга етган одамларникидек бўлади. Аммо лимфоцитлар сони тез ошади ва 4-5 суткада нейтрофиллар билан тенглашади (биринчи физиологик кесишув). Лимфоцитлар миқдорининг ошуви давом

этади ва 1-2 яшар болаларда улар 60- 65% ни, нейтрофиллар эса 20-25% ни ташкил этади. Сўнгра лимфоцитлар сони секин-аста камаяди ва 4 ёшли болаларда улар яна нейтрофиллар билан тенглашади (иккинчи физиологик кесишув). Лимфоцитларнинг камайиши ва нейтрофилларнинг ошиши балоғат ёшигача давом этади.

ЛИМФА

Умуртқали ҳайвонлар организмида қон томирлар системасидан ташқари лимфатик томирлар мавжуд. Бу нозик томирлар ичидан сарғимтир рангда оқсил табиатига эга бўлган ва ўз таркибида шакли элементларни сақлаган суюқлик - лимфа оқади. Лимфа - лимфоплазмадан ва шакли элементлардан иборат. Химиявий тузилиши жиҳатидан лимфоплазма қон плазмасига яқин, аммо лимфоплазма таркибида оқсиллар анча кам. Оқсил фракцияларидан албумин лимфоплазмада глобулиндан бирмунча кўпдир. Оқсиллардан ташқари лимфоплазмада ферментлар, нейтрал ёғлар, оддий карбон сув, эриган минерал тузлар ва микроэлементлар бўлади.

Шакли элементлари асосан лимфоцитлар (95-98%), моноцитлардан ташкил топган. Бундан ташқари, лейкоцитларнинг бошқа турлари, жуда оз миқдорда эритроцитлар ҳам учрайди.

Лимфа тўқима ва органларнинг лимфатик капиллярларида хужайра оралик суюқлик ҳисобига ҳосил бўлади ва лимфатик томирлар орқали лимфа тугунига қуйилади. У ердан лимфа томирларига ўтиб ва ниҳоят венага қуйилади. Шунинг учун 3 хил лимфа суюқлигини тафовут қилиш мумкин.

- 1. Периферик лимфа (лимфа тугунигача).*
- 2. Оралик лимфа (лимфа тугунидан ўтгандан сўнг).*
- 3. Марказий лимфа (кўкрак қафасида жойлашган йирик лимфатик томирдаги лимфа).*

Лимфа таркиби организм ҳолатига қараб ўзгариб туради. Периферик лимфа томирлар бир учи берк найчани эслатади. Унинг ичидаги лимфа

суяқлиги лимфоплазмадан ташкил топган бўлиб, қон шаклли элементлари кўринмайди. Лимфа суяқлиги лимфа тугунларидан ўтиш жараёнида лимфоцитларга бойида. Марказий лимфа томирларидаги лимфа суяқлиги қон шаклли элементларини кўп тутди.

ҚОН ЯРАТИЛИШИ (ГЕМОПОЭЗ)

Гемопоз қон шаклли элементларининг эмбрионда (эмбрионал гемопоз) ва етук организмда яратилиш (постэмбрионал гемопоз) жараёнларини ўз ичига олиб, уларни ўрганиш клиник амалиёт учун муҳим аҳамиятга эга.

Эмбрионда қон яратилиши

Одам ҳомиласида дастлабки қон ҳосил бўлиши эмбрион тараққиётининг *сариклик халтасида* бошланади. Шунга ўхшаш қисқа вақт давом этадиган гемопоз ва ангиогенез (қон томирларининг ҳосил бўлиши) сариклик қопининг бўртмаси бўлган *аллантоисда* ҳам кузатилади. Бу биринчи ёки ангиобластик қон тараққиёти давридир. Сариклик халтаси деворидаги мезенхима хужайралари қон оролчалари шаклида ажралиб чиқади. Кейинчалик мезенхима хужайралари ўз ўсиқларини йўқотиб юмалоқ шакли олади ва қоннинг ўзак хужайраларига айланади.

Қон оролчаларининг чекка қисмларида жойлашган мезенхима хужайралари эса, аксинча, яссилашади ва бўлажак қон томирларининг деворини ҳосил қилувчи эндотелиал хужайраларга айланади. Ўзак хужайраларнинг маълум бир қисми бирламчи қон хужайраларига дифференциаллашади. Бирламчи қон хужайралари йирик, юмалоқ ва овалсимон бўлиб, базофил бўяладиган цитоплазмага эга бўлади. Улар митоз йўли билан бўлиниб кўпаяди. Бирламчи қон хужайраларининг кейинги такомилли ёки дифференциалланиши хужайралар цитоплазмасида гемоглобин тўпланиши ва ядронинг кичрайиб зичланиши (пикноз) билан характерланади.

Сўнгра ядро хужайрадан сиқиб чиқарилади ва ниҳоятда бирламчи қон хужайралари мегалобласт босқичидан тўғридан-тўғри мегалоцитларга ёки бирламчи йирик эритроцитларга айланади. Схематик тарзида бу процессни қуйидагича ифодалаш мумкин: *бирламчи қон хужайраси - мегалобласт - мегалоцит*. Шунини таъкидлаш керакки, мегалобластик эритропоэз нормал шароитда фақат эмбрионал давридагина учрайди, вояга етган организмда эса фақат патологик ҳолатларда (камқонлик, витамин В₁₂етишмовчилигида) учрайди. Ўз яшаш муддатини ўтаган мегалоцитлар емирилади ва томирларнинг эндотелий хужайралари томонидан фагоцитоз қилинади. Қолган бирламчи қон хужайраларидан, масалан, сариқлик халтаси томирларида иккиламчи эритроцитлар ривожлана бошлайди. Уларнинг тараққиёти мегалоцитлар такомиллашишидан фарқ қилиб, секинроқ амалга ошади ва нормоцит босқичини ўтайди. Бу жараён схематик тарзида қуйидагича ифодаланади: *бирламчи қон хужайралари → иккиламчи эритробластлар → полихроматофил нормоцитлар → оксифил нормоцитлар → иккиламчи эритроцитлар*. Тараққиёт босқичидаги барча хужайралар иккиламчи эритробластлардан бошлаб то иккиламчи эритроцитларгача, мегалоцитларга нисбатан анча кичик бўлади, яъни уларнинг катталиги етук организмдаги эритроцитларнинг катталигига яқин келади.

Дастлабки эмбрионал даврида эритроцитлар тараққиётининг ўзига хос хусусияти шундан иборатки, бу процесс сариқлик халтаси томирларининг ичида, яъни интраваскуляр амалга ошади. Шу билан бирга бу даврда донадор лейкоцитлар ҳам тараққий қилади - уларнинг такомилли томирлардан ташқарида, экстраваскуляр жойлашган бирламчи қон хужайраларидан бошланади. Шунинг билан эмбрионал тараққиётининг биринчи даври, яъни ангиобластик давр тугайди. Эмбрионал тараққиётнинг 4-5 ҳафтасига келиб сариқлик халтаси атрофияга учрайди ва унинг қон яратиш функцияси йўқолади. Шу вақтдан бошлаб хусусий эмбрионал қон яратилиш даври

бошланади. Эритроцитлар ва лейкоцитлар жигар, талоқ, тимус, суяк кўмиги ва лимфа тугунларида яратилади.

Жигарда қон яратилиши. Эмбрионал даврнинг 5 ҳафтасидан бошлаб жигар эмбрионда қон яратилиши маркази бўлиб қолади. Ҳосил бўладиган қон хужайралари сариқлик қопчасидан келган ўзак хужайраларидан ривожланади. Улар бирламчи қон хужайраларига айланади ва юқорида кўрсатилган босқичларни босиб ўтиб иккиламчи эритроцитларни беради. Такмиллашган эритроцитлар билан бир пайтда жигарда донатор лейкоцитлар, асосан такмиллашган нейтрофил ва эозинофиллар ҳам кўрилади. Вояга этган организмдан фарқли ўлароқ, бу процесс оралик босқичларни ташлаб ўтиб, яъни миелобласт, промиелоцит босқичларни ўтамасдан туриб амалга ошади. Схематик тарзида донатор лейкоцитлар такомилли қуйидагича бўлади. Бирламчи қон хужайраси → етук гранулоцит. Булардан ташқари, жигарда гигант хужайралар - мегакариоцитлар ҳам ривожланади. Улар ўзидан тромбоцитлар ажратиб чиқаради. Барча элементларнинг таракқиёти жигарда томирлардан ташқарида, яъни экстраваскуляр амалга ошади. Жигарда қон яратилиши аста-секин сусайиб боради ва эмбрионал таракқиётнинг охирига келиб бутунлай тўхтайтиди.

Талоқда қон яратилиши. Эмбрионал ҳаётнинг биринчи ярмида талоқда гемопоезнинг барча хужайралари (эритроцитлар, гранулоцитлар, лимфоцитлар, қон пластинкалари) таракқий этади. Талоқда экстраваскуляр қон яратилишининг манбаи бўлиб мезенхимадан такмиллашувчи ўзак хужайралар ҳисобланади. Ҳомила туғилиши пайтига келиб талоқда эритро- ва гранулоцитопоез жараёнлари сусаяди ва бутунлай тўхтайтиди. Тромбоцитопоез туғилгандан сўнг озгина давом этиб, у ҳам тўхтайтиди. Талоқ Т ва Б лимфоцитларнинг кейинги такмиллашув ва фаолият кўрсатув аъзоси, ҳамда ҳаёт муддати тугаган шаклли элементларнинг (эритроцитлар, қон пластинкалари) емириладиган жойи бўлиб қолади.

Лимфа тугунида қон яратилиши. Эмбрион тараққиётининг учинчи ойига келиб лимфа қопчаси деворининг мезенхимасидан ҳаракатчан ўзак хужайралари ажралиб чиқа бошлайди. Мезенхима синцитийси ретикуляр тўқимага айланиб, бу тўқима орасида эркин хужайралар - лимфобластлар ва лимфоцитлар жойлашади. Лимфа тугуни куртакларининг дастлабки тараққиёт даврларида уларда эритробластлар ва миелоид элементларининг борлигини кўриш мумкин, бироқ бу элементларнинг кўпайиши лимфоцитлар пайдо бўлиши билан тўхтади.

Бўқоқ безида қон яратилиши. Тимусда Т-лимфоцитлар яратилиши ҳомила такомилининг 9-10 ҳафтасидан бошлаб, ҳомила туғилгандан кейин ҳам давом этади. Шу даврда тимус ретикулоэпителиал хужайралари орасига даставвал жигардан, сўнгра суяк кўмигидан Т-лимфоцитларнинг бошланғич хужайралари келиб жойлашади. Улар тимус микромуҳити хужайралари таъсирида Т-кўпайиб ва дифференциалланиб, Т-лимфоцитларни ҳосил қила бошлайди. Бу жараён бола туғилгандан кейин янада кучаяди. Етук организмда тимус Т-лимфоцитларнинг асосий ва ягона яратилиш манбаи бўлиб қолади.

Суяк кўмигида қон яратилиши. Суяк кўмигида қон яратилиши эмбрион тараққиётининг охириги ойларида бошланиб, ҳомила туғилгандан кейин кучаяди. Вояга етган организмда суяк кўмиги эритроцитлар, донали ва донасиз лейкоцитлар ва қон пластинкалари яратиладиган энг асосий универсал орган бўлиб қолади. Суяк кўмиги тимус ва бошқа қон яратувчи органларига ўзак хужайраларни стказиб беради. Шу билан бирга у одамда В-лимфоцитларнинг асосий тараққиёт манбаи ҳисобланади.

ВОЯГА ЕТГАН ОРГАНИЗМДА ҚОН ЯРАТИЛИШИ

Вояга етган организмда қон яратувчи асосий органлар қизил суяк кўмиги, талоқ, лимфа тугунлари ва тимус (айрисимон без, бўқоқ бези)

ҳисобланади. Барча қон шаклли элементлари учун ягона бошланғич ҳужайра қоннинг ўзак ҳужайраларидир (ҚЎХ). Ўзак ҳужайраларнинг мавжудлигини канадалик олимлар Мак Куллох ва Тилл 1960 йилда исбот қилдилар ва бу билан рус олими А. А. Максимовнинг қон ҳужайралари учун ягона бошланғич ҳужайра мавжуд эканлиги тўғрисидаги фикрини тасдиқладилар. Қоннинг ўзак ҳужайралари *плюрипотент* (plura - кўп, potentia – имконият) бўлиб, қон яратилишининг барча йўналишларида, яъни *эритроцитопоз*, *гранулоцитопоз*, *лимфоцитопоз*, *моноцитопоз* ва *тромбоцитопоз* йўналишларида ривожлана оладиган ҳужайралар синфига киради. Уларнинг асосий хусусиятлари ўз-ўзини сақлаб қолиш қобилятининг борлиги, кўпайиш имкониятига эгаллиги ва турли йўналишларда ривожлана олиши ҳисобланади. Ўзак ҳужайралар маълум бир миқдорда бўлиб, бўлинганида ҳам уларнинг сони ўзгармай доимий қолади, яъни ўзак ҳужайра бўлиниши натижасида ҳосил бўлган икки ҳужайранинг фақат биттасигина такомиллашишни давом эттириб, иккинчиси ўзгармай, ўзак ҳужайралигича қолади. Бу ҳужайралар тузилиши бўйича майда қорамтир лимфоцитларга ўхшаб кетади. Ҳужайралар диаметри ўртача 8-10 мкм бўлиб, цитоплазмаси тор. Ҳужайра органеллалари ва полисомалар кам, эркин рибосомалар эса кўп. Ўзак ҳужайраларни ўрганиш уларнинг *колониялар* (маълум бир ёки бир неча йўналишда такомил этувчи ҳужайралар тўплами) ни ҳосил қилиш хусусияти билан чамбарчас боғлиқдир. Маълум бир ёки бир неча йўналишларда дифференциаллашувчи ҳужайралар қаторини ҳосил қилувчи *полипотент* (poli-кўп) ҳужайралар *колония ҳосил қилувчи бирликлар* деб аталади. Колониялар ҳосил бўлиши моноцитлар, макрофаглар, дендритик ва интердигитловчи ретикуляр ҳужайралар, Т-лимфоцитлар ишлаб чиқарадиган *колонияларни стимуловчи (омиллар) факторлар* (КСФ) таъсирида амалга ошади. Қоннинг ўзак ҳужайралари асосан икки йўналишда дифференциалланади. Биринчи йўналишда ярим ўзак ҳужайра ёки миелопозонинг бошланғич ҳужайраси (МБХ) ҳосил бўлади. Бу ҳужайра ҳали

полипотент бўлиб, эритро-, грануло-, моно- ва мегакариоцитопозлар йўналишида дифференциалланади. Иккинчи йўналишда бошқа ярим полипотент ўзак хужайра ёки лимфоцитопознинг бошланғич хужайраси (ЛБХ) ҳосил бўлади. У ўз навбатида Т- ва Б-лимфоцитопозлар йўналишида дифференциалланиш қобилятига эга. Ярим ўзак хужайралар (МБХ, ЛБХ) дан ташқари гемопознинг ҳар бир катори учун хос бўлган бошланғич *унипотент* хужайралар ҳам мавжуд. Масалан, эритроцитларнинг (ЭБХ), нейтрофилларнинг (НБХ), базофилларнинг (ББХ), эозинофилларнинг (ЭОБХ), моноцитларнинг (МНБХ), мегакариоцитларнинг (МГБХ), Т- ва Б-лимфоцитларнинг (ТлБХ, БлБХ) ўз бошланғич хужайралари бор. Улардан ўз навбатида морфологик жиҳатидан идентификация қилиниши мумкин бўлган бласт хужайралар - эритробластлар, монобластлар, миелобластлар, мегакариобластлар, Т-ва Б-лимфобластларга дифференциаллашади.

Шундай қилиб, гемопозз жараёнида турли хужайралар синфлари мавжудлиги кўрилади: ўзак (ёки плюрипотент) хужайралар, ярим ўзак (полипотент) хужайралар (МБХ ва ЛБХ), унипотент хужайралар (ЭБХ, ЭОБХ, НБХ, ББХ, МНБХ, МГБХ, ТлБХ, БлБХ), бласт хужайралар, етилувчи хужайралар, етук хужайралар. Ўзак хужайралардан бошлаб то етук қон шаклли элементлари ҳосил бўлгунча кечадиган жараён қон яратувчи аъзоларда мавжуд бўлган микромуҳит таъсирида бўлади. Микромуҳитни ҳосил қилувчи асосий элементлар бўлиб ретикуляр, интердигитик, дендритик хужайралар, моноцитлар ва макрофаглар ҳисобланади.

Бўқоқ беги ёки тимусда эса бу жараёнда ретикулоэпителиал хужайралар асосий рол ўйнайди. Микромуҳит хужайралари ўзак ёки ярим ўзак хужайраларининг қон шаклли элементларига дифференциаланишини таъминловчи биологик актив моддалар (асосан КСФлар ва интерлейкинлар) ишлаб чиқаради. Булардан ташқари гемопозз жараёнларида эритропоззда актив иштирок этувчи эритропоэтин, тромбоцитопоззда қатнашувчи

тромбопоэтин ва Т-лимфоцитларнинг ҳосил бўлишида актив рол ўйнайдиган тимик гормонлар муҳим ўрин тутди.

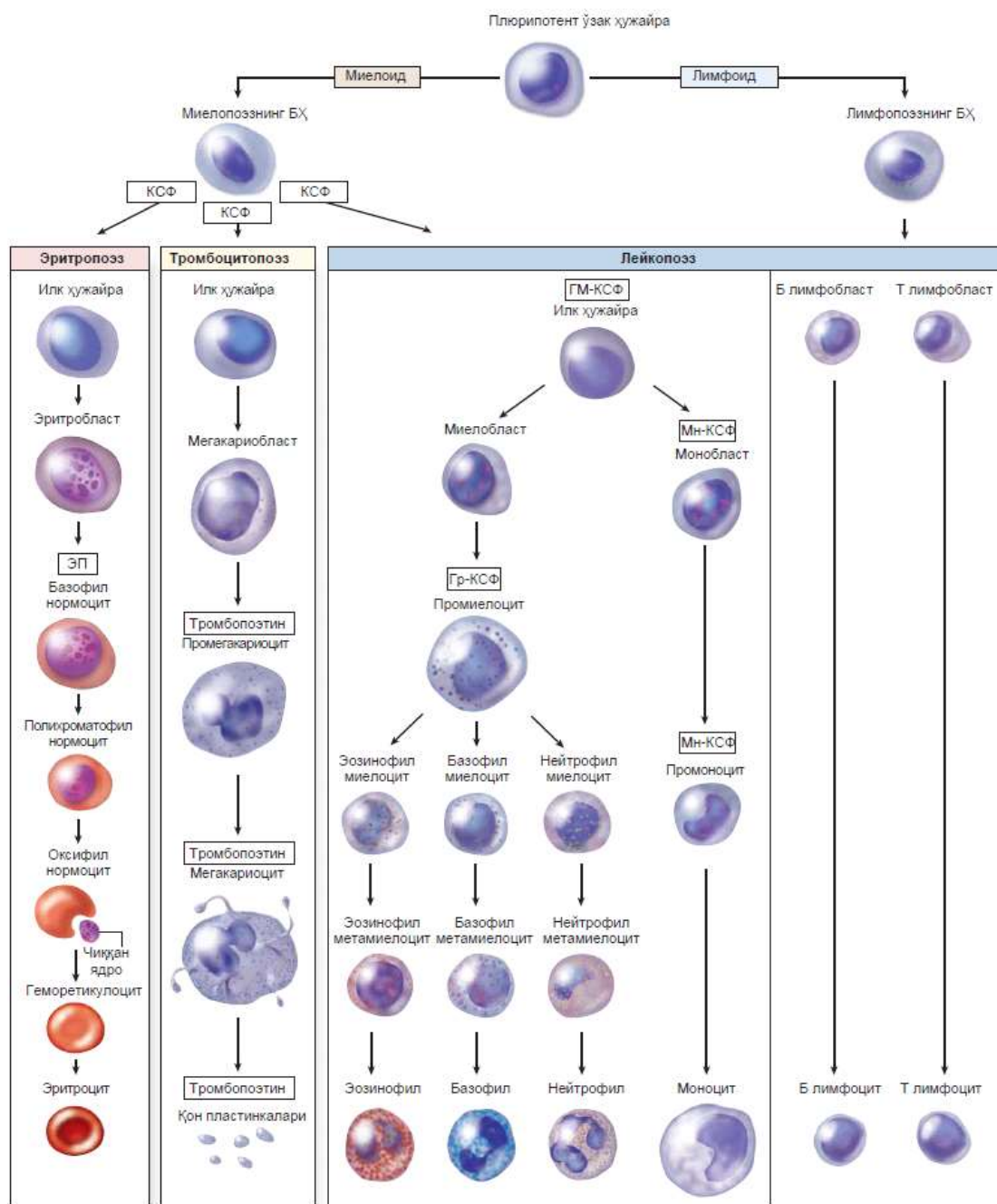
Гемопоз жароғи тўғрисида кўп назариялар яратилган. Уларни полифилетик (яъни бир неча ўзак хужайралари мавжудлигини тан олувчи), дуалистик (икки ўзак хужайраси мавжуд деювчи) ва унитар (ягона ўзак хужайраси борлигини тан олувчи) назарияларга бўлиш мумкин. Ҳозирги пайтда барча талабларга жавоб берадиган қон яратилиши назарияси унитар назария ҳисобланади. Бу назария олиб борилган экспериментал ишлар натижасида ривожланди ва мустаҳкамланди. Унитар назария бўйича барча қон элементлари учун ягона плюрипотент ўзак хужайраси мавжуд. Бу хужайра қоннинг барча шаклли элементлари учун энг бош хужайра ҳисобланади. Гемопоз жароғинини шартли равишда икки тўқимада - миелоид ва лимфоид тўқималарда кечади деб ҳисобланади. Миелоид тўқимада асосан эритро-, грануло-, моно- ва мегакариоцитопозлар содир бўлади. Бу тўқимага асосан қизил суяк кўмиги киритилади. Лимфоид тўқимага эса тимус, талоқ, лимфа тугунлари ва бошқа лимфоид тузилмалар кириб, бу ерда лимфоцитлар ва плазматик хужайралар ҳосил бўлиши кузатилади. Аммо бу иккала тўқиманинг ажратилиши жуда шартли бўлиб, улар ички муҳит тўқимасининг фақат бир қисмидир. Гемопоз схематик тарзда 4.7-расмда келтирилган .

Эритроцитопоз ёки қизил қон таначаларининг тараққиёти. Қизил қон таначалари ёки эритроцитлар вояга етган организмда қизил суяк кўмигида тараққий этади. Улар учун барча қон хужайралари каби, бошланғич хужайра бўлиб, ўзак хужайраси ҳисобланади. Ўзак хужайралар ўз навбатида миелопоэзнинг бошланғич хужайралари томон дифференциаллашиб, бу хужайралардан кейинчалик гранулоцитопоз, эритроцитопоз ва мегакариоцитопоз бошланади. Морфологик жиҳатидан аниқланган эритроцитопознинг дастлабки хужайраси эритробластлардир.

Эритроцитопоз процесси схематик тарзда қуйидагича ифодаланиши мумкин: *ўзак хужайра ->миелопоэзнинг бошланғич хужайраси -*

>эритробласт ->пронормоцит ->базофил нормоцит ->полихроматофил нормоцит ->оксифил нормоцит ->геморетикулоцит ->эритроцит.

Эритробласт - эритроцитлар тараққийетининг морфологик жиҳатдан аниқланиши мумкин бўлган энг ёш хужайраси. Одатда, эритробласт хужайраси анча йирик бўлади (20-



Расм 4.7. Гемопоэзнинг схематик кўриниши. БҲ – бошланғич хужайра. КСФ – колонияларни стимулловчи фактор. ЭП – эритропоэтин. ГМ-КСФ –

гранулоцит-моноцитларни КСФ. Гр-КСФ – гранулоцитларни КСФ. Мн-КСФ – моноцитларни КСФ.

25 мкм), аммо баъзида майда хужайраларни (12-15 мкм) учратиш мумкин. Эритробласт ядроси текис тўр шаклида жойлашган нозик хроматин ипчаларидан иборат бўлиб, цитоплазмасида гемоглобин ҳам, доначалар ҳам бўлмайди. Романовский усули билан бўялган цитоплазма тўқ кўк рангли олади. Электрон микроскоп остида эритробласт цитоплазмаси ўз тузилиши билан дифференциаллашмаган бласт хужайрасини эслатади, бироқ ундан фарқли ўлароқ кўпроқ электрон зичликка эга бўлади. Эритробластларда хужайра органеллалари кам сонли бўлиб, эркин жойлашган рибосома ва полисомалар жуда кўп учрайди. Улар митотик йўл билан бўлиниб кўпаяди ва кейинги такомилланиш босқичига- проноормоцитларга ўтади.

Пронормоцитлар эритробластларга нисбатан кичикроқ (12- 18 мкм) бўлиб, уларнинг ядроси зичроқ тузилишга эга. Пронормоцит цитоплазмаси интенсив базофил бўялиш хусусиятига эга. Электрон микроскоп остида проноормоцит цитоплазмаси эритробластларга нисбатан зичроқ бўлиб, бу зичлик хужайра цитоплазмасида синтез қилина бошлаган гемоглобин ҳисобига бўлади. Ўта катталаштирилганда цитоплазмада эркин ҳолда ёки майда пуфакчалар ичида жойлашган ферритин заррачаларини кўриш мумкин. Ферритин юқори молекулали темир сақловчи оксил бўлиб, гемоглобин синтезида иштирок этади. Такومилланиш давомида цитоплазмада гемоглобиннинг кўпайиб бориши проноормоцитларнинг кейинги тараққиёти босқичи - нормоцитлар босқичига ўтганидан дарак беради.

Нормоцитлар - 8-12 мкм катталиқка эга бўлган хужайралар бўлиб, ўз цитоплазмаларида гемоглобиннинг қай даражада тўпланганлиги ва ядро тузилишининг ўзгаришига қараб, бирин-кетин келадиган уч босқичга - базофил, полихроматофил ва оксифил нормоцитларга бўлинади.

Базофил нормоцит ҳали бўлиниш қобилияти сақланган, аммо кичрайган ва дағал тузилишга эга ядроли хужайра. Цитоплазмада гемоглобин ҳосил бўлиши ядро атрофидан бошланиб, аста-секин бутун цитоплазмага тарқалади.

Полихроматофил нормоцит босқичига келиб цитоплазма ўзида гемоглобин тўпланганлиги туфайли полихромазия хусусиятига эга бўлади. Романовский усули билан бўялганда полихроматофил нормоцитлар цитоплазмаси ҳаворанг-пушти тусни олади. Ядро радиал тузилишга эга бўлиб, унда тўқ ва зич тузилишга эга хроматин тузилмалари очроқ парахроматинли жойлар билан бир-бирларидан ажралиб туради. Гилдираксимон ядро деб номланувчи бу хилдаги ядронинг бўлиши нормоцит хужайралари учун типик ҳол ҳисобланади.

Оксифил нормоцитлар жуда ҳам зичлашган ядрога эга бўлиб, бу ядро ўзининг типик гилдираксимон кўринишини йўқотиб ўз тузилиши жиҳатидан кўпроқ пикнотик ядрога яқинроқ туради. Хужайралар цитоплазмаси ўзида гемоглобин сақлаши туфайли Романовский усулида бўялганда эритроцитларга ўхшаб пушти рангга эга бўлади.

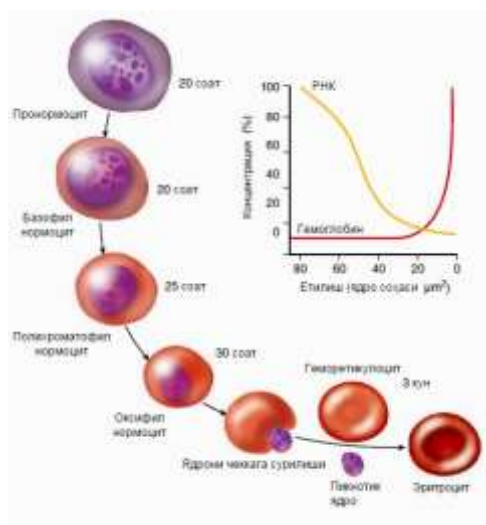
Эритроцитопозз жараёнида хужайралар цитоплазмаси ва ядросида маълум бир ўзгаришлар рўй беради. Ядро кичраяди, юмалоқ шаклни олади, шу билан бирга хроматиннинг зичлашуви ва ядрочанинг йўқолиб кетиши кузатилади. Цитоплазмада гемоглобин моддасининг тўпланиши туфайли унинг электрон зичлиги ошиб боради ва гомоген тусни олади. Митохондриялар кичраяди ва уларнинг сони камаёди. Голжи комплекси кичрайиб боради ва оксифил нормоцитларда жуда ҳам кам учрайди. Оксифил нормоцит босқичига келиб, ядро хужайра чеккасига қараб сурилади. Кейинчалик ядро ингичка цитоплазма қавати (қалинлиги тахминан 30 нм) билан биргаликда хужайрадан чиқиб кетади. Итариб чиқарилган ядро дарҳол суяк кўмигидаги макрофаглар томонидан қамраб олиниб, фагоцитозга учрайди.

Ўз ядросини йўқотган оксифил нормоцит *ёш эритроцитга* ёки *геморетикулоцитга* айланади. Электрон микроскопда кўрилганда геморетикулоцитларда оз миқдорда хужайра органелларининг-митохондриялар, вакуолалар ва рибосомаларнинг сақланиб қолганлигини кўриш мумкин. Улар геморетикулоцитларни суправитал бўялганда кўринадиган донатор-ипли тузилмаларни берувчи элементлар ҳисобланади.

Кейинги такомилланиш давомида геморетикулоцитлардаги хужайра органелларининг қолдиқлари йўқолиб кетади ва улар эритроцитларга айланади.

Ривожланаётган хужайраларда гемоглобин синтез қилиниши мураккаб жараён бўлиб, бунда нормоцитларнинг хужайра органеллари, хусусан митохондриялар актив иштирок этади. Гемоглобин ҳосил бўлиши учун лозим бўлган пластик материаллардан муҳими темир ҳисобланади. Темир атомлари ривожланаётган хужайраларга темирнинг оксиллар билан ҳосил қилган бирикмаси-трансферрин шаклида етказиб берилади.

Бундан ташқари, электрон микроскопик текширишлар натижасида суяк кўмиги макрофагларидаги ферритин шаклидаги темир бирикмаси эритроцитопоз хужайраларига рефеоцитоз ёки пиноцитоз йўли билан ўтиши ҳам топилган. Суяк кўмиги макрофаглари, қари, емирилаётган эритроцитлардаги гемоглобинни ютиб, сўнгра уни ферритин шаклида



Расм 4.8. Эритроцитнинг схематик кўриниши. Цитоплазмада гемоглобин миқдори ошган сари РНК камайиб боради.

ёш, тараккий этувчи нормоцитларга етказиб беради. Суяк кўмигида макрофаг хужайрасининг атрофида жойлашган ривожланаётган нормоцитларни кўриш мумкин, улар биргаликда «эритробластик оролчалар» деб номланган хужайра группаларини ташкил этади. Бу оролчаларда марказда жойлашган макрофаг нормоцитлар учун ўзига хос «энага - хужайра» вазифасини ўтайди.

Эритроцитопозтик элементлар жуда тез бўлиниб кўпайиш хусусиятига эга. Дастлабки, морфологик жихатдан бошқа элементлардан ажратилиши мумкин бўлган эритроцит хужайра - эритробластан бошлаб, то геморетикулоцит босқичигача бўлган хужайралар *эритрон* термини билан умумлаштириб юритилади ((расм 4.8).

Эритробластлар, пронормоцитлар ва базофил нормоцитлар митоз йўли билан кўпайиш қобилиятига эга бўлган хужайралар бўлиб, полихроматофил ва оксифил нормоцитлар эса ўз бўлиниш қобилиятини йўқотган хужайралардир.

Эритробластан то оксифил нормоцит хужайрасигача бўлган такомиллашиш даври тахминан 24-48 соатга тенг. Нормоцитлардан геморетикулоцитлар ҳосил бўлиши эса тахминан 48-72 соат ичида амалга ошади. Геморетикулоцитлар дарҳол қон айланиши доирасига тушмай, 48-72 соатча суяк кўмигида етилишни давом эттиради ва етук эритроцитларга айланади.

Эритроцитопоз мураккаб жараён бўлиб, эритробластик элементларнинг кўпайиши ва уларда гемоглобин синтезининг бориши эндокрин ва нейрогуморал йўллар орқали бошқарилади. Эритроцитопозни бошқарувчи муҳим факторлардан бири буйракда ва жигарда ишлаб чиқариладиган эритропоэтин моддасидир. Эритроцитлар такомиллашишининг нормал кечиши учун организмда витамин В₁₂, темир,

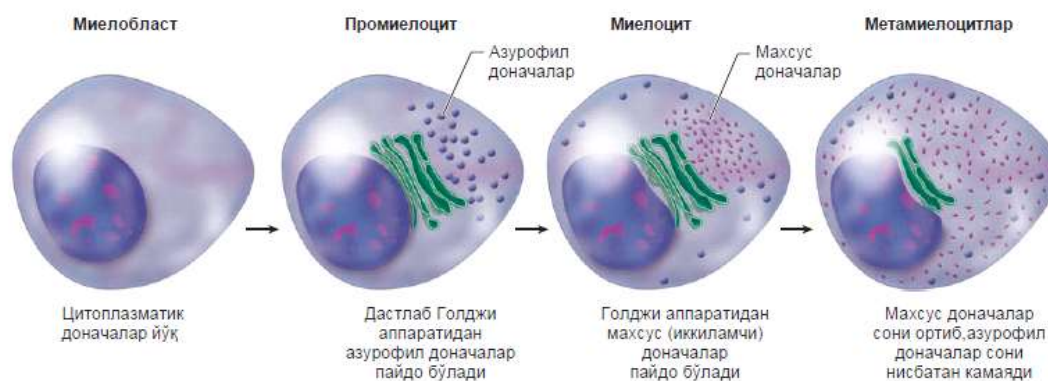
мис ва бошқа микроэлементларнинг етарли даражада бўлиши муҳим аҳамиятга эга.

Гранулоцитопозэ ёки донатор лейкоцитларнинг такомиллашиши.

Схематик равишда гранулоцитопозэ куйидагича ифодаланади: *ўзак хужайра* → *миелопоэзнинг бошланғич хужайраси* → *миелобласт* → *промиелоцит* → *миелоцитлар* → *метамиелоцитлар* → *таёқча ядроли лейкоцитлар* → *этуқ ёки сегмент ядроли лейкоцитлар*.

Миелобласт - гранулоцитопозэ жараёнида морфологик жиҳатдан аниқланиши мумкин бўлган энг ёш хужайра. Уз тузилишни жиҳатидан миелобластлар дифференциаллашмаган бластларга ўхшаб кетади.

Миелобластлар электрон микроскопда кўрилганда уларнинг цитоплазмаси эркин ҳолда ётган рибосомалар ва полисомаларга бой эканлиги, цитоплазмада кам сонли думалоқ митохондриялар ва дағал эндоплазматик тўр борлиги кўзга ташланади. Голжи комплекси баъзи бир хужайраларда яхши ривожланган бўлиб, ядрога яқин ерда жойлашган.



Расм 4.9. Нейтрофил гранулоцитопозэ босқичлари схемаси.

Промиелоцитлар - донатор лейкоцитларининг такомиллашишида миелобластлардан кейин келадиган хужайра босқичидир (расм 4.9). Промиелоцитлар катталиги 12-18 мкм бўлган хужайралар бўлиб,

цитоплазмаларида морфологик жихатдан бир-биридан тубдан фарқ қилувчи донадорлик пайдо бўлиши туфайли уч алоҳида турга - нейтрофил, эозинофил ва базофил промиелоцитларга бўлинади.

Нейтрофил промиелоцитлар думалоқ ёки овал шаклга эга, уларнинг цитоплазмаси Романовский усули билан бўялганда кўк бинафша тусни олади ва турли хил донадорлик тутеди. Катталиги ҳар хил бўлган доначаларни асосан икки группага ажратиш мумкин. Биринчи хил доначалар йирикрок бўлиб, ўз бўялиш хусусиятлари билан азурофил доначаларга ўхшайди. Бу доначалар промиелоцит босқичида кўпчиликни ташкил этиб, уларнинг сони нейтрофил хужайраларнинг ривожланиши давомида камайиб боради. Иккинчи хил доначалар кам сонли ва майдароқдир. Электрон микроскоп остида промиелоцитлар цитоплазмасида кўп сонли кенгайган эндоплазматик тўр каналчалари, яхши ривожланган Голжи комплекси борлиги аниқланган. Промиеоцит хужайраларининг цитоплазмасида синтетик процесс, яъни донадорлик шаклланиши амалга ошиб, бу процесс эндоплазматик тўрда синтез қилинган маҳсулотларнинг Голжи комплекси тузилмаларида доначалар шаклига келишидан иборат. Шуни таъкидлаб ўтиш керакки, нейтрофил хужайраларида учрайдиган бирламчи ёки азурофил доначалар асосан промиелоцит босқичида шаклланади (расм 4.9).

Эозинофил промиелоцитлар ўз цитоплазмасида эозин билан бўялган ва нейтрофил доначаларига нисбатан йирикрок бўлган доначалар тутиши билан ажралиб туради. Электрон микроскоп остида эозинофил промиелоцитлар цитоплазмасида жуда яхши тараққий этган эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси борлиги диққатни тортади. Голжи комплекси тузилмаларида худди нейтрофил промиелоцитларда кўрилганидек доначалар шаклланиши жараёнининг турли босқичларини учратиш мумкин. Промиеоцитлар цитоплазмасидаги эозинофил доначалар бир хил тузилишга эга бўлмай, уларни асосан икки хилга ажратиш мумкин. Доначаларнинг бир қисми юмалоқ ёки овалсимон бўлиб, катталиги 0,8-1,2 мкм келади. Уларнинг

асосий моддаси унча зич бўлмаган гомоген маҳсулотдан иборат бўлиб, ташқи томондан мембрана билан қопланган. Иккинчи хил доначалар чўзинчоқ ёки эллипсимон шаклга эга бўлиб, уларнинг марказида ёки сал четроқда юқори электрон зичликка эга бўлган тузилмалар кўринади. Бу тузилмаларнинг шакли турли-туман, яъни трапеция, тўғри тўртбурчак, кристаллоид ва хоказо бўлиши мумкин. Иккинчи хил доначалар типик эозинофил доналари бўлиб, уларнинг сони промиелоцит босқичида нисбатан камроқ бўлади ва ривожланиши давомида ошиб боради.

Базофил промиелоцитлар нисбатан майдароқ бўлиб, улар цитоплазмасида йирик тўқ кўк ёки кўнғир рангга бўялган базофил доначалар бўлиши билан характерланади. Электрон микроскоп остида бу хужайраларда Голжи комплекси ва эндоплазматик тўрнинг яхши такомил этгани ва хужайра цитоплазмасида доначалар шаклланиши кўринади. Базофил промиелоцитлар доначалари йирикроқ бўлиб (катталиги 1,3 мкм гача), уларнинг майда зарралардан ёки ламелляр тузилмалардан иборат эканлиги аниқланган. Промиелоцитлар, қайси турга мансуб эканлигидан қатъи назар, йирик овалсимон ёки ботикликка эга бўлган ядрога эгадирлар. Ядро хроматини миелобластларникига нисбатан анча зичроқ жойлашган бўлиб, ядро мембранаси остида зичлашган қават ҳосил қилади. Митохондриялар промиелоцитда кам сонли ва думалоқ шаклга эга бўлиб, уларнинг матрикси донадор модда билан тўлиб туради. Промиелоцитлардан миелоцитлар ҳосил бўлади.

Миелоцитлар бир оз майдароқ бўлиб (10-17 мкм), улар ҳам худди промиелоцитлар сингари ўз цитоплазмасидаги донадорликнинг тузилиши ва бўялиш хусусиятларига қараб уч турга - нейтрофил, эозинофил ва базофил миелоцитларга бўлинади. Нейтрофил миелоцитлар цитоплазмаси промиелоцитларга нисбатан анча суст базофил бўялиб, Романовский усулида кўк-қизғиш тусда бўлади.

Электрон микроскопик ва цитохимик текширишлар одамнинг суяк кўмигидаги нейтрофил миелоцитларда асосан икки хил доначалар мавжудлигини ва бу доначалар ўзаро ферментатив хоссалари билан фарқланишини кўрсатади.

Нейтрофил миелоцитларда ҳам промиелоцит босқичидаги каби яхши таракқий этган эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси жойлашган бўлиб, бу хужайрада актив равишда иккиламчи доначалар ҳосил бўлиши амалга ошаётганлигидан далолат беради.

Эозинофил ва базофил миелоцитлар, асосан, уларнинг цитоплазмасидаги донадорликни мустасно этганда нейтрофил миелоцитлардан деярли фарқ қилмайди. Эозинофил миелоцитлар цитоплазмасини сариқ-қизғиш доначалар тўлдириб, бу доначаларнинг ултраструктураси промиелоцитлар босқичида таърифланганидек. Фақат шуни қайд қилиш керакки, миелоцит босқичида ўзида кристаллоид тузилма сақлайдиган типик эозинофил доначаларнинг миқдори анча кўпайган бўлади.

Базофил миелоцитларнинг доначалари йирик бўлиб, электрон микроскопда уларнинг пластинкасимон ёки донадор тузилишга эга эканлиги ва ташқи томондан қалинлиги 5-6 мкм келадиган мембрана билан қопланганлиги аниқланган.

Базофил миелоцитларда эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси нейтрофилларга нисбатан сустроқ такомиллашгандир.

Гранулоцитларнинг ривожланиши давомида, яъни улар ёш метамиелоцит ва таёқча ядроли лейкоцит босқичига ўтганида ядро ва хужайра цитоплазмасида маълум ўзгаришлар рўй бериб, бу ўзгаришлар гранулоцитларнинг кўрсатилган уч тури учун ҳам умумийдир. Метамиелоцит босқичида ядронинг шакли ўзгаради - унда ботиқлик пайдо бўлиб, бу ботиқлик ядрога тақасимон шаклни беради. Шу билан бирга ядро хроматини зичлашади ва хроматин ипчалари йўғонлашиб дағаллашади.

Электрон микроскопда кўрилганда метамиелоцитларда хужайра органелларининг редукцияга (яъни тескари таракқиётга) юз тутганлигини кўриш мумкин. Эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси кам сонли бўлиб қолади. Бу ҳол метамиелоцитлар босқичига келиб хужайрада донадорлик ҳосил бўлиш жараёнининг анча сустлашганлигидан ёки бутунлай тўхтаганидан дарак беради. Цитоплазманинг асосий қисмини донадорлик тўлдириб, бу донадорликнинг тузилиши нейтрофил, эозинофил ва базофил метамиелоцитларнинг ҳар бирида ўзига хосдир.

Такомиллашиш давомида ядрогаги ботиқликлар чуқурлашиб боради ва ядрони алоҳида бир-бири билан ингичка қисмлар орқали боғланадиган бўлакларга бўлади ва натижада етук ёки сегмент ядроли гранулоцитлар ҳосил бўлади.

Гранулоцитопоз жараёни давомида ёш хужайралар - промиелоцитлар, миелоцитлар митоз йўли билан бўлиниб кўпаяди. Метамиелоцит ва таёкча ядроли гранулоцитлар бўлиниш қобилятини йўқотган хужайралардир. Ўзак хужайрадан етук гранулоцит ҳосил бўлиши учун тахминан 7,5-11,5 сутка вақт талаб этилади. Вояга етган гранулоцитлар дарҳол қонга чиқмай, суяк кўмигида 2-3 сутка ушланиб қолади ва сўнгра синусоид капиллярлардаги эндотелиал ёриқлардан қонга ўтади.

Тромбоцитопоз. Тромбоцитлар ёки қон пластинкаларининг ҳосил бўлиши суяк кўмигида амалга ошади. 1906 йилдаёқ Образцов ва Райт қон пластинкалари суяк кўмигидаги гигант хужайралар - мегакариоцитлар цитоплазмасининг бўлаклари эканлигини айтиб ўтган эдилар. Образли қилиб айтганда, “суяк кўмиги гигантлари энг майда қон хужайраларини яратади”.

Схематик равишда тромбоцитопоз мана бундай ифодаланади: *ўзак хужайра* → *миелопознинг бошланғич хужайраси* → *мегакариобласт* → *промегакариоцит* → *мегакариоцит* → *қон пластинкалари* (тромбоцитлар). Мегакариобластлар ўз морфологик хусусиятлари билан дифференциалланмаган бласт хужайраларга ўхшаб кетади. Улар анча йирик

(15-25 мкм) бўлиб, думалоқ ёки овалсимон шаклга эга. Цитоплазма Романовский усули билан базофил бўялиб, тўқ кўк рангни олади ва ўзида ҳеч қандай донаторлик сақламайди.

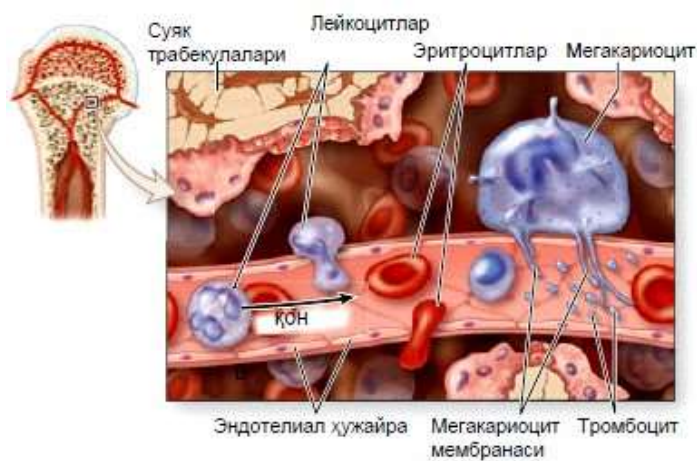
Электрон микроскопда мегакариобластлар цитоплазмасининг эркин ҳолда жойлашган рибосома ва полисомаларга бой эканлигини, митохондриялар, эндоплазматик тўр каналчаларининг эса жуда кам сонли бўлишини кўрамиз. Мегакариобластлар такомиллашиши давомида промегакариоцитлар ҳосил бўлиб, улар мегакариобластларга нисбатан анча йирикқодир. Уларнинг ядроси бир неча ботиқликларга эга бўлиши туфайли ўзининг юмалоқ шаклини йўқотиб, бўғимларга бўлина бошлаган бўлади. Шу билан бир вақтда ядро хроматинининг зичлашиши ҳам қайд этилади.

Электрон микроскопда промегакариоцитлар цитоплазмасида анча яхши таракқий этган хужайра органеллалари, доначалар ва вакуолалар борлиги кўзга ташланади. Шу билан бирга хужайра цитоплазмасининг марказий қисмида - эндоплазмада органеллалар жойлашганлиги ва периферик қисми - эктоплазма органеллаларидан холи бўлиб, якка-ярим вакуолалар ва доначалар сақлаши диққатни тортади. Промегакариоцитлар ядроси йирик бўлиб, бир неча бўғимлардан иборатлиги туфайли нотўғри шаклга эга бўлади. Бу бўғимлар сегмент ядроли лейкоцитлардаги ядро бўлакларидан фарқ қилиб, бир-бири билан ингичка ядро кўприкчалари билан боғланмай, балки узлуксиз туташиб кетгандир.

Ривожланиш давомида хужайра цитоплазмасида донаторлик кўпаяди, шу билан бирга цитоплазмадаги каналчалар кўпайиб, улар цитоплазмани алоҳида бўлакчаларга бўлади. Бу каналчалар демаркацион мембраналар ҳам деб юритилиб, бўлғуси қон пластинкаларининг ажралиб чиқиш чегараларини белгилаб беради.

Мегакариоцитлар йирик хужайралардир, уларнинг ўртача диаметрлари 60 мкм бўлиб, бу ҳол уларнинг суяк кўмигининг *гигант* хужайралари деб аталиши учун асос бўлиб ҳисобланади. Вояга етган мегакариоцитлар

цитоплазмаси оксифил бўялиб, унда жуда кўп сонли майда азурофил доначалар кўзга ташланади. Мегакариоцитлар ядроси турли хил шаклларга эга бўлиши мумкин. Ядро 4-5, баъзан ундан ҳам кўпроқ бўлакдардан иборат бўлиб, улар бир-бирига туташган ҳолда жойлашади ва ядронинг нотўғри шаклга эга бўлишини белгилайди. Электрон микроскопда кўрилганда мегакариоцит цитоплазмасининг катталиги 0,2-0,4 мкм келадиган доначаларга бой эканлиги, улардан ташқари цитоплазмада эркин жойлашган рибосомалар, юмалоқ митохондриялар ва вакуолалар борлиги кўзга ташланади. Мегакариоцитлардан қон пластинкалари ҳосил бўлиш и қуйидагича бўлади. Даставвал цитоплазмадаги каналчалар сони кўпаяди ва улар узунлашиб, узлуксиз ёриқлар шаклини олади. Бу каналчалар ёки *демаркацион мембраналар* кенгайиб, цитоплазмани майда (катталиги 2- 5 мкм) бўлакчаларга бўлади. Сўнгра ҳар бир майда бўлакча цитоплазмадан ажралиб чиқиб, мустақил элементга - қон пластинкасига айланади. Ажралиб чиққан тромбоцитлар суяк кўмигининг синусоид қон капиллярлари орқали қонга ўтади (расм 4.10). Мегакариобластдан мегакариоцит ҳосил бўлиш жараёни ўртача 25 соат ичида содир бўлади.



Расм 4.10. Тромбоцитлар, эритроцитлар ва лейкоцитларнинг суяк кўмигида қонга ўтиши (схема).

Мегакариоцитларнинг ҳаёт муддати эса ўртача 10 кунга тенг. Мегакариобластлар бўлиниб, мегакариоцитлар ҳосил қилиши давомида ядродаги ДНК миқдори бир неча баравар ошади, натижада, мегакариоцитлар ядросидаги хромосомалар сони 92, баъзида 184 га тенг бўлади, яъни мегакариоцитлар ядроси ўзида хромосомаларнинг полиплоид сонини сақлайди. Бир мегакариоцит цитоплазмаси ҳисобига тахминан 16 мингга яқин қон пластинкаси ҳосил бўлиши мумкин. Тромбоцитлар ҳосил бўлиши жараёнининг тезлиги, периферик қондаги тромбоцитлар миқдорининг доимийлиги колонияларни стимулловчи омиллар (КСФ) интерлейкинлар, трмбopoэтин ва бошқа нерв ва эндокрин механизмлар орқали бошқарилади.

Моноцитопoэз. Моноцитлар макрофаг хужайраларининг илк босқичи бўлиб, суяк кўмигидаги ўзак хужайралардан ривожланади. Моноцитопoэз кўйидаги хужайра босқичларини босиб ўтади: *ўзак хужайра → миелопoэзнинг бошланғич хужайраси → монобласт → промоноцит → моноцит (қонда) → тўқима моноцити → макрофаглар.*

Монобласт хужайраси ўз тузилиши билан миелобластни эслатади, бироқ ундан фарқланиб, ядросида ботиклик бўлади ва у ядрога ловиясимон шаклни беради. Цитоплазма базофил бўялиб, унда кам сонли азурофил доначалар кўринади. Электрон микроскоп остида промоноцитлар цитоплазмасининг эндоплазматик тўр каналчаларига, митохондрияларга ва турли катталиқка эга бўлган вакуолаларга бой эканлиги аниқланган. Шунингдек, цитоплазмада катталиги 0,2-0,5 мкм келадиган электрон зич доначалар ҳам учрайди. Улар ёруғлик микроскопида кўринадиган азурофил доначаларга мос келади. Монобластлардан моноцитлар ҳосил бўлгунча хужайралар 7-8 марта бўлинади. Етук моноцитлар қонда уч суткагача айланиб юради, сўнгра тўқималарга ўтиб, макрофагларга айланади.

Лимфоцитопoэз. Лимфоцитопoэз схема тарзида бундай ифодаланади: *ўзак хужайра → лимфоцитопoэзнинг бошланғич хужайраси → Т, В-*

лимфоцитларнинг бошланғич хужайраси → Т,-Б-лимфобласт → Т-, Б-пролимфоцит → Т,Б-лимфоцит.

Лимфобласт тузилиши жиҳатидан бошқа бласт хужайраларига жуда яқин туради. Улар юмалоқ ёки овал шаклга эга бўлиб, цитоплазмаси базофил бўлади. Лимфобластлар бирмунча дағал хроматинга эга бўлган ядро сақлаб, ядрочалари кам сонли бўлади.

Пролимфоцитлар ядросида хроматин анча зичлашган, дағалроқ бўлиб, электрон микроскопда ядродаги ботикликни кўриш мумкин. Пролимфоцитлар ва лимфобластлар цитоплазмасида жуда кўп сонли эркин ҳолда жойлашган рибосома ва полисомалар, суст ривожланган Голжи комплекси ва кам сонли митохондриялар учрайди. Лимфобластлардан лимфоцитлар ҳосил бўлгунча хужайралар бир неча бор митотик бўлинади. Лимфоцитларнинг умумий етилиш даври тахминан 2 сутка давом этади. Бир-биридан фарқ қилувчи Т-лимфоцитлар ва Б-лимфоцитлар системаси аниқланиши билан лимфоцитопоз процесси ана шу нуқтаи назардан кўриб чиқиладиган бўлди. Т-лимфоцитлар бўқоқ безида ишлаб чиқарилиб, Б-лимфоцитлар қушларда фабриций халтачасида, одамларда эса суяк кўмигида ишланади. Ҳар икки лимфоцитларнинг ўзига хос вазифалари бўлиб, улар биргаликда организмда маълум иммунологик ҳолатни таъминлайди.

Гемопознинг бошқарилиши. Гемопоз ўзак хужайралари ва ундан кейин келадиган босқичлар хужайраларининг кўпайиши ва дифференциалланишини таъминловчи *ўсиш факторлари*, генлар даражасида таъсир кўрсатувчи ва дифференцировка йўналишларини белгиловчи *транскрипция факторлари*, ҳамда витаминлар ва гормонлар томонидан бошқарилади. Ўсиш омилларига *колонияларни стимуловчи факторлар* (КСФ), интерлейкинлар ва ингибитор (пролиферация ва дифференцировка пасайтирувчи) факторлар киради. Улар гликопротеинлар бўлиб, ҳам қон орқали гормон сифатида умумий, ҳам микромуҳит хужайраларининг маҳсулоти сифатида маҳаллий таъсир кўрсатишлари мумкин. Ўсиш

омиллари гемопознинг турли бўғинларига таъсир қилиши мумкин. Мулти-КСФлар қон тараққиётининг ўзак хужайралардан бошлаб барча йўналишларига таъсир кўрсатади. Гранулоцитлар-моноцитларнинг КСФлари фақатгина шу хужайраларнинг тараққиётини бошқаради. Интелейкинларнинг (ИЛ) ҳам камида 7 тури (ИЛ1, ИЛ2, ИЛ3 ва ҳоказо) мавжуд бўлиб, ҳар бир тури маълум хужайралар томонидан ишлаб чиқарилади ва гемопознинг турли йўналишларига таъсир этади. Масалан, ИЛ 3 гемопознинг барча йўналишларига таъсир кўрсатса, ИЛ7 лимфоцитопознинг бошланғич хужайралари тараққиётини бошқаради. Ҳозирда гемопозни бошқарувчи ўсиш омилларининг кўпчилиги хужайра биотехнологияси усуллари ёрдамида ажратиб олинган ва турли қон касалликларини даволашда ишлатилмоқда. Эритропозз жараёнини бошқаришда асосан буйракларда, қисман жигарда ишлаб чиқариладиган гликопротеин - *эритропоэтин* ҳам муҳим ўрин тутди. Эритроцитлар миқдорининг камайиши ва шу орқали келиб чиқадиган қонда кислород парциал босимининг (pO_2) пасайиши эритропоэтин ишланишини кучайтирувчи асосий омил ҳисобланади. Биотехнологиялар ёрдамида олинган эритропоэтин ҳам клиник амалиётда баъзи камқонликларни даволашда қўлланилади. Эритропозз жараёнини бошқарилишида витамин B_{12} ва барг (фолиа) кислотасининг аҳамияти катта, уларнинг етишмовчилиги хавфли (пернициоз) анемияга олиб келади. Тромбоцитопозз жараёнини бошқаришда жигарда ишлаб чиқарилувчи гликопротеин *тромбопоэтин* муҳим рол ўйнайди. Гемопозни сусайтирувчи (ингибитор) омиллар сифатида баъзи липопротеинлар (простагландинлар, интерферон, кейлонлар, лактоферрин) хизмат қилади. Гормонлар гемопозз жараёнига турлича таъсир қилади. Масалан, ўсиш гормони ва андрогенлар (тестостерон) эритропоззни кучайтирса, глюкокортикоид гормонлар бошланғич хужайраларнинг такомиллашини тормозлайди.

Миелограмма. Тиббиёт амалиётида турли хил қон касалликларига диагноз қўйиш ва уларни даволаш жараёнида суяк кўмигини текшириб кўришга мурожаат қилинади. Суяк кўмиги махсус игна ёрдамида пункция қилиб тўш суягидан олинади. Суяк кўмиги хужайра элементларининг процент нисбатида ифодаланиши *миелограмма* деб юритилади.

У БОБ

БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМАЛАР. ТОЛАЛИ ВА МАХСУС ТЎҚИМАЛАР

Бириктирувчи тўқима –
бумезенхимадан тараққий этувчи тўқималарнинг катта гуруҳи бўлиб,
организмнинг гички мухити доимий лигини таъминловчи
хужайралар дифферонларидан ва хужайралараро модда дани борат.

Бириктирувчи тўқима одам танавазининг 50% ниташкил этади.
Бириктирувчи тўқима энг кенг тарқалган тўқима бўлиб,
организмда бутузилма бўлмайдиганаъзойуқ. У органларасосини (стромасини),
бошқат тўқималар орасида га тўсиқни,
терининг дерма қаватини ва скелетни хосил қилишда иштирок этади.

Бириктирувчи тўқима асл бириктирувчи тўқимадан, тоғай ва суяк тўқимасидан иборат. Бириктирувчи тўқима трофик (хужайраларнинг озикланишини бошқариб туради ва қон билан хужайра орасида модда алмашинувини таъминлайди), химоя (бириктирувчи тўқима элементларини фагоцитоз қилиш ва антителолар ишлаб чиқариш орқали организмни турли ёт жинслардан сақлайди), пластик, «ўрин босиш» (турли аъзолар жароҳатланганда, яллиғланиш жараёнида нобуд бўлган тўқима ўрнида чандиқ ҳосил бўлиш биланифодаланади), механик ёки таянч (турли аъзолар стромаси - асосини ҳосил қилади) вазифаларни бажаради. Механик вазифаси айниқса тоғай ва суяк тўқималарига хос бўлиб, улар скелет ҳосил қилади.

Бириктирувчи тўқимада баъзи бир касалликларда экстремедулляр оролчалар ҳосил бўлиб, унда қон шаклли элементлари яратилиши мумкин.



АСЛБИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМА

Асл бириктирувчи тўқима толали бириктирувчи тўқима ва махсус хусусиятга эга бўлган бириктирувчи тўқимага бўлинади.

Толали бириктирувчи тўқимада ҳужайра элементлари ва ҳужайралар о модданинг нисбат турличадир.

Сийрак шакланмаган бириктирувчи тўқимада ҳужайра элементлари кўп бўлиб, ҳужайралар отолалари эса кам. У асосан трофик, химоя вата янч вазифаларни ўтайди.

Толалари кўплиги билан кескин фарқ қилувчи тўқима зич бириктирувчи тўқима дидир.

У кўпроқ таянч вазифасини ўтайди. Агар зич бириктирувчи тўқима толалари турли йуналишда ётса — шакланмаган,

толалар тартибга яқинлашса шаклланиши билан бириктирувчи тўқима деб юритилади

СИЙРАКТОЛАЛИ ШАКЛЛАНМАГАНБИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМ

А

Сийрактолали шаклланимаган бириктирувчи тўқима ҳужайра элементлари ва аоралиқ моддадан ташкил топган бўлиб,

унда бириктирувчи тўқиманинг барча турлари га ҳос ҳужайраларни учратиш мумкин.

Ҳужайра аоралиқ моддаси сийрак, турлий ўналишда ётувчи толалар жойлашади (расм 5.1).

Ҳужайралар аоралиқ модда кўп бўлгани учун бириктирувчи тўқиманинг функцияси аоралиқ модданинг физик-кимёвий хоссалари га боғлиқ.

Сийрактолали бириктирувчи тўқима кучли регенерация қобилияти, юқори пластик ва адаптационимқонияти билан характерлидир.

Сийрак толали бириктирувчи тўқима организмнинг турли орган тўқималари таркибида бўлади ва доимо қон томирлар девори бўйлаб жойлашади. У бириктирувчи тўқиманинг бошқа турлари учун ҳам хос бўлган трофик, химоя, пластик ва механик (таянч) вазифаларни бажариб, организм ички муҳитининг доимийлигини (гомеостазни) белгилайди. Барча функциялар ҳужайралар ва ҳужайралар аоралиқ модда воситасида бажарилади.

Бириктирувчи тўқима морфологиясини ўрганиш шу тўқиманинг касалликларини (коллагенозларни) ва турли жараёнларга бўлган жавобини (иммунологик реакция, яллиғланиш, регенерация) тушунишга ёрдам беради.

	<p style="text-align: center;">Расм 5.1. Сийрак шаклланмаган бириктирувчи тўқима элементлари</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Асосий модда II-Коллаген толалар III-Эластик толалар IV-Хужайралар V-Қон томири 1. Фибробластлар 2. Фиброцитлар 3. Макрофаглар 4. Семиз хужайралар 5. Плазматик хужайралар 6. Лейкоцитлар 7. Ёғ хужайралари
--	--

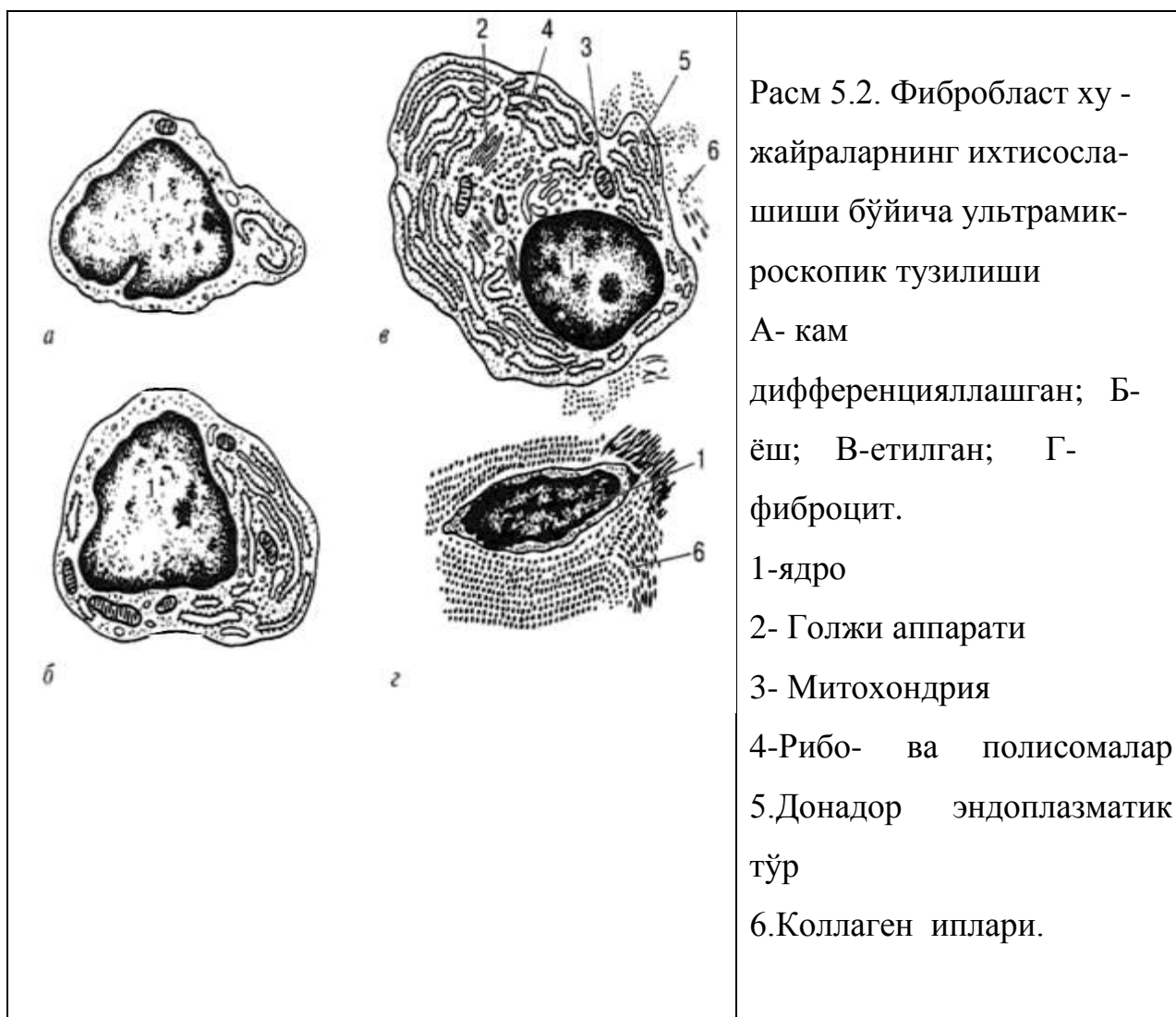
БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМАНING ХУЖАЙРА ЭЛЕМЕНТЛАРИ

Сийрак бириктирувчи тўқима хужайра элементлари қуйидаги хужайралардан: фибробласт, макрофаг, плазматик (плазмоцит), тўқима базофили (семиз хужайра), перицит, ретикуляр, адипоцит (липоцит ёки ёғ хужайра), пигмент, эндотелий ва адвентициал хужайралардан иборат. Булардан ташқари, бириктирувчи тўқимада қон орқали ўтган қон шаклли элементлари (лейкоцитлар) ҳам учрайди.

Фибробластлар

Фибробластлар (лот. fibra – тола, юнон blastos- куртак) бириктирувчи тўқиманинг асосий хужайра элементларидан ҳисобланади. Фибробласт

йирик (20 мкм га яқин) нотўғри шаклдаги хужайра бўлиб, қобиғи бир талай узун ўсимталар ҳосил қилади. Цитоплазма чегараси фақат электрон микроскопдагина аниқ кўринади. Фибробласт цитоплазмасида икки қисм: ташқи-эктоплазма ва ички - эндоплазма тафовут қилинади. Эктоплазма фақат гиалоплазмадан иборат бўлиб, очроқ бўялади. Эндоплазма эса ядро атрофидаги хужайра органеллари ва киритмалари жойлашган тўқроқ бўялган қисмдир.



Фибробластлар дифференциацияси (бир она хужайрадан тарқаган хужайралар катори) куйидагича:

ЎХ → ярим ўзак хужайра → кам ихтисослашган(ёш фибробластлар) → дифференциаллашган (етук) фибробластлар → фиброцитлар(шунингдек миофибробластлар ва фиброкластлар) .

Фибробласт ядроси йирик, чўзинчоқ шаклда бўлиб, ўзида асосан майда эухроматин тутати. Кам дифференциаллашган фибробластлар ядросида бир ёки бир нечта ядроча учрайди. Хужайра дифференциалланиши давомида ядрочалар йўқолиб боради. Хужайра цитоплазмасининг субмикроскопик тузилиши ҳам дифференциалланиш даражасига боғлиқдир. Кам дифференциаллашган фибробластларда хужайра органеллалари ҳали унчалик тараккий этмагандир. Дифференциалланиш давомида фибробластлар синтез қобилиятига эга бўлган актив хужайраларга айланади. Цитоплазмада жуда яхши ривожланган эндоплазматик тўр, Голжи комплекси, митохондрияларни, лизосомаларни кўриш мумкин (расм 5.2). Гистохимиявий анализ хужайра цитоплазмасида мукополисахаридлар комплекси, гликоген, рибонуклеопротеид ва ферментлар борлигини кўрсатди.

Фибробластлар цитоплазмасида, асосан, сохта оёқларда (псевдоподийларда) диаметри 6-7 нм микрофибрилалар ёки қисқарувчи ипчалар жойлашади. Хужайра цитоплазмасида микронайчалар ҳам бўлиб, уларнинг диаметри 20-25 нмга тенг. Микронайчалар хужайра юзасини турғунлигини белгилайди. Фибробластлар оддий шароитда ҳаракатсиз бўлиб, фақат муайян шароитлардагина ҳаракат қила олади. Хужайра цитоплазмаси пуфакчаларга бой, улар асосан хужайра қобиғи инвагинацияси ҳисобига ҳосил бўлади ва пиноцитоз вазифасини бажариши мумкин. Фибробласт цитоплазмасида липид доначалар, мультивезикуляр таначалар ва ҳатто миелин тузилмалар ҳам учраб туради. Бириктирувчи тўқимада турли даражада етилган фибробласт хужайралари учраши мумкин. Улар кам дифференциаллашган **ёш фибробластлар**, **етук фибробластлар** ва **фиброцитлар**ни ўз ичига олади. **Ёшфибробластлар** митоз йўли билан кўпайиш қобилиятига эга бўлиб, уларда оқсил синтези суст даражада бўлади.

Функционал жиҳатдан энг актив ҳужайралар бўлиб, **етук фибробластлар** ҳисобланади. Улар бириктирувчи тўқиманинг ҳужайра оралик моддасини ишлаб чиқарувчи асосий ҳужайралардир. Бу ҳужайралар цитоплазмасида фибрилляр оксиллар (коллаген, эластин), сульфатланган ва сульфатланмаган гликозаминогликанлар, протеогликанлар синтезланади ва ҳужайра оралик муҳитига чиқарилади. Бириктирувчи тўқимада толалар ва асосий модда ҳосил бўлиши, жароҳатларнинг, яраларнинг битиши ва чандиқ ҳосил бўлиши, тўқимага тушган ёт таначалар атрофида капсула ҳосил бўлиши - буларнинг ҳаммаси етук фибробластлар фаолия-тининг натижасидир. **Фиброцитлар**-фибробластларнинг дефинитив шакли бўлиб, бу ҳужайраларда органеллалар кескин камайган бўлади. Шу туфайли фиброцитларда юқорида қайд этилган моддаларнинг синтези деярли тўхтайд.

Баъзи бир шароитларда (масалан, ҳомиладорлик пайтида бачадонда) фибробластлар силлиқ мушак ҳужайраларига ўхшаш бўлган **миофибробластларга** айланиши мумкин. Миофибробластлар силлиқ мушак ҳужайраларидан жуда яхши тараққий этган эндоплазматик тўр тутиши билан фарқланади. Ва, ниҳоят, маълум бир шароитларда бириктирувчи тўқимада **фиброкласт** ҳужайралари ҳам пайдо бўлиши мумкин. Бу ҳужайралар гидролитик ферментларга бой бўлиб, улар керагидан ортиқ ҳосил бўлган ҳужайра оралик модданинг емирилиши ва сўрилиб кетишида иштирок этадилар.

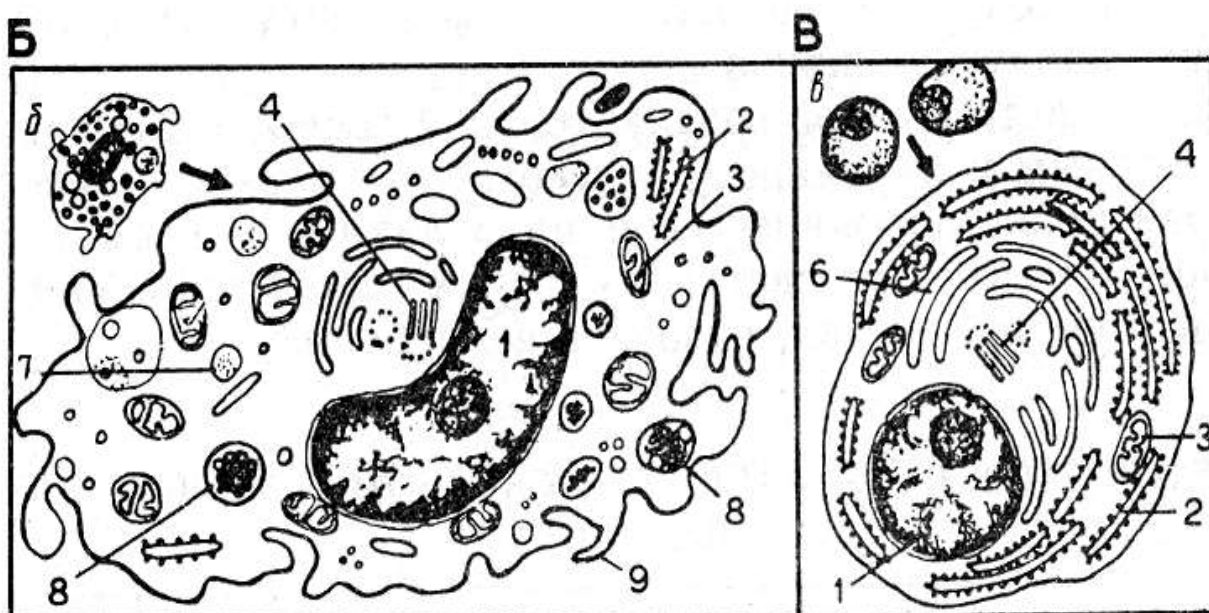
Фибробласт ҳужайралари эмбрионда мезенхима ҳужайраларидан, вояга етган организмда эса ўзак ҳужайралардан ҳосил бўлади. Даставвал фибробластларнинг бошланғич ҳужайралари дифференциаллашиб, улардан ёш фибробластлар, сўнгра эса етук фибробластлар ҳосил бўлади. Етук фибробластлар кўпайиш ва синтез қилиш қобилятини йўқотгандан сўнг фиброцитларга (дефинитив шаклга) айланадилар. Фибробластларнинг бошланғич ҳужайралари иккихил бўлиши мумкин деб ҳисобланади. Уларнинг

биринчи хилидан қисқа муддат (бир неча ҳафта) яшовчи ва ҳимоя - трофик тўқималарда учровчи фибробластлар, иккинчисидан эса узок (бир неча ойлар) яшовчи ва таянч тўқималарда жойлашувчи фибробластлар такомиллашади.

Макрофаглар (макрофагоцитлар, macrophagocyti)

Макрофаглар бириктирувчи тўқиманинг фибробластлардан кейинги кўп учрайдиган хужайралари ҳисобланиб, бириктирувчи тўқима хужайраларининг тахминан 10-20% ини ташкил қилади. Бу хужайраларнинг икки тури фарқ қилинади: сийрак бириктирувчи тўқимада жойлашган эркин макрофаглар ва ўтроқ макрофаглар. Ўтроқ (фиксацияланган) макрофаглар жигар, талоқ, суяк кўмиги, лимфа тугунлари, марказий нерв системаси (микроглия) ва йўлдошда учрайди. Макрофаглар юмалоқ ва овалсимон шаклга эга бўлиб, электрон микроскоп остида каралганда цитоплазма қобиғи ўсимталарини ҳам кўриш мумкин. Хужайра ядроси хроматинга бой, унинг цитоплазмасида органеллалардан ташқари кўп миқдорда киритма ва вакуолалар бўлади. Цитоплазмадаги киритма ва вакуолалар макрофагларнинг бириктирувчи тўқиманинг модда алмашинувида актив иштирок этишидан дарак беради. Электрон микроскоп остида бу хужайраларда донадор эндоплазматик тўр, Голжи комплекси элементлари, митохондрия ва лизосомаларни кўриш мумкин (расм 5.3). Тинч ҳолатда макрофаглар ҳаракат қилмай, инфекция тушганда ўлчамлари катталашади ва улар амёбасимон ҳаракат қила бошлайди. Макрофаглар кучли фагоцитоз қилиш қобилиятига эга бўлиб, организмни турли бактерия ва микроблардан, ҳар хил ёт жинслардан ҳамда тўқимада ҳосил бўлган дегенератив элементлардан тозалашда катта рол ўйнайди. Шунинг учун ҳам уларни бириктирувчи тўқиманинг «санитарлари» деб аташ мумкин. Макрофагларнинг ўзига хос хусусиятларидан бири улар цитоплазмасининг турли хил лизосомаларга бойлигидир. Макрофагларда оқсил синтез қилиш жараёни юқори бўлиб, у лизосомаларда тўпланадиган ҳар хил ферментлар ҳосил бўлишида

ишлатилади. Қон яратувчи аъзоларнинг макрофаг хужайралари, жигар юлдузсимон хужайралари, нерв тўқимасининг фагоцитоз қилиш қобилятига эга бўлган глия элементлари (микроглия), ўпка тўқимасидаги «чанг» хужайралари организмда диффуз тарқалган. ҳимоя вазифасини ўтовчи хужайралар мажмуасини ҳосил қилиб, уларни «мононуклеар фагоцитлар системаси» (МФС) деб юритилади. Макрофаглар организмнинг иммунологик жавобда муҳим ўрин эгаллаб, иммунокомпетент хужайраларга антиген тўғрисида маълумот етказиб беради. Бундан ташқари, макрофаглар турли хил биологик актив моддалар ишлаб чиқариш қобилятига ҳам эга. Бугунги кунда макрофаглар ишлаб чиқарадиган 40 дан ортиқ моддалар аниқланган. Уларга турли монокинлар, простагландинлар, циклик нуклеотидлар, интерферон, лизоцим, турли ферментлар (протеазалар, кислотали гидролазалар, глюкуронидазалар) ва бошқалар мисол бўла олади. Макрофагларнинг лимфоцитлар ҳаётий фаолиятини, уларда бўладиган пролиферация ва дифференциация жараёнларини бошқаришдаги роли ҳам каттадир. Т- ва Б- лимфоцитларга ижобий таъсир кўрсатувчи моддалар медиаторлар ёки монокинлар номи билан юритилиб, улардан энг муҳими интерлейкин-І ҳисобланади. Макрофаглар Т- ва Б-лимфоцитларнинг пролиферация ва дифференциалланишини сусайтирувчи интерферон ва простагландинлар каби моддалар ҳам ишлаб чиқаради. Ва, ниҳоят, макрофаглар хужайравий иммунитет процессларида ҳам фаол иштирок этади.



А–макрофаг, Б–плазмоцит

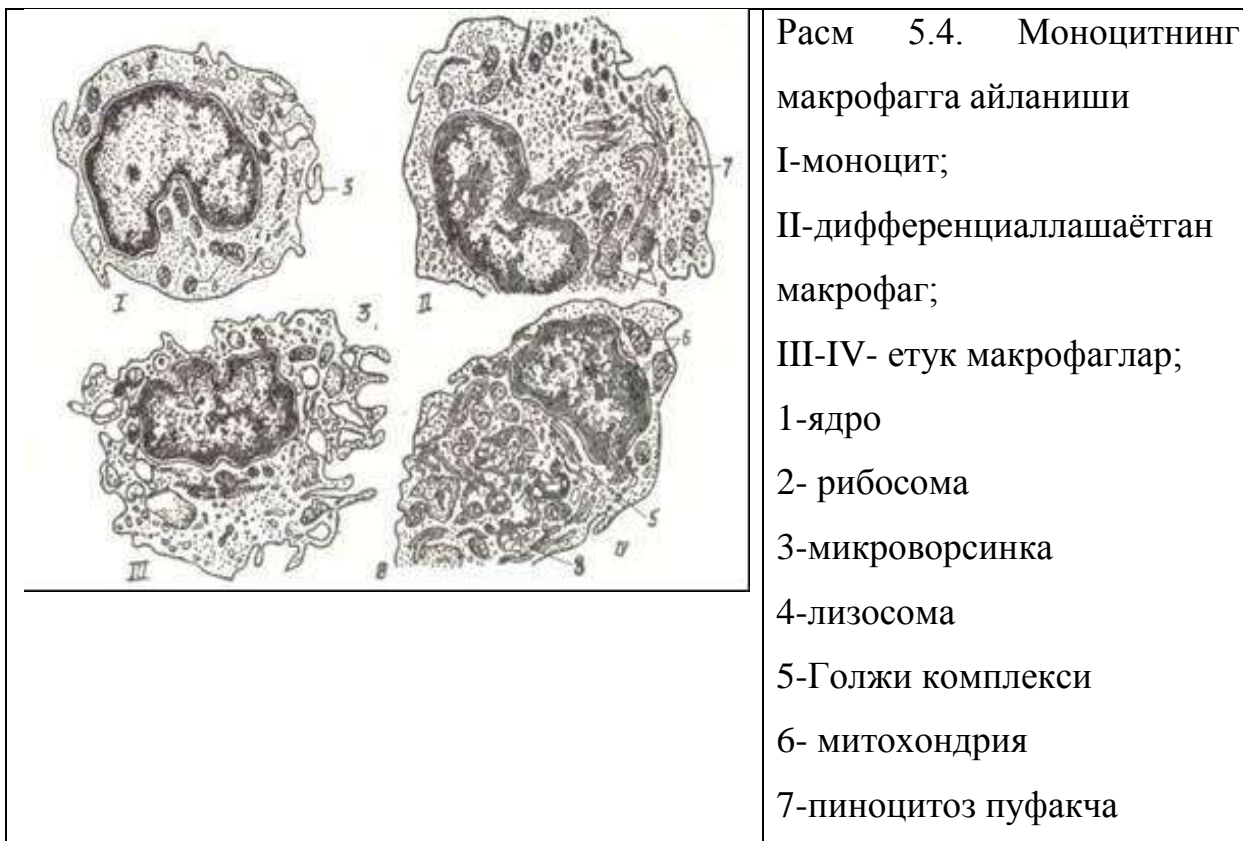
Расм 5.3.1 – ядро, 2 – донатор эндоплазматик тўр, 3 – митохондрия, 4 – хужайра маркази, 6 –Голжи комплекси, 7 – коллаген протофибриллалар, 8 – фагосома, 9 - микроворсинкалар

Улар ўзларидан ёт ва ўсма хужайраларни ҳалок қилувчи цитотоксинлар ишлаб чиқаради. Макрофаглар хужайравий иммунитетнинг асосий хужайралари бўлмиш Т-киллерларнинг фаолиятини бошқаришда ҳам қатнашади.

Макрофаглар турли хил тўқималар ва органларда жойлашишига қараб ўзига хос хусусиятларга эга бўлиши мумкин. Масалан, суяк тўқимасидаги макрофаглар (остеокластлар) бошқа тўқималардаги макрофаг хужайраларига нисбатан бир неча бор йирикроқ, гидролитик ферментларга бой ва 2 ёки ундан ортиқ ядрога эгадир. Бундан ташқари, макрофагларнинг жойлашиши ва бажарадиган вазифаси уларнинг плазмолеммасида жойлашган махсус антигенлар ва рецепторларга ҳам боғлиқ. Макрофагларнинг актив фагоцитоз қилиши асосан уларнинг юзасида жойлашган Fc ва C3 рецепторлар билан боғлиқдир. Бу рецепторлар макрофагларга ёт заррачаларни таниб олиш ва фагоцитоз қилиш имкониятини яратадилар.

Макрофагларнинг иммунологик жараёнлардаги роли уларнинг хужайра қобиғида жойлашган ва махсус оқсил табиатига эга бўлган Ia-рецепторлари билан чамбарчас боғлиқдир. Бу рецептор макрофаглар томонидан фагоцитоз қилинган ва парчаланган ёт заррачалар (антигенлар) билан боғланиб, макрофагда интерлейкин -1 синтезланишини таъминлайди. Интерлейкин -I ўз навбатида Т-лимфоцитларнинг махсус тури бўлган Т-хелперларга (helper – ёрдамчи) таъсир кўрсатиб, уларда интерлейкин-II ва лимфоцитлар ўсиш фактори ишланишига олиб келади. Бу моддалар Т-хелперларнинг фаолиятини оширади (яъни Т-хелперлар ўзини ўзи стимуллашди) ва В-лимфоцитларнинг антителолар ишлаб чиқарувчи плазмоцит хужайраларига айланишини таъминлайди. Шунини қайд қилиш керакки, ҳамма макрофаглар ҳам Ia-рецепторларга эга бўлмайди. Бу оқсил модда тахминан фақат 50% макрофагларда учрайди. Шунинг учун ҳам Ia - рецепторларга эга (Ia+) макрофаглар специфик ёки махсус иммунологик реакцияларда, Ia рецепторларга эга бўлмаган (Ia-) макрофаглар эса организмнинг умумий ҳимоя реакцияларида қатнашади деб ҳисобланади.

Охириги йилларда макрофагларга жуда яқин бўлган, аммо улардан фарқ қилувчи хужайралар топилди. Бу хужайралар узун, бармоқсимон ўсиқлари борлиги туфайли «интердигитловчи» (inter-оралиқ, digitis-бармоқ) ретикуляр хужайралар (ИДХ) номини олган. Улар айрисимон безда (тимусда), лимфатик тугунлар, талоқ ва иммун системанинг бошқа периферик органларининг тимусга боғлиқ зоналарида (Т- зоналарда) жойлашади.



Бундан ташқари, ИДХ терида ҳам учраб, *Лангерганс* хужайралари номи билан юритилади. ИД хужайраларнинг такомили айнан макрофагларникига ўхшашдир. Бу иккала хужайра қизил суяк кўмигидаги ўзак хужайралардан такомил топади. Ўзак хужайралардан даставвал монобластлар ҳосил бўлади. Улар ўз навбатида промоноцит, кейин эса моноцит хужайраларга айланади. Қонда айланадиган моноцитлар тўқималарга тушиб макрофагларга ёки ИД хужайраларга айланиши мумкин (расм 5.4). Демак, ИДХ ва макрофаглар бир манбанинг маҳсулотларидир. Шу билан бирга ИД хужайралар макрофаглардан тузилиши ва фаолияти билан фарқланади. Уларнинг ўзаро умумийлиги қуйидагича:

- иккала тип хужайралар бир манбадан, бир хил босқичларни ўтаб такомиллашади;

- иккала тип хужайралар ҳам плазмолеммаларида 1a-рецепторлар тутади, яъни улар лимфоцитларга антиген тўғрисидаги маълумотни етказиш қобилиятига эгадир.

Макрофаглар ва ИД хужайраларнинг асосий фарқлари қуйидагилардан иборат:

- ИД хужайраларда, макрофаглардан фарқли ўлароқ, Fc-рецепторлар бўлмайди, шу туфайли улар физиологик шароитларда фагоцитоз қилиш қобилиятини йўқотади;

- ИД хужайралар ўз цитоплазмаларида кам миқдорда лизосомалар сақлайди, аммо уларнинг цитоплазмасида махсус доначалар ёки Бирбэк доначалари топилган. Бу доначалар макрофагларда бўлмайди.

Хулоса қилиб айтганда, ИД хужайралар ҳам мононуклеар фагоцитлар системасининг тенг ҳуқуқли аъзолари бўлиб, макрофаглар сингари моноцитлардан тараққий этади. Улар асосан Т-зоналарда ва тимусда учраб, иммун органларда лимфоцитлар учун микромуҳит яратиб берувчи асосий хужайралардан бири ҳисобланади. Макрофаглар ва интердигитловчи хужайралар дендритли хужайралар каби антигенни қайта ишлаб (процессинг қилиб), Т ва Б лимфоцитларга етказиб беради. Бу хужайраларни иммун реакцияларда “антиген тақдим этувчи” хужайралар деб юритилади.

Макрофаглар ва ИД хужайраларнинг яшаш муддати тўла аниқланмаган. Улар бир неча ойдан 1 йилгача яшаши мумкин деб ҳисобланади. Сўнгра улар қон орқали келган моноцитлар ҳисобига янгиланади. Бу процесс фибробластларга нисбатан тахминан 10 баробар тезроқ амалга ошади.

Юқорида келтирилган фибробласт ва макрофаглар бириктирувчи тўқиманинг асосий хужайра турлари бўлиб, улар ҳимоя, трофик ва жароҳатни битириш вазифасини бажаради.

Плазматик хужайралар ёки плазмоцитлар (plasmocyt)

Плазмоцитлар суг эмизувчиларда ва, хусусан, одамда кўп учровчи хужайра туридир. У муртакларда, талоқ, лимфа тугуни, жигар, ичакнинг шиллик қаватида ва бошқа аъзоларда учрайди. Плазматик хужайралар овал

ёки юмалоқ шаклга эга бўлиб, ядроси эксцентрик жойлашади. Хужайра цитоплазмаси тўқ базофил бўялади.

Электрон микроскопда плазмоцит цитоплазмасида жуда яхши ривожланган донадор эндоплазматик тўр, Голжи комплекси ва эркин рибосомаларни кўриш мумкин. Голжи комплекси атрофида лизосомалар ҳам учрайди. Плазмоцитларнинг асосий вазифаси иммуноглобулинлар ёки антителолар ишлаб чиқаришдир. Ҳозирги вақтда иммуноглобулинларнинг асосан 5 синфи (A,G,M,D,E) плазматик хужайрада ҳосил бўлиши тасдиқланган. Бу моддалар донадор эндоплазматик тўрда вужудга келиб, бошқа аъзо хужайраларидаги сингари секретор конвеерга тушиб, хужайрадан ташқарига чиқарилади. Секретор модданинг ташқарига чиқиши плазмоцитоз (цитоплазма бўлакчаларининг ажралиши) йўли билан юзага чиқиши мумкин. Ҳозирги даврда плазматик хужайраларнинг Б- лимфоцитлардан ҳосил бўлиши аниқланган. Қоннинг ўзак хужайраларидан кушларда Фабриций халтачаси, сут эмизувчиларда эса қизил суяк кўмигида Б-лимфоцитлар ҳосил бўлади. Б-лимфоцитлар эса антителолар ишлаб чиқарувчи плазматик хужайраларга айланиши мумкин.

Плазматик хужайраларнинг бир неча турлари фарқланади: плазмобластлар, проплазмоцитлар ва етук плазматик хужайралар. Плазмобласт хужайрасида РНК тўпланади ва бу хужайра интенсив оқсил синтез қилади. Антителоларнинг ҳосил бўлиши плазмобластларнинг етилган плазматик хужайрага айланиши билан боғлиқ. Бунда бир неча кетма-кет хужайра бўлиниб, бир плазмобластдан ўнлаб етилган плазматик хужайралар ҳосил бўлади. Иммунологик актив клон антиген киритилгандан 1-2 кундан сўнг плазмобластларнинг бўлинишидан ҳосил бўлади. Плазмобластлар тез бўлинувчи хужайралардир. Улар проплазмоцитлар босқичига ўтиб, кўп миқдорда иммуноглобулин ҳосил қилади. Шу билан уларда кўпайиш қобиляти сақланиб қолади. Сўнгра проплазмоцитлар етилган, кўпайиш қобилятини йўқотган хужайраларга айланади. Хужайра бўлинишидан

бошлаб, яъни клон ҳосил бўлишидан то етилган плазматик ҳужайралар ҳосил бўлгунча 3 сутка ўтади. Антитело ҳосил бўлишининг тўхташи антитело ҳосил қилувчи ҳужайралар популяциясининг сўниши билан боғлиқ. Антиген тўқимага тушганда унда плазматик қаторнинг ҳамма ҳужайралари, кўпроқ етилган плазматик ҳужайралар бўлади. Лекин иммунологик реакция бошланишида аввал антитело ҳосил қилувчи плазмобластлар, ундан сўнг етилган ҳужайралар кўпаяди. Иммунологик реакцияга тайёрлик бошланғич ҳужайрага боғлиқ бўлиб, етилган ҳужайраларга боғлиқ эмас. Бир плазматик ҳужайра фақат бир иммунологик специфик антитело ҳосил қилади (расм 5.5).

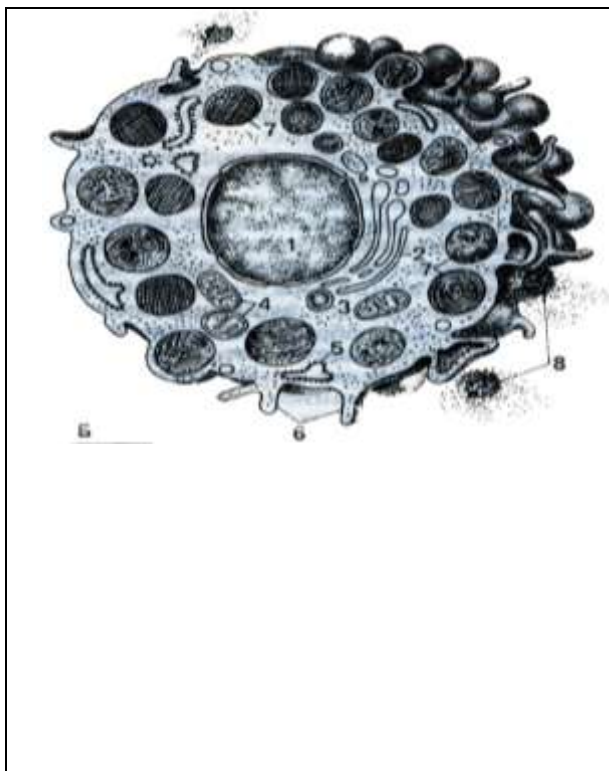


**Тўқима базофиллари ёки семиз ҳужайралар
(labrocytusseugranulocytusbasophilustextus)**

Тўқима базофиллари (лаброцит, мастоцит ёки гепариноцит) биринчидан 1877 йилда Паул Эрлих томонидан таърифланган бўлиб, цитоплазмасида ириқдоначаларни тутгани учун семиз ҳужайралар номини олган. Уларасан қон томир капиллярлари атрофида жойлашади. Бу ҳужайралар ириқнотўғри думалоқ шаклга эга бўлиб,

физиологик реакцияларда ватури патологик ҳолатларда миқдори ўзгариб туради . Хужайра цитоплазмасида органеллалардан ташқарий ирик гомоген доначалар (катталиги 0,3-1,0 мкм) жойлашган (расм 5.6). Бир хужайра датахминан 10-20 та доначалар бўлиб, уларни тузилишига кўра донадор, пластинкасимон ва аралаш доначаларга бўлиш мумкин. Доначалар ўзида биологик актив бўлган моддалар: гепарин, гистамин ва серотонинлар тутади. Бундан ташқари цитоплазмада ҳар хил ферментлар: липаза, ишқорий фосфатаза, пероксидаза, цитохромоксидаза, АТФ-аза ва бошқалар мавжуд. Хужайрага хос ферментлардан бири бўлиб гистидин декарбоксилаза ҳисобланади. Бу фермент ёрдамида гистидин аминокислотасидан гистамин синтезланади.

Тўқима базофилларининг доначаларида сақланадиган гепарин ва гистамин тўқималар муҳити доимийлигини (гомеостазни) таъминлашда муҳим рол ўйнайди. Гепарин доначалар маҳсулотининг қарийб 30% ини ташкил этиб, сульфатланган кислотали гликозаминогликанларга киради.



Расм 5.6.
 Б-семизхужайра ультратруктураси-
 (схема).
 1-ядро
 2.Голжи аппарати
 3.Лизосомалар
 4.Митохондрия
 5.Эндоплазматик тўр
 6.Майда сўрғичлар
 7.Доначалар
 8.Дегрануляцияга учраган

	доначалар
--	-----------

У қон ивишига тўсқинлик қилади, хужайралараро модданинг ўтказувчанлигини пасайтиради ва яллиғланиш процессини сусайтиради. Гистамин эса кучли актив модда бўлиб, капиллярлар деворининг ўтказувчанлигини оширади ва қон томирларни кенгайтиради. Шу хусусиятлари туфайли тўқима базофилларидан ажралиб чиқадиган гистамин турли хил аллергия реакцияларида иштирок этадиган асосий моддалардан бири бўлиб ҳисобланади. Гистаминдан ташқари, аллергия реакцияларида тўқима базофиллари ажратиб чиқарадиган моддалар, жумладан, аллергиянинг секин таъсир кўрсатувчи моддаси, тромбоцитларни активловчи модда, нейтрофил ва эозинофилларнинг хемотаксисини кучайтирувчи модда ва бошқалар иштирок этади.

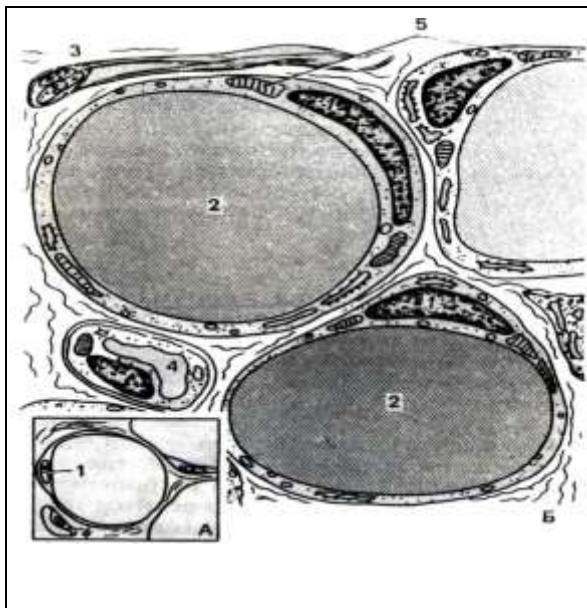
Бу моддаларнинг хужайрадан ташқарига чиқиши *дегрануляция* деб аталиб, у турли усул билан амалга ошиши мумкин. Дегрануляция жараёнида тўқима базофилларининг хужайра қобиғида жойлашган рецепторлари муҳим ўрин тутди. Бу рецепторлар организмга тушган ёт антигенларнинг антителолар билан ҳосил қилган махсус «*антиген + антитело*» комплексини ўзига бириктириб олиб, натижада, хужайрадан юқорида қайд қилинган моддаларнинг ажралиб чиқишига олиб келади. Ҳозирги пайтда аллергия касалликларида иммуноглобулинларнинг махсус Е синфи (Ig-E) муҳим рол ўйнаши тасдиқланган. Аллергия реакцияларига мойил бўлган организмда антигенларга ёки алергенларга қарши кўп миқдорда Ig-E ишлаб чиқарилади.

«Аллерген + Ig-E» комплекси эса тўқима базофилларининг рецепторлари билан боғланиб, хужайралар дегрануляциясига сабаб бўлади. Демак, бу ҳолатларда Ig-E ҳимоя вазифасини ўташ ўрнига тўқималарда муҳит доимийлигини бузилишга олиб келади.

Тўқима базофилларига тузилиши ва химиявий таркиби жиҳатидан қондаги базофил лейкоцитлар жуда яқин туради. Тўқима ва қон базофилларининг тузилиш ва фаолият жиҳатидан ўхшашлиги, бу иккала хужайраларнинг сон жиҳатидан бир-бирини тўлдириб туриши тўқима базофиллари ҳам ўзак хужайралардан келиб чиқишига далил бўла олади. Тўқима базофилларида митоз бўлинишининг жуда кам учраши ҳам бу фикрнинг қўшимча исботидир.

Ёғ хужайралари (adipocytic)

Ёғ хужайралари ёки адипоцитлар асосан қон томирлар бўйлаб жойлашади. Баъзи жойларда эса ёғ хужайралари тўпланиб, ёғ тўқимасини ҳосил қилади. Ёғ хужайралари бириктирувчи тўқиманинг камбиал элементларидан, ретикуляр ва адвентициал хужайралардан ҳосил бўлиши мумкин. Бу хужайралар цитоплазмасида йиғилган майда-майда ёғ томчилари йирик томчиларни ҳосил қилади (расм 5.7). Цитоплазма органеллари ва ядро четга сурилиб, ёғ хужайраси шарсимон шаклни олади. Махсус бўёвчи моддалар (суданШва бошқалар) ёғни бўяса, спирт уни эритади. Гематоксилин-эозин билан бўялган препаратларда ёғ хужайралари оқиб бўлиб кўринади.



Расм 5.7. Оқ ёғ тўқимаси (электрон микроскопик схема.

- 1-ядро
- 2-ёғ томчиси
- 3-нерв толаси
- 4-гемокапилляр
- 5-митохондрия

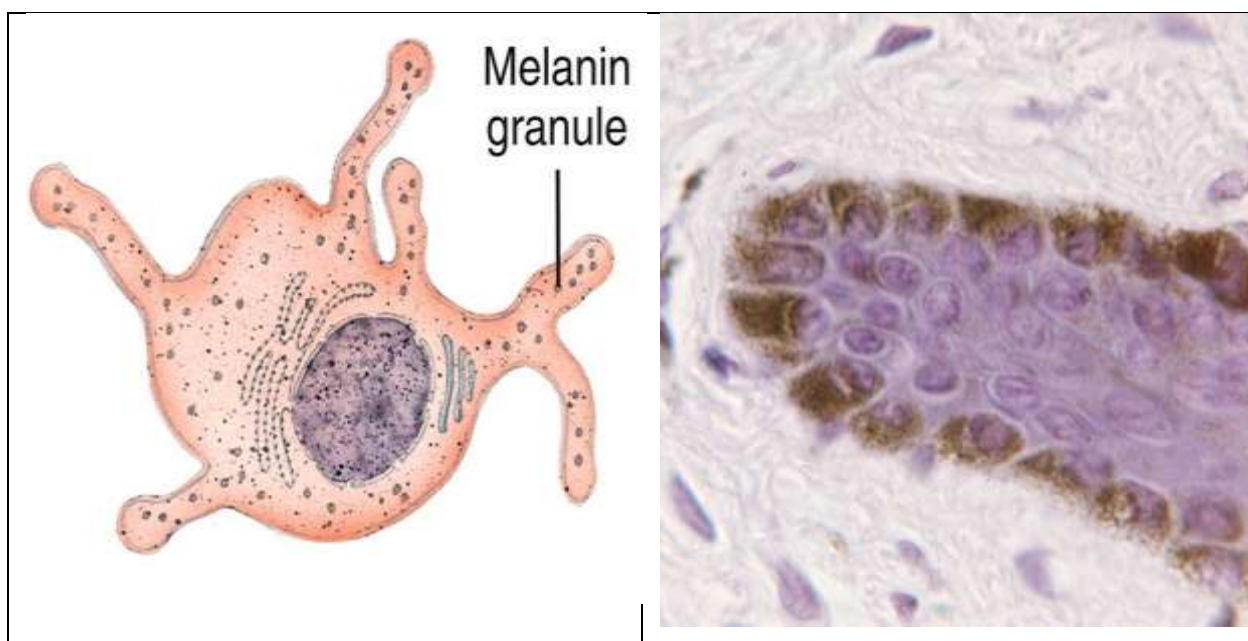
Электрон микроскопда эндоплазматик тўр ва Голжи комплексининг жуда суст ривожланганлигини кўриш мумкин. Ёғ таркиби турлича бўлиб, иқлим шароитига ва овқатланиш турига боғлиқ («Ёғ тўқимаси» га қ.)

Адиipoцитлар (баъзан липоцитлар деб ҳам аталади) анча юқори модда алмаштириш қобилиятига эга. Қон ва лимфага сўрилган ёғ томчилари ёки хиломикронлар (диаметри 1 мкм атрофида) томирлар эндотелийсидаги ферментлар таъсирида ёғ кислоталари билан глицеринга парчаланadi. Бу моддалар адиipoцитлар томонидан сўрилиб хужайраларда глицеролкиназа ферменти ёрдамида яна қайта триглицеридларга синтезланади ва ёғ запаси шаклида тўпланади. Адиipoцитларда тўпланган ёғ зарурият туғилган пайтда хужайрадан чиқарилиб липаза ферменти ёрдамида парчаланadi, ҳосил бўлган глицерин ва ёғ кислоталари қондаги албумин билан боғланиб тўқималарга «ёқилғи» сифатида етказилади.

Пигмент хужайралар

Пигмент хужайралар сийрак бириктирувчи тўқиманинг маълум жойларида, кўзнинг қон томирли ва рангдор пардаларида, терида, сут бэзи сўрғичи, анус (чиқарув) тешиги атрофида кўпроқ учрайди. Пигмент хужайралар нотўғри шаклдаги калта ўсимтали хужайралар бўлиб,

цитоплазмасида майда-майда пигмент доначаларини тутади. Бу пигмент **меланин** деб аталиб, микроскопда тўқ жигарранг бўлиб кўринади. Узида пигмент сақловчи хужайралар **меланофороцитлар**, пигмент синтез қилиш хусусиятига эга бўлган хужайралар эса **меланобластоцит** ёки **меланоцитлар** деб аталади. Меланин пигменти меланобластоцит хужайраларининг цитоплазмасида тирозин аминокислотасининг оксидланиш маҳсулотларини полимеризацияси натижасида ҳосил бўлади. Тирозин эса меланобластоцит митохондриялари таркибида бўлувчи тирозиназа ферменти таъсирида ҳосил бўлади (расм 5.8).



Расм 5.8. Пигмент хужайралар.

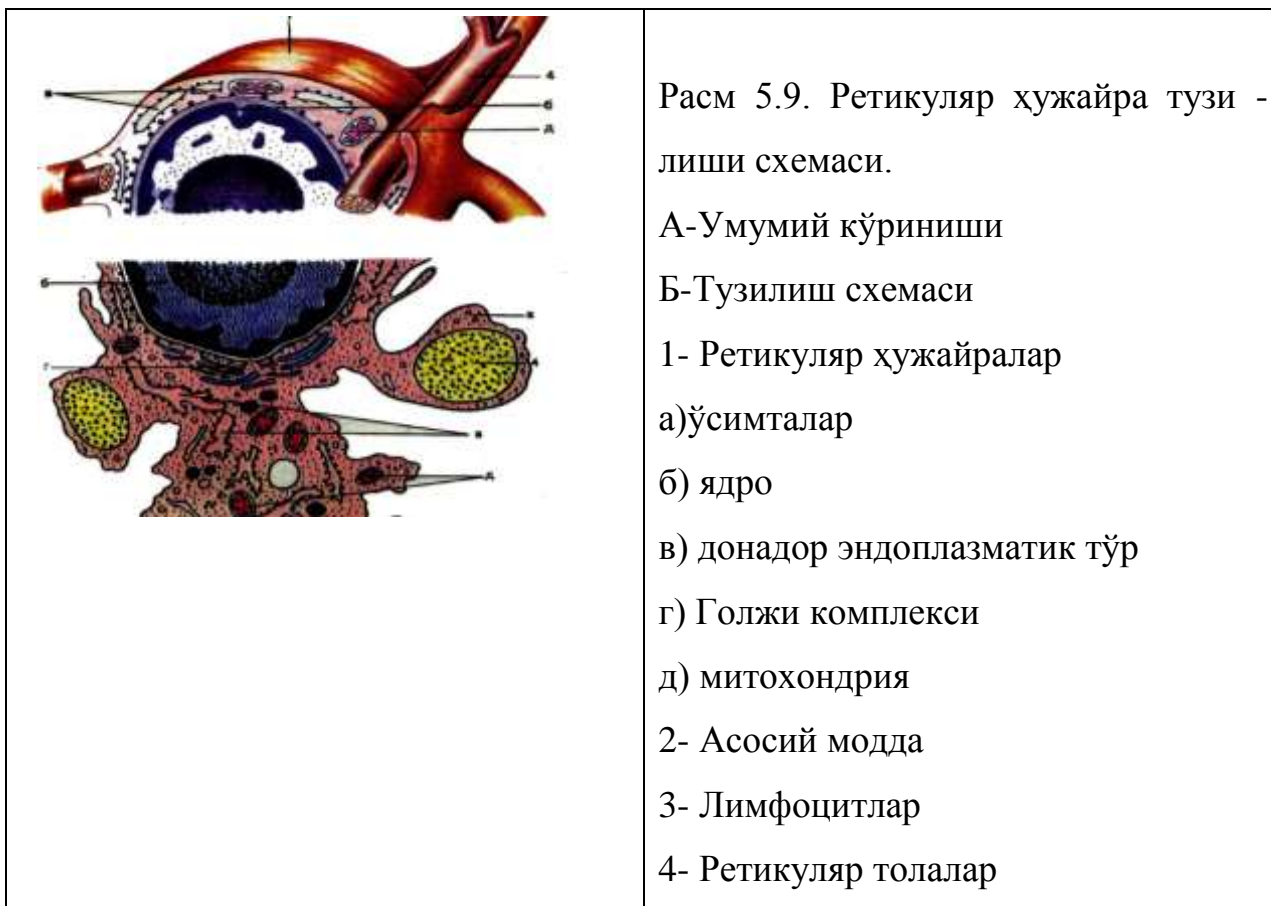
Меланиннинг ҳосил бўлиши эндокрин безларнинг фаолиятига боғлиқ. Унинг синтез қилиниши ультрабинафша нурлари ва баъзи бир кимьёвий моддалар таъсирида кучаяди. Кўпчилик тадқиқотчилар фикрича бу хужайралар, гарчи бириктирувчи тўқимада жойлашса ҳам, мезенхимадан эмас, балки нерв қиррасидан тараққий этади.

Ретикуляр хужайралар (reticulocyt)

Ретикуляр хужайралар қон яратувчи органлар асосини ҳосил қилувчи, цитоплазмаси базофил бўялувчи, ядроси овал, майда донатор хроматинли хужайралардир. Бу хужайралар ичакда, буйракда ва бошқа аъзоларнинг шиллик қаватида ҳам учрайди. Ретикуляр хужайралар кам дифференциалланган ҳисобланса ҳам, уларнинг бўлиниши кам кузатилади. Улар ўсимтали, цитоплазмаси очроқ базофил бўялувчи хужайралар бўлиб, турли таъсирлар натижасида юмалоқ шаклни олади.

Ретикуляр хужайраларнинг турлари ва фаолияти ҳақидаги маълумотлар етарли бўлмайгина қолмай, турли қарама-қаршилиқларга ҳам эгадир. Хужайраларнинг номи *reticulum* - тўр сўзидан келиб чиққан бўлиб, бу ерда тўр ҳосил қилувчи хужайралар маъносида келган. Ҳақиқатан ҳам, ретикуляр хужайралар ўз ўсиқлари ва ретикулин толалари ёрдамида юқорида қайд етилган аъзоларда махсус тўрлар ҳосил қилади(расм 5.9).

Қон яратувчи аъзоларда (тимус бундан мустасно) ретикуляр хужайралар бўлажак қон хужайралари (эритроцитлар, гранулоцитлар ва Б-лимфоцитлар) учун махсус микромуҳит яратишда иштирок этади. Улар суяк кўмигида, талокда ва лимфа тугунларида Б-лимфоцитлар жойлашадиган зоналарда учраб, «фолликуляр дендритик хужайралар» (ФДХ) номи билан юритилади. ФДХ дан ташқари, бу аъзоларда фибробластларга ўхшаб кетадиган ва кам дифференциалланган ретикуляр хужайралар учрайди. Хулоса қилиб айтганда, ретикуляр хужайралар мезенхима маҳсулоти бўлиб, қон ва иммунокомпетент хужайралари учун микромуҳит ташкил этувчи хужайралардан биридир.



Қуйида келтириладиган ҳужайралар (эндотелий, адвентициал ҳужайралар ва перичитлар) асосан қон томирлар системаси учун хос бўлиб, уларнинг ҳаёти ва фаолияти шу система билан боғлиқдир. Аммо қон ва лимфа томирлари бириктирувчи тўқиманинг асосий элементлари бўлгани учун биз бу ҳужайраларни қисқача таърифлаб ўтамиз.

Эндотелий ҳужайралари (endotheliocyti)

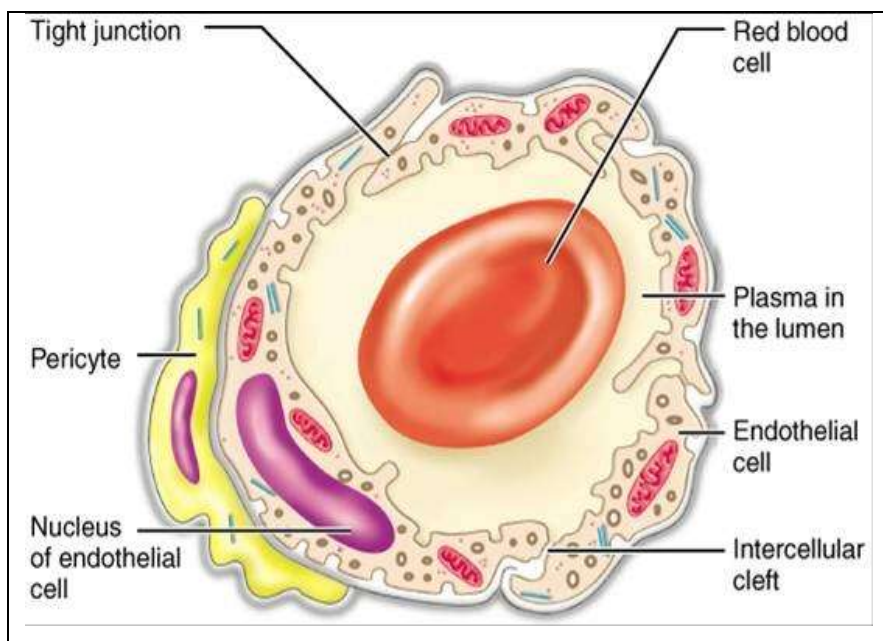
Эндотелий ҳужайралари юрак, қон томир системасининг ҳамма таркибий қисмларини ва лимфа томирларини ички тарафдан қоплаб туради. Бу ҳужайралар узлуксиз қават ҳосил қилиб, лимфатик томирлардан бошқа қисмида базал пластинкада жойлашади.

Эндотелий ҳужайралари ясси ҳужайралар бўлиб, кумуш билан импрегнация қилинганда ҳужайра чегаралари аниқ кўринади. Қўшни ҳужайралар орасидаги контактлар турғун бўлмай патологик ҳолатларда ва баъзи физиологик ўзгаришларда йўқолиши ва қайта тикланиши мумкин.

Электрон микроскопда хужайра остидаги базал пластинка аниқ кўринади. Хужайранинг ядро сақловчи қисмлари кенгрок, (3-6 мкм), чэтқи қисмлари анча юпқа бўлади (қалинлиги 20- 80 нм ва баъзан 1-2 мкм гача боради).

Баъзи аъзоларнинг эндотелий хужайралари цитоплазмаси маълум қисмларда шунчалик юпкалашадики, хужайранинг ички ва ташқи мембраналари бир-бирига тегиб, фенестралар ҳосил қилади. Хужайра цитоплазмасида кўп миқдорда пиноцитоз пуфакчалар мавжуд бўлиб, улар турли моддаларни капилляр бўшлиғидан тўқималарга ва модда алмашинув маҳсулотларининг эса оралик моддадан капиллярларга ўтишида муҳим ўрин тутди.

Эндотелий хужайралари жойлашган базал пластинка (мембрана) фибрилляр толалардан ва кўп миқдорда мукополисахаридлар сақловчи аморф моддадан иборат бўлиб, унинг ҳолати капиллярлар ўтказувчанлигини белгилайди. Эндотелий хужайралари бириктирувчи тўқиманинг коллаген толаларига нозик ипчалар - филаментлар орқали бирикади. (Расм 5.10)



Расм 5.10.Эндотелий хужайраси ва перицит

Хулоса қилганда, эндотелий хужайралари мезенхимадан тараққий этиб, қон (ёки лимфа) ва тўқималар орасидаги моддалар алмашинувида муҳим ўрин тутди. Бу жараёнда эндотелий хужайраларидаги юпкалашган қисмлардаги фенестралар, хужайралар орасидаги ёриқлар ва цитоплазмадаги пиноцитоз пуфакчалар катта аҳамиятга эга.

Перицитлар (pericyti, periangiocyti)

Қон томир эндотелий хужайраларининг ташқи томонида базал мембрана ҳосил қилган ёриқларда ёки базал мембрана билан эндотелий хужайра базал плазмолеммаси орасида перицит хужайралари жойлашиб, уларни перикапилляр хужайралар ёки периангиоцитлар деб ҳам юритилади.

Перицитларнинг ўзига хос хусусиятларидан бири уларнинг ҳамма тарафдан базал мембрана билан ўралган ҳолда жойлашишидир. Базал мембрана перицитга яқин ерда иккига бўлиниб, хужайрани қамраб олади. Перицитлар овалсимон ёки нотўғри шаклга эга бўлиши мумкин. Баъзан перицитлар тузилиши жиҳатдан лимфоцитларга жуда ўхшаб кетади. Перицитларнинг фаолияти охиригача аниқланган эмас. Бу хужайраларда баъзан нерв охирилариининг тугалланиши перицитлар қон капиллярлари тешигининг катталигини бошқариб туради, деган фикрга олиб келади. Кейинги йилларда перицитларга маълум бир шароитда бириктирувчи тўқиманинг бошқа хужайраларига (фибробластларга) айланадиган ўзига хос хужайралар сифатида қаралмоқда.

Адвентициал хужайралар(adventitiocyti)

Улар кам дифференциалланган, ясси ёки дуксимон шаклга эга хужайралар бўлиб, қон томирлар атрофида жойлашади. Адвентициал хужайралар перицитлардан фарқ қилиб, ҳеч қачон базал мембрана билан ўралмайди. Уларнинг цитоплазмаси суст базофил бўялиб, ўзида кам миқдорда органеллалар тутди. Адвентициал хужайралар кам дифферен

циалланган хужайралар бўлиб, улардан маълум шароитларда фибробластлар ёки адипоцитлар (ёғ хужайралари) ҳосил бўлади.

СИЙРАК БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМАНИНГ ҲУЖАЙРАЛАРАРО МОДДАСИ

Сийрак бириктирувчи тўқиманинг хужайралараро моддаси аморф (асосий) моддадан ва икки турли толалардан иборат. Коллаген ва эластик тола толаларнинг асосий қисмини ташкил этиб, ретикуляр толалар кам учрайди. Ретикуляр толалар коллаген толаларнинг бир тури ҳисобланади ва унда коллаген III бўлади.

Аморф модда ва толалар асл бириктирувчи тўқиманинг ҳамма турларида ҳар хил нисбатда учрайди. Шунинг учун қуйида келтирилган хужайралараро модданинг тузилиши бириктирувчи тўқиманинг ҳамма турлари учун тегишлидир.

АСОСИЙ МОДДА

Асосий, аморф ёки цемент модда бириктирувчи тўқима такомилининг илк босқичларида ҳосил бўлиб, аввалига толалар кўпроқ бўлади, кейинчалик аморф модда дифференциаллашиб, бириктирувчи тўқиманинг бир турида, масалан, терида кам, тоғайда эса кўпроқ гликозаминогликанлар (мукополисахаридлар) тутади. Бириктирувчи тўқиманинг хужайра ва толалари унинг асосий моддасида ётади. Нормал шароитда асосий модда гел консистенциясига эга. Унинг таркибига бириктирувчи тўқима хужайраларида синтезланувчи моддалар (сулфатланган гликозаминогликанлар-хондроитинсулфат, гепаринсулфат, кератинсулфат, гиалурон кислота; ферментлар, иммун таначалар) ва қон томир орқали келувчи моддалар (албумин, глобулин, витаминлар, гормонлар, ионлар, сув, ферментлар, иммун

таначалар ва метаболитлар) киради. Асосий модданинг ўтказувчанли гликозаминогликанларга (ГАГ)га ва гликопротеинларга (ГП)боғлиқ бўлади.

Гликопротеинлар (ГП)-оқсил ва углевод бирикмалари, таркибида 90-95% углевод бўлади. Гликопротеинлар толаларда ва оралиқ модда таркибида бўлади(фибронектин, хондронектин, фибриллин, ламинин). ГП-хужайрала раро модда структураларининг шаклланишида ва унинг функционал хусу сиятини белгилашда муҳим аҳамият касб этади.

Фибронектин – фибробласт хужайраларидаги юза гликопротеиндир. У хужайралараро моддада оралиқ коллагенлар билан бириккан ҳолатда бўлади. Фибронектин хужайраларнинг ўсишини, ҳаракатланишини, ёпишқоқлигини ва турланишини таъминлайди.

Фибриллин микрофибриллаларни шаклланишини ва хужайра тузилишига эга бўлмаган компонентларни ўзаро боғланишини тезлаштиради.

Ламинин – базал мембранани таркибига кириб, ўзаро дисульфид боғлар орқали бириккан учта полипептид занжирдан иборат.

Гликозаминогликанлар (ГАГ) – полисахарид бирикмаларидан иборат. Улар таркибида сульфатланган ГАГлар – уларга хондроитин сульфат (тоғай, кўз, терида), дерматансульфат (тери, пайлар, томирлар деворида), кератинсульфат, гепаринсульфат (базал мембраналар таркибида) ва сульфатланмаган ГАГлар (гиалурон кислота) киради. Аморф моддада энг кўп тарқалганлари гиалурон кислотаси ва сульфатланган ГАГлардир. Гиалурон кислота сульфатланмаган ГАГ га киради.

Бу компонентларнинг миқдори физиологик ва патологик ҳолатларда ўзгариб туради. Гликозаминогликанлар, хусусан, гиалурон кислота, хондроитинсульфат ва гепаринсульфат асосан оқсиллар билан комплекс ҳолатда бўлади. Аморф модданинг миқдори бириктирувчи тўқиманинг турли қисмларида турлича. Қон томир капиллярлари атрофида, ёғ хужайралари тўпланган жойларда ёки ретикуляр хужайра кўп бўлган қисмларда аморф модда кам бўлади. Лекин бириктирувчи тўқиманинг эпителий билан

чегарадош қисмларида аморф модда кўп. Бу ерда аморф модда коллаген ва ретикуляр толалар билан бирга чегара мембранасини (базал пластинкани) ҳосил қилади.

Асосий модда турли моддаларни қон томирдан хужайрага ёки метаболизм қолдиқларини хужайрадан қонга ўтишида асосий тузилма саналади. Унинг ўтказувчанлиги гликозаминогликанлар концентрациясига ва бошқа физик-кимёвий ҳолатларга боғлиқ. Гистамин ва гиалуронидаза ферменти таъсирида аморф модданинг ўтказувчанлиги кескин ошади. Шундай қилиб, аморф модда организмда модда алмашинувида муҳим ўрин тутиб, унинг ўзгариши турли касалликларга олиб келиши мумкин.

СИЙРАК БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМА ТОЛАЛАРИ

Коллаген толалар (fibrae collagenae). Коллаген (юнон. colla - елим, genos- яратмоқ, вужудга келтирмоқ, елим ҳосил қилувчи демакдир) фақатгина асл бириктирувчи тўқимада бўлмай, балки суякда – оссеин, тоғайда - хондрин толалар номи билан мавжуд. Коллаген толалар сийрак бириктирувчи тўқимада турли йўналишда ётувчи тўғри ёки эгри-бугри тортмалар ҳолида жойлашади. Коллаген толалар таркибида фибрилляр оқсил - коллаген бўлиб, у фибробласт хужайраларида полипептид занжирлар (проколлаген) шаклида ҳосил бўла бошлайди. Коллаген синтези ва фибриллогенез қуйидаги босқичларда амалга ошади:

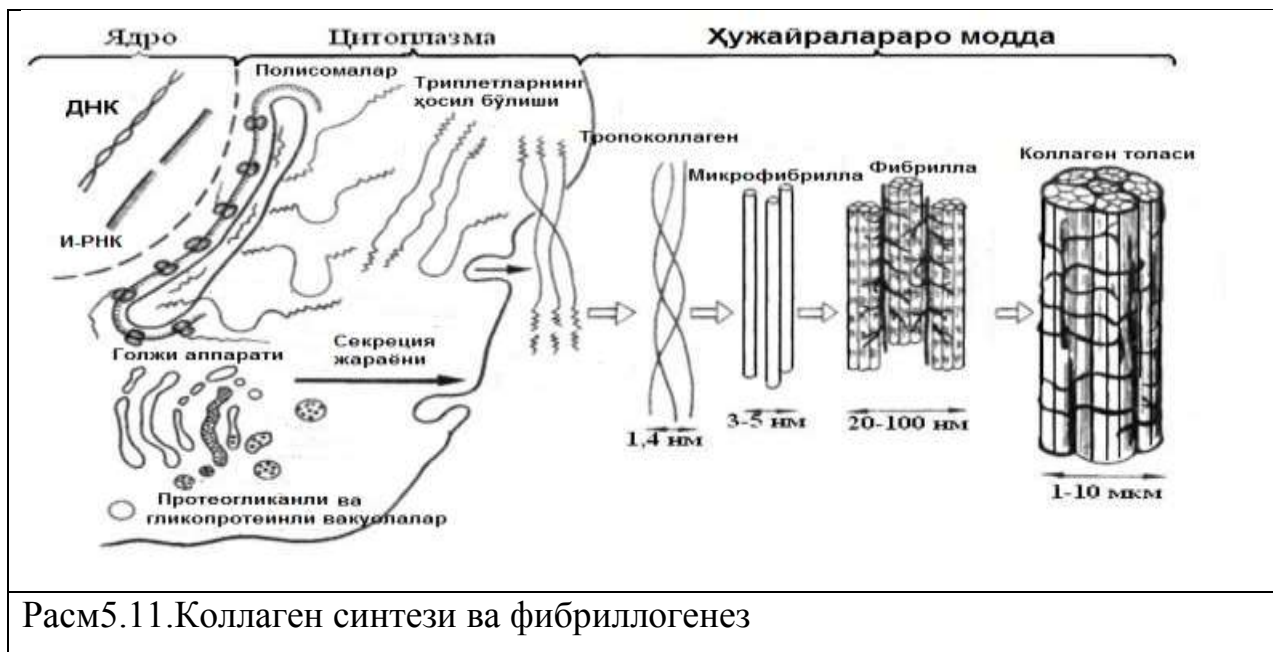
I босқич (молекуляр даража) - фибробласт донатор эндоплазматик тўрида (ЭПТ) узунлиги 280 нм ва диаметри 1,4 нмли тропоколлаген молекулалари синтезланади. Тропоколлаген молекуласи маълум бир тартибда такрорланувчи 3 та аминокислоталар занжиридан иборат бўлиб, улардан биринчиси хоҳлаган аминокислота, иккинчиси пролин ёки лизин, учинчиси эса глициндир. Бу аминокислоталар занжирда кўп марта худди шу тартибда қайтарилади. Пролин ва лизин дарҳол гидроксипролин ёки гидроксизингача оксидланади. Хужайра ичида 3 та калта полипептид

занжирлар бир-бирига ўралади ва триплетлар ҳосил қилади. Ҳар бир триплет молекуласи уч полипептид занжирдан иборат бўлиб, эни 1,4 нм, узунлиги 280-300 нм га тенг. Бу триплетлар тропоколлаген деб номланади. Унинг молекуляр оғирлиги 360 000 га тенг. Тропоколлаген оқсили хужайра ташқарисига секреция қилинади.

II босқич (молекула усти даража) - тропоколлаген молекулалари учлари билан бирикиб, натижада протофибриллалар ҳосил бўлади. 5-6 протофибриллалар ён юзалари билан бирикиб, диаметри 3-5 нм микрофибриллаларни ҳосил қилади.

III босқич (фибрилляр даража) - ҳосил бўлган микрофибриллалар ён юзалари билан бирикиб, қалинлиги 20-100 нм микрофибриллаларни ҳосил қилади. Уларда кўндаланг чизикларни кўриш мумкин. Кўндаланг чизик полимеризация қилиш даврида ҳосил бўлиб, тропоколлаген молекулаларининг орасида қоладиган бўшлиққа боғлиқ.

IV босқич (толали даража) - фибриллалар ён юзалари билан бирикиб, диаметри 1-10 мкм ли коллаген толаларни ҳосил қилади (расм 5.11).



Расм 5.11. Коллаген синтези ва фибриллогенез

Ҳозирги вақтда коллагеннинг 14 типи аниқланган. Бу типлар ҳар хил аъзоларда бўлган коллагеннинг химиявий таркиби, жойлашиши ва хусусиятларига кўра тафовут қилинади:

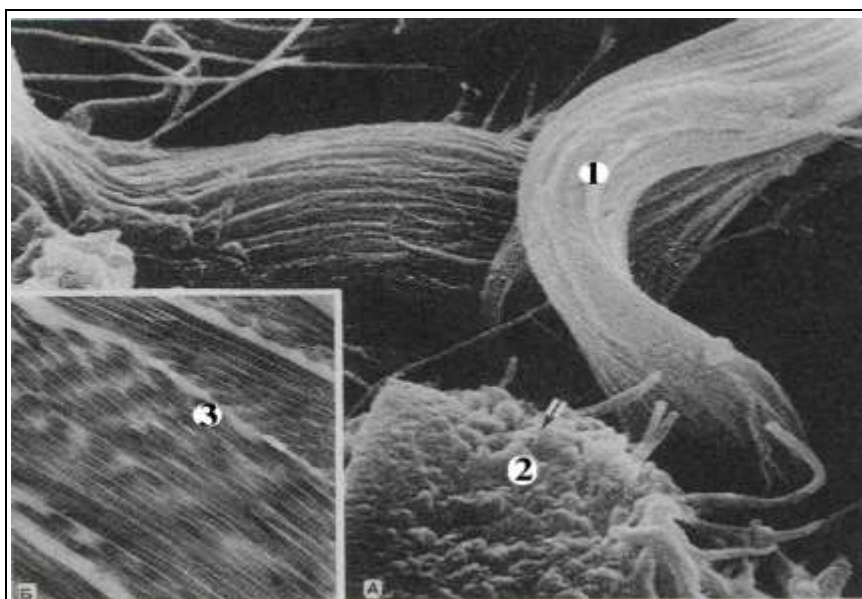
I тип - терида, суякда, кўз мугуз пардасида, склерада учрайди.

II тип - гиалин ва толали тоғайларда жойлашади.

III тип - ҳомила терисининг дермасида, ретикуляр тўқимада ва йирик қон томирлар деворида учрайди. Коллагеннинг бу тури энг кўп учрайди.

IV тип - базал мембраналарда ва кўз гавҳарини ўрвчи капсулада жойлашади. Қолган типдаги коллагенлар айрим аъзоларнинг бириктирувчи тўқималарида учраб, унчалик кенг тарқалмаган.

Коллаген толаларда глицин, пролин, оксипролин, глютамин, аспарагин каби аминокислоталар кўп бўлиб, олтингугурт сақловчи аминокислоталар кам. Коллаген толалар жуда пишиқ ва чўзилмайди. Пай суюлтирилган ишқор ва кислоталарда 10 марта шишади (расм 5.12).



Расм 5.12. Коллаген тўплами ва коллагеннинг электрон микроскоп остида кўриниши. (кўндаланг-тарғилликка эътибор беринг).

А-РЭМ Б-ТЭМ

1-Коллаген толалар (бўйлама ҳолда)

2-Коллаген толалар (кўндаланг ҳолда)

Эластик толалар. Эластик толаларнинг ҳосил бўлиши коллаген толаларнинг ҳосил бўлишига ўхшайди. Фибробластлар эластик толаларнинг ҳам ҳосил бўлишида иштирок этади. Эластик толалар толали бириктирувчи тўқимада ва бириктирувчи тўқиманинг баъзи бошқа турларида учрайди. Улар махсус бўёқлар билан бўялганда (орсеин, резорсин-фуксин) коллаген толалардан аниқ ажралиб кўринади. Эластик толалар қалинлиги 8-20 нм келадиган фибриллардан ҳосил бўлиб, толалар қалинлиги сийрак бириктирувчи тўқимада 1-3 мкм бўлса, эластик боғламларда 8-10 мкм гача этади.

Эластик толаларда коллагендан фарқли равишда *кўндаланг чизиқлик йўқ*. Бу ҳолат эластик толани ҳосил қилувчи оксилларнинг бетартиб жойлашиши билан таърифланади. Эластик тола оксиллари умумий қилиб *эластин* деб аталади.

Эластик толаларда бир-биридан фарқланувчи оксиллар борки, бу оксиллар аминокислоталар таркиби коллаген оксидан бошқачадир. Коллагенга нисбатан бу оксилларда глицин ва пролин каби аминокислоталар кўп бўлиб, глютамин, аспарагин кислота, оксипролин, аргинин ва бошқалар анча кам. Бундан ташқари, эластик толалардаги оксил ўзида цистин аминокислотасини тутмайди. Унинг ўрнига бу оксилда аминокислоталар ҳосиласи бўлган десмозин ва изодесмозин бўлиб, бу ҳосилалар эластиннинг молекуляр тузилиши барқарорлигини ва эластик толанинг чўзилувчанлигини таъминлайди. Эластик толалар яхши чўзилади, лекин узилиши ҳам осон. Эластик толаларда вақт ўтиши билан минерал тузлар ўтириб, уни синувчан қилиб қўяди.

Ретикуляр толалар. Бириктирувчи тўқиманинг баъзи турларида, қон яратувчи аъзолар стромасида, жигарда, қонтомирлар (асосан капиллярлар), мушак ва нерв толалари атрофида коллаген ва эластик толалардан ташқари ретикуляр ёки ретикулин толалар ҳам учрайди. Бу толалар Штипдаги

коллагенга кириб, кумуш тузлари билан импрегнация қилинганда аниқ кўрингани учун баъзан аргирофил (юнон. *argiros*- кумуш) толалар деб ҳам юритилади. Ретикуляр тола (*rete* - тўр) деб номланиши уларнинг тўр ҳосил қилишини билдиради.

Ретикуляр толаларнинг тузилиши яхши ўрганилмаган бўлса ҳам, маълум фактлар бу толалар оқсилдан - ретикулиндан (коллагеннинг махсус тури) тузилганлигини кўрсатади. Ретикулин оқсили коллаген ва эластик толалардаги оқсиллардан серин, оксизин ва глютамин аминокислоталарининг кўплиги билан ажралиб туради. Оқсил микрофибриллалари тахминан 40-60 нм қалинликда бўлиб, уларда ҳам худди коллаген протофибриллаларидаги каби кўндаланг чизиқлик кўринади.

Ретикуляр толалар кучсиз кислота, ишқорлар ва трипсин таъсирига чидамли.

ЗИЧ ТОЛАЛИ БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМА

Сийрак ва зич толали бириктирувчи тўқималар орасида кескин чегара ўтказиш мушкул, чунки организмда бириктирувчи тўқиманинг ҳужайралар ва ҳужайралараро модда нисбати аста-секин ўзгаради. Толаларнинг жойланиш тартиби бўйича зич толали бириктирувчи тўқиманинг *шаклланган* ва *шаклланмаган* турлари фарқ қилинади.

Зич шаклланмаган бириктирувчи тўқима терининг тўрсимон қавати ва бўғин халтачалари бириктирувчи тўқимасида учраб, унинг коллаген ва эластик толалари бир-бирига зич, лекин тартибсиз жойлашганлиги учун тўрсимон тузилишга эга. Ҳужайралар тури кўп бўлмай, аморф модда ҳам камдир. Ҳужайралар асосан фибробласт ва фиброцитлардан иборат бўлиб, улар узунчоқ шаклга эга.

Зич шаклланган бириктирувчи тўқима эса толаларнинг тартибли жойлашиши билан фарқланади. Бу тўқимада толаларнинг жойлашиши куч чизиқлари бўйлаб йўналган. Шаклланган бириктирувчи тўқимага пайлар,

боғламлар, фиброз мембраналар ва пластинкасимон бириктирувчи тўқима киради. Бу тўқиманинг таркибий қисмларининг тузилишига мукамалроқ тўхтаб ўтамиз.

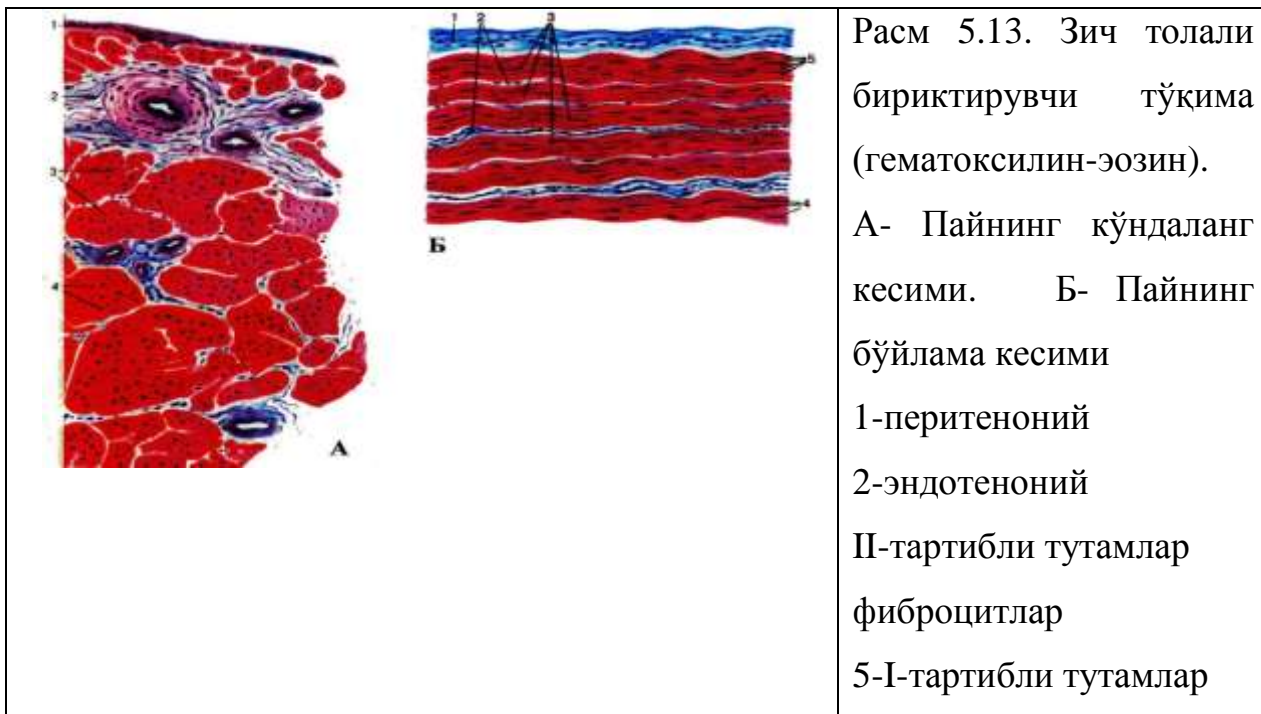
Пайлар (tendo). Пайлар пишиқ тортмалар бўлиб, мушаклар шу пайлар орқали суякка бирлашади. Пайлар бир-бирига параллел ётувчи йўғон коллаген толалардан ташкил топган. Коллаген толалар орасида эластик тўр ётади. Уларнинг орасида асосий модда жойлашади. Бириктирувчи тўқима ҳужайраларидан эса толалар орасида ётувчи фиброцитларгина бўлади. Фиброцитлар тўртбурчак, учбурчак ёки трапеция шаклига эга бўлиб, ён томондан таёқча шаклини эслатади. Бу ҳужайраларни *пай ҳужайралари* деб ҳам номланади.

Пайда ҳар бир коллаген толалар тутами фиброцитлар билан чегараланган. Бу толалар *бирламчи тартибли толалар* дейилади. Бу толалар ташқи томондан *эндотеноний* деб аталувчи сийрак толали бириктирувчи тўқиманинг юпқа пардаси билан ўралган. Бирламчи толалар йиғилиб иккиламчи толалар тутамини ҳосил қилади. Иккиламчи толалар тутами ўз навбатида учламчи толалар тутамини ҳосил қилади. Бу толалар тутами ташқи томондан *перитеноний* деб аталувчи сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат парда билан чегаралангандир. Шу пардаларда пайларни озиқлантирувчи томирлар ҳамда пайларни иннервация қилувчи нерв толалари ва нерв охирлари жойлашади (расм 5.13).

Фиброз мембраналар. Фиброз мембраналар - фасциялар, апоневрозлар, диафрагманинг пай марказлари, баъзи органларнинг капсуласи, тоғай устки пардаси, склера, тухумдон ва уруғдонларнинг оқлик пардаларини ҳосил қилади.

Апоневрозлар, фассиялар ва диафрагманинг пай маркази бир-бирининг устида бир неча қават бўлиб ётган коллаген толалар тутамлари ва улар орасида жойлашган ҳужайралардан иборат. Коллаген толалар бир-бирига параллел ётади. Фиброз мембраналарда коллаген толалар тутамидан

ташқари, эластик толалардан иборат тўр ҳам мавжуд. Суяк устки пардаси, склера, тухумдоннинг оқлик қавати, бўғимлар капсуласида коллаген толалар тутами бироз нотўғри жойлашган бўлиб эластик толаларнинг кўплиги билан апоневрозлардан фарқ қилади. Бу қаватларда фиброцитлар бурчакли ёки дуксимондир.



Пластинкасимон бириктирувчи тўқима капсула билан ўралган нерв охирларида учрайди. У концентрик жойлашган бириктирувчи тўқима пластинкаларидан иборат. Пластинкаларнинг асосий моддасида бўйлама, кўндаланг йўналишда жойлашган ёки тартибсиз чирмашган ингичка коллаген толалар жойлашган. Бу толалардан баъзи бирлари коллагенга ижобий реакция бермайди, балки ўзининг хусусиятлари билан ретикулин толаларга яқинлашади.

Пластинкалар устида ўсимтали, ядроси овал шаклдаги фиброцит хужайралари ётади. Пластинкалар орасида одатда фибробластлар ва ўтроқ макрофаглар учрайди.

Эластик бириктирувчи тўқима. Бу тўқима чин товуш боғламида учраб, параллел йўналган эластик толаларнинг яхши ривожланганлиги билан

характерланади. Бу боғламда эластик толалар тармоқлангани учун улар тўр шаклини ҳосил қилади. Эластик боғламлар коллаген тўқимадан фарқ қилиб ҳар хил тартибли тутамлар ҳосил қилмайди.

Эластик типдаги артерия деворларида (аорта, ўпка артерияси ва бошқалар) эластик тўқиманинг пластинкалари дарчали мембраналар ҳосил қилади. Дарчали мембраналар бир неча қават бўлиб жойлашган, улар оралиғи эса силлиқ мушак ҳужайралари, фиброцитлар ва асосий модда билан тўлган.

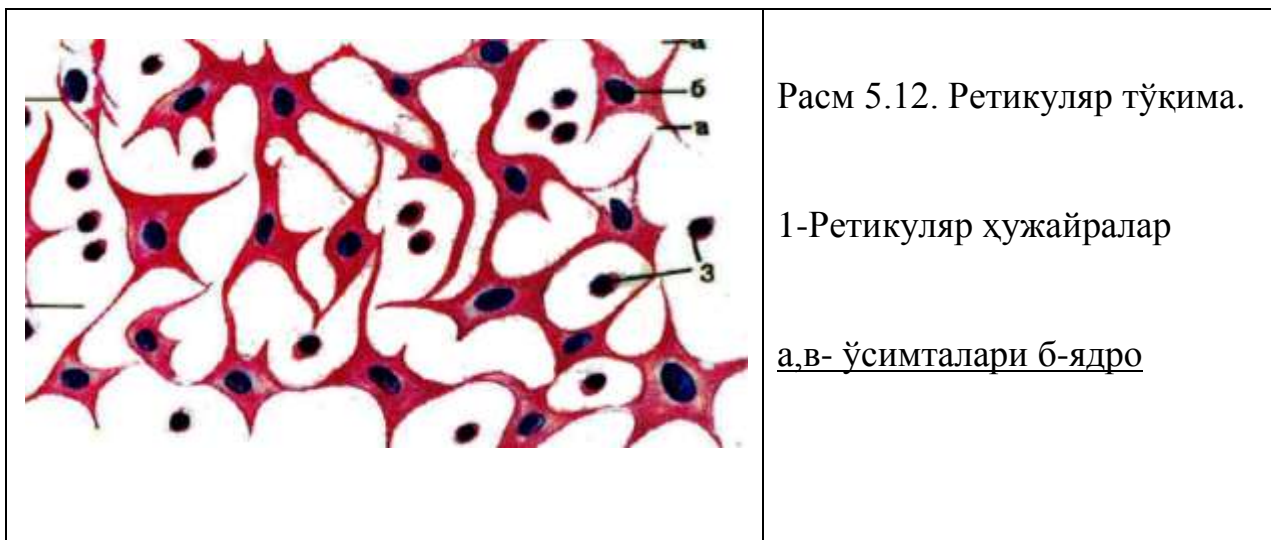
МАХСУС ХУСУСИЯТГА ЭГА БЎЛГАН БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМАЛАР

Юқорида кўриб ўтилган, сийрак ва зич бириктирувчи тўқимадан ташқари, махсус хусусиятга эга булган бириктирувчи тўқималар - ретикуляр тўқима, ёғ тўқимаси, шиллиқ тўқима, пигмент тўқима фарқ қилинади.

Ретикуляр (тўрсимон) тўқима (*textus reticularis*). Бу тўқима ретикуляр ҳужайралар ва ретикулин толалардан ташкил топган. Ретикуляр ҳужайралар ўсиқлари билан бирлашиб, тўрсимон тузилмани ҳосил қилади. Ретикуляр ҳужайраларга ретикулин толалар зич тегиб ётади. Ретикуляр тўқима организмнинг турли қисмларида учрайди. Бутўқима суяк кўмиги, лимфа тугуни ва талокнинг стромасини ҳосил қилади.

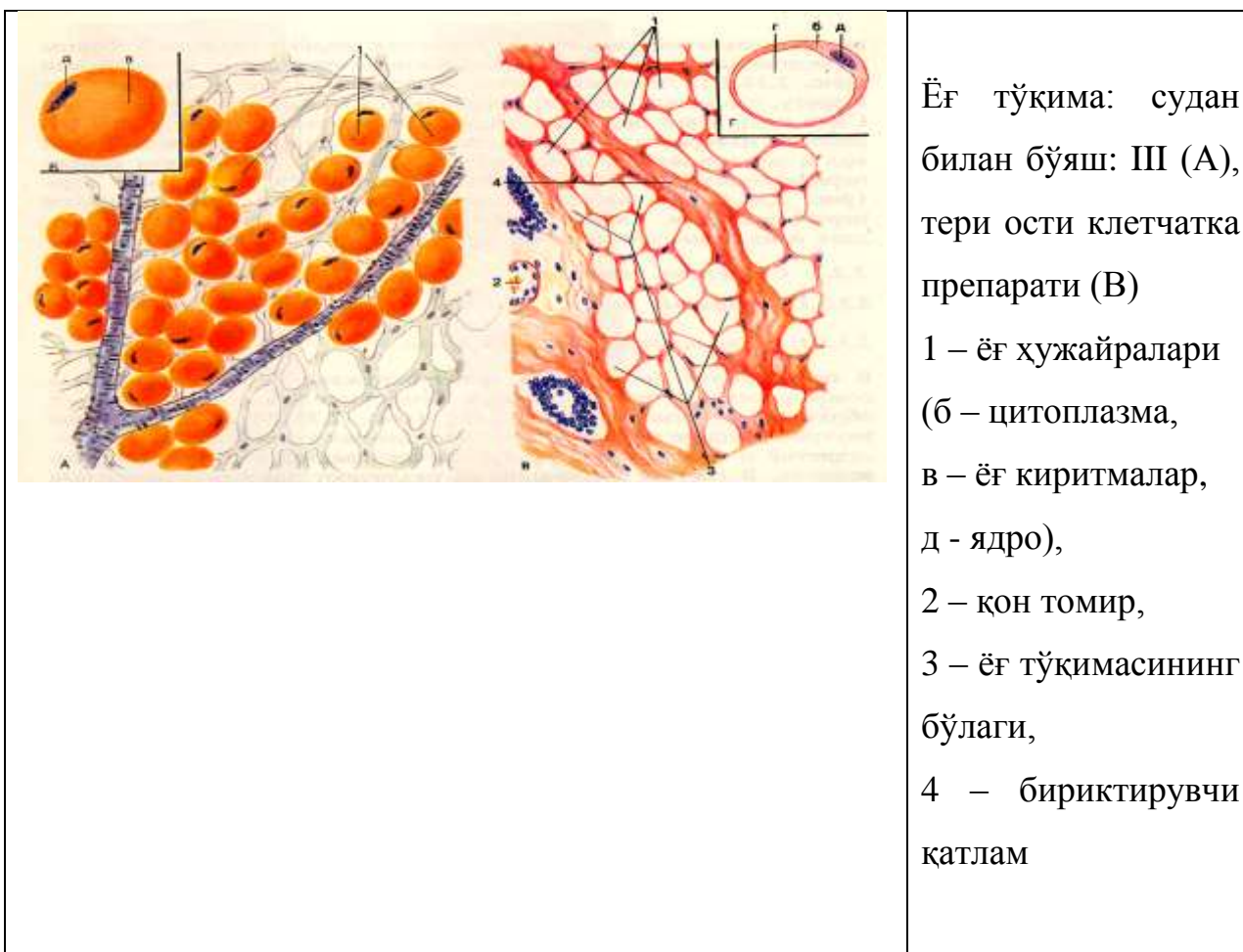
Ретикуляр тўқимани ичак шиллиқ қаватида, буйракда ва бошқа органларда ҳам учратиш мумкин. Унинг асосий вазифаларидан бири қон шаклли элементлари ишланиб чиқишида махсус микромуҳит ҳосил қилишдир. Бу тўқима ҳосил қилган қовузлокларда ривожланаётган қон шаклли элементларининг турли ҳужайраларини учратиш мумкин. Ретикуляр тўқиманинг баъзи ҳужайралари тўрдан ажраб, эркин ретикуляр ҳужайраларни ҳосил қилади. Талоқ ва лимфа тугунининг ретикуляр тўқимасидан қон ёки лимфа доимо ўтиб туради. Шунинг учун бу

аъзоларнинг ретикуляр хужайралари ёт антиген билан тўқнашади ва шу антиген тўғрисида лимфоцитларга маълумот етказиб беради (расм 5.12.)

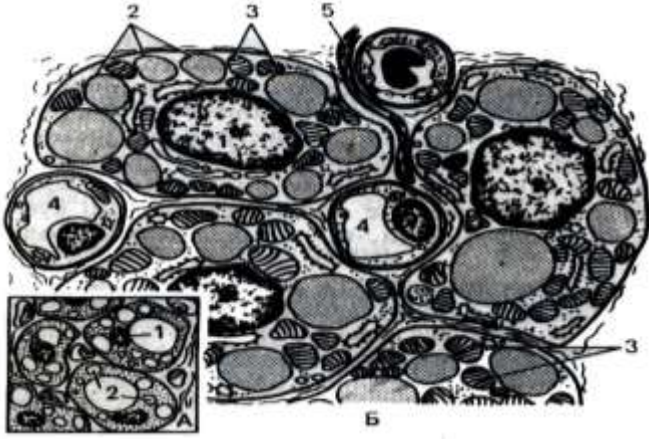


Ёғ тўқимаси (textus adiposus). Ёғхужайралари бириктирувчи тўқиманинг маълум қисмларида тўпланиб, ёғ тўқимасини ҳосил қилади. Икки хил ёғ тўқимаси тафовут қилинади: оқ ва қўнғир.

Оқ ёғ тўқимаси хужайралари юқорида («Ёғхужайралари» га қ.) тасвирланган тузилишга эга бўлиб, у ёғ тўқимасининг асосий қисмини ташкил этади. Қўнғир ёғ тўқимаси одамда илк ёшлик даврида (кураклар атрофида ва тананинг ён тарафларида) учрайди. Қўнғир ёғ тўқимаси хужайралари цитоплазмасида майда ёғ томчилари орасида донадор эндоплазматик тўр, Голжи комплекси, кўп миқдорда митохондрия ва гликоген киритмалари жойлашади. Ёғхужайраларидаги цитохромлар ёғ тўқимасига қўнғир тус беради. Ёғхужайраларидаги ёғ тўқималари энергетик манба ҳисобланади. 100 г ёғ ёнганда энергиядан ташқари 107,1 г сув ажралади. Шундай қилиб, сув етишмаганда ёғ сув манбаи бўлиб ҳам хизмат қилади.



Метаболитик жараёнда қўнғир ўғ тўқимаси алоҳида ўрин тутади. Унинг метаболитик активлиги оқ ўғ тўқмасига нисбатан 20 марта юқори. Организм совиганда қўнғир ўғ тўқимаси митохондрияларида фосфорланишнинг оксидланишдан ажралиши натижасида иссиқлик энергияси ажралиб, у организмни иситади. Ўғтўқимаси механик функцияни ҳам бажариб, организмни турли таъсирлардан сақлайди (масалан, тери ости ўғ клетчаткаси).

	<p>Расм 5.13. Қўнғир ёғ тўқимаси (схема). Б-липоцит ультраструктураси 1-ядро 2-липид 3-митохондрия 4-гемокapилляр 5-нерв толаси</p>
---	---

Пигмент тўқимаси (*textus pigmentosus*). Бу тўқима кўп миқдорда пигмент хужайраларини (меланоцитларни) сақлайди. Бу тўқима сўргич соҳасида, анал тешиги атрофида, ёрғоқ халтада ҳамда кўзнинг қон томир ва рангдор пардаларида учрайди.

Шиллиқ тўқима (*textus mucosus*). Бу тўқима фақатгина эмбрионларда учрайди. Унинг хужайралари асосан фибробластлар бўлиб, асосий моддада жуда кўп миқдорда гиалурон кислотаси учрайди. Бу кислота аморф ёки асосий моддага дирилдоқ ёки шиллиқсимон хусусият беради. Ҳомиладорликнинг иккинчи ярмидан бошлаб асосий моддада коллаген толаларининг миқдори ошади ва шиллиқ тўқима сийрак толали бириктирувчи тўқима шаклини ола бошлайди.

БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМАНИНГ ЁШГА ҚАРАБ ЎЗГАРИШИ

Бириктирувчи тўқимада ёшнинг ўтиб бориши билан аста-секин хужайра элементларининг камайиши кузатилади. Асосан фибробласт хужайралари камайиши натижасида маълум даражада асосий модда ҳам камаяди. Ёшбириктирувчи тўқима асосий моддага бой бўлиб, толалар кам

бўлади. Функционал актив ҳужайра элементларининг бўлиши бириктирувчи тўқимада моддалар алмашинувининг юқори бўлишини таъминлайди. Ёшўтиши билан бириктирувчи тўқима гликозаминогликанларининг таркибий қисмлари ҳам ўзгаради. Гиалурон кислота камайиб, хондриотинсулфат ва унинг эфирлари ошади. Сульфатланган полианионлар ошиши унинг қон плазмасининг бета-липопротеид фракцияси билан эримайдиган комплекслар ҳосил қилишига олиб келади. Бу эса қон томир деворида атероматоз таначалар ҳосил бўлишига ва атеросклероз касаллигининг ривожланишига сабаб бўлади. Хондриотинсулфатнинг кўпайиши унинг калций тузлари билан боғланишини кучайтириб, бу жараёнлар организм қариши билан параллел кечади.

Шундай қилиб, ёш улғайиши билан бириктирувчи тўқиманинг толалари кўпайиб, ҳужайра элементлари камаяди. Бу жараён шунчалик сезиларлики, кўпчилик муаллифлар аъзоларнинг ёш улғайиши билан склерозга учрашини эътироф этадилар. Бу эса аъзоларнинг бириктирувчи тўқима орқали озикланишини бузилишга олиб келади.

ҚОН ВА БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМА ҲУЖАЙРАЛАРИНИНГ ЎЗARO МУНОСАБАТИ

Ички муҳит тузилмалари бўлган қон ва бириктирувчи тўқима ҳужайралари келиб чиқиши, тузилиши ва фаолияти бўйича бир-бири билан узвий боғлиқдир. Соғлом организмда улар орасидаги муносабат яққол кўзга ташланмайди. Баъзи касалликларда (масалан, яллиғланиш жараёнида), бу ҳужайраларнинг биргалиқда фаолият қилишини аниқ кўриш мумкин. Яллиғланиш - бу тўқималарда турли шикастловчи таъсирларга жавобан вужудга келадиган ҳимоя жараёнидир. Бу жараён бир-биридан кескин чегараланмаган бнр неча босқичлардан иборат бўлиб, унинг ҳар бир босқичида қон ва бириктирувчи тўқиманинг маълум бир ҳужайралари асосий ўрин тутаяди. Тўқима жароҳатланганда ёки унга ёт заррачалар (масалан,

микроблар) тушганда даставвал шу жойдаги қон капиллярларининг кенгайиши ва деворининг ўтказувчанлиги ошиши кузатилади. Натижада, яллиғланиш майдонида тўқима суюқлигининг миқдори кескин ошади ва шиш ҳосил бўлади. Яллиғланиш майдонидаги парчаланиш маҳсулотлари бу ерга нейтрофил лейкоцитларни жалб қилади (хемотаксис). Қон капиллярлари девори орқали чиққан нейтрофил лейкоцитлар яллиғланиш майдони атрофида тўпланади ва лейкоцитар вални ҳосил қилади. Нейтрофил лейкоцитлар ёт заррачаларни фагоцитоз қилади ва шу билан бирга ўзлари ҳам кўп миқдорда емирилади. Кейинги босқичда яллиғланиш майдони атрофига кўп миқдорда моноцитлар ва лимфоцитлар тўпланади. Моноцитлар макрофагларга айланиб, ёт заррачаларни фагоцитоз қилади. Яллиғланиш майдони ёт заррачалардан ва емирилган хужайра қолдиқларидан тозалангандан сўнг бу ерда қайта тикланиш (регенерация) босқичи амалга ошади. Бу босқичда яллиғланиш майдонида кўп миқдорда фибробластларнинг ҳосил бўлиши кузатилади. Улар коллаген толаларини ишлаб чиқариб, жароҳатланган жойнинг қайта тикланишини таъминлайди. Шундай қилиб, яллиғланиш жараёнида шартли равишда кетма-кет келадиган уч босқични қайд қилиш мумкин: а) лейкоцитлар; б) макрофаглар; в) фибробластлар босқичлари. Бу жараёнда айтиб ўтилган хужайралардан ташқари тўқима базофиллари, эозинофил ва базофил лейкоцитлар ҳам иштирок этади.

Шундай қилиб, организмда кечадиган яллиғланиш ва барча турли хил химоя реакцияларида қон ва бириктирувчи тўқима хужайралари бир-бири билан узвий боғлиқ ҳолда иштирок этади.

VI BOB

БИРИКТИРУВЧИ ТЎҚИМАЛАР. ТОҒАЙ ВА СУЯК ТЎҚИМАСИ

Тоғай тўқимаси бириктирувчи тўқиманинг бир тури бўлиб, тоғай хужайраларидан ва хужайралараро моддадан ташкил топган. Унинг таркибида 70-80% сув, 10-15% органик моддалар ва 4- 7% минерал тузлар бор. Органик моддалар асосан оксил, липид, гликозаминогликан ва протеогликанлардан иборат. Оксиллар ичида фибрилляр оксиллар (коллаген, эластин) ва нофибриляр оксилларни фарқ қилиш мумкин. Тоғай тўқимасидаги гликозаминогликан ва протеогликанлар асосан хужайра оралик моддасининг асосий моддасида бўлади. Улар тоғай тўқимасининг физик-кимёвий хоссаларини (зичлигини ёки тургорини) белгилайди.

Тоғай тўқимасининг хужайра элементлари. Тоғай тўқимасида 2 хил асосий тоғай хужайралари: хондроцитлар ва хондробластлар (ёки хондробластоцитлар) фарқ қилинади. Хондроцитлар овал ёки юмалоқ бўлиб, хужайра юзасида микроворсинкалар тутади. Хужайралар хужайралараро моддадаги махсус бўшлиқларда якка-якка ёки тўп-тўп бўлиб жойлашади. Тўп-тўп бўлиб-жойлашган хужайралар умумий бўшлиқда ётиб бир дона бошланғич хужайранинг бўлиниши натижасида ҳосил бўлади. Бу тўп хужайралар *ризоген группа* деб номланади. Ҳар бир хужайрада битта ёки иккита ядроча тутувчи юмалоқ ядро бўлади. Хужайранинг цитоплазмаси бир оз базифил бўлиб, тор ҳалқа шаклида ядро атрофини ўрайди. Хужайра органеллари кўп эмас. Ривожланаётган тоғай хужайралар цитоплазмасида кўп миқдорда митохондриялар, Голжи комплекси ва эндоплазматик тўр жойлашади. Тоғай хужайраларини гистохимик усуллар билан ўрганилганда унда гликоген, липидлар мавжудлигини ҳамда бир қатор ферментларнинг (ишкорий фосфатаза, липаза, оксидаза) юксак активлиги аниқланган. Тоғай хужайраларининг иккинчи тури хондробластлардир. Улар тоғай усти

пардасининг остида, тоғай тўқимасининг перифериясида жойлашган бўлиб, яссиллашган шаклга эга ва якка-якка бўлиб ҳужайралараро моддада ётади.

Хондробластлар хондроцитларга нисбатан кенгроқ цитоплазмага эга бўлиб, рибонуклеин кислотага бой бўлганлиги сабабли цитоплазмаси базофил бўялади. Электрон микроскоп остида хондробласт ҳужайраларида эндоплазматик тўрнинг параллел мембраналари кўринади. Бу ҳолат ҳужайранинг юқори синтетик фаолиятидан дарак беради. Цитоплазмада гликоген ва мукополисахаридларнинг катта тўпламлари аниқланади. Баъзан эндоплазматик тўр мембраналари ҳужайра қобиғига яқинлашади. Ҳужайранинг бундай тузилиши секрет ишловчи ҳужайраларга хосдир. Хондробластлар такомиллашиш натижасида хондроцитларга айланади.

Тоғай устида қон томир капиллярларига бой бўлган бириктирувчи тўқима ётади. Қон томирлар ва нерв охирлари атрофида узун фибробласт типигаги ҳужайралар ва коллаген толаларнинг тутамлари жойлашади. Бу тузилма тоғай усти пардаси –*перихондр*(юнон. peri -олди, chondros -тоғай) деб номланади. Тоғай тўқимасининг озикланиши, регенерацияси ва баъзи бир гистохимик хусусиятлари тоғай усти пардасига боғлиқ. Тоғай усти пардасида қон томирлари жойлашган сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат ташқи қават, ўзида хондробластлар ва уларнинг бошланғич ҳужайралари бўлган прехондробластлар тутувчи ички қават ажратилади. Тоғай усти пардасининг бевосита остида дуксимон шаклга эга ёш хондроцитлар жойлашади. Перихондр тоғай тўқимасининг ўсишида ва регенерациясида муҳим ўрин тутаяди. Бундан ташқари, тоғайнинг ҳужайралараро моддасида қон томирлар йўқлиги учун моддалар диффузия йўли билан тоғай усти пардаларидаги қон томирлардан боради. Тоғай усти пардаси йўқ жойда (бўғим тоғайларида) озик моддалар синовиал суюқликдан диффузия йўли билан киради. Тоғай ҳужайралараро моддаси коллоид бўлгани учун сув ва туз ўтиши осондир. Тоғай озикланишининг ёмонлашуви

тоғай хужайралараро моддасида, айниқса, гиалин тоғайида Ca^{+} тузларининг ўтиришига олиб келади.

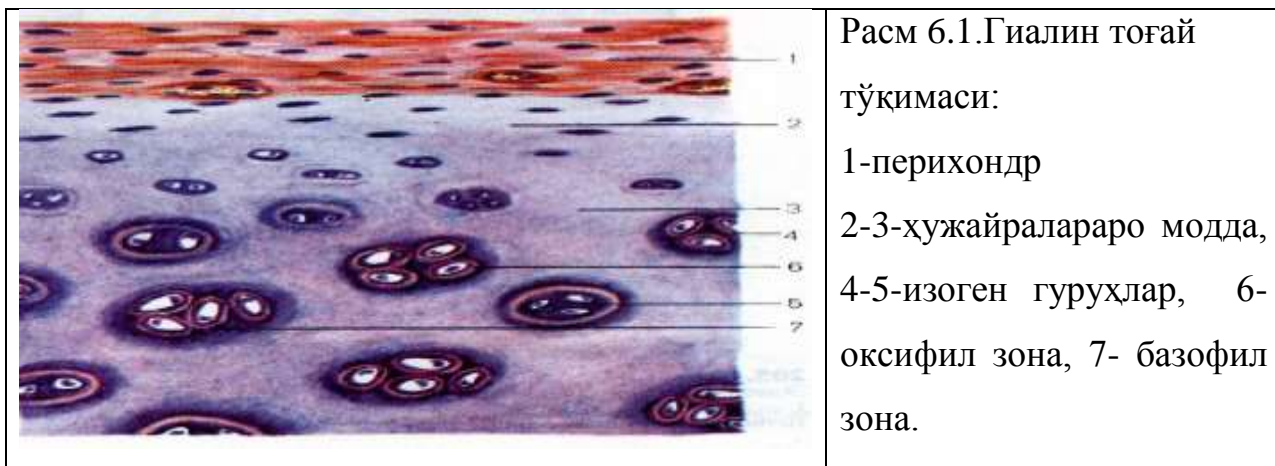
Хужайралараро модда. Хужайралараро модда - толалар ва асосий моддадан ташкил топган. Гиалин тоғайида II тип коллаген (хондрин) толалар бўлса, эластик тоғайида коллаген толалар билан бир қаторда эластик толалар ҳам жуда кўп. Хондрин толаларнинг тузилиши асл бириктирувчи тўқиманичг коллаген толаларини эслатади. Коллаген толаларнинг нур синдириш қобилияти асосий модданикига тахминан тенг бўлгани учун улар оддий ёруғлик микроскопи остида кўринмайди. Хужайралараро модданинг бўшлиқ деворларига яқин қисмлари атрофидаги хужайралараро моддадан нурни кучли синдириш қобилияти билан фарқ қилади. Бу қават тоғай хужайраларига капсула бўлиб хизмат қилади. Хужайралараро модда оқсилларга, липидларга, гликозаминогликан ва протеогликанларга бойдир. Гликозаминогликанлар асосан сульфатланган бўлиб, ўз ичига хондроитинсульфатларни, кератин сульфатни ва гиалурон кислотасини олади. Сульфатланган гликозаминогликанлар нофибрилляр оқсиллар билан бирикиб протеогликанларни ҳосил қилади. Асосан хужайралараро моддасининг тузилишига қараб, тоғайнинг уч тури: 1) гиалин (шишасимон); 2) эластик (тўрсимон); 3) толали (коллаген толали) турлари фарқланади.

Гиалин тоғай тўқимаси

Гиалин тоғай кўп учрайдиган тоғай туридир. Эмбрион скелетининг кўп қисми вояга етган организмда эса қовурғаларнинг тўш суягига туташиб жойи, бўғимлар юзаси ва ҳаво ўтказувчи йўллар девори гиалин тоғайдан тузилгандир. У кўкимтир ранги билан фарқланади.

Тоғай ташқи томондан бириктирувчи тўқиманинг юпқа қавати - перихондр билан қопланган (расм 6.1). Тоғайнинг юқори қаватидаги хондроцит хужайралари хондробласт хужайраларидан кўп фарқ қилмайди, чуқурроқ саватида эса тоғай хужайралари аста-секин катталашади.

Хондроцитнинг юзаси текис бўлмай электрон микроскопда кўринувчи микроворсинкалари бор. Бу хужайралар ядроси юмалоқ бўлиб, хроматини камдир. Цитоплазмасида концентрик цистерналар шаклида эндоплазматик тўр жойлашганлиги кўринади.



Хондроцит митоз йўли билан бўлинади. Ҳосил бўлган янги хужайралар атрофида зич хужайралараро модда бўлгани учун улар бир-биридан узоклашмай изоген группаларни ҳосил қилади. Шунинг учун қари тоғайлардаги изоген группалар 8-10 тагача хондроцитлар тутади.

Хужайралараро модданинг ҳолатига кўра тоғай хужайрасининг шакллари турлича бўлиши мумкин. Ёштоғайдаги хужайралараро модда сувга ва протеогликанларга бой, бу ерда тоғай хужайралари шакли юмалоқ. Қари тоғайларда хужайралараро модда зичлашган бўлиб, хужайралари одатда диск шаклини олади. Якка ёки изоген группалар атрофида ётган хужайралараро модда турлича бўялади, чунки унинг таркибида оксиллар ва протеогликанлар миқдори турлича бўлади. Хужайралараро модданинг хужайралар атрофида бевосита жойлашган, кўп миқдорда гликозаминогликан ва протеогликанлар сақловчи зонаси кескин базофил бўялади. Базофил бўялувчи моддалар изоген группаларни ҳартомондан бир текисда ўрагани учун улар шарсимон

таначаларни ҳосил қилади. Йирик ва қари тоғайда базофил таначалар атрофида ҳалқа сингари оксифил зона шаклланади, чунки ёш улғайиб борган сари тоғай хужайраларининг сони аморф моддада гликозаминогликанлар миқдори камаяди. Пировардида хужайралараро модда базофилиясининг сусайиши ва унда кальций тузлари ўтириши (оҳакланиш) кузатилади.

Ҳамма гиалин тоғайлар ҳам бир хил тузилишга эга эмас, масалан, бўғимлар юзасидаги тоғай перихондрга эга бўлмайди. Бўғим тоғайларида уч зона ажратилади:

а) ташқи зонакам дифференциаллашган хондроцитлардан иборат.

б) ўрта зона йирик фаол хондроцитлар зонаси, уларда синтетикжараён кучли бўлади.

в) ички базал зона тоғайхужайраларида мембранали везикулаларбўлади ва минерализация жараёнида қатнашади.

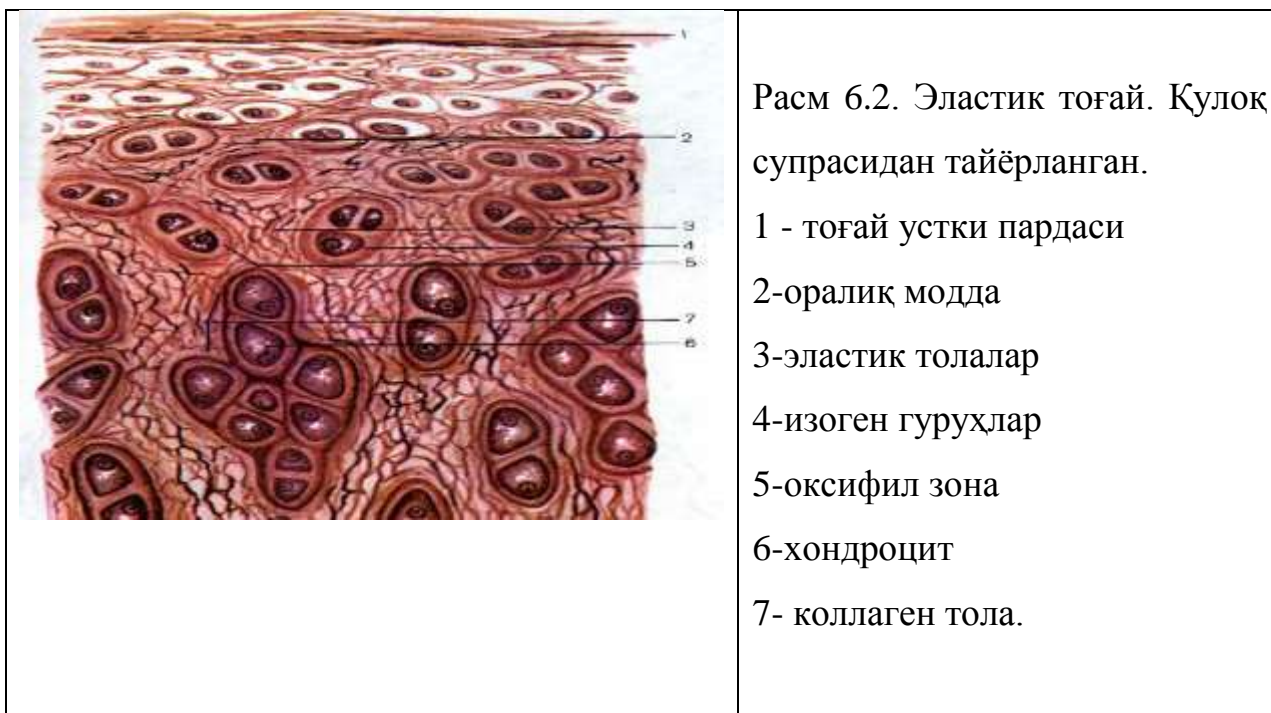
Бўғим тоғайининг озикланиши бўғим бўшлиғидаги синовиал суюқлик ва чуқур жойлашган томирлар ҳисобига бўлади, бу томирлар суяк тўқимасидан ўтиб келади.

Тоғай тўқимасидаги *хондронектин*-гликопротеин моддаси хужайраларни ва толалаларни ўзаро бириктириб туради. Аммо тоғайининг хужайралараро моддаси гидрофилликка эга бўлсада, антигенлик хусусиятига эга йирик оқсил молекулалар ичкарига киролмайди. Шунинг учун тоғай тўқимаси антигенлик хусусиятига эга эмас. Бу ҳолат унинг трансплантациясида муҳим аҳамият касб этади.

Эластик тоғай тўқимаси

Эластик тоғай(*textus cartilagenus elasticus*) кулоқ супрасида, ҳиқилдоқда (шохчасимон ва понасимон тоғайларда), ҳиқилдоқ усти тоғайида учрайди. Улар сарғиш рангли, хира бўлади. Тузилиши жиҳатидан гиалин тоғайини эслатади. Хужайраси юмалоқ шаклга эга бўлиб, якка-якка ёки изоген группани ҳосил қилиб жойлашади (расм 6.2). Эластик тоғай хужайраларининг цитоплазмасида гиалин тоғайдан фарқли равишда ёғ ва

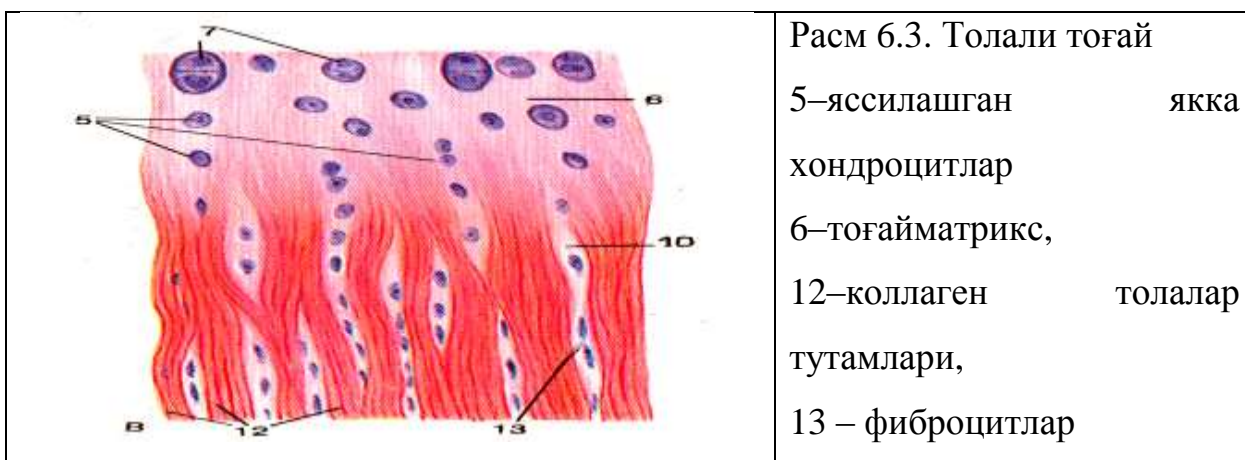
гликоген кам тўпланади. Хужайралараро моддасида коллаген толалари билан бир қаторда эластик тўрни ҳосил қилувчи эластик толаларни кўриш мумкин. Бу эластик толалар тоғай уст пардасига ўтиб кетади. Эластик тоғайда оҳакланиш кузатилмайди.



Толали тоғай тўқимаси

Толали тоғай(*textus cartilagineus fibrosa*) толали бириктирувчи тўқиманинг пай, боғлам турларини гиалин тоғайга ўтиш жойларида учрайди. Масалан: соннинг юмалоқ боғламида, ўмровтўш бўғимида учрайди. Умуртқалараро дисклар ҳам толали тоғайлардан иборат (расм 6.3). Толали тоғайда ҳам хужайраларни (хондроцитларни) ва хужайралараро моддани ажратиш мумкин. Хужайралараро модда параллел йўналган коллаген толалардан ва базофил бўялувчи аморф моддадан ташкил топган. Бу моддада бўшлиқлар бўлиб, улар якка-якка ёки изоген гуруҳлар ҳосил қилиб ётувчи тоғай хужайраларини тутайди. Хондроцитлар овал ёки юмалоқ шаклга эга бўлиб, гиалин тоғайдан пайларга ўтиш давомида яссиланади ва пай хужайралари сингари қатор-қатор бўлиб жойлашади.

Шундай қилиб, толали тоғайни гиалин тоғайнинг пай ёки боғламга ўтадиган оралиқ шакли деб ифодаласа ҳам бўлади.



ТОҒАЙ ТЎҚИМАСИНИНГ ТАРАҚҚИЁТИ (ХОНДРИОГИСТОГЕНЕЗ) ВА РЕГЕНЕРАЦИЯСИ

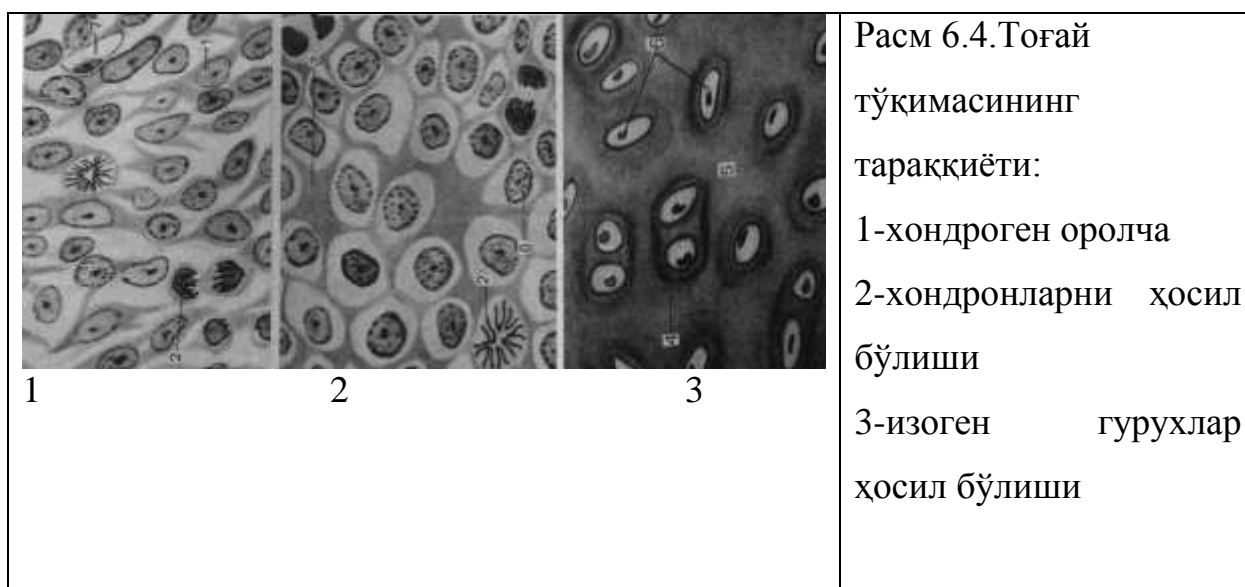
Тоғай тўқимаси эмбрион даврида мезенхимадан ривожланади. Бўлажак тоғай тўқимаси ҳосил бўладиган жойларда мезенхима ҳужайралари кўпайиб, ўсимталарини йўқотади ва бир-бирига зич етади. Мезенхиманинг бу қисми *хондроген ёки скелетоген* куртак дейилади.

Кейинги босқичда мезенхима ҳужайралари ҳужайралараро модда ҳосил қила оладиган тоғай ҳужайралари - прехондробласт ва хондробластларга дифференциалланади. Ҳужайралараро модда янги ҳосил буладиган коллаген толалар билан бирга таянч вазифасини ҳам ўтайди. Ҳужайралараро модданинг шу даврда оксифил бўялиши бу ҳужайралар томонидан фибрилляр оксил ишлаб чиқарилишига боғлиқ. Тоғай ҳужайралари ҳужайралараро модда ишлаб чиқаришни давом эттиради ва бир-биридан узоқлашади (расм 6.4).

Ҳужайралараро моддада янги коллаген толаларнинг шаклланиши аморф модданинг ўзгаришлари билан боғлиқ. Тоғай ҳужайраларининг кейинги дифференциалланиши аморф моддада гликозаминогликанларнинг (асосан, хондроитинсульфатларнинг) синтезланишига олиб келади.

Хондроитинсулфатлар нофибрилляр оксиллар билан бирикиб, протеогликанларни ҳосил қилади. Протеогликанлар аморф модда ваколлаген толаларга шимилади, натижада, коллаген толалар оддий микроскоп остида кўринмайдиган бўлиб қолади.

Ёш тоғайнинг хужайралари митотик бўлинишда давом этиб, янги-янги хужайраларни ҳосил қилади. Бу хужайралар изоген группаларни вужудга келтиради. Бу жараён тоғайнинг ички тарафдан ўсишини белгилайди. Интусусцепцион ёки интерстициал (лот. *intus*-ички, *suscipio* - иштирок) ўсиш гўдаклик даврида ва ёш болаларда кузатилади.



Скелетоген куртакни ўраб турган мезенхима хужайралари ҳам кўпайишда давом этади ва хужайралараро модда ҳосил қилади. Натижада, скелетоген куртак бу хужайралар ҳисобига ҳам кенгаяди. Тоғайнинг бу усулда ўсишини аппозицион (лотинча *appositi*- ташқи тарафдан) ўсиш дейилади. Тоғай куртакни қоплаб турган мезенхима хужайралари зичлашади ва тоғай усти пардасини ҳосил қилади. Тоғай ўсишининг охириги босқичида тўқиманинг ўсиши ва унинг озиқ билан таъминоти орасида тафовут рўй беради. Тоғай марказидаги хужайралар кўпайишдан тўхтайтиди.

Протеогликанлар эса оксифил бўялувчи оддий оксил - албуминга айланади. Қари кишиларда ва касалларда тоғай хужайра оралик моддасига калций тузлари ўтириши натижасида асбестли дистрофия ҳосил бўлади. Баъзи ҳолларда (кучли ривожланган дистрофияда) тоғай ичига қон томирлар ўсиб кириб, тоғай тўқимасининг суяк тўқимасига айланиши кузатилади.

Турли таъсирлар натижасида жароҳатланган тоғай регенерация қобилятига эга. Тоғай регенерациясида перихондрда жойлашган хужайралар муҳим ўрин тутди. Бу хужайралар тоғай хужайраларига айланади, улар орасида эса тоғайнинг хужайралараро моддаси шаклланиб, жароҳатланган тоғай тикланади.

Тоғай тўқимаси метаболизмга таъсир этувчи омиллар.

Тоғай тўқимасида кечадиган метаболизм жараёнига механик таъсиротлар, нерв-гормонал омиллар таъсир этади. Хондроцитларда турли гормонларга рецепторлар мавжуд. Гипофизнинг СТГ, пролактин гормонлари тоғайўсишига, қалқонсимон беши гормони хондроцитлар дифференцировкасини тезлашувига таъсир этади. Инсулин гормони ва жинсий тизимга тегишли бошқа гормонлар тоғай тўқимаси метаболизмга махсус таъсир этиш қобилятига эга. Масалан, эстроген гормони хондроцитларда коллаген ва ГАГлар синтезини ингибация қилади, тоғайни тезроққаришига сабаб бўлади.

Тоғай тўқимасининг ёшга кўра ўзгаришлари ва регенерацияси.

Тоғай тўқимаси эмбрион даврида мезенхимадан ривожланади. Мезенхима хужайралари кўпайиб ўсимталарни йўқотади ва перихондробластлар ва хондробластларга дифференциалланади. Бу хужайралар хужайралараро моддани синтез қила бошлайди.

Ёш тоғайда дифференциаллашган хужайралар кам бўлиб, митотик бўлинаётган хужайралар учраб туради. Организм қарий борган сари протеогликанлар, бўлинаётган хондробластлар, ёш хондроцитлар камаяди, хужайралар цитоплазмасида синтезга алоқадор тузилмалар – донадор

эндоплазматик тўр, Голжи комплекси, митохондриялар, ферментлар фаоллиги сусаяди.

Дистрофияга учраган хондроцитларни емирувчи **хондрокластлар** (макрофаглар бир тури бўлиб, улар суяклардаги остеоокластларга ўхшаган бўлади) пайдо бўлади. Ўлган хондроцитлар ўрнида аморф модда ва коллаген толалар тўпланади. Айрим ҳолларда хужайралараро моддада кальций тузларининг тўпланиши юз беради. Натижада тоғай тиниклиги йўқолади, тоғай зичлашаб, синувчи ҳолатга ўтиб қолиши мумкин.

Чақалоқларнинг бириктирувчи тўқималарида асосий модда кўп бўлиб, толалар кам бўлади. Коллаген толаларда кўндаланг чизиклар ҳам яхши ифодаланган бўлмайди, хужайралараро моддада сув кўпроқ бўлади. Болалик ва балоғат ёши даврларида хужайралар фаоллиги ортади, хондробластларда синтетик жараёнлар тезлашади.

Метаэпифизар тоғайнинг бузилиши боланинг ўсишига таъсир этади, бўғим тоғайларининг касалланиши харакатни чеклайди, баъзи касалликларда тоғайларнинг суякланиши юз беради. Ёши ўтган одамларда тоғай тўқимасида тузлар йиғилабошлайди-артроз касаллиги пайдо бўла бошлайди.

Ёш ўтиши билан биринчи галда ГАГлар таркибида ўзгариш сезилади, гиалурон кислотаси камая бориб, хондроитин сульфатларнинг эфирлари кўпаяди, асосий модда ўтказувчанлиги сусаяди. Қон томир деворларида атероматоз (ёғли) таначалар пайдо бўлади. Хондроитин сульфатларнинг кўпайиши уларнинг Ca^+ тузлари билан бирикишини кучайтиради ва айниқса бўғимларда тузлар тўпланишига сабаб бўлади. Бу жараён ёш ўта борган сари ва қарилик даврларида кучайиб боради. Қари кишиларда ва касалларда тоғай хужайра оралик моддасига кальций тузлари ўтириши натижасида асбестли дистрофия ҳосил бўлади. Баъзи ҳолларда тоғай ичига қон томирлар ўсиб, тоғай тўқимасининг суяк тўқимасига айланиши мумкин.

Тоғай регенерацияси перихондр ички қаватида жойлашган хужайраларга боғлиқ. Хужайралар сони камайиб боради, толалар атрофида

тузларнинг кўпайиши баъзан склероз (коллагеннинг кўпайиши) билан бирга боради.

СУЯК ТЎҚИМАСИ (TEXTUS OSSEUS)

Суяк тўқимаси фақат умуртқали ҳайвонларда учрайди ва жуда мустаҳкам тузилма саналади. Суяк тўқимаси ҳам ҳар қандай тўқима каби моддалар алмашинуви жараёнида организмнинг бошқа қисмлари билан ўзаро алоқада бўлади. Уларнинг фаолияти нсрв системаси ва гормонлар орқали бошқариб турилади. Суяк тўқимаси таянч функциясини бажаришга мослашган бўлса ҳам организмнинг минерал тузлар алмашинувида иштироки бор.

Минерал тузларнинг асосий қисми суяк тўқимасида йиғилган бўлиб, организм учун керакли бўлганда қонга чиқиши мумкин. Суяк тўқимаси анорганик (тахминан 70%) ва органик моддаларнинг (30%) йиғиндисидан иборат бўлиб, ҳар бир модда суякка маълум хусусият бериб туради. Органик моддалар суякка пластиклик, эгилувчанлик хусусиятларини берса, анорганик моддалар унга қаттиқлик ва мўртлик хусусиятларини беради.

Суяк тўқимасидаги анорганик моддалар асосан калций фосфат, калций карбонат ва магний тузларидан иборат бўлиб, қондаги калций ва фосфорнинг миқдори шулар орқали нормаллаштириб турилади, яъни керакли пайтда улар суякдан қонга ўтиб туради. Минерал тузларнинг алмашилиши айниқса ҳомиладорлик пайтида, лактация даврида яққол кўринади. Минерал тузлар етишмаса ривожланаётган ёш болалар суякларида жиддий патологик ўзгаришлар рўй бериши мумкин.

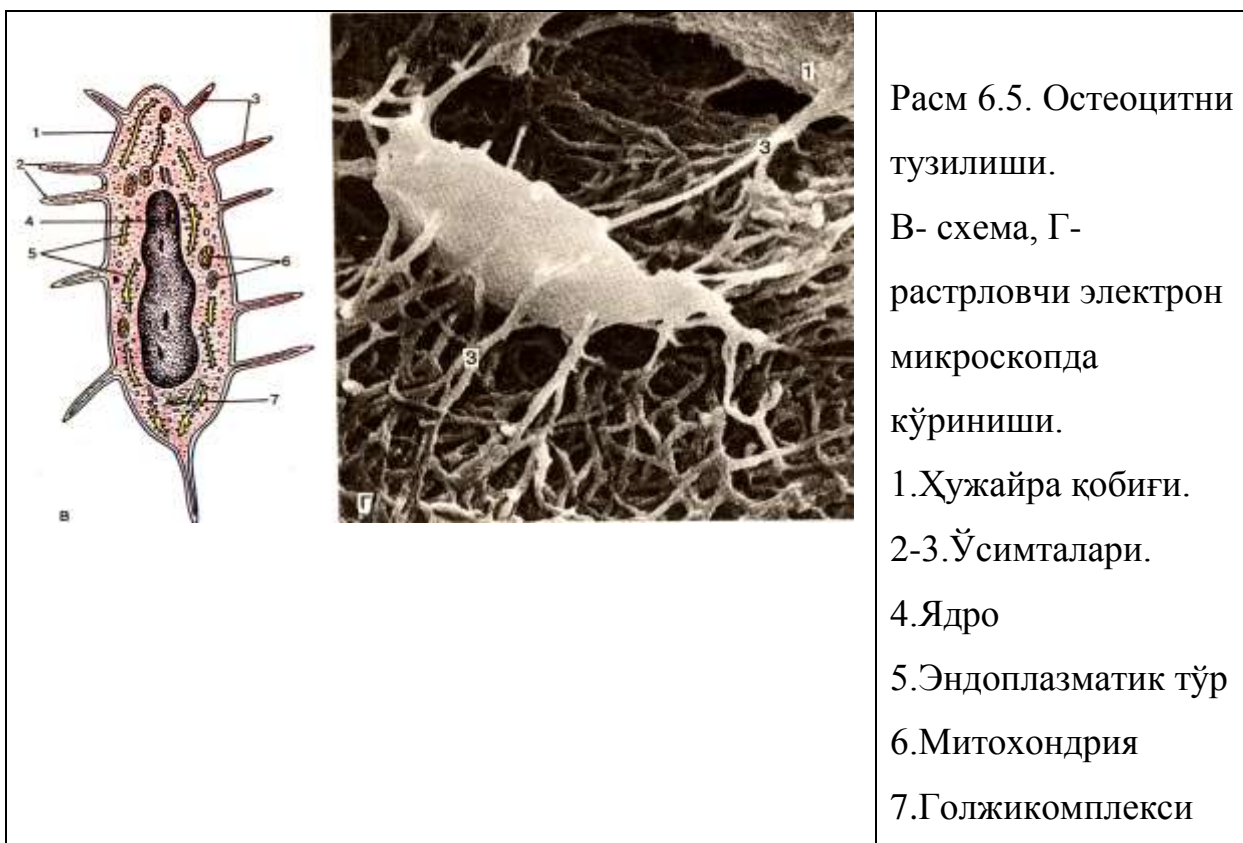
Суяк тўқима қаттиқ тўқима бўлишига қарамай, доимо янгиланиб туради, бунда суякнинг бир қисми сўрилиб, мунтазам қайта қурилиб туради. Суяк тўқимаси таянч, минерал алмашинувидан ташқари яна қатор функцияларни бажаради. Маълумки, суяклар ичида қизил суяк кўмиги жойлашиб, у ерда қон шаклли элементлари ҳосил бўлади, демак, бу нозик тузилмалар мустаҳкам суяк билан қопланиб, ҳимоя қилиб турилади. Бундан

ташқари, суяк тўқимаси ички органлар учун ҳимоя воситасини ўтайди, энг муҳими мушаклар учун мураккаб ричаглар системасини ҳосил қилади.

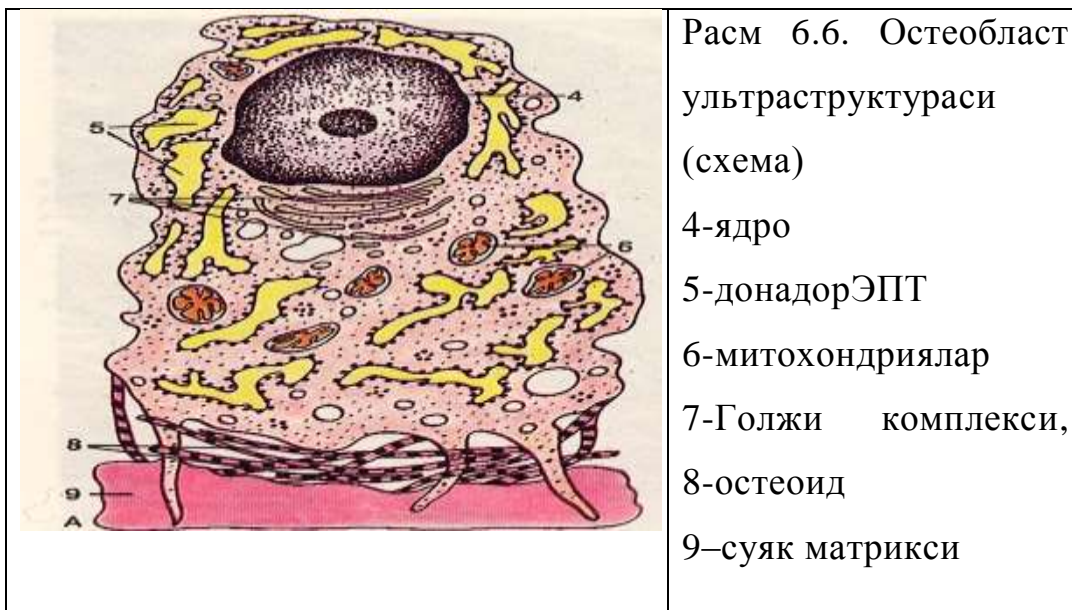
СУЯК ТЎҚИМАСИНИНГ ТУЗИЛИШИ

Суяк тўқимаси(textus ossei) ҳам хужайралардан ва хужайралараро моддадан ташкил топган. Шунини қайд қилиб ўтиш керакки, хужайралараро модда суяк тўқимасида минераллашган ёки минерал тузлар билан тўйинган бўлиб, толалардан ва қаттиқ асосий ёки аморф моддадан ташкил топган. Уч хил суяк хужайралари фарқ қилинади: остеоцитлар, остеобластлар ва остеокластлар.

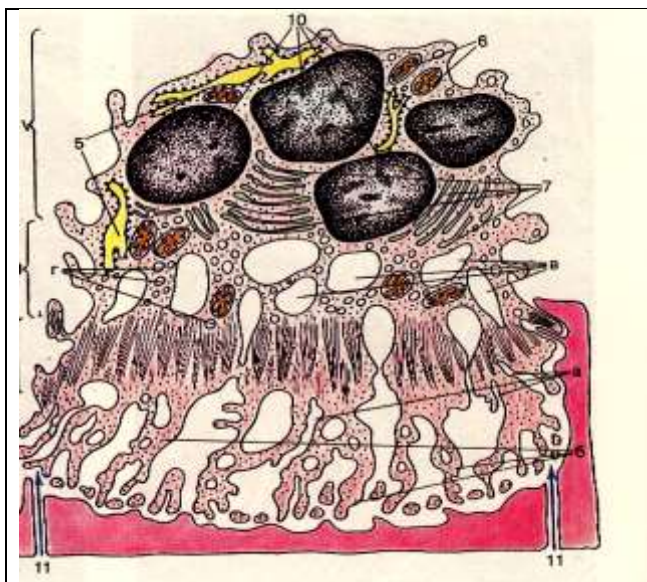
Остеоцитлар (osteon- суяк, cytos- хужайра) ўсимтали хужайралар бўлиб, ўсимталари майда ўсимталарга тармоқланган бўлади. Бу хужайралар ўз шаклига мос келадиган бўшлиқларда жойлашиб, ўсимталари билан ўзаро боғланган (расм 6.5). Бу хужайра марказида тўқ бўялган ядро жойлашиб, цитоплазма оч базофил рангга эга. Остеоцитлар суяк тўқимасининг асосий хужайраларидан ҳисобланиб, цитоплазмасида оз миқдорда митохондриялар, кучсиз ривожланган Голжи комплекси бўлади. Хужайра маркази остеоцитларда топилмаган, шу туфайли бу хужайралар бўлиниш қобилятига эга эмас деб ҳисобланади. Хужайранинг майда ўсимталари кейинчалик қисқариши ёки йўқ бўлиб кетиши мумкин, лекин улар жойлашган каналчалар системаси сақланиб, улар орқали суяк тўқимасида модда алмашинув жараёни юз беради. Шундай қилиб, остеоцитлар етук суякнинг асосий хужайраларини ташкил қилади.



Остеобластлар ёки остеобластоцитлар (osteon- суяк, blasto- куртак)суяк усти пардасида, суякнинг янгидан ҳосил бўлаётган қисмларида учраб, кубсимон, пирамидасимон ёки кўп қиррали шаклда бўлиб, юмалоқ ёки овалсимон ядрога эга. Ядрога бир ёки бир неча ядроча бўлади. Хужайра цитоплазмасида анча яхши тараққий этган эндоплазматик тўр, митохондриялар, Голжи комплекси ва кўп миқдорда РНК ни кўриш мумкин (расм 6.6). Бундан ташқари, цитоплазмада хужайралараро модданинг ҳосил бўлиши учун ниҳоятда керак бўлган ишқорий фосфатаза ферменти мавжуд. Остеобластлар суяк ҳосил қилувчи ёш хужайралардир. Бу хужайралар доимо оксил синтез қилиб хужайралараро моддага ажратиб туради, хужайралараро модда ҳосил бўлиши тугагандан сўнг улар актив бўлмаган суяк хужайраларига - остеоцитларга айланади.



Остеокластлар, остеокластоцитлар (юн. *osteon* – суяк, *clastos* – парчаланиш, емирилиш) -бу хужайралар оҳакланган тоғай ва суяк тўқималарининг емирилишида актив иштирок этади. Улар макрофагларнинг махсус бир тури бўлиб, эмбрионда мезенхима хужайраларидан, сўнгра эса моноцитлардан ҳосил бўлади. Хужайраларнинг энг йириги 100 мкм га етиши мумкин. Шакли эса нотўғри юмалоқ бўлиб, жуда кўп ядрога эга. Электрон микроскоп остида остеокластлар цитоплазмаси бир неча зонадан иборат эканлиги кўринади: бурмадор хошияли юза, оқиш зона, везикуляр зона, базал юза (расм 6.7).



Расм 6.7. Остеокластнинг ультраструктураси (схема).

- I – бурмадорхошияли зона (а-плазмолемма бурмалари, б-микроворсинкалар);
- II – оқиш зона (микронайчалар ва микрофиламентлар);
- III – везикуляр зона (в-вакуолалар, г-везикулалар);
- IV – базалзона.
- 5 – донатор ЭПТ,
- 6 – митохондриялар
- 7 –Голжи комплекси
- 9 – суяк матрикси
- 10 –остеокластнинг ядролари
- 11 –эрозионлакунанинг туби

Остеокластларнинг суякнинг емирилаётган юзасига бевосита тегиб турган қисми бурмалар ва сўргичсимон ўсиқлар ҳосил қилиб, бурмадор хошияли юзани ташкил этади. Бу юзани қоплаб турувчи ва шу билан остеокластни суяк тўқимасига герметик ёпиштирувчи иккинчи зонада органеллалар деярли бўлмайди. Бу оқиш зона бўлиб, унда фақат актин сақловчи микрофиламентлар учрайди. Оқиш зона аниқ бир чегарасиз кейинги, везикуляр зонага ўтади. Бу зонада майда пуфакчалар ва вакуолалар мавжуддир. Хужайра цитоплазмасининг бурмадор юзасига қарама-қарши жойлашган қисми базал юзани ташкил этади. Бу юза бошқалардан фарқ қилиб, органеллаларга бой бўлади. Унда кўп сонли митохондрияларни, яхши

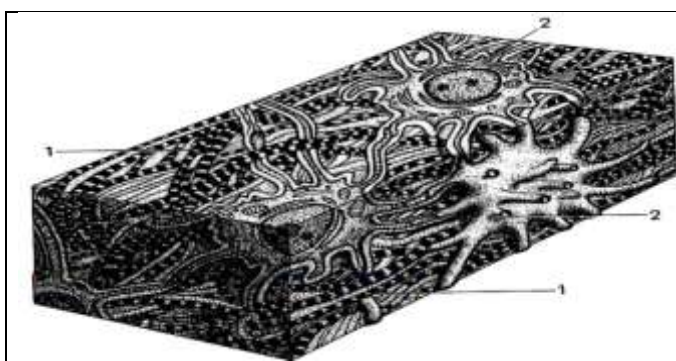
ривожланган донадор эндоплазматик тур ва Голжи комплексини, лизосомаларни, хужайра марказини, кўп микдорда рибосома ва полисомаларни кўриш мумкин. Шунинг учун базал юзани хужайранинг энергия маркази ва секреция жараёнида иштирок этувчи асосий қисми деб ҳисоблаш мумкин. Остеокластларнинг суяк тўқимаси билан учрашган ерида ўйиқлар ҳосил бўлади (лат.- *lacuna*). Остеокластларнинг суяк тўқимасини емириш ва фагоцитоз қилиш механизми тўла ўрганилмаган. Бу жараёнда остеокластлар ажратиб чиқарадиган CO_2 муҳим рол ўйнайди, деб ҳисобланади. CO_2 карбонгидраза ферменти таъсирида H_2CO_3 кислотасини ҳосил қилади. Бу кислота суяк тўқимасидаги органик моддаларнинг емирилишига ва суякда калций тузларнинг эришига олиб келади. Суяк тўқимасининг парчаланишида H_2CO_3 ва лимон кислотасининг асосий ролини остеокластлар бурмадор хошияли юзасидан H^+ паст (кислотали) бўлиши ҳам тасдиқлайди. Парчаланиш натижасида ҳосил бўлган моддаларни остеокластлар фагоцитоз қилади, натижада девори текис бўлмаган кенг каналлар ҳосил бўлади.

Суяк тўқимасининг хужайралараро моддаси. У оҳаклашган бўлиб, икки қисмдан: толалардан ва асосий моддалардан иборат. Толалар эса органик моддалардан ташкил топган бўлиб, улар *оссеин* ёки *остеоколлаген толалар* деб аталади. Бу толалар ўз хоссаларига кўра I тип коллаген толалар бўлиб, электрон микроскопда кўндаланг-тарғил тузилишга эга. Оссеин толалари тартибсиз ёки маълум тартибли йўналишда жойлашади.

Асосий модда суяк тўқимасида асосан минерал тузлардан ташкил топган бўлиб, қисман хондроитинсульфат кислотаси ҳам учрайди. Суяк тўқимасининг асосий моддаси апатитгидрооксид кристаллари сифатида намоён бўлиб, суякнинг асоси бўлган оссеин толаларига нисбатан тартибли жойлашган. Минерал тузлар игнасимон заррачалар бўлиб, қалинлиги 1,5-7,5 нм гача, узунлиги 150 нм гача келадиган тўғри чизиқли шаклга эга. Ёш ўзгариши билан уларнинг катталиги ҳам ўзгариб боради. Ёш

суяктўқимасида гидрооксид кристаллари ҳосил бўлади, улар оссеин фибрилла толалари ичида ва уларнинг атрофида жойлашади. Тузилиши бўйича икки хил суяк тўқимаси тафовут этилади: ретикулофиброз (дағал толали) суяк тўқимаси ва ингичка толали ёки пластинкасимон суяк тўқимаси.

Ретикулофиброз (дағал толали) суяк тўқимаси. Бундай суяк тўқимаси асосан ҳомилада, янги туғилган чақалоқларда учрайди. Катталарда эса фақат тоғайларнинг суякка бириккан жойида, калла суяқларининг чокларида учрайди. Бу суякни дағал толали дейилишига сабаб шуки, суяк тўқимасининг оссеин толалари жуда дағал ва турли йўналишда бетартиб жойлашган бўлади. Толалар бир-бири билан кесишиб ёки бурчак ҳосил қилиб ёки мураккаб тўр ҳосил қилиб жойлашади (расм 6.8). Бу толалар ораси асосий модда билан тўйинган бўлади. Суяк тўқимасининг асосий моддасида узунчоқ-овалсимон шаклдаги суяк бўшлиқлари ёки лакуналар жойлашиб, булар узун, бир-бири билан анастомозлар ҳосил қилувчи каналчаларга давом этади. Ана шу бўшлиқларда шакли шу бўшлиқнинг шаклига мос келадиган остеоцит хужайралар жойлашади. Шунини қайд этиб ўтиш керакки, ҳомилада ҳосил бўлган дағал толали суяк ўсиши ва кейинги тараққиёти натижасида секин-аста пластинкасимон суякка айланади.



Расм 6.8. Ретикулофиброз суяк тўқимасининг тузилиши.

- 1.Тартибсиз, бир-бирига чирмашиб кетган коллаген толалар
- 2.Остеоцитлар (лакуналарда жойлашган)

Пластинкасимон суяк тўқимаси.Вояга етган организмда барча суяклар - ясси, найсимон суякларнинг асосий қисми пластинкасимон суякдан ташкил топган бўлади. Бу суякнинг асосини суяк пластинкалари ташкил этиб, пластинкалар ингичка, бир-бирига параллел ҳолда жойлашган коллаген толалардан ва остеоцит ҳужайралардан иборат. Ҳар бир пластинкада коллаген толалар қўшни пластинкадаги коллаген толаларга нисбатан перпендикуляр жойлашади. Пластинкаларда толаларнинг бундай йўналиши суяк тўқимасини мустаҳкам қилади.

Суяк пластинкаларининг жойланишига қараб икки хил суяк моддаси фарқ қилинади: компакт ва ғовак суяк. Компакт суякда пластинкалар бир-бирига жипс бирлашиб параллел жойлашса ғовак суякда пластинкалар ҳар хил йўналишда, бир-бирига нисбатан турли хил бурчак ҳосил қилиб жойлашади ва уларнинг орасида кичик-кичик бўшлиқлар ҳосил бўлади.

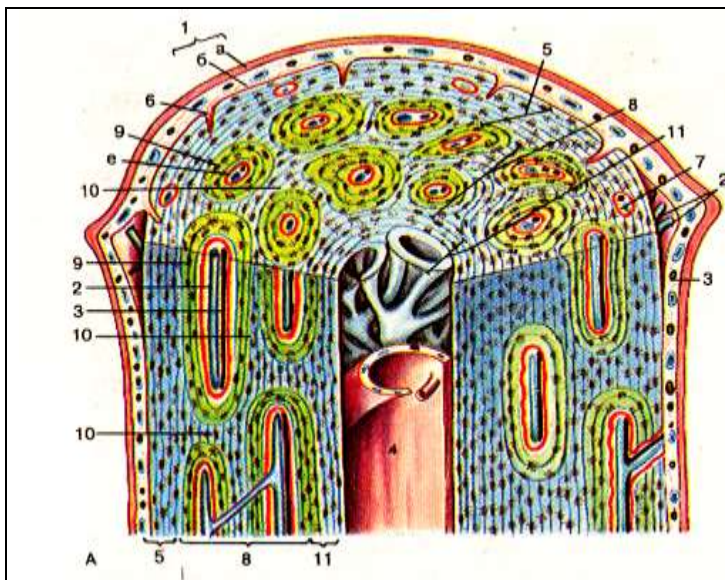
Нишонланган радиоактив фосфор билан ўтказилган тажрибалар шуни кўрсатадики, ғовак суяк ўзида ҳаракатчан фосфор тутиб, у осонлик билан қонга ўтиши мумкин. Компакт суяк эса ғовакка қараганда уч марта камроқ ҳаракатчан фосфор тутди. Шундай қилиб, минерал тузлар алмашинувида ғовак суяк асосий рол ўйнайди.

Компакт суяк бир-бирига жуда ҳам жипс бирлашган суяк пластинкаларидан иборат бўлиб, унинг тузилишини ўрганиш учун найсимон суякнинг тузилиши билан танишиб чиқиш керак.

НАЙСИМОН СУЯКНИНГ ГИСТОЛОГИК ТУЗИЛИШИ

Маълумки, найсимон суякда анатомик жиҳатдан диафиз ва эпифиз қисмлари тафовут этилади. Диафиз қисми найсимон шаклда бўлиб, девори компакт қисмдан ташкил топган. Компакт моддаси эса бир-бирига жуда ҳам зич бирлашиб кетган суяк пластинкаларидан ташкил топган (расм 6.9). Эпифизлар эса ташки томонидан юпқа компакт суяк билан қопланган бўлиб,

ички томони ғовак моддадан ташкил топган. Суяк ташқи томонидан юпқа бириктиривчи тўқима парда яъни суяк усти юпқа пардаси (*периост*) билан ўралган.



Расм 6.9.Пластинкасимон суяк тўқимаси (схема).

- 1 – периост
- (а –толали қават
- б –остеоген қават)
- 2 – қон томирлари
- 3 – нервлар
- 4 – эндост
- 5 – ташқи пластинкалар қавати
- 6–тешиб ўтувчи коллаген толалар
- 7–озиклантиривчи канал
- 8 – остеоген қават
- 9 – остеон
- (е – марказий канал)
- 10–оралиқ пластинка
- 11 – ички пластинкалар қавати
- 12 – остеоцитлар

Суяк ички канали эса жуда юпқа парда (*эндост*) билан суяк кўмигидан ажралиб туради. Найсимон суякнинг компакт моддадан тузилган диафизидида куйидаги қаватлар: *ташқи умумий суяк пластинкалар системаси, остеонлар (Гаверс) системаси ва ички умумий суяк пластинкалари*

системалари тафовут этилади. Ташқи суяк пластинкалар системасининг қалинлиги 4-12 мкм бўлиб, бир-бирига параллел йўналган бир кечта пластинкалар йиғиндисидан иборат. Шуниси характерлики, бу пластинкалар суякни ташқи томонидан бутунлай ўраб туради, лекин пластинкаларнинг охири бир-бири билан туташмай, устма-уст жойлашиб тугайди. Бу қаватда тешиб ўтувчи каналлар жойлашиб, улар орқали суяк усти пардасидан суяк ичига қараб қон томирлар ўтади. Бу каналлар *озиқлантирувчи каналлар* бўлиб, ўз деворига эга бўлмайди ва *Фолкман каналлари* деб аталади. Бундан ташқари, суяк усти пардасидан ҳар хил бурчак ҳосил қилиб, суякка томон қоллаген толалар *тешиб ўтувчи толалар* деб аталиб, остеонлар қаватига етиб келиши мумкин.

Суяк деворининг ўрта қаватини *остеонлар* ҳосил қилиб, улар компакт *суякнинг структура бирлиги* ҳисобланади (расм 6.9). Остеонлар ҳам пластинкалардан иборат бўлиб, улар консентрик ҳалқалар сифатида қон томирларни ўраб жойлашади. Остеон марказида қон томирлар жойлашиб, девори эса қалинлиги 5-20 мкм бўлган, бир-бирининг ичига кирган цилиндрлар системасидан тузилган. Остеон ҳалқаларини ҳосил қилган пластинкаларнинг оссеин толалари ўз йўналишига эга бўлгани учун суякнинг бўйлама ва кўндаланг кесмаларида пластинкаларни аниқ ажратиш мумкин. Остеонлар бир-бирига зич тегиб ётмайди, балки улар орасида консентрик ҳалқа ҳосил қилмайдиган суяк пластинкалари жойлашади. Бу пластинкалар *оралиқ ёки интерстициал пластинкалар* деб номланади.

Найсимон суякнинг марказида эндост билан қопланган суяк кўмиги канали жойлашиб, у билан остеон системаси оралиғида ички умумий суяк пластинкалари жойлашади. Бу пластинкалар системаси компакт суяк моддаси суяк кўмиги канали билан бевосита чегараланган жойлардагина яхши ривожланган бўлади. Компакт модда ғовак моддага ўтадиган жойларда эса ички пластинкалар ғовак модда пластинкаларига давом этиб кетади.

Найсимон суякларда остеонлар суякнинг узун ўқиға параллел жойлашиб, улар ўзаро анастомозлар орқали туташади. Бу анастомозлар ташқи умумий пластинкаларға кирувчи каналлар сингари қон томир сақлагани учун озиклантирувчи каналлар деб номланади. Остеон каналларидаги қон томирлар ўзаро боғланибгина қолмай, улар суяк кўмиги ва суяк усти пардасининг қон томирлари билан ҳам бирлашгандир. Суяк усти пардасида озиклантирувчи қон томирлар ва нерв толалари ҳам жойлашган. Бу ерда миелинли ва миелинсиз нерв толаларининг чигаллари мавжуд. Нерв толаларининг бир қисми қон томирлар билан ташқи умумий пластинкалар орқали остеон каналига, у ердан эса суяк кўмигига етиб боради. Нерв толаларининг бир қисми эса суяк усти пардасида эркин ва капсулага ўралган нерв охирларини ҳосил қилади.

Суяк усти пардаси (периост) ва эндост. Суяк ташқи томондан суяк усти пардаси билан ўралган. Унда икки қават: ички хужайрали ва ташқи толали қаватлар фарқланади. Ички қисми нозик толали бириктирувчи тўқимадан ташкил топган бўлиб, унда майда қон томирлар, остеобласт ва остеокласт хужайралари жойлашади. Ташқи қават асосан толали бириктирувчи тўқимадан иборат. Эндост - жуда нозик парда бўлиб, суякни ички томондан қоплайди. У остеобласт ва остеокласт хужайраларини ушловчи бириктирувчи тўқимадан тузилган бўлиб, унинг коллаген толалари суяк кўмигининг строма тузилмаларига ўтиб кетади.

СУЯК ТЎҚИМАСИНИНГ ТАРАҚҚИЁТИ, ЎСИШИ ВА РЕГЕНЕРАЦИЯСИ

Суяк тўқимасининг тараққиёти *остеогистогенез* деб аталиб, у эмбрионал ва постембрионал остеогистогенезларға бўлинади. Эмбрионал (ҳомила давридаги) остеогистогенез икки усулда амалга ошади:

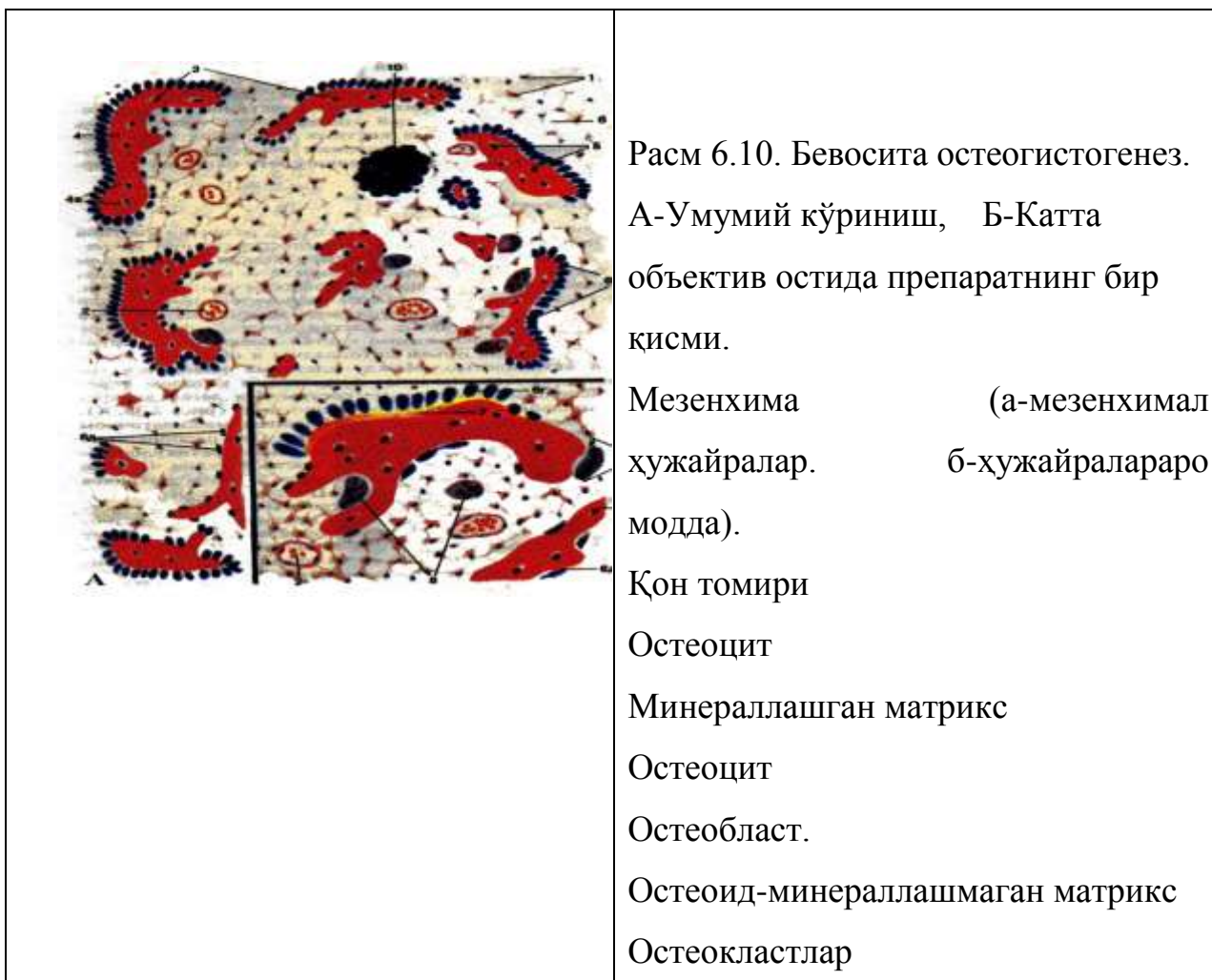
1) Тўғридан-тўғри мезенхимадан суяк ҳосил бўлиши (тўғри ёки бевосита остеогистогенез).

2) Мезенхимадан ҳосил бўлган тоғай модели ўрнида суяк такомилли (нотўғри ёки воситали остеогистогенез).

Постэмбрионал остеогистогенез ҳомила туғилгандан кейинги даврни ўз ичига олиб, асосан, суяк ўсиши ва регенерацияси билан боғлиқ.

Суяк тўқимасининг мезенхимадан ривожланиши (бевосита остеогистогенез). Бу усул асосан ясси суяклар, жумладан, калла суяклари учун хосдир. Бўлажак суяк ўрнида мезенхима хужайралари кўпая бошлайди ва остеоген оролчалар ҳосил бўлади (расм 6.10).

Хужайралар орасида коллаген толалар ҳосил бўлади ва бу толалар хужайраларни бир-биридан узоклаштиради. Бундай хужайраларни *преостеобластлар* деб ҳисоблаш мумкин. Улар коллаген толалардан ташқари гликозаминогликанлар ҳам ҳосил қилади. Натижада, хужайра оралик моддаси оксифил бўлади. Преостеобластлар *остеобласт* хужайра-



	Резорбция лакунаси Остеоген оролча
--	---------------------------------------

ларига айланиб, яна кўпроқ хужайралараро модда ишлаб чиқара бошлайди. Бу даврни *остеоид давр* деб ҳам юритилади. Шу даврга келиб остеобласт хужайралари хужайралараро модда билан ўралиб, кўпайиш қобилятини йўқотади ва остеоцит хужайраларига айланади. Аммо чекка жойлашган хужайралар янги остеобластларга айланишини давом эттиради. Ҳосил бўлган хужайралараро модда (оссеомукоид) асосан гликозаминогликанлардан ва коллагендан тузилган. Минерал тузлар бу ерда йўқ, чунки оссеомукоид кальций тузларининг коллаген толаларига ўтишига йўл қўймайди.

Тараққиётининг кейинги босқичида (*минерализация ёки кальцификация даври*) тўқимада кўп миқдорда ишқорий фосфатаза ферменти тўпланади. У органик фосфатларни, асосан, глицерофосфатни карбонсув ва фосфат кислотагача парчалайди ва минерал тузларнинг чўкишига йўл очади. Шу билан бирга хужайралараро моддада деполимеризация, яъни оссеомукоид моддасининг парчаланиши ва эриб кетиши кузатилади. Шу вақтдан бошлаб хужайралараро модданинг органик қисми фақат коллагендан ташкил топади. Фосфат кислота калций тузлари билан бирикиб кальций фосфат тузларини ҳосил қилади. Бу тузлар даставвал аморф $[Ca_3(PO_4)_2]$ шаклида бўлиб, кейинчалик улар гидроксиапатит $[Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2]$ кристалларини ҳосил қилади. Дастлаб ҳосил бўлган суяк тўқимаси ноаниқ тузилишга эга бўлади ва кўп миқдорда дағал коллаген толалар ва тартибсиз жойлашган гидроксиапатит кристалларидан иборат бўлади. Шундай йўл билан дастлабки дағал толали суяк тўқимаси ҳосил бўлади. Бу аста-секин пластинкасимон суяк тўқимасига айланади. Мезенхима хужайраларидан ҳосил бўлган остеокласт хужайралари хужайралараро моддани емирабошлайди ва дағал толали суяк тўқимасига қон томирлар ўсиб

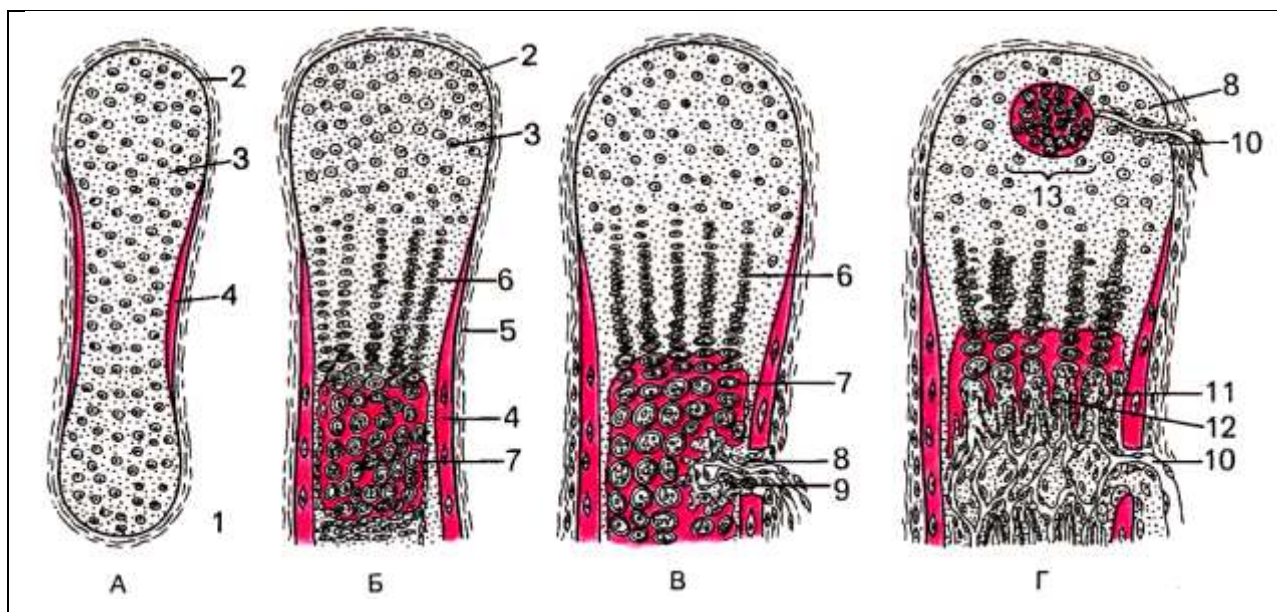
киради. Янги суяк пластинкалари қон томирлар атрофида ҳосил бўла бошлайди. Оссеин толалар тартибли жойлашиб, улар устида янги остеобласт хужайралари ҳосил бўлади ва янги суяк пластинкаси ривожланади. Шу йўл билан суяк остеонлари ҳосил бўлади. Ташқи генерал пластинкалар қавати эса, суяк усти пардаси остеобласт хужайралари ҳисобига ҳосил бўлади. Натижада, суяк энига ўса бошлайди. Суяк усти пардаси ва эндост атрофидаги бириктирувчи тўқимадан шаклланади. Кейинчалик эмбрионал даврда ҳосил бўлган суяк қайтадан тузилади. Бирламчи остеонлар емирилиб, янги остеонлар ҳосил бўлади. Эски остеонлар ўрнига янгилари ҳосил бўлиши бутун умр давом этади.

Тоғай модели ўрнида суяк ҳосил бўлиши (нотўғри ёки билвосита остеогистогенез). Эмбрион тараққиётининг иккинчи ойида бўлғуси суяк ўрнида мезенхимадан тоғай модели ҳосил бўлади. Бу модел гиалин тоғайдан иборат бўлиб, қон томирлар бўлмади ва маълум давргача ривожланади, кейинчалик у дегенерацияга учраб, тоғайни диафиз қисмида суяк тўқимаси ҳосил бўла бошлайди. Суяк тўқимасининг пайдо бўлиши тоғай усти пардасида (перихондрда) типик остеобластлар ҳосил бўлиши билан бошланади. Остеобластлар ҳосил бўлишидан бошлаб перихондр суяк усти пардаси - периостга айлана бошлайди.

Остеобластлар тоғай модели атрофида суяк тўқимасини ҳосил қила бошлайди. Натижада, суякнинг тоғай модели диафиз қисмида перихондрал суяк ўрами (манжети) билан ўралади. Улар ғовак тузилишга эга бўлиб, дағал толали (ретикулофиброз) суяклардан ташкил топади. Тоғай модели атрофида суяк ҳосил бўлишига перихондрал суякланиш дейилади. Суяк манжетининг ҳосил бўлиши билан бу ерда тоғайнинг озикланиши бузилади ва тоғайнинг диафиз қисми марказида дистрофик ўзгаришлар содир бўла бошлайди. Тоғайхужайралари гипертрофияга, ядролари пикнозга учрайди. Хужайралараро моддада кальций тузлари йиғила бошлайди. Шу йўл билан оҳакланган тоғай пайдо бўлади (расм 6.11). Тоғайнинг оҳакланиши диафиз

қисмидан эпифизгача қараб боради. Айни вақтда тоғай усти пардаси ўрнида ҳосил бўлган суяк усти пардасидаги қон томирлар уларни қоплаб турган мезенхима хужайралари билан бирга суяк манжеткасидаги тешикчалар орқали оҳакланаётган тоғай зонасига кириб боради. Қон томир билан кирган хужайраларнинг баъзилари кўп ядроли остеокласт хужайраларига айланиб, оҳакланаётган тоғайни емира бошлайди. Тоғайнинг емирилиши диафиз марказидан бошланиб эпифизларга қараб сурилади. Аммо тоғай тўқимаси диафизда бутунлай парчаланмайди ва тоғай емирилиши натижасида ҳосилбўлган бўшлиқлар атрофида тоғай тўсинлари сақланиб қолади. Шу тўсинлар атрофидаги кам дифференциаллашган хужайралардан остеобластлар ҳосил бўлади.

Янгидан ҳосил бўлган остеобластлар оҳакланган тоғай тўсинлари устида суяк тўқимасини ҳосил қилади. Суяк тўқимасининг тоғай ичида ҳосил бўлишига *эндохондрал ёки энхондрал суякланиш* дейилади. Эндохондрал суякланиш натижасида дағал толали суяк ҳосил бўлади. У перихондрал кўпаяётган суякдан шу билан фарқ қиладики, унинг таркибида оҳакланган хужайралараро тоғаймоддасининг қолдиқлари сақланиб қолган бўлади. Аммо бу суяк узоқ турмайди. Мезенхима (кам дифференциаллашган) хужайраларидан такомил этган остеокласт хужайралари ҳосил бўлган суякни емира бошлайди.



Расм 6.11. Билвосита остеогенез (схема).

А,Б,В,Г – остеогенез даврлари; 1-найсимон суякнинг бирламчи тоғай модели, 2-тоғай усти пардаси, 3-тоғай тўқима, 4-перихондрал суяк манжеткаси, 5-суяк усти пардаси, 6-тоғай хужайраларининг устунлари, 7-пуфаксимон хужайралар зонаси, 8-дифференциалланувчи остеокластли (9) ва қон капиллярли (10) тоғайга ўсиб боровчи мезенхима, 11-остеобластлар, 12-энхондрал ҳосил бўлган суяк тўқимаси, 13-эпифиздаги суяк қилиниш нуқтаси (қизил стрелка).

Энхондрал суяк тўқимасининг парчаланиши натижасида қалта бўшлиқлар ва чуқурчалар пайдо бўлади ва улар бирлашиб, суяк кўмиги учун бўшлиқ ҳосил қилади. Қон томирлар атрофида парчаланаётган дағал толали суяк ўрнида остеобласт хужайралар концентрик пластинкалар ҳосил қила бошлайди. Улар маълум тартибда жойлашган параллел коллаген толалардан тузилган, улардан остеонлар ҳосил бўлади. Периост тарафдан ташқи умумий пластинкалар тараққиёти давом этади (расм 6.12).

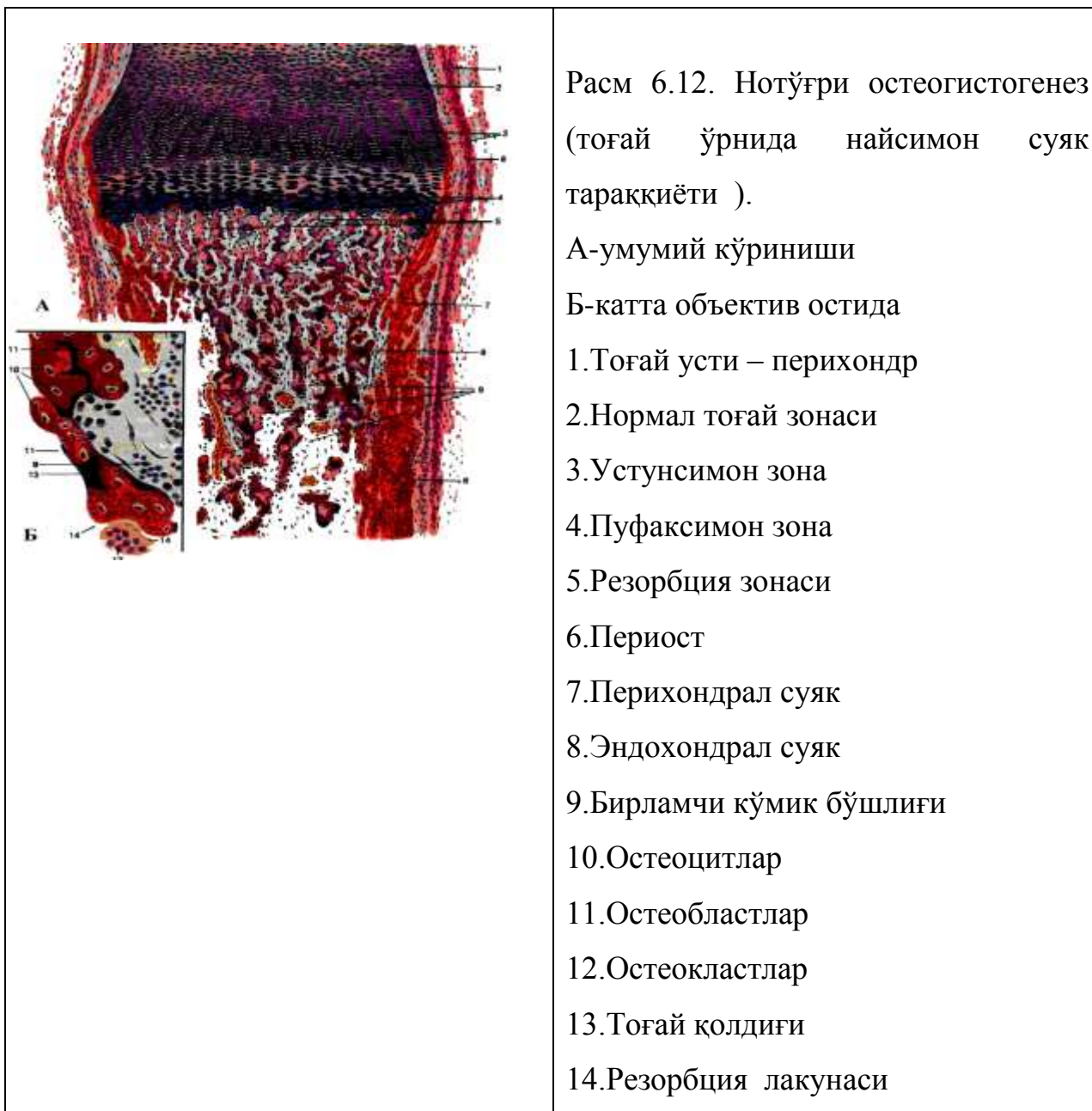
Шундай қилиб, тоғай ўрнида суяк ҳосил бўлиш жараёнида маълум босқичлар кўрилади. Дастлаб дағал толали суяк тўқимасидан иборат

перихондрал суяк манжеткаси ҳосил бўлади. Сўнгра тоғай моделида бир қатор ўзгаришлар (дистрофия, хондроллиз) юз бериб, тоғай ичида эндохондрал суякланиш ҳам содир бўлади. Ниҳоят, дағал толали суяк тўқимасининг парчаланиши ва уни нозик толали компакт пластинкасимон суяк тўқимаси билан алмашилиши содир бўлади.

Суякнинг эпифиз ва диафиз қисмлари орасида тоғайдан иборат метафизар ёки эпифизар пластинкаси жойлашади. Унинг диафизга яқин қисмида тоғай хужайралари шишган, хужайралараро модда эса оҳакланган бўлади. Чунки унинг остидаги хужайралар парчаланиб, у ерда эндохондрал суякланиш давом этади. Тоғай тўқима билан эндохондрал суяк орасидаги чегара қисм **суякланиш ёки оссификация чизиги** деб аталади. Эпифизар пластинканинг қолган қисмларида тоғай хужайралари бўлинишда ва янги хужайралараро модда ҳосил қилишда давом этади, натижада, эпифизар пластинка хужайралари бир-бирининг устида жойлашиб, танга устунчаларини эслатувчи тўқима ҳосил қилади. Худди ана шу зона тоғайининг ўсиши ҳисобига суяк узунасига ўсади. Эпифизар пластинканинг узунасига ўсиши эмбрионал таракқиёт давридан бошланиб, 17-23 ёшгача давом этади, сўнгра эса суякнинг ўсиши тўхтади.

Эпифиз тоғайининг суякка айланиши диафизга нисбатан анча кеч содир бўлади. Инсон туғилганда диафиз перихондрал ва эндохондрал суякланиш натижасида ҳосил бўлган дағал толали суякдан иборат бўлса, эпифиз ҳали тоғай кўринишга эга бўлади. Янги туғилган чақалоқ найсимон суягининг эпифизида суякланиш нуқтаси ҳосил бўлиб, у ердаги тоғайда худди диафиздаги сингари бир қатор дегенератив ўзгаришлар содир бўлади. Сўнгра, диафиздаги сингари, эпифиз ичига қон томирлар ва мезенхима хужайралари ўсиб кириб, у ерда эндохондрал суякланиш кетади. Кейинчалик эндохондрал суякланишда ҳосил бўлган дағал толали тўқимаси ўрнига пластинкасимон суяк ривожланади. Суякнинг диафиз қисмидан фарқли равишда эпифизда пластинкасимон суякнинг ғовак тури ҳосил бўлади. У

суяк тўсинчаларидан иборат бўлиб, остеонлар ҳосил қилмайди. Эпифиз суякланиши натижасида эпифизар пластинка чегаралари аниқ бўлиб қолади.



Суяк тўқимасининг регенерацияси. Суяк тўқимасининг регенерацияси суяк усти пардаси ҳисобига бўлади. Агар суяк бутунлиги бузилса, суяк синган ерга кўшни қисмларнинг суяк усти пардаси хужайралари интилади. Натижада, икки томоннинг суяк усти пардаси бирлашади. Суяк усти пардасида жуда кўп қон томирлар ва остеобластлар

пайдо бўлади. Шу ерда нозик суяк пластинкалари ҳосил бўла бошлайди. 10-12 кундан сўнг суяк пластинкаси суякнинг синган қисмини муфта шаклида ўраб олади ва буни **суяк қадози** дейилади. Дастлаб суяк қадози остеоон тузилишга эга бўлмайди, лекин кейинчалик унинг ўрта қисми шундай тузилишга эга бўлиши мумкин. Суяк тўқимасининг регенерацияси организмда етарли миқдорда калций, фосфор тузлари ва турли микроэлементлар бўлишини талаб қилади. Ўзида турли хил микроэлементлар комплексини сақловчи биологик актив бирикмалар (масалан, мумиё) суяк жароҳати битишини тезлаштиради.

Баъзи патологик ҳолатларда суяк тўқимаси соғ организмларда учрамайдиган ерларда ҳам (буйрак, ўпка, қалқонсимон без, кўз пардалари, қон томир деворларида) ҳосил бўлиши мумкин. Бундай суякланиш ҳолати эктопик ёки скелетдан ташқарида суякланиш дейилади.

СУЯК ЎСИШИГА ТАЪСИР КЎРСАТУВЧИ ОМИЛЛАР

Суякнинг нормал ўсиши ва ривожланиши ташқива ички омилларга боғлиқ. Шундай омиллардан бири овқат режимидир. Калций ва фосфорнинг қонда етишмаслиги суяк тўқимасининг қаттиқлиги ва пластиклигининг ўзгаришларига олиб келади. Суяк тўқимасининг ва суякларнинг тузилиши ва ўсишига витаминлар (С, Д, А), эндокрин безлар ишлаб чиқарган гормонлар катта таъсир кўрсатади. Витамин Д етишмаслиги (рахит касаллиги) суякда калций тузлари камайишига ва суяк тўқимасининг юмшоқланишига олиб келади. Витамин С етишмаси суякларнинг ўсиши сустлашади ва тўхтади. Эндокрин безлардан қалқонсимон олд беги гормони (паратирин) суякларнинг ўсиши ва тузилишига кучли таъсир кўрсатади. Бу гормон кўпайганда суяклардан калций ювилиб кетиб, уларнинг пластиклиги бузилади (фиброз остит касаллиги). Қалқонсимон без гормони тиреокалцитонин эса паратиринга қарама-қарши таъсир кўрсатади. Шунингдек, суяк тўқимасининг

тузилиши, ўсиши гипофиз, эпифиз ва жинсий безлар гармонларининг таъсирига ҳам боғлиқ.

Суяк тўқимасида бутун умр давомида емирилиш ва қайта ҳосил бўлиш жараёнлари содир бўлиб туради. Эскирган остеонлар остеокластлар томонидан емирилади ва сўрилади (resorptia- сўрилиш). Улар ўрнига остеобласт хужайралари ёрдамида янги остеонлар ҳосил бўлади. Суяк тўқимасининг қайта қурилиб туришига кўп омиллар, жумладан, тўқимага кўрсатиладиган жисмоний босимнинг ўзгариши, тўқиманинг маълум бир қисмларида манфий ва мусбат зарядланган зоналарнинг бўлиши (пьезоэлектрик эффект) ва бошқалар таъсир кўрсатади.

СУЯКЛАРНИНГ ЎЗАРО БИРЛАШУВИ

Суяклараро боғланиш *ҳаракатсиз* (синдесмозлар, симфизлар, синхондрозлар ва синостозлар) ва *эркин* ҳаракатли бўғимлар шаклида бўлиши мумкин.

Синдесмозлар - суякларнинг ўзаро зич толали бириктирувчи тўқима орқали бирлашувидир. Бунда пишиқ коллаген толалар қўшни суяклар тўқимасига тешиб киради ва у билан тутшиб кетади. Синдесмозларга калла суякларининг боғланиши мисол бўлади.

Синхондрозлар - суякнинг тоғай тўқимаси ёрдамида бирлашувидир. Бунда асосан толали тоғай иштирок этади (умуртқалараро дисклар). Ҳар бир диск ташқи толали фиброз ҳалқа ва юмшоқроқ бўлган пулпоз марказдан иборат. Пулпоз марказ ёш болаларда асосан гомоген моддадан иборат. 7-8 ёшда унда коллаген толалар ва тоғай хужайралар пайдо бўлади. Толалар миқдори бола улғайган сари ошиб боради ва 20-23 ёшга келиб пулпоз марказ толали тоғай тусини олади.

Симфизлар - суякларнинг тоғайва бириктирувчи тўқима орқали бирлашуви, қов суякларининг бирлашуви бунга мисол бўла олади. Бунда, икки қов суяги ўзаро мустаҳкам зич толали бириктирувчи тўқима ёрдамида

бирлашади. Тоғай тўқимаси эса фақатгина иккала қов суягининг юзасида жойлашади. Чанок суякларидаги бу симфиз бирлашув аёл кўзи ёриш вақтида чўзилиб, ҳомиланинг туғилишига имкон яратиб беради.

Синостозлар - икки суякнинг бир-бири билан ўта мустаҳкам бирлашуви бўлиб, бунга чанок суякларининг туташуви мисолдир.

Ажралган (эркин ҳаракатли) бирлашувлар ёки бўғимларда суякларнинг бир-бирига тегиб турувчи юзалари тоғай билан қопланган. Улар орасида баъзан оралик тоғай мениски бўлиши мумкин. Бўғимлар капсула билан ўралган. Бўғимлар орасида синовиал суюқлик бўлиб, у ҳаракатнинг эркин кечишини таъминлайди.

Суяклар юзасини қопловчи тоғай *бўғим тоғайи* деб аталади. Бўғим тоғайида майда, яссилашган хондроцитлар жойлашади. Уларнинг остида типик хондроцитлар изоген группалар ҳосил қилади. Тоғай тўқимасининг суяк билан чегарасида оҳакланган тоғайни ва кейинги ҳосил бўлаётган суяк тўқимасини кўриш мумкин.

Бўғим капсуласи ташқи фиброз қават ва ички синовиал пардадан иборат. Ташқи қават зич толали бириктирувчи тўқимадан тузилган. Ички пардада эса бўғим бўшлиғига қараган қопловчи қават, унинг остида эса коллаген-эластик толалар қаватлари фарқланади. Ички қопловчи қават синовиоцит хужайраларидан ташкил топади. Бу хужайралар бир турда бўлмай, улар орасида синовиал фибробластлар, макрофаглар ва кам дифференциаллашган хужайраларни кўриш мумкин.

Суяк тўқимасини нормал гистологик тузилишини ўрганиш клиник амалиётда катта аҳамиятга эга. Суяк трансплантологияси замонавий тиббиётнинг долзарб муаммоларидан бири ҳисобланади: аутотрансплантация ўзининг суягидан кўчириб ўтказиш, бу усул кам қўлланилади; аллотрансплантацияда ўликлардан олинган суяк тўқимаси кўчириб ўтказилади, лекин бунда трансплантатнинг ажралиш реакцияси юзага келиши мумкин. Кейинги йилларда кўпроқ сунъий протезлар,

гидрооксиапатитлар ушловчи биологик инерт бўлган ғалвир ва биофаол моддалар ишлатилмоқда. Энг самаралиусуллардан бири, бу остеогенезни стимуллашусулидир. Буусулда минералсизлантирилган(демине­рализация) суяктўқимаси ишлатилади. Демине­рализацияланган суякдан ку­кун тайёрланиб, касал суякка қўйилади. Бунда остеогенез жараёни стимулланади.

Суяк касалликлари билан травмотолог ва ортопед-травмотологлар шуғулланадилар. Болалар ичида ва катталарда суяк синишлари, суяк тўқимасининг яллиғланишлари-остеомиелитлар кўп учрайди. Булардан ташқари, болаларда кўп туғма ногиронликлар учрайди. Бошқа касалликлар, масалан эндокрин безлар ва витаминлар етишмаслиги ҳам суякларда асоратлар қолдиради (остеопороз, остеомаляция ва ш.к).

VII БОБ

МУШАК ТЎҚМАСИ

Мушак тўқимаси эпителий, ички муҳит, нерв тўқималари билан биргаликда организмдаги асосий тўқималарнинг тўртинчи турини ҳосил қилади. Мушак тўқимаси таркибида қисқарувчи оқсиллар тутувчи ҳужайра ва симпластлардан тузилган. Биологик хусусиятига кўра мазкур оқсиллар мушакларнинг қисқаришини таъминлайди.

Таснифи

Тараққиёт манбаига кўра:

мезенхимадан ривожланувчи – томирлар ва ички аъзоларнинг силлиқ мушаклари

эпидермал (тери эктодермаси ва прехордал пластинкадан) – экзокрин безлар таркибидаги миоэпителиал ҳужайралар

нейрал (нерв наидан) – кўз ёй пардаси силлиқ мушаклари

целомик (спланхнотом висцерал варағи миоэпикардиал пластинкадан) – кўндаланг-тарғил юрак

соматик (миотомдан) – кўндаланг-тарғил скелет мушаги.

Морфологик ва функционал хусусиятларига кўра:

1) **скелет мушак тўқимаси** кўндаланг - тарғилликка эга узун чўзиқ хужайралар ҳосил қилган кўп ядроли симпластлардан иборат. Бундай мушакларнинг қисқариши тез, кучли ва одатда киши ихтиёрига бўйсинади.

2) **юрак мушаги** ҳам кўндаланг-тарғилликка эга ва алоҳида бир-бирига нисбатан параллел жойлашган цилиндрсимон чўзиқ тармоқланган хужайралардан иборат, уларнинг бир- бири билан бириккан учлари соҳасида фақатгина юрак мушаги учун хос бўлган тузилмалар - *оралиқ дисклар* жойлашган. Юрак мушагининг қисқариши ритмик ва киши ихтиёрига бўйсинмайди.

3) **силлик мушак тўқимаси** кўндаланг-тарғилликка эга бўлмаган дуксимон шаклдаги хужайралар тўпламидан иборат. Мазкур мушакларнинг қисқариши секин ва киши ихтиёрига бўйсинмайди.

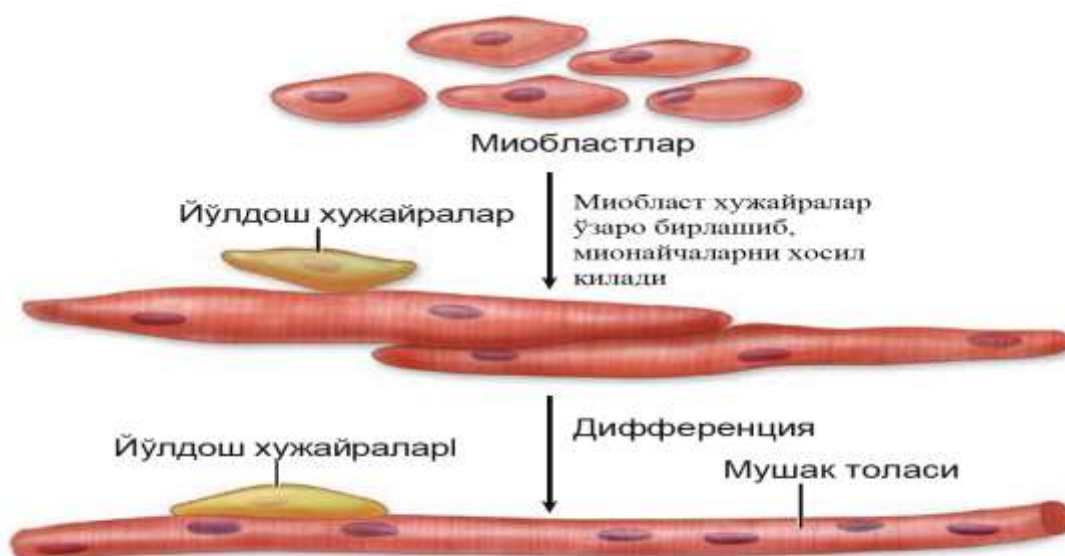
Мушакнинг барча турларида қисқариш ингичка актин филаментларининг йўғон миозин филаментларига нисбатан сирпаниши ҳисобига амалга ошади. Мушак хужайраларидаги айрим органеллалар ўзига хосномланади. Мушак хужайраси цитоплазмаси - саркоплазма, эндоплазматик тўр - саркоплазматик тўр, хужайра мембранаси ёки плазмолемма - сарколемма дейилади.

Скелет мушаги толалари диаметридаги фарқлар мушакнинг ўзига хос хусусиятлари, одамнинг ёши, жинси, овқатланиши ва жисмоний чиниққанлигига боғлиқ. Маълумки, жисмоний машқлар мушакни ривожланиши ва ёғ қатламларини камайишига олиб келади. Мушак массасининг бундай йўл билан ошиши ҳар бир мушак толаси диаметрининг катталашуви ва толаларда янги миофибриллаларнинг ҳосил бўлиши билан боғлиқ. Хужайра ҳажмининг ошиши билан тавсифланувчи мазкур жараён **гипертрофия** деб номланади; хужайралар сонининг ортиши ҳисобига тўқиманинг ўсиши **гиперплазия** термини билан белгиланади. Гиперплазия

скелет, юрак мушакларида кузатилмайди, лекин ҳужайралари митоз бўлиниш хусусиятини йўқотмагансиллик мушак тўқимасида амалга ошади. Гиперплазия кўпинча бачадонмушагида (ҳомиладорлик вақтида ҳам гипертрофия, ҳам гиперплазия) қайдэтилади.

КЎНДАЛАНГ-ТАРҒИЛ МУШАК ТЎҶИМАСИ

Кўндаланг-тарғил скелет мушаги диаметри 10 дан 100 мкм гача бўлган узун, цилиндрсимон кўп ядроли мушак толаларидан ташкил топган. Эмбрионал тараққиёт даврида мезенхимал миобластлар кўп сонли ядролар тутувчи мушак найчаларини ҳосил қилади. Мушак найчалари дифференциаллашиб, кўндаланг-тарғил мушак толаларига айланади. Мушак толаларида чўзиқ ядролар сарколемма остида жойлашади, ядроларнинг бундай жойлашуви скелет мушак толалари учун хосдир. Скелет мушаги толаларида сарколемманинг базал қавати ва асл плазмолеммаси орасида майда кам дифференциаллашган *йўлдош* ҳужайралар жойлашган (расм 7.1).



Расм 7.1. Скелет мушак толаларининг тараққиёти.

Скелет мушагининг тузилиши. Бириктирувчи тўқима мушак тўқимасининг учта турини ҳам парда шаклида ўраб, қисқарувчи толаларни ҳосил қилади. Мазкур бириктирувчи тўқимали пардалар айниқса скелет мушагида яхши кўринади:

1) Эпимизий - мушакни сиртдан ўраб турувчи зич толали бириктирувчи тўқима. Мазкур тўқимадан иборат тўсиқлар йирик нервлар, қон томирлари ва лимфа томирлари билан биргаликда мушакнинг ичига ўсиб киради.

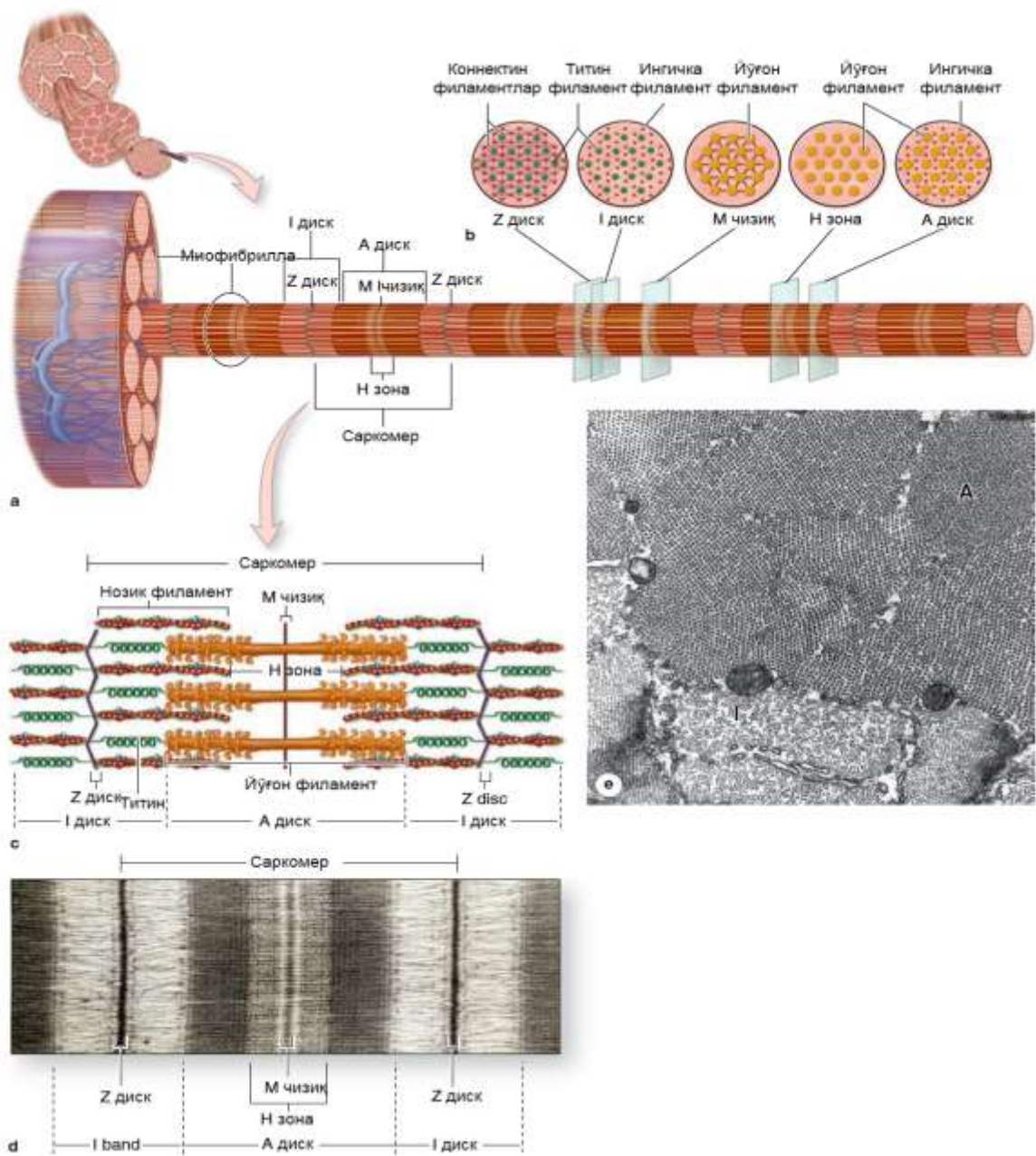
2) Перимизий - бевосита ҳар бир мушак тутами (мушак толалари ҳосил қилган) ни ўровчи юпқа бириктирувчи тўқимали парда. Ҳарбирмушак тутамитолаларибиргаликдафаолиятюритувчи функционалбирликниҳосилқилади. Неврлар, қонтомирлари, лимфатомирлариперимизийорқалиичкаригаботибкиради.

3) Эндомизий – ҳарбирмушактоласиниташқитомонданўрайди. У ретикуляртолаларвафибробластларданиборатжудаюпқабириктирувчитўқима лиқатламбўлиб, таркибида нерв толаларивамушактоласини кислород билан таъминловчи қонкапиллярларитўринитутади. Айрим скелет мушакларининг учлари конуссимон тарайиб, буерда эпимизий пайларнинг зич шаклланган бириктирувчи тўқимаси билан биргаликда мушак-пай бирикишини ҳосил қилади.

Ёруғлик микроскопи остида скелет мушаги толаларининг бўйлама кесимида оч ва тўқ йўллар - А ва I-дискларнинг кетма-кет жойлашиши билан боғлиқ кўндаланг-тарғиллик кўринади. *Анизотроп* - А дисклар икки хил нур синдириш (анизотропия) хусусиятига эга ва уларнинг номи ҳам ана шу хусусиятга асосланган. А-дисклар ҳар хил бўёқлар билан яхши бўялади. Оч бўялувчи I-дисклар (изотроп) поляризацияланувчи ёруғликни ўзгартирмайди. Электрон микроскоп остида ҳар бири I-диск тўқ бўялувчи кўндаланг Z- чизик ёрдамида иккига бўлинади, қисқарувчи аппаратнинг функционал бирлиги саркомер бўлиб, саркомер иккита Z-чизиги орасида жойлашади ва тинч ҳолатда унинг узунлиги 2,5 мкм га тенг. Шундай қилиб, саркомер таркибига

A-диск ва унинг икки ёнидаги I-дискнинг Z-чириккача бўлган қисми (ҳар бир I-дискнинг ярми) киради. Мушак толаси саркоплазмаси узун цилиндрсимон иплар тутамлари - миофибриллалар тутати. Миофибриллалар мушак толасига нисбатан параллел жойлашади ва улар ўзаро учлари билан бириккан саркомерлар занжирдан ташкил топган. Митохондрия ва саркоплазматик тўр асосан диаметри 1-2 мкм га эга миофибриллалар орасида жойлашади. Қўшни миофибриллалар саркомерлари шундай жойлашганки, уларнинг ён чегаралари бир-бирига тўғри келади – буэса нафақат миофибриллалар, балки мушак толаси учун ҳам хос бўлган кўндаланг-тарғилликни таъминлайди (расм 7.2).

Электрон микроскопик текширувлар натижасида шу нарса аниқландики, саркомерларнинг тузилиши симметрик равишда миофибриллаларнинг бўйлама ўқига параллел жойлашган миозин ва F-актинни ҳосил қилувчи 2 хил филамент (йўғон ва ингичка)ларнинг мавжудлиги билан белгиланади (расм 7.3). Йўғонфиламентларнинг узунлиги - 1,6 мкм, кенглиги - 15 нм ниташкил этади. Улар A-дискда саркомернинг марказий қисминиташкил этиб жойлашади. Миозин - иккита бир хил оғир занжир ва икки жуфтенгил занжирдан иборат анчагина йирик (молекуляр массаси ~500 кДальтон). Миозиннинг оғир занжири - миозин думини ҳосил қилиб, спиралсимон айланган ингичка, ўзаксимон оқсил молекулалари (узунлиги 150 нм ва қалинлиги - 2-3 нм)дан иборат. Ҳар бир оғир занжирнинг бир учидеги катта бўлмаган шарсимон (глобуляр) бўртмалар миозин бошчасини ҳосил қилади. Миозин бошчалари АТФни бириктирувчи соҳага, шунингдек АТФнинг ферментатив гидролизи (актомиозин АТФаза фаолиги)ни таъминлаш ва актин билан бирикиш хусусиятига эга. Тўртта енгил занжир миозин бошчасига бириккан. Ҳар бир йўғон филамент бир неча юз миозин молекулаларидан ташкил топган бўлиб, бунда уларнинг ўзаксимон қисмлари ўзаро бир-бирини ёпади, глобуляр бошчалари эса учларидан бирига қараган бўлади.

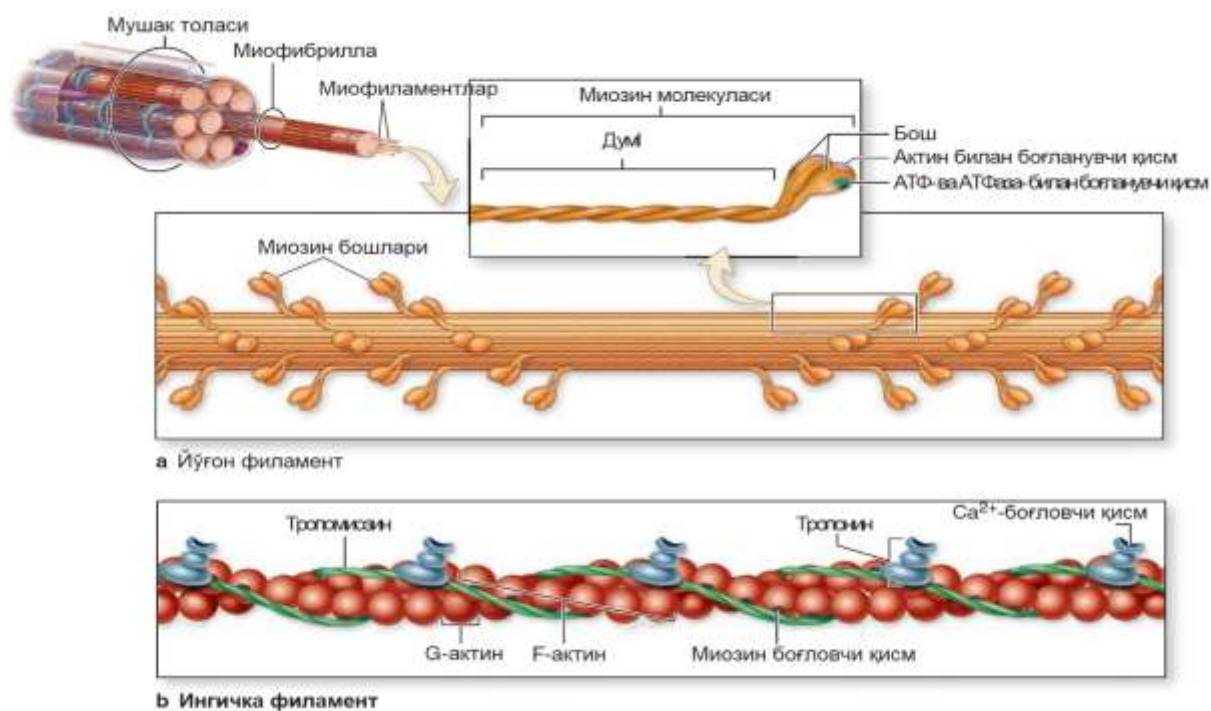


Расм 7.2. Миофибрилланинг тузилиши. Саркомер

Ингичка иплар ҳам қуйидаги иккита регулятор оқсиллар билан чамбарчас боғлиқ (расм 7.3):

1) Тропомиозин, узунлиги 40 нм атрофидаги ингичка, узун молекула, иккита полипептид занжирдан иборат, иккита спиралсимон айланган актин иплари орасидаги чуқурчада жойлашган.

2) Тропонин, учта суббирликдан иборат комплекс: тропомиозин билан бирикувчи - TnT; Ca²⁺ ни бириктирувчи - TnC; ва актин-миозиннинг ўзаро таъсирини бошқарувчи - TnI.



Расм 7.3. Йўғон ва ингичка филаментларнинг молекуляр тузилиши.

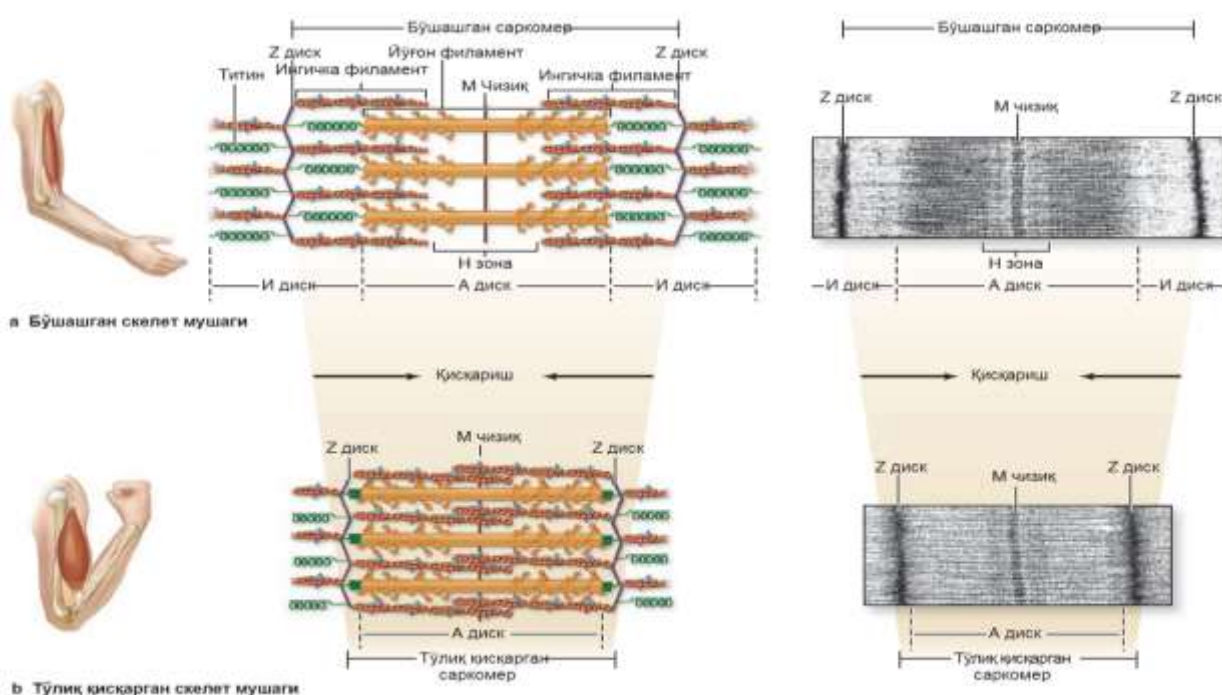
Тропонин комплекси мунтазам равишда маълум оралиқларда ҳар бир тропомиозин молекуласига бириккан бўлади. Ҳар бири Z-чизик ёрдамида иккига ажралган I-диск фақат ингичка филаментлардан иборат (шунинг учун ҳам I-диск оч бўялади). I-дискдаги муҳим оксиллардан бири титин (3700 кДа) ҳисобланади, у таранг хусусиятга эга энг йирик оксил бўлиб, йўғон миофиламентларни Z-чизикқа бирикишини таъминлайди. I-дискнинг кейинги муҳим бир қисми небулин оксидир (600-900 кДа), у ҳар бир ингичка миофиламентни ён томонлама боғланишини таъминлайди ва уларни альфа-актининга бирикишига ёрдам беради. A-диск йўғон филаментлар ва йўғон миофиламентлар орасига ботиб кирган ингичка миофиламентларнинг

бир қисмидан иборат. А-дискнинг марказида оч бўялувчи Н-зона жойлашган бўлиб, у фақатгина миозин молекуласининг ўзаксимон қисмини тутати, бу ерда ингичка миофиламентлар мавжуд эмас. Н- зонанинг марказидан М-чизик ўтади. М-чизик йўғон ипларни жойида ушлаб турувчи миомезин - миозин-боғловчи оксил ва креатинкиназа ферментини тутати. Мазкур фермент фосфокреатиндан фосфат гуруҳини АДҒга ўтишини катализациялайди ва шу билан мушак қисқариши учун зарур АТҒ ҳосил бўлади. Саркомер таркибида кўплаб оксиллар бўлишига қарамай, миозин ва актин биргаликда кўндаланг- тарғил мушаклардаги умумий оксилларнинг ярмидан кўпини ташкил қилади. Қайд этилганидек, А-дискнинг Н-зонагача бўлган соҳаси ингичка ва йўғон филаментлардан иборат бўлиб, электрон микроскоп остида мазкур соҳанинг кўндаланг кесимида олтибурчакли тузилмалар (хар бир йўғон филамент олтига ингичка филамент билан ўралган).

Саркоплазматик тўр ва кўндаланг найлар (Т) тизими. Скелет мушак толаларида силлиқ эндоплазматик тўр ёки саркоплазматик тўр Ca^{2+} ионларини сақлашга ихтисослашган. Саркоплазматик тўр мембранасининг деполяризацияси кальций ионларини ажралишига олиб келади. Бутун тола бўйича бир вақтнинг ўзида саркоплазматик тўрдан кальций ионларини ажралиши ва барча миофибриллаларнинг бир хил қисқаришини таъминлаш учун сарколемма кўндаланг ёки Т-найчалар тизимини ҳосил қилади. Ава Ідисклар чегарасида сарколемманинг плазматик мембранаси тола ичига ботиб кириб Тнайчалар системасини ҳосил қилади. Бу найчалар толанинг узун ўқиға кўндаланг йўналган. *Т найчалар системаси* Ава Ідиск чегарасида атрофидаги симметрик жойлашган саркоплазматик тўр найча кенгаймалари билан биргаликда *триадалар* ҳосил қилади. Саркоплазматик тўр мембранаси деполяризациясидан сўнг, мазкур цистерналарда тўпланган Ca^{2+} мембрана каналчалари орқали йўғон ва ингичка иплар атрофидаги саркоплазмаға

чиқарилади. Ca^{2+} ионлари тропонин билан боғланади ва актин ҳамда миозин молекулаларини бирикишини таъминлиди. Мембрана деполяризацияси тўхтагандан сўнг саркоплазматик тўр насослари қисқариш фаоллигини бартараф этиб, Ca^{2+} ионларини қайта цистерналарга тўпланишига олиб келади.

Қисқариш механизми(расм 7.4). Мушак тўқимасининг қисқариш давомида, ҳам йўғон ҳам ингичка филаментларнинг узунлиги ўзгармай қолади. Аксинча улар бир - бири билан боғланади ҳамда йўғонва ингичка филаментлар ўзаро сирпанади.



Расм 7.4. Қисқариш давомида саркомер узунлигининг қисқариши.

(а) Мушакбўшашганвақтдасаркомер, И диск ва Н зона узунлиги ортади.

(б) Скелет мушаги қисқариши давомида Z дисклар бир-бирига ўзаро яқинлашиши билан бир қаторда А дискни ташкил қилувчи йўғон филаментларнинг охирлари ҳам бир-бирига яқинлашади.

Ҳаракат потенциали қачонки синапс - нерв-мушак бирикмасига (НМБ) этиб келганида ва у саркоплазматик ретикулумдаги Т-найча бўйлаб, Ca^{2+}

ионларининг ажралиб чиқишини таъминлаш орқали мушак қисқаришини келтириб чиқариш мумкин. Мушак қисқармаган вақтда миозин бошчаси G-актин билан боғлана олмайди, чунки боғланиш қисмитропонин-миозин комплекси билан блокланган бўлади.

Кальций ионлари тропонин оксиди билан боғланади ва унингшакли ўзгаришига сабаб бўлади, F-актин соҳасидаги тропомиозин ҳаракатга келиши натижасида миозин бошчаси билан боғланувчи фаол қисм ва йўғон филаментдаги миозин бошчаси ўзаро боғланади ҳамда кўприкларни ҳосил қилади. Боғланган актин қисмлариконформацияга учрайди, яъни миозин бўйлаб ўз ўқиатрофида айланади натижада йўғон филамент А дискнинг Zдиск бўйлаб тортилишига сабаб бўлади. Актиннинг айланишва тортилиш учун сарфланувчи энергия миозин бошчасибилан боғланган АТФ нинг гидролизланиши орқалитаъминланади ва миозин бошчаси бошқа АТФ биланбоғланади. Кальций ва АТФ нинг узлуксиз мавжудлиги,актин ва миозиннинг *боғланиш - ўз ўқи атрофида айланиш -ажралиш* жараёнларининг қайта содир бўлишини (цикл)таъминлайди. Харбир цикл ёксисаркомернингқисқаришдавомийлиги 50

миллисекундниташкилэтади.Қачонки нерв импульслари тўхтаса ва эркин кальцийионлари миқдори камайса, тропомиозин қайта актинфиламентидаги миозин-боғловчи қисмларни қоплайди вафиламентлар нофаол қайта ортга сирпанади ва саркомерқайта тинч ҳолатга ўтади. АТФнинг йўқлиги, актомиозинкўприкларни турғун ҳолатга келтиради ва ўлимдан сўнг содирбўлувчи митохондриялар фаоллигининг етишмаслиги сабаблиюзага келувчи скелет мушак ригидлигига сабабчибўлади.

Нерв билан таъминланиши

Миелинли ҳаракатлантирувчи нерв толалари перимизий бўйлаб тармоқланади ва хар бир тола бир нечта миелинсиз терминал тармоқларни ҳосил қилади. Улар эндомизий орқали ўтиб, алоҳида мушак толалари юзасида синапсларни ҳосил қилади. Шванн ҳужайралари аксон толаларини

ташқи тарафдан қоплайди. Шванн хужайрасининг ташқи пластинкаси сарколемманинг ташқи пластинка қавайти билан боғланади. Ҳар бир аксон толаси мушак толаси сиртки қисмида кенгайиб, синапсларни ҳосил қилади. Ушбу тузилмалар ҳаракат нервохири ёки нерв-мушак бирикмаси деб аталади. Аксоннинг терминал қисми митохондрия ва синаптик везикулаларга бой бўлиб, везикулалар ўзида нейротрансмиттерларни, яъни ацетохолин тутади. Аксон ва мушак толаси орасида бўшлиқ бўлиб, синапс ёриғи деб аталади. Синаптик бўшлиққа яқин жойлашган мушак тўқимасининг сарколеммаси кўп миқдордаги чуқур бурмаларга бой бўлиб, бу ҳам постсинаптик мембрана юзасининг ортишига ҳам ацетилхолин рецепторларининг кўп миқдорда жойлашишига сабаб бўлади. Қачонки, ҳаракат потенциали нерв-мушак бирикмасига етиб келганда, аксон охирида ацетилхолин ажралади ва синапс бўшлиғи орқали постсинаптик мембранада жойлашган ацетилхолинга сезгир бўлган рецепторларга таъсир этади. Холинорцептор таъсирланиши натижасида носелектив катион каналлари очилади ва Na^+ ионлари саркоплазмага ўтиб, сарколемmani деполяризация ҳолатига олиб келади. Ацетилхолин тезда ацетилхолин эстераза ферменти ёрдамида синапс ёриғидан тозаланади. Натижада ацетилхолиннинг рецептор билан узоқ алоқада бўлиши бартараф этилади. Деполяризация саркоплазматик ретикулум терминал цистерналаридан Ca^{2+} ионларининг ажалиб чиқишига олиб келади ва мушак қисқаришига сабабчи бўлади.

Якка ҳаракатлантирувчи нейроннинг аксонлари бир ёки бир қанча мускул толаларида нерв охирларини ҳосил қилиши мумкин. Ягона мускул толасининг якка ҳаракатлантирувчи нейрон билан иннервацияси мускул фаолиятининг аниқ назоратини таъминлайди. Масалан, кўзнинг ташқи мускуллари кўз ҳаракатини таъминлайди. Оғир ҳаракатларни бажарувчи йирик мускулларда ҳаракатлантирувчи аксонлар бир қанча тармоқларни беради ва 100 ва ундан ортиқ мускул толаларини иннервация қилади. Бу

ҳолатда ягона аксон толаси ва унинг шоҳлари билан иннервацияланувчи барча мускул толалари мотор бирликни ҳосил қилади. Алоҳида кўндаланг тарғил мушак толалари доимо биргаликда қисқаради ёки бўшашади. Қисқариш кучининг ҳар хил бўлиши туфайли мускул тутамларидаги толалар бир вақтда қисқармайди.

Кўндаланг-тарғил мушак тўқимасининг тараққиёти ва регенерацияси. Скелет мушак тўқимасимиотомларданривожланади. Миотомни ташкил этувчи миобластлар кўпайиб, бир-бирларига қўшилиши натижасида кўп ядролитузилмалар—миосимпластлар ҳосил бўлади. Кейинчаликулардамиофибриллаларпайдо бўлиб, ядро ва органеллалари миосимпластнингперифериясига кўчади.

Кўндаланг-тарғил мушак тўқимаси жароҳатлангандан кейин қулай шароитларда қайта тикланиш қобилиятига эга бўлади. Мушак толаси сарколеммасинингбазал қавати ва асл плазмолеммаси орасида жойлашган мезенхима хужайралари – миосателлит(йўлдош) хужайралар регенерация манбаи ҳисобланади.Йўлдош хужайралар кам такомиллашган бир ядроли дуксимон шаклга эга бўлган резерв миобластлардир. Шикастланишёки бошқа қатор таъсирлардан сўнг тинч ҳолатдабўлган йўлдош хужайралар фаоллашади, кўпаяди ваянги мушак толаларини ҳосил қилиш учун бир-бирибилан қўшилади. Йўлдош хужайраларнинг бундайфаоллиги мушаклар гипертрофиясида намоён бўлади.

Ноқулай шароитларда мушак тўқимасининг регенерацияси тўлиқ бўлмайди ва шикастланган жойда бириктирувчи тўқимали чандиқ ҳосил бўлади.

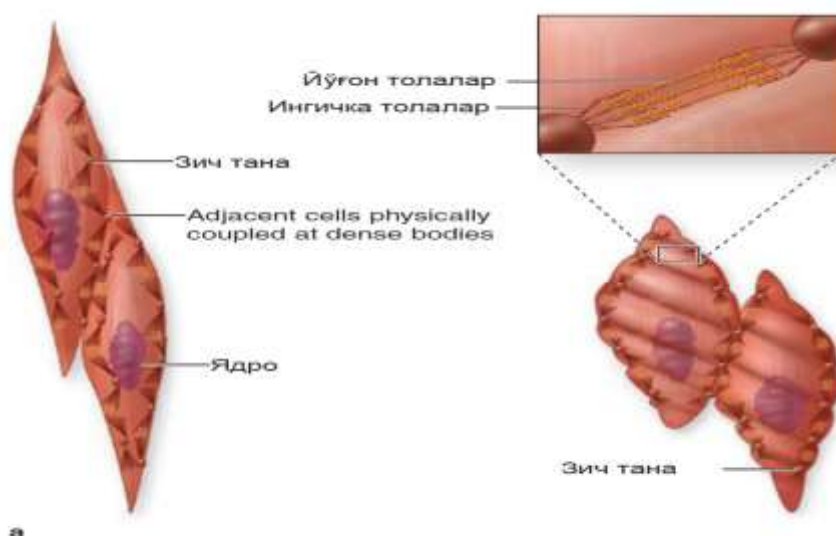
СИЛЛИҚ МУШАК ТЎҚИМАСИ

Силлиқ мушак тўқимаси *хужайра* тузилишига эга бўлиб, ички органлар –нафас ва меъда-ичак йўли, сийдик - таносил органлар, қон ва лимфа томирлари деворининг шаклланишида қатнашади. Силлиқ мушак тўқимаси вегетатив нерв системаси томонидан иннервация қилинади ва шу

сабабли киши ихтиёрига бўйсинмайди. Силлик мушак тўқимаси хужайралари – миоцитлар, чўзиқ, дуксимон ва тармоқланган бўлади (расм 7.5). Хужайранинг узунлиги 50-250 мкм, ядросининг диаметри 5-20 мкм. Тўқимада бир-бирига ёндошиб ётган хужайралар қатламини ҳосил қилади. Силлик мушак хужайралари сиртдан *сарколемма* билан қопланган, у қалинлиги тахминан 7,5 нм га тенг плазматик мембрана ва ташқи базал мембранадан иборат. Ёнма-ён ётган хужайраларнинг плазматик мембраналари баъзи жойларда тутшиб, тирқишли бирикмаларни ҳосил қилади. Мембраналарнинг бундай туташishi силлик мушак хужайраларининг бирдан иккинчисига кўзғалиш ўтишига хизмат қилади. Ядро ва органеллалар хужайранинг *трофик аппарати*ни ташкил этади. Силлик миоцитларнинг ядроси хужайранинг марказида жойлашган бўлиб, овал ёкита ёқчаси моншак лгаэга. Ядронинг шакли қисқариш пайтида ўзгаради, яъни юмалоқлашади. Унда кўп ҳолларда иккита ёки ундан ортиқ ядро ча бўлади. Ядро ёнида сустривожланган пластинка симон комплекс ва хужайра маркази жойлашган. Эндоплазматик тўр сустривожланган. Митохондриялар кичик, шакли чўзиқ, озмиқдорда бўлиб, цитоплазмада тарқоқ жойлашган. Асосан ядро атрофида уларнинг сони кўпроқ бўлади. Митохондрияларнинг кристалари кўндаланг-тарғил мушак толаларига нисбатан кам.

Миофибриллалар мушак хужайрасининг қисқарувчи аппарати ни ташкил этади. Силлик миоцитлар кўндаланг-тарғилликка эга эмас. Хужайра цитоплазмасида актин филаментлари ўзаро тартибли жойлашмаган. Улар саркомер ҳосил қилмайди. Актин филаментларининг цитолеммага ёки ўзаро бириккан жойида *зич таначалар* учрайди. Зич таначалар кўндаланг-тарғил мушак толасининг *Z* чизигида учровчи α - актинин тутгани учун, бутаначалар *Z* чизик аналогидеб тахмин қилиш мумкин, лекин улар бетартиб жойлашган. Мушак қисқариш жараёнида ҳудди кўндаланг-тарғил мушакдагисингари актин ва миозиннинг ўзаро сирпаниши юзага келади.

Тортилиш кучи зичтаначаларорқалисарколеммага ўтади, натижада, силликмушакхужайраси қисқаради.



Расм 7.5. Силлик мушакхужайраларининг тузилишсхемаси

Силлик миоцитларцитоплазмасида калций ионларини сақловчи майда пуфакчалар бўлиб, улар кўндаланг-тарғил мушакдаги саркоплазматик ретикулумни эслатади. Лекин саркоплазматик ретикулум силлик миоцитларда кучсиз ривожланган. Бу пуфакчаларга хужайра плазматик мембранасининг ботишидан ҳосил бўлган тузилмалар тегиб туради. Шунинг учун ушбу тузилмалар кўндаланг-тарғил мушакнинг Т-системасини эслатади. Улар импульс тарқалишида ва калций ионининг цитоплазмага чиқишида муҳим ўрин тутади.

Базал мембранага бириктирувчи тўқима толалари кириб тўр ҳосил қилади, бу - эндомизий. Мушак хужайраларининг тутамлари бириктирувчи тўқима қатламлари билан ўралади – бу перимизий. Ташқаридан мушаклар бириктирувчи тўқима билан учламчи ўралади – бу эпимизий ёки фасция. Ушбу бириктирувчи тўқимали қоплам сарколемма билан бирга мушак тўқимасининг таянч аппаратини ҳосил қилади.

Силлик мушак тўқимаси яхши тараққий этган қон томирлар системасига эга,

кон томирлар тўқима ичида капиллярларгача тармоқланиб, мушак хужайралари тутамлари орасидаги бириктирувчи тўқима катламларида капиллярлар тўрини ҳосил қилади.

Силликмушак

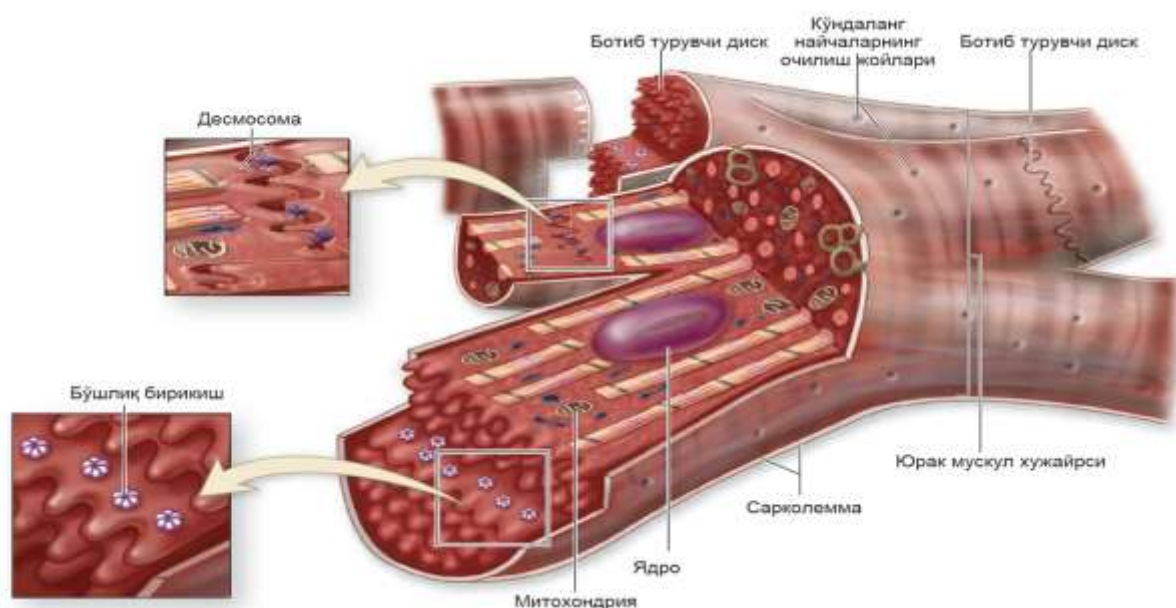
тўқимасининг таракқиётivarегенерацияси. Силликмушак

тўқимасимезенхимадан ривожланади ва юқори регенерация қобилиятига эга. Жароҳатдан сўнг силлик миоцитлар митоз усулида бўлиниб, шикастланган тўқима ўрнини эгаллайди.

ЮРАКНИНГ КЎНДАЛАНГ-ТАРҒИЛ МУШАК ТЎҒИМАСИ

Кўндаланг-тарғил мушак тўқимаси юракнинг миокард қаватини ҳосил қилади. Бу мушак тўқима тури скелет кўндаланг-тарғил мушакдан фарқли равишда мушак толаларидан эмас, балки юрак мушак хужайраларидан - *кардиомиоцитлардан* ташкил топган. Ҳозирги вақтда 3 хил кардиомиоцитларни фарқ қилиш мумкин. Қисқарувчи-*типик*, импульс ўтказувчи -*атипик* ва *секретор*. Қисқарувчи кардиомиоцитлар узунлиги 50-120 мкм, кенглиги 15-20 мкм, цилиндр шаклдаги хужайралардир. Улар *оралиқ пластинкалар* орқали ўзаро бирлашиб функционал толаларни ҳосил қилади. Кардиомиоцитлар марказида бир ёки икки овал ёки чўзиқ шаклдаги ядро жойлашади. Миофибриллалар ядро атрофида жойлашади, улар орасида кўп миқдорда митохондриялар бўлади. Силлик эндоплазматик тўр ва Т-система яхши ривожланган. Кардиомиоцитлар сарколемма билан қопланган бўлиб, сарколемма ўз навбатида плазматик мембрана ва базал мембрана билан ўралган. Базал мембрана оралиқ пластинкалар соҳасида бўлмайди, у кардиомиоцитларни фақат ён тарафдан ўраб туради. Оралиқ пластинкалар икки хужайранинг плазматик мембраналари орасида зина поясимон жойлашган. Оралиқ пластинкалар соҳасида кардиомиоцитлар *десмосомалар*, *тирқишли бирикши* (нексус) ва *интердигитациялар* орқали бирлашади.

Оралик пластинкаларга миофибриллаларнинг актин протофибриллалари келиб тугайди. Миофибриллаларнинг тузилиши худди скелет кўндаланг-тарғил мушак тўқимасини эслатади (расм 7.6).



Расм 7.6. Кўндаланг-тарғил юрак мушаги

Юракдаги кўзғалишни ўтказувчи кардиомиоцитлар (Пуркинье толалари ёки атипик кардиомиоцитлар) қисқарувчи кардиомиоцитлардан йирикроқ (узунлиги 100 мкм, кенглиги 50 мкм) бўлиб, кўзғалишни ритм бошқарувчи (пейсмекер) хужайраларидан қисқарувчи мушак толаларига ўтказди.

Пейсмекер хужайралар атипик кардиомиоцитларнинг алоҳида тури бўлиб, вегетатив нерв системасининг толалари билан иннервация қилинади. Гистологик препаратларда атипик хужайралар кучсиз бўялади. Чунки бу хужайраларда миоглобин ва миофибриллалар камроқ, саркоплазма эса кўпроқ бўлади. Миофибриллалар бир-бирига параллел ётмайди, натижада бу хужайраларда кўндаланг-тарғиллик кучсизроқ ривожланган. Кардиомиоцитларда митохондриялар (саркосомалар), рибосомаларанчакам, Т-система эса жуда кучсиз ривожланган. Юракнинг бўлмача

кардиомиоцитларида махсус гликопротеид тутувчи секретор гранулалар борлиги аниқланган. Шу билан бирга бу хужайралар қон босими ва ионлар муносабатини бошқарувчи *натрийуретик* фактор секреция қилиши, бу хужайралар маълум эндокрин функцияга эга эканлигини кўрсатади. Натрийуретик омил буйракдагинишон хужайраларга таъсир этиб, организмдан натрий ва сувни йўқолиши (натриурез ва диурез)га олиб келади. Шундай қилиб, бу гормон организмда натрий ва сувнинг йиғилишини таъминловчи альдостерон ва антидиуретик гормон (АДГ)ларнинг антагонисти ҳисобланади.

Юракмушак тўқимасининг таракқиётivarегенерацияси. Юракмушак к тўқимасимезодермадан, яъни спланхнотомнинг висцерал варағидан ривожланади. Бу варақдан миоэпикардial пластинка ҳосил бўлиб, унинг хужайраларидан миокард ва эпикард ҳосил бўлади. Миоэпикардial пластинканинг мезенхима хужайралари миобласт хужайраларга дифференциаллашиб кардиомиоцитларни ҳосил қилади ва ўзаро оралиқ пластинкалар орқали бирлашади.

Юрак кўндаланг-тарғил мушак тўқимасининг регенерацияси ёшга қараб ўзгаради. Гўдакларда кардиомиоцитлар бўлиниш қобилиятига эга бўлса, балоғатга етган организмда ва қариодамлардай ўлдош (сателлит) хужайралар бўлмаганлиги, шунингдек кардиомиоцитлар бўлиниш қобилиятини йўқотганлиги сабабли нобуд бўлган кардиомиоцитлар қайтатиқланмай диваулар ўрнида (миокард инфарктида) бириктирувчи тўқимали чандиқ ҳосил бўлади.

VIII БОБ

НЕРВ ТЎҚИМАСИ

Нерв тўқимаси филогенетик тараққиётдаги энг янги тўқима бўлиб, фақат хужайралардан тузилган, хужайралараро модда йўқ. Нерв тўқимасида хужайралараро модда вазифасини нейроғлия деб аталувчи ўзига хос хужайралар бажаради. Нерв тўқимасининг барча хужайралари ўсимтали хужайралардир.

Нерв тўқимаси организмда ўзаро боғлиқ бўлган иккита вазифани бажаради:

1. Барча хужайралар, тўқималар, аъзолар ва функционал системалар фаолиятини бошқаради, бирлаштиради ва уйғунлаштиради;
2. Организмни ташқи муҳит билан алоқасини таъминлайди ва хужайралар, аъзолар ҳамда функционал системалар фаолиятини ташқи муҳит шароитига мослаштириб туради.

Нерв тўқимаси материянинг энг юксак даражада ихтисослашган шакли бўлиб, у инсонга на фақат бошқариш, атроф-муҳит ва ташқи оламни, балки ўзини-ўзи англаш имконини беради. Нерв тўқимасининг асосий фаолияти ташқи ва ички таъсиротларни қабул қилиш ва қайта ишлаш, ахборотларни сақлаш орқали амалга ошади. Нерв тўқимаси нерв системасини асосини ташкил этади. Нерв системаси бутун организм бўйлаб тарқалган кўп сонли аъзо ва тузилмаларнинг тўридан иборат бўлиб, асосан икки хил хужайралардан ташкил топган. Хужайраларнинг биринчи тури нейронлар ёки нейроцитлар деб аталади. Бу хужайралар ташқи ва ички таъсиротларни қабул қилиб, нерв импульсига айлантиради ва уларни бутун организм бўйлаб тарқалишини таъминлайди. Хужайраларнинг иккинчи тури – нейроғлия қатор ёрдамчи вазифаларни бажаради.

Нерв системасини ташкил қилувчи нерв тўқимасининг тузилиши кўп жиҳатдан унинг тараққиёти билан боғлиқ бўлганлиги туфайли, унинг

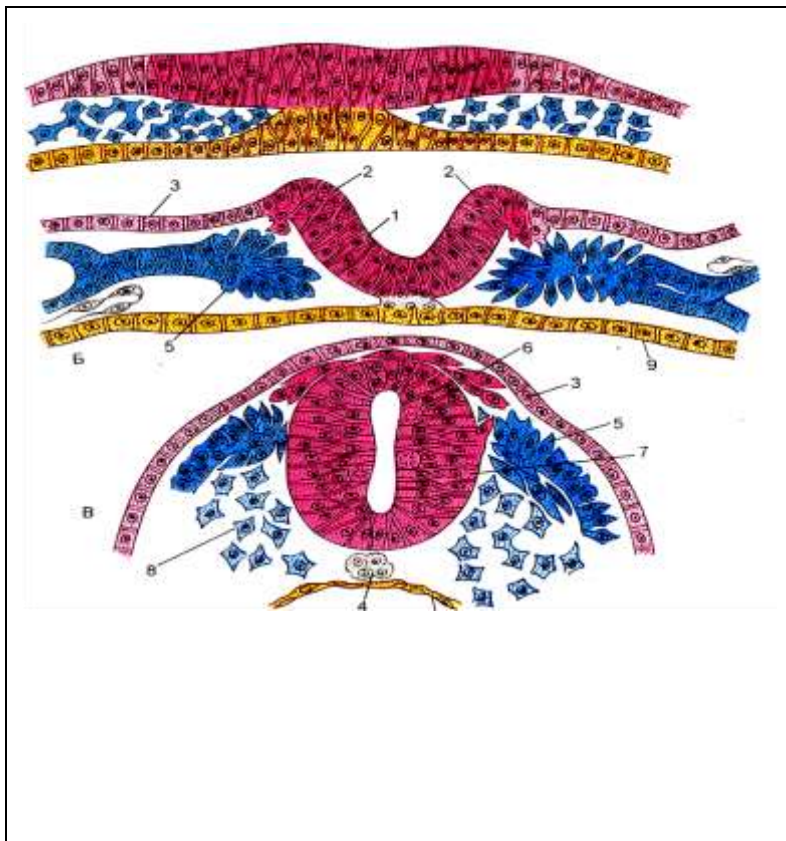
тузилишини ўрганишдан олдин, ушбу тўқиманинг қисқача тараққиёти билан танишиб чиқиш мақсадга мувофиқ.

Тараққиёти. Нерв тўқимаси бир неча манбалардан ривожланади. Нейруляция жараёнида ҳосил бўлган нейроэктодермадан нерв найи, нерв қирраси (ганглиоз пластинка) ва нейроген плакодалар шаклланади. Дастлаб эктодерманинг ўрта қисмида йўғонлашган жой – нерв пластинкаси шаклланади. Сўнгра хордадан ажралаётган индукторлар таъсирида нерв пластинкаси эгила бошлайди. Бу эса нерв тарновчасини ва нерв бурма ларини ҳосил бўлишига олиб келади. Нерв тарновчасининг четлари бура либ бир-бирига яқинлашади ва бирикиб, нерв найини ҳосил қилади. Нерв бурмалари эса нерв найи билан эктодерма ўртасида хужайраларнинг сийрак тўпламлари – жуфт нерв қирралар ёки ганглиоз пластинкаларга айланади. Кейинчалик нерв найидан марказий нерв системаси – бош ва орқа мия ҳамда нерв системасининг периферик қисмлари ривожланади. Нерв қиррасининг хужайралари эса бир неча гуруҳга ажралади. Бир хил хужайралар мезодермага чуқур кўчиб киради ва пуштнинг тегишли жойларида периферик нерв системасининг тугунлари (ганглиялар)га асос солади. Бошқа хужайралар эктодерма остида қолади ва терининг пигмент хужайралари – меланоцитларга айланади. Учинчи хужайралар ҳам кўчади ва улардан периферик нейро-эндокриноцитлар: буйрак усти безларининг мағиз моддаси хужайралари, ҳамда кўп сонли якка-якка жойлашган гормон ишлаб чиқарувчи хужайралар такомиллашади. Бошнинг айрим нерв тугунларини ҳосил бўлишида эҳтимол нейрал плокадалар – пушт калласининг ён томонларидаги эктодерманинг йўғонлашган жойлари ҳам иштирок этади.

Тараққиётнинг илк даврларида нерв найининг девори фақат бир қават призматик хужайралардан ташкил топган. Бу хужайраларнинг тез кўпайиши натижасида нерв найининг девори, айниқса унинг ён томонлари йўғонлашади, бўшлиғи эса тораяди. Бу вақтда нерв найи деворида 3та қаватни тафовут қилиш мумкин бўлади: 1) вентрикуляр ёки эпендима қавати;

2) ёпқич ёки мантия қавати; 3) маргинал зона ёки қирғоқ вуали.

Вентрикуляр ёки эпендима қавати кўпайиш хусусиятига эга бўлган бир қават призматик ҳужайралардан ташкил топган. Вентрикуляр ҳужайралар кўпаяди ва нейробласт ва глиобластлар (спонгиобластлар)ни ҳосил қилади, улар марказий нерв системасининг нейронлари ва глиоцитларининг бошланғич ҳужайралари бўлиб, мантия қаватига кўчиб ўтади. Вентрикуляр ҳужайраларнинг бир қисми ўз ўрнида қолади ва бўлажак эпендимал глиага айланади. Эпендимал ҳужайранинг ядроси ҳужайранинг марказий каналга караган апикал қисмига кўчиб ўтади. Ҳужайралар бўлинади ва бўлингандан сўнг қиз ҳужайраларнинг ядролари ҳам ҳосил бўлган ҳужайраларнинг апикал қисмига кўчиб ўтади ва бу ерда ДНКнинг иккиланиши рўй беради. Кейинчалик бу ҳужайралардан бош мия қоринчалари ва орқа мия канали деворини қоплаб турувчи эпендимал глиа тараққий этади. Ёпқич ёки мантия қавати кейинги тараққиёт мобайнида икки хил ҳужайраларга – нейробласт ва глиобласт (спонгиобласт) ларга такомиллашади. Нейробластлар бўлиниш хусусиятини йўқотади ва кейинчалик улардан нейронлар тараққий этади. Глиобластлар бўлинишда давом этади ва астроцитлар ҳамда олигодендроглиоцитларни ҳосил қилади. Етук астроцитлар ва олигодендроглиоцитлар ҳам бўлиниш қобилятини тўлиқ йўқотмайди. Нейронларнинг янгитдан ҳосил бўлиши илк постнатал даврда тўхтайдди. Ёпқич қават ҳужайраларидан орқа миянинг кулранг моддаси ва бош мия кулранг моддасининг бир қисми ҳосил бўлади. Маргинал зона ёки қирғоқ вуали ҳужайралар тутмайди. У мантия қавати нейробластлари ва глиобластларининг бу ерга ўсиб кирган ўсимталаридан шаклланади ва марказий нерв системасининг оқ моддасини ҳосил қилади. Бош миянинг баъзи қисмларида ёпқич қават ҳужайралари кўчиб ўтишда анча давом этиб, ҳужайралар тўпламлари – кортикал пластинкаларни ҳосил қилади, улардан бош мия катта ярим шарлари ва миячанинг пўстлоғи шаклланади(расм8.1).



Расм 8.1. Нерв тўқимаси таракқиёти (схема)

- 1 – нерв тарновчаси
- 2- нерв болишлари
- 3- тери эктодермаси
- 4 – хорда
- 5- мезодерма
- 6-ганглиоз пластинка
- 7- нерв найи
- 8- мезенхима
- 9- энтодерма

Нейробластларнинг такомиллашуви даврида уларнинг ядроси ва цитоплазмасининг субмикроскопик тузилиши ўзгаради. Ядрога майда доначалар ва ипчалар шаклидаги турли электрон зичликка эга бўлган қисмлар пайдо бўлади. Цитоплазмада кўп миқдорда донатор эндоплазматик тўр найчалари ва цистерналари ҳосил бўлади, эркин рибосомалар ва полисомалар миқдори камаяди, Голжи комплекси анча таракқий этади. Цитоплазмада ингичка фибриллалар – нейрофиламентлар тутамлари ва микроайчаларнинг пайдо бўлишини нерв хужайраларининг ихтисосланишининг бошланишини махсус белгиси, деб ҳисоблаш лозим. Ихтисослашиш жараёнида нейрофиламент триплети оксилени тутувчи нейрофиламентлар сони кўпаяди. Нейробластнинг танаси аста-секин ноксимон шакли олади, унинг ўткир учидан ўсимтаси – аксон ўса бошлайди. Кейинчалик бошқа ўсимталари – дендритлар таракқий этади ва нейробластлар етук нерв хужайралари – нейронларга айланади. Синапслар шаклланади ва нейронлар ўртасида алоқалар ўрнатилади. Нейробластлардан

нейронларнинг такомиллашуви жараёнида медиаторгача бўлган ва медиатор даврлари фарқланади. Медиаторгача бўлган давр учун нейробласт танасида аста-секин оксил синтез қилиш органеллалари – эркин рибосомалар, кейинчалик эса донатор эндоплазматик тўрнинг ривожланиши хосдир. Медиатор даврида ёш нейронларда медиатор тутувчи биринчи пуфакчалар пайдо бўлади, такомиллашаётган ва етук нейронларда эса синтез ва секреция органеллалари (донатор эндоплазматик тўр, Голжи комплекси) нинг анча тараққий этганлиги, медиаторларнинг тўпланиши ва уларнинг аксонга тушиши, синапсларнинг ҳосил бўлиши кузатилади. Нерв системасининг шаклланишини постнатал тараққиётнинг дастлабки йилларидаёқ тугалланишига қарамасдан, марказий нерв системасининг маълум даражадаги мутаносиблиги (пластиглиги) кексалик даврига қадар сақланиб қолади. Бу мутаносиблик янги терминаллар ва янги синаптик алоқаларнинг пайдо бўлиши билан намоён бўлиши мумкин. Сут эмизувчилар марказий нерв системасининг нейронлари янги тармоқлар (аксонал куртакланиш) ва янги синапслар (синаптик алмашинув) шакллантириш қобилиятига эга. Мутаносиблик (пластиглик) туғилгандан кейинги дастлабки йилларда энг юқори даражада намоён бўлади, аммо вояга етган одамларда ҳам қисман сақланиб қолади ва гормонлар даражасини ўзгарганида, янги кўникмаларни эгаллаганида, жароҳатланиш ва бошқа таъсирларда намоён бўлади. Нейронлар доимий бўлсада, уларнинг синаптик алоқалари бутун умр мобайнида ўзгариши, хусусан улар сонининг кўпайиши ёки камайиши билан намоён бўлиши мумкин. Миянинг кичик жароҳатларида мутаносиблик (пластиглик) унинг фаолиятини қисман тикланиши билан намоён бўлади.

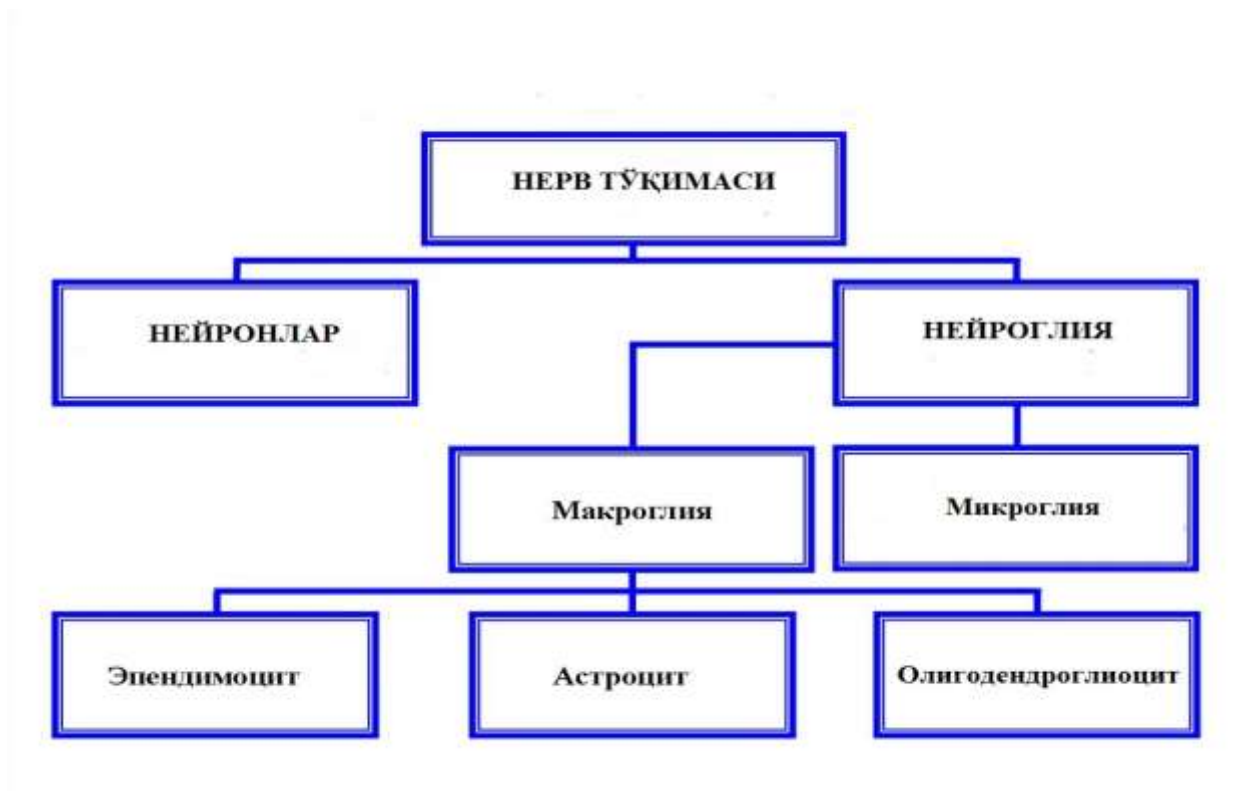
Нерв системаси ривожланишининг дастлабки босқичларидан бошлаб бутун ҳаётнинг охирига қадар нейронлар орасида хужайраларнинг кўплаб ўлими содир бўлади, у барча хужайраларнинг 25-75 % га етади. Хужайраларнинг бундай режалаштирилган физиологик ўлими (апоптоз) марказий нерв системасида ҳам, периферик нерв системасида ҳам

кузатилади; бунда мия 0,1 %га яқин нейронларни йўқотади. Одамда ҳар йили 10 млнга яқин нерв хужайралари ўлади.

Нерв қиррасидан сезувчи ва вегетатив нерв тугунлари нейронлари, миянинг юмшоқ ва ўргимчаксимон пардалари хужайралари, нейроглиянинг баъзи турлари: нейролеммоцитлар (шванн хужайралари), сезувчи тугунларнинг сателлит (йўлдош) хужайралари, буйрак усти безлари мағиз моддасининг хужайралари, терининг меланоцитлари, APUD-система хужайраларининг бир қисми, каротид таначаларнинг сезувчи хужайралари ва бошқалар ҳосил бўлади. Нейрал (нейроген) плокадалар пуштнинг бош қисмида шаклланаётган нерв найининг икки ён томонидаги эктодерманинг йўғонлашган жойи ҳисобланади. Улардан ҳидлов тасмаси, вестибуляр ва эшитув тугунлари нейронлари ҳамда бош мия нервларининг тирсакли, тошлоқ, ғадир-будур ва уч бошли тугунларининг сезувчи нейронлари тараққий этади. Микроглиянинг тараққиёти тўғрисида эса турли фикрлар мавжуд. Кўпчилик тадқиқотчилар уни қон моноцитларидан ҳосил бўлади ва мононуклеар фагоцитлар тизимига мансуб, деб ҳисоблайдилар. Шу билан бирга микроглияни нейроэктодермадан тараққий этади, деб ҳисоблайдиганлар ҳам бор.

Тузилиши. Юқорида таъкидланганидек, нерв тўқимаси фақат хужайралардан ташкил топган бўлиб, унинг барча хужайралари ўсимтали хужайралардир. Улар орасида *нейронлар ва нейроглия* хужайралари тафовут қилинади. Одамнинг нерв тўқимаси триллиондан (10^{12}) ортиқ нейронлар ва 10^{13} га яқин глиал хужайралар тутати.

Нерв тўқимасининг таснифи

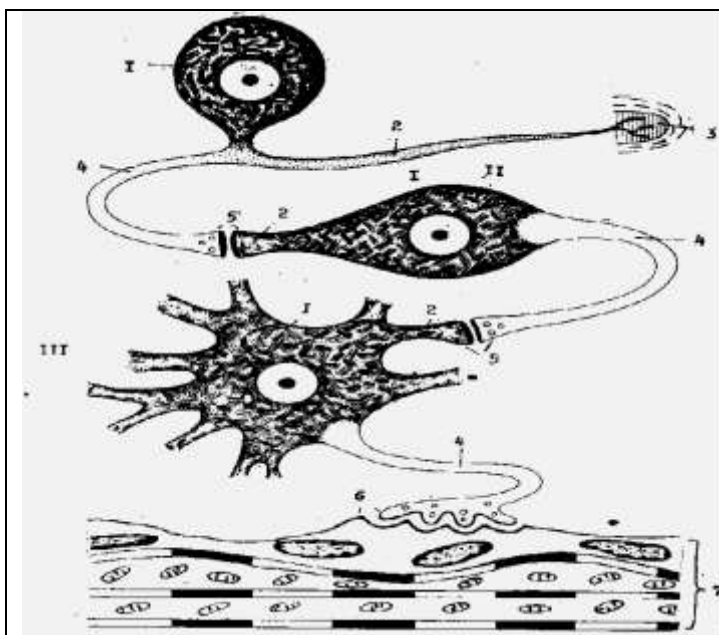


Нейронлар

Нейронлар ёки нейроцитлар (*neuronum, neurocytus*) нерв тўқимасининг асосий ихтисослашган хужайраларидир. Нерв хужайралари тўртта муҳим: келаётган турли хабарлар (ташқи ва ички таъсиротлар) ни қабул қилиш ва уларни нерв импульсига айлантириш қобилиятига; таъсиротга жавобат қўзғалиш ёки тормозланиш ҳолатига ўтиш; қўзғалиш ёки тормозланишни ўтказиш (масалан, дендрит охиридан перикарионга ва сўнгра ундан аксонни охирига); ахборотни (сигнални) бошқа тузилмалар (объектлар) га – навбатдаги нейронга ёки эффе́ктор аъзога (мушак ёки секретор хужайрага) узатиш хусусиятга эга.

Нейронлар нейромедиатор ва бошқа моддалар синтезлайди ва ажратади, улар воситасида ахборотни бошқа нейронлар ва хужайраларга узатади. Нейрон морфологик ва функцирнал жиҳатдан мустақил бирлик ҳисобланади, лекин у ўз ўсимталари ёрдамида бошқа нейронлар билан

синаптик алоқалар ўрнатиб, нерв системаси тузилишининг асоси бўлган рефлексор ёйлари – занжир бўғинларини ҳосил қилади. Рефлексор ёйидаги вазифасига кўра рецептор (сезувчи, афферент), эффектор (ҳаракат лантирувчи, мотонейрон) ва ассоциатив (оралиқ) нейронлар фарқланади(расм 8.2).



Расм 8.2. Нейронларнинг морфологик ва функционал таснифи (схема).

I. Псевдоуниполяр сезувчи нейрон.

II. Биполяр ассоциатив нейрон.

III. Мультиполяр ҳаракатлантирувчи нейрон.

1-перикарион

2- дендритлар,

3- рецептор (сезувчи охири),

4– нейритлар

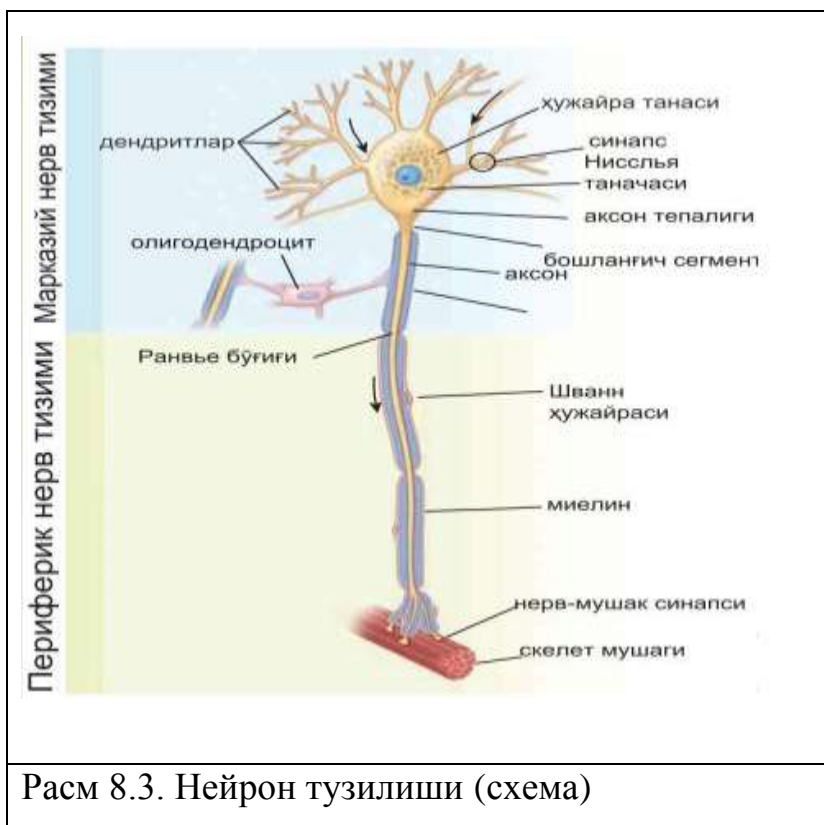
5- нейронлар орасидаги алоқалар (синапслар)

6-эффектор (ҳаракатлантирувчи охири)

7- мушак толаси

Афферент нейронлар таъсиротларни қабул қилади, уларни нерв импульсига айлантиради ва кучайтиради. Эфферент нейронлар импульсни ишчи органлар тўқимасига узатиб, уларни ҳаракатга ундайди. Ассоциатив

нейронлар эса нейронлар ўртасида алоқани таъминлайди. Нейронлар турли хил шаклга ва катталиқка эга. Нейронлар танасининг катталиги турлича бўлиб, 4-6 мкмдан (мияча пўстлоғининг донача-хужайралари) то 130-140 мкмгача (катта ярим шарлар пўстлоғи ҳаракатлантирувчи зонасининг гигант пирамидасимон хужайралари) етади. Одатда нейронларнинг танаси (перикарион) ва ўсимталари: битта аксон ва турли миқдордаги шоҳланган дендритлари тафовут қилинади. Ўсимталарининг сонига кўра фақат битта аксон тутувчи униполяр (юқори даражада ривожланган ҳайвонлар ва одамда учрамайди), битта аксон ва битта дендрит тутувчи – биполяр, битта аксон ва бир неча дендрит тутувчи мультиполяр нейронлар фарқланади. Баъзан биполяр хужайралар орасида псевдоуниполяр ёки ёлғон бир ўсимтали хужайралар учрайди. Уларнинг танасидан битта ўсимта чиқади, кейинчалик у аксон ва дендритга ажралади. Аслида, хужайра танасидан иккита ўсимта ягона глиал пардага ўралган ҳолда чиқади, биров масофа ўтгач бу ўсимта “Т” шаклида аксон ва дендритга ажралади. Псевдоуниполяр хужайралар орқа миё тугунларида, биполяр нейронлар эса эшитув ва кўрув аъзоларида учрайди. Мультиполяр нейронлар одам ва ҳайвон организмда энг кенг тарқалган нерв хужайралари ҳисобланади. Нейронлар шакли ҳам турли-тумандир, бу кўп жиҳатдан уларнинг сонига боғлиқ. Танасининг шаклига кўра думалок, призматик, юлдузсимон, пирамидасимон, ўргимчасимон, горизонтал, дуксимон, ноксимон ва бошқа шаклдаги нейронлар фарқланади(расм8.3).



Расм 8.3. Нейрон тузилиши (схема)

Нейрон ядроси. Одамнинг аксарият кўпчилик нейронлари кўпинча марказда, кам холларда эксцентрик жойлашган битта ядро тутади. Икки ядролик ва, айниқса, кўп ядроли нейронлар жуда ҳам кам учрайди. Вегетатив нерв системаси баъзи тугунларининг нейронлари бундан истисно: масалан, простата безида ва бачадоннинг бўйнида баъзан 15 тагача ядро тутувчи нейронлар учрайди. Нейрон ядролари думалоқ шаклга эга. Нейроцитларнинг юксак метаболитик фаоллигига мос равишда уларнинг ядросида хроматин тарқалиб кетган ва сийрак жойлашган, шу сабабли оч бўялади. Ядрода битта, баъзан 2-3 та ядроча бўлади. Нейронлар функционал фаоллигининг ошиши одатда ядрочалар ўлчамлари ва сонининг ошиши билан кечади. Нейрон плазмолеммаси импульсни кучайтириш ва ўтказиш қобилиятига эга. Унинг интеграл оқсиллари бўлиб, ион-танлаш каналлари сифатида фаолият кўрсатадиган оқсиллар ва махсус таъсиротларга нейронларни кўзғалишини чақирувчи рецептор оқсиллар ҳисобланади. Ион каналлари очик, ёпиқ ёки нофаол (пассив, инактивированным) бўлиши

мумкин. Тинч ҳолатдаги нейронда мембрана потенциали 60-70 мВга тенг бўлади. Мембрана потенциали Na^+ ионларини хужайрадан чиқариш ҳисобига юзага келади. Кўпчилик Na^+ - ва K^+ - каналлари бунда ёпиқ бўлади. Каналларнинг ёпиқ ҳолатдан очик ҳолатга ўтиши мембрана потенциали томонидан бошқарилади. Қўзғатувчи импульснинг келиши натижасида хужайра плазмолеммасида қисман деполяризация рўй беради. У критик (бўсаға) даражасига етганда натрий каналлари очилиб, Na^+ ионларини нейроплазмага имкон беради. Деполяризация кучаяди ва янада кўплаб натрий каналлари очилади. Периполяризация – тескари мембрана потенциали бўлиши ҳам мумкин, бунда плазмолемманинг ташқи юзаси манфий, цитоплазмага қараган ички юзаси эса мусбат зарядланиб қолади. Натрий каналларини фаоллиги 1-2 миллисекунд ичида тугайди. Калий каналлари секинроқ ва узоқроқ муддатга очилиб, K^+ ионларини ташқарига чиқишига ва потенциални аввалги даражаси тикланишига имкон беради, акс ҳолда гиперполяризация рўй бериши мумкин. 1-2 миллисекунддан (рефрактор давр) сўнг каналлар аввалги (нормал) ҳолатига қайтади ва мембрана яна таъсиротларга жавоб бериши мумкин. Демак, ҳаракат потенциалининг тарқалиши нейроплазмага Na^+ ионларини кириши ва плазмолемманинг қўшни соҳаларини деполяризация қилиши билан боғлиқ, бу эса ўз навбатида янги жойда ҳаракат потенциалини ҳосил қилади.

Юқорида қайд қилинганидек, нейронларнинг қўзғалиш ва тормозланиш қобилияти уларнинг плазмолеммасида ионлар транспорти системалари: Na^+ , K^+ -насослари, K^+ - ва, ҳал қилувчи аҳамиятга эга бўлган, Na^+ -каналларининг мавжудлиги билан боғлиқ. Дастлабки икки система туфайли тинч ҳолатдаги хужайрада мембраналараро потенциаллар фарқи (мембрана лараро потенциал) ҳосил бўлади: хужайра ташқарисида мусбат ионлар биров кўпроқ, ичида эса манфий зарядлар ортиқ бўлади. Қўзғолганда эса Na^+ -каналлари очилади ва Na^+ ионлари концентрация градиенти бўйича хужайра ичига киради – мембраналараро потенциаллар фарқи

камаяди. Плазмолемманинг деполяризацияси содир бўлади. Қўзғалиш тугаши билан Na^+ -каналлари ёпилади ва потенциалнинг дастлабки даражаси тикланади (реполяризация). Тормозланганда тескари ҳолат рўй беради: плазма леммаинг гиперполяризацияси рўй беради ва у ҳужайранинг кўзгатувчи таъсирларга нисбатан сезгирлигини пасайтиради. Маҳаллий анестетиклар гидрофоб молекулалар бўлиб, натрий каналлари билан бирикади, натрий транспортини ва, мос равишда, нерв импульсини вужудга келишига масъул бўлган ҳаракат потенциалини ҳам пасайтиради. Нерв импульсининг миелинли нерв толаларида тарқалиш хусусиятлари уларнинг тузилишини таърифлаганда сўнг баён қилинади.

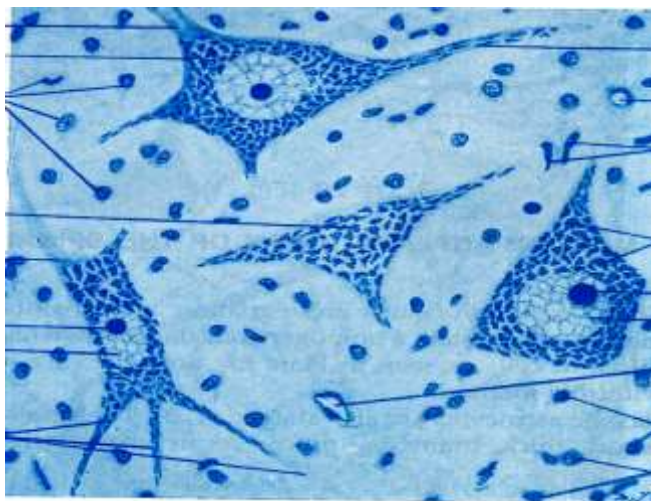
Микронайчалар нейрон цитоскелетининг муҳим элементи бўлиб, уларнинг диаметри 24 нм атрофида. Улар нейрон шаклини, айниқса унинг ўсимталарини шаклини сақлашда, ҳужайра ичи, шу жумладан аксон бўйлаб турли моддалар (оқсиллар, нейромедиаторлар ва ш.к.) нинг транспортида, ҳамда ҳужайра ичи бўйлаб органеллалар (митохондриялар), цитоскелет элементлари, везикулалар ва бошқаларни транспортида қатнашади.

Голжи комплекси биринчи марта айнан нерв ҳужайраларида топилган бўлиб, у айниқса йирик нейронларда жуда яхши ривожланган. Ёруғлик микроскопида у турли шаклдаги ҳалқачалар, эгри-бугри иплар ва доначалар кўринишида намоён бўлади. Голжи комплекси ядро билан аксоннинг бошланиш жойи ўртасида жойлашиб, перикариондаги донадор эндоплазматик тўрда синтезланган оқсилларни аксонга транспорт қилинишини таъминлайди. Голжи комплекси пуфакчалари ҳам донадор эндоплазматик тўрда синтезланган оқсилларни ё плазмолеммага (интеграл оқсиллар) ёки лизосомаларга (лизосомал гидролазалар ва лизосомалар мембраналари) ташийди.

Нейрон цитоплазмасида митохондриялар жуда кўп бўлади, улар ионлар транспорти ва оқсил синтези каби аэроб жараёнларни энергия билан таъминлайди. Нейронлар қон орқали глюкоза ва кислородни доимий келиб

туришига эҳтиёж сезади ва бош миянинг қон билан таъминланишини тўхташи хушдан кетишга олиб келади. Нейронлар цитоплазмасида лизосомалар ҳам бор, улар хужайра қисмлари, рецепторлар ва мембраналарни ферментатив парчаланишида қатнашади.

Ёшга боғлиқ ўзгаришлар нейронларнинг цитоплазмасида липофусцин тўпланиши ва митохондриялар кристаларининг парчаланиши билан кечади. Липофусцин ёки “қариш пигменти” сарғиш-қўнғир рангдаги липопротеид табиатли бўлиб, хазм бўлмаган тузилмалар маҳсулоти тутувчи қолдиқ таначалар (телолизосомалар) ҳисобланади. Нейронлар цитоплазмасида умумий органеллалар билан бир қаторда фақат нерв хужайраларигагина хос бўлган икки хил махсус тузилмалар: хроматофил субстанция ва нейрофибриллар (нейрофиламентлар) учрайди. Хроматофил субстанция (базофил субстанция, тигроид модда ёки Ниссл моддаси) биринчи марта 1889 цилда Франц Ниссл томонидан аниқланган. Нерв тўқимасини анилинли бўёқлар (тионин, толуидин кўки, крезил бинафшаси ва бошқалар) билан бўялганда хроматофил субстанция (*substantia chromatophila*) нейронлар цитоплазмасида турли шакл ва катталиқдаги базофил парчалар ёки доначалар сифатида аниқланади (расм 8.4). Базофил парчалар нейронлар перикариони ва дендритларида жойлашади, лекин ҳеч қачон аксонларда ва уларнинг конуссимон асослари – “аксон тепалиги”да аниқланмайди. Парчаларнинг базофилияси уларда рибонуклео протеидларнинг кўп миқдорда бўлиши билан изоҳланади. Электрон микроскопия хроматофил субстанциянинг ҳар бир парчаси донадор эндоплазматик тўр цистерналари, эркин рибосома ва полисомалардан иборат эканлигини кўрсатди (расм 8.4). Донадор эндоплазматик тўр нейросекретор оқсилларни, плазмолемманинг интеграл оқсилларини ва лизосомалар оқсилларини синтезлайди. Эркин рибосома ва полисомалар цитозол (гаилоплазма) оқсилларини ва нейрон плазмолеммасининг ноинтеграл оқсилларини синтез қилади.



Расм 8.4. Орқа мия нейронлари.
Ниссл бўйича бўялган.
Ядро оқиш рангда, ядроча тўқ
кўк рангда. Нейронлар
цитоплазмасида тўқ бўялган
доначалар –тигроид модда
жойлашган.

Нейронларни бир бутунлигини сақлаш ва улар томонидан ўз вазифаларини бажариш учун жуда кўп миқдорда оқсиллар керак бўлади. Нейронлар шикастланганда ёки ҳаддан ташқари зўриққанда, аксон эзилганда ёки кесилганда тигроид модда аввал дендритларда, сўнгра перикарионда эриб кетади ва йўқолади (тигролиз). Маълум муддат ўтгандан сўнг тигроид модда яна қайта тикланиши мумкин.

Нейрофибриллалар кумуш тузлари билан бўялган препаратлар ёруғлик микроскопида ўрганилганда 300-500 нм йўғонликдаги ипчалар шаклида кўринади. Шу сабабли уларни дастлаб нейрофибриллалар, деб аталган. Лекин кейинчалик электрон микроскоп ёрдамида ўрганилганда улар диаметри 10 нм атрофида бўлган нозик ипчалар тутамлари эканлиги аниқланди ва “нейрофиламентлар” деб атала бошланди. Нейрофиламентлар нейрон танасида тўр ҳосил қилади, ўсимталарида эса параллел жойлашган. Нейрофиламентлар диаметри 24-27 нм бўлган нейротубулалар (микронайчалар) билан биргаликда нейрон цитоскелети элементлари ҳисобланади ҳамда ҳужайра шаклини сақлашда, ўсимталарни ўсишида ва аксон транспортида қатнашади.

Нейронда таъсиротларни қабул қилишга ихтисослашган қисми –

дендритлар, танаси – перикарион, трофик қисми ва импульсни бошқа нейронларга ёки ишчи аъзога узатувчи қисми – аксон тафовут қилинади.

Дендритлар

Дендритлар (юнонча dendron - дарахт) одатда калта, дарахт шохлари каби майда шохчаларга тармоқланган ўсимталардир. Дендритлар хужайра танасининг ҳақиқий бўртмалари бўлиб ҳисобланади. Уларда жуда кўп синапслар жойлашган ва улар нейронларнинг келаётган ахборотларни қабул қилувчи ва қайта ишловчи (процессинг) асосий қисми бўлиб хизмат қилади. Кўпчилик нерв хужайралари бир нечта дендритга эга, улар ҳисобига хужайранинг сезувчи (рецептор) юзаси жуда ҳам (1000 мартадан кўпроқ) ошади. Масалан, орқа миянинг ҳаракатлантирувчи нейронларида 5 тадан 15 тагача йирик дендритлар бўлади. Дендрит тармоқлари битта нейронга бошқа нерв хужайраларининг кўп сонли аксон терминалларида сигналларни қабул қилиш ва уйғунлаштириш (бирлаштириш) имконини беради. Масалан, ўтказилган муҳокамаларга кўра миячадаги битта Пуркинье хужайрасининг дендритлари хужайранинг рецептор юзасини 250 дан 27 000 мкм² гача оширади ва улар 200 000 гача функционал фаол аксон терминаллари билан алоқалар ўрнатади. Бошқа нерв хужайраларида уларнинг сони бундан ҳам ортиқ бўлиши мумкин. Битта дендрит тутувчи биполяр хужайралар жуда кам учрайди ва фақат сезги аъзоларидагина аниқланади. Бутун узунлиги бўйлаб бир хил диаметрга эга бўлган аксонлардан фарқли ўлароқ, дендритлар тармоқланган сайин ингичкалашиб боради. Нейрон танаси яқинидаги дендрит асосининг цитоплазмасини таркиби перикарион таркибига ўхшаш бўлиб, хроматофил субстанция парчалари, митохондриялар, кўп миқдорда нейрофиламентлар ва микронайчалар тутади, аммо Голжи комплекси элементлари бўлмайди. Нейронда мавжуд бўлган синапсларнинг кўпчилик қисми дендритнинг бўртиб чиққан замбуруғсимон дўмбоқчалари – дендрит “шипиклари” да жойлашган. “Шипик” лар кенгайган қисми –

бошчаси ва дендрит танаси билан боғланган анча ингичка оёқчасидан тузилган. Дўмбоқчалар узунлиги 1-3 мкм, диаметри – 1 мкмдан камроқ. Электрон микроскоп ёрдамида ўрганилганда уларда дўмбоқча юзасига перпендикуляр жойлашган ва ўзаро параллел йўналган цитомембраналар борлиги кўринади. Дўмбоқчалар муҳим аҳамиятга эга ва жуда кўп микдорда учрайди, масалан, бош мия ярим шарлари пўстлоғида уларнинг сони 10^{14} га етади. Дендрит дўмбоқчалари нейронга келаётган синаптик сигналларга ишлов бериладиган дастлабки қисм ҳисобланади. Сигналларга ишлов беришда қатнашадиган аппарат постсинаптик мембрананинг цитозолга қараган юзасига бириккан оксил комплексида жойлашган. Дендрит дўмбоқчалари адаптация, ўрганиш ва ҳотира асосида ётган пластик ўзгаришларда иштирок этади. Дўмбоқчалар динамик тузилмалар ҳисобланади, уларнинг морфологик мутаносиблиги (пластиклиги) катта ёшли одамларда синапсларнинг ривожланиши ва уларнинг функционал адаптациясида қатнашадиган цитоскелет оқсили актин билан боғлиқ.

Аксон

Аксон орқали импульс ҳужайра танасидан бошқа нейронга ёки ишчи аъзога узатилади. У тармоқланмайди ва бутун узунлиги бўйича бир хил йўғонликка эга, митохондриялар, микронайчалар ва нейрофиламентлар, ҳамда силлиқ эндоплазматик тўр элементлаини тутуди. Аксон ҳар бир нейронда фақат битта бўлиб, энг узун ўсимта ҳисобланади. Масалан, оёқ кафти мушакларини иннервация қилувчи орқа миянинг ҳаракатлантирувчи нейронлари аксонининг узунлиги 100 смга етиши мумкин. Аксон цилиндрсимон шаклдаги ўсимта бўлиб, унинг узунлиги ва диаметри нейроннинг турига қараб турлича бўлади. Барча аксонларнинг нейрон танасидан бошланиш жойи бироз кенгайган бўлиб, “аксон тепалиги” деб аталади. Аксоннинг плазматик мембранаси аксолема (юнончаахон — ўқ, *eilema* — парда), цитоплазмаси эса аксоплазма, деб юритилади.

Нейроннинг миелин парда билан ўралган аксон чиқаётган жойида аксон тепалиги билан миелинизация бошланган нуқтаси орасида махсус жой – бошланғич сегмент мавжуд. У нейронга келаётган кўзгатувчи ва тормозловчи импульсларнинг алгебраик жамланиши содир бўладиган жой бўлиб, унинг якуни сифатида ҳаракат потенциали ёки нерв импульсини тарқалиши ёки тарқалмаслиги тўғрисидаги қарор бўлади. Маълумки бошланғич сегментда бир неча хил ион каналлари жойлашган бўлиб, улар ҳаракат потенциални ҳосил қилувчи электрик потенциаллар ўзгаришларини кучайтириш учун жуда муҳим. Дендритлардан фарқли ўлароқ, аксонлар доимий диаметрга эга ва жуда кам шохланади. Баъзан аксон хужайра танасидан чиқиши билан тармоқ беради ва у нерв хужайрасининг тана қисмига қайтиб келади. Аксоннинг ҳамма тармоқлари коллатерал шохлар ҳисобланади. Аксоплазма митохондриялар, микронайчалар, нейрофиламенлар ва оз миқдорда силлиқ эндоплазматик тўр цистерналарини тутди. Эркин рибосомалар жуда кам, полирибосомалар ва донадор эндоплазматик тўр элементлари ва Голжи комплекси умуман бўлмади, бу эса аксоннинг ҳаёт фаолиятини таъминлаш перикарионга боғлиқ эканлигидан далолат беради. Шу сабабли, аксон кесилганда унинг периферик қисми дегенерацияга учрайди ва ўлади.

Аксон бўйлаб майда ва йирик молекулаларнинг икки томонлама фаол транспорт қилиниши амалга ошади. Аксон транспорти (аксоплазматик транспорт) – моддаларни нейрон танасидан ўсимталарга ва ўсимталардан танасига кўчирилишидир. У микронайчалар (нейротубулалар) орқали амалга оширилади, транспорт қилишда эса кинезин ва диненин оқсиллари иштирок этади. Моддаларни хужайра танасидан ўсимталарига транспорт қилиниши тўғридан-тўғри ёки антегоград, ўсимталардан танага транспорт қилиниши эса ретроград транспорт, деб аталади. Аксон транспорти жараёнида икки хил: тез (суткасига 400-2000 мм) ва секин (суткасига 1- 3 мм) транспорт тафовут қилинади. Иккала транспорт системаси аксонларда ҳам, дендритларда ҳам мавжуд. Антероград (тўғридан-тўғри) тез аксон транспорти мембраноз

тузилмалар, жумладан мембрана компонентларини, митохондрияларни, нейромедиаторларни ҳосил қиладиган пептидларни тутувчи пуфакчаларни ва бошқа оксилларни ўтказди. Ретроград тез система эса лисомалардаги деградация материалларини, тақсимлаш ва рециркуляция, эҳтимол нервларни ўсиш факторларини ўтказди. Нейротубула (микронайча) лар тез, яъни тубулаларга боғлиқ деб аталувчи транспорт учун масъул ҳисобланади. Агар тубулалар бузилса тез транспорт тўхтайди. Ҳар бир тубулада бир нечта йўл бўлиб, улар орқали ҳар хил заррачалар ҳаракат қилади. АТФ ва Ca^{2+} бу ҳаракатни таъминлайди. Битта микронайчада пуфакчалар бир йўналишда ҳаракат қилаётган бошқа пуфакчаларни қувиб ўтиши мумкин. Иккита пуфакча бир вақтнинг ўзида битта найчанинг ҳар хил йўллари бўйлаб қарама-қарши йўналишда ҳаракатланиши мумкин. Секин транспорт етук нейронлар аксоплазмасини янгилаш ва яхлитлини сақлаш, ҳамда ривожланиш ва регенерация вақтида аксоплазма томонидан аксон ва дендритлар ўсишини таъминлаш учун оксиллар ва бошқа моддаларни транспорт қилувчи антероград системадир. Нейрон танасида синтезланган макромолекулалар ва органеллалар аксон бўйлаб унинг терминалларига тўхтовсиз транспорт қилинади. Ушбу кўчиришнинг механизми бўлиб антероград оқим (транспорт) ҳисобланади. Антероград (тўғридан-тўғри) оқим учта ҳар-хил тезликда амалга ошади. Секин оқим (суткасига бир неча миллиметр тезликда) оксиллар ва актин филаментларини ташийти. Ўртача тезликдаги оқим митохондрияларни, тез оқим (унинг тезлиги 100 марта ортик) импульсни ўтказиш чоғида аксон терминали учун зарур бўлган моддаларни тутувчи пуфакчаларни ўтказди.

Антероград оқим билан бир қаторда ретроград оқим (транспорт) мавжуд бўлиб, у қарама-қарши йўналишда (перикарионга) модда алмашинувининг охириги маҳсулотлари, баъзи материалларни, шу жумладан эндоцитоз ёрдамида тутиб қолинган моддаларни (вирус ва токсинларни ҳам) ташиб ўтказди. Ушбу жарайдан нейрон проекциясини ўрганишда

фойдаланилади. Бунинг учун пероксидаза ёки бошқа маркерни аксон терминали жойлашган соҳага инъекция қилинади ва маълум муддат ўтгач унинг тарқалишини кузатилади. Аксон транспорти билан боғлиқ бўлган мотор (ҳаракат) оқсиллари, жумладан, микронайчаларда жойлашган ва АТФ-аза активлигига эга бўлган динеин ҳамда микронайчалар фаоллаштирадиган (активлаштирадиган) АТФ-аза – кинезин пуфакчаларга бирикади ва аксондаги антероград транспортни таъминлайди. Аксон транспортини нейронлар бир-бутунлигининг ифодасидир. Аксон транспорти туфайли хужайра танаси билан ўсимталари ўртасида доимий алоқа таъминланади. Унинг ёрдамида нейрон танаси чет қисмларидаги метаболик эҳтиёжлар ва шароитлар тўғрисида маълумот олади. Нервларни ўсиш фактори каби экстрацеллюляр моддаларни ютиш ва сўнгра уларни ретроград транспорти орқали хужайра танаси атроф-муҳитни баҳолаши мумкин. Аммо ретроград транспортни салбий хусусиятларга ҳам эга. У орқали қутуриш вируси каби нейротроп вируслар марказий нерв системасига олиб келинади. Нейротубулалар нуқсонлари одамда баъзи неврологик бузилишларга сабаби бўлиши мумкин.

Мембрана потенциаллари

Нерв хужайралари мембранасида ионларни цитоплазмага ва ундан ташқарига ташувчи насос ва каналлар сифатида фаолият кўрсатувчи молекулалар жойлашган. Тинч турганда нейрон плазмолеммасидаги «натрий-калий насоси» баъзи ионларни актив транспорт воситасида уларнинг концентрациясига қарши йўналишда ўтказиш хусусиятига эга. Жумладан, АТФни парчаланишидан ҳосил бўлган энергия ҳисобига ушбу насос Na^+ ионларини цитоплазмадан ташқарига, K^+ ни эса аксинча, ташқаридан цитоплазмага ўтказди. Натижада, цитоплазмадаги натрий ионлари миқдори хужайрадан ташқаридаги суюқликдаги натрий концентрациясининг ундан бир улушига тўғри келса, калий ионлари

миқдори эса ташқаридагидан бир кўп барабар ортиқ бўлиб қолади. Лекин нейронларнинг плазматик мембранаси K^+ га нисбатан ўтказувчан бўлганлиги сабабли, калий ионлари тезда ташқарига қайтиб чиқади. Бу эса мембрананинг ташқи томонида мусбат ионлар концентрациясини ошишига олиб келади. Плазмолемма ички юзасининг манфий зарядланишига цитоплазмада манфий зарядланган органик бирикмаларнинг кўп бўлиши ҳам сабаб бўлади. Ўлчамлари йирик бўлганлиги туфайли улар мембрана орқали ташқарига чиқа олмайдилар. Хужайралараро суюқликда эса бундай йирик молекулалар кам. Бунинг натижасида нейрон мембранасининг ички юзаси манфий ва ташқи юзаси мусбат зарядлаиб қолади ва улар зарядларининг ўртасида потенциаллар фарқи юзага келади. Ушбу потенциаллар фарқи тинчлик потенциали, деб аталади ва у -70 мВга тенг бўлади. Нерв импульси бирор таъсир натижасида ва шу таъсирга жавобан вужудга келади. Таъсирлар механик, электрик, кимёвий, физик ёки ҳарорат табиатли бўлиши мумкин. Таъсир кўрсатилган жойнинг неврилеммаси ёки аксолеммаси (таъсир нерв толасига кўрсатилган бўлса) даги ион каналлари очилиб, мембрана натрий ионлари учун ўтказувчан бўлиб қолади. Мембрана ташқарисида 8-10 марта кўп бўлган Na^+ ионлари тезда хужайранинг ичкарасига кира бошлайди. Натрий ионларининг бирданига ичкарига кириши ҳисобига мембрананинг ички юзасида мусбат ионларининг кўпайиши ва ташқарида эса камайишига, натижада, тинчлик потенциални йўқолишига, яъни -70 мВдан $+30$ мВгача ўзгаришига олиб келади ва деполяризация рўй беради, ҳаракат потенциали ёки нерв импульси вужудга келади. Натрий ионларининг ичкарига кириши баъзан шунча кўп бўладики, плазмолемма ёки аксолемманинг ички юзаси ташқарисига нисбатан бир оз муддатга мусбат зарядланиб ҳам қолади. Лекин натрий ионлари ичкарига концентрация градиенти бўйича кирганлиги туфайли, плазматик

мембрананинг ички ва ташқи юзаларида уларнинг миқдори тенглашади, натрий каналлари ёпилиб, натрий ионларининг мембрана ичига кириши тезда тўхтайтиди. Натрий ионларининг ичкарига кириши тўхташи биланок янги жараён, яъни калий каналларининг очилиши ва мембрананинг калий ионларига нисбатан ўтказувчанлигини кескин ошиши бошланади. Бир неча миллисекунд ичида калий ионлари хужайра ичидан чиқади, натижада цитоплазмада мусбат ионларининг миқдори камаяди, мембрананинг ташқарисида эса, аксинча кўпаяди. Бу эса яна тинчлик потенциални -70 мВга тикланишига, ҳаракат потенциални тугашига олиб келади. Мембрананинг қайта қутбланиши – реполяризация рўй беради. Қайд қилинган жараёнлар қисқа (5 миллисекунгга яқин) муддатда, шу билан бирга мембрананинг жуда ҳам кичик юзасида содир бўлади. Энг муҳими шундан иборатки, нейрон мембранасининг бирор жойида рўй берган депполяризация тўлқинсимон йўналиб, албатта аксон охиригача етиб боради. Чунки ҳосил бўлган ҳаракат потенциали мембрана бўйлаб тарқалади, яъни электрик ўзгаришлар қўшни натрий каналларини, кейинчалик калий каналларини очади, бир жойда содир бўлган депполяризация навбатма-навбат плазматик мембрананинг қўшни қисмларига ўтади. Лекин мембрананинг реполяризация бўлган қисми маълум муддатга таъсирларни сезмайдиган бўлиб қолади. Шу сабабли депполяризация тўлқини орқага қайтмайди ва фақат бир томонга, яъни дендритдан нейрон танасига, ундан эса секин-аста аксон охирига қараб йўналади. Ҳаракат потенциали нерв охирига етгач, у тўпланган нейромедиаторни ажралишига олиб келади, бу, ўз навбатида, бошқа нейронни ёки бошқа мушак ёки без хужайрасини қўзғатади. Демак, нерв импульсини ўтказилиши нейрон плазматик мембранаси бўйлаб навбатма-навбат кетадиган кимёвий депполяризация ва реполяризация тўлқинидан иборат.

Нейросекретор хужайралар

Биологик фаол моддалар, жумладан медиаторлар (ацетилхолин, норадреналин, серотонин ва бошқалар)ни синтезлаш ва секреция қилиш қобилияти барча нейронлар хосдир. Лекин бош миянинг айрим жойларида, жумладан гипоталамус соҳасида фақат секреция қилишга ихтисослашган секретор нейронлар (*neuronum secretorium*), яъни нейросекретор хужайралар мавжуд. Нейросекретор хужайралар қатор махсус морфологик белгилари билан оддий нейронлардан фарқ қилади: улар йирик нейронлар бўлиб, цитоплазмасида донатор эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси жуда яхши ривожланган; хроматофил субстанция перикарионнинг ҳамма соҳаларида ва, ҳатто, аксон тепалигида ҳам жойлашади, шу сабабли уларда аксонни дендритлардан ажратиш мушкул; перикарионда ва аксоплазмада оқсил, баъзи холларда липид ёки полисахаридлар тутувчи турли катталиқдаги нейросекрет доначалари (*substantia neurosecretoria*) жойлашган; аксон бутун узунлиги бўйлаб бир хил йўғонликка эга бўлмай, айрим жойларида кенгаймалар ҳосил қилади ва бу ерлар секрет доначалар тўпланадиган жой ҳисобланади; аксон қон капиллярлари яқинида ўзига хос кенгайма (Херринг таначаси) – аксо-вазал синапс ҳосил қилиб тугайди, бу ерда нейросекрет доначалари тўпланади ва қонга ажралади. Аксарият нейросекретор хужайраларнинг ядроси нотўғри шаклга эга, бу эса уларнинг юқори функционал фаоллигидан далолат беради. Нейросекретор хужайралар ишлаган маҳсулотлар (вазопрессин, окситоцин, рилизинг гормонлари ва бошқалар) нейрогормонлар, деб аталади ва улар бошқарувнинг нерв ва гуморал тизимлари ўртасидаги алоқаларни таъминлайди.

Нейроглия

Нейронлар қатъий муайян муҳитда яшаб фаолият кўрсатувчи юқори

даражада ихтисослашган хужайралардир. Шундай муҳитни уларга нейроглия яратиб беради ҳамда таянч, трофик, чегараловчи, электр изоляция қилувчи ва ҳимоя вазифалари каби қатор ёрдамчи вазифаларни бажаради. Бундан ташқари, баъзи глиал хужайралар секретор вазифани ҳам бажариб, орқа мия канали ва бош мия қоринчаларини тўлдириб турган орқа мия суюқлигини (ликвор) ҳосил қилади. Шу билан бирга, нейроглия хужайралари, жумладан Шванн хужайралари, периферик нервлар ва нерв охиралирининг тузилишида иштирок этиб, нерв импульсларини ҳосил бўлишида ва ўтказишда, нерв толаларининг дегенерацияси ва регенерациясида ҳам қатнашади. Нейроглия термини биринчи марта немис патолог Рудольф Вирхов томонидан киритилган бўлиб, у юнонча *glia* – елим маъносини англатади. Нейроглия турли катталиқ ва шаклдаги хужайралардан ташкил топган, улар ҳам кўп сонли ўсимталар тутади, лекин нейронлардан фарқли ўлароқ уларнинг барча ўсимталари бир хил: аксон ва дендрит фарқланмайди. Нейроглия марказий ва периферик нерв системасининг глиаларига бўлинади. Марказий нерв системасининг нейроглияси таркибида: а) макроглия ва б) микроглия; периферик нерв системаси нейроглиясида (уларни кўпинча олигодендроцитларнинг бир тури, деб ҳисобланади) эса: а) мантия глиоцитлари (йўлдош хужайралар, сателлит хужайралар, тугунлар глиоцитлари) ва б) нейролеммоцитлар (Шванн хужайралари) тафовут қилинади.

Макроглия

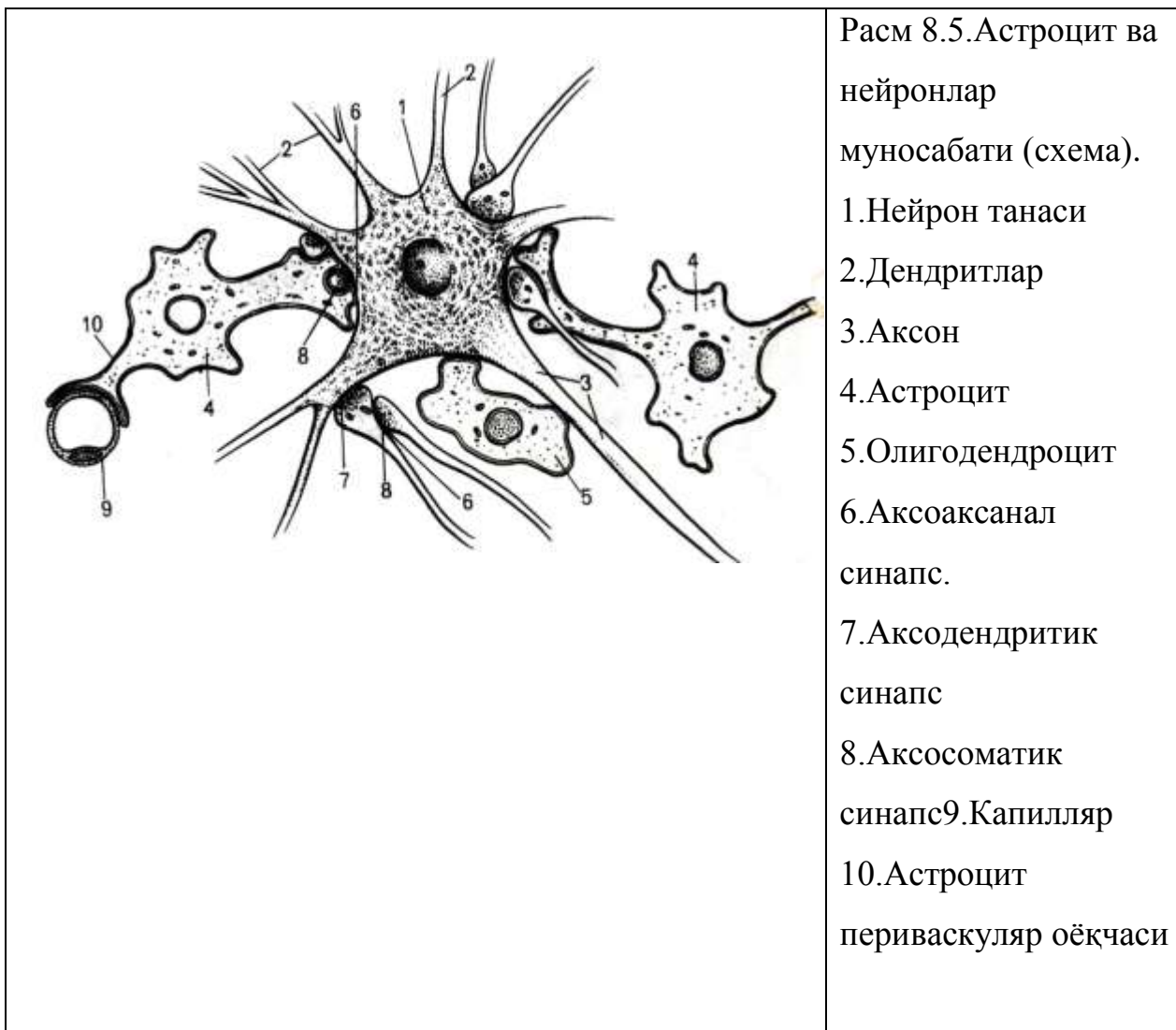
Макроглия нерв найининг глиобластлари (спонгиобластлар) дан тараққий этади. Макроглияга эпендимоглия, астроцитарглия ва олигодендроглиялар киради.

Эпендимоглия ёки эпендимоцитлар (*ependymocytes*) бош мия қоринчаларини ва орқа мия каналини қоплаб туради ҳамда эпителийга ўхшаш яхлит қатламни ҳосил қилади. Эпендима кўнчилик жойда бир қаватли бўлиб, призматик (цилиндрсимон) шаклдаги хужайралардан ташкил

топган(расм 8.6). Бошқа жойларда эса (бош миянинг III и IV қоринчалари ҳамда уларни боғлаб турувчи водопроводда) у кўп қаватли бўлиши мумкин. Эпендима остида миянинг оқ моддаси жойлашган. Қўшни эпендима хужайралари орасида тирқишсимон бирикишлар ва бирикиш белбоғчалари мавжуд бўлиб, зич бирикишлар йўқ, шу сабабли орқа мия суюқлиги хужайралар орасидан нерв тўқимасига ўтиши мумкин. Кўпчилик эпендимоцитларнинг апикал юзасида харакатланувчи киприкчалар бўлиб, цереброспинал суюқликни оқимини ҳосил қилади. Кўпчилик эпендимоцитларнинг базал қисми текис, лекин айрим хужайралар базал қисмидан нерв тўқимасига чуқур кириб борувчи битта узун ўсимта тутади, киприкчалар деярли бўлмади. Бундай хужайралар таницитлар, деб номланади. Улар айниқса III қоринчанинг тубида кўп бўлади. Ушбу хужайралар цереброспинал суюқликнинг таркиби тўғрисидаги маълумотларни гипофизнинг дарвоза венаси тизимининг бирламчи капиллярлар тўрига етказиб туради, деб ҳисобланади. Бош мия қоринчалари томирлар тўрининг эпендимаси орқа мия суюқлигини ҳосил қилади. Эпендимоцитларнинг цитоплазмаси кўп сонли митохондриялар, ядро устида жойлашган Голжи комплекси ва кучсиз ривожланган донатор эндоплазматик тўр тутади.

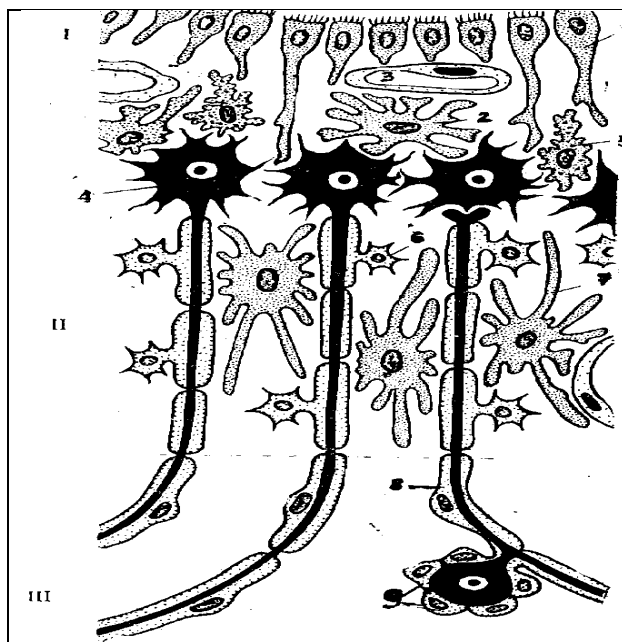
Астроцитар глия ёки астроцитлар (*astrocyti*, юнонча *astron* — юлдуз, *cytos* — хужайра) органеллалари кам бўлган, ўсимтали хужайралардир. Улар асосан таянч ва чегараловчи вазифаларни бажаради. Ўсимталарининг тузилишига кўра марказий нерв системасининг кулранг моддасида жойлашган протоплазматик астроцитлар (*astrocyti protoplasmatici*) ва оқ моддасида жойлашган толали астроцитлар (*astrocyti fibrosi*) тафовут қилинади. Протоплазматик астроцитлар кўп сонли кучли тармоқланган калта ва йўғон ўсимталар ҳамда оқиш думалоқ ядро тутади. Толали астроцитлар кучсиз тармоқланган 20-40 та узун ва ингичка ўсимталарга эга, уларда диаметри 10 нм бўлган оралиқ филаментлардан тузилган кўп сонли

фибриллалар мавжуд. Филаментларда глиал фибрилляр нордон оксил аниқланади. Астроцитларнинг ўсимталари капиллярлар базал мембраналари, нейронлар танаси ва дендритлари томон йўналади, синапсларни ўраб, уларни бир-биридан ажратиб туради (расм8.5). Бундан ташқари миянинг юмшоқ пардаси томон йўналиб, субарахноидал бўшлиқ билан чегарадош бўлган, мия моддасини юмшоқ мия пардасидан ажратиб турувчи пиоглиал парда (базал мембрана) ни ҳосил қилади. Қон капиллярлари яқинида уларнинг ўсимталари охириги кенгаймалар – астроцитар оёқчалар ҳосил қилиб тугайди ҳамда капиллярлар юзасини ҳамма томондан тўлиқ қоплаб, капилляр бўшлиғи билан миянинг нерв тўқимаси ўртасидаги ўзига хос тўсик – “гематоэнцефалик барьер”ни ҳосил қилишда қатнашади. Астроцитлар нейронларга муайян моддаларни транспорт қилиш системасини тутуди, моддаларни тўплайди ва капиллярлардан нейронларга узатади, қон билан нейронлар ўртасида модда алмашинувини таъминлайди. Бундан ташқари астроцитлар нейронларнинг рецептор юзасини изоляция қилишда, тўқима суюқлигининг кимёвий таркибини доимийлигини бошқаришда, пролиферация ва ўлган нейронлар ўрнини тўлдириш жараёнларида қатнашади. Миянинг ривожланиши даврида ва нерв тўқимасининг регенерациясида астроцитлар аксонлар ўсишини таъминловчи бир қатор моддалар: нервларнинг ўсиш фактори (NGF), нейронлар ўсимталарининг узайишини тезлаштирувчи ламинин ва фибронектин каби моддаларни ажратади.



Олигодендроцитлар (oligodendrocyti) унча катта бўлмаган, кам (oligos – кам) сонли ва калта ўсимталар тутувчи хужайралар бўлиб, уларнинг ядроси астроцитларга қараганда анча кичик ва интенсив бўялади. Олигодендроцитлар кулранг моддада ҳам, оқ моддада ҳам учрайди(расм8.6). Кулранг моддада улар нейронлар таналари яқинида жойлашади. Оқ моддада уларнинг ўсимталари миелинли нерв толаларининг миелин пардасини ҳосил қилади, шу билан бирга, периферик нерв системасининг нейролеммоцитларидан фарқли ўлароқ, битта олигодендролиоцит бир нечта аксонни миелин пардасини ҳосил қилишда қатнашиши мумкин. Битта ўсимта битта интернодал сегментни миелин пардасини шакллантиради. Олигодендроглиоцитлар цитоплазмаси электрон зич бўлиб, кўп сонли

митохондриялар, ривожланган Голжи комплекси, донатор эндоплазматик тўр цистерналари, жуда кўп микронайчалар тутати. Илгарилари фақат бир хил олигодендроглиоцитлар бор, деб ҳисобланилар эди. Ҳозирда уларнинг уч тури аниқланган: йирик оқиш хужайралар, майда қорамтир ҳамда оралик катталиқ ва зичликдаги хужайралар. Ушбу хужайралар турлари муайян умумий гистологик тузилишга, масалан, кўп сонли рибосома ва микронайчалар, хужайра танасидан чиқувчи ингичка тармоқланмаган ўсимталарга эга. Оқиш хужайралар ёшлик даврида кўпроқ бўлади, катта ёшлиларда эса фақат қорамтир хужайралар учрайди. Оқиш хужайралар ёш хужайралар ҳисобланиб, нисбатан йирик бўлади. Кейинчалик уларнинг ҳажмлари кичиклашади ва оралик хужайраларга, сўнгра қорамтир хужайраларга айланади(расм 8.6).



Расм 8.6. Глиоцитларнинг асосий турлари ва уларнинг нерв тизимидаги тўпламлари (схема).

I. Кулранг модда
 II. Оқ модда
 III. Нерв тизимининг периферик бўлими.

1-эпендимоцитлар,
 2- қисқа ўсимтали астроцитлар,
 3- қон томир,
 4- нейронларнинг танаси,
 5- микроглия
 6-нерв толаларининг

	леммоцитлари 7- МНТ оқ моддасининг толасимон астроцитлари 8- периферик нерв тизими нерв толаларининг леммоцитлари 9- нерв тугунларининг сателлитлари.
--	---

Микроглия

Микроглия қоннинг ўзак хужайрасидан тараққий этувчи, моноклеар фагоцитлар тизимига мансуб бўлган фагоцитоз қилувчи хужайра ҳисобланади. Бошқача қилиб айтганда, улар нерв тўқимасининг моноцитлардан ҳосил бўлган макрофаглари дир. Уларнинг вазифаси – инфекция ва жароҳатланишдан ҳимоя қилиш, нерв тўқимасини парчаланиш маҳсулотларидан тозалашдир. Микроглия нотўғри чўзинчоқ шаклдаги, унча катта бўлмаган хужайралардир. Уларнинг калта ўсимталари ўз юзаларида иккиламчи ва учламчи тармоқларга эга бўлиб, хужайрага “тиканакли” кўриниш беради. Думалоқ ядро тутувчи глияннинг бошқа турлари хужайраларидан фарқли равишда, микроглияннинг ядроси чўзинчоқ бўлиб, зич хроматин тутади. Микроглияннинг учта тури: амёбасимон, тинч ёки шохланган ва реактив микроглиоцитлар фарқланади.

Амёбасимон микроглия илк постнатал даврга қадар ривожланаётган мияда учрайди. Микроглиоцитлар амёбасимон ҳаракат қилиш ва фагоцитоз қилиш қобилиятига эга бўлиб, масалан, емирилаётган хужайраларни фагоцитоз қилади. Вақт ўтиши билан улар микроглияннинг кейинги турига айланади. Тинч ёки шохланган микроглия тўлиқ шаклланган мияда

учрайди. Хужайралар шохланган ўсимталар тутади, фагоцитар фаоллиги паст. Реактив микроглия миянинг шикастланганидан сўнг тинч микроглиядан ҳосил бўлади ва юқори фагоцитар активликка эга бўлади. Юқорида қайд қилинган тузилиш тўлиқ шаклланган марказий нерв системасининг шохланган (тинч) микроглиоцитлари учун хосдир. Унинг функционал фаоллиги жуда паст. Шохланган микроглия марказий нерв системасининг кулранг моддасида ҳам, оқ моддасида ҳам учрайди. Сут эмизувчиларнинг ривожланаётган миясида микроглиянинг вақтинчалик шакли – амёбасимон микроглия учрайди. Амёбасимон микроглия хужайралари псевдоподиялар (ёлғон оёқчалар) ва плазмолемманинг бурмаларини ҳосил қилади, цитоплазмасида кўп сонли фаголизосомалар ва пластинкасимон таначалар бўлади. Амёбасимон хужайралар лизосомал ферментларнинг фаоллигини юқорилиги билан ажралиб туради. Фаол фагоцитоз қилувчи амёбасимон микроглия илк постнатал даврда жуда ҳам керак бўлади, чунки бу даврда гемато-энцефалик барьер тўлиқ шаклланмаган бўлиб, турли моддалар қондан марказий нерв системасига осон тушади. Бундан ташқари, улар нерв системасининг такомилланиши жараёнида нерв тўқимасини ортиқча нейронлар ва уларни ўсимталарининг режалаштирилган ўлими (апоптоз) натижасида ҳосил бўлган хужайра парчаларидан тозалайди, деб ҳисоблайдилар. Кўп сонли (кенг тарқалган) склерозда миелин парда номаълум сабабларга кўра бузилади ва оғир неврологик асоратларга олиб келади. Ушбу касалликда микроглия билвосита-рецептор фагоцитоз ва лизосомал фаоллик ёрдамида миелинни парчаланиш маҳсулотларини фагоцитоз қилади ва емиради. Бундан ташқари, ОИТС даги деменция комплекси марказий нерв системасининг I тип одам иммунтанқислиги вируси (ВИЧ-1) чақирган инфекцияси билан боғлиқ. Кўп сонли тажрибалар (ВИЧ-1) вируси микроглия хужайраларини зарарлашини кўрсатди. Интерлейкин – I ва ўсмалар некрози фактори (ФНОР) каби катор цитокинлар микроглияда ВИЧ репликациясини кучайтиради ва

уларни фаоллаштиради. Амёбасимон микроглия хужайралари етилиб, шохланган микроглияга айланади, деб ҳисоблайдилар.

Реактив микроглия миянинг хоҳлаган юзасида шикастлангандан сўнг пайдо бўлади. У тинч микроглия каби шохланган ўсимталарга эга эмас, амёбасимон микроглия каби псевдоподийлар ва филоподийлар тутмайди. Реактив микроглия хужайралари цитоплазмасида зич таначалар, липид киритмалари ва лизосомалар бўлади. Уларда макрофагларнинг колониястимулловчи фактори (M-CSF), гранулоцитлар ва макрофагларнинг колониястимулловчи фактори (GM-CSF) ва микроглия хужайралари учун митогенлар – ИЛ-3 пайдо бўлади. Реактив микроглия марказий нерв системасининг жароҳатларида тинч микроглиядан унинг фаоллашуви натижасида шаклланиши тўғрисида маълумотлар мавжуд. Микроглиоцитлар фаоллашганда ядро ва цитоплазма катталашади, бош гистомослик комплексининг (БГК) II синфи молекулалари экспрессияси кузатилади ва хужайраларда фагоцитар активлик пайдо бўлади. Бундай ўзгаришлар Алцхэймер касаллиги, кенг тарқалган склероз, иммун энцефалит ва бошқа касалликларда кузатилади.

Периферик нерв системасининг глияси (периферик нейроглия) марказий нерв системасининг макроглиядан фарқли ўлароқ нерв қирраларидан тараққий этади. Периферик нейроглияга нейролеммоцитлар (Шванн хужайралари) ва нерв тугунлари глиоцитлари (мантия глиоцитлари, йўлдош ёки сателлит хужайралар) киради.

Нейролеммоцитлар (neurolemmocyti) периферик нерв системасининг нерв толаларида нерв хужайралари ўсимталарининг глиал пардасини ҳосил қилади. Тугунлар глиоцитлари (gliocyti ganglii) ёки сателлит хужайралар эса нерв тугунларида нейронлар танасини ҳамма томондан ўраб, нейронларни атроф тўқимадан изоляция қилади ва уларнинг модда алмашинувида қатнашади.

Нерв тўқимасининг деярли барча хужайраларидан ўсмалар пайдо бўлиши мумкин. Нейроглия хужайраларидан глиомалар, етилмаган нерв хужайраларидан медуллобластомалар, шванн хужайраларидан эса шванномалар ривожланиши мумкин. Катта ёшли одамда нейронлар бўлинмайди, шу сабабли улар ўсмалар ҳосил қилмайди.

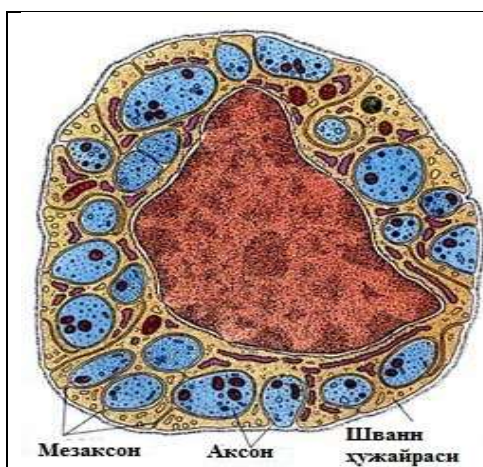
Нерв толалари

Нерв хужайраларининг глиал парда (леммоцитлар ёки Шванн хужайралари) билан ўралган аксон ва дендритлари нерв толалари (neurofibr), деб номланади. Глиал парда ичидаги нейрон ўсимтаси (аксон ёки дендрит) ўқ цилиндр ёки аксон, деб аталади, чунки кўпинча нерв толалари (сезувчи нервлардан ташқари) таркибида айнан аксон бўлади. Марказий нерв системасида нейронлар ўсимталарининг глиал пардасини олигодендроцитлар, периферик нерв системасида эса нейролеммоцитлар ҳосил қилади. Леммоцитлар ўқ цилиндр атрофида миелин ҳосил қилиши ёки қилмаслигига қараб, миелинсиз (мағизсиз) ва миелинли (мағизли) нерв толалари тафовут қилинади.

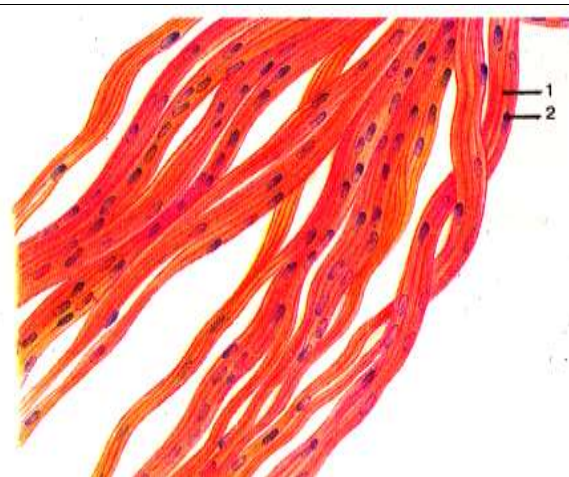
Миелинсиз нерв толалари

Миелинсиз (neurofibr amyelinata) ёки мағизсиз нерв толалари асосан вегетатив нерв системасида учрайди, улар кўпинча ушбу системанинг эффектор нейронлари аксонларини тутаяди. Бундай толалар марказий нерв системасида жуда кам учрайди. Электрон микроскоп ёрдамида миелинсиз нерв толасини текширганда ўқ цилиндрнинг нейролеммоцит цитоплазмасига ботиб кириб, унинг деворида чуқурча ҳосил қилганлиги кўринади. Чуқурча деворини ташкил қилган икки томондаги леммоцитнинг мембраналари эгилади, ўқ цилиндрни зич ўраб ўзаро қўшилади ва икки қават мембранадан иборат бўлган тузилма – мезаксонни ҳосил қилади, унда ўқ цилиндр худди

осилиб тургандек бўлади (расм 8.7). Ички аъзолардаги баъзи нерв толаларида, одатда битта леммоцит цитоплазмасига бир вақтнинг ўзида бир эмас, турли нейронларга тегишли бўлган бир нечта (3-5 тадан 10-20 тагача) ўқ цилиндр ботиб кириши мумкин. Улар бир толадан чиқиб, иккинчи қўшни толага ўтиши мумкин. Бир неча ўқ цилиндр тутувчи миелинсиз нерв толалари “кабел типигаги” нерв толалари, деб аталади. Миелинсиз нерв толасидаги ўқ цилиндр атрофида Шванн хужайраси цитоплазмасининг юпқа қатлами ва бир-бирдан муайян масофада овал шаклидаги ядролари жойлашади. Миелинсиз нерв толасининг пардасида нейролеммоцитлар бир-бири билан қулфсимон бирикиш ҳосил қилиб, зич ёпишиб ётади ва толанинг яхлит пардасини ҳосил қилади. Нейролеммоцитлар пардалари жуда юпқа бўлади, шу сабабли ёруғлик микроскопида мезаксон ҳам, хужайралар чегараси ҳам кўринмайди, бундай шароитда мағизсиз нерв толасининг пардаси цитоплазманинг ўқ цилиндрни ўраган тасмаси сифатида кўринади.



Расм 8.7. Миелинсиз нерв толасининг (кабел типигаги) кўндаланг кесими (схема).



Расм 8.8. Миелинсиз нерв толаларининг бўйлама кесими.
1 – ўқли цилиндрлар, 2 – леммоцит ядроси

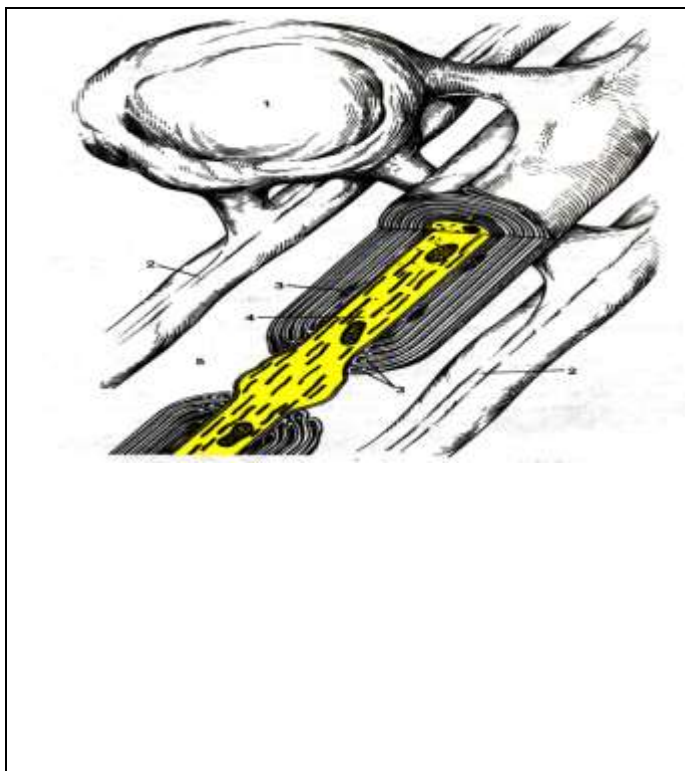
Миелинли нерв толалари

Миелинли (*neurofibra myelinata*) ёки мағизли нерв толалари ҳам марказий, ҳам периферик нерв системасида учрайди(расм8.8). Улар миелинсиз нерв толаларига қараганда анча йўғон бўлиб, диаметри 20 мкмгача етади. Миелинли нерв толаси ҳам ўқ цилиндрдан ва уни ўраб турган нейролеммоцитдан тузилган, лекин унинг ўқ цилиндри йўғонроқ, пардаси эса мураккаброқ тузилган. Шаклланган миелинли нерв толасининг пардасида одатда иккита: ички, қалинроқ миелин қават (*stratum myelini*) ва ташқи, нейролеммоцитнинг цитоплазмаси, ядроси ва нейролемма (*neurolemma*) дан ташкил топган юпқа қаватлар фарқланади.

Миелинли нерв толасининг ҳосил бўлишида дастлаб ўқ цилиндр леммоцит (Шванн хужайраси) га ботиб кириб чуқурча ҳосил қилади. Чуқурчанинг икки четдаги леммоцит мембранаси бир-бири билан бирикиб, миелинсиз нерв толасидагидек мезаксонни ҳосил қилади. Сўнгра мезаксон узунлашади ва ўқ цилиндр атрофида концентрик равишда бир неча марта зич ўралиб, қатма-қат зич зона – миелин пардасини ҳосил қилади. Ўралиш даврида Шванн хужайрасининг цитоплазмаси ва ядроси ташқарига сиқиб чиқарилади. Электрон микрофотографияларда миелинли толада бош зич ва интрапериодал чизиқлар кўринади. Биринчиси нейролеммоцит плазмолеммасининг цитоплазматик юзаларини қўшилишидан ҳосил бўлса, иккинчиси эса нейролеммоцит плазмолеммасининг қўшни экстрацеллюляр қаватларини бирикишидан ҳосил бўлади. Шунини таъкидлаб ўтиш лозимки, миелин пардасининг шаклланиши Шванн хужайрасининг ўсиши ва ўқ цилиндрнинг узайиши билан бир вақтда рўй беради. Шунинг учун мезаксоннинг ҳар бир ўрами олдинги ўрамидан кенгроқ бўлади ва, шу сабабли, барча ўрамларнинг чети албатта ўқ цилиндрга тегиб туради. Бундан кўришиб турибдики, миелин парда баъзи муаллифлар таъкидлаганидек, Шванн хужайраси ишлаб чиқарган қандайдир маҳсулот эмас, балки ушбу хужайранинг ўқ цилиндр атрофида бир-бирига зич ёпишиб ётган бир неча

кават плазмолеммасидан иборат. Плазмолемма липид ва оксиллардан иборат бўлганлиги учун миелин парда осмий тузлари билан қора ёки тўқ жигар рангга бўялади, шу боис “мағизли нерв толаси” деган ибора миелинли нерв толасига нисбатан ишлатилади. Электрон микроскопда кўрилганда миелин парда мезаксоннинг ўқ цилиндр атрофида концентрик равишда такрорланишидан иборат эканлиги маълум бўлди. Агар миелинли нерв толасини кўндаланг кесмасида эмас, бўйлама кесимини ўрганилса, унда миелин парда толанинг бутун узунлиги бўйича яхлит бўлмай, мунтазам муайян масофада узилиб-узилиб қолганлиги кўринади. Толанинг бундай миелинсиз жойларини Ранвье бўғинлари ёки тугунлари, деб аталади. Бўғин соҳасида миелин пардасининг бўлмаслигини сабаби, толанинг шу қисмида бир леммоцит тугайди ва иккинчиси бошланади, яъни Ранвье бўғини иккита кўшни леммоцитлар чегараси ҳисобланади ва бу ерда ўқ цилиндрни леммоцит мембранасининг юпқа бир қавати ўраб туради. Бўғин соҳасида аксолемма юқори электрон зичликка эга. Бу соҳада кўп сонли митохондрияларнинг мавжудлиги аксолемманинг юқори метаболитик активлигидан далолат беради. Ранвье бўғинлари аксолеммаси импульс фаоллигини таъминлаб туриш учун зарур бўлган кўплаб Na^+ - каналларини тутуди. Бундай каналлар аксоннинг миелин билан қопланган сегментларида деярли бўлмайди. Na^+ - каналларининг айнан Ранвье бўғинлари соҳасида жойлашганлиги импульсларни миелинли нерв толасида сакраб (салтатор) ўтишини таъминлайди. Нерв толалари айнан Ранвье бўғини соҳасида тармоқланиши мумкин. Нерв толасининг иккита ёнма-ён Ранвье бўғинлари ўртасидаги қисми 0,3 ммдан 1,5 ммгача бўлиб, тугунлараро сегмент деб аталади. Сегментнинг узунлиги ва миелин қаватининг қалинлиги ўқ цилиндрнинг йўғонлигига боғлиқ бўлади. Миелинли толанинг айрим жойларида миелин парда ҳосил бўлиш жараёнида мезаксон қаватлари бир-бирига зич ўралмайди ва уларнинг орасида цитоплазманинг юпқа қатлами қолади. Шу сабабли бундай жойлар яхши

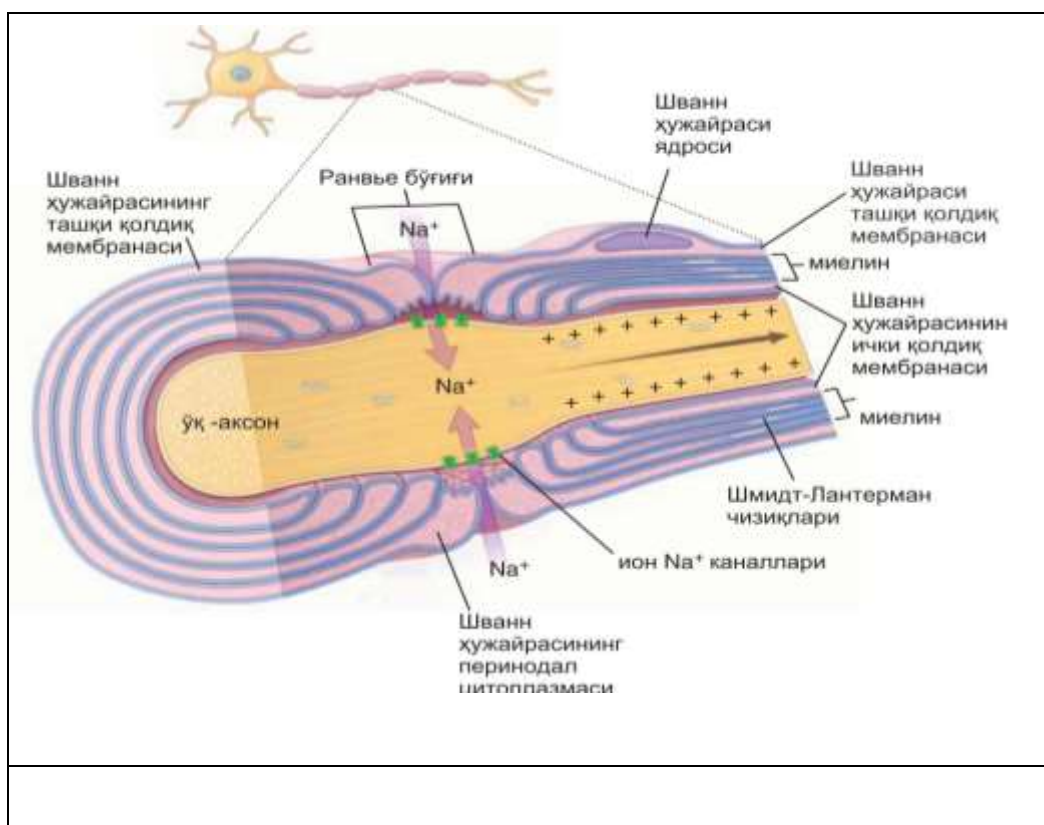
бўялмайди ва ёруғлик микроскопида кўринган Шмидт-Лантерман кертикларига мос келади. Демак, Шмидт-Лантерман кертиклари махсус гистологик тузилма бўлмай, балки миелин парданинг бўш ўралган ва, шу сабабли, яхши бўялмаган соҳаларидан иборатдир. Леммоцитни ташқаридан базал мембрана ўраб туради. Демак, миелинли нерв толасинингасосий хусусияти шундан иборатки, ўқ цилиндр атрофида леммоцит цитоплазмасидан ташқари ушбу хужайра плазмолеммасининг жуда кўп кавати бир-бирига зич ёпишиб ётади. Шу билан бирга ушбу плазмолемманинг кимёвий таркиби ҳам ўзига хос. Чунончи, биомембраналар таркибида липидлар ва оксиллар миқдорининг нисбати 1 га яқин. Миелин пардалар бу қоидадан фарқ қилади: уларнинг таркибида липидлар анча кўп (=80 %) бўлади. Шунинг ҳисобига миелин парда жуда яхши эффектив электризолятор ҳисобланади. Марказий нерв системасининг миелинли толаларининг фарқи уларда битта олигодендроглиоцит ўзининг ўсимталари ёрдамида бир вақтнинг ўзида бир нечта кўшни толаларнинг миелин пардасини ҳосил қилишда қатнашади(расм 8.9).



Расм 8.9. Марказий нерв системасида олигодендроглиоцит ва миелинли парда ҳосил бўлиши (схема).
 1- олигодендроглиоцит
 2-нерв толаси
 3-олигодендроглиоцит цитоплазмаси
 4-аксон
 5-хужайралараро бўғин (Ранвье бўғини)

Биобарин, олигодендроглиоцитнинг ҳар бир ўсимтаси бошқа ўсимталардан мустақил равишда нерв толаларидан бирининг миелин пардасини ҳосил қилади, натижада бир нечта нерв толаси олигодендроглиоцитнинг умумий ядро тутувчи қисми орқали бир-бири билан боғланиб қолади. Демак, хужайранинг ядро тутувчи қисми битта нерв толаси нейролеммаси таркибида эмас, балки толалар ўртасида жойлашади. Марказий нерв системасининг миелинли нерв толасида Шмидт-Лантерман кертиклари бўлмайди, тола ташқаридан базал мембрана билан ўралмаган. Марказий нерв системасида миелин ишқорий миелин оксиди ва протеолипид оксид тутуди. Одам марказий нерв системасининг демиелинизация қилувчи (миелинни йўқолиши билан кечувчи) баъзи касалликлари ушбу оксилларининг бири ёки иккаласининг етишмаслиги ёки йўқлиги билан боғлиқ. Ранвье бўғинлари нерв толаси бўйлаб импульсни ўтказишда муҳим ўрин тутуди. Масала шундаки, Na^+ - каналлари ўқ цилиндр аксолеммасининг фақат Ранвье бўғинлари соҳасидагина мавжуд, аксоннинг миелин билан қопланган сегментларида бўлмайди. Na^+ - каналларининг бундай жойлашганлиги толадан импульс ўтказиш механизмини тубдан ўзгартириб юборади. Ранвье бўғинлари ўртасида импульс Na^+ - каналларининг нисбатан секин очилиши-ёпилиши (кимёвий деполяризация) орқали эмас, балки бўғин соҳасида вужудга келган электр майдони ўзгаришининг тарқалиши орқали ўтказилади. Электр майдонининг ўзгаришлари миелин пардаси остидаги ўқ цилиндрда, худди яхши изоляция қилинган ўтказгичдаги каби тез, деярли бир зумда тарқалади. Нерв импульсининг бундай узатилиши сакраб (салтатор) ўтказиш, деб аталади. У бирин-кетин рўй берадиган иккита жараённи ўз ичига олади: навбатдаги Ранвье бўғинида қўзғалишни нисбатан секин (кимёвий деполяризация тўлқини шаклида) ўтказиш ва толанинг миелин билан ўралган бўғинлараро сегментида сигнални (электр зарядини)

кейинги бўғингача тез ўтказиш. Миелинсиз нерв толасида мембрананинг кимёвий деполяризацияси тўлкини аксолемманинг бутун узунлиги бўйлаб, узилмасдан аста-секин тарқалади, миелинли толада эса кимёвий деполяризация фақатгина Ранвье бўғини соҳасидагина рўй беради(расм8.10). Деполяризацияга учраган Ранвье бўғини плазмолеммасининг потенциални ўзгариши миелин пардада электр зарядини ҳосил қилади ва у миелин парда орқали кейинги бўғинга бориб, уни кимёвий деполяризацияга учратади, яъни гўёки импульс бўғиндан бўғинга сакрагандек бўлади (салтатор ўтказиш). Демак, аксолема бўйлаб деполяризация тўлкинини тарқалишида бўғиндан бўғинга электр заряди ўтади. Электр зарядининг тезлиги кимёвий заряднинг тезлигидан юқори бўлганлиги сабабли, миелинли нерв толаси миелинсиз толага нисбатан импульсни анча тез ўтказиши. Кам миелин тутган ингичка толалар ва миелинсиз толалар нерв импульсини 1-2 м/с тезлик билан ўтказса, йўғон миелинли нерв толаларида импульсининг ўтиш тезлиги 5-120 м/сга етади.



Расм 8.10. Миелинли нерв толаси тузилиши ва унда кечадиган жараёнлар. Шванн хужайрасидан миелин пардаси ҳосил бўлиши.

Нерв толасининг дегерерацияси ва регенерацияси

Нерв толалари бутун тана бўйлаб кенг тарқалганлиги туфайли улар кўпинча шикастланади. Регенерация шикастланган жойга боғлиқ бўлади. Марказий нерв системасида ҳам, периферик нерв системасида ҳам ўлган нейронлар қайта тикланмайди. Марказий нерв системасида одатда нерв толаларининг тўлиқ регенерацияси кузатилмайди. Аммо, периферик нерв системаси таркибидаги миелинли нерв толалари қуйидаги шароитлар мавжуд бўлган тақдирда яхши тикланиши мумкин: а) тегишли нейрон танаси шикастланмаган бўлса; б) шикастланган нерв толасининг қисмлари ўртасидаги масофа катта бўлмаса; в) ушбу қисмлар ўртасига бириктирувчи тўқима ўсиб кирмаган бўлса. Охириги иккита шароит нима учун жарроҳлар доимо шикастланган нервнинг учларини бир-бирига тикиб қўйишга ҳаракат қилишларини изоҳлаб беради.

Нерв толалари шикастланганда шикастланиш даражасига мос равишда уларда муайян ўзгаришлар содир бўлади. Агар нерв қисқа муддатга эзилиб қолса, қон томирларининг сиқилиб қолиши натижасида нерв толалари фаолияти бузилиши мумкин. Бунда айниқса сезувчи нерв толалари тезроқ шикастланади. Таъсир бартараф этилганидан сўнг, шикастланиш даражасига қараб сезиш ёки ҳаракат фаолияти бир неча минут, бир неча соат, кун ёки ҳафтадан сўнг қайта тикланиши мумкин. Нерв толаси кесилганда нейрон танасида, толанинг нейрон танаси билан кесилган жой оралиғидаги (проксимал сегмент) қисмида ва шикастланган жойдан кейин жойлашган, нейрон танаси билан боғланмаган пастки бўлаги (дистал сегмент) да турлича ўзгаришлар содир бўлади.

Периферик нервнинг миелин толаларини регенерациясида дастлаб (1-

1,5 ой) реактив жараёнлар ривожланади. Толанинг пастга қараб кетувчи дегенерацияси рўй беради: нейрон ўсимтасининг нейрон танаси билан алоқасини йўқотган дистал қисми тўлиқ дегенерацияга учрайди ва ўлади. Нерв толаси периферик қисмининг тўлиқ дегенерацияга учраши биринчи марта Уоллер томонидан қайд қилингани учун уни кўпинча “Уоллер дегенерацияси”, деб номланади. Уоллер дегенерациясида дастлаб ўқ цилиндрнинг шишиши, сўнгра емирилиб, парчаланиши (фрагментация), миелин парданинг ҳам емирилиши рўй беради. Ўқ цилиндр ва миелинни емирилиш маҳсулотлари (детрит) макрофаглар ва қисман Шванн хужайралари томонидан фагоцитоз қилинади. Аммо бу ерда бўлиниш қобилятига эга бўлган леммоцитлар сақланиб қолади ва уларнинг тез бўлиниши эвазига толанинг дистал қисми батамом йўқолиб кетмайди, у секин-аста янги ҳосил бўлган леммоцитлар тасмаси билан алмашинади. Нерв толасининг проксимал сегментида юқорига кўтарилувчи дегенерация рўй беради: нерв толасининг проксимал сегментининг шикастланган жойга энг яқин озгина қисмида ҳам дегенератив ўзгаришлар – ретроград дегенерация рўй беради; кейинчалик нейрон ўсимтаси проксимал сегментининг қисқариб қолган охирида кенгайма – ретракцион колба ҳосил бўлади.

Нейрон танаси (перикарион)даги ўзгаришлар унинг шишиши, тигролиз – тигроид парчаларининг эриб, йўқолиб кетиши ва ядронинг хужайра танасининг четига сурилиши билан кечади. Толанинг дистал қисм емирилиш маҳсулотларидан макрофаглар томонидан одатда 1 ҳафта ичида тозаланади. Макрофаглар детритдан тозалаши биланоқ унинг ўсиши ва тикланиш жараёнлари бошланади. Сўнгра шикастланишдан кейинги 1-1,5 ой мобайнида перикарионнинг структураси ҳам қайта тикланади. Макрофаглар Шванн хужайраларини қўзғатувчи интерлейкин-1 ишлаб чиқаради. Шванн хужайралар эса нервнинг ўсишини таъминловчи моддалар секреция қилади. Толанинг дегенерацияга учраган қисми (проксимал қисмида ҳам,

дистал қисмида ҳам) нинг тез бўлинаётган леммоцитлари бир қатор бўлиб жойлашиб, Бюнгнер тасмаларини ҳосил қилади. Бюнгнер тасмалари тола йўналишини такрорлайди ва кесилган жойдаги чандиқ тўқима ичига ҳам марказий, ҳам периферик қисмлардан ўсиб киради ҳамда кесилган жойда бир-бири билан бирикиб, нерв толасининг структур яхлитлигини таъминлайди. Бюнгнер тасмалари таянч ва йўналтирувчи вазифаларни бажаради: ушбу тасмалар бўйлаб ретракцион колбадан марказий сегментнинг ўқ цилиндри кўп сонли коллатерал тармоқлар чиқаради ва улар суткасига 3-4 мм тезликда ўса бошлайди ҳамда нерв толаларининг ортиқча ўсишини ҳосил қилади. Ўсаётган нерв толалари базал мембрана билан Шванн ҳужайралари орасига кириб боради. Бюнгнер тасмаларининг леммоцитлари ўсаётган ўсимталарнинг ўқ цилиндрлари атрофида миелин пардасини ҳосил қилади. Шванн ҳужайралари тасмалари ичига кирган толаларгина сақланиб қолади, улар ўсиб иннервациядан маҳрум бўлган аъзога етиб боради ва унинг фаолиятини тиклайди. Шванн ҳужайралари аксоннинг ўсишини кучайтирадиган (стимулловчи) омиллар ва адгезия молекулалари манъбасидир. Шванн ҳужайралари ишлаб чиқарган турли стимуляторлар (нейротрофик омиллар) ўқ цилиндрга сўрилади ва ретроград оқим билан перикарионга етиб келади. Бу омиллар перикарионда оқсиллар синтезини кучайтиради ва уни юқори даражада тутиб туради. Шванн ҳужайралари қайта тикланаётган толада тез кўпаяди, базал мембрана компонентларини, ҳужайра атрофидаги матриксни синтезлайди. Шванн ҳужайраларисиз аксонлар узок масофага ўса олмайди. Агар кесилган нерв толасининг марказий ва периферик бўлаклари бир-биридан узок бўлиб, улар ўртасида бириктирувчи тўқимали чандиқ ҳосил бўлса ёки нервнинг марказий бўлагини аксонининг периферик бўлакнинг Шванн ҳужайралари тасмалари ичига ўсиб кириши учун тўсиқ (катта жароҳат, яллиғланиш жараёни, чандиқнинг борлиги) мавжуд бўлса, марказий бўлакнинг аксони бу ерда тез ва тартибсиз ўсади ҳамда ампутацион неврома (чигал, ўсма) ҳосил

қилиши мумкин. Ампутацион неврома кейинги регенерацияга ва иннервациянинг тикланишига ҳалақит беради. Унинг таъсирланишида ҳудди аввал иннервация қилинадиган соҳадан чиқаётгандек кучли оғриқ пайдо бўлади, масалан, ампутация қилинган (кесиб ташланган) оёқ-қўлдаги оғриқ (“фантом” оғриқлар) каби. Бош ва орқа миянинг шикастланган нерв толалари қайта тикланмайди, гипоталамусдаги секретор нейронларнинг аксонлари бундан мустасно. Дастлаб микроглия хужайралари ва бошқа глиоцитлар шикастланган жойни тозалайди. Сўнгра астроцитлар бу жойда глиал чандикни ҳосил қилади. Марказий нерв системасининг толалари регенерациясини тажрибада, унга периферик нервни кўчириб ўтказиш орқали чақириш мумкин. Марказий нерв системасида нерв толаларининг қайта тикланмаслигининг сабаби, эҳтимол базал мембранасиз глиоцитлар тикланаётган аксонларга ўтказиш учун зарур бўлган хемотаксис омиллардан маҳрум бўлганлигидир. Аммо, марказий нерв системасининг кичик жароҳатларида нерв тўқимасининг пластиклиги ҳисобига унинг фаолияти қисман қайта тикланиши мумкин.

Нерв охирлари

Нерв толалари охирги аппаратлар – нерв охирлари (*terminationis nervorum*) ҳосил қилиб тугайди. Нерв охирларининг уч тури фарқланади: синапслар – нейронлар орасидаги ўзаро бирикишлар; импульсни ишчи аъзоларнинг тўқималарига узатувчи эффлекторлар ёки ҳаракатлантирувчи нерв охирлари; рецепторлар (аффлекторлар) ёки сезувчи нерв охирлари.

Нейронлараро синапслар

Синапслар иккита нерв хужайрасининг турли қисмлари ўртасида ҳосил бўладиган бирикишлар бўлиб, импульсни бир нейрондан иккинчисига ўтказиш учун хизмат қилади. Синапслар нейронлар занжири бўйлаб импульсни ўтказишда қутбланишни таъминлайди, яъни импульсни ўтказиш йўналишини белгилаб беради. Агар аксонни электр токи билан таъсирланса,

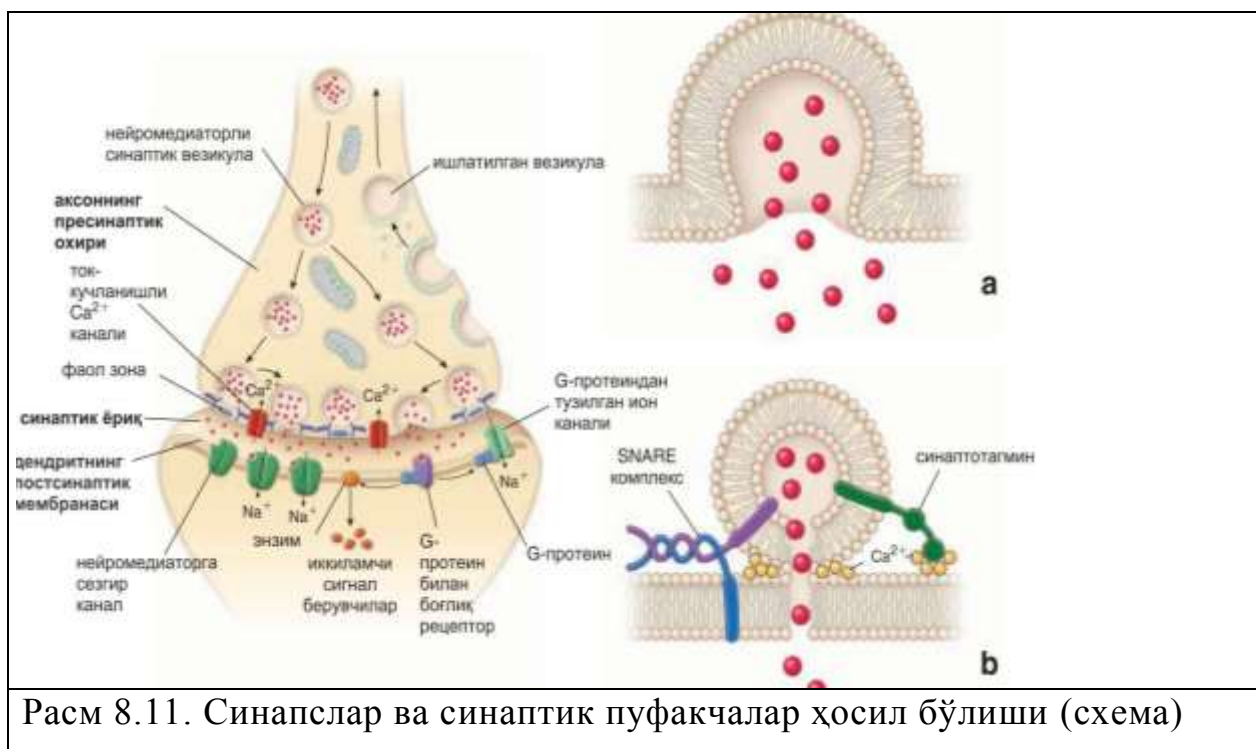
импульс икки томонга йўналади, лекин нейрон танаси ва унинг дендритлари томон кетаётган импульс бошқа нейронга узатила олмайди. Фақат аксон терминалига етиб борган импульсгина кўзғалишни синапс ёрдамида бошқа нейронга, мушак ёки без хужайрасига узатиши мумкин. Биринчи нейрон аксон шохчаларининг терминал охирилари жойлашган жойига қараб аксодендрик (биринчи нейроннинг аксони иккинчи нейроннинг дендритлари билан синапс ҳосил қилади), аксосоматик (биринчи нейроннинг иккинчисининг танасида тугайди) ва аксоаксонал (биринчи нейроннинг аксони иккинчи нейроннинг аксонидида тугайди) синапслар тафовут қилинади. Импульсни ўтказиш йўлига кўра синапслар кимёвий ва электрик фарқланади. Кимёвий синапслар импульсни бошқа хужайрага махсус биологик фаол моддалар – синапс пуфакчаларида бўлган нейромедиаторлар ёрдамида узатади. Синапсларда иккита: пресинаптик ва постсинаптик кутблар (қисмлар) тафовут қилинади. Синапснинг пресинаптик қисми аксоннинг терминалидан иборат бўлса, постсинаптик қисми импульслари қабул қилувчи нейроннинг танаси, дендрити ёки аксони қилиши мумкин. Пресинаптик қисм синаптик пуфакчалар, кўп сонли митохондриялар ва айрим нейрофиламентлар тутиши билан ажралиб туради. Синаптик пуфакчаларнинг шакли ва ичидаги нарсалари синапснинг функциясига боғлиқ. Масалан, импульс ацетилхолин ёрдамида узатилувчи синапсларда (холинэргик синапслар) диаметри 30-50 нм бўлган думалоқ тиниқ синаптик пуфакчалар учрайди. Парасимпатик ва преганглионар симпатик синапслар, аксо-мушак синапслар ва марказий нерв системасининг айрим синапслари холинэргик синапслар ҳисобланади. Нейромедиатор сифатида норадреналин ишлатилувчи адренэргик синапсларда йирикроқ, диаметри 50-90 нм бўлган ва диаметри 15-25 нмли зич ўзак тутган синаптик пуфакчалар бўлади. Норадреналин постганглионар симпатик синапсларнинг медиатори ҳисобланади. Ацетилхолин ва норадреналин энг кенг тарқалган медиаторлар ҳисобланади, лекин уларнинг жуда кўп бошқа турлари ҳам мавжуд.

Нисбатан кичик молекуляр оғирликдаги нейромедиаторлар (ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин, глицин, γ -амин-мой кислотаси, серотонин, гистамин, глутамат) и нейропептидлар: опиоидлар (эндорфинлар, энкефалинлар, диноринлар), Р моддаси ва бошқалар тафовут қилинади. Дофамин, глицин ва γ -амин-мой кислотаси тормозловчи синапсларнинг медиатори ҳисобланади. Бош миёда ишлаб чиқариладиган эндорфин ва энкефалинлар оғриқ сезишни пасайтиради. Лекин кўпчилик медиаторлар вавос равишда кўпчилик синапслар қўзғатувчилар бўлиб ҳисобланади.

Пресинаптик қутб одатда аксоннинг охири ҳисобланади ва у ўзига хос кенгайма – охириги тўғноғич ҳосил қилиб тугайди. Пресинаптик қутб кўп сонли митохондриялар ва диаметри 40-100 нм келадиган синаптик пуфакчалар тутиши билан электрон микроскопда яққол ажралиб туради. Пресинаптик қутбнинг бевосита синапс ҳосил қилишда ва импульсни узатишда қатнашадиган плазмолеммасининг юзаси пресинаптик мембрана, деб юритилади. Пресинаптик мембранада синаптик пуфакчаларни пресинаптик мембрана билан қўшилиб, медиаторни синапс бўшлиғига ажралишини таъминловчи кальций каналлари жойлашган.

Постсинаптик қутб эса синапснинг импульсларни қабул қилувчи қисми бўлиб, уни ҳосил қилишда нейроннинг танаси, дендрити ёки аксони иштирок этиши мумкин. Постсинаптик қутбнинг бевосита синапс ҳосил қилишда қатнашадиган плазмолеммасининг юзаси постсинаптик мембрана, деб аталади. Постсинаптик мембрана ионканалларини, нейромедиаторларнинг рецепторларини ва айнан шу синапсга хос бўлган медиаторни (медиаторларни) парчаловчи ферментларни тутди. Пре- ва постсинаптик мембраналар ўртасида тор тирқиш – синапс бўшлиғи бўлиб, унинг кенглиги одатда 20 нм атрофида бўлади. Мембраналар синапс соҳасида синапс бўшлиғини кесиб ўтувчи филаментлар билан бир-бирига мустаҳкам бириккан (расм 8.11) .

Нейрон плазмолеммаси бўйлаб тарқалаётган импульс (деполяризация-реполяризация тўлқини) пресинаптик қутбга етиб келгач, пресинаптик мембранани деполяризациясини чақиради. Деполяризация пресинаптик мембранани кальций ионлари учун ўтказувчанлигини оширади, кальций каналлари очилиб, Ca^{2+} - ионлари дарҳол пресинаптик аксоплазмага кира бошлайди. Ca^{2+} - ионларининг кириши, ўз навбатида, медиатор тутган синаптик пуфакчаларни пресинаптик мембрана билан қўшилишига ва пуфакча ичидаги медиаторни синапс бўшлиғига ажралишига олиб келади.



Расм 8.11. Синапслар ва синаптик пуфакчалар ҳосил бўлиши (схема)

Синапс бўшлиғига тушган медиатор постсинаптик мембранадаги рецепторларга таъсир қилиб, мембранадаги ион каналларини очилишига келади, постсинаптик мембрананинг тинчлик потенциалини ўзгартиради ва уни деполяризацияга учратади, шу орқали кўзғалиш (ёки тормозланиш) иккинчи нейронга узатилади. Медиаторнинг постсинаптик мембранага таъсири жуда ҳам қисқа вақт давом этади (импульс), чунки синапс бўшлиғига тушган медиатор постсинаптик мембранада мавжуд бўлган тегишли фермент томонидан (масалан, ацетилхолин – холинэстераза билан)

дарҳол парчаланеди. Лекин медиатор то парчалангунга қадар постсинаптик мембранани деполяризациясини чақиршига улгуради. Кейинги келган импульс ҳам ўз навбатида медиаторнинг янги порциясини синапс бўшлиғига ажралишига олиб келади ва ҳ.к. Пресинаптик мембранага қўшилган синаптик пуфакча мембранасининг бир қисми ва медиаторнинг бир қисми эндоцитозга учрайди ва синаптик пуфакчаларнинг қайта тикланиши рўй беради. Мембрана ва нейромедиаторнинг бир қисми эса ретроград транспорт ёрдамида перикарионга тушади ва лизосомалар томонидан емирилади.

Одатда медиатор пресинаптик мембрананинг ҳамма еридан ҳам ажралавермайди. Пресинаптик мембранада “фаол зоналар” деб аталган мембрананинг қалинлашган жойлари аниқланган ва медиаторлар айнан шу ердан экзоцитоз йўли билан синапс бўшлиғига тушади. “Фаол зоналар” постсинаптик мембрананинг рецепторлар гуруҳлари қаршисида жойлашган. Бу эса медиаторнинг синапс бўшлиғига диффузиясини оширади ва сигнални узатилишини тутилиб қолишини камайтиради. Нейромедиаторлар аксоннинг кенгайган охирида синтезланади, лекин синтез учун зарур бўлган ферментлар перикарионда синтезланади ва медиатор синтези учун зарур хомашё маҳсулотлари билан бирга аксоннинг охирига транспорт қилинади. Синтезланган нейромедиаторлар пресинаптик қутбдаги синаптик пуфакчаларда тўпланади ва сақланади.

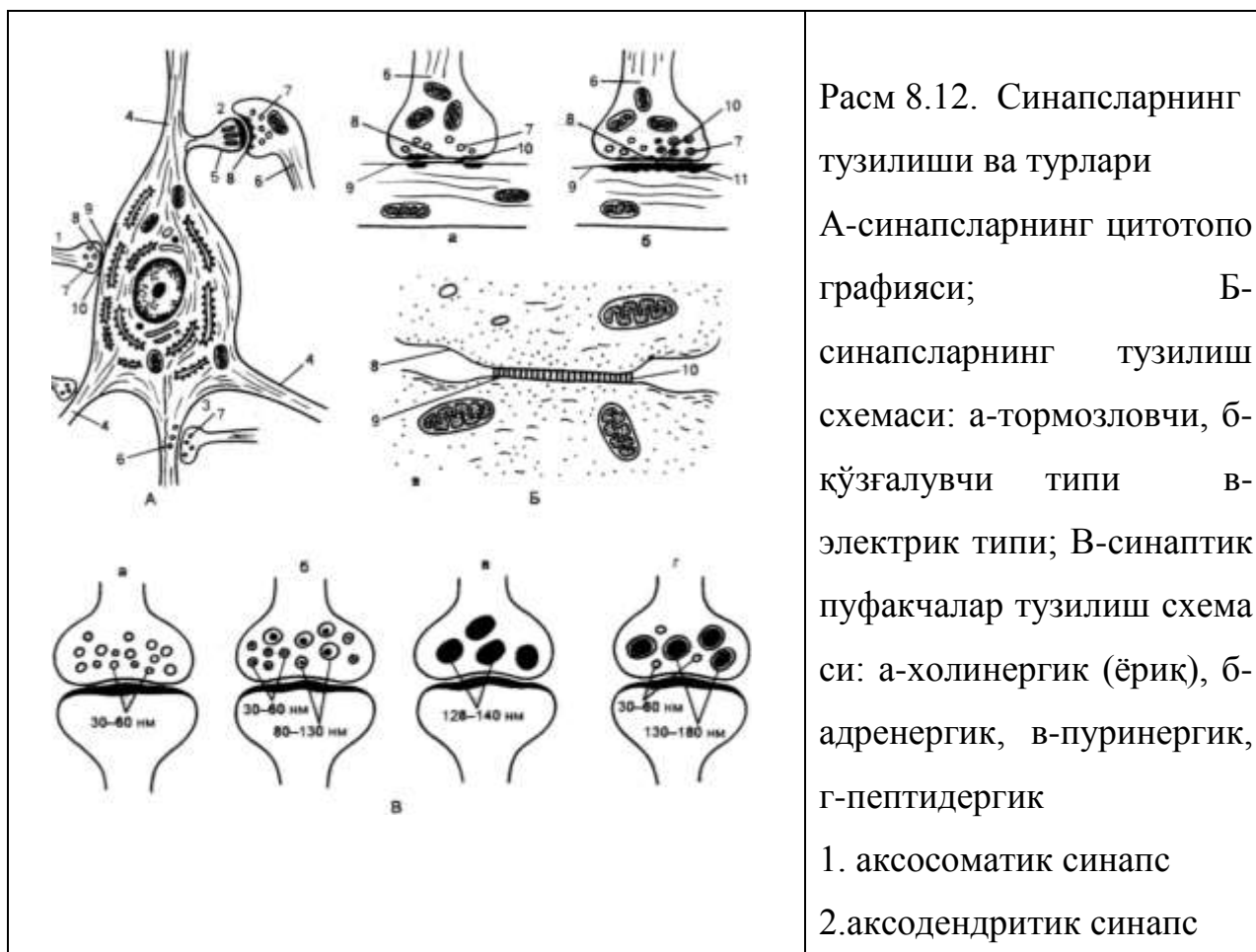
Медиатор турига кўра қуйидаги кимёвий синапслар тафовут қилинади:
холинэргик синапслар – медиатор сифатида ацетилхолин ажратилади;
адренэргик ёки моноаминэргик синапслар – медиатор сифатида дофамин, норадреналин, серотонин, норэпинефтин, яъни катехоламинлар ажратилади;

пептидэргик синапслар – медиатор бўлиб турли пептидлар хизмат қилади.

пуринэргик синапслар – медиатор ролини АТФ ва унинг маҳсулотлари ўйнайди;

медиатор сифатида глутамат, глицин, γ -амин-мой кислота, Д-аспартат (NMDA) ва бошқа аминокислоталар сақловчи синапслар.

Ацетилхолин соматик мотонейронлар (нерв-мушак синапслари) да, парасимпатик нерв системасининг преганглионар ва постганглионар нерв охирларида, марказий нерв системасининг кўпчилик нейронлари охирда, норадреналин симпатик нерв охирларида ҳосил бўлади. Серотонин фақат мия ўзаги соҳасида, пептидлар гипоталамо-гипофизар нейросекретор соҳада ҳосил бўлади. Глицин орқа миянинг оралик нейронлари охирида, Глутамин кислотаси мияча ва орқа мия нейронларида, аспарагин кислотаси бош мия катта ярим шарлари пўстлоғининг нейронлари охирида ажралади. Бир нейрон бир неча медиатор минтезлаши ва ажратиши мумкин. Дофамин, глицин ва γ -амин-мой кислотаси тормозловчи медиаторлар ҳисобланади(расм 8.12).



Расм 8.12. Синапсларнинг тузилиши ва турлари
 А-синапсларнинг цитотопографияси; Б-синапсларнинг тузилиш схемаси: а-тормозловчи, б-кўзгалувчи типи в-электрик типи; В-синаптик пуфакчалар тузилиш схема си: а-холинергик (ёрик), б-адренергик, в-пуринергик, г-пептидергик
 1. аксосоматик синапс
 2. аксодендритик синапс

	3. аксоаксонал синапс 4. дендритлар 5. дендрит тикани (дўм боқчаси). 6. аксон 7. синаптик пуфакчалар 8. пресинаптик мембрана 9. постсинаптик мембрана 10. синаптик ёриқ 11. постсинаптик мембрана
--	---

Электрик синапслар. Юқорида таърифланган кимёвий синапслардан ташқари баъзи балиқларнинг электр органида ва денгиз қисқичбақасининг нерв системасида электрик синапслар ҳам топилган. Электрик синапслар сут эмизувчилар нерв системасида жуда ҳам кам учрайди. Электрик синапсларда синапс бўшлиғи жуда ҳам тор, кенглиги 2-4 нм атрофида бўлиб, пре- ва постсинаптик мембраналар ўзаро тирқишсимон бирикиш орқали туташади. Тирқишсимон бирикиш орқали ионлар пресинаптик қутбдан постсинаптик қутбга ўтиб, кўзғалишни тез ўтишини таъминлайди. Кимёвий синапсларда импульс фақат бир томонга ўтса, электрик синапсларда икки томонлама ҳаракат қилиши мумкин.

Фаолиятига кўра кўзғатувчи ва тормозловчи синапслар фарқланади. Аксодендрик синапслар асосан кўзғатувчи, кўпчилик аксосоматик ва барча аксо-аксонал синапслар тормозловчи синапслар ҳисобланади. Бир нейроннинг ўзида ҳам кўзғатувчи, ҳам тормозловчи синапслар мавжуд бўлиб, улар таъсирининг йиғиндиси натижасида ҳар бир дақиқада ўзига хос

мувозанат сақланиб туради. Шу билан бирга, бир медиаторнинг ўзи (масалан, ацетилхоли, серотонин ва бошқалар) қўзғалишни ёки тормозлашни чақириши мумкин. Одамнинг ҳаёти давомида битта нейроннинг танаси ва ўсимталари юзасида 10 000 тагача синапс ҳосил бўлиши мумкин. Одатда, инсоннинг ақлий ривожланиши бош миядаги нейронлар сонига эмас, балки кўпроқ нейронлар ўртасидаги синапслар сонининг ортиши билан боғлиқ.

Носинаптик нейронлараро боғланишлар

Кейинги йилларда нейронлар синапсларсиз ҳам бир-бирига таъсир қилиши мумкинлиги аниқланди. Марказий нерв системасининг турли соҳаларида бошқа бирорта муайян нейрон билан синапслар ҳосил қилмайдиган аксон охирлари топилди. Ушбу нерв охирлари нейромедиатор синтезлайдиган ва тўплайдиган варикоз кенгаймалар ҳосил тугайди, лекин медиатор торгина синапс бўшлиғига эмас, шунчаки хужайралараро бўшлиққа ажралади. Бу ҳолатда медиатор секинроқ таъсир қилади, чунки уларни тегишли рецептори бор хужайрага етиб бориши учун маълум вақт керак бўлади. Бундан ташқари, у битта хужайрага эмас, бирданига нисбатан кўпроқ нейронларга ва, эҳтимол, кучсизроқ таъсир қилади. Бошқача қилиб айтганда, бу баъзи бир нейронларнинг бошқа нейронларни фаоллигига таъсирининг бир тури ҳисобланади. Бундай пайтларда кўпинча медиатор сифатида турли-туман нейропептидлар ҳамда норадреналин хизмат қилади.

Ҳаракатлантирувчи нерв охирлари

Ҳаракатлантирувчи нерв охирлари ёки эффекторлар – соматик ёки вегетатив нерв системаси ҳаракатлантирувчи хужайралари аксонларининг охирги аппаратлари ҳисобланади. Фаолиятига кўра улар ҳаракатлантирувчи ва секретор турларга бўлинади. Пресинаптик қисми бўлиб уларда эффектор нейрон аксонининг охири, постсинаптик қисми бўлиб эса, кўндаланг-тарғил мушак толаси, силлиқ мушак хужайраси ёки без хужайралари ҳисобланади. Улар орқали нерв импульслари ишчи аъзолари тўқималарига етказиб

беради. Кўндаланг-тарғил мушаклардаги ҳаракатлантирувчи нерв охирлари нерв-мушак охирлари (*terminatio neuromuscularis*), нерв-мушак синапслари ёки мотор бляшкалар, деб юритилади. Нерв-мушак охирлари орқа миянинг олдинги шохини ҳаракатлантирувчи ядролари ёки бош миянинг мотор ядролари хужайралари аксонларининг охирлари ҳисобланади. Нерв-мушак охирлари нерв толаси ўқ цилиндрининг кенгайган охири ва мушак толасининг ихтисослашган соҳасидан ташкил топган. Бошқа синапслардаги каби бу ерда ҳам пре- ва постсинаптик қутблар тафовут этилади. Пресинаптик қутб ҳаракатлантирувчи нейрон аксонининг тўғноғичсимон кенгайган охири бўлиб, у кўп миқдорда митохондриялар ва диаметри ўртача 50 нм атрофида бўлган, медиатор сифатида кўпинча ацетилхолин сақлайдиган синаптик пуфакчалар тутди. Постсинаптик қутб вазифасини мушак толасининг сарколеммаси ўтайди. Нерв мушак синапси нерв-мушак синапси ҳосил бўлган жойда ўзининг кўндаланг-тарғиллигини йўқотади, саркоплазма эса кўп миқдорда кристалари яхши ривожланган митохондриялар, рибосомалар ва думалоқ ёки бироз овал ядролар тўпламини тутди. Шунингдек, постсинаптик мембранада(сарколеммада) холинорецепторлар бўлиб, уларнинг сони 1 мкм^2 юзада 20-30 мингтагача этади. Миелинли нерв толаси мушак толасига яқин келганда миелин пардасини йўқотади ва бир неча тармоқларга бўлиниб, мушак толасига ботиб киради. Мушак толасининг сарколеммаси эса бир оз бўртиб чиқади ва аксоннинг кенгайган охирларини иккиламчи синапс бўшлиқларини шакллантирувчи кўп сонли бурмалар ҳосил қилиб ўраб олади. Аксон охири билан мушак толаси саркоплазмаси ўртасида кенглиги 50 нм атрофида бўлган синас бўшлиғи мавжуд бўлиб, у гликопротеидларга бой бўлган аморф модда билан тўлган.

Аксон бўйлаб тарқалган деполяризация тўлқини пресинаптик мембранага келганда синапс пуфакчаларидаги ацетилхолин синапс бўшлиғига тушади ва постсинаптик мембрана ҳисобланган мушак

толасининг саркоплазмасидаги холинорецепторларга таъсир қилиб, саркоплазманинг деполяризациясини чақиради ва мушак толасини қисқаришига олиб келади. Нерв импульсининг кўндаланг-тарғил мушак толаси бўйлаб тарқалиши ва мушак толасининг қисқаришида мушак толасининг Т-найчалари системаси муҳим ўрин тутди.

Ҳаракатлантирувчи нерв охирининг постсинаптик мембранаси медиаторни (ацетилхолинни) парчалаб, унинг таъсирини чегараловчи ацетилхолинэстераза ферментини тутди. Нерв-мушак охириларида рўй берадиган бузилишлар кучайиб борадиган мушак нижонлиги билан кечадиган ва кўпинча нафас мушаклари (қовурғалараро мушаклар ва диафрагма) нинг параличи билан тугайдиган, тузалмайдиган *miastenia gravis* касаллигини келтириб чиқаради. Ушбу касалликда қонда сарколемманинг ацетилхолин рецепторларига қарши антитаначалар пайдо бўлади.

Ушбуантитаначалар постсинаптик мембрананинг холинорецепторлари билан бирикади ва уларни инактивация қилади. Инактивация бўлган рецепторлар эндоцитозга учрайди ва янгилари билан алмашинади, уларни ҳам ҳудди шундай тақдир кутади.

Силлик мушак тўқимасидаги ҳаракатлантирувчи нерв охирлари силлик миоцитлар орасида ётувчи нерв толасининг популчиси мон кенгаймалари (варикозлар) сифатида кўринади. Варикозлар адренергик ёки холинэргик пресинаптик пуфакчалар тутди. Кўпинча варикозлар соҳасида нейролеммоцитлар бўлмади ва нерв толалари ялонғоч ҳолда ўтади.

Секретор нерв охирлари (нерв-без охирлари — *terminatio neuroglandularis*) да ҳаракатлантирувчи нейрон аксонининг тармоқлари экзокрин безнинг секретор охирларининг базал мембранасига келгач, миелин қобиғини йўқотади ва ўқ цилиндр секретор хужайраларнинг остида тармоқланиб, пресинаптик қутбни ҳосил қилувчи тўғноғичсимон кенгаймалар ҳосил қилиб тугайди. Постсинаптик мембрана вазифасини эса нерв терминалини ўраб жойлашган секретор хужайраларнинг базал

плазматик мембранаси бажаради. Секретор нерв охирлари холинэргик ёки адренэргик бўлиши мумкин. Импульсларни без ацинуслари бўйлаб тарқалишида ацинус хужайралари орасидаги тирқишсимон бирикишлар муҳим аҳамиятга эга.

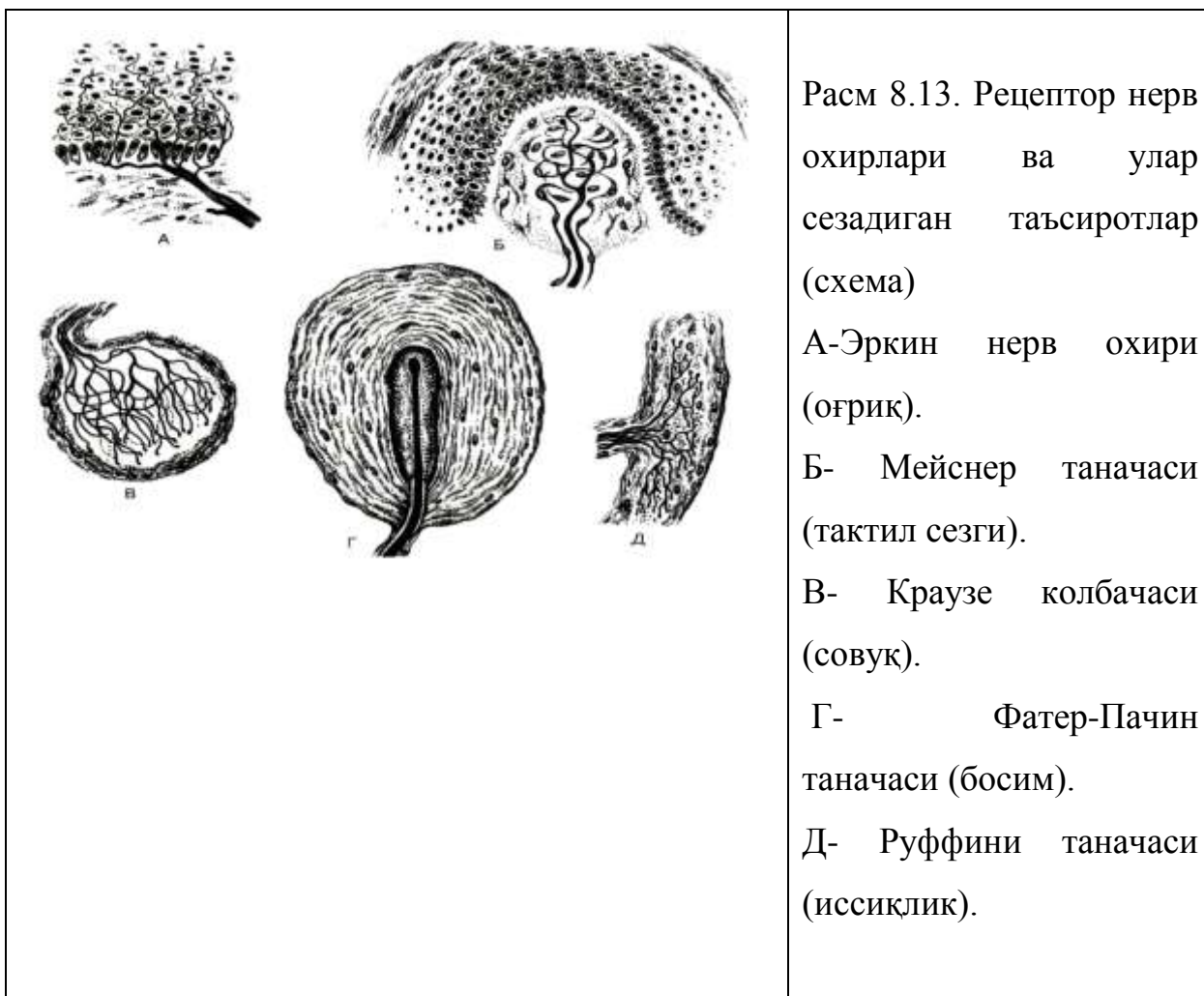
Сезувчи нерв охирлари

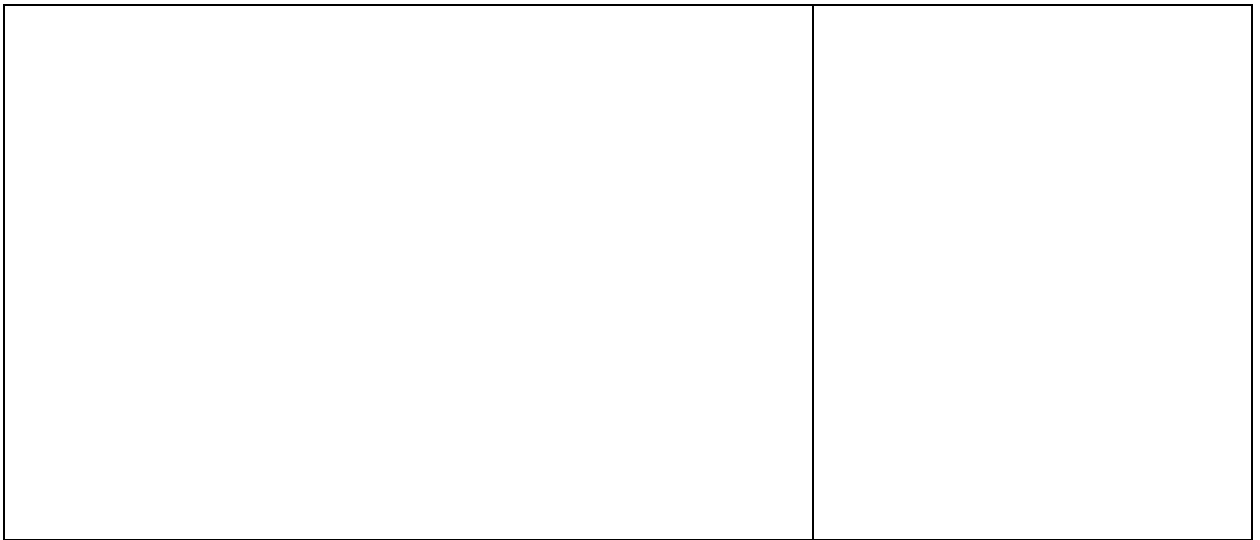
Сезувчи нерв охирлари ёки рецепторлар бутун организм бўйлаб тарқалган бўлиб, турли ташқи ва ички таъсирларни қабул қилади, уларни нерв импульсига айлантиради, импульсларни кучайтиради ва марказга ёки ҳаракатлантирувчи нейронга узатади. Рецепторлар ёрдамида инсон бирор нарсани танага тегишини, босимни ўзгаришини, иссиқ-совуқни, оғриқни сезади, ҳид, товуш ва турли тасвирларни ҳамда ўз танасини турли қисмларининг фазодаги ҳолати ва ҳаракатини қабул қилади. Қайси таъсиротларни қабул қилишига кўрасезувчи нерв охирларининг иккита катта гуруҳи: экстрарецепторлар ва интрарецепторларга тафовут қилинади. Экстрарецепторлар ташқи муҳит таъсирларини қабул қилади ва уларга эшитув, кўрув, ҳидлов, там билиш ҳамда тана сезгиси (тактил) рецепторлар киради. Интрарецепторлар ички аъзолар ва тўқималар ҳолати тўғрисидаги сигналларни қабул қилади, уларга висцерорецепторлар (ички аъзолар ҳолати тўғрисидаги сигналларни қабул қилади) ва вестибулопроприорецепторлар (таянч-ҳаракат аппарати рецепторлари) киради. Рецепторлар ўзига хос тузилишга эга бўлиб, уларнинг бирон таъсирга нисбатан сезиш бўсағаси жуда паст бўлади. Шу сабабли тегишли жуда кучсиз таъсир натижасида ҳам уларда нерв импульси вужудга келади. Қандай таъсиротга нисбатан сезиш бўсағасининг паст бўлишига (қайси таъсиротга ихтисослашганлигига) қараб, рецепторларнинг бир неча тури фарқланади: 1. Терморецепторлар – ҳароратни ўзгаришини сезади; 2. Механорецепторлар – механик таъсирларни – терига тегиш, эзиш (тактил сезги) ни сезади; 3. Барорецепторлар – босимни ўзгаришини сезади; 4.

Хеморецепторлар – кимёвий таркибни ўзгаришини сезади.

Гистологик тузилишига кўра сезувчи нерв охирларининг икки тури: эркин ва эркин бўлмаган сезувчи нерв охирлари тафовут қилинади. Эркин бўлмаган сезувчи нерв охирлари эса, ўз навбатида, капсуласиз ва капсулали нерв охирларига ажратилади(расм 8.13).

Эркин нерв охирлари (termination nervi libera) сезувчи нейрон дендритларининг фақатгина ўқ цилиндрдан иборат. Эркин бўлмаган капсуласиз нерв охирлари (corpusculum nervi noncapsulatum) эса ўқ цилиндр ва уни ўраб жойлашган Шванн хужайраларидан ташкил топган глиал пардадан иборат. Капсулали нерв охирлари (corpusculum nervi capsulatum) да ўқ цилиндр ва глиал пардани ташқаридан пластинкасимон бириктирувчи тўқимадан ташкил топган капсула ўраб туради.





Эркин нерв охирлари рецепторларнинг организмда энг кўп учрайдиган тури ҳисобланади ва улар иссиқ-совуқни ва оғриқни сезади. Улар эпидермисда, тери ва ички аъзоларнинг бириктирувчи тўқимасида учрайди. Хусусан, сезувчи нейрон дендритларининг тармоқлари базал мембранага келганда ўзининг миелин пардасини йўқотади. Ўқ цилиндр базал мембранадан ўтиб, эпидермиснинг донадор қаватига етади ва бу ерда ингичка тармоқлар (терминаллар) га бўлиниб, қўшни эпителиал хужайраларнинг плазматик мембраналари орасида тери юзасига перпендикуляр ҳолда жойлашади. Дерманинг сўрғичли қаватидаги эркин нерв охирлари эса тери юзасига перпендикуляр ётмай, балки дерма-эпидермал чегарага параллел жойлашади. Кўпчилик эркин нерв охирлари механорецепторлардан иборат. Эпидермисдаги айрим эркин нерв охирлари терморецепторлардир. pH , pO_2 ва pCO_2 ўзгаришларини сезишга қодир бўлган рецепторлар ҳам мавжуд.

Ҳозирда эркин нерв охирларининг фақат ўқ цилиндрдан иборат эканлиги айрим тадқиқотчиларда шубҳа туғдирмоқда. Уларнинг фикрига кўра эркин нерв охирларида ўқ цилиндрдан ташқари махсус ёрдамчи хужайралар мавжуд ва ушбу хужайраларнинг плазматик мембранасида жуда кучсиз таъсирлар натижасида ҳам деполяризация вужудга келади.

Ёрдамчи хужайранинг плазматик мембранаси пресинаптик қутб вазифасини ўтаб, ўқ цилиндрнинг неврилеммаси (постсинаптик мембрана) га кўзғалишни ўтказди ва, натижада, нерв импульси ҳосил бўлади.

Жумладан, кўп қаватли эпителийда учрайдиган сезиш менисклари оёқ ва қўл кафти эпидермисининг ўсувчи қаватларида жойлашган. Бу ерда сезувчи нейрон дендритининг миелинсиз тармоқлари эпидермиснинг ўзиге хос ўзгарган хужайралари – Меркел хужайраси атрофида нозик тўр ҳосил қилади. Меркел хужайраси атрофидаги бошқа эпителий хужайраларига караганда анча йирик бўлиб, оқиш цитоплазмага эга. Унинг цитоплазмасида оз миқдорда митохондриялар, лизосомалар, мультивезикуляр таначалар, вакуолалар, микрофиламентлар цитоплазма бўйлаб текис тарқалган. Меркел хужайраларининг ўзига хос томони уларда учрайдиган махсус осмиофил доначалардир. Катталиги 80-200 нмгача ушбу доначалар цитоплазманинг нерв охирига яқин бўлган соҳаларида аниқланади. Ядрога қарама-қарши томонда яхши ривожланган Голжи комплекси жойлашган бўлиб, у осмиофил доначаларнинг шаклланишига бевосита алоқадордир. Меркел хужайраларида уларнинг эндокрин фаолиятидан далолат берувчи пептидлар ва нейроспецифик моддалар аниқланган. Бу эса Меркел хужайраларини диффуз эндокрин системанинг таркибий қисми, деб ҳисоблашга имкон беради. Эпидермиснинг физиологик регенерациясида атрофдаги бошқа эпителий хужайралари юқорига сурилганда ҳам Меркел хужайралари ўз жойида қолади. Сезувчи менисклар механорецепторлар ҳисобланади ва Меркел хужайралари тактил сезгини қабул қилади. Бунда хужайранинг плазматик мембранаси пресинаптик мембрана вазифасини бажариб, кўзғалишни сезувчи нерв охири (постсинаптик мембрана)га узатади(расм 8.14).



Расм 8.14. Сезувчи эркин нерв охирлари (кумуш тузи билан бўялган).

1-эпидермис

2-бириктирувчи

тўқима, 3- миелинли нерв толаси

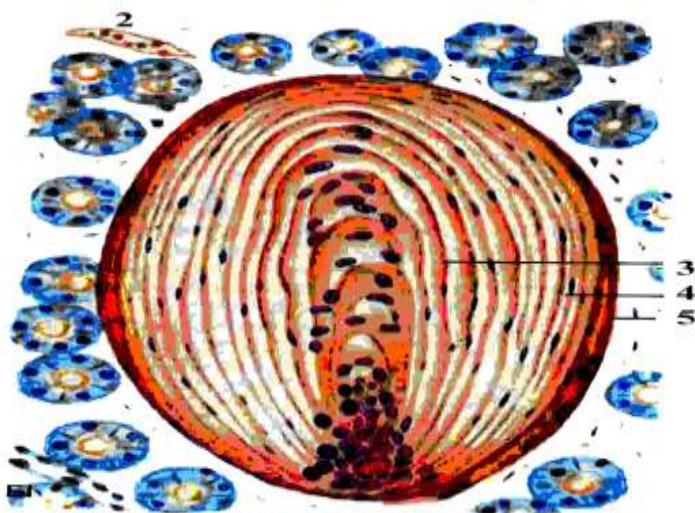
4- дендрит терминал қисми

5- қон томирлар

Бириктирувчи тўқимадаги нерв охирлари турли-тумандир. Уларнинг жуда кўпчилиги ўқ цилиндрнинг турли даражада тармоқланган шохлари ҳисобланади. Бундай охирги аппаратлар (эркин бўлмаган капсуласиз нерв охирлари) таркибига одатда нейролеммоцитлар ҳам кириб, толанинг ҳамма тармоқларини кузатиб боради. Бириктирувчи тўқиманинг капсулали нерв охирлари турли туман бўлишига қарамай, улар ҳамма вақт ўқ цилиндрнинг тармоқлари ва леммоцитлардан ташкил топган. Ташқаридан эса бундай рецепторлар бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган.

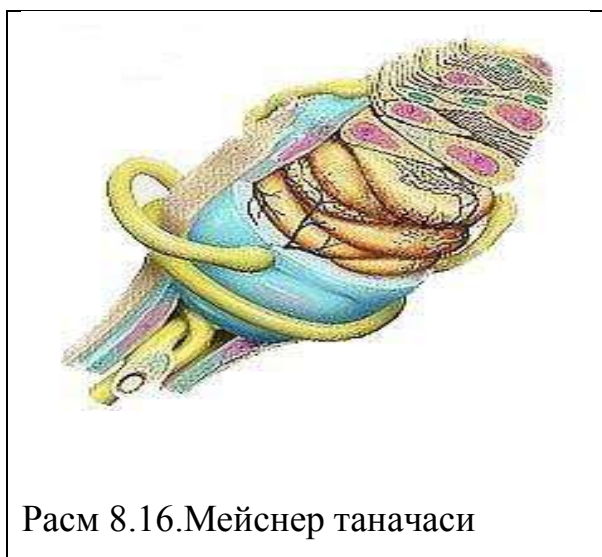
Шундай нерв охирларигаодамда жуда кенг тарқалган пластинкасимон Фатер-Пачини таначалари мисол бўлади (расм 8.15). Фатер-Пачини таначалар овал шаклидаги йирик тузилмалар бўлиб, уларнинг диаметри 1-3 ммгача етади. Улар терининг бириктирувчи тўқимасининг чуқур қатламларида (айниқса бармоқлар терисида), ички аъзоларда, қорин пардада, қон томирлари девори мушаклари орасидаги бириктирувчи тўқимада ва бошқа жойларда учрайди. Танача ўқ цилиндрдан, ички ва ташқи

колбалардан ташкил топган. Сезувчи нерв толаси таначага кириш жойида ўзининг миелин пардасини йўқотади ва таначанинг ўртасида уни узунлиги бўйлаб жойлашади. Ўқ цилиндрнинг охири тўғноғичсимон кенгайма ҳосил қилиб тугайди. Ўқ цилиндрни атрофидан ярим ойсимон ҳалқалар шаклида бир неча қават бўлиб жойлашган ва яссилашган Шванн хужайраларидан иборат ички колба ўраб туради. Ярим ойсимон ҳалқалар сони 80 тагача етади ва улар икки томондан тирқишлар билан ажралиб туради. Ички колба хужайраларининг ядролари ҳалқалар ташқарисида жойлашади, цитоплазмасида эса кўп сонли митохондриялар, майда вакуолалар ва яхши ривожланган Голжи комплекси учрайди. Ички колбани ташқаридан бириктирувчи тўқимали тўлиқ ҳалқалардан иборат ташқи колба ўраб туради. Ташқи колба пластинкасимон бириктирувчи тўқимадан ташкил топган бўлиб, унда яссилашган фибробластлар ва спиралсимон йўналган коллаген толалар 60 тагача бир-бирини концентрик равишда ўраб жойлашган пластинкаларни ҳосил қилади. Ташқи колба механик таъсирларнинг фақат динамик ташкил қилувчисинигина ўтказадиган ўзига хос фильтр вазифасини бажаради. Фатер-Пачини таначалари босим, оғрик ҳамда вибрацияни қабул қилади(расм 8.15).



Расм 8.15.
Капсулали рецепторлар
(Фатер-Пачини
таначаси)
1-дендрит терминал
қисми
2- қон томири
3- ички қолба
4- ташқи қолба
5- капсула

Капсулани сезувчи нерв охирларига сезувчи таначалар (corpusculum tactus) -Мейснер таначалари ҳам киради. Улар дерманинг сўрғичли қаватида жойлашади. Таначалар айниқса қўл ва оёқ бармоқлари, лаблар, қовоқлар, ташқи таносил аъзолари ва сут безининг сўрғичида кўплаб учрайди. Мейснер таначалари чўзинчоқ овал шаклида бўлиб, ўлчамлари 50-100 мкмга етади ва тери юзасига перпендикуляр жойлашади. Ташқаридан эластик толаларга бой бўлган бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Таначанинг марказий қисми қаватма-қават бўлиб тери юзасига нисбатан параллел жойлашган ўзгарган пластинкасимон Шванн хужайралари (тактил хужайралар) ва кенгайган нерв охирларидан иборат. Таначага етиб келган сезувчи нерв толасини ўзининг миелин пардасини йўқотади. Таначанинг асосидан 2 тадан 9 тагача ўқ цилиндр капсула ичига кириб жуда майда шоҳчаларга тармоқланади ва уларни ҳар бири пластинкасимон глиал хужайралар орасида кенгайма ҳосил қилиб тугайди. Коллаген микрофибриллалар ва толалар тактил хужайраларни капсула билан, капсулани эса эпидермиснинг базал қавати билан боғлайди, шу сабабли эпидермиснинг ҳар қандай силжиши сезувчи танага узатилади. Мейснер таначалари тактил таъсирларни, масалан, тери юзасига берилган босимни қабул қилади(расм 8.16) .



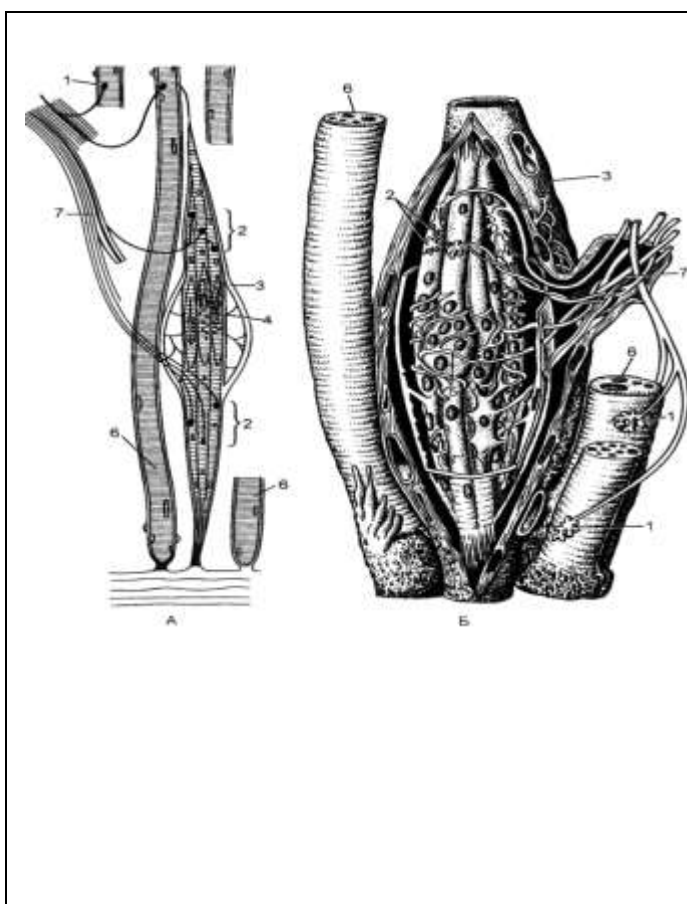
Расм 8.16.Мейснер таначаси

Руффини таначалари дерманинг чуқур қатламларида, айниқса товон терисида ва бўғимларда кўплаб учрайди. Танача урчуғсимон шаклда бўлиб, узунлиги 2 ммгача, диаметри эса 150 мкмгача етиши мумкин. Таначанинг маркази (ички колба) шохланган миелинсиз нерв терминаллари ва уларни ўраб турган пластинкасимон Шванн ҳужайраларидан ташкил топган. Лекин ўқ цилиндр пластинкасимон глиал ҳужайралари билан бевосита қопланмаган, балки базал мембрана билан улардан ажралиб туради. Ўқ цилиндрнинг яссилашган охириги тармоқлари танача марказида коллаген толалар билан чатишиб кетган. Коллаген толалар танача бўйлаб аксиал жойлашади ва уни мағзини ҳосил қилади. Таначанинг иккала охирида улар атрофдаги коллаген толалар билан қўшилиб кетади. Таначанинг бириктирувчи тўқимали капсуласи нисбатан жуда нозик ва афферент толаланингэндоневрийсига ўтиб кетади. Руффини таначалари механорецепторлар ҳисобланади.

Генитал таначалар таначалар думалоқ шаклда бўлиб, нозик бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган, унинг ичида эса глиал ҳужайралар жойлашади. Сезувчи нерв толасининг бир нечта ўқ цилиндрлари танача ичига кириб, тармоқланади ва уларнинг шохчалари глиал ҳужайралар билан бирикишлар ҳосил қилади. Генитал таначалар таносил аъзолари ва бошқа ички аъзоларда жойлашади ва ҳароратни қабул қилади. Краузе колбалари бошқа сезувчи таначаларга қараганда кичик бўлиб, қовоқларнинг шиллиқ пардасида, тилда ва ташқи жинсий аъзоларда жойлашади. Танача ичига сезувчи нерв толасининг битта ўқ цилиндри кириб, майда шохчаларга тармоқланади, улар эса тўғноғичсимон кенгаймалар ҳосил қилиб тугайди. Колба ташқаридан жуда юпқа бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Краузе колбалари механорецепторлар ҳисобланади. Мушак ва пайларнинг рецепторлари: нерв-мушак урчуғлари (*fusus neuromuscularis*) и нерв-пай урчуғлари (*fusus*

neurotendineus) ҳам капсулари нерв охирларига киради. Нерв-мушак урчуғлари скелет мушагининг сезувчи аппаратиدير. Уларнинг сони турли мушакларда ҳар хил бўлиб, улар айрим кўз мушакларидан ташқари барча мушакларда учрайди. Ҳар бир урчуғ оддий мушаклардан фарқ қилувчи ва капсулага ўралган 2 тадан 12 тагача ўзига хос калта интрафузал толалардан иборат (лотинча *fusus*-урчуғ). Капсуладан ташқаридаги бошқа мушаклар экстрафузал толалар деб номланади. Капсула қават-қават тузилишга эга бўлиб, унда ташқи ва ички қаватлар фарқланади. Капсула билан интрафузал толалар орасида суюқлик билан тўлган бўшлиқ мавжуд. Актин ва миозин миофиламентлари толанинг фақат четларида бўлади ва шу жойларгина қисқаради. Толаларнинг рецептор қисми бўлиб, унинг миофибриллар тутмайдиган ва қисқармайдиган марказий қисми ҳисобланади. Бу жойда кўндаланг-тарғиллилик йўқолади ва барча ядролар шу ерда жойлашади. Ядроларнинг жойлашишига қараб интрафузал толаларнинг икки тури тафовут қилинади: ядро халтали (*bursa nuclearis*) ва ядро занжирли (*vinculum nucleare*) толалар. Ядро халтали толалар йўғон ва узун бўлиб, уларнинг ўртасида ядролар зич ҳолда тўпланиб жойлашади. Бундай интрафузал толалар урчуғда 1 тадан 4 тагача бўлиши мумкин. Ядро занжирли толалар улардан деярли икки барабар ингичка ва деярли икки марта калта бўлиб, уларда ядролар толанинг бутун рецептор соҳаси бўйлаб занжир каби бир қатор бўлиб жойлашади. Бундай толалар урчуғда 3 тадан 10 тагача бўлиши мумкин. Интрафузал толаларга сезувчи нерв толаларининг икки хил: бирламчи ва иккиламчи тармоқлари келади. Сезувчи толаларнинг бирламчи йўғон миелинли тамоқлари (диаметри 17 мкм) ядро халтали толаларда ҳам, ядро занжирли толаларда ҳам ядроли жойни спирал шаклида ўраб олади ва айланаспирал нерв охирлари (*terminatio nervi annulospiralis*) ни ҳосил қилади. Иккиламчи ингичкароқ (диаметри 8 мкм) тармоқлар ядро занжирли толаларнинг айланаспирал нерв охирининг икки четида биттадан шингилсимон ёки иккиламчи нерв

охирларини (*terminatio nervi racemosa*) ҳосил қилади. Нерв-мушак урчуғи ташқаридан чўзилувчан бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган(расм 8.17). Урчуғ мушакларнинг чўзилиши ва қисқаришини бошқаришда иштирок этади. Мушак толаси чўзилганда интрафузал толалар ҳам узаяди, бу эса рецепторлар томонидан қайд қилинади. Интрафузал толалардаги бирламчи сезувчи тармоқлар мушак толасининг чўзилиш даражаси ва тезлигига сезгир бўлса, иккиламчи шингилсимон тармоқлар фақат чўзилиш даражасига сезгир бўлади. Мушак тўсатдан чўзилганда айланаспирал (ҳалқаспирал) нерв охирларидан орқа мияга кучли сигнал тушади ва у сигнал тушган мушакнинг кескин қисқаришини чақиради – чўзилишга динамик рефлекс. Секин ва узок чўзилганда ҳам айланаспирал, ҳам шингилсимон нерв охирларидан узатиладиган чўзилишга статик сигнал вужудга келади. Ушбу сигнал мушак толасини бир неча соат мобайнида қисқарган ҳолатда ушлаб туриши мумкин.



Расм 8.17. Нерв-мушак урчуқлари–скелет мушагидаги мушак чўзилишини сезувчи рецепторлар
 А-интрафузал ва экстрафузал мушак толалари мотор иннервацияси.
 Б–ядроли сумкаларда интрафузал мушак толалари атрофида спиралсимон афферент нерв охирлари
 1–экстрафузал мушак толаларининг нерв-мушак эффлектор

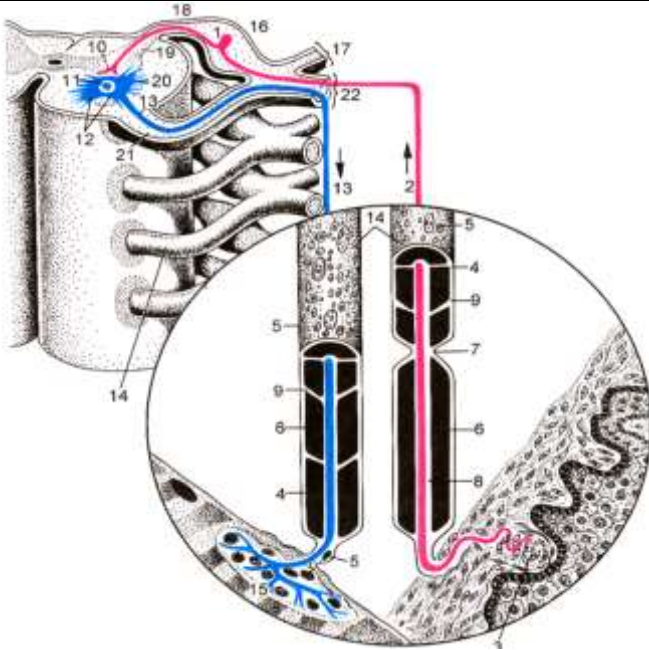
	охирлари 2–интрафузал мушак толалари мотор пилакчалари 3–бириктирувчи тўқимали кап сула 4–ядроли копча 5 –сезувчи нерв охири 6 – мушак толаси 7 - нерв
--	--

Эфферент нерв толалари ҳам интрафузал мушак толаларининг иккала охирларида нерв-мушак синапси ҳосил қилади (расм 8.17). Интрафузал толаларининг охирги қисмларини қисқаришини чақириш орқали, улар толаларнинг марказий рецептор қисмини чўзилишини кучайтиради ҳамда рецепторларнинг реакциясини оширади. Нерв-пай урчуғлари одатда мушакнинг пай билан бириккан ерида жойлашади. Пайнинг 10-15 та мушак толалари билан боғланган коллаген толалари тутамлари бириктирувчи тўқимали капсула билан қопланган. Нерв-мушак урчуғига келган йўғон (диаметри 16 мкм) миелинли нерв толаси миелин пардасини йўқотади ва пайнинг коллаген толалари тутамлари ораларида тармоқланадиган терминаллар ҳосил қилади. Нерв-пай урчуғидан мушакнинг зўриқишидан келган сигнал орқа миянинг тормозловчи нейронларини қўзғатади. Улар эса тегишли ҳаракатлантирувчи нейронни тормозлаб, мушакнинг шикастланишини олдини олади.

Рефлектор ёй

Нерв тўқимаси рефлектор асосда фаолият кўрсатадиган ваасосий вазифаси, ташқи ва ички таъсиротларни қабул қилиб, уларни таҳлил қилиш ва уларга мос равишда организмнинг жавоб реакциясини амалга

оширишдан иборат бўлган нерв системасининг таркибига киради. Нерв тўқимасининг таъсиротни қабул қилишдан тортиб то ушбу таъсирга жавоб реакциясини чақиришгача бўлган қисмини рефлектор ёйи, деб аталади. Рефлектор ёйи нерв системасининг структур-функционал бирлигини ташкил қилади. У бир-бири билан синапслар орқали боғланган нейронлар занжиридан иборат бўлиб, импульсни сезувчи нервнинг рецептор охиридан ишчи аъзодаги эфферент нерв охиригача ўтказишни таъминлайди. Таъсиротни қабул қилиш ва унга мос жавоб реакциясини ташкил қилишда иштирок этадиган нерв хужайралари сонига қараб оддий ва мураккаб рефлектор ёйлари тафовут қилинади. Энг оддий рефлектор ёйи камида иккита: сезувчи ва ҳаракатлантирувчи нейронлардан ташкил топган. Аксарият кўпинча холларда улар орасида оралик ёки ассоциатив нерв хужайраси бўлиб, рецептор нейронни эффлектор нейрон билан боғлаб туради. Мураккаб рефлектор ёйи эса анча мураккаб тузилган бўлиб, унда рецептор ва эффлектор нейронлар ўртасида бир нечта ассоциатив нерв хужайралари бўлади. Мураккаб рефлектор ёйини ҳосил қилишда одатда марказий нерв системасининг турли марказларини нейронлари иштирок этади. Вегетатив нерв системасининг рефлектор ёйи соматик нерв системасининг рефлектор ёйига ўхшаш бўлсада, ундан эффлектор қисмининг икки нейронлиги билан ажралиб туради. Чунончи, вегетатив рефлектор ёйининг биринчи, преганглионар эффлектор нейрони бош ёки орқа миянинг вегетатив марказларда жойлашган бўлиб, унинг аксони периферик вегетатив нерв тугунларида тугайди. У ерда жойлашган иккинчи – постганглионар эффлектор нейроннинг аксонлари эса бевосита ички аъзоларда вегетатив нерв охирилари ҳосил қилади (расм 8.18).



Расм 8.18. Оддий рефлексор ёйи

- 1 – сезувчи хужайра
- 2–сезувчи хужайра дендрити
- 3 –теридаги рецептор
- 4–леммоцит плазмолеммаси
- 5 –леммоцит ядроси
- 6 – миелин кават
- 7- тола бўғини.
- 8 – ўқ цилиндр,
- 9–миелин чизиклари
- 10–сезувчи хужайра аксо ни
- 11 – мотонейрон
- 12–мотонейрон дендрит лари
- 13–
- ҳаракатлантирувчи хужайра аксони
- 14 – миелинли нерв
- 15–мушакдаги эффектор
- 16–орқа мия ганглийси
- 17 – орқа мия нервнинг дорсал шоҳи
- 18 – орқа илдиз
- 19 –орқа шоҳ
- 20– олдинги шоҳ
- 21 – олдинги илдиз

IX БОБ

НЕРВ СИСТЕМАСИ

Нерв системаси организмдаги барча ҳаётий жараёнларни бошқаради ва организмнинг ташқи муҳит билан алоқасини таъминлайди. Нерв системаси ушбу вазифаларни бажаришда эндокрин ва иммун тизимлар билан чамбарчас боғланиб, ягона нерв-эндокрин-иммун бошқарув системасини ҳосил қилади. Ўрганиш осон бўлиши учун нерв системаси шартли равишда марказий ва периферик қисмларга бўлинади. Марказий нерв системасига бош ва орқа мия кирса, периферик нерв системаси периферик нерв тугунлари, нерв чигаллари, нерв стволлари ва нерв охирларини ўз ичига олади. Марказий нерв системаси гистологик тузилишининг ўзига хослиги унинг таркибида бириктирувчи тўқиманинг деярли бўлмаслигидир. Шу сабабли унинг консистенцияси юмшоқ, дирилдоқсимон бўлади. Марказий нерв системасининг тўқимасида кулранг ва оқ моддалар тафовут этилади. Кулранг модда нейронлар, нейроглия, миелинли ва миелинсиз нерв толаларидан ташкил топган бўлса, оқ модда нейроглия, миелинли ва миелинсиз нерв толаларидан иборат, унда нейронлар бўлмайди. Марказий нерв системасида оқ модда турли ўтказувчи йўллари ҳосил қилувчи миелинли нерв толаларидан ташкил топган. Нерв толаларидан фарқли ўлароқ, ҳар бир ўтказувчи йўл ё фақат афферент, ёки фақат эфферент нерв толаларидан иборат бўлади. Бош миянинг айрим соҳаларида оқ модда ичида кулранг модданинг оролчалари учрайди ва улар ядролар, деб аталади. Кулранг модда бош мия ярим шарлари ва миячада ташқаридан қоплаб жойлашади ва пўстлоқни ҳосил қилади. Орқа мияда эса кулранг модда ичкарида “Н” ҳарфи ёки капалак шаклида жойлашади, уни ташқаридан оқ модда ўраб туради.

Нерв системасини рефлектор фаолиятини морфологик асоси бўлиб,

турли функционал аҳамиятга эга бўлган нейронлар занжирдан иборат рефлектор ёйлари ҳисобланади. Нейронларнинг таналари эса нерв системасининг бўлимларида, периферик тугунларда ҳамда марказий нерв системасининг кулранг моддасида жойлашади.

Фаолиятига кўра, нерв системаси организмнинг инсон ихтиёрига бўйсунадиган барча фаолиятларини бошқарувчи соматик ва ички аъзолар, кон томирлари ва безлар фаолиятини, яъни инсон ихтиёрига бўйсунмайдиган фаолиятларни бошқарувчи автоном ёки вегетатив нерв нерв системаларига бўлинади.

Тараққиёти. Нерв системаси нерв найи ва ганглиоз пластинкадан тараққий этади. Нерв найининг краниал қисмидан бош мия ва сезги аъзолари, тана қисмидан ва ганглиоз пластинкадан эса орқа мия, орқа мия ва вегетатив нерв тугунлари ҳамда организмнинг хромаффин тўқимаси ривожланади.

Тараққиётнинг илк даврларида нерв найининг девори фақат бир қават призматик хужайралардан ташкил топган. Бу хужайраларнинг тез кўпайиши натижасида нерв найининг девори, айниқса унинг ён томонлари йўғонлашади, бўшлиғи эса тораяди, дорсал ва вентрал қисмлари ҳажми эса ошмайди, ўзининг эпендимал хусусиятини сақлаб қолади. Нерв найининг йўғонлашган ён деворлари бўйлама эгат орқали дорсал ёки қанот ва вентрал ёки асосий пластинкаларга бўлинади. Бу вақтда нерв найи деворида асосан 3 та қаватни тафовут қилиш мумкин бўлади: канал деворини қопловчи вентрикуляр ёки эпендима қавати, ёпқич ёки мантия қавати, маргинал зона ёки қирғоқ вуали. Ёпқич қаватидан кейинчалик марказий нерв системасининг кулранг моддаси, қирғоқ вуалидан эса оқ моддаси ривожланади. Олдинги устунларнинг нейробластларидан орқа мия олдинги шохларининг ҳаракатлантирувчи нейронлари дифференциал лашади. Уларнинг аксонлари орқа миядан чиқади ва унинг олдинги илдизларини ҳосил қилади. Орқа устунлар ва

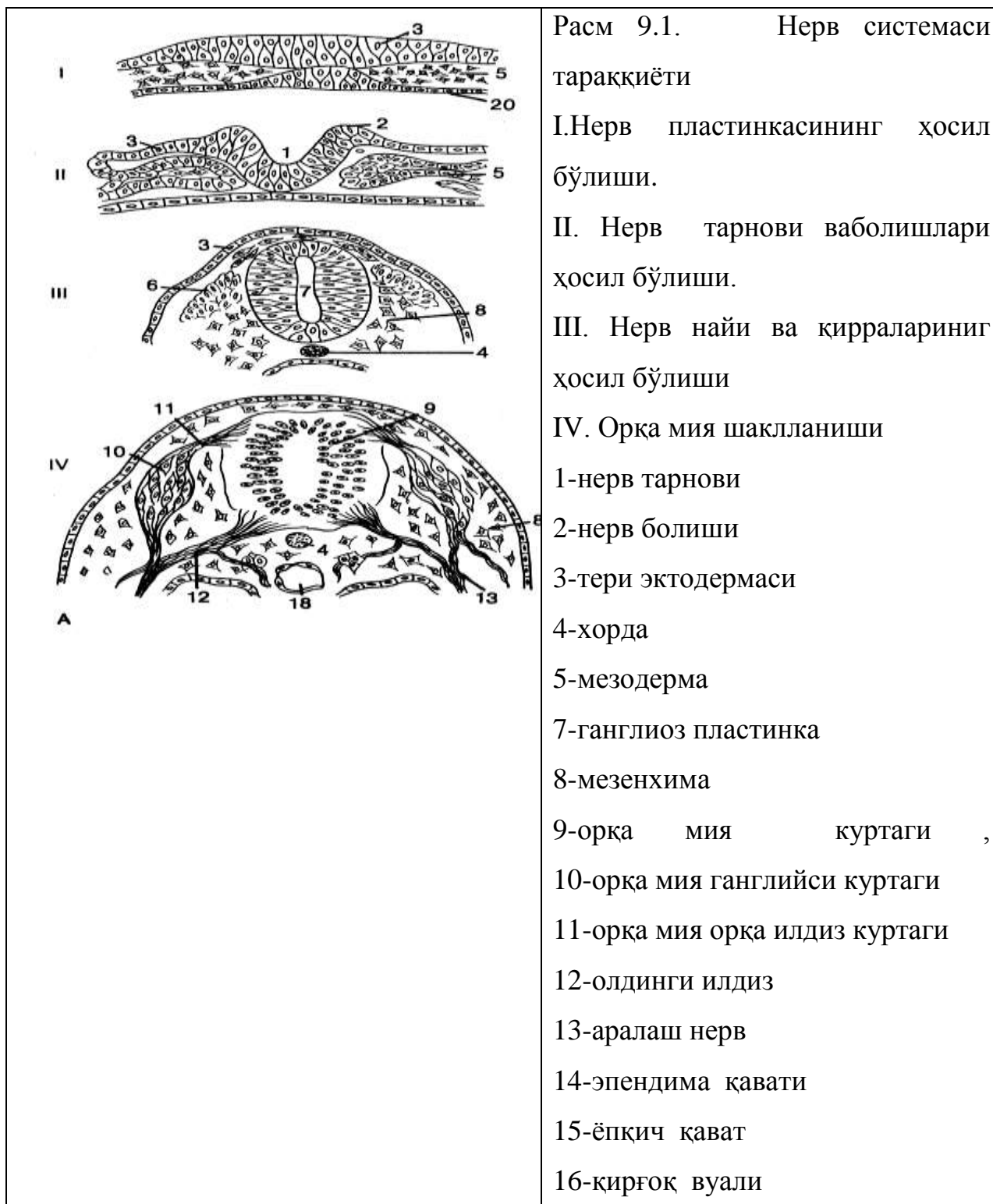
оралиқ зонада оралиқ (ассоциатив) нейронларнинг турли ядролари ривожланади. Уларнинг аксонлари орқа миyaning оқ моддасига ўтади ва турли ўтказувчи йўллarning таркибига қўшилади. Орқа миyaning орқа шохларига орқа мия тугунлари сезувчи нейронларнинг нейритлари орқа илдизчалар шаклида киради.

Нерв найи бош (краниал) ва дум (каудал) тешикларга эга. Эмбрион тараққиётининг тўртинчи ҳафтасининг охирига бориб, олдин каудал нейропоралар, сўнг аста-секин нерв найининг бош томонидаги тешик - краниал нейропора бекилиб кетади. Нерв найининг бош томонида копсимон кенгайма мавжуд бўлиб, бу тузилма бирламчи мия куртаги ҳисобланади. Нерв найининг шу қисмида учта бирламчи мия пуфаклари: *prosencephalon*- олдинги, *mesencephalon*-ўрта, *rhombencephalon*- орқа мия пуфаги рўёбга чиқади. Бу пуфаклар бош миyaning куртаги ҳисобланади. Кейинги жараён, яъни тўртинчи ҳафта давомида олдинги ва орқа мия пуфакларининг ҳар бири бир-биридан ажралиб кетмаган 2 та пуфакчага бўлинади. Шундай қилиб, 5 та мия пуфаклари ҳосил бўлади. Нерв найи нинг қолган қисмидан эса орқа мия куртаклари тараққий этади. Маълумки нерв найи даставвал бир қават ҳужайралардан иборат. Сўнгра, ҳужайра ларнинг тез бўлиниши натижасида най девори кўп қаватли ҳужайраларга эга бўлади.

Орқа миyaning тараққиёти билан бир вақтда орқа мия ва периферик нерв тугунлари ҳам ривожлана бошлайди. Улар учун бошланғич материал бўлиб ганглиоз пластинканинг нейробластлар ва глиобластларга дифференциал лашадиган ҳужайра элементлари ҳисобланади, улардан орқа мия тугунлари нинг нейронлари ва мантия глиоцитлари ҳосил бўлади. Ганглиоз пластинка ҳужайраларининг бир қисми периферияга, вегетатив нерв тугунлари ва хромаффин тўқима жойлашадиган соҳаларга кўчиб ўтади.

Эмбрионал тараққиётнинг 2-ойида нерв куртаги эктодермасидан юмшоқ ва тўр ёки ўргимчак инисимон мия пардалари ҳамда марказий нерв

системаси куртагини ўраб турган мезенхимадан каттиқ мия пардаси тараққий этади (расм 9.1) .



	17-целом
	18-аорта
	19-умуртқа поғоналари куртаги
	20-энтoderма

Сезувчи нерв тугунлари

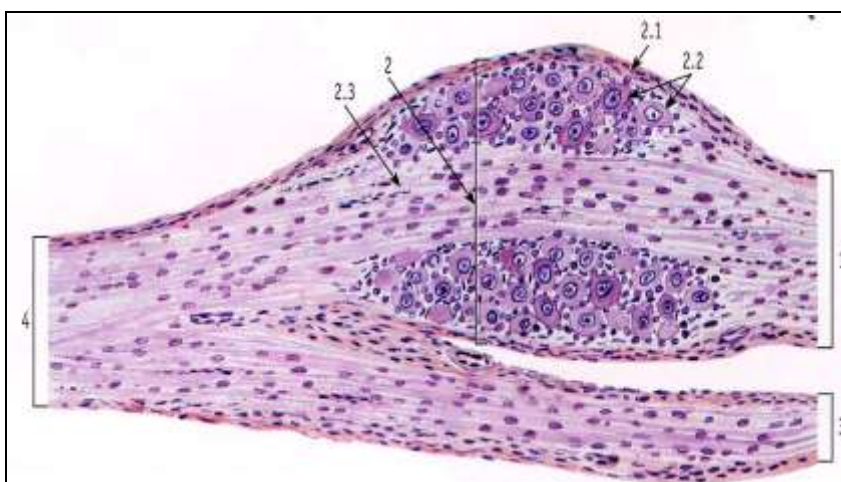
Сезувчи нерв тугунлари орқа миянинг орқа илдизлари ёки бош мия нервлари бўйлаб жойлашади.

Орқа мия тугуни

Орқа мия тугуни (спинал ганглия) бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Капсуладан тугун паренхимасига қон томирлари тутган бириктирувчи тўқиманинг юпқа қатламлари кириб боради ва унинг стромасини ҳосил қилади.

Орқа мия тугуни нейронлари асосан тугуннинг четки қисмларида гуруҳ-гуруҳ бўлиб жойлашади, тугуннинг марказида эса ушбу хужайра ларнинг ўсимталари жойлашади. Улар думалоқ шаклдаги йирик нейронлардир. Нейронларнинг дендритлари аралаш орқа мия нервларининг сезувчи қисми таркибида периферияга йўналади ва сезувчи нерв охирлари ҳосил қилиб тугайди. Аксонлари бирга қўшилиб, нерв импульсларини орқа миянинг кулранг моддасига ёки унинг орқа тизимчаси орқали узунчоқ мияга олиб борувчи орқа илдизларни ҳосил қилади. Тубан умуртқалиларнинг бутун умри мобайнида биполяр нейронлар сақланиб қолади. Баъзи бош мия нервлари тугунларининг (ganglion spirale cochleare) сезувчи нейронлари ҳам биполярдир. Юқори умуртқали ҳайвонлар ва одамнинг орқа мия тугуни нейронлари эса тараққиёт жараёнида псевдоуниполяр бўлиб қолади. Хужайраларнинг ўсимталари аста-секин бир-бирига яқинлашади, асослари қўшилиб ягона глиал парда билан ўралади. Дастлаб нейрон танасининг

чўзилган қисми (ўсимталарнинг асоси) калта бўлади, вақт ўтиши билан у ўсиб, нейрон танасини бир неча марта ўраб олади ва баъзан коптокча ҳосил қилади. Псевдоуниполяр нейронларнинг шаклланиш жараёнига доир бошқа фикрлар ҳам мавжуд: аксон дендрит шаклланганидан сўнг нейрон танасининг чўзилган қисмидан ўсиб чиқади. Хужайранинг аксон ва дендритлари тугун ичида ва унинг ташқарисида нейролеммоцитлардан ташкил топган парда билан қопланган. Орқа мия тугунлари нейронларининг таналари мантия глиоцитлари, йўлдош хужайралар, сателлит хужайралар ёки тугун глиоцитлари (*gliocyti ganglii*), деб аталувчи хужайралар қавати билан ўралган. Улар нейрон танасини ҳамма томондан ўраб туради ва думалоқ ядро тутаяди. Нейрон танасининг глиал пардаси ташқаридан нозик толали бириктирувчи тўқимадан иборат парда билан ўралган. Ушбу парданинг хужайралари ўзларининг овал шаклидаги ядролари билан ажралиб туради.



Расм 9.3. Орқа миянерв (сенсор) тугуни.
 1 – орқа илдиз;
 2 – орқа мия тугуни;
 2.1 – бириктирувчи капсула;
 2.2 – сезувчи псевдоуниполяр нейронларнинг таначалар, 2.3 – нерв толалари,
 3 – олдинги илдиз,

Периферик нервлар

Периферик нерв системасида нерв толалари тутамларга тўпланиб, нервларни ёки нерв стволларини ҳосил қилади. Нервлар бош ва орқа миядаги марказлар орасидаги, сезги аъзолар ва эффектор аъзолар (мушаклар, безлар ва ҳ.к.) ўртасидаги алоқаларни таъминлайди. Периферик нервлар миелинли ва миелинсиз нерв толалари, қон томирлари тутган бириктирувчи тўқимали пардалардан ташкил топган. Баъзи нервларда битта-яримта нерв хужайралари ва майда тугунлар учрайди. Нервнинг кўндаланг кесмасида нерв толаларининг ўқ цилиндрлари ва уларни ўраб турган глиал пардаларни кесимлари кўринади. Нерв стволи таркибидаги ҳар бир нерв толаси орасида сийрак толали бириктирувчи тўқиманинг юпқа қатлами – *эндоневрий* (endoneurium) жойлашади. Нерв толаларининг алоҳида тутамлари *периневрий*(perineurium) билан ўралган. Периневрий зич жойлашган хужайралар ва ингичка фибриллаларнинг навбатма-навбат ётган қаватларидан ташкил топган. Йўғон нервларнинг периневрийсида бундай қаватлар сони 5-6 тага етади. Фибриллалар нерв толалари бўйлаб бўйлама йўналган. Нерв стволини ташқи томондан фибробластлар, макрофаглар ва ёғ хужайраларига бой бўлган зич бириктирувчи тўқимадан иборат бўлган умумий парда – *эпиневррий*(epineurium) ўраб туради. Нервнинг бириктирувчи тўқимали пардалари қон ва лимфа томирлари, нерв охириларига бой. Эпиневррийга толанинг бутун узунлиги бўйлаб бир-бири билан анастомозлар ҳосил қилувчи қон томирлари келади. Эпиневррийдан артериялар периневрийга ва эндоневрийга кириб боради.

Периферик нервлар марказий нерв системасига боровчи ва ундан кетувчи афферент ва эфферент нерв толаларидан иборат. Афферент толалар организмнинг турли соҳаларидан ва ташқи муҳитдан олинган маълумотларни марказий нерв системасига етказди. Эфферент толалар эса импульс

ларни марказий нерв системасининг марказларидан ушбу марказлар томонидан бошқариладиган ишчи аъзоларга узатади. Фақат сезувчи нерв толаларидан ташкил топган сезувчи нервлар ва фақат импульсларни ишчи аъзоларга олиб боровчи ҳаракатлантирувчи нервлар фарқланади. Кўпчилик нервлар эса аралаш нервлар бўлиб, уларда сезувчи ва ҳаракатлантирувчи толалар бўлади, бундай нервлар ҳам миелинли, ҳам миелинсиз нерв толаларини тутлади.



Расм 9.4. Нервнинг кўндаланг кесими

Нерв ва сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима муносабатларига эътибор беринг

Орқа мия

Орқа мия (*medulla spinalis*) умуртқа поғонаси канали ичида жойлашган. Унинг узунлиги 41-45 см бўлиб, 31-32 жуфт олдинги ва шунча орқа шохлари бўлади. Орқа миянинг ўзаро анатомик ва функционал боғлиқ бўлган олдинги ва орқа шохларини тутган қисмлари сегмент, деб аталади. Орқа миянинг бўйин қисми 8 сегментдан, кўкрак қисми 12 сегментдан, бел

қисми 5 сегментдан, думғаза қисми 5 сегментдан, дум қисми 1-2 сегментдан иборат.

Тузилиши. Орқа мия бир-биридан олдинги томондан чуқур олдинги ёриқ, орқа тарафдан орқа оралик тўсиқ билан чегараланган иккита симметрик бўлақлардан тузилган. Орқа миянинг янги препаратларида оддий кўз билан унинг моддаси бир хил эмаслиги кўринади. Аъзонинг ички томони тўқроқ бўлиб, кулранг моддадан (*substantia grisea*) иборат. Орқа миянинг ташқи томонида очроқ бўлган оқ модда (*substantia alba*) жойлашади (расм 9.5). Орқа миянинг кўндаланг кесмасида кулранг модда “Н” ҳарфи ёки капалак шаклида кўринади. Кулранг модданинг туртиб чиққан жойлари шоҳлар, деб аталади. Олдинги ёки вентрал (*cornu ventrale*), орқа ёки дорсал (*cornu dorsale*), 8-бўйин ва 3-бел сегментлари соҳасида ён ёки латерал (*cornu laterale*) шоҳлар тафовут қилинади.

Орқа миянинг кулранг моддаси нейронлар танасидан, миелинсиз ва ингичка миелинли нерв толаларидан ҳамда нейроглиядан ташкил топган. Кулранг модданинг оқ моддадан фарқ қиладиган асосий таркибий қисми бўлиб мультиполяр нейронлар ҳисобланади. Катталиги, нозик тузилиши ва функционал аҳамиятига кўра ўхшаш нейронлар кулранг моддада тўп-тўп бўлиб жойлашади, улар ядролар деб аталади.

Орқа мия кулранг моддаси нейронлари ичида илдизча хужайралар, ички хужайралар ва тутамли хужайралар фарқланади. Илдизча хужайралар (*neurocytus radiculatus*)га орқа миянинг барча мотонейронлари киради. Уларнинг таналари олдинги шоҳларда, ён шоҳлардаги вегетатив марказларда (латерал -оралиқ ядро ва орқа миянинг пастки сегментларида – медиал оралик ядро да) жойлашади, аксонлари эса олдинги илдизча таркибида чиқиб, орқа мия нервларининг ҳаракатлантирувчи қисмини ташкил қилади. Ички хужайралар (*neurocytus internus*) нинг ўсимталари орқа миянинг бир сегменти соҳасида кулранг моддадан ташқарига чиқмайди ва синапслар ҳосил қилиб тугайди. Улар ассоциатив нейронлар

ҳисобланади. Тутамли ҳужайралар (*neurocytus funicularis*) нинг аксонлари толаларнинг алоҳида тутамлари шаклида ўша ёки қарама-қарши томондаги оқ моддага ўтиб, пастга тушади ёки юқорига кўтарилади ҳамда импульсларни орқа миyanинг муайян сегментларидан унинг бошқа сегментлари ва бош миyanинг тегишли марказларига олиб боровчи ўтказувчи йўллари ҳосил қилади.

Орқа миyanинг кулранг моддаси уч хил мультиполяр нейронлардан ташкил топган. Нейронларнинг биринчи тури филогенетик жиҳатдан энг қадимгиси бўлиб, кам сонли, тўғри ва кучсиз шохланган дендритларга эга (изодендритик тип). Бундай нейронлар оралиқ зонада кўпчиликни ташкил қилади ҳамда олдинги ва орқа шохларда учрайди. Нейронларнинг иккинчи тури кўп сонли кучли шохланган дендритлар тутайди, улар ўзаро чатишиб “коптокчалар” ҳосил қилади (идиодендритик тип). Улар олдинги шохларнинг ҳаракатлантирувчи ядролари ҳамда орқа шохлар (желатинасимон модда ядролари, Кларк ядроси) учун хосдир. Нейронларнинг учинчи тури дендритларининг ривожланиш даражасига кўра биринчи ва иккинчи тур нейронлари ўртасида оралиқ ўринни эгаллайди. Улар олдинги (дорсал қисми) ва орқа (вентрал қисми) шохларда, орқа шохнинг хусусий ядросида жойлашган.

Орқа шохларда ғовак зона, желатинасимон модда, орқа шохнинг хусусий ядроси ва кўкрак (Кларк ядроси) ядролари фарқ қилинади. Орқа ва ён шохлар ўртасида кулранг модда тасмалар ҳосил қилиб оқ моддага ботиб кириши натижасида унинг тўрсимон тузилма номини олган, тўрга ўхшаш юмшоқ қисми ҳосил бўлади.

Орқа шохларнинг ғовак зонаси кенг тармоқли глиал синч бўлиб, унда кўп миқдорда майда оралиқ нейронлар бор.

Желатинасимон моддада глиал элементлар кўпчиликни ташкил қилади. Бу ерда нерв ҳужайралари жуда кам ва майда бўлади.

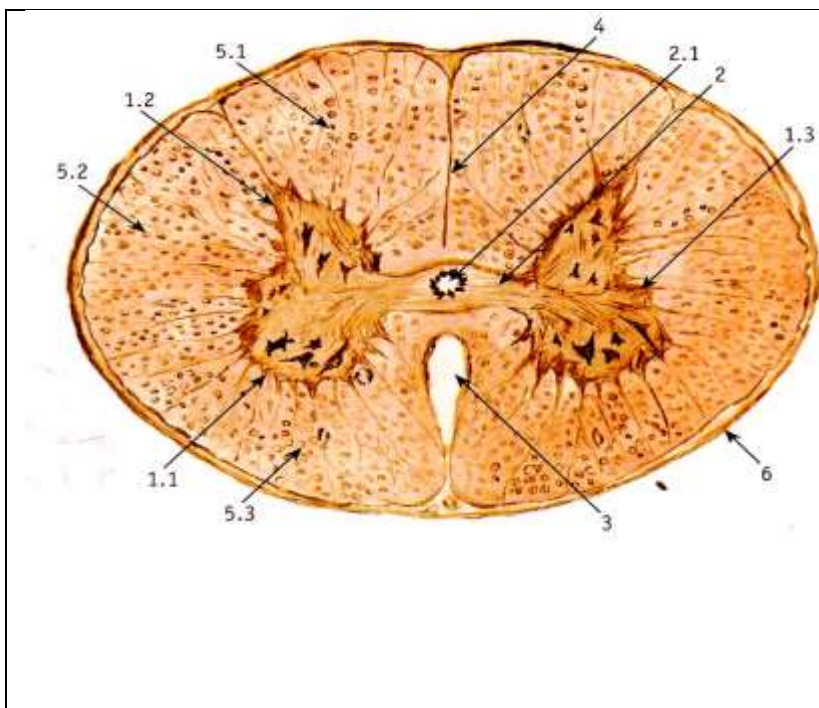
Орқа шохлар диффуз жойлашган оралиқ ҳужайраларга бой. Улар

майда мультиполяр ассоциатив ва комиссурал хужайралар бўлиб, уларнинг аксонлари орқа мия кулранг моддасининг ўша томони (ассоциатив хужайралар) ёки қарама-қарши томони (комиссурал хужайралар) ичида тугайди.

Говак зона ва желатинасимон модда нейронлари ҳамда оралик хужайралар маҳаллий рефлектор ёйини туташтириб, орқа мия тугунларининг сезувчи нейронлари ва орқа мия олдинги шохларининг ҳаракат лантирувчи нейронлари ўртасидаги алоқаларни таъминлайди.

Орқа шох нинг ўртасида орқа шохнинг хусусий ядроси жойлашади. У оралик нейрон лардан ташкил топган. Ушбу хужайраларнинг аксонлари олдинги оқ тўсиқ орқали орқа миянинг қарама-қарши томонидаги оқ модданинг ён устунча сига ўтади, бу ерда вентрал орқа мия-мияча ва орқа мия-таламик ўтказувчи йўллари таркибига қўшилади ва мияча ҳамда кўрув дўмбоғи томон йўналади (расм 9.5).

Дорсал ядро (Кларк ядроси) кучли шохланган дендритлар тутган йирик оралик нейронлардан ташкил топган. Уларнинг аксонлари ўша томондаги оқ модданинг ён устунчаларига ўтади ва дорсал орқа мия-мияча йўли (Флеминг) таркибида миячага кўтарилади.



Расм 9.5. Орқа миянинг гистологик тузилиши
 1 – кулранг модда;
 1.1 – олдинги (вентрал) шох; 1.2 – орқа (дорсал) шохи,
 1.3 – ён (латерал) шохи;
 2 – марказий кулранг тусиғи
 2.1 – марказий канал;
 3 – ўрта оралик ёриқ;

	4 – ўрта эгат; 5 – оқ модда (трактлар); 5.1 – дорсал устунча; 5.2 – латерал устунча; 5.3 – вентрал устунча; 6 – юмшоқ мия пардаси
--	---

Оралик зонада медиал оралик ва латерал оралик ядролар фарқланади. Медиал оралик ядро нейронларининг аксонлари ўша томондаги вентрал орқа мия-мияча йўлига қўшилади. Ён шохларда жойлашган латерал оралик ядро симпатик рефлектор ёйининг ассоциатив нейронлари гуруҳидан иборат. Ушбу нейронларнинг аксонлари соматик ҳаракатлантирувчи толалар билан биргаликда орқа миядан олдинги илдизчалар таркибида чиқади ва симпатик ствол тармоқларининг оқ бириктирувчи тармоқлари сифатидан улардан ажралиб туради.

Олдинги шохларда орқа миянинг энг катта нейронлари жойлашган, улар таналарининг диаметри 100-150 мкм бўлиб, йирик ядро тутади. Ён шохдаги ядроларнинг ҳужайралари каби бу нейронлар ҳам илдизча ҳужайралар бўлиб, уларнинг аксонлари олдинги илдизчалар нерв толаларининг асосий қисмини ташкил қилади. Аралаш орқа мия нервлари таркибида улар периферияга йўналади ва скелет мушакларида ҳаракат нерв охирларини ҳосил қилади. Ушбу ядролар соматомотор марказлардир. Олдинги шохларда ҳаракат нейронларининг медиал ва латерал гуруҳлари яққол фарқланади. Медиал гуруҳ ҳужайралари тана ва умуртқа мушаклари ишини бошқаради ва орқа миянинг бутун узунлиги бўйлаб яхши ривожланган. Латерал гуруҳ бўйин ҳамда бел соҳасидаги бўртмаларда жойлашади ва қўл ҳамда оёк мушакларини иннервация қилади. Функционал

аҳамиятига кўра мотонейронлар уч гуруҳга бўлинади: йирик α -мотонейронлар, майда α -мотонейронлар ва γ -мотонейронлар. Булардан ташқари, олдинги шохларда тормозловчи ва ассоциатив хужайралар ҳам мавжуд. Йирик α -мотонейронлар на фақат олдинги шохлардаги, балки бутун орқа миядаги энг йирик нейронлардир. Бу олдинги шохларни орқа шохлардан ажратиш мумкин бўлган асосий белгилардан биридир. Йирик альфа-мотонейронлар скелет мушакларининг кескин қисқаришини таъминлайди, ихтиёрий ва шартсиз-рефлектор ҳаракатларда иштирок этади. Майда альфа-мотонейронлар бош миянинг пўстлоқ ости марказлари назоратида бўлади ва беихтиёр ёки англаб олинмаган (шу жумладан, шартли рефлектор) ҳаракатларни, бундан ташқари мушаклар тонусини таъминлайди.

Гамма-мотонейронлар ретикуляр формация томонидан бошқарилади ва нерв-мушак урчуғлари таркибидаги интрафузал мушак толаларининг эфферент иннервациясини амалга оширади, мушак толаларининг секин қисқаришида иштирок этади.

Олдинги шохларнинг тўртинчи нейронлари Реншоу хужайралари бўлиб, улар тормозловчи нейронлар ҳисобланади. Улар сигналларни мотонейронлардан қабул қилади ва, ушбу сигналлар ҳаддан ортиқ бўлганда, қарама-қарши алоқалар принципига кўра мотонейронларни тормозлайди.

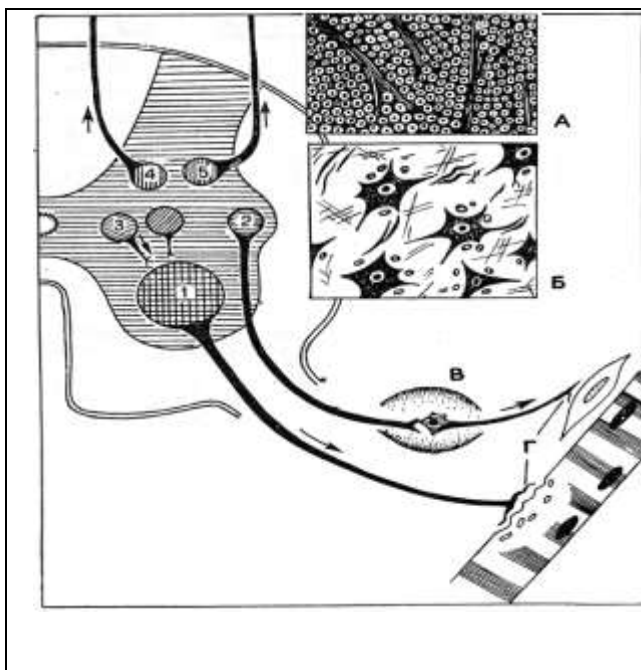
Нихоят, олдинги шохларда, Кахалнинг интерстициал ядроси таркибида ассоциатив хужайралар ҳам мавжуд. Улар орқа мия тугунларининг сезувчи нейронларидан сигналларни олади ва бир нечта қўшни сегментларнинг мотонейронларига узатади (расм 9.6).

Орқа миянинг нейроглияси. Орқа мия канали эпендимоглия билан қопланган, у орқа мия суюқлигини ҳосил қилишда ва айланишида иштирок этади. Эпендимокитларнинг периферик охиридан битта узун ўсимта чиқади ва орқа миянинг барча қаватларидан ўтиб, унинг ташқи чегараловчи

мембранаси таркибига киради.

Кулранг модда синчининг асосий қисмини протоплазматик ва толали астроцитлар ташкил қилади. Толали астроцитларнинг ўсимталари кулранг моддадан ташқарига чиқади ва бириктирувчи тўқима элементлари билан биргаликда оқ моддадаги тўсиқларни ҳамда қон томирлар атрофидаги ва орқа миянинг юзасидаги глиал пардаларни ҳосил қилишда иштирок этади. Олигодендроглия хужайралари нерв толаларининг пардалари таркибига киради. Микроглия орқа мияга қон томирларининг унга ўсиб кириши орқали тушади ва кулранг ҳамда оқ моддага тарқалади.

Орқа миянинг оқ моддаси бўйлама йўналган, асосан миелинли нерв толалари ва нейроглиянинг йиғиндисидан иборат. Нерв системасининг турли қисмларини бир-бири билан боғлаб турувчи нерв толаларининг тутамлари орқа миянинг ўтказувчи йўллари, деб аталади. Кулранг модданинг шохлари ва глиал тўсиқлар оқ моддани уч жуфт: орқа, ён ва олдинги устунчаларга ажратади. Орқа устунчалар бир-биридан орқа тўсиқ билан ажралган ва асосан юқорига кўтарилувчи йўллардан иборат. Ён устунчаларда юқорига кўтарилувчи ва пастга тушувчи толалар деярли тенг миқдорда бўлади. Олдинги устунчалар ўртасида чуқур олдинги ёриқ бўлиб, ушбу устунчалар таркибидаги ўтказувчи йўллар асосан пастга тушувчи йўллар ҳисобланади.



Расм 9.6. Орқамия тузилиши (схема).

- 1 – олдинги шоҳ мотонейрони
- 2 – латерал оралик ядро (вегетатив)
- 3- медиал оралик ядро (вегетатив)
- 4 – дорсал ядро
- 5 – орқа шоҳ хусусий ядроси

Ёшга кўра ўзгаришлари. Чақалоқларда орқа мия нерв тизимининг бошқа қисмларига нисбатан яхши ривожланган. Туғилишига яқин орқа мия канали эркин юзаси киприк тутувчи эпэндимокитлар билан қопланади. Бу киприклар 5 ёшга келганда йўқолади. Макро- ва микроглиялар шаклланиши 6 ойликда тугайди. Чақалоқларда орқа миянинг ҳамма ядролари мавжуд бўлиб, нейроцитлари майда, улар пигмент тутмайдилар. Чақалоқлар нерв толаларининг миелин ланишини катталарга қараганда анча суст бўлади. Миелинизация жараёни 2-3 ёшга келиб яқунланади. Аfferент толаларда бу жараён эfferент толаларга нисбатан тез боради. Пирамида йўли толалари 2-3 ойликда катта ёшдагиларга ўхшаб қолади. Ён тутам толалари миелинизацияси 4 ёшга келиб яқунланади.

Спинал ганглийлар организмнинг кўп қисмидан сезги импульсларини орқа мияга олиб келади. Шунинг учун унинг жарохати ташқаридан келадиган сезгини пасайтириши ёки умуман ўтказмаслиги мумкин. Орқа мияда кўп орттирилган ёки туғма касалликлар учрайди. Туғма касалликлар кўпроқ нерв найининг тараққиёти билан боғлиқдир.

Болаларда кўп вақт орқа мия чурраси учрайди.

Катта одамда спинал суюклик микдори 150мл атрофида бўлади ва ҳар 4-7 соатда янгиланиб туради. Бир суткада 500млгача суюклик ишланади. Суюклик таркибида натрий, хлор, калий элементлари кўп булади. Суюклик кўпроқ тўр қаватда сўрилади.

Бош мия

Бош мия нерв найининг олдинги (краниал) бўлимидан тараққий этади. Дастлаб краниал бўлим тортмалар ёрдамида учта: олдинги, ўрта ва орқа пуфакчаларга бўлинади. Сўнгра бир нечта қўшимча бўйлама бурмалар пайдо бўлиб, олдинги ва орқа пуфакчаларнинг ҳар бирини иккитадан қисмга ажратади. Натижада, бош миянинг бўлажак бўлимлари сонига мос равишда бешта мия пуфакчалари ҳосил бўлади. Ушбу бўлимларнинг нерв тўқимаси пуфакчалар деворининг материалидан шаклланади. Пуфакчалар бўшлиғининг ўлчамлари эса нисбатан кичрайиб, улар бош мия қоринчалари ва сильвий водопроводига айланади.

Бош мияда кулранг ва оқ моддалар тафовут қилинади, лекин бу иккала таркибий қисмларнинг бўлиниши орқа мияга қараганда анча мураккаб. Бош мия кулранг моддасининг кўпчилик қисми катта ярим шарлар ва миячанинг юзасида уларнинг пўстлоғини ҳосил қилиб жойлашади. Камчилик қисми оқ модданинг ичида жойлашиб, мия ўзагининг кўп сонли ядроларини ҳосил қилади.

Мия ўзаги ёки стволи

Мия ўзаги таркибига узунчоқ мия, кўприк, мияча ҳамда ўрта ва оралик мияларнинг тузилмалари киради. У оқ моддадан ва унинг турли соҳаларида жойлашган нейронлар тўплами бўлган кулранг модда оролчалари – ядролардан иборат. Кулранг модданинг барча ядролари фаолиятига кўра ҳаракатлантирувчи, сезувчи ва ассоциатив гуруҳларга бўлинган мультиполяр нейронлардан ташкил топган. Мия ўзагининг мукамал тузилиши ва ўтказувчи йўллари нормал анатомия ва неврология курсларида

батафсил баён қилинган. Мия ўзагида калла нервларининг ядролари ва оралик (ўзгартирувчи) ядролар фарқ қилинади.

Калла нервлари ядроларига узунчоқ миянинг тил ости, қўшимча, адашган, тил-ютқин, даҳлиз-чиғаноқ нервларининг, кўприкнинг юз ва уч бошли нервларининг ядролари киради. Оралик ядроларга узунчоқ миянинг пастки қўшимча медиал ва орқа қўшимча олива ядролари; кўприкнинг юқори олива ядроси, трапециясимон тана ядроси, латерал илмоқ ядро; миячанинг тишсимон ядроси, пўкаксимон ядроси, чодирнинг ядроси, шарсимон ядроси; ўрта миянинг қизил ядроси ва бошқалар киради.

Узунчоқ мия. Узунчоқ мияда, аксарият, унинг IV қоринчанинг тубини ҳосил қилувчи дорсал қисмида, юқорида санаб ўтилган сезувчи ва ҳаракатлантирувчи калла нервларининг ядролари жойлашган. Оралик ядролардан пастки оливаларни айтиб ўтиш лозим. Улар аксонлари мияча ва кўрув дўмбоғининг нейронлари билан синаптик боғланишлар ҳосил қилувчи йирик мультиполяр нерв хужайралари тутади. Пастки оливаларга мияча, қизил ядро, ретикуляр формация ва орқа миядан толалар келади, улар билан пастки олива нейронлари ўзига хос толалар орқали боғланган. Узунчоқ миянинг марказий қисмида бош миянинг муҳим координация аппарати – ретикуляр формация (тўрсимон тузилма) жойлашади.

Ретикуляр формация (тўрсимон тузилма) орқа миянинг юқори қисмида бошланади ва узунчоқ мия орқали кўприк, ўрта мия, кўрув дўмбоғининг марказий қисми, гипоталамус ва кўрув дўмбоғи билан қўшни бўлган бошқа соҳаларга чўзилиб кетади. Ретикуляр формацияда турли томонга йўналган кўп сонли нерв толалари биргаликда тўр ҳосил қилади. Ушбу тўрда мультиполяр нейронларнинг майда гуруҳлари жойлашади. Нейронлар турли катталиқда бўлиб, жуда кичик нейрондан тортиб, жуда йирик хужайралар ҳам мавжуд. Майда нейронлар кўпчиликни ташкил қилади ва ретикуляр формациянинг ўзида жуда кўп бирикишлар ҳосил қилувчи калта аксонлар тутади. Йирик нейронларнинг ўзига хослиги

шундаки, уларнинг аксонлари кўпинча бифуркациялар ҳосил қилиб, биринчиси пастга, орқа мияга ва иккинчиси юқорига, кўрув дўмбоғи ёки оралик миянинг бошқа базал соҳаларига ва катта ярим шарларга кетувчи тармоқларларга ажралади.

Ретикуляр формация орқа мия-ретикуляр тракти, вестибуляр ядро, катта ярим шарлар пўстлоғи, айникса, унинг ҳаракатлантирувчи маркази, гипоталамус ва бошқа шу каби жуда кўп манъбалардан сезувчи толалар олади. Ретикуляр формация мураккаб рефлектор марказ бўлиб, марказий нерв системасининг турли бўлимлари фаоллигининг дастлабки даражасига жавоб беради, уларни кўтаради ёки пасайтиради. Бунда, чунончи, гамма-мотонейронларга таъсир қилиш орқали скелет мушакларининг тонуси ва стереотип ҳаракатлар, масалан, нафас олиш назорат қилинади.

Юқорида қайд қилинганлар кўрсатадики, нафас маркази ё ретикуляр формациянинг бир қисми ҳисобланади ёки унинг назорати остида бўлади ва узунчоқ мияда жойлашади. Нафас маркази икки хил: инспиратор (нафас олувчи) ва экспиратор (нафас чиқарувчи) нейронлардан ташкил топган. Нейронларнинг унисини ҳам, бунисини ҳам аксонлари орқа мияга, нафас мушаклари – диафрагма ва қовурғалараро мушакларни иннервация қилувчи мотонейронларга боради. Нафас марказининг нейронлари автоматизмга эга бўлиб, нафас олиш ва нафас чиқаришни мунтазам галма-галлигини таъминлайди. Ушбу нейронларнинг фаоллигига кўпчилик тузилмалар ва омиллар таъсир қилади. Энг аввало, бу қондаги CO_2 , O_2 ва водород ионлари миқдорини сезувчи хеморецепторлардир. Маълумки, ушбу параметрларни ўзгариши нафас олишнинг тезлиги ва чуқурлигига таъсир қилади. Нафас марказига адашган нервнинг яқин жойлашган ядролари ҳам таъсир қилади. Чунончи, ўпка альвеолаларида механорецепторлар бўлиб, нафас олганда улардан сигналлар адашган нерв (п. *vagus*) нинг сезувчи толалари орқали нафас маркази нейронларига келади ва уларнинг фаоллигини ўзгартиради. Ниҳоят, нафас марказига марказий

нерв системасини бошқа бўлимларининг (катта ярим шарлари пўстлоғи, гипоталамус, варолий кўприги) айрим соҳалари ҳам таъсир қилади. Масалан, бу нафас олишни ихтиёрий бошқаришни ҳамда нафас олишнинг нутқ ва одамнинг рухий (эмоционал) ҳолатига автоматик тарзда мослашишини таъминлайди.

Узунчоқ мия тузилмалари орасида тўрт жуфт (IX–XII) пастки калла нервларининг ядролари, шу жумладан, парасимпатик нерв системасининг асосан адашган нервга (X жуфт) тегишли бўлган ядролари жойлашган. Ушбу ядролар томирлар тонусини, бронхларни, юрак ишини ва бошқа вегетатив фаолиятларни бошқаради. Узунчоқ мияда оқ модда асосан вентролатерал соҳани эгаллайди. Миелинли нерв толаларнинг асосий тутамлари унинг вентрал қисмида ётган кортико-спинал тутамлар (узунчоқ мия пирамидалари) дан иборат. Унинг ён соҳаларида орқа мия-мияча йўлининг толаларидан ҳосил бўлган арқонсимон таналар жойлашади. Бу ердан толалар миячага боради. Понасимон ва ингичка тутамлар ядролари нейронларининг аксонлари ички ёйсимон толалар шаклида ретикуляр формацияни кесиб ўтади, ўрта чизикда чок ҳосил қилиб кесишади ва кўрув дўмбоғига йўналади.

Шундай қилиб, ҳажми унча катта бўлмаган узунчоқ мияда жуда кўп муҳим марказлар ва ўтказувчи йўллар тўпланган. Шу сабабли унинг шикастланиши ҳаёт учун ўта ҳавфлидир.

Кўприк дорсал (қопқоқ) ва вентрал қисмларга бўлинади. Дорсал қисмида узунчоқ миянинг ўтказувчи йўллари, V-VII жуфт калла нервларининг ядролари, кўприкнинг ретикуляр формацияси жойлашади. Вентрал қисмида кўприкнинг хусусий ядролари ва пирамида йўлининг бўйлама йўналган толалари жойлашган. Кўприк ядролари мультиполяр нейронлардан тузилган бўлиб, турли ядроларда уларнинг катталиги ва шакли турличадир. Кўприкнинг орқа қисмини оралик ядроларига юқори олива ядроси, трапециясимон тана ядроси ва латерал илмоқ ядроси

киради. Чиғаноқсимон тугун нейронларининг аксонлари узунчок миянинг олдинги ва орқа чиғаноқсимон ядроларида тугайди. Олдинги чиғаноқсимон ядро нейронларининг аксонлари юқори олива ядросида ва трапециясимон тана ядроларида тугайди. Юқори олива ядроси, орқа чиғаноқсимон ядро, трапециясимон тана ядролари хужайраларининг аксонлари латерал илмоқни ҳосил қилади. Унинг таркибига латерал илмоқ ядроси нейронлари ва уларнинг ўсимталари ҳам кирди. Латерал илмоқ бирламчи эшитув марказлари – ўрта мия томининг пастки тепалигида ва медиал тирсакли танада тугайди.

Ўрта мия ўрта миянинг томидан (тўрт тепалик), ўрта мия копкағидан, қора модда ва мия оёқчаларидан тузилган. Тўрт тепалик томнинг пластинкасидан, иккита рострал (юқори) ва иккита каудал (пастки) тепачалардан ташкил топган. Рострал тепачалар (кўрув анализаторининг таркибий қисми) нейронларнинг қаватма-қават жойлашганлиги билан ажралиб туради, каудал тепачалар (эшитув анализаторининг таркибий қисми) ядро тарзида тузилган. Ўрта мия копкағида 30 га яқин ядролар, шу жумладан, қизил ядро жойлашган. Қизил ядро йирик хужайрали ва майда хужайрали қисмлардан ташкил топган. Йирик хужайрали қисми охириги миянинг базал ганглияларидан импульсни олади ва сигналларни руброспинал тракт орқали орқа мияга, руброспинал тракт коллатераллари орқали эса ретикуляр формацияга узатади. Қизил ядронинг майда нейронлари мияча-қизил ядро йўли орқали миячадан келган импульслар билан кўзғалади ва ретикуляр формацияга импульслар юборади. Қора модда, деб аталишининг сабаби унинг майда урчуғсимон нейронларида меланин бўлади. Мия оёқчалари катта ярим шарлардан келган миелинли толалардан ҳосил бўлган.

Оралик мия. Оралик миянинг асосий қисми кўрув дўмбоғидан иборат. Ундан вентрал томонда майда нейронларга бой бўлган гипоталамик соҳа жойлашган. Кўрув дўмбоғи бир-биридан оқ модданинг юпқа

катламлари билан ажралиб турган кўпгина ядролар тутайди. Ядролар ўзаро ассоциатив толалар билан боғланган. Таламик соҳанинг вентрал ядроларида юқорига кўтарилувчи сезувчи йўллар тугайди. Улардан нерв импульслари пўстлоқга узатилади. Нерв импульслари бош миядан кўрув дўмбоғига экстрамирамидал ҳаракатлантирувчи йўллар орқали келади. Ядроларнинг каудал гуруҳида (кўрув дўмбоғининг ёстикчаси) кўрув йўлининг толалари тугайди.

Гипоталамик соҳа бош миянинг ҳарорат, қон босими, сув, ёғ алмашинуви ва бошқаларни бошқарувчи муҳим вегетатив марказидир. Гипоталамик соҳа одамда 7 гуруҳ ядролардан ташкил топган. Гипоталамус ҳақидаги батафсил маълумот “Эндокрин система” бобида келтирилган.

Мияча

Мияча англаб олинмаган проприоцептив ва вестибуляр сезувчанликнинг бош анализатори ҳисобланади, айнан у ҳаракатнинг автоматик координациясига ва мувозанатни сақлашга жавоб беради. Мияча (cerebellum) узунчоқ мия ва кўприкнинг устида жойлашади. У мия ўзаги билан афферент ва эфферент ўтказувчи йўллар орқали боғланган. Ушбу йўллар йиғилиб, миячанинг уч жуфт оёқчаларини ҳосил қилади. Миячанинг юзасида эгат ва бурмалар жуда кўп бўлиб, улар мияча юзасини анча оширади (катталарда 975-1500 см²). Перпендикуляр кесмаларда эгат ва пушталар миячага хос бўлган “ҳаёт дарахти” (“arbor vitae”) кўринишини ҳосил қилади. Миячада кулранг модданинг асосий қисми ташқарида жойлашади ва унинг пўстлоғини ташкил қилади. Кулранг модданинг камчилик қисми марказий ядролар сифатида оқ модданинг ичида чуқур ётади. Ҳар бир бурманинг марказида оқ модданинг юпқа қатлами мавжуд бўлиб, у устидан яхлит пўстлоқ ҳосил қилувчи кулранг модда қавати билан қопланган (расм 9.7).

Миячанинг пўстлоғида уч қават: ташқи молекуляр (stratum

moleculare), ўрта ганглионар ёки ноксимон нейронлар (*stratum neuronum piriformium*) ва ички донадор (*stratum granulosum*) қаватлар фарқ қилинади (расм 9.7).



Ганглионар қават қатъий бир қатор бўлиб жойлашган ноксимон нейронлар (*neuronum piriforme*, Пуркинъе хужайралари) дан ташкил топган. Уларнинг йирик (60 x 35 мкм) ноксимон танасидан, одатда 2-3 та дендрит чиқиб, дарҳол тўғри бурчак ҳосил қилиб эгилади ва маълум масофада бурма юзасига параллел жойлашади (расм 9.8). Дендритлар жуда кўп шохчалар бериб, молекуляр қаватни тешиб ўтади ва ўрмаловчи толалар ҳамда донача хужайралар аксонлари билан синапслар ҳосил қилади. Дендритларнинг ҳамма шохчалари битта текисликда, бурмалар йўналишига перпендикуляр жойлашади, шу сабабли бурмаларнинг кўндаланг ва бўй лама кесмаларида ноксимон хужайраларнинг дендритлари турлича кўринади. Пуркинъе хужайралари танасининг остки қисмидан аксон чиқиб, мияча пўстлоғининг донадор қавати орқали оқ моддага ўтади ва мияча ядроларининг нейронлари билан синапслар ҳосил қилиб тугайди. Донадор қават ичида ушбу аксонлардан коллатераллар кетади, улар ганглионар қаватга қайтиб, кўшни

Пуркинъе хужайраларининг таналари ва дендритларининг пастки тармоқлари билан синапслар ҳосил қилади.

Молекуляр қават асосан икки хил: саватсимон ва юлдузсимон нейронлар тутати. Саватсимон нейронлар (*neuronum corbiferum*) молекуляр қаватнинг пастки 1/3 қисмида жойлашади. Улар ноғўғри шаклдаги майда (10-12 мкм) нейронлардир. Уларнинг узун ингичка дендритлари асосан бурмаларга кўндаланг текисликда тармоқланади. Узун аксонлари доимо бурмаларга нисбатан кўндаланг ва ноксимон нейронлар устидаги юзага параллел йўналади. Улар бутун узунлиги бўйлаб пастга, ноксимон нейронлар танасига тушувчи коллатераллар беради. Коллатераллар бошқа толалар билан биргаликда Пуркинъе хужайраларининг танасини зич ўраб, ўзига хос тузилма – нерв толаларининг саватчасини (*corbis neurofibrum*) ҳосил қилади. Саватсимон хужайраларнинг ўсимталари молекуляр қаватдан ташқарига чиқмайди. Саватсимон нейронларнинг фаоллашуви ноксимон нейронларни тормозлайди.

Юлдузсимон нейронлар (*neuronum stellatum*) саватсимон хужайралардан юқорида жойлашади ва икки хил бўлади. Майда юлдузсимон нейронлар ингичка, калта дендритлар ва ноксимон хужайраларнинг дендритларида синапслар ҳосил қилувчи кам тармоқланган аксонларга эга. Йирик юлдузсимон нейронлар майдаларидан фарқли ўлароқ, узун ва кучли шохланган дендрит ҳамда аксонлар тутати. Уларнинг аксонларини шохчалари ноксимон хужайраларнинг дендритлари билан боғланади, лекин айрим шохчалар ноксимон хужайраларнинг таналаригача етиб боради ва саватчалар таркибига қўшилади. Молекуляр қаватнинг саватсимон ва юлдузсимон нейронлари оралиқ нейронларнинг ягона системасини ҳосил қилади ва бурмаларга кўндаланг бўлган текисликда ноксимон нейронларнинг танаси ва дендритларига тормозловчи нерв импульсларини узатади.

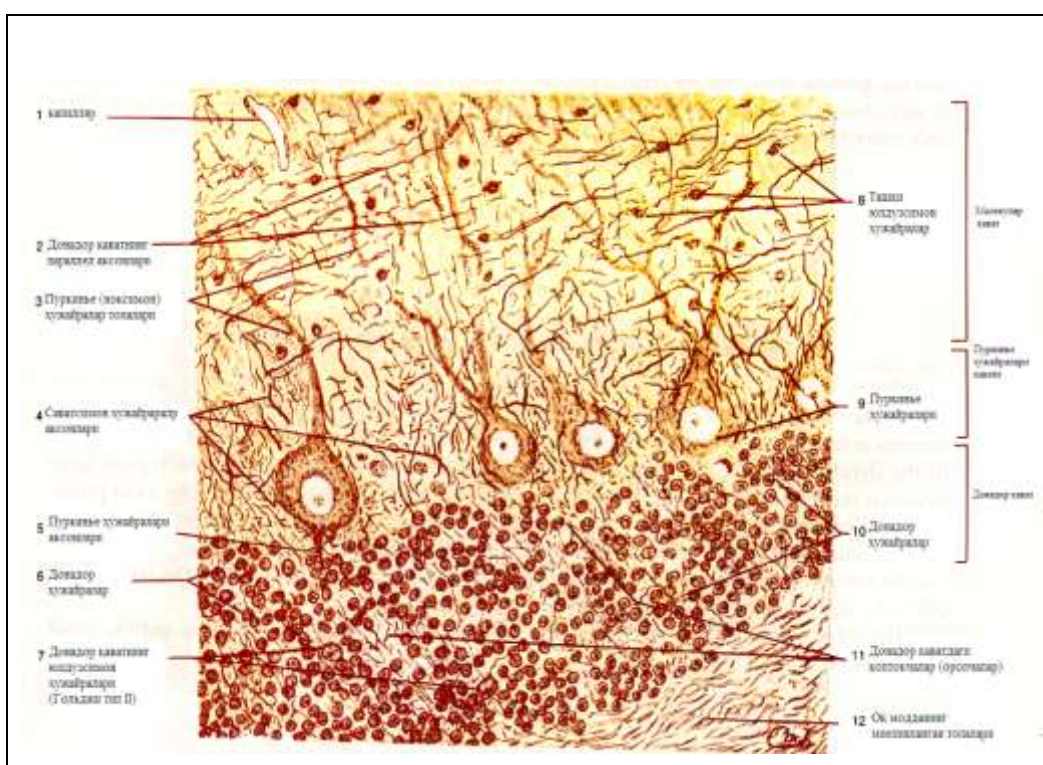
Донадор қават нейронларга жуда бой. Донадор қаватни ҳосил

килувчи асосий хужайралар – доначалар ёки донача нейронлар (*neuronum granuloformis*), деб аталади. Уларнинг цитоплазмаси кам, кичик (5-8 мкм) перикариони думалоқ ва нисбатан йирик ядро билан тўлиб туради. Хужайранинг танасидан 3-4 та калта дендрит чиқади ва шу қаватнинг ўзида кушларнинг панжасига ўхшаб шохланиб тугайди. Донача нейронларнинг дендритлари миячага келган қўзғатувчи (афферент) мохсимон толалар билан синаптик алоқага кириб, “мияча коптокчалари” (*glomerulus cerebellaris*), деб аталган ўзига хос тузилмаларни ҳосил қилади. Донача хужайраларнинг аксонлари молекуляр қаватга етиб боради ва ерда Т шаклида мияча бурмалари бўйлаб пўстлоқ юзасига параллел равишда икки томонга йўналган иккига тармоққа ажралади. Ушбу параллел толалар катта масофани босиб ўтиб, кўпгина нохсимон хужайралар дендритларининг шохчаларини кесиб ўтади ва улар билан ҳамда саватсимон ва юлдузсимон нейронларнинг дендритлари билан синапслар ҳосил қилади. Шундай қилиб, донача хужайраларнинг аксонлари мохсимон толалардан олган қўзғалишни узоқ масофадаги кўпчилик нохсимон хужайраларга узатади.

Миячани донадор қавати хужайраларининг иккинчи хили тормозловчи йирик юлдузсимон Голжи нейронларидир (*neuronum stellatum magnum*). Уларнинг икки: калта аксонли ва узун аксонли турлари фарқ қилинади. Калта аксонли нейронлар (*neuronum stellatum breviaxonicum*) ганглионар қаватнинг яқинида ётади. Уларнинг шохланган дендритлари молекуляр қаватда тарқалади ва параллел толалар – донача хужайраларни аксонлари билан синапслар ҳосил қилади. Аксонлари донадор қаватга, мияча коптокчаларига йўналади ва мохсимон толалар синапсларидан олдинроқда донача хужайралар дендритларининг охирги шохчалари билан синапслар ҳосил қилиб тугайди. Юлдузсимон нейронларнинг қўзғалиши мохсимон толалардан келаётган импульсларни тўсиб қўйиши мумкин. Узун аксонли юлдузсимон нейронларнинг (*neuronum stellatum longiaxonicum*) баъзи бирлари донадор қаватда жуда кўп шохланувчи дендритлар ва оқ

моддага чиқувчи аксонлар тутади. Ушбу ҳужайралар мияча пўстлоғининг турли соҳалари ўртасидаги алоқаларни таъминлайди, деб тахмин қилинади.

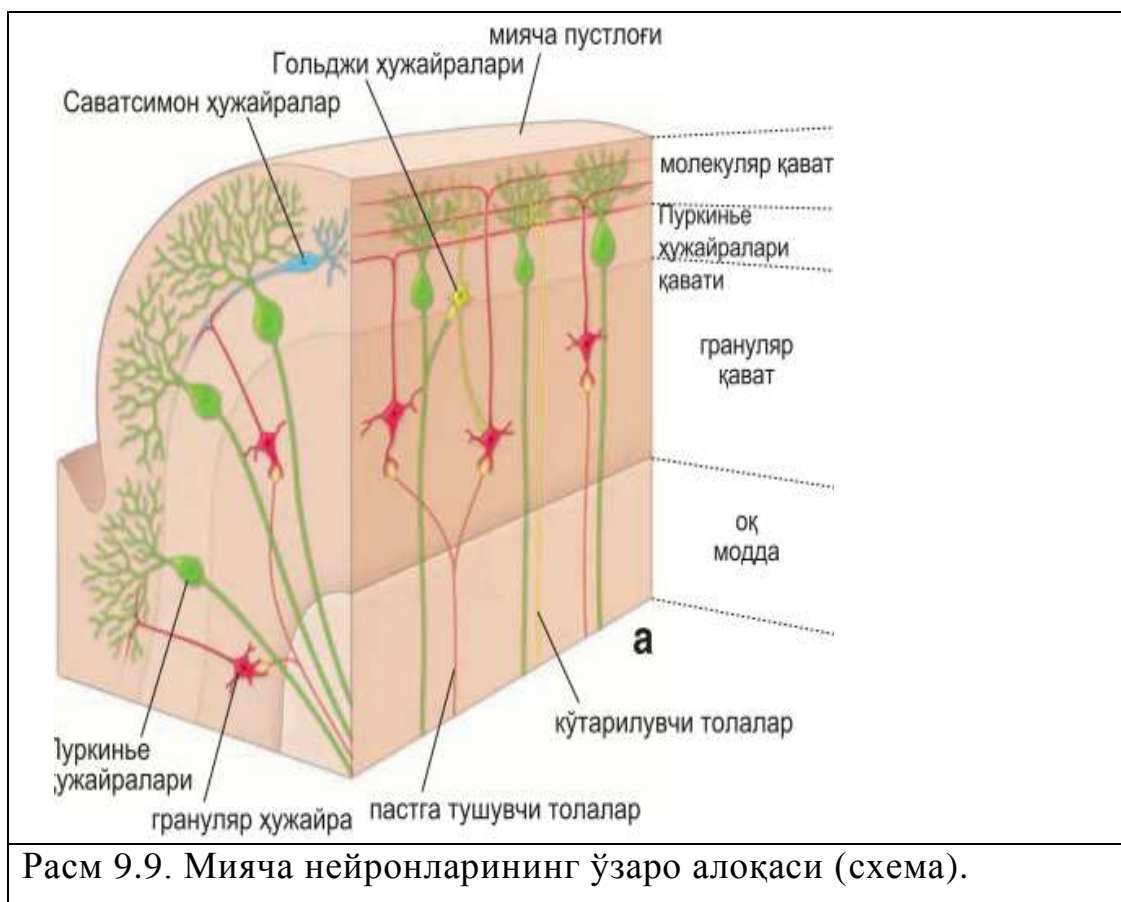
Ҳужайраларнинг учинчи хилини урчуқсимон горизонтал нейронлар ташкил қилади. Улар кўпроқ донадор ва ганглионар қаватлар чегарасида жойлашади, кичкина чўзинчоқ танасидан икки томонга, ганглионар ва донадор қаватларда тугайдиган узун горизонтал дендритлар кетади. Ушбу ҳужайраларнинг аксонлари донадор қаватда коллатераллар беради ва ок моддага ўтиб кетади (расм 9.8)



Расм 9.8. Мияча пўстлоқ қаватидаги ҳужайралар жойлашуви.

Миячанинг пўстлоғига икки хил: мохсимон ва ўрмаловчи (лианасимон) афферент нерв толалари келади. Мохсимон толалар олива-мияча ҳамда кўприк-мияча йўллари таркибида келади ва донача ҳужайралар орқали билвосита мохсимон ҳужайраларга қўзғатувчи таъсир қилади. Мохсимон толалар миячанинг донадор қаватининг коптокчаларида донача ҳужайраларнинг дендритлари билан синапслар ҳосил қилиб тугайди. Ҳар

бир тола кўпгина мияча коптокчаларига тармоқлар беради ва хар бир коптокча жуда кўп мохсимон толалардан тармоқлар олади. Донача хужайраларнинг аксонлари молекуляр қаватнинг параллел толалари орқали импульсларни ноксимон, саватсимон, юлдузсимон нейронларнинг, донатор қаватнинг йирик юлдузсимон нейронларининг дендритларига узатади. Ўрмаловчи ёки линанасимон толалар мияча пўстлоғига, афтидан, орқа мия-мияча ва дахлиз-мияча йўллар билан келади. Улар донатор қаватдан ўтиб, ноксимон нейронларга жипслашади ва уларнинг дендритлари бўйлаб ёйилиб, уларнинг юзаларида синапслар ҳосил қилиб тугайди. Ўрмаловчи толалар қўзғалишни бевосита ноксимон хужайраларга узатади. Ноксимон хужайраларнинг дегенерацияси ҳаракат координациясини бузилишига олиб келади (расм 9.9).



Расм 9.9. Мияча нейронларининг ўзаро алоқаси (схема).

Шундай қилиб, мияча пўстлоғига келаётган қўзғатувчи импульслар

ноксимон нейронларга бевосита ўрмаловчи толалар орқали, ёки донача хужайраларнинг параллел толалари орқали етиб боради. Тормозлаш – молекуляр қаватнинг юлдузсимон ва саватсимон нейронлари ҳамда донатор қаватнинг йирик юлдузсимон нейронларининг вазифаси ҳисобланади. Молекуляр қаватнинг юлдузсимон ва саватсимон нейронларининг аксонлари бурмаларга кўндаланг бориб ва ноксимон хужайралар фаолияни тормозлаб, уларнинг кўзғалишини пўстлоқнинг тор дискрет зоналари билан чегаралаб кўяди. Мохсимон толалар, донача хужайралар ва параллел толалар орқали кўзғатувчи сигналларнинг мияча пўстлоғига келиши, донача хужайралар дендритларининг охирги шохларида, кўзғатувчи синапслардан олдинроқда жойлашган тормозловчи синапслар томонидан тўхтатиб кўйилиши мумкин. Мияча пўстлоғидан пўстлоқ ости ядроларга юборилаётган сигналлар тормозловчи сигналлардир. Демак, Пуркинье хужайраларининг аксонлари пўстлоқ ости ядролар нейронлари билан тормозловчи синапслар ҳосил қилади. Бундан ташқари, мияча пўстлоғида фақат донача хужайраларгина кўзғатувчи нейронлар ҳисобланади. Қолган нейронлар (юлдузсимон, саватсимон, Голжи хужайралари) Пуркинье хужайралари каби тормозловчи нейронлардир. Лекин сон жиҳатидан кўзғатувчи нейронлар кўпчиликини ташкил қилади. Мисол учун, битта Пуркинье хужайрасига 1600 та донача хужайра, 3 та саватсимон хужайра, 5 та юлдузсимон ва 0,3 та Голжи хужайралари тўғри келади. Бундан кўзғатувчи (донача хужайралар) ва тормозловчи нейронлар (пўстлоқнинг бошқа ҳамма хужайралари) нисбати 1000:6 га тўғри келишини топиш қийин эмас. Мияча пўстлоғи турли глиал элементларни тутди. Донатор қаватда толали ва протоплазматик астроцитлар бўлади. Толали астроцитлар ўсимталарининг оёқчалари периваскуляр мембраналарни ҳосил қилади. Миячанинг ҳамма қаватларида олигодендроглиоцитлар бўлади. Мияча пўстлоғининг донатор қавати ва оқ моддаси ушбу хужайраларга айниқса бой. Ганглионар қаватда

ноксимон хужайралар орасида қорамтир (тўқ) ядро тутган глиоцитлар ётади. Ушбу хужайраларнинг ўсимталари пўстлоқнинг юзасига йўналади ва ноксимон хужайралар дендритларининг шохчаларини тутиб турувчи молекуляр қаватнинг глиал толаларини (gliofibra sustentans) ҳосил қилади. Микроглия молекуляр ва ганглионар қаватларда кўп бўлади. Оқ модда миячани бош миянинг қўшни бўлим лари билан боғлаб турувчи мияча оёқчаларига давом этади. Мияча оёқчалари миячага келаётган ва ундан кетаётган ўтказувчи йўллардан иборат. Пастки, ўрта ва юқориги оёқчалар фарқ қилинади.

Бош мия ярим шарлари пўстлоғи

Одам ва сут эмизувчиларнинг эмбрионал тараққиётида катта ярим шарлар пўстлоғи (неокортекс) охириги миянинг кам дифференциаллашган кўпаювчи хужайралар жойлашган вентрикуляр герминатив зонасидан ривожланади.

Ушбу хужайралардан неокортекснинг нейронлари дифференциал лашади. Бунда хужайралар бўлиниш қобилятини йўқотади ва эмбрионал радиал глиоцитларнинг вертикал толалари бўйлаб, туғилгандан кейин йўқолиб кетадиган, шаклланаётган пўстлоқ пластинкаларига кўчиб ўтади. Дастлаб пўстлоқ пластинкасига бўлажак I ва VI қаватларнинг, яъни энг юза ва энг чуқур қаватларнинг нейронлари етиб келади. Сўнгра, ушбу бирламчи пўстлоқ куртагини ҳудди икки ёққа ёриб кириб, ичкари ва ташқи йўналиш да бирин-кетин V, IV, III и II қаватларнинг нейронлари жойлашади. Ушбу жараён эмбриогенезнинг турли даврларида (гетерохрон) вентрикуляр зона нинг кичик соҳаларида хужайраларнинг ҳосил бўлиши ҳисобига амалга ошади. Ушбу соҳаларнинг ҳар бирида нейронлар гуруҳлари ҳосил бўлади ва навбатма-навбат радиал глииянинг битта ёки бир нечта толалари бўйлаб устунча шаклида жойлашади. Бундай онтогенетик устунчалар, кейинчалик неокортекснинг функционал интегратив бирликлари: мини- ва макроустун

чаларнинг шаклланиши учун асос бўлиб хизмат қилади (расм 9.10).

Тузилиши. Бош мия катта ярим шарларининг пўстлоғи 3 мм атрофида калинликдаги кулранг модда қатламидан иборат. Айниқса у олдинги марказий пуштада яхши ривожланган бўлиб, қалинлиги 5 мм га етади. Жуда кўп сонли пушталар ва бурмалар бош мия кулранг моддасининг юзасини анча оширади. Пўстлоқда 10-14 млрд атрофида нерв хужайралари мавжуд. Пўстлоқнинг хужайраларини жойланиши ва тузилишининг баъзи хусусиятлари, толаларнинг жойланиши ва функционал аҳамияти жиҳатидан бир-бирдан фарқ қилувчи турли соҳалари майдонлар, деб аталади. Улар нерв импульсларини анализ ва синтез қилиш олий марказлари ҳисобланади. Улар ўртасида аниқ ифодаланган чегаралар йўқ. Пўстлоқда хужайра ва толаларнинг ўзига хос қаватма-қават жойлашганлиги (цитоархитектоника ва миелоархитектоника) ни кузатиш мумкин (расм 9.10). Катта ярим шарлар пўстлоғининг цитоархитетоникаси. Пўстлоқнинг барча хужайралари мультиполяри нейронлар бўлиб, улар орасида пирамидасимон, юлдузсимон, дуксимон, ўргимчаксимон ва горизонтал нейронлар фарқ қилинади.

Пирамидасимон нейронлар пўстлоқнинг асосий ва энг ўзига хос нейронлари ҳисобланади. Пўстлоқнинг турли қаватларининг пирамида симон хужайраларини катталиги ҳар хил ва турли функционал аҳамиятга эга бўлади. Майда хужайралар оралиқ нейронлар бўлиб, уларнинг аксонлари битта ярим шарларни (ассоциатив нейронлар) ёки иккита ярим шарларнинг (комиссурал нейронлар) турли соҳаларини бир-бири билан боғлайди. Ушбу хужайралар пўстлоқнинг барча қаватларида турли миқдорда учрайди. Улар одам мияси катта ярим шарларининг пўстлоғида айниқса кўп. Йирик пирамидасимон нейронларнинг аксонлари импульсларни мия ўзаги ва орқа миянинг тегишли марказларига узатувчи пирамида йўллари ҳосил қилишда иштирок этади. Пўстлоқнинг турли шакл ва катталиқдаги нейронлари маълум тартибда, чегаралари унча аниқ бўлмаган қаватлар ҳосил қилиб жойлашиб, пўстлоқнинг цитоархитектоникасини ҳосил қилади.

Ҳар бир қаватда ҳужайраларнинг қайсидир бир тури нисбатан кўпроқ бўлади. Пўстлоқнинг ҳаракатлантирувчи соҳасида, шартли равишда, асосий 6 қават фарқ қилинади: I -молекуляр қават(*lamina molecularis*); II- ташқи донадор қават (*lamina granularis externa*); III-пирамидасимон нейронлар қавати(*lamina pyramidalis*); IV-ички донадор қават (*lamina granularis interna*); V-ганглионар қават(*lamina ganglionaris*); VI-полиморф ҳужайралар қавати(*lamina multiformis*) (расм 9.10).

Эмбрионал ривожланиш даврида, юқорида айтиб ўтилганидек, биринчи бўлиб 6-ойда I и VI қаватлар дифференциаллашади, II, III, IV ва V қаватлар эса кейинроқ, эмбрионал ҳаётнинг 8-ойларида тараққий этади.

Пўстлоқнинг молекуляр қавати оз миқдорда урчуқсимон шаклдаги майда ассоциатив нейронлар тутати. Уларнинг аксонлари молекуляр қават нерв толаларининг тангенциал чигали таркибида мия юзасига параллел ўтади. Лекин, ушбу чигалнинг толаларини асосий қисми пастки қават ҳужайраларининг дендритларидан ташкил топган. Ташқи донадор қават диаметри 10 мкм атрофида бўлган майда думалоқ, кўп бурчакли, пирамидасимон ва юлдузсимон шаклдаги нейронлардан ташкил топган. Ушбу ҳужайраларнинг дендритлари молекуляр қаватга кўтарилади. Аксонлари ё оқ моддага ўтиб кетади, ёки айлана ҳосил қилиб қайтади ва молекуляр қават толаларининг тангенциал чигалига қўшилиб кетади.

Катта ярим шарлар пўстлоғининг энг кенг қавати – пирамидасимон ҳужайралар қаватидир. У, айниқса, олдинги марказий бурмада яхши ривожланган. Пирамидасимон нейронларнинг катталиги ушбу қаватнинг ташқи соҳасидан ичкарасига томон 10-40 мкм атрофида аста-секин катталашиб боради. Пирамидасимон ҳужайранинг учидан бош дендрит чиқиб, молекуляр қаватгача этади. Пирамиданинг ён юзаларидан ҳамда асосидан чиқувчи дендритлар калта бўлади ва ушбу қаватдаги қўшни ҳужайралар билан синапслар ҳосил қилади. Пирамидасимон ҳужайранинг аксони доимо унинг асосидан чиқади. Майда ҳужайраларнинг аксони пўстлоқ соҳасида қолади;

йирикрок пирамидасимон нейронларнинг аксони эса одатда оқ моддага ўтувчи ассоциатив ёки комиссурал йўллари ҳосил қилади.

Ички донадор қават пўстлоқнинг айрим майдонларида (масалан, пўстлоқнинг кўрув соҳасида) жуда яхши ривожланган. Лекин у баъзи жойларда (олдинги марказий бурмада) деярли бўлмаслиги мумкин. Ушбу қават майда юлдузсимон хужайралардан иборат. Бу қаватнинг таркибида горизонтал толалар жуда кўп.

Ганглионар қават йирик пирамидасимон хужайралардан ташкил топган. Айниқса, олдинги марказий бурмада (ҳаракатлантирувчи зонада) биринчи марта киевлик анатом В.А.Бец томонидан 1874 йилда топилган гигант пирамидалар (Бец хужайралари) жойлашган. Бу хужайралар жуда йирик бўлиб, бўйига 120-140 мкмга, энига 80 мкмга етади. Пўстлоқнинг бошқа пирамидасимон хужайраларидан фарқли ўлароқ, гигант пирамидалар ўз цитоплазмасида хроматофил модданинг йирик парчаларини тутди. Ушбу хужайраларнинг аксонлари оқ моддага ўтади ҳамда пўстлоқ-орқа мия (кортика-спинал) ва пўстлоқ-ядро (кортика-нуклеар) эффектор йўллари асосий қисмини ташкил қилади ва мотор ядроларда синапслар ҳосил қилиб туради. Пирамида йўли пўстлоқдан чиқишидан олдин ундан кўплаб коллатераллар кетади. Бецнинг гигант пирамидасимон нейронларининг аксонлари пўстлоқнинг ўзига тормозловчи импульслар юборувчи коллатераллар беради. Пирамида йўли толаларининг коллатераллари йўл-йўл танага, қизил ядрога, ретикуляр формацияга, кўприк ва пастки оливалар ядроларига йўналади. Кўприк ва пастки олива ядролари сигналларни миячага узатади. Шундай қилиб, пирамида йўли орқа мияга ҳаракат фаоллигини чақирувчи сигналлар узатаётган бир вақтда базал тугунлар, мия ўзаги ва мияча ҳам сигналлар олади. Пирамида йўли коллатералларидан ташқари, бевосита пўстлоқдан оралиқ ядроларга: думли танага, қизил ядрога, мия ўзаги ретикуляр формациясининг ядроларига ва бошқаларга боровчи толалар ҳам мавжуд.

Полиморф хужайралар қавати турли шаклдаги, кўпроқ урчуксимон нейронлардан ташкил топган. Ушбу қаватнинг ташқи соҳаси анча йирикрок хужайралар тутади. Ички соҳасининг нейронлари майдарок бўлиб, бири-бирдан узок масофада жойлашган. Полиморф қават хужайраларининг аксонлари бош миянинг эфферент йўллари таркибида оқ моддага кетади, дендритлари эса молекуляр қаватга етиб боради.

Бецнинг гигант пирамидасимон хужайралари марказий нерв системасининг бошқа бўлимларидан центрифугал толалар билан импульслар келадиган ва синапслар орқали уларнинг дендритлари ва таналарига узатиладиган асосий нейронлар ҳисобланади. Йирик пирамидалардан импульс центрипетал эфферент йўлларни ҳосил қилувчи аксонлар орқали кетади. Пўстлоқнинг ичида нейронлар орасида мураккаб алоқалар шаклланади (расм 9.10).



--	--

Турли майдонларнинг пўстлоғи у ёки бошқа қаватларининг турлича ривожланганлиги билан ажралиб туради. Масалан, ҳаракат маркази ҳисобланган олдинги марказий бурма пўстлоғида III, V ва VI қаватлар яхши ривожланган, II ва IV қаватлар эса суст ривожланган. Бу пўстлоқнинг агрануляр типдаги тузилиши, деб аталади. Ушбу соҳалардан марказий нерв системасининг пастга тушувчи ўтказувчи йўллари бошланади. Ҳидлов, эшитув ва кўрув аъзоларидан келаётган афферент ўтказувчи йўллар тугайдиган пўстлоқнинг сезувчи марказларида йирик ва ўртача пирамидалар тутган қаватлар суст ривожланган бўлиб, донадор қаватлар (II и IV) ўта яхши ривожланган бўлади. Бу пўстлоқнинг грануляр типи ҳисобланади.

Бош мия ярим шарлари пўстлоғининг миелоархитектониқаси.

Бош мия ярим шарлари пўстлоғининг нерв толалари орасида қуйидаги толаларни ажратиш мумкин: 1.Ассоциатив толалар – битта ярим шарлар пўстлоғидаги турли соҳаларни бир-бири билан боғлаб туради; 2.Комиссурал толалар – иккала ярим шарлардаги турли марказларни ўзаро боғлаб туради; 3.Проекцион толалар – улар ҳам афферент (марказга интилувчи ёки сезувчи) ҳам эфферент (марказга интилувчи ёки ҳаракатлантирувчи) толалар бўлиб, пўстлоқни марказий нерв системасининг қуйи қисмларида ётувчи ядролар билан боғлайди. Ушбу толалар катта ярим шарлар пўстлоғининг пирамидасимон қаватида тугайдиган радиал нурларни ҳосил қилади. Юқорида тасвирланган молекуляр қаватнинг тангенциал чигалидан ташқари ички донадор ва ганглионар қаватлар сатҳида миелинли нерв толаларининг иккита тангенциал қаватлари – ташқи ва ички тасмалар жойлашган. Чамаси, ушбу тасмалар афферент толаларнинг охириги шохчаларидан ва пўстлоқнинг пирамидасимон каби ҳужайраларини аксонларининг коллатералларидан ҳосил бўлади. Горизонтал толалар пўстлоқ нейронлари билан синаптик алоқалар ҳосил қилиб, нерв

импульсини пўстлоқ бўйлаб кенг тарқалишини таъминлайди. Катта ярим шарларнинг турли бўлимларида пўстлоқнинг тузилиши кескин фарқ қилади, шу сабабли унинг хужайра таркиби ва толалар йўналишини мукамал ўрганиш махсус курснинг вазифаси ҳисобланади. Катта ярим шарлар пўстлоғи трофик, химоя, таянч ва чегараловчи вазифаларни бажарувчи бақувват нейроглиал аппаратга эга.

Вегетатив нерв системаси

Вегетатив нерв системаси нерв системасининг бир қисми бўлиб, организмнинг овқат ҳазм қилиш тизими аъзолари ҳамда ўт йўллариининг моторикаси ва секрецияси, кўзнинг силлиқ мушаклари тонуси, қон томирлар тонуси ва юрак фаолияти, бронхлар тонуси, қон босими, тер ажралиши, тана ҳарорати, модда алмашинув жараёнлари ва бошқа шу каби висцерал фаолиятларини бошқаради. Санаб ўтилган фаолиятларга, одатда, одам ўз ихтиёри билан таъсир қила олмайди. Шу сабабли, мазкур система “автоном” нерв системаси, деб ҳам юритилади. Кенг тарқалганлигига қарамадан, “автоном” термини унчалик тўғри эмас, чунки автоном нерв системасининг кўпчилик функциялари марказий нерв системаси томонидан ташкил қилинади ва бошқарилади. Автоном нерв системаси тушунчаси кўпроқ функционал ҳисобланади.

Ўзининг функционал хусусиятлари ва тузилишига кўра вегетатив нерв системаси симпатик ва парасимпатик қисмларга ажратилади. Одатда муайян аъзога ҳар иккала системанинг эффектор толалари келади ва ўзининг кўзғалишида ўзаро қарама-қарши эффектлар чақиради:

Симпатик нерв системаси кўзғалганда организмни ўткир стрессга мосланиши рўй беради: тери ва ички аъзоларнинг қон томирлари спазми ҳамда юрак уришини тезлашиши ҳисобига қон босими кўтарилади; нафас олиш тезлашади (бронхларни кенгайтиши ҳисобига); энергия ишлаб

чиқариш ошади, у билан бирга тана ҳарорати кўтарилади ва тер ажралиши кучаяди (терлаш); овқат ҳазм қилиш аъзолари фаолияти (уларнинг моторикаси ва секрецияси) ҳамда сийдик пуфагининг бўшалиши тормозланади; кўз қорачиғлари кенгаяди.

Парасимпатик нерв системасининг кўзғалиши эса қайта тикланиш жараёнларини таъминлайди: қон томирлар тонуси ва юрак фаолияти пасаяди; нафас олиш секинлашади (бронхлар тораяди); энергия ишлаб чиқариш пасаяди (парасимпатик нерв системаси тер ажралишига таъсир қилмайди); овқат ҳазм қилиш аъзоларининг иши кучаяди ва сийдик пуфагининг бўшалиши тезлашади; кўзнинг цилиар мушаклари қисқаради ва кўз қорачиғлари тораяди.

Вегетатив нерв системаси бош мия ва орқа мия ядроларидан иборат марказий ҳамда нерв стволлари, нерв тугунлари ва чигалларидан иборат бўлган периферик қисмлардан ташкил топган.

Вегетатив нерв системасининг марказий бўлимининг ядролари ўрта ва узунчоқ миёда ҳамда орқа миёнинг бўйин, бел ва думғаза сегментларини ён шохларида жойлашган. Симпатик нерв системасига орқа мия кўкрак ва юқори бел бўлимлари ён шохларининг вегетатив ядролари, парасимпатик нерв системасига эса III, VII, IX ва X жуфт калла нервларининг вегетатив ядролари ва орқа мия думғаза қисмининг вегетатив ядролари киради. Марказий бўлимнинг мультиполяр нейронлари вегетатив рефлектор ёйининг ассоциатив нейронлари ҳисобланади (расм 9.11). Уларнинг аксонлари марказий нерв системасидан орқа миёнинг олдинги шохлари ёки калла нервлари орқали чиқади ва периферик вегетатив тугунларнинг бирини нейронларида синапслар ҳосил қилиб тугайди (расм 9.11). Бу вегетатив нерв системасининг преганглионар эффектор, одатда, миелинли нерв толасидир. Симпатик ва парасимпатик вегетатив нерв системасининг преганглионар толалари холинэргик толалар ҳисобланади. Электрон микроскоп ёрдамида ўрганилганда, уларнинг терминаллари майда оқиш

синапс пуфакчалари (40-60 нм) ва битта-яримта йирик қорамтир везикулалар (60-150 нм) тутиши аниқланган.

Вегетатив нерв системасининг периферик тугунлари аъзолардан ташқарида (паравертебрал ва превертебрал симпатик тугунлар, калланинг парасимпатик тугунлари) ҳамда ҳазм найининг, юрак, бачадон, сийдик қопи ва бошқа аъзоларнинг деворидаги интрамурал чигаллар таркибида бўлиши мумкин.

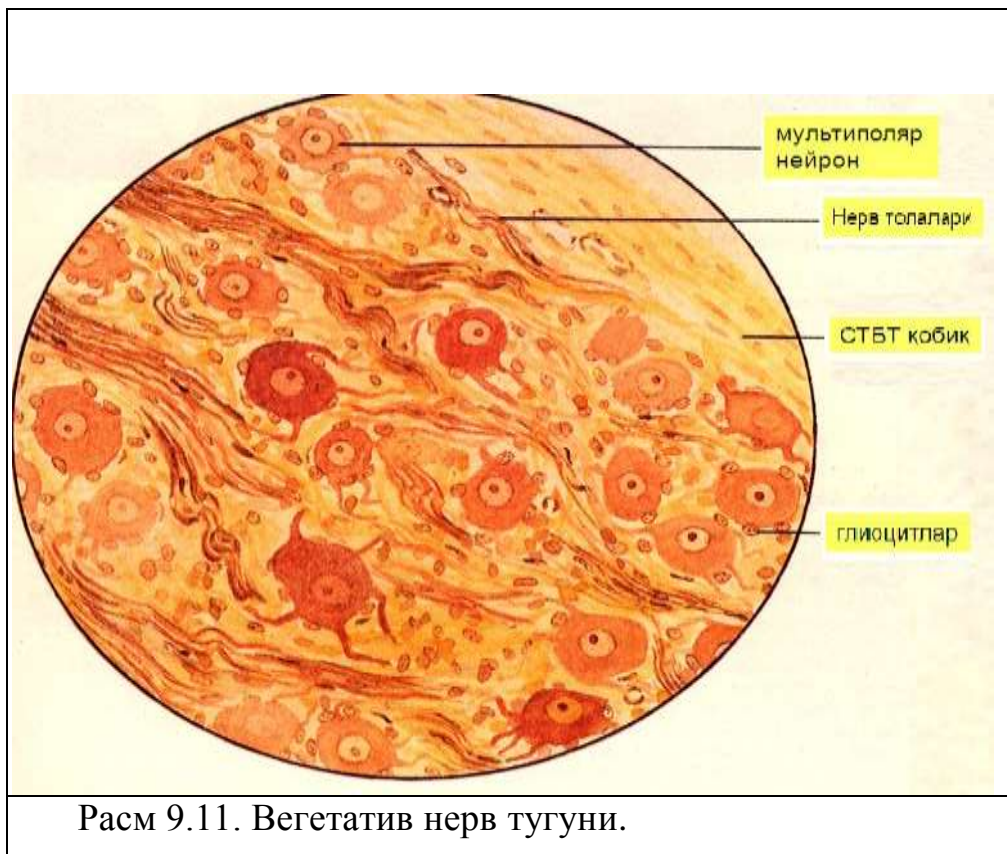
Паравертебрал ганглиялар умуртка поғонасининг икки ёнида жойлашган ва ўзининг бириктирувчи тўқимали стволлари билан симпатик занжирчаларни ҳосил қилади.

Превертебрал ганглиялар қорин аортасини ва унинг асосий тармоқларини олд томонида қорин чигалини ҳосил қилади, унинг таркибига қорин, юқори ичак тутқич ва пастки ичак тутқич ганглиялари киради.

Вегетатив ганглиялар ташқаридан бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Бириктирувчи тўқиманинг қатламлари тугун парехимасига ўсиб кириб, унинг стромасини ҳосил қилади. Тугунлар шакли ва катталиги турлича бўлган мультиполяр нейронлардан тузилган. Нейронларнинг дендритлари жуда кўп сонли ва кучли шохланган бўлади. Аксонлари постгангионар эффектор (одатда миелинсиз) толалар таркибида тегишли ички аъзога боради. Ҳар бир нейрон ва унинг ўсимталари глиал парда билан ўралган. Глиал парданинг ташқи юзаси базал мебрана билан қопланган, уни ташқарисида бириктирувчи тўқимали юпқа парда жойлашган. Прегангионар толалар тегишли ганглияларга келиб, у ердаги нейронларнинг дендритлари ёки перикарионида аксодендритик ёки аксосоматик синапслар ҳосил қилиб тугайди. Синапслар микроскопда толаларнинг варикозлари ёки терминал кенгаймалари кўринишида аниқланади.

Симпатик ганглиялар нейронлари цитоплазмаси катехоламинлар тутади, бу ҳақда майда грануляр пуфакчаларнинг ва уларнинг таналари

хамда ўсимталарининг, шу жумладан, тегишли аъзоларга постганглионар толалар шаклида тушган аксонларининг Фальк усули бўйича формалдегид билан ишлов берилган препаратларида турли даражадаги флюоресценциянинг борлиги далолат беради. Симпатик ганглиялар таркибида гранула тутувчи, майда интенсив флюоресцияланувчи хужайралар (МИФ-хужайралар) жойлашган. Улар ўсимталарининг калталиги ва цитоплазмасида флюоресценция даражаси ва электрон-микроскопик хусусиятларига кўра буйрак усти безлари мағиз моддаси хужайраларининг пуфакчаларига мос келувчи грануляр пуфакчаларнинг кўплиги билан ажралиб туради. МИФ-хужайралар глиал парда билан ўралган. МИФ-хужайраларнинг таналарида, камдан-кам уларнинг ўсимталарида, преганглионар толалар терминаллари ҳосил қилган холинэргик синапслар кўринади. МИФ-хужайраларга ганглия ичи тормозлаш системаси, деб қаралади. Преганглионар холинэрик толалар билан кўзғатилиб, улар катехоламинлар ажратади. Катехоламинлар диффуз йўл билан ёки ганглиянинг қон томирлари орқали тарқалиб, преганглионар толалардан ганглиянинг периферик нейронларига синаптик узатишга тормозловчи таъсир кўрсатади.



Расм 9.11. Вегетатив нерв тугуни.

Вегетатив нерв системасининг парасимпатик бўлими ганглиялари ё иннервация қилинадиган аъзо яқинида ёки унинг интрамурал нерв чигалларида жойлашади. Преганглионар толалар нейронлар танасида, кўпинча эса, уларнинг дендритларида холинэргик синапслар билан тугайди. Ушбу хужайраларнинг аксонлари (постганглионар толалар) иннервация қилинадиган аъзоларнинг мушак тўқимасига ингичка варикоз терминаллар шаклида боради ва мионеврал синапслар ҳосил қилади. Уларнинг варикоз кенгаймалари холинэргик синаптик пуфакчалар тутади.

Интрамурал чигаллар. Вегетатив нерв системаси нейронларининг аксарият қисми иннервация қилинадиган аъзолар: ҳазм найи, юрак, сийдик қопи ва бошқаларнинг нерв чигалларида тўпланган.

Интрамурал чигаллар ганглиялари бошқа вегетатив тугунлар каби, эфферент нейронлардан ташқари, маҳаллий реффлектор ёйларининг сезувчи ва ассоциатив нейронларини тутади. Интрамурал чигалларда тузилишига

кўра, хужайраларнинг Догель томонидан тасвирланган уч тури фарк қилинади:

1. **Узун аксонли** эффектор нейронлар ёки Догелнинг I тип хужайралари кўпгина калта шохланувчи дендритлар ва ганглиядан ташқарига кетувчи узун аксон тутади. Айтиб ўтиш лозимки, ушбу нейронларнинг аксонлари фақат интрамурал тугуннинг бошқа хужайраларига нисбатангина узун. Симпатик ва парасимпатик нерв системасининг эффектор нейронлари аксонларига қараганда эса улар анча калта. Узун аксонли нейронлар хужайраларнинг асосий тури бўлиб, улар холинэргик синапслар ёрдамида преганглионар толалардан сигналларни қабул қилади ва ушбу сигналларни ганглия жойлашган аъзоларнинг эффектор ёки ишчи тузилмаларига (масалан, силлиқ мушак хужайраларига) узатади. Улар медиатор сифатида норадреналин хизмат қиладиган синапсларни ҳосил бўлишида қатнашади.

2. **Тенг ўсимтали** сезувчи нейронлар ёки Догелнинг II тип хужайралари. Ҳақиқий сезувчи нерв тугунларининг нейронларидан фарқли ўлароқ ушбу хужайралар мультиполяр ҳисобланади, яъни бир эмас, бир нечта дендритлар тутади. Морфологик белгиларига кўра ўсимталарнинг қай бири аксон эканлигини ажратиб бўлмайди, чунки ўсимталар шохланмасдан хужайра танасидан анча узоққа кетади. Ушбу хужайраларнинг дендритлари аъзода сезувчи нерв охирларини ҳосил қилади. Улардан келаётган сигналлар хужайрадан дарҳол ўша тугуннинг эффектор нейронига (Догелнинг I тип хужайралари) узатилади. Шундай қилиб, икки нейронли периферик ёки маҳаллий рефлектор ёйи ҳосил бўлади, яъни ёйнинг барча нейронлари марказий нерв системасидан ташқарида жойлашади.

3. **Ассоциатив нейронлар** ёки Догелнинг III тип нейронларининг аксонлари кўшни ганглияларга боради ва уларнинг нейронларини дендритларида синапслар ҳосил қилиб тугайди. Чамаси, улар тугуннинг сезувчи нейронларидан сигналларни қабул қилади ва уларни кўшни интрамурал тугунларнинг эффектор нейронларига узатади. Натижада

мураккаброқ (уч нейронли ва ҳ.к.), лекин аввалгидек маҳаллий реффлектор ёйлари ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, интрамурал нерв тугунлари икки хил вазифани бажаради: уларнинг нейронлари ҳам марказий, ҳамда периферик реффлектор ёйлари ҳосил бўлишида қатнашади. Шу билан бирга, кўпчилик периферик реффлектор ёйлари (эффектор нейронларнинг каерга тегишли бўлишига мувофиқ) парасимпатик эффе́кчакиради.

Меда-ичак йўлларининг интрамурал тизими (энтерал система) ўзига хос хусусиятлари билан ажралиб туради. Ҳазм найининг деворида нерв толалари билан боғланган нерв хужайраларини тутувчи уч хил: шиллик ости, мушаклараро ва сероз ости интрамурал нерв чигаллари учрайди. Энг йирик нерв чигали – мушаклараро чигал – бўйлама ва айлана мушак қаватлари ўртасида жойлашади. Электрон микроскоп ва гистохимик усуллар ёрдамида мушаклараро нерв чигалида ичакнинг ҳаракат фаоллигини кўзғатувчи холинэргик нейронлар ва адренергик ҳамда пу́ринэргик нейронлардан иборат тормозловчи нейронлар аниқланган.

Тузилишига кўра пу́ринэргик нейронлар перикарионида ва ўсимталарида йирик (80-120 нм катталиқда) электрон-зич доначалар бўлиши билан ажралиб туради. Интрамурал вегетатив ганглиялар таркибида қатор гормонлар (вазоинтестинал пептид, Р модда, соматостатин и бошқа) ажратувчи пептидэргик нейронлар бўлади. Ушбу нейронлар нерв ва эндокрин вазифаларни бажаради ҳамда турли аъзоларнинг эндокрин аппарати функционал фаолиятини модуллаштиради, деб ҳисобланади.

Интрамурал чигаллар нейронларининг постганглионар толалари мушак тўқимасида терминал чигаллар ҳосил қилади, уларнинг ингичка стволлари аксонларнинг бир нечта варикоз-кенгаймаларини тутуди. Варикоз кенгаймаларнинг диаметри 0,5-2 мкм бўлиб, уларда синапс пуфакчалари ва митохондриялар бўлади. Варикозлар орасидаги 0,1-0,5 мкм кенглиқдаги соҳалар микронайчалар ва нейрофиламентлар билан тўлган. Холинэргик

мионеврал синапсларда майда оқиш, 30-60 нм катталиқдаги синапс пуфакчалари, адренэргик синапсларда эса, 50-60 нм катталиқдаги майда грануляр синапс пуфакчалари бўлади.

Ҳам симпатик, ҳам парасимпатик вегетатив нерв тугунларида медиатор сифатида ацетилхолин хизмат қилади. Унинг ёрдамида кўзғалиш преганглионар толадан эффектор (ишчи) аъзога узатилади. Постганглионар толаларнинг охирида эса медиаторлар турлича: парасимпатик система учун яна ўша ацетилхолин, симпатик система учун эса – норадреналин.

Бош ва орқа мия пардалари

Бош ва орқа мия уч қават парда билан ўралган: мия тўқималарига бевосита ёпишиб турувчи юмшоқ мия пардаси, тўр ёки ўргимчак инисимон парда ва калла суяги ҳамда умуртқа поғонасининг суяк тўқимасига чегарадош бўлган қаттиқ мия пардаси.

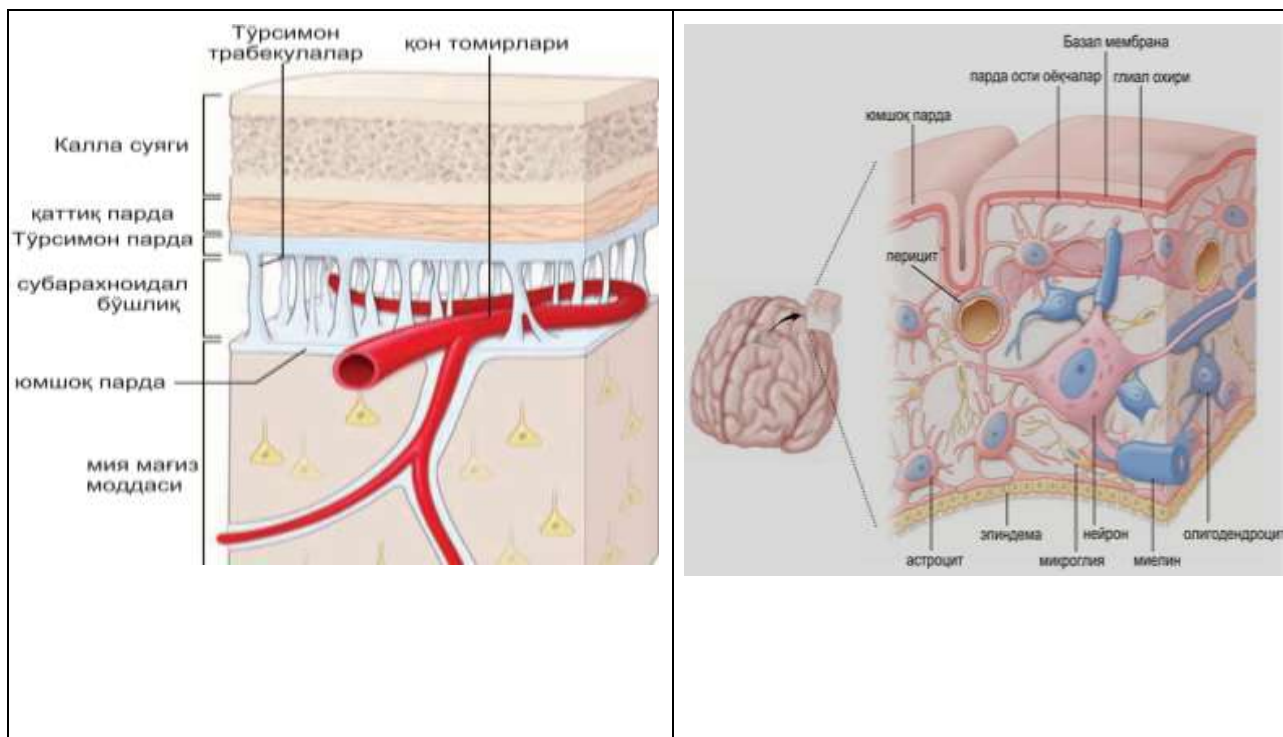
Юмшоқ мия пардаси бевосита мия тўқимасига ёпишиб ётади ва ундан четки глиал мембрана билан чегараланган. Парда нозик сийрак толали бириктирувчи тўқимадан тузилган, унда мияни озиқлантирувчи жуда кўп қон томирлари, кўплаб нерв толалари, охирги аппаратлар ва битта-яримта нерв хужайралари жойлашган.

Тўр парда сийрак толали бириктирувчи тўқиманинг юпқа қатламидан иборат. У билан юмшоқ мия пардаси ўртасида коллаген толаларнинг нозик тутамлари ва ингичка эластик толалардан ташкил топган тўсиқлар тўри ётади. Ушбу тўр пардаларни бир-бири билан боғлаб туради. Мия тўқимасини рельефини такрорлайдиган юмшоқ парда билан чуқурликларга кирмасдан, кўтарилган жойлардан ўтувчи тўр парда ўртасида тўр парда ости (субарахноидал) бўшлиқ бўлиб, пардаларни бир-бири билан боғлаб турувчи нозик коллаген ва эластик толалар уни тешиб ўтган. Субарахноидал бўшлиқ гидравлик ёстикни ҳосил қилади ва марказий нерв системасини шикастланишдан сақлайди. Ушбу бўшлиқ мия

коринчалари билан туташган ва цереброспинал суюқлик билан тўлган.

Баъзи жойларда тўр парда қаттиқ мия пардаси ичига кириб боради ва қаттиқ мия пардасининг веноз синусларида бўртмалар ҳосил қилиб тугайди. Веналарнинг эндотелиал хужайралари билан қопланган ушбу бўртмалар тўр парда ворсинкалари, деб аталади. Уларнинг вазифаси орқа мия суюқлигини веноз синуслар қонига қайта сўришдан (реабсорбция қилишдан) иборат.

Қаттиқ мия пардаси зич толали бириктирувчи тўқимадан тузилган бўлиб, жуда кўп эластик толалар тутайди. Калла бўшлиғида у суяк усти пардасига зич бирикиб кетган. Орқа мия каналида қаттиқ мия пардаси умуртка суяклари периостидан эпидурал бўшлиқ билан ажралиб туради. Эпидурал бўшлиқ сийрак толали бириктирувчи тўқима қатлами билан тўла, бу эса қаттиқ мия пардасининг нисбатан ҳаракатчанлигини таъминлайди. Қаттиқ ва тўрсимон мия пардалари ўртасида субдурал бўшлиқ жойлашган. Субдурал бўшлиқда оз миқдорда суюқлик бўлади. Мия пардалари субдурал ва субарахноидал бўшлиқлар томонида ясси глиал хужайралар билан қопланган (расм 9.12).



Нерв системасининг ёшга қараб ўзгаришлари

Марказий нерв системасида илк постнатал онтогенезда кузатиладиган ўзгаришлар унинг етилиши билан боғлиқ. Янги туғилган чақалоқларда пўстлоқ нейронлари учун ядро-цитоплазма нисбатининг юқори бўлиши хосдир. Ёш ўтган сари цитоплазма ҳажмининг ошиши ҳисобига нейронларнинг ўлчамлари катталашади. Бунда (дастлабки 3 ой ичида) II ва IV қаватларнинг пирамидасимон нейронларининг ўлчамлари жуда тез ошади. Донача ҳужайралар ва IV қаватнинг кичик пирамидалари катталиги жуда секин ошади. Синаптик бирикишлар сони кўпаяди.

Бош мия катта ярим шарлар пўстлоғининг ёшга боғлиқ ўзгаришлари. Одам онтогези мобайнида катта ярим шарлар пўстлоғининг ривожланиш жараёнида унинг асосий элементлари бўлган нейронлар ва нейроглия ҳужайралари ҳамда қон томирларининг тарқалиши ва тузилишида ўзгаришлар кузатилади. Туғилиш пайтини ўзида катта ярим шарлар пўстлоғининг нейроглия-қон томирлар ансамбллари юзага келади. Лекин кўпчилик нейронлар ноаниқ шаклда, ўсимталари яхши ривожланмаган ва ўлчамлари кичик бўлади. Нейронларнинг тўпламлари, айниқса “уясимон” гуруҳчалари, локал толалар тўрлари ўта кучсиз ривожланган. Глиал ҳужайралар жуда майда. Пиал қон томирлари ингичка, капиллярлар тўри кам ва пўстлоқнинг барча қаватларида бир хил зичликда бўлади.

1-ёшда пирамидасимон ва юлдузсимон нейронлар шаклининг типларга ажралиши, уларнинг катталашуви, дендрит ва аксонлар шохланишини, ансамбллар ичи вертикал алоқаларнинг ривожланиши кузатилади. 3 ёшга келиб ансамблларда нейронларнинг “уясимон” гуруҳчалари, анча равшан шаклланган вертикал дендритлар тутамлари ва радиал толалар тутамлари аниқланади. Аксонларининг коллатераллари вертикал йўналишда тарқалган урчуқсимон юлдузсимон нейронлар сони

кўпаяди.

5-6 ёшларда нейронларнинг функционал ихтисосланишини акс эттирувчи уларнинг полиморфизми кучаяди: пирамидасимон нейронлар ён ва базал дендритларининг бўйига ўсиши ва ҳамда уларнинг апикал дендритларининг ён терминаллари ривожланиши ҳисобига ансамбллар ичи горизонтал алоқалар системаси мураккаблашади. 9 ёшларга келиб хужайралар гуруҳчалари катталашади, калта аксонли нейронларнинг тузилиши мураккаблашади ва пўстлоқнинг турли соҳалари ансамблларида аниқ шаклланган вертикал устунчаларни ҳосил қилувчи интернейронларнинг ҳамма турларининг аксон коллатераллари тўри кенгаяди. 12-14 ёшларда ансамблларда пирамидасимон нейронларнинг ихтисослашган шакллари яққол кўрина бошлайди, интернейронларнинг барча турлари ўз дифференциясининг энг юқори даражасига етади; ҳамма ансамблларда толаларнинг нисбий ҳажми хужайра элементларининг нисбий ҳажмидан анча юқори бўлади; пўстлоқ ичидаги артерияларнинг диаметри ва деворининг қалинлиги анча ортади. 18 ёшларга келиб пўстлоқнинг ансамбл тузилиши ўз архитектурасининг асосий кўрсаткичлари бўйича катта ёшли одамлар даражасига етади. Катта ёшли одамларда чақалоқларга қараганда пўстлоқнинг ҳажм бирлигидаги нейронлар сони камаяди. Камайиш қисман нейронларнинг бир қисмини ўлиши ҳисобига, аммо асосан нерв толалари ва нейроглиянинг ўсиб кетиши ҳисобига пўстлоқни қалинлигини ортиши ва нейронларнинг механик “сурилиши” ҳисобига бўлади. Чақалоқларнинг ўрта пешона бурмаси (ҳаракатлантирувчи зона) нейронлари цитоплазмасида базофил модда бўлмайди; 3-6 ойлик болаларда нейронларда базофил модда миқдори ошади, икки ёшда эса худди катта ёшли одамлардагидек бўлиб қолади. Пўстлоқнинг баъзи соҳаларида (ўрта ва пастки пешона бурмалари, ўрта ва пастки чакка бурмалари ва бошқалар) аксонлар атрофида миелин пардани шаклланиши бола туғилгандан сўнг рўй беради.

Кекса ёшларда марказий нерв системасида содир бўладиган

Ўзгаришлар, энг аввало, мия қон томирларининг склеротик ўзгаришлари билан боғлиқ. Кексаларда юмшоқ ва тўрсимон мия пардалари қалинлашади. Уларда охакланиш нуқталари пайдо бўлади. Катта ярим шарлари, энг аввало пешона ва энса бўлаклари, пўстлоғининг атрофияси кузатилади. Пўстлоқнинг ҳажм бирлигидаги нейронлар сони, асосан хужайраларнинг ўлими ҳисобига, камаяди. Нейронларнинг ўлчамлари кичраяди, қисман базофил моддани йўқотади, уларнинг чегаралари нотекис бўлиб қолади. Биринчи навбатда, пўстлоқнинг ҳаракатлантирувчи зонаси V каватининг пирамидасимон нейронлари ва миячанинг ноксимон хужайралари ўзгаради. Нерв системасининг турли бўлимлари нейронлари цитоплазмасида липофусцин доначалари тўпланади.

Марказий нерв системасининг қон билан таъминланиши

Орқа мия олдинги ва орқа илдиз артериялари орқали қон билан таъминланади. Улар олдинги ва орқа илдизлар билан киради ва юмшоқ мия пардасида артериал тўр ҳосил қилади. Бу ерда бўйлама артериялар шаклланади, уларнинг асосийси – олдинги спинал артерия олдинги ўрта ёриқдан ўтади.

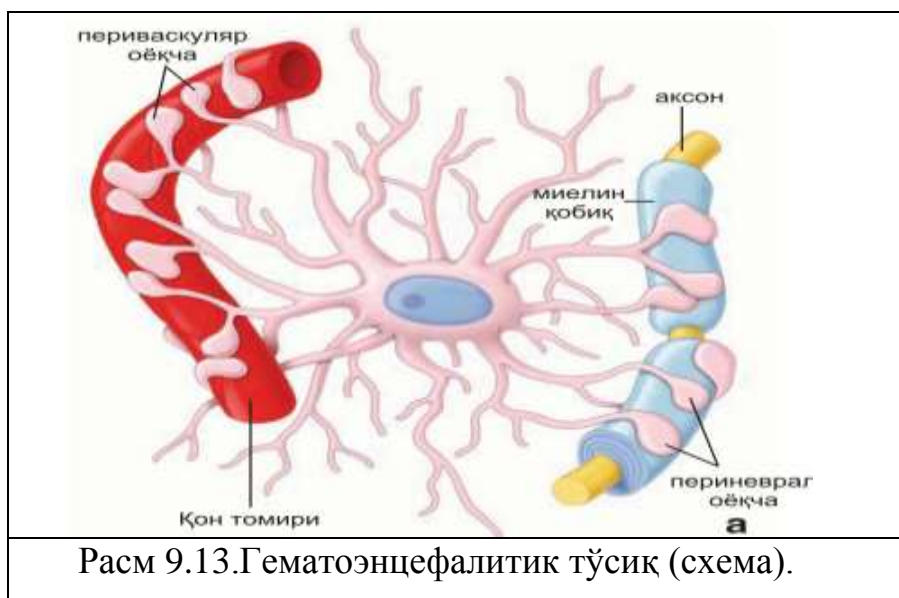
Оқ моддага қараганда кулранг моддада капиллярлар тўри зичроқ бўлади. Орқа мия веналари артериялар билан бирга юрмайди. Орқа миянинг четларидан ва олдинги ўрта ёриқдан келган веналар юмшоқ мия пардасида, айниқса орқа миянинг дорсал юзасида чигаллар ҳосил қилади, улардан қон вентрал ва дорсал илдизчалар билан юрадиган веналарга оқиб кетади.

Бош мия ички уйқу ва умуртқа артериялари орқали артериал қон билан таъминланади, улар миянинг асосида базиляр артерияга қуйилади. Ушбу артерияларнинг тармоқлари юмшоқ мия пардасига ўтади, у ердан майда тармоқчалар мия моддасига йўналади. Капиллярлар тўри бош миянинг оқ моддасига қараганда кулранг моддасида зичроқ бўлади. Бош мия қон капиллярларининг девори узлуксиз эндотелий ва яхши ривожланган базал

мебранадан иборат. Бу ерда нерв тўқимаси ва қон ўртасида моддаларни танлаб алмашинуви содир бўлади, бу жараёнда гематоэнцефалик барьер, деб аталувчи тузилма ҳам иштирок этади. Тўқима ва қон ўртасида моддаларни танлаб алмашинуви капиллярларни ўзини тузилиш хусусиятларидан ташқари (яхлит эндотелий қоплами яхши ривожланган десмасомалар билан, қалин узлуксиз базал мембрана), яна глиоцитлар, энг аввало, астроцитлар ўсимталарининг капиллярлар юзасида нейронларни бевосита қон капиллярлари деворига тегиб туришига тўсқинлик қилиб турувчи қават ҳосил қилиши билан таъминланади.

Гематоэнцефалик барьер қондан нерв тўқимасига антибиотиклар, кимёвий ва бактериал бирикмалар каби зарарли моддаларни ўтишига тўсқинлик қилувчи функционал тўсиқ ҳисобланади. Клиник ва экспериментал далиллар ушбу тўсиқни мавжудлигини, электрон-микроскопик тадқиқотлар унинг структур асосларини аниқлашидан анча аввал кўрсатиб берган эди. Маълумки, баъзи доривор препаратлар қонга юборилганда бошқа тўқималарга ўтса ҳам, бош мияга ўтмайди. Бундан ташқари, қондан тананинг бошқа қисмларига осон ўтувчи айрим бўёқлар кулранг моддада аниқланмайди. Бу эса, қон билан мия тўқимаси ўртасида қандайдир тўсиқ борлигидан далолат беради. Электрон-зич маркерларни қўллаш орқали ўтказилган электрон-микроскопик тадқиқотлар ушбу тўсиқнинг элементларини аниқлашга ёрдам берди: гемокапиллярнинг яхлит эндотелийси, унинг қалин узлуксиз базал мембранаси, астроцитар глиянинг базал мембранаси, гемокапиллярни ҳар томондан зич ўраб олган астроцитларнинг ўсимталари (расм 9.13). Гематоэнцефалик тўсиқнинг фаолияти асосида нерв тўқимасининг қон капиллярларига хос бўлган пасайган ўтказувчанлик ётади. Мазкур барьернинг асосий структур таркибий қисми бўлиб туташувчи бирикишлар ҳисобланади, улар ушбу капиллярлар девори эндотелий қатламининг яхлитлигини таъминлайди.

Бошқа, жуда кўп жойларда учрайдиган фенестрлар эндотелиал хужайраларнинг цитолеммасида бўлмайди, пиноцитоз пуфакчалар жуда кам бўлади. Ушбу капиллярлар ўтказувчанлигини пастлиги, қисман уни зич ўраб турган нейроглия хужайралари ўсимталарининг кенгайган охирлари ҳисобига таъминланади, улар мия тўқимасини қондан турли ёт ва токсик моддалар ўтишидан ҳимоя қилади. Аммо газлар ҳамда нейронлар ва глиал хужайраларининг озикланиши учун бўлган бошқа кичик молекулалар ушбу барьердан жуда осон ўтади.



Цереброспинал суюқлик

Марказий нерв системасининг нозик тўқималарининг ҳимояси бир томондан, уларни суюк ғилофида жойлаш ганлиги билан таъминланса, иккинчи томондан, улар суюқликда муаллак туради. Мазкур суюқлик субарахноидал бўшлиқда жойлашган, чунки тўрсимон (ўргимчак инисимон) тузилманинг ҳамма тўқималараро бўшлиқлари ўзгарган тўқима суюқлиги билан тўлган бўлиб, уни цереброспинал суюқлик (орқа мия суюқлиги), деб аталади. Суюқлик билан шимилган юмшоқ пардалар бош ва орқа миани

тўлиқ ўраб олади ва гидравлик амортизатор вазифасини бажаради. Цереброспинал суюқлик тиник, солиштирма оғирлиги паст (1,004-1,008 г/мл) бўлиб, таркибида тузлар, жуда кам миқдорда оксил ва фақат бир неча хил хужайралар, асосан лимфоцитлар бўлади. Цереброспинал суюқлик нинг бир қисми бош миянинг юзасида, асосий қисми эса мия қоринчаларига қон томирлар чигалларидан ажралади. Томирлар чигаллари қоринчалар бўшлиғига чиқиб турувчи капиллярларга бой тузилмалар бўлиб, ташқаридан шингилларни эслатади.

Капиллярлар томирлар чигалининг қоринча суюқлиги билан ювиб туриладиган эркин юзаси яқинида жойлашади. Чигалнинг эркин юзаси кубсимон эпителий билан қопланган, суюқлик қоринчалар бўшлиғига тушиб, цереброспинал суюқликка айланишидан олдин шу эпителий орқали ўтиши лозим. Шу ва бошқа сабабларга кўра, баъзи моддаларни, айниқса макромолекулаларни оддий тўқима суюқлигига қараганда цереброспинал суюқликка тушиши қийин. Қон томирлар чигалларини ривожланишида нерв найининг учинчи ва тўртинчи қоринчаларининг томи ҳосил бўладиган қисми жуда юпқа, қон томирлари билан бирга юмшоқ ва тўрсимон пардалар билан қопланган эпендимани ташкил қилувчи, фақат бир қават кубсимон хужайралар қалинлигида бўлиб қолади. Ушбу жойларда мия пардалари эпендимани ўз олдида итариб, қоринчалар бўшлиғига бўртмалар ҳосил қилади. Шунга ўхшаш жараёнлар ён қоринчаларда ҳам қон томирлар чигалларининг ҳосил бўлишига олиб келади. Натижада, ҳар бир мия қоринчасида биттадан, жами тўртта қон томирлар чигаллари ҳосил бўлади.

Қон томирлар чигаллари худди бандида осилиб турган шингил каби жуда кўп баргсимон ўсимталардан тузилган. Ҳар бир ўсимтада капиллярлар чигалига ўтиб кетадиган майда артерия ёки артериола бўлади. Эгри-бугри капиллярлар эпителийда ворсинкалар (villi), деб аталувчи бўртмалар ҳосил қилади. Қон томирлар чигалини қопловчи кубсимон эпителий эпендимадан ривожланади ва уни қон томирлар чигалининг эпителийси, деб аталади.

Электрон микроскопик тадқиқотлар эпителий хужайраларининг эркин юзаси охири бир оз кенгайган микроворсинкалар билан қопланганлигини кўрсатди. Марказий нерв системасининг жароҳати ёки касаллигига гумон қилинганда, цереброспинал суюқликни текшириш катта диагностик аҳамиятга эга. Масалан, суюқликда қон пайдо бўлиши калла суягининг қон томирларни узилиши билан бирга синиши тўғрисидаги тахминни тасдиқлайди. Цереброспинал суюқликда хужайралар сонининг кўпайиши миянинг ёки мия пардаларининг яллиғланиш касалликларидан далолат беради. Ҳатто суюқликнинг босимини ўлчаш, баъзан бош ёки орқа миянинг айрим патологик ҳолатларини аниқлашга ёрдам беради.

Бош миянинг ён қоринчаларида ҳосил бўлган цереброспинал суюқлик улардан қоринчалар орасидаги тешик орқали чиқади ва учинчи қоринчанинг цереброспинал суюқлиги билан бирга сильвий водопроводи орқали тўртинчи қоринчага, сўнгра унинг томи орқали субарахноидал бўшлиққа ўтади. Бош ва орқа мияни ўраган юмшоқ ва тўрсимон пардаларнинг бўшлиқларидаги суюқликнинг кўпчилик қисми қоринчаларда ҳосил бўлади. Шу сабабли, агар тўртинчи қоринчанинг томи орқали цереброспинал суюқликнинг чиқиш йўли бекилиб қолса, у қоринчаларда тўпланади ва уларни кенгайтиради, бу эса миянинг ичкаридан эзилишига олиб келади. Цереброспинал суюқлик тўхтовсиз ҳосил бўлганлиги сабабли, у ўз вақтида олиб кетилиши лозим, акс ҳолда калла ичидаги босим ортиб кетади. Цереброспинал суюқлик қандай тезлик билан ҳосил бўлса, шундай тезлик билан қайта қонга сўрилишини таъминловчи тузилмалар мавжуд; бу арахноидал ворсинкалар – тўрсимон парданинг қаттиқ мия пардасининг веноз синусларига туртиб чиқиб турувчи ўсимталаридир.

Орқа мия суюқлигининг сўрилишини пасайиши ёки унинг қоринчалардан чиқиш йўллари бекилиб қолиши гидроцефалия (юноча hydro-сув + kephale-калла) номи билан маълум бўлган ҳолатга олиб келади. Марказий нерв системасининг бўшлиқларида орқа мия суюқлигининг

ортиқча миқдори тўпланиши ва калла ичи босимининг ортиб кетишига олиб келувчи ҳар қандай бузилиш гидроцефалия, деб аталади. Туғма гидроцефалияда калла катта бўлиб, ақлий фаолиятнинг бузилиши ва мушакларнинг нимжонлиги билан кечади. Катта одамларда ҳам бош мия нерв тўқимасининг шикастланиши натижасида келиб чиққан жуда кўп неврологик белгилар (симптомлар) кузатилади.

X БОБ

ЭНДОКРИН СИСТЕМА

Эндокрин ва нерв системалари организмдаги барча аъзолар фаолиятини бошқаради ва мувофиқлаштиради. Бунда эндокрин система асосан организмда кечадиган моддалар алмашинуви, тананинг ўсиши, репродуктив (жинсий хужайраларнинг ривожланиши) фаолият каби нисбатан умумий жараёнларни бошқаради. Эндокрин система - қон ва лимфага гормон ажратувчи тузилмалар – аъзолар, аъзоларнинг қисмлари, айрим хужайралар тўпламидан иборат. Шунинг учун ҳам, эндокрин безлар экзокрин безларга нисбатан қон томирларига бой ва чиқарув найларига эга эмас. Эндокрин безларнинг микроциркулятор томирлар тизими синусоид капиллярлар тутиши ва капилляр олди бўшлиғининг мавжудлиги билан тавсифланади.

Гормонлар (юнон. *Hormone* – кўзғатмоқ, таъсир қилмоқ) асосан организмнинг моддалар алмашинуви, соматик ўсиш, репродуктив фаолият каби асосий функцияларига кучайтирувчи ёки сусайтирувчи таъсир кўрсатадиган юқори фаолликка эга бошқарувчи омиллардир.

Кимёвий тузилиши бўйича гормонлар қуйидаги турларга бўлинади: аминокислоталарнинг ҳосилалари (адреналин, норадреналин ва бошқалар), пептидлар (50дан зиёд гормонларни ўз ичига олади, улар орасида инсулин, глюкагон, ингибин, гастрин ва бошқалар), стероидлар (жинсий, буйрак усти беги пўстлоғи гормонлари ва бошқалар), тўйинмаган ёғ кислоталари (простагландинлар). Физиологик таъсири бўйича ишга туширувчи гормонлар ва ижрочи гормонлар фарқланади. Гипоталамуснинг нейрогормонлари ва гипофиз гормонлари ишга туширувчи гормонлардир, улар бошқа ички секреция безларида гормонларнинг ҳосил бўлиши ва секрецияси жараёнларини кучайтиради ёки тормозлайди. Ижрочи-гормонлар нишон хужайралар ва тўқималардаги модда алмашинуви жараёнларига бевосита таъсир

кўрсатади. Гормонлар барча аъзоларга эмас, балки ҳужайралари мазкур гормонга нисбатан рецепторларга эга бўлган аъзоларгагина таъсир кўрсатади. Бу ҳужайралар (аъзолар) нишон ҳужайралар ёки эффекторлар деб номланади. Нишон ҳужайралари маълум гормонга хос оксил-рецепторларга эга бўлиб, улар ёрдамида тегишли гормонни танлаб, ўзига бириктириш хусусиятига эга. Гормон рецептор билан бирикканда плазмолемманинг гормонга тобе ферменти – аденилилциклаза фаоллашади ва у цитоплазмада АТФдан циклик аденозинмонофосфат (цАМФ) ҳосил бўлишини кучайтиради, натижада ҳужайра ўзининг функционал ҳолатини ўзгартиради. Гормонлар, гарчанд жуда оз миқдорда ишлаб чиқарилсада, юқори биологик фаолликка эга.

Айрим гормонлар фақатгина битта безда, айрим гормонлар эса бир неча аъзоларда ҳосил бўлиши мумкин, масалан, тироксин – қалқонсимон безда ишлаб чиқарилса, инсулин гормони - меъда ости беzi, қулоқ олди беzi, тимус ва бош миянинг айрим ҳужайраларида синтезланади. Бир неча хил гормонларни ишлаб чиқарувчи айрим эндокрин ҳужайралар ҳам мавжуд. Масалан, меъданинг шиллиқ пардасидаги G-ҳужайралар гастрин ва энкефалин ишлаб чиқаради.

Нерв ва эндокрин системаларининг ўзаро алоқаси

Эндокрин система организм фаолиятини бошқарувчи ягона бўғин эмас. Унинг фаолияти нерв ва иммун системалари фаолияти билан чамбарчас боғлиқ. Эндокрин бузилишлар иммун реакцияларига таъсир кўрсатиши мумкин ёки аксинча.

Нерв ва эндокрин ҳужайралари учун умумийлик - гуморал бошқарув омилларини ишлаб чиқаришдан иборат. Эндокрин ҳужайралар гормон синтезлайди ва уларни қонга чиқаради, нейронлар эса синапс бўшлиғига ажралувчи нейротрансмиттерлар ёки ўзгартирувчилар (аксарияти нейроаминлар: норадреналин, серотонин ва бошқалар)ни ишлаб чиқаради. Гипоталамусда нерв ва эндокрин ҳужайралар учун хос

бўлган хусусиятларни ўзида мужассамлаштирган секретор нейронлар жойлашган. Улар ҳам нейроаминлар, ҳам олигопептид гормонларни синтезлаш хусусиятига эга. Нейроэндокрин хужайралар нерв ва эндокрин системаларни ягона нейронэндокрин тизимга бирлаштиради.

Таснифи:

I. Марказий эндокрин аъзолар (гипоталамус, эпифиз, гипофиз);

II. Периферик эндокрин аъзолар:

1) соф эндокрин безлар (калқонсимон без, калқонсимон без олди беши, буйрак усти беши);

2) эндокрин ва ноэндокрин вазифани бажарувчи аралаш аъзолар (меъда ости беши, йўлдош, жинсий безлар);

3) аъзо ва тўқималарда диффуз жойлашган айрим эндокрин хужайралар – диффуз эндокрин система (ДЭС): а) нейроген ривожланиш манбаига эга АПУД система хужайралари (аминларни ҳосил қилувчиларни ютиш ва декарбоксиллаш хусусиятига эга); б) нейроген таракқиёт манбаига эга бўлмаган хужайралар – жинсий безларнинг стероид гормонлар ишлаб чиқарувчи интерстициал хужайралари.

Модомики, эндокрин безлар функционал жиҳатдан ягона бошқарув тизимни ҳосил қилар экан, эндокрин аъзоларнинг ўзаро алоқаси ва уларнинг иерархик боғлиқлигини кўзда тутувчи тасниф ҳам мавжуд:

I. Марказий эндокрин безлар (аксарият периферик эндокрин безлар фаолиятини бошқаради):

1) гипоталамус (нейросекретор ядролар);

2) гипофиз (аденогипофиз ва нейрогипофиз);

3) эпифиз.

II. Аденогипофизга тобе периферик эндокрин безлар ва эндокриноцитлар:

20.2.1. калқонсимон без (тироцитлар);

20.2.2. буйрак усти беши (пўстлоқ моддаси);

20.2.3. жинсий безлар (уруғдон, тухумдон).

III. Аденогипофизга тобе бўлмаган периферик эндокрин безлар ва эндокриноцитлар:

20.3.3. қалқонсимон без кальцитониноцитлари;

20.3.4. қалқонсимон без олди беши;

20.3.5. буйрак усти безининг мағиз моддаси ва параганглийлар;

20.3.6. меъда ости беши Лангерганс оролчалари эндокриноцитлари;

20.3.7. ноэндокрин аъзолар таркибидаги нейроэндокриноцитлар, дисперс эндокрин тизим эндокриноцитлари (APUD-система хужайралари).

ЭНДОКРИН ТИЗИМНИНГ МАРКАЗИЙ АЪЗОЛАРИ

Гипоталамус

Гипоталамус (*hypothalamus*) ўрта миё пуфагининг базал қисмидан ривожланиб, организм эндокрин фаолиятини бошқарувчи олий нерв маркази ҳисобланади. У автоном нерв тизимининг симпатик ва парасимпатик бўлимлари маркази сифатида организмдаги барча висцерал функцияларни назорат қилади ва мувофиқлаштиради, шунингдек бошқарувнинг эндокрин ва нерв механизмларини бирлаштиради. Гипоталамуснинг нейросекретор ядроларида жойлашган нейросекретор хужайралар нерв ва эндокрин тизимларни бирлаштирувчи субстрат ҳисобланади.

Гипоталамус гипофиз билан қуйидаги тизимлар орқали чамбарчас боғланган: 1) гипоталамо-аденогипофизар, унинг ёрдамида гипоталамус гипофизнинг олдинги ва ўрта бўлаклари билан боғланади; 2) гипоталамонеуро-гипофизар, унинг ёрдамида гипоталамус гипофизнинг орқа бўлаги (нейрогипофиз) билан боғланади.

Мазкур тизимларнинг ҳар бири ўзининг нейрогемал (ўзи гормон ҳосил қилмайди, лекин гипоталамусда синтезланган гормонларни тўплайдиган)

аъзосига эга. Гипоталамо-аденогипофизар тизимда – медиал тепалик (*eminentia medialis*), гипоталамо-нейрогипофизар тизимда – гипофизнинг орқа бўлаги нейрогемал аъзо бўлиб ҳисобланади.

Нейрогемал аъзонинг ўзига хос хусусиятлари: 1) капиллярларга бой; 2) аксовазал синапслар тутади; 3) ўзида нейрогормонларни тўплайди; 4) унда нейросекретор хужайраларнинг аксонлари тугайди.

Гипоталамус олдинги, ўрта (медиобазал) ва орқа бўлақлардан иборат бўлиб, уларда 30 жуфтдан ортик ядролар жойлашган. Гипоталамус ядролари умумий тузилишга эга ва бир хил функцияни бажарувчи нейросекретор хужайралар тўпламидан иборат. Айрим ядроларда йирик – холинергик, бошқа ядроларда – майда адренергик нейросекретор хужайралар жойлашган.

Гипоталамуснинг олдинги бўлагидан 2 жуфт ядролар мавжуд: 1) супраоптик (*nuclei supraoptici*) ва 2) паравентрикуляр (*nuclei paraventriculares*). Мазкур ядролар таркиби пептидлар ва ацетилхолин синтезлаш қобилятига эга бўлган йирик холинергик нейросекретор хужайралардан иборат. Шунингдек, паравентрикуляр ядро таркибига майда адренергик нейросекретор хужайралар ҳам киради. Йирик холинергик ва майда адренергик нейросекретор хужайралар нафақат нейрогормонлар ишлаб чиқариш, балки нерв импульсини ҳосил қилиш ва уни ўтказиш хусусиятига ҳам эга.

Супраоптик ядролар таркибида зич секретор гранулалар тутувчи йирик холинергик нейросекретор хужайралардан иборат. Паравентрикуляр ядролар эса бир мунча мураккаброқ тузилган. Ядронинг марказида худди супраоптик ядролардаги сингари йирик холинергик нейросекретор хужайралар жойлашган. Паравентрикуляр ядронинг периферик қисми аксонлари медиал эминенцияга йўналган майда адренергик нейросекретор хужайралардан иборат.

Супраоптик ва паравентрикуляр ядроларда жойлашган нейросекретор хужайраларнинг аксонлари медиал эминенция ва гипофиз оёқчаси орқали гипофизнинг орқа бўлагига ўтади ва бу ердаги қон капиллярлари атрофида кенгаймалар (Герринг таначалари) ҳосил қилиб тугалланади.

Ҳар иккала ядродаги нейросекретор хужайралар антидиуретик гормон (АДГ) ёки вазопрессин ва окситоцин гормонларини ишлаб чиқаради, лекин одамда АДГ асосан паравентрикуляр ядронинг йирик нейросекретор хужайралари томонидан ишланади.

Вазопрессин ва окситоцин зич донча кўринишида супраоптик ва паравентрикуляр ядроларнинг нейросекретор хужайралари танаси ва аксонларида жойлашади. Мазкур иккала гормон ҳам гипоталамонејросекретор тизимнинг нейрогемал аъзоси – гипофизнинг орқа бўлагига ўтиб, бу ерда қон капиллярлари билан аксо-вазал синапс ҳосил қилувчи Герринг таначаларида тўпланади.

Вазопрессин буйрак каналчаларида реабсорбция жараёнини кучайтиради, окситоцин бачадон мушакларининг қисқаришини стимуллади.

Гипоталамуснинг ўрта бўлаги (медиобазал ва туберал қисми) ядролари майда адренергик нейросекретор хужайралардан иборат бўлиб, улар *аденогипофизотрон нейрого르몬лар* - рилизинг-гормонлар ёки омиллар (ингл. *release* – *халос қилиши*)ни ишлаб чиқаради ва улар ёрдамида гипоталамус аденогипофиз фаолиятини назорат қилади. Мазкур нейро-гормонлар табиатан кичик молекуляр олигопептидлар бўлиб, улар гипофизнинг олдинги ва ўрта бўлақларида гормонлар ишланишини стимулловчи *либеринлар*, ҳамда аденогипофиз фаолиятини пасайтирувчи *статинларга* бўлинади. *Либеринларнинг қуйидаги турлари фарқланади:* соматотропин-рилизинг-омил - соматолиберин; тиреотропин-рилизинг-омил - тиролиберин; АКТГ-рилизинг-омил - кортиколиберин; рилизинг-фолликулостимулловчи гормоннинг рилизинг-омили - фоллиберин;

лютеинловчи гормоннинг рилизинг-омили - люлиберин; пролактин-рилизинг-омил - пролактолиберин; меланоцитстимулловчи гормон рилизинг-омили - меланолиберин. Статинлар орасида қуйидагилар мавжуд: соматотропин-ингибирловчи омил - соматостатин; пролактин-ингибирловчи омил - пролактостатин; меланоцитстимулловчи гормонни ингибирловчи омил - меланостатин.

Гипоталамус ўрта бўлагининг энг муҳим ядролари – аркуат ёки инфундибуляр (nucl. arcuatus seu infundibularis) кулранг дўмбоқча (tuber cinereum)да жойлашади, венстромедиал (nucl. ventromedialis)вадорсомедиал (nucl. dorsomedialis) ядролар гипофиз оёқчасини ёйсимон ўраб олади. Либеринлар ва статинларни ишлаб чиқарувчи асосий ядро ва тузилмалар – аркуат ва венстромедиал ядролар, шунингдек паравентрикуляр ядро, кул ранг перивентрикуляр модда, гипоталамуснинг преоптик соҳаси ва супрахиазматик ядролардаги майда адренергик нейросекретор хужайралардир.

Майда адренергик нейросекретор хужайраларнинг аксонлари медиал эминенцияга йўналади ва бу ердаги капиллярлар билан аксо-вазал синапс ҳосил қилиб тугалланади (расм 10.1.).

Периферик эндокрин безлар фаолиятининг гипоталамус томонидан бошқарилиши

Гипоталамус периферик безларнинг фаолиятини 2 йўл билан бошқаради: 1) гипофиз орқали (трансгипофизар йўл); 2) гипофизни четлаб ўтиб (парагипофизар йўл).

Трансденогипофизар бошқарувда гипоталамуснинг медиобазал қисмида ишлаб чиқариладиган аденогипофизотроп гормонлар (либеринлар ва статинлар) қон билан гипофизнинг олдинги бўлагига етиб келади. Либеринлар таъсирида гипофизнинг троп гормонлари (гонадотроп, тиротроп, кортикотроп ва бошқалар) ишлаб чиқарилади ва улар қон билан тегишли

нишон аъзоларга етказилади (м-н, тиреотроп гормон – қалқонсимон безга) ва уларнинг фаолияти ошади.

Демак, *трансаденогипофизар бошқарувда* гипоталамуснинг периферик эндокрин безларга таъсири нишон ҳужайралари гипофизнинг олдинги бўлагида жойлашган рилизинг омилларни секреция қилиш орқали гуморал йўл билан амалга оширилади.

Парагипофизар бошқарувда гипоталамус периферик безлар фаолиятини гипофизни четлаб ўтиб бошқаради. Парагипофизар бошқарув кўйидаги усулларда таъминланади:

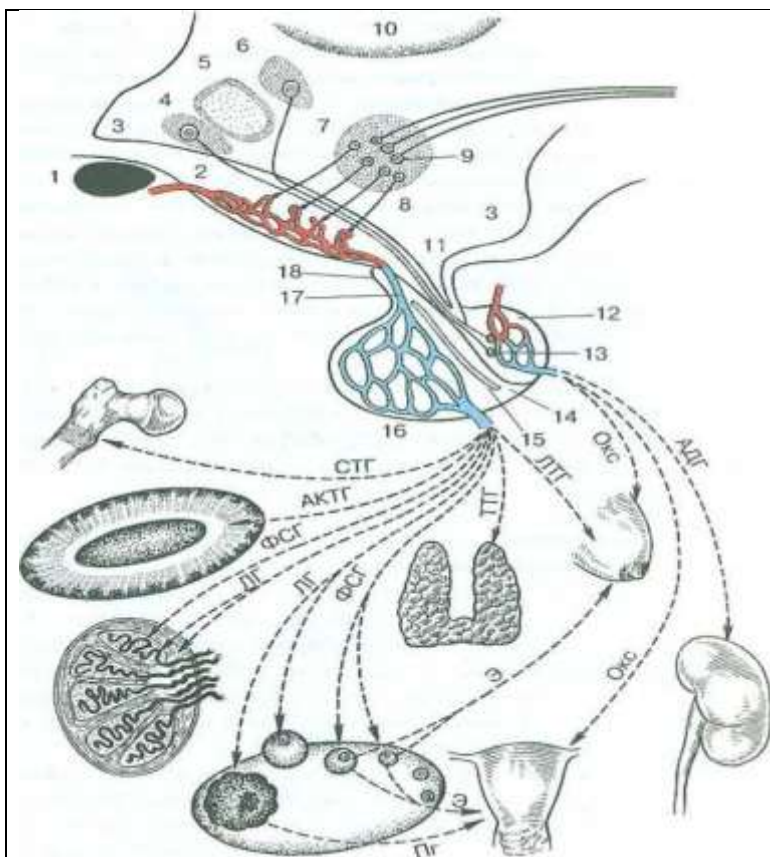
1. периферик безлар фаолиятини симпатик ва парасимпатик нерв тизимлари орқали бошқариш. Маълумки, гипоталамус вегетатив нерв тизимини бошқаришнинг олий маркази ҳисобланади ва у симпатик ва парасимпатик нерв толалари орқали барча безлар фаолиятини бошқаради.

2. Бошқарув тескари манфий алоқа йўли билан таъминланади. Масалан, агар қонда маълум бир эндокрин бездан ажраладиган гормон миқдори кўп бўлса, мазкур гормонни ажралиши камаяди ёки қонда кам бўлса, аксинча – гормон ажралиши кучаяди. Ёхуд, бирон-бир гормоннинг таъсири юқори бўлган ҳолатда ҳам унинг ажралишини камайиши қайд этилади.

3. Баъзан организмда тиротроп (қалқонсимон без фаолиятини стимулловчи) иммуноглобулинлар ёки аутоантитаналар ишлаб чиқарилади. Мазкур аутоантитаналар қалқонсимон без ҳужайралари рецепторлари билан бирикиб, узоқ вақт давомида уларнинг функциясини оширади.

Гипоталамус функцияси бош мия назорати остида таъминланади. Унинг турли бўлимларида нейропептидлар (50 дан ортиқ) ишлаб чиқарувчи нейроэндокрин ҳужайралар мавжуд. Улар орасида, масалан энкефалин нейронлараро медиатор бўлиб, унинг таъсирида лимбик тизим нейронлари орқали нейроаминлар – серотонин ва норадреналин, ретикуляр формация нейронлари орқали норадреналин синтези амалга ошади. Нейроаминлар гипоталамус нейрогормонлари секрециясига таъсир қилади, ўз навбатида

улар таъсирида гипофиз аденоцитлари фаоллиги ошади ёки пасаяди. Шу тариқа нерв ва эндокрин тизимларнинг чамбарчас функционал алоқаси юзага келиб, у организмдаги барча тизимлар (аъзолар) фаолиятини назорат қилади ва мувофиқлаштиради.



Расм 10.1. Гипоталамо-гипофизар тизим ва троп гормонларнинг нишон-аъзоларга таъсири:

1 — кўрув хиазмаси; 2 — бирламчи капиллярлар тўри билан медиал эминенция; 3 — III қоринча бўшлиғи, айрим гипоталамус ядроларининг III қоринча деворига проекцияси; 4 — супраоптик ядро; 5 — олдинги гипоталамик ядро (гипоталамуснинг преоптик зонаси);

6 — паравентрикуляр ядро; 7 — медиобазал гипоталамуснинг аркуат-вентромедиал комплекси; 8 — таламус; 9 — медиал эминенциянинг бирламчи капиллярлар тўрига аденогипофизар гормонларни ажратиб чиқарувчи гипоталамуснинг медиобазал қисмидаги нейросекретор адренергик ҳужайралар (2); 10 — гипоталамуснинг медиобазал қисмидаги тушувчиэфферент нерв йўлларини бошловчи адренергик нейронлар (парагипофизар бошқарув); И — III қоринча воронкаси ва гипофизар оёқча; 12 —

	<p>гипофизнинг орқа бўлаги; 13 — Герринг таначаси (гипоталамуснинг олдинги бўлагидаги нейросекретор хужайралар аксонларининг охирлари); 14 — гипофизнинг ўрта бўлаги; 15 — гипофизар ёриқ; 16 — иккиламчи капиллярлар тўрини тутувчи гипофизнинг олдинги бўлаги; 17 — портал (дарвоза) вена; 18 — аденогипофизнинг туберал қисми.</p>
--	---

Аденогипофизотроп гормонлар ва уларнинг таъсири: СТГ- организмнинг умумий ва унинг айрим аъзолари (жумладан скелет)нинг ўсишини стимуллайди; АКТГ- буйрак усти безининг тутамли ва тўрсимон зоналари фаолиятини стимуллайди; ЛГ- овуляция жараёни, сариқ тананинг ҳосил бўлиши ва унда прогестерон, уруғдонда тестостеронишланишини стимуллайди; ФСГ- тухумдонда фолликулаларнинг ўсиши ва уларда эстроген ишланишини, уруғдонда сперматогенез жараёнини стимуллайди; ТТГ - қалқонсимон безнинг тиреоид гормонларини синтезланиши ва ажралишини фаоллаштиради; ЛТГ - сут безларида сут ажралишини кучайтиради. Гипофизнинг орқа бўлагида тўпланадиган гормонлар: вазопрессин ёки антидиуретик гормон (АДГ) - қон томирларини торайтириш ва артериал босимни ошириш, буйрак

каналчалари орқали сувнинг реабсорбцияси (қайта сўрилиши)ни ошириш, яъни диурезни камайтириш хусусиятига эга. *Окситоцин (Окс)* - сут безларининг секретор бўлимидаги миоэпителиал ҳужайраларни қисқартириш ҳисобига сут ажралишини кучайтиради, аёлларда бачадон мушаги, эркекларда уруғ олиб кетувчи йўлларнинг силлиқ мушакларини қисқартиради.

Гипофиз

Гипофиз (грек. *hypo-* ости + *physis* - ўсиш), оғирлиги - тахминан 0.5 г; унинг меъёрдаги ўлчамлари одамда тахминан 10 x 13 x 6 мм ташкил қилади. У муҳим рентгенологик белги бўлган понасимон суякнинг бўшлиғи - турк эгарчасини эгаллаб туради.

Тараққиёти. Эмбриогенез даврида гипофиз қисман оғиз бўшлиғининг эктодермаси ва қисман нерв тўқимаси (3-қоринча туби воронкасининг дистал қисми)дан ривожланади.

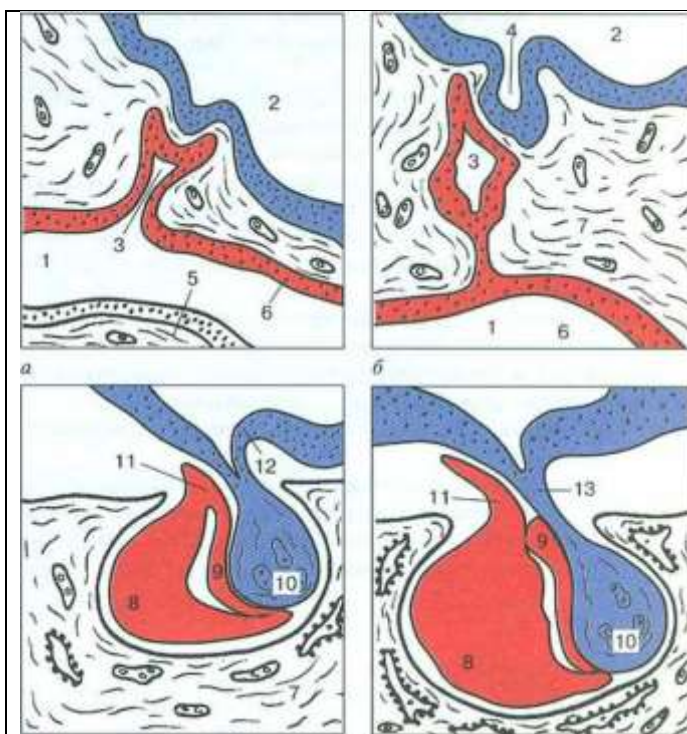
Эмбриогенезнинг 4-5 ҳафтасида оғиз бўшлиғи эпителийси (эктодерма)дан аденогипофиз ҳосил бўлади: оғиз бўшлиғи эпителийсининг 3-қоринча тубига томон ботиб кириши натижасида гипофиз (Ратке) чўнтаги ҳосил бўлади. Ратке чўнтагининг олдинги девори эпителийси қалинлашиб гипофизнинг олдинги бўлагини ҳосил қилади, чўнтакнинг орқа девори эпителийсидан - гипофизнинг оралиқ бўлаги ривожланади, чўнтак бўшлиғи торайиб, олдинги ва оралиқ бўлақлар орасидаги гипофиз ёриғига айланади. Одам ҳомиласи гипофизида гипофиз ёриғи йўқолиб, унинг оралиқ бўлаги олдинги бўлаги билан бирикади. Ўз навбатида 3-қоринча воронкасининг дистал қисми Ратке чўнтагига томон ўсиб киради ва гипофизнинг орқа бўлаги (нейрогипофиз)ни ҳосил қилади (расм 10.2). Воронканинг проксимал қисми торайиб, гипоталамусни гипофиз билан боғловчи гипофиз оёқчаси (поя)га айланади.

Туғилиш вақтига келиб гипофизнинг асосий тузилмалари

дифференцировкаси якунланади.

Демак, тараққиёт манбаи жихатдан гипофиз иккита безни ўз ичига олади - нейрогипофиз ва аденогипофиз. Бу безлар анатомик жихатдан бирлашган, лекин тузилиши ва функциялари билан бир-биридан фарк қилади. Оғиз бўшлиғи эктодермасидан ривожланувчи гипофизнинг қисми аденогипофиз номи остида маълум ва у йирик – олдинги ва оралик бўлим ҳамда нейрал оёқчани ўраб турувчи - туберал қисмлардан ташкил топган.

Нерв тўқимасидан ривожланувчи нейрогипофиз эса асосан каттароқ ўлчамли - орқа бўлак (pars nervosa) ва кичикроқ – нейрал оёқча (пояча)дан иборат. Нейрал оёқча ствол ва оралик тепаликдан ташкил топган.



Расм 10.2 Гипофизнинг ривожланиши даврлари (схема):

а — эмбрионал куртаклар; *б* — эктодермал ва нейрал куртакларнинг бирлашиши; *в, г* — адено- ва нейрогипофизнинг шаклланиши. 1 — оғиз бўшлиғи; 2 — мия қоринчаси бўшлиғи; 3 — гипофиз (Ратке) чўнтаги; 4 — оралик мия дивертикули; 5 — тил; 6 — оғиз бўшлиғининг эктодермалэпителийси; 7 — мезенхима; 8 — Ратке чўнтагининг олдинги девори (гипофизнинг олдинги бўлаги);

	<p>9 — Ратке чўнтагининг орқа девори (гипофизнинг оралик бўлаги); 10 — гипофизнинг орқа бўлаги; 11 — туберал қисми; 12 — эпендима; 13 — гипофиз оёқчаси</p>
--	---

Тузилиши. Юқорида қайд этилганидек, аденогипофиз олдинги бўлак (lobus anterior), оралик (pars intermedia) ва туберал қисм (pars tuberalis), яъни гипофиз (Ратке) чўнтагидан ривожланувчи барча тузилмаларни ўз ичига олади. Гипофиз оғирлигининг 75%ни олдинги бўлак ташкил этади.

Олдинги бўлаги бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган бўлиб, ундан аъзо ичига сийрак бириктирувчи тўқима қатламлари ботиб кириб, унинг стромасини ҳосил қилади. Бириктирувчи тўқимали қатламларда қон ва лимфа томирлари, улар орасида эса бўлак паренхимасини ҳосил қилувчи эпителий хужайралари (аденоцит)лардан иборат тасмалар жойлашади.

Айрим аденоцитлар эпителий тасмаларининг чеккаларида жойлашиб, таркибида бўёқлар билан яхши бўялувчи доначалар тутати ва улархромофил эндокриноцитлар (endocrinocytus chromophilus), тасмаларнинг ўрта қисмларини эгаллаган бошқа хил хужайраларнинг цитоплазмаси эса кучсиз бўялиб, улар -хромофоб эндокриноцитлар(endocrinocytus chromophobus) деб номланади.

Аденоцитлар таснифи. Юқорида қайд этилганлардан келиб чиққан ҳолда гипофизнинг олдинги бўлаги хужайралари хромофил ва хромофоб (бош)ларга бўлинади. Шунингдек, гипофизнинг олдинги бўлагида на хромофил, на хромофобларга кирувчи хужайралар ҳам мавжуд, булар

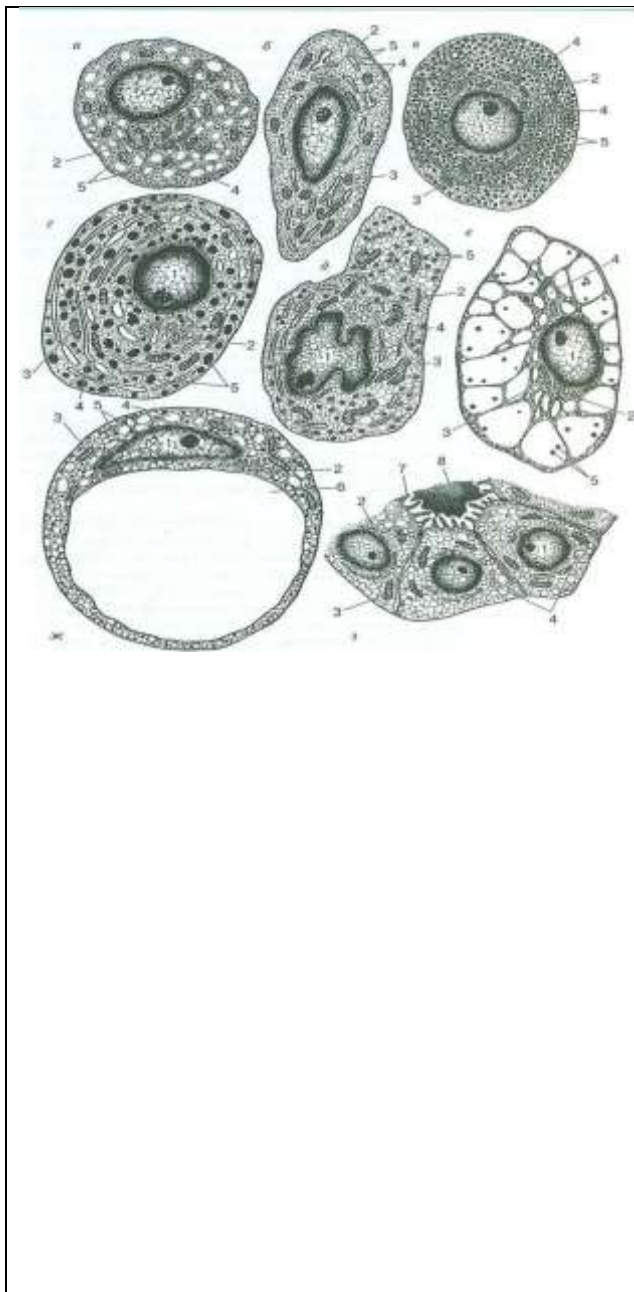
кортикотроп аденоцитлардир. *Хромофил аденоцитлар* ўз навбатида 1) цитоплазмасидаги доначалари ишқорий бўёқлар билан бўялувчи *базофил*, ва 2) доначалари кислотали бўёқлар билан бўялувчи *ацидофил* хужайраларга бўлинади (расм 10.3).

Базофил аденоцит (эндоркриноцит)лар 4-10%ни ташкил қилади. Улар 2 гуруҳга бўлинади: 1) гонадотропоцитлар ва 2) тиротропоцитлар.

Гонадотропоцитлар – энг йирик хужайралар бўлиб, юмалок ёки овалшаклга эга, ядроси эксцентрик жойлашган, цитоплазмаси донадор ЭПТ, митохондриялар, Голжи комплексига бой. Шунингдек, альдегидфуксин билан бўялувчи гликопротеидлардан иборат диаметри 200-300 нм ли базофил доначалар тутди. Гонадотропоцитларнинг фолликул стимулловчи гормон – ФСГ (фоллитропин) ва лютеинловчи гормон – ЛГ (лютропин) ишлаб чиқарувчи икки тури ажратилади.

Фоллитропин жинсий хужайраларни шаклланишига таъсир қилади ҳамда тухумдонда сариқ тана ҳосил бўлиши ва уруғдоннинг интерстициал хужайралари томонидан эркаклар жинсий гормони ҳосил бўлишини стимуллайди.

Организмда жинсий гормонлар етишмаган ҳолда манфий тескари таъсир механизми бўйича гипофизнинг олдинги бўлагида гонадотроп гормонлар (айниқса фоллитропин) ишланиши кучаяди ва шу сабабли айрим гипертрофияга учраган гонадотропоцитларда хужайранинг зичлашган ядросини чеккага сурувчи ва цитоплазмани халқа сингари юпқалаштирувчи йирик вакуол ҳосил бўлади. Бундай ўзгарган гонадотропоцитлар кастрация хужайралари деб номланади (расм 10.3).



Расм 10.3. Аденогипофиз безли хужайраларининг ултрамикроскопик тузилиши:

а — гонадотроп фолликулостимулловчи хужайра; *б* — тиротропоцит; *в* — соматотропоцит; *г* — лактотропоцит (маммотропоцит); *д* — кортикотропоцит; *е* — тиреоидэктомия хужайраси; *ж* — кастрация хужайраси; *з* — псевдофолликулнинг фолликуляр-юлдузсимон хужайралари. 1 — ядро; 2 — Голжи мажмуаси; 3 — митохондрия; 4 — эндоплазматик тўр; 5 — секретор доначалар; 6 — вакуол; 7 — микроворсинка; 8 — коллоидсимон модда билан тўлган псевдофолликул

Базофил хужайраларнинг иккинчи тури нотўғри ёки бурчаксимон шаклга эга. Уларнинг секретор доначалари жуда майда (диаметри 80—150 нм) ва альдегидфуксин билан кучли бўялади. Улар гонадотропоцитларга нисбатан камроқ гликопротеинлар тутади. Мазкур хужайралар қалқонсимон безнинг фолликуляр эндокриноцитлари фаолиятини кучайтирувчи тиротроп гормони (тиротропин) ишлаб чиқаради ва *тиротропоцитлар деб аталади*.

Агар организмда тиреоид гормонлар — йодотиронинлар етишмовчилиги юзага келадиган бўлса, тиротропоцитлар ҳажми

катталашади, эндоплазматик тўр цистерналари кенгайди, цитоплазма йирик катакли тўр кўринишини олади. Хужайраларда оддий тиротропоцитларга нисбатан йирикроқ бўлган альдегидофуксинофил доначалар жойлашади. Бундай вакуоллашган тиротропоцитлар тироид-эктомия хужайралари номини олган (расм 10.3).

Ацидофил эндокриноцитлар учун кислотали бўёқлар билан бўялувчи йирик зич оксил табиатли доначалар хосдир (расм 10.3). Ўлчами бўйича мазкур хужайралар базофил хужайраларга нисбатан анча кичик, бироқ уларнинг сони гипофизнинг олдинги бўлагидаги барча аденоцитларнинг 30-35%ни ташкил қилади. Улар юмалоқ ёки овал шаклга эга, ядроси хужайра марказида жойлашади, донадор эндоплазматик тўр кучли ривожланган.

Ацидофил эндокриноцитларнинг ҳам 2 тури фарқланади: организмнинг ўсишини бошқарувчи ўсиш гормони (соматотропин) ишловчи *соматотропоцитлар*; лактотроп гормон (пролактин) ишловчи *лактотропоцитлар ёки пролактиноцитлар*. Пролактин сут безларида сут биосинтезини фаоллаштиради. Аёлларда туғруқдан сўнг, лактация ва болани эмизиш даврида мазкур гормонни ишланиши кучаяди. Бундан ташқари пролактин тухумдонда сариқ тананинг фаолияти давомийлигини узайтиради, шунинг учун ҳам илгари бу гормон лютеотроп гормон ҳам деб номланган.

Соматотропоцитларнинг секретор доначалари юмалоқ шаклга эга бўлиб, уларнинг диаметри 350-400 нм га етади. Лактотропоцитларнинг доначалари эса янада йириклиги (узунаси 500-600 нм ва кенглиги 100-120 нм) ва овалсимон ёки чўзиқ шакли билан ажралиб туради.

Хромофил хужайраларнинг яна бир гуруҳи асосан гипофизнинг олдинги бўлаги марказий қисмида жойлашувчи кортикотропоцитлардир. Улар буйрак усти безининг пўстлоқ моддаси тутамли зонаси хужайраларининг секретор фаоллигини кучайтирувчи оксил табиатли

адренкортикотроп гормони (АКТГ ёки кортикотропин)ни ишлаб чиқаради. Ушбу хужайралар нотўғри ёки бурчаксимон шаклга эга, ядроси бўлакчалардан иборат, эндоплазматик тўри яхши ривожланган, секретор доначалари мембрана билан ўралган бўлиб, ўзида зич оксил табиатли ўзак қисмини тутади, мембрана билан ўзак ўртасида оқиш бўшлиқ мавжуд.

Хромофоб эндокриноцитлар цитоплазмаси бўёқларни ёмон қабул қилади ва аниқ секрет доначалари тутмайди. Бу хужайралар деярли 60%ни ташкил қилади. Хромофоб хужайралар турли дифференцировка даражаси ва турли физиологик хусусиятларга эга хужайралардир. Улар орасида базофил ёки ацидофил хужайраларга ихтисослаша бошлаган, лекин ҳали секретор доначаларни тўплаб улгурмаган хужайраларни кўриш мумкин. Бошқа хромофоб хужайралар эса, аксинча тўлиқ ихтисослашган, лекин интенсив ёки узоқ муддатли секреция туфайли ўзларининг секретор доначаларини йўқотган хужайралардир. Хромофоб хужайраларнинг маълум бир қисмига заҳира хужайралари сифатида қараш мумкин. Шунингдек, хромофоб хужайралар орасида фолликуляр-юлдузсимон хужайралар ҳам учрайди, улар унча катта бўлмаган ўлчамларга эга, узун шохланган ўсимталар тутувчи ва ўсимталари бирлашиб тўр ҳосил қилувчи хужайралардир. Мазкур хужайраларнинг баъзи ўсимталари синусоид капиллярларга бирикади. Баъзан, юлдузсимон хужайралар бўшлиғида гликопротеин табиатли секрет тўпловчи унча катта бўлмаган фолликуласимон тузилмаларни ҳосил қилиб жойлашади. Бундай юлдузсимон хужайраларнинг апикал юзасида фолликул бўшлиғига бўртиб турувчи микроворсинкалар ривожланади (расм 10.3).

Аденогипофизнинг *ўрта (оралиқ) бўлаги* энсиз эпителиал тасмадан иборат. Ратке чўнтагининг дорсал қисмидан ривожланган оралиқ бўлак одамда рудиментар соҳа бўлиб, майда секретор гранулалар тутган оч базофил

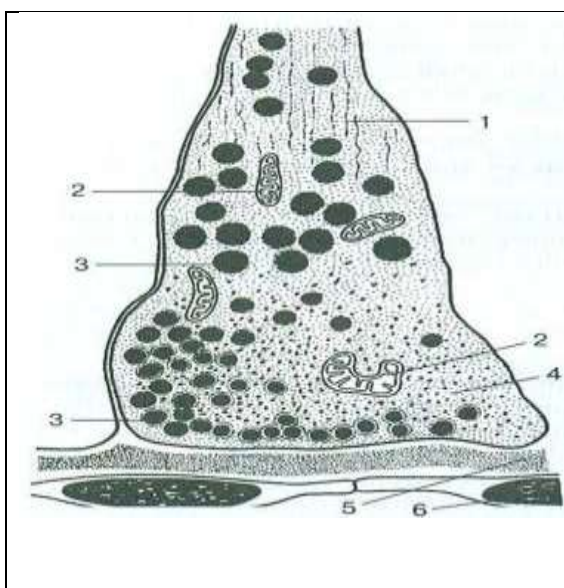
бўялувчи хужайралардан иборат тасма ва фолликуллардан ташкил топган. Ўрта бўлак эндокриноцитлари оқсил ёки шиллиқ табиатли секрет ишлаб чиқариш хусусиятига эга бўлб, улар мазкур соҳада жойлашган фолликуласимон кисталарнинг шаклланишини таъминлайди. Ўрта бўлак эпителийси орқа бўлакдан бириктирувчи тўқиманинг юпқа қатлами орқали ажралиб туради. Аденогипофизнинг ўрта бўлагиди меланоцитларни ҳосил бўлишини стимулловчи (меланоцитотропин), шунингдек липидлар метаболизмини кучайтирувчи липотроп (липотропин) гормонлар ишлаб чиқарилади.

Аденогипофизнинг туберал қисми – гипофиз оёқчасига ёндошган ва гипоталамуснинг медиал дўмбоқчасини пастки юзасига тегиб турувчи бўлимдир.

Безнинг туберал қисми цитоплазмаси оч базофил бўялган кубсимон хужайралардан иборат эпителиал тасмалардан тузилган. Туберал тасмаларнинг айрим хужайраларида кўп бўлмасида базофил гранулалар учрайди.

Гипоталамо-аденогипофизар қон айланиши тизими ва унинг аҳамияти. Гипоталамо-аденогипофизар қон айланиши тизими портал (дарвоза) тизим ҳам деб номланади. Олиб келувчи гипофизар артериялар медиобазал гипоталамуснинг медиал дўмбоқчаси соҳасига кириб, капиллярлар тўри (портал тизимнинг бирламчи капилляр чигали)га тармоқланади. Мазкур капиллярлар гипоталамуснинг аденогипофизотроп соҳасида жойлашган нейросекретор хужайралар аксонларининг охирлари билан боғланувчи коптокчаларни ҳосил қилади. Бирламчи капиллярлар тўри гипофизар оёқча бўйлаб гипофизнинг олдинги бўлагига ўтади ва бу ерда без паренхимаси трабекулалари орасида тармоқланувчи синусоид турдаги капиллярлар (иккиламчи капиллярлар тўри)га ажралади. Иккиламчи синусоид капилляр олиб чиқувчи веналарга қуйилади ва улар орқали гипофизнинг олдинги бўлаги гормонларига бойиган қон умумий циркуляцияга қуйилади.

Гипофизнинг орқа бўлаги ёки нейрогипофиз. Нейрогипофиз орқа бўлак (pars nervosa) ва нейрал оёқчадан ташкил топган. Орқа бўлак аденогипофиздан фарқли ўлароқ, секретор хужайралар тутмайди. У супраоптик ва паравентрикуляр ядроларда жойлашган секретор нейронларнинг тахминан 100 000 га яқин аксонларидан ташкил топган. Секретор нейронлар типик нейронлар учун хос барча хусусиятларга (таъсир потенциални ўтказиш билан бирга) эга, шу билан бирга уларда нейросекрет ишлаб чиқарилади. Гипоталамуснинг олдинги бўлаги ядроларида жойлашган нейросекретор хужайраларнинг аксонлари гипофизнинг орқа бўлагига кенгайиб, Херринг таначалари (нейросекретор таначалар) деб номланувчи тузилмаларни ҳосил қилади. Электрон микроскоп остида Херринг таначалари мембрана билан ўралган диаметри 100-200 нм ли секретор гранулалар тутиши аниқланади. Мазкур гранулалар гипоталамуснинг олдинги бўлагига жойлашган нейросекретор хужайраларнинг маҳсулоти (АДГ ёки вазопрессин ва окситоцин гормонлари)ни сақлайди. Херринг таначалари синусоид капиллярлар билан аксо-вазал синапсларни ҳосил қилади (расм 10.4) ва мазкур синапслар орқали юқорида қайд этилган гормонлар қон оқими билан организмга тарқалади.



Расм 10.4. Гипоталамус нейросекретор хужайраси аксони охирининг гипофизни орқа бўлагидаги гемокапилляр билан бирикиши:
 1-нейрофиламентлар
 2-митохондрия
 3-нейросекретор доначалар
 4-цитоплазма

	<p>5-базал мембрана</p> <p>6-капилляр деворининг эндотелий хужайраси</p>
--	--

Нейрогипофиз асосан гипоталамик нейронларнинг аксонларидан иборат бўлсада, унинг хажмини тахминан 25% махсус турдаги кучли шохланган глиал хужайралар ташкил қилади. Питуицитлар деб аталувчи мазкур хужайралар ўсимтали нотўғри ёки дуксимон шаклга эга. Уларнинг кўп сонли нозик ўсимталари қон томирларининг адвентацияси ёки капиллярларнинг базал мембранасида тугайди.

ПЕРИФЕРИК ЭНДОКРИН БЕЗЛАР

Эндокрин безларнинг бронхиоген гуруҳи жабра чўнтаклари куртакларидан ривожланади ва у қалқонсимон без ҳамда қалқонсимон без олди безларини ўз ичига олади. Қалқонсимон ва қалқонсимон без олди безлари нафақат умумий тараққиёт манбаига эгаллиги билан, балки функционал жиҳатдан ҳам бир-бири билан боғлиқ. Улар метаболик ҳолат ва организмнинг ички муҳит доимийлигини сақлашда асосий ўрин эгаллайди: мазкур безларнинг гормонлари (тироксин, кальцитонин, паратгормон) асосий модда алмашинуви ва қондаги кальций концентрациясини бошқаради.

ҚАЛҚОНСИМОН БЕЗ (*GLANDULA THYROIDEA*)

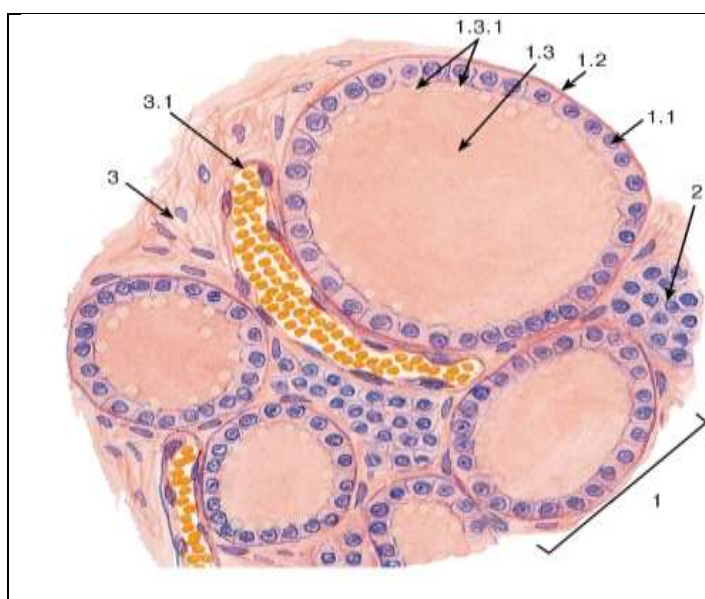
Қалқонсимон без турли тараққиёт манбаига эга ўзак хужайралардан ривожланувчи эндокриноцитларнинг икки хужайравий дифферонини ўз ичига олади: 1) Т-тироцитлар (фолликуляр хужайралар), энг кўп сонли бўлиб, улар йодсакловчи гормонлар - тироксин (T_4) ва трийодтиронин (T_3) ишлаб чиқаради ва 2) тирокальцитонин гормони ҳамда бошқа қатор пептидларни ишлаб чиқарувчи *C-тироцитлар* (парафолликуляр хужайралар).

Тироксин ва трийодтиронин хужайралардаги оксидланиш жараёнларининг кучли стимуляторлари ҳисобланади ва бунда трийодтирониннинг фаоллиги 5-10 марта юқорироқ ҳисобланади. Мазкур гормонлар модда алмашинуви, оқсиллар синтези, газ алмашинуви, карбонсув ва ёғ алмашинуви жараёнларини кучайтиради. Тиреоид гормонлар хужайра ва тўқималарнинг ривожланиши, ўсиши ва дифференциалланишига сезиларли таъсир кўрсатади, улар суяк тўқимасининг ривожланишини тезлаштиради. Қалқонсимон без гормонлари айниқса, нерв тўқимасининг ривожланишига катта таъсир кўрсатади. Қалқонсимон без етишмовчилигида бош мия хужайралари ва тўқималарининг дифференцировкаси тўхтади, инсоннинг рухий ривожланиши бузилади. Тиреоид гормонлар тўқималардаги регенерацион жараёнларга рағбатлантирувчи таъсир кўрсатади. Қалқонсимон безнинг нормал фаолияти учун йод ичимлик суви ва озиқ-овқат маҳсулотлари билан организмга тушиши зарур. Қалқонсимон безнинг йод сақламайдиган учинчи хил гормони - тирокальцитонин – кальций ва фосфор алмашинувини бошқаришда иштирок этади.

Тараққиёти. Қалқонсимон безнинг тараққиёти эмбрионал ҳаётнинг учинчи ҳафталаридан бошланади. Ҳалқумнинг вентрал юзасидан биринчи ва иккинчи жабра чўнтақларининг қаршисида бўртма пайдо бўлади. Бу бўртма айрим хужайралар йиғиндисига айланади. Эмбрионал ҳаётнинг тўртинчи ҳафтасида такомиллашаётган безнинг икки бўлаги ҳосил бўлади. Сут

эмизувчиларда IV жабра чўнтагининг ҳосиласи ҳисобланган ультимобронхиал таначалар пайдо бўлиб, бу таначалар ривожланаётган қалқонсимон без куртагига ўсиб киради. Сўнгра шу таначалар таркибида фолликуляр хужайралар билан бир қаторда К-хужайралар ҳосил бўлади. Такмиллашишнинг бошланишида қалқонсимон без экзокрин без сифатида вужудга келади, у чиқарув найига эга бўлади. Кейинчалик чиқарув найи атрофияга учрайди (най очиладиган юза тилнинг илдиз соҳасида кўр чуқурчани ҳосил қилади) ва юза эндокрин органга айланади. Шу вақтда хужайралар орасида коллоид йиғила бошлайди, фолликуллар ҳосил бўлади. Фолликулларнинг двори бир қават хужайралардан иборат бўлади. Қалқонсимон без фаолиятининг бошланиши эмбрионал ҳаётнинг 3-4 ойларига тўғри келади.

Тузилиши. Қалқонсимон безнинг вояга етганодам организмида оғирлиги 22-25 грамм бўлиб, у ташқи томондан бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Капсуладаи без паренхимасига ботиб кирган тўсиқлар уни алоҳида бўлақларга бўлади. Безнинг стромасини сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима ташкил қилади. Ҳар бир без бўлаги фолликул деб аталувчи пуфакчалардан иборат (расм 10.5).



Расм 10.5. Қалқонсимон без қисми. *Гематоксилин-эозин билан бўялган.*

1 - фолликул: 1.1 – фолликуляр хужайра, 1.2 - базал мембрана, 1.3 - коллоид, 1.3.1 – резорбцион вакуола; 2 – фолликулалараро оролча; 3

	– бириктирувчи тўқимали строма 3.1 – қон томири
--	---

Фолликул -қалқонсимон безнинг структур ва функционал бирлиги бўлиб, у девори бир қават эпителий ҳужайралар билан қопланган ва бўшлиғи коллоид модда тутувчи юмалоқ ёки овалсимон шаклга эга тузилмадир. Фолликулалар орасида коллаген ва эластик толалар, фибробласт, макрофаг, тўқима базофиллдари, плазмоцитлар тутувчи сийрак толали бириктирувчи тўқима жойлашган. Мазкур бириктирувчи тўқимали қатламларда фолликулаларни ҳар томондан ўраб олувчи кўплиб синусоид капиллярлар ва нерв толалари мавжуд. Фолликулалар орасида тироцитларнинг тўпламлари жойлашиб, улар фолликулалараро оролчаларни ҳосил қилади. Фолликулалар девори фолликуляр эндокриноцитлар ёки тироцитлар деб аталувчи ҳужайралар билан қопланган. Фолликул бўшлиғи суюқ, ярим суюқ, баъан қуюқ консистенцияга эга коллоид билан тўлган.

Фолликуляр эндокриноцит (тироцит)лар бир қават бўлиб жойлашиб, фолликул деворини ўраб туради. Уларнинг апикал юзаси фолликул бўшлиғига қараган, базал қисми эса базал мембранада жойлашади.

Тироцитларнинг тузилиши қалқонсимон безнинг функционал ҳолати (нормал, гиперфункция, гипофункция)га боғлиқ.

Безнинг нормал функционал ҳолатида тироцитлар кубсимон шаклга эга, уларнинг апикал юзасида унча кўп бўлмаган микроворсинкалар жойлашган. Ён юзалари билан тироцитлар десмосома ва интердигитациялар, апикал қисмига яқин – хужайралараро тирқишни ёпувчи пластинкалар ёрдамида бирикади. Тироцитларнинг цитоплазмасида донатор ЭПТ, Голжи комплекси, лизосома ва пероксисомалар яхши ривожланган. Пероксисомалар таркибида тироглобулин молекуласи синтезида, Голжи комплексида тироглобулиннинг модификацияланишида, йодидларнинг атомар йодгача оксидланишида қатнашувчи тиропероксидаза ферментининг фаоллиги юқори бўлади. Тироцитларнинг ядроси юмалоқ шаклга эга, хужайра марказида жойлашади. Коллоидиярим суюқ консистенцияга эга.

Безнинг гиперфункционал ҳолатида тироцитлар призматик шаклга эга, уларнинг апикал қисмида микроворсинкалар сони кўпаяди, псевдоподиялар пайдо бўлади. Коллоид суюқ консистенцияга эга бўлиб, унда резобционвакуолалар пайдо бўлади.

Безнинг гипофункционал ҳолатида фолликуляр эндокриноцитлар, уларнинг ядролари яссилашади, фолликул бўшлиғидаги коллоид зичлашади, фолликулярнинг ўлчамлари катталашади.

Қалқонсимон без хужайраларининг секретер цикли. Қалқонсимон без гормонлари - тироксин ва трийодтиронин ўз таркибида йод туттади. Шу сабабли бу гормонларнинг синтез қилиниши учун кўп миқдорда йод зарур. Қалқонсимон без хужайралари қондаги йодни ўзида йиғиб қолиш хусусиятига эга. Қалқонсимонбездаги йод бутун организмдаги йоднинг 36% ини ташкил қилади. Қалқонсимон без хужайрасининг секретер цикли мураккаб жараён бўлиб, у гормонларни ҳосил қилиш ва тўплаш ҳамда уларни бездан қонга чиқаришдан иборат икки босқични ўз ичига олади. Биринчи босқичда таркибидаги йод тутувчи мураккаб модда - тиреоглобулин ҳосил бўлади. Бу модда хужайрадан фолликула бўшлиғига чиқарилади ва коллоид

сифатида йиғилади. Бу босқичда бошқа без хужайралари секретор циклидаги сингари бир неча фазани ажратиш мумкин (расм 10.6):

Биринчи фаза. Бу фазада гормонлар синтези учун зарур хом ашё (аминокислота, моносахарид, ёғ кислоталари, минерал тузлар ва йодидлар) қондан тиреоцитларга ўтади.

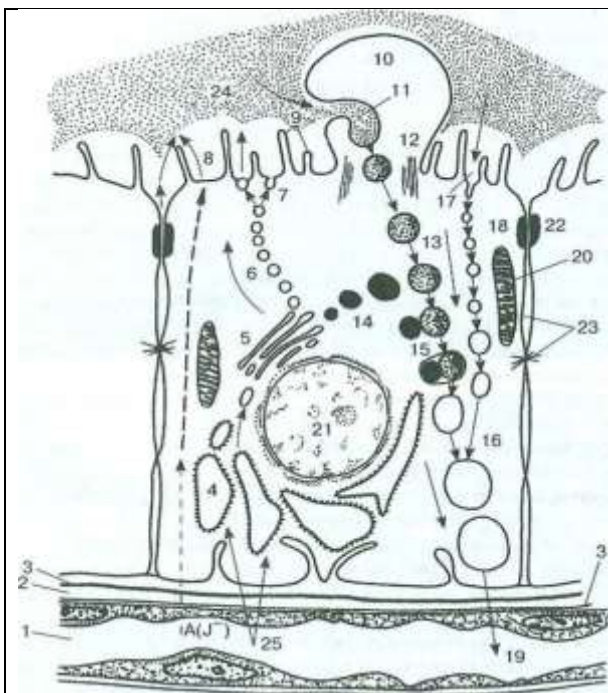
Иккинчи фаза. Тиреоглобулин таркибига кирувчи оксил молекуласини синтез қилиш фазаси. Хужайраларга кирган аминокислоталардан (тирозин аминокислотаси) эндоплазматик тўр мембраналарида оксил молекуласи синтез қилинади.

Учинчи фаза. Бу фазада синтез қилинган оксил молекуласига карбонсувли қисм бирикади. Бу қисм тиреоцит хужайралар пластинкасимон комплексида моносахарилардан синтез қилинади. Шундай қилиб, мураккаб карбонсувли оксил табиатга эга бўлган тиреоглобулин молекуласи вужудга келади.

Тўртинчи фаза. Бунда тиреоглобулинга йод атомлари бириктирилади. Хужайрага кирган йодид оксидланиб, ундан йод атомлари ажралади ва тиреоглобулин оксил молекуласи таркибидаги ҳар бир тирозин аминокислотасига 1 ёки 2 тадан йод атоми бирикади. Бу жараён тиреоцитларнинг пластинкасимон комплекс соҳасида бориб, секретер гранулалар ҳосил бўлиши билан якунланади.

Бешинчи фаза. Бу фазада секретор материал - мерокрин секреция йўли билан фолликул бўшлиғига - коллоидга чиқарилади.

Иккинчи босқич ўз навбатида учта фазадан иборат: 1) коллоид модданинг тиреоцитлар томонидан *қайта* сўрилиши - реабсорбция. 2) тиреоглобулиннинг парчаланиши - протеолиз. 3) ҳосил бўлган тироксин ва трийодтиронинларни қонга чиқарилиши.



Расм 10.6. Тироцит ва секреция жараёни:

1-капилляр; 2-перикапилляр бўшлиқ; 3-тироцит ва эндотелиоцитнинг базал мембранаси (ўқ билан қайта ишланадиган моддаларнинг ҳаракат йўналиши келтирилган); 4-донадор эндоплазматик тўр; 5-Голжи мажмуаси;

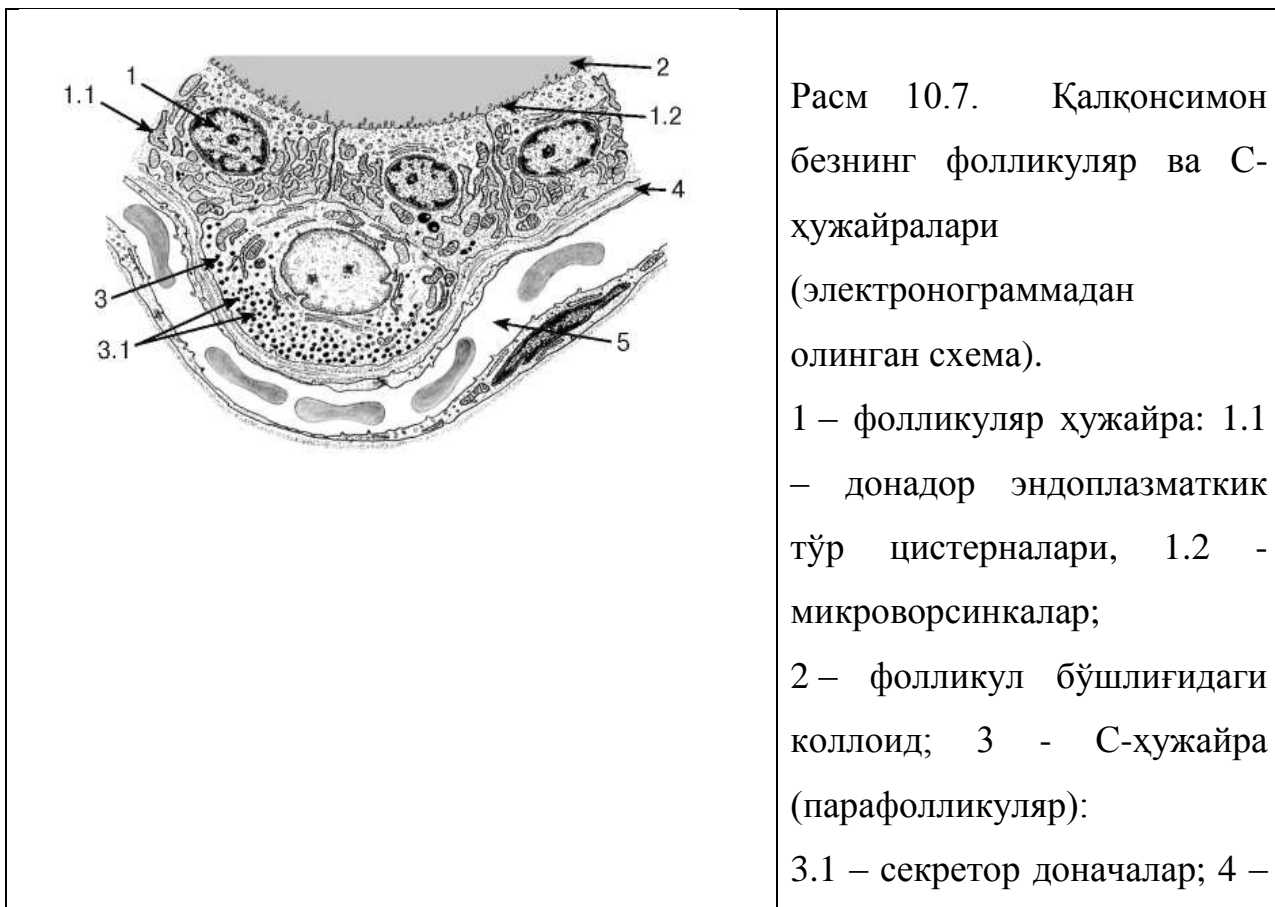
6-гликопротеид тутувчи секрет пуфакчаларининг апикал плазмолеммага томон ҳаракатланиши; 7-фолликул бўшлиғига чиқарилиши - экзоцитоз; 8-атомар йодни фолликул бўшлиғига тушиши ва гликопротеидни йодланиши; 9 - микроворсинкалар; 10-коллоид резорбцияси жараёнида псевдоподийларни ҳосил бўлиши; 11-интра- фолликуляр коллоидни фагоцитоз қилиниши; 12-псевдоподиялардаги микронайчалар; 13-фагоцитоз қилинган интрафолликуляр коллоид томчилари; 14-лизосомалар; 15-колоид томчисининг лизосома билан қўшилиши; тироглобулин протеолизи ва тиреоид гормонни ажралиши; 16-протеолиз маҳсулотларини тутувчи вакуоалалар; 17-тироцитнинг апикал юзасида интрафолликуляр коллоид протеолизи ва мазкур протеолиз маҳсулотларининг эндоцитози; 18 — пиноцитоз пуфакчалар транспорти; 19-тироид гормонни капиллярга ўтиши; 20-митохондриялар; 21- Т-

	<p>тироцит ядроси; 22 –туташувчи пластинка; 23-хужайралараро тирқиш; 24 — интрафолликуляр коллоид; 25 – моддаларнинг капиллярдан тироцитга ўтиши</p>
--	--

Гормоннинг қайта қонга чиқарилиши қуйидагича амалга ошади: бўшлиқдаги коллоид модда тироцитлар таркибидаги ферментлар таъсирида суюқланади ва шу хужайраларнинг ўзига пиноцитоз йўли билан қайта сўрилади; реабсорбция қилинган тиреоглобулин хужайра лизосомаларида протеолитик ферментлар таъсирида парчланади ва натижада монойодтирозин ва дийодтирозинлар ажралиб чиқади. Монойодтирозин ва дийодтирозинларнинг бирикиши натижасида қалқонсимон безнинг фаол гормонлари тироксин (тетрайодтиронин ва трийодтиронинлар) ҳосил бўлади. Мазкур гормонлар тироцитларнинг базал юзаси орқали қонга чиқарилади. Трийодтиронин тироксинга нисбатан кучлироқ таъсир этиш хусусиятига эга. Булардан ташқари, монойодтирозин ва дийотирозин гормонлари ишлаб чиқарилади, лекин улар қонда жуда оз миқдорда бўлади. Қалқонсимон без гормонлари организмда умумий модда алмашилиш жараёнларини бошқариш

билан бирга, ўсиш жараёни, органлар регенерацияси, оксил, карбонсувлар алмашинуви каби жараёнларга стимулловчи таъсир кўрсатади. Парафолликуляр хужайраларда ишланадиган тиреокальцитонин гормони конда кальций микдорини камайтириш хусусиятига эга.

C-тироцитлар ёки парафолликуляр эндокриноцитлар (*endocrinocytus parafollicularis*). Катта ёшдаги организмда парафолликуляр хужайралар фолликулалар деворида, кўшни тироцитлар орасида жойлашади, лекин уларнинг апикал қисми фолликул бўшлиғига етиб бормайди (парафолликуляр хужайраларнинг интраэпителиал жойлашуви). Бундан ташқари, парафолликуляр хужайралар бириктирувчи тўқиманинг фолликулалараро қатламларида ҳам жойлашади. Ўлчамлари жиҳатдан парафолликуляр хужайралар тироцитларга нисбатан йирикроқ, баъзан юмалоқ ёки овал шаклга эга (расм 10.7).



	базалмембрана; 5 – кон капилляри
--	-------------------------------------

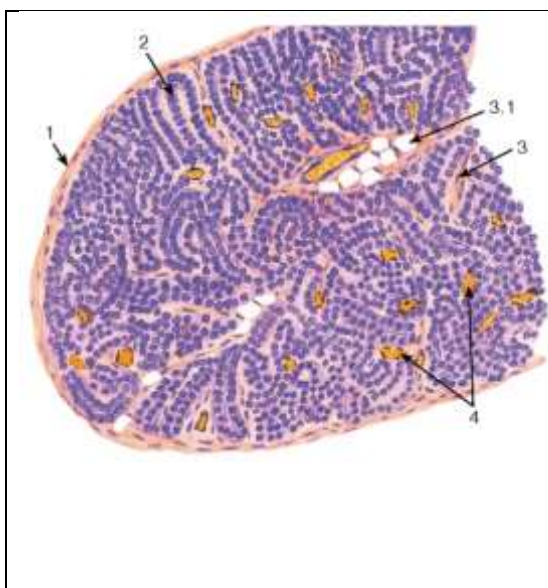
Тироцитлардан фарқли ўлароқ улар йод атомларини ютмайди, бироқ уларда тирозин ва 5-гидрокситриптофанни декарбоксиллаш йўли билан нейроаминлар (норадреналин ва серотонин)ни ҳосил қилиш ҳамда кальцитонин ва соматостатин каби оқсил табиатли (олигопептид) гормонларни биосинтез қилиш жараёнлари кечади. Парафоолликуляр хужайраларнинг цитоплазмасида зич жойлашган секретор доначалар осмиофиллик ва аргирофиллик хусусиятларини намоён этади. Парафоолликуляр хужайралар цитоплазмасида донатор ЭПТ ва Голжи комплекси яхши ривожланган. Парафоолликуляр хужайралар таркибидаги секретор доначаларнинг икки тури мавжуд. Айрим парафоолликуляр хужайраларда майда, лекин кучли осмиофил доначалар тутади ва улар кальцитонин гормонини ишлаб чиқаради. Иккинчи хил хужайралар йирикроқ, лекин кучсиз осмиофил доначалар тутади, улар соматостатин синтезлайди.

ҚАЛҚОНСИМОН БЕЗ ОЛДИ БЕЗИ (CLANDULA PARATHYROIDEA)

Қалқонсимон без олди бези майда бўлакчалардан иборат бўлиб, уларнинг сони 2 тадан 8 тагача, умумий оғирлиги эса 0,13-0,36 граммни ташкил қилади.

Тараққиёти. Қалқонсимон без олди бези эмбрионал ҳаётнинг 5-6 ҳафталаарида бўқоқ бези куртагидан орқароқда, 3-4 жабра чўнтақларининг энтодермал эпителийсидан ўсиб чиққан ҳужайраларнинг компакт массаси шаклида вужудга келади. Интенсив ўсиш натижасида бу ўсимталар “куртақларга” айланади, 7-8 ҳафтага бориб ўзлари ўсиб чиққан ердан ажралади ва ҳосил бўлаётган қалқонсимон без бўлақларининг орқа юзасига бирикади. Қалқонсимон без олди безларининг эмбрионал даврдан бошлаб функционал активликка эга эканлиги аниқланган.

Тузилиши. Ҳар бир без бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган бўлиб, ундан тўсиқлар чиқади ва безнинг стромасини ҳосил қилади. Таркибида синусоид капиллярлар тутувчи бириктирувчи тўқима қатламлари орасида 2-4 қатор эндокриноцит (паратироцит)лардан иборат эпителиал тасмалар жойлашади (расм 10.8).



Расм 10.8. Қалқонсимон без олди бези (умумий кўриниши). *Гематоксилин-эозин билан бўялган.*

1 - капсула; 2 – паратироцитлар ҳосил қилган тасмалар; 3 – бириктирувчи тўқимали строма; 3.1 - адипоцитлар; 4 – қон томирлари

Безда зич жойлашган икки хил эпителий ҳужайралари - бош ва оксифил ҳужайралар тафовут этилади. Аниқланишича, ёш организмларда қалқонсимон без олди безлари фақат бош ҳужайралардан иборат бўлиб, 4-7 ёшда уларда оксифил ҳужайралар пайдо бўла бошлайди. Ёш улғайиши билан оксифил ҳужайраларнинг сони кўпайиб, қари организмда улар безнинг

асосий массасини ташкил этади. Бош хужайралар унчалик йирик бўлмай, полигонал шаклга эга ва улар цитоплазмасига қараб тўқ ва оч рангли бўлиши мумкин. Бош хужайралар цитоплазмасида барча умумий органеллардан ташқари гликоген киритмалари, липид томчилари ва секретор гранулалари учрайди. Бош хужайралар ўз навбатида қорамтир ва оқиш хужайраларга бўлинади.

Оксифил хужайралар цитоплазмаси кислотали бўёқларга бўялиши ва юмалоқ шакли билан бош хужайралардан яққол ажралиб туради. Уларнинг цитоплазмасида кристаларга бой бўлган митохондриялар ва яхши ривожланмаган Голжи комплекси жойлашган.

Функцияси. Қалқонсимон без олди беши организм учун ниҳоятда муҳим без ҳисобланади. Агарда қалқонсимон без олди беши олиб ташланса, қонда кальций миқдори кескин камайиб кетади ва натижада скелет мушакларида тетаник тиришиш рўй беради ва бу ҳолат тезда ўлимга олиб келиши мумкин.

Қалқонсимон без олди бешида *паратгормон (паратирин)* ишлаб чиқарилади, остеокластлар мазкур гормонга нисбатан рецепторларга эга бўлиб, унга нисбатан нишон хужайралари ҳисобланади. Паратирин қонда кальций ва фосфар алмашинувини тартибга солиб туради. Қонда паратирин миқдори ошганда остеокластлар фаоллашиб, суяк тўқимасининг хужайралараро моддаси парчаланаяди ва кальций қонга ювиб чиқарилади. Бундан ташқари, паратирин кальцийни ичак орқали сўрилишини стимуллаяди. Бир вақтнинг ўзида паратирин буйрак каналчаларида фосфорнинг қайта сўрилишини камайтиради ва қонда фосфор миқдорини камайишига олиб келади. Шундай қилиб, паратирин қонда кальций миқдорини ошишини таъминлайди ва қалқонсимон безда ишлаб чиқариладиган кальцитонин гормонининг антагонисти ҳисобланади.

Қалқонсимон без олди безининг фаолияти қуйидагилар ёрдамида бошқарилади: 1) вегетатив нерв системаси ва 2) манфий қайта боғланиш

тамойили бўйича. Симпатик нерв толалари кўзгалганда – мазкур безларнинг кучсиз фаоллашуви кузатилади, парасимпатик нерв толалари кўзгалганда – безнинг секретор фаоллиги пасаяди. Бироқ манфий қайта боғланиш тамойили энг самарали йўл ҳисобланади. Периферик қонда паратирин миқдори ошганда кальций миқдори ошади. Қондаги кальций миқдорининг ошиши парат гормони секрециясини камайтиради.

БУЙРАК УСТИ БЕЗИ (CLANDULA SUPRRENALIS)

Буйрак усти безлари жуфт аъзо бўлиб, у муҳим функцияга эга. Ҳар бир буйрак усти беzi анатомик жиҳатдан битта аъзо бўлса ҳам, аслида у иккита безнинг бирлашувидан вужудга келади. Бу безнинг икки таркибий қисми - мия ва пўст моддалари ўзининг тузилиши ва ривожланиши жиҳатидан мустақил аъзолар ҳисобланади ва ўзига хос гормонларни ишлаб чиқаради.

Тараққиёти. Бу жараён эмбрионал ҳаётнинг 4-5 ҳафталаарида ичак тутқичи асосининг икки ёнидаги целомик эпителийда кўплаб қалинлашган эпителийда кўплаб қалинлашган қисмларнинг пайдо бўлишидан бошланади. 6-ҳафтага келиб, қалинлашган эпителий ацидофил цитоплазмали хужайралардан иборат бўлади. Бу хужайралар 7-ҳафтада мезотелийдан ажралади ва интерренал танага айланади. Интерренал тана аортанинг латерал томонида жойлашган хужайралар массаси ҳисобланади. Кейинчалик бу массага қон томирлар ўсиб киради ва пўст модданинг турли зоналари такомиллашади. Демак, безнинг пўстлоқ қисми жинсий безлар билан бирга бир манбадан такомиллашар экан. Шунинг учун ҳам жинсий ва буйрак усти безларининг фаолияти узвий боғланган. Эмбрионал ҳаётнинг тўртинчи ойларига бориб, пўстлоқ моддада ташқи коптокчасимон зонани, ўрта-тутамли зонани ва ички-тўрсимон зонани тафовут қилиш мумкин. Тўрсимон зона мағиз моддага ёндошиб туради. Пўстлоқ модда хужайраларининг секретор фаолияти эмбрионал ҳаётнинг 12-13 ҳафталааридан бошланади.

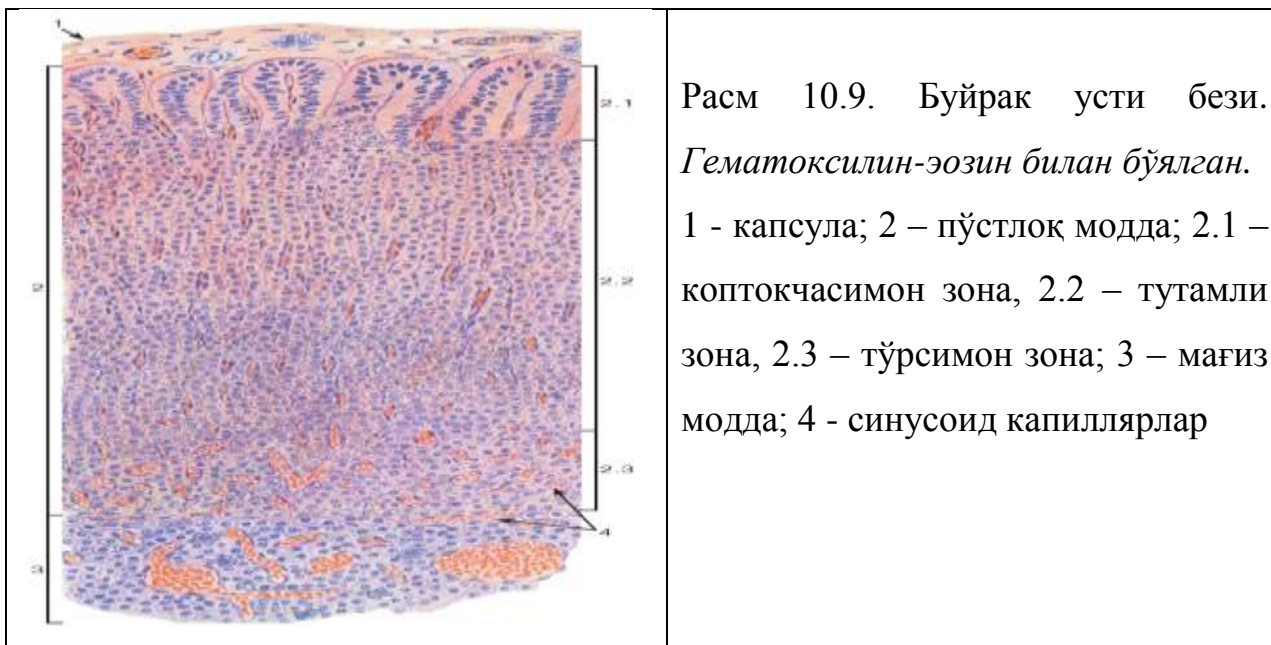
Буйрак усти безининг мағиз моддаси қорин аортаси соҳасидаги симпатик нерв тугунларидан ривожланади. Эмбрионнинг 6-7 ҳафталик даврида симпатик нерв тугунларидан симпатобласт хужайралари ажрала бошлайди. 7-8 ҳафталарга келиб бўлғуси без мия моддасининг хужайралари – хромофиннобластлар такомиллашиб, интерренал тана ичига ботиб киради ва безнинг мия моддасини ҳосил қилади. Ана шу вақтга келиб буйрак усти безларнинг капсуласи ҳам вужудга келади. Лекин нерв хужайралари тўпламларининг буйрак усти беzi ичига кириш жараёнини чақалоқнинг 4 ойлик давригача давом этади. Артериялар фиброз капсуладан ўтиб, буйрак усти беzi паренхимасида ниҳоятда кўп синусоид капиллярлар тўрини ҳосил қилади.

Тузилиши. Буйрак усти беzi ички сийрак ваа ташқи зич қаватлардан иборат бириктирувчи тўқимали капсула билан қопланган. Капсуланинг ички сийрак қаватида вена ва артерия қон томирлари чигаллари жойлашган. Капсула остида майда эпителиал хужайралар жойлашган. Мазкур хужайралар буйрак усти беzi пўстлоқ моддаси хужайраларининг регенерация манбаи ҳисобланади.

Буйрак усти беzi ўртасидан кесилганда унинг икки қисми: пўстлоқ ва мия моддаларини яққол кўриш мумкин. Безнинг пўстлоқ моддаси капсула остида, мағиз моддаси эса безнинг марказий қисмида жойлашган.

Буйрак усти безининг пўстлоқ моддаси – эпителиал хужайралар (кортикал эндокриноцитлар) тасмаларидан иборат. Улар орасида синусоид капиллярлар тутувчи сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима қатламлари жойлашади. Кортикал эндокриноцитлар кортикостероидларни ишлаб чиқаради. Кортикостероидларни синтези учун хом ашё липидлар ҳисобланади, шунинг учун ҳам буйрак усти беzi пўстлоғи без хужайралари цитоплазмасида ёғ киритмалари бўлади. Эпителий тасмаларининг жойлашиши ва шаклига мос равишда буйрак усти безининг пўстлоқ

моддасида 3 та зона фаркланади: 1) коптокчасимон (қалинлиги 15%); 2) тутамли (70%ни эгаллади), 3) тўрсимон (бутун пўстлоқнинг 10%).



Копточасимон зона. Бу зонада эпителий хужайралари синусоид капилляр атрофида доира ёки ярим доира - коптокча ҳосил қилиб жойлашади, шунинг учун ҳам мазкур зона коптокчасимон зона деб аталади. Коптокчали зонада жойлашган кортикал эндокриноцитлар майда, кўпинча кубсимон ёки конуссимон шаклга эга, оз миқдора липид киритмаларини сақлайди. Уларнинг цитоплазмаси силлиқ ЭПТ, Голжи комплекси, митохондрияларга бой. Ядроси юмалоқ ёки овал шаклга эга (расм 10.10).

Коптокчасимон зона функцияси: альдостерон ишлаб чиқаради. Унинг таъсирида: 1) буйрак каналчалари орқали натрий, хлор ва карбонат ионларининг капиллярларга реабсорбцияси (қайта сўрилиши) амалга ошади ва 2) яллиғланиш жараёнлари кучаяди.

Альдостерон гормонининг етишмаслиги натижасида организмда сув, электролитлар алмашинуви бузилади, организм кескин сувсизланиб, қоннинг қуюқлиги ортади, қон плазмасида натрий концентрациясининг камайиши натижасида калий билан натрийнинг қондаги ўзаро муносабати ўзгаради.

Суданофоб қават коптокчасимон зона остида жойлашиб, у кубсимон шаклдаги 3-4 қават хужайралардан ташкил топган. Мазкур хужайралар цитоплазмасида липидлар бўлмаганлиги учун улар судан бўёғи билан бўялмайди. Шунинг учун ҳам бу хужайралар *суданофоб хужайралар қавати* деб аталади. Мазкур қаватнинг ахамияти шундан иборатки, унинг хужайралари тутамли ва тўрсимон қават хужайралари учун регенерация манбаи ҳисобланади.

Суданофоб қаватидан сўнг буйрак усти беши пўстлоқ моддасининг энг йирик зонаси бошланади.

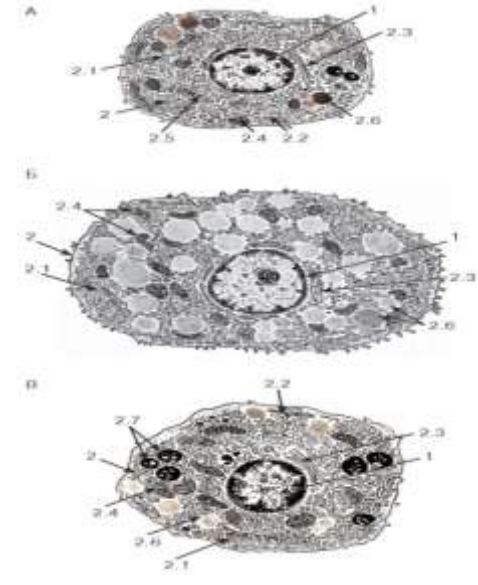
Бу зонада хужайралар чўзинчоқ бўлиб, радиал тутамлар ҳосил қилиб жойлашгани учун *тутамли зона* деб аталади. Бу зона хужайралари цитоплазмасида кўп миқдорда липид киритмалари тутади, агарда улар ювилиб кетса, цитоплазма ғовак кўринишни олади ва шунинг учун ҳам, бу хужайралар *спонгиоцитлар* деб аталади. Тутамли зона хужайраларидаги митохондриялар махсус тузилиши билан ажралиб туради. Улар юмалоқ ёки овал шаклга эга, кристаллари эса бутун матриксни тўлдириб турувчи майда пуфакчалардан иборат (расм 10.10). Тутамли зона хужайраларидаги митохондрияларнинг тузилиши уларда содир бўладиган стероидогенез цикли билан боғлиқдир. Митохондриялар ўзларида холестеринни прегненолонга айлантирувчи ферментлар тутади. Прегненолон эса стероидлар синтез қилиниши учун бошланғич хом ашё ҳисобланади. Стероид гормонлар митохондрияларнинг пуфакчасимон кристалларида синтез қилинади ва уларнинг қобиғи орқали хужайра цитоплазмасига чиқарилади. Тутамли зона хужайралари орасида оқиш ва қорамтир хужайралар фракланади. Қорамтир хужайралар липид киритмаларининг тутмаслиги ва рибосома ва донадор ЭПТга бойлиги билан тавсифланади. Қорамтир хужайраларнинг донадор ЭПТда гормонлар синтезида қатнашувчи ферментлар синтезланади. Тахмин қилинишича, қорамтир ва оқиш хужайралар секретор циклнинг турли даврларига мансуб хужайралардир.

Тутамли зона функциялари: глюкокортикоидлар деб аталувчи кортикостероидларни синтезлаш. Кортизол (гидрокортизон), кортизон, кортикостерон фаол глюкокортикоидлардир. Улар орасида энг фаоли кортизолдир.

Глюкокортикоидларнинг таъсири: 1) карбонсувлар, оксиллар ва липидлар алмашинувини бошқаради; 2) глюконеогенез (оксил ва липидлар ҳисобига карбонсувлар ҳосил қилиш)ни таъминлайди; 3) яллиғланиш жараёнини кучсизлантиради; 4) глюкокортикоидлар миқдори ҳаддан зиёд ошганда қон яратувчи аъзолар ва периферик қонда эозинофиллар ва лимфоцитлар нобуд бўлади; 5) хужайраларда фосфорланиш жараёнларини бошқаради, бунинг ҳисобига энергия тўпланади; 6) турли ноқулай ҳолатларда зўриқиш (стресс) реакцияларида қатнашади.

Тутамли зона пўст модданинг *тўрсимон зонасига* давом этади. Бу зонада хужайралар бир-бири билан чалкашиб тўр ҳосил қилади. Бу зона хужайралари тўқроқ цитоплазмага эга, ядролари эса бошқа зоналардагидан майдароқ бўлади (расм 10.10). Хужайралар цитоплазмасининг тўқ бўялиши уларда митохондрияларнинг ниҳоятда кўплигига боғлиқ. Пластинкасимон комплекс ва эндоплазматик тўр унчалик ривожланмаган. Тўрсимон зона хужайралари орасида ҳам кўплаб синусоид капиллярлар жойлашади. Урғочи сўт эмизувчи ҳайвонларда тўрсимон зона билан мия модданинг орасида Х-зона жойлашади. Бу зона кам такомиллашган хужайралардан иборат.

Функцияси: Тўрсимон зонада тестостерон (эркаклар жинсий гормони), эстроген ва прогестерон (аёллар жинсий гормони) синтезланади. Агар аёлларда тўрсимон зона гиперфункцияси кузатилса, тестостерон гормонини кўпайиши натижасида вирилизм (соқол, мўйловларни ўсиши, овознинг дағаллашуви) кузатилади.

	<p>Расм 10.10. Пўстлок модда хужайралари (схема).</p> <p>А - коптокчасимон, Б - тутамли, В – тўрсимон зона хужайралари</p> <p>1 - ядро; 2 - цитоплазма: 2.1 – донасиз эндоплазматик тўр цистерналари, 2.2 - донадор эндоплазматик тўр цистерналари, 2.3 – Гольжи мажмуаси, 2.4 - тубуляр-везикуляр кристалар билан митохондриялар, 2.5 – ламелляр кристалар билан митохондриялар, 2.6 – липид томчилари, 2.7 – липофусцин доначалари</p>
---	--

Буйрак усти безининг мағиз моддаси безнинг марказий қисмида жойлашган бўлиб, унинг стромаси сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Мия қисмининг хужайралари ниҳоятда йирик ва кўп бурчакли бўлиб, гематоксилин-эозин билан бўялганда уларнинг цитоплазмаси оч пушти рангга бўялади. Хужайралар калта тасмачалар тразида бўлиб, улар орасида синусоид капиллярлар жойлашади. Мия моддаси хужайраларининг цитоплазмаси хром тузлари билан яхши бўялиши сабабли улар *хромофин хужайралар* деб аталади. Мия моддасида икки хил хужайралар тафовут қилинади. Буларнинг бири формалин билан фиксация қилингандан сўнг ультрабинафша нурларида кучли флуоресценциаланиш хусусиятга эга бўлади, тўқ бўялади. Бу хужайралар *норадреналин* ишлаб чиқаради. Иккинчи тур хужайралар флуоресценцияланмайди, оч бўялади ва улар *адреналин* ишлаб чиқаради.

Хромаффин хужайраларининг плазматик мембранаси атрофида атрофида кўпгина нерв толалари ва уларнинг терминалийлари жойлашади.

Функцияси. Буйрак усти безнинг мия қисми хужайраларида ишланадиган *адреналин* ва *норадреналин* гормонлари қон томирларини торайтириши туфайли қон босимини оширади, лекин адреналин бош мия ва кўндаланг-тарғил мушак томирларини кенгайтиради. Адреналин қондаги қанд микдорни оширса, норадреналин бундай хусусиятга эга эмас. Норадреналин периферик атрериолалар деворини қисқартириши туфайли систолик ва диастолик артерия босимини оширади. Адреналин норадреналин билан биргаликда липидларни парчалаш хусусиятига ҳам эга.

Буйрак усти беzi пўстлоқ моддаси секретор фаолиятини бошқарилиши. Буйрак усти безининг пўстлоқ моддасидаги тутамли ва тўрсимон зоналар фаолияти гипофизнинг АКТГ таъсирида бошқарилади. Коптокчасимон зона фаолиятининг бошқарилиши бир мунча мураккаброқдир. Маълумки, альдостерон гормони кортикостерондан ҳосил бўлади. Кортикостероннинг биосинтези эса гипофизнинг АКТГ томонидан бошқарилади, яъни минералокортикоидлар синтезининг бошланғич даври гипофизда ишланадиган АКТГ таъсири билан боғлиқ. Бироқ, кортикостероннинг альдостеронга айланиши буйракда ишлаб чиқариладиган рениннинг кўшимча таъсири билан белгиланади. Бундан ташқари, альдостеронни ҳосил бўлиши эпифизнинг адреногломерулотропин гормони томонидан рағбатлантирилади.

Ёшга кўра ўзгариши. Буйрак усти безининг пўстлоқ моддаси одамда 20-25 ёшга етганда тўлиқ ривожланади, бунда унинг коптокчасимон, тутамли ва тўрсимон зоналарини ўзаро нисбати 1:9:3га яқинлашади. 59 ёшдан сўнг пўстлоқ модданинг қалинлиги камаяди. Пўстлоқ модда хужайраларида секин-аста ёғ киритмалари сони ва ўлчамлари камаё бошлайди, эпителиал тасмалар орасидаги бириктирувчи тўқимали қатламлар эса қалинлашади. 59 ёшдан сўнг безнинг пўтлоқ моддаси

ингичкалашиб боради, эпителий тасмалари орасидаги бириктирувчи тўқима қатламлари қалинлашади. Пўстлоқ модданинг редукцияси асосан тўрсимон ва қисман коптокчасимон зоналарни камраб олади. Тутамли зонанинг қалинлиги эса нисбатан қалинлашади. Буйрак усти безининг мағиз моддаси ёшга боғлиқ кучли ўзгаришларга дучор бўлмайди. 40 ёшдан кейин хромаффин хужайралар бир мунча гипертрофияга учрайди, кекса ёшга етганда уларда атрофик ўзгаришлар юзага келади, уларда катехоламинлар синтези сустлашади, стромаси ва томирларида склероз белгилари аниқланади.

Реактивлиги ва регенерацияси. Қўрқув ва ғазабнинг кучли ҳиссий реакциялари билан кечувчи стресс ҳолатларида симпатик нерв тизимининг фаоллиги парасимпатик нерв тизимидан устунлик қилади. Бунда нафқат постганглионар симпатик нейронлар фаоллиги, балки буйрак усти беzi мағиз моддасидаги хужайраларнинг секретор фаолияти ошади, қонга кўп миқдорда адреналин ва норадреналин чиқарилади. Натижада юрак қисқаришлари кучаяди ва тезлашади артериал босим ошади, мушаклар ва марказ нерв тизими томирларида ҳаракатланувчи қон ҳажми кўпаяди, жигардан қонга глюкоза захиралари ажралади. Мағиз модда таркибидаги хужайралардан адреналин ва норадреналинни кучли ажралиши қаттиқ совуқ қотиш, оғриқ ва стресснинг бошқа турларида ҳам кузатилади.

Буйрак усти беzi пўстлоғининг физиологик регенерацияси АКТГ назорати остида капсула ости хужайралари ва коптокчасимон ҳамда тутамли зоналар орасида жойлашган хужайралар иштирокида амалга ошади. Буйрак усти безининг биттаси олиб ташланганда иккинчи буйрак усти беzi хужайраларининг компенсатор гипертрофияси ва гиперплазияси кузатилади.

ДИФФУЗ ЭНДОКРИН ТИЗИМ

ДЭТ турли аъзоларда тарқалган нейроген (APUD) ва noneйроген келиб чиқишга эга алоҳида эндокрин хужайралардан иборат. Диффуз тарқалган

эндокрин хужайраларнинг аксариятини нейроген келиб чиқишга эга эндокриноцитлар ташкил қилади, яъни улар нерв қиррасидан ҳосил бўлади.

Мазкур хужайралар нафас олиш, сийдик айирув йўллари эпителийсидан, энг кўп меъда-ичак найи эпителийсида, айрим эндокрин безлар (калконсимон безнинг парафолликуляр хужайралари, буйрак усти бези мағиз моддаси хужайралари, эпифиз)да учрайди. APUD-тизимини илк бор англиялик олим Пирс тасвирлаган. APUD қисқартмаси қуйидагича шарҳланади: Amine Precursors Uptake and Decarboxylation. Мазкур эндокрин хужайралар: нейроаминлар ва олигопептид гормонлар тутувчи зич секретор доначаларга эга, оғир металл тузлари билан бўялиш ҳамда аминларни ҳосил қилувчиларни ютиш хусусиятига эга.

APUD-тизим эндокриноцитларининг таракқиётманбалари: 1-нейроэктодерма (гипоталамус, эпифиз, буйрасси безининг мағиз моддаси, марказий ва приферик нерв тизимининг пептидергик нейронлари); 2-тери эктодермаси (аденогипофиз, Меркел хужайралари); 3- энтодерма (меъда-ичак найи эндокриноцитлари); 4-мезодерма (бўлмачада жойлашган эндокрин кардиомиоцитлар); 5-мезенхима (лаброцитлар).

Нонейроген таракқиёт манбаига эга эндокрин хужайралар камчиликни ташкил этади. Уларга эркаклар жинсий безларидаги Лейдиг хужайралари ва тухумдоннинг фолликуляр хужайралари киради. Улар целомик эпителийдан таракқий этади ва стероид гормонлар ишлаб чиқаради.

Якка-якка жойлашган эндокрин хужайралар паракрин ва дистант таъсирга эга. Паракрин – кўшни хужайраларга таъсир этиш; Дистант таъсирнинг моҳияти шундан иборатки, эндокрин хужайралар гормонлари қонга чиқарилади ва қон орқали шу гормонга нисбатан хужайралари рецепторлар тутувчи нишон аъзоларга етказилади.

XI БОБ

СЕЗГИ АЪЗОЛАРИ (ORGANA SENSUUM)

Организмнинг ҳар қандай таъсиротга жавоб реакцияси анализаторлар ёки сенсор система ёрдамида амалга ошади. Маълум бир таъсирларни қабул қилиш, узатиш ва уни таҳлил қилиш учун масъул бўлган тузилмалар мажмуаси анализатордеб номланади. Сенсор система – ташқи ва ички муҳит анализаторлари бўлиб, организмни муайян шароитга мослашишини таъминлайди. Кўрув, эшитув, ҳидлов, таъм билиш ва тактил анализаторлари фарқ қилинади.

Ҳар бир анализатор 3 қисмдан: периферик (қабул қилувчи), оралик ва марказий қисмлардан ташкил топган. Анализаторнинг периферик қисми бўлиб сезги аъзолари (ёки ҳар қандай рецептор) ҳисобланади ва улар ташқи ва ички муҳитдан келаётган ўзига хос таъсиротларни қабул қилади, уларни нерв импульсига айлантиради, кучайтиради ва марказий нерв системасига узатади. Қабул қиладиган сигналларнинг хусусиятига кўра механорецепторлар (эшитув ва мувозанат аъзолари рецепторлари, терининг тактил рецепторлари, ҳаракат аппарати рецепторлари, барорецепторлар) хеморецепторлар (таъм билиш ва ҳидлов аъзолари, қон томирлар интрарецепторлари), фоторецепторлар (кўзнинг тўр пардаси), терморецепторлар (тери ва ички аъзолар рецепторлари), оғриқ рецепторлари фарқ қилинади.

Оралик қисм афферент ва эфферент ўтказувчи йўллар занжиридан иборат, улар орқали нерв импульси сезги аъзоларидан пўстлоқ марказларига, улардан ишчи аъзоларига узатилади. Ушбу йўлларда оралик, пўстлоқ ости марказлари ҳам мавжуд бўлиб, уларда афферент сигналлар қайта ишланади ва эфферент марказларга узатилади.

Марказий қисм катта ярим шарларининг маълум соҳаси бўлиб, унда қабул қилинган сигналлар қайта ишланади ва таҳлил қилинади ҳамда

организмнинг жавоб реакцияси шакллантирилади.

Анализаторларнинг фаолияти натижасида марказий нерв системаси ташқи дунё ва организмнинг ўзини ҳолати тўғрисида маълумотлар олади.

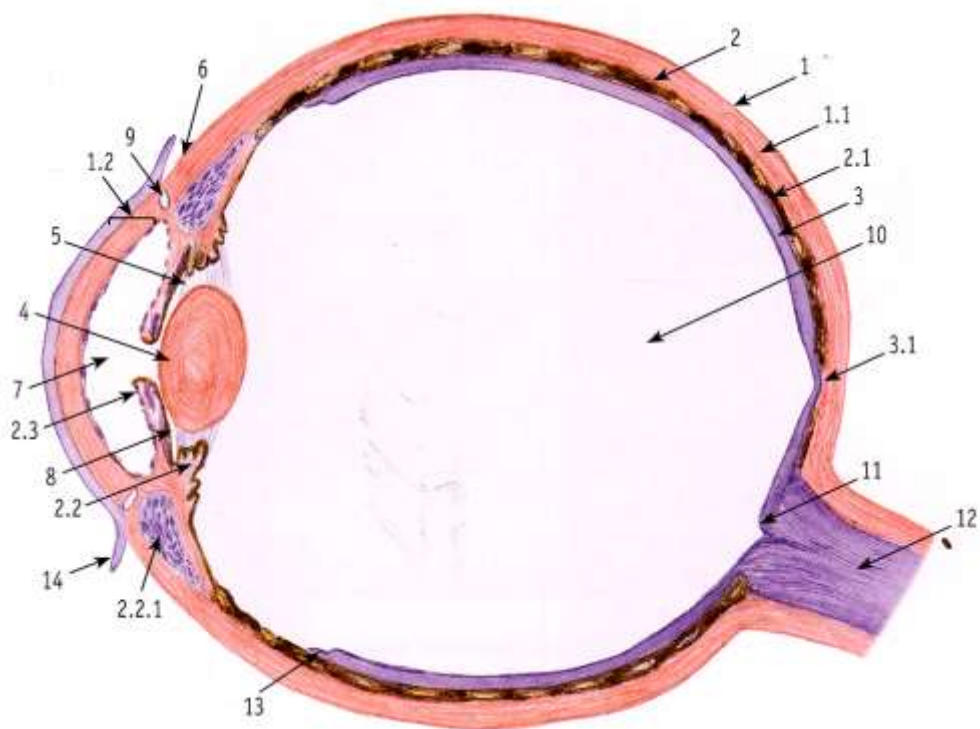
Сезги аъзолари анализаторларнинг периферик, қабул қилувчи қисми ҳисобланади. Қабул қилувчи қисмининг тузилиши ва вазифасига кўра сезги аъзолари уч типга бўлинади:

1. Таркибида бирламчи сезувчи ёки ёки нейросенсор ҳужайралар тутучи сезги аъзолари, ушбу аъзоларда таъсиротни ихтисослашган нерв ҳужайраси қабул қилади ва ташқи энергияни нерв импульсига айлантиради. Кўрув ва ҳидлов аъзолари нейросенсор аъзолар ҳисобланади.

2. Таркибида иккиламчи сезувчи ёки эпителиосенсор ҳужайралар тутувчи сезги аъзолари, бу аъзоларда таъсиротни нерв ҳужайраси эмас, балки ўзига хос, ихтисослашган эпителий ҳужайралар қабул қилади. Улардан ўзгарган таъсирот сезувчи нейроннинг дендритларига узатилади. Дендритлар эпителиал ҳужайраларнинг кўзғалишини қабул қилади ва нерв импульсини ҳосил қилади. Эпителиосенсор аъзоларга эшитув, мувозанат ва таъм билиш аъзолари киради.

3. Сезги аъзоларининг учинчи типига анатомик жиҳатдан аъзо шаклига эга бўлмаган, организмда кенг тарқалган проприорецептив тери ва висцерал сенсор система рецепторлари киради. Уларнинг периферик бўлимлари ҳар хил эркин, капсулага ўралган ва капсулага ўралмаган нерв охирларидан иборат (“Нерв тўқимаси” бобиغا қаралсин).

КЎРУВ АЪЗОСИ (ORGANUM VISUS)

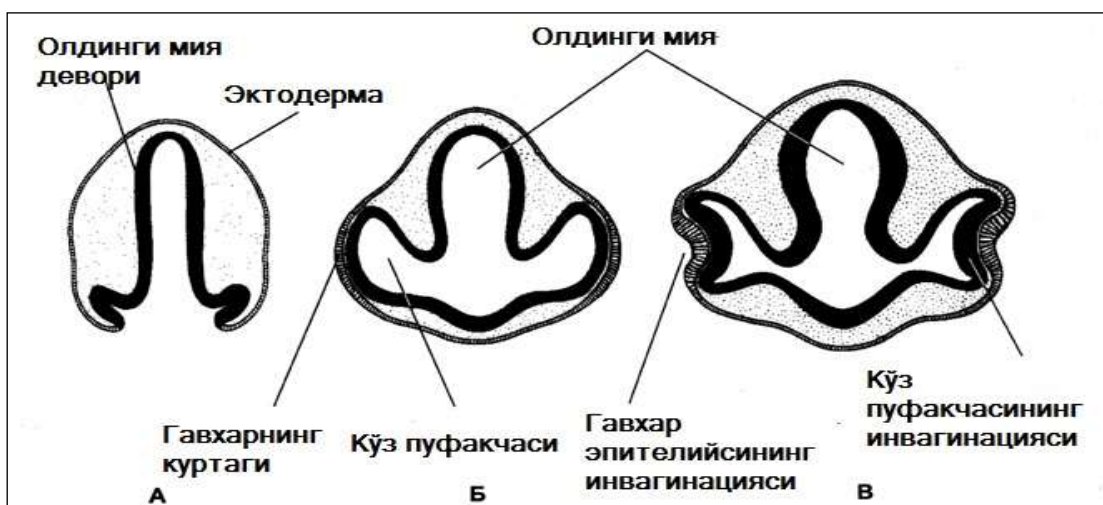


Расм 11.1. Кўз олмасининг тузилиши (схема).

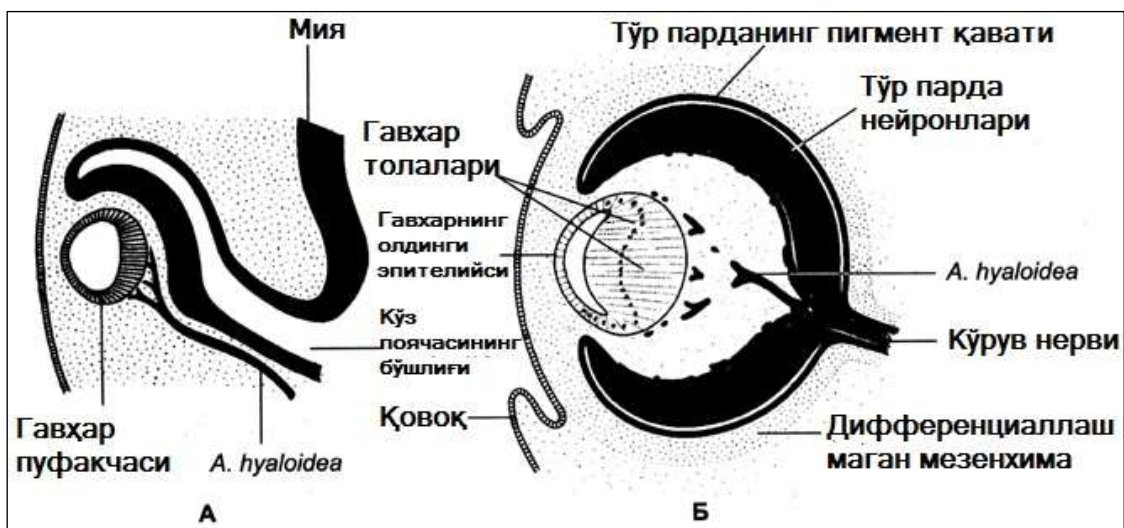
1 – фиброз қават; 1.1 – склера; 1.2 – шох парда; 2 – томирли парда; 2.1 – хусусий томирли парда; 2.2 – киприкли тана; 2.2.1 – киприкли мушак; 2.3 – рангдор қават; 3 – тўр парда; 3.1 – сариқ доғ; 3.2 - тишсимон чизик; 4 – гавҳар; 5 – киприкли белбоғ (Цинн боғлам); 6 – лимб; 7 – кўз олмасининг олдинги камераси; 8 – кўз олмасининг орқа камераси; 9 – склерани венозли синуси (Шлем канали), 10 – шишасимон тана; 11 – кўрув нерв сўргичи; 12 – кўрув нерви, 13 – конъюнктива.

Тараққиёти. Кўз олмасининг таркибий қисмлари учта манъбадан: нерв найидан, тери эктодермасидан ва мезенхимадан тараққий этади (расм 11.2). Дастлаб нерв найининг бош қисмида жуфт бўртмалар – кўз пуфакчалари ҳосил бўлади. Кўз пуфакчалари эктодерма томон ўсади, лекин нерв найи билан ичи бўш кўз пояси орқали тутшиб туради. Сўнгра кўз пуфакчаларининг олдинги девори ичкарига ботиб киради, натижада кўз пуфакчаси девори икки қаватли кўз қадаҳи (бокали) га айланади. Қадаҳнинг ички деворидан хусусий тўр парда ривожланади: ички деворнинг

хужайралари нейробластларга айланади ва кейинчалик улардан уч хил нейронлар: таёқча ва колбача фоторецептор хужайралар, ассоциатив ва ганглионар хужайралар ҳосил бўлади. Ганглионар хужайраларнинг аксонлари кўз поясига ўсиб киради ва мияга йўналувчи кўрув нервни шакллантиради. Кўз бокалининг ташқи деворидан тўр парданинг пигмент эпителиysi ҳамда рангли парда ва киприкли тананинг силлиқ миоцитлари ҳосил бўлади. Фоторецептор нейронларнинг таракқиёти тўр парданинг пигмент қавати таракқиёти билан чамбарчас боғланган. Бунда бўлажак колбача ва таёқчасимон хужайралар дискларининг ривожланиши плазматик мембраналар бурмалари ва киприкчаларни ҳосил бўлиши орқали бир хил кечади. Кейинчалик эмбрионал колбачасимон хужайраларнинг бир қисми кўшимча дифференцировкага учрайди, дисклар уланиб, плазмолеммадан ажрайди ва таёқчасимон хужайраларга айланади. Дискларни ҳосил бўлишини А витамини кучайтиради, у бўлмаса дисклар ҳосил бўлмайди, катта одамларда узок вақт А витамини етишмаса дисклар емирилади.



Расм 11.2. Кўз олмасининг таракқиёти. А – 22-кунлик эмбрион; Б – 4-хафталик эмбрион; В – 5-хафталик эмбрион.



Расм 11.3. Кўз олмасининг таракқиёти. А – 6-ҳафталик пушт; Б – 7-ҳафталик пушт.

Кўз бокали тешигининг қаршисидаги эктодерманинг бир қисми хужайраларнинг кўпайиши натижасида қалинлашади, кўз бокалига ботиб киради ва эктодермадан ажралиб, кўз гавҳарининг куртагини ҳосил қилади(расм 11.3). Дастлаб кўз гавҳари ичи бўш эпителиал пуфакча кўринишида бўлади. Сўнгра унинг орқа деворининг эпителиал хужайралари чўзилиб, гавҳар толалари ёки призмаларига айланади ва пуфакчанинг бўшлиғини тўлдиради. Эктодермадан мугуз парданинг олдинги эпителийси ҳам ҳосил бўлади.Кўз бокалини ўраб турган мезенхимадан томирли парда ва склера таракқий этади. Кўзнинг олдинги қисмида склера кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган тиниқ мугуз пардага ўтади. Таракқиётнинг илк даврларида кўз бокалининг ичига ўсиб кирган қон томирлари ва мезенхима эмбрионал тўр парда билан биргаликда шишасимон тана ва ёй пардани ҳосил бўлишида иштирок этади. Ёй парданинг қорачикни торайтирувчи мушаклари кўз бокали ташқи ва ички варақларининг йўғонлашган қирғоқларидан, кўз қорачиғини кенгайтирувчи мушаклар эса ташқи варағидан ривожланади. Шундай қилиб, ёй парданинг иккала мушаклари ҳам нейрал мушаклар ҳисобланади.

Кўзнинг тузилиши

Кўз (ophthalmos, oculus) – кўрув аъзоси, кўрув анализаторининг периферик қисми бўлиб, унда рецептор вазифасини тўр парданинг нейронлари бажаради.

Кўрув аъзоси жуфт аъзо бўлиб, кўз олмаси ва ёрдамчи тузилмалар: ковоқлар, кўз олмасини харакатлантирувчи мушаклар ва кўз ёши аппаратидан иборат.

Кўз олмаси (bulbus oculi) деярли думалоқ шаклда бўлиб, диаметри 2,5 см атрофида. Кўз олмасининг девори уч қаватдан иборат. Кўз олмасининг ташқи фиброз пардаси (tunica fibrosa bulbi) ёки оксил пардага ташқи кўз мушаклари бирикади ва у химоя вазифасини бажаради. Ташқи пардада олдинги тиниқ қисм – мугуз парда ва орқа тиниқ бўлмаган қисм – склера фарқ қилинади. Ўрта томирли парда (tunica vasculosa bulbi) модда алмашинуви жараёнларида асосий вазифаларни бажаради. У уч қисмдан: ёй парда, киприкли тана ва хусусий томирли парда – хориодеядан иборат.

Кўз олмаси деворининг ички, сезувчи қавати – тўр парда (tunica interna, sensoria bulbi, retina) кўрув анализаторининг сенсор ёки қабул қилувчи қисми ҳисобланади. Унда ёруғлик нури таъсирида кўрув пигментларининг фотохимёвий ўзгаришлари – фототрансдукция, нейронлар биоэлектрик активлигини ўзгариши ва ташқи дунё тўғрисидаги маълумотларни пўстлоқ ости ва пўстлоқ кўрув марказларига узатилиши содир бўлади.

Кўз олмасида фаолияти жиҳатидан фарқ қилувчи 4 система мавжуд:

1. *Диоптрик ёки нур синдирувчи система* - кўзга тушадиган нурларни тўр парданинг кўрув қисмига етказиб беради. Бу жараёнда мугуз. парда, кўз олмасининг суюқлиги, кўз гавҳари ва шишасимон тана иштирок этади.
2. *Аккомодацион ёки мословчи система* - узоқ ёки яқин масофалардаги тасвирларни яққол кўришга мослаштиради. Аккомодация жараёнида

киррикли тана, ёй парда, унинг ҳосиласи бўлган кўз қорачиғи ва кўз гавҳари иштирок этади.

3. *Сезувчи ёки рецеттор система* - тўр пардада жойлашган фоторецептор ва пигмент хужайралардан ташкил топган.

4. *Таянч, трофик, ҳимоя ва ҳаракат системаси* - ташқи фиброз, томирли қаватлар, кўз мушаклари ва ёш безлардан иборат.

Ташқи фиброз парда – склера (sclera) зич толали шаклланган бириктирувчи тўқимадан ташкил топган, унда коллаген толалар тутамлари орасида яссиланган фибробластлар ва алоҳида-алоҳида эластик толалар жойлашаган. Коллаген толалар тутамлари ингичкалашиб, мугуз парданинг хусусий моддасига ўтиб кетади. Склеранинг қалинлиги кўрув нерви атрофидаги орқа бўлимида энг юқори бўлиб, 1,2-1,5 ммга етади, олдинда склера экваторда 0,6 ммгача, тўғри мушакларнинг бирикиш жойини орқасида эса 0,3-0,4 ммгача юққалашади. Кўзнинг ички босими ошиб кетганда фиброз парда юққалашиб, баъзи патологик ҳолатларга сабаб бўлади.

Кўзнинг нур синдирувчи аппарати

Кўзнинг нур синдирувчи (диоптрик) аппарати мугуз парда, кўз гавҳари, шишасимон тана, кўзнинг олдинги ва орқа камералари суюқлигидан иборат. Мугуз парда (cornea) кўз фиброз пардаси юзасининг 1/16 қисмини эгаллайди ва ҳимоя вазифасини бажаради. У юқори оптик гомогенлиги билан ажралиб туради, ёруғлик нурларини ўтказди ва синдиради ҳамда кўзнинг нур синдирувчи аппаратини таркибий қисми ҳисобланади. Мугуз парданинг асосий таркибий қисми бўлган коллаген фибриллалар пластинкалари бир текисда тўғри жойлашган, нерв толалари ва оралик субстанция билан бир хил нур синдириш кўрсаткичига эга бўлади ва кимёвий таркибига кўра унинг тиниқлигини белгилайди. Мугуз парданинг қалинлиги марказда 0,8-0,9 мм, чекка қисмларида 1,1 мм дан кўпроқ бўлади, эгрилик радиуси 7,8 мм, нур синдириш кўрсаткичи 1,37, синдириш кучи 40

диоптрийга етади. Ёруғлик микроскопида мугуз пардада 5 қават фарқланади: 1) олдинги ёки ташқи эпителий; 2) олдинги ёки ташқи чегараловчи мембрана (Боумен мембранаси); 3) мугуз парданинг хусусий моддаси; 4) орқа ёки ички чегараловчи мембрана (десцемет пардаси); 5) орқа ёки ички эпителий (кўз олдинги камерасининг “эндотелийси”). Мугуз парданинг олдинги эпителийси (*epithelium anterius*) кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителийдан иборат бўлиб, унинг ўзаро десмосомалар ёрдамида бириккан хужайралари 4-5 қават бўлиб, бир-бирига зич ёпишиб ётади. Эпителийнинг базал қавати Боумен мембранаси (олдинги эпителийнинг базал мембранаси) да ётади. Патологик ҳолатларда (базал қават билан Боумен мембранаси ўртасидаги алоқалар етарли даражада мустаҳкам бўлмаганда) базал қават хужайралари Боумен мембранасидан кўчиб кетиши мумкин. Эпителийнинг базал қавати (герминатив, куртак қават) хужайралари призматик шаклда бўлиб, овал шаклдаги ядроси хужайранинг апикал қисмида жойлашган. Базал қаватга 2-3 қават кўп бурчакли хужайралардан ташкил топган тиканаксимон хужайралар (ёки тиканаксимон қават) қавати ёпишиб ётади. Уларнинг ҳар томонга чўзилган ўсимталари кўшни эпителий хужайралари орасига худди қанот каби кириб боради (қанотли ёки тиканакли хужайралар). Қанотли хужайраларнинг ядролари думалоқ шаклда. Эпителийнинг иккита юза қаватлари ўта яссиланган хужайралардан иборат, уларда мугузланиш аломатлари бўлмайди. Эпителийни ташқи қаватлари хужайраларининг чўзилган ингичка ядролари мугуз парда юзасига параллел жойлашади. Эпителийда сезувчи эркин нерв охирилари жуда кўп бўлиб, мугуз парданинг юқори тактил сезгирлигини таъминлайди (“мугуз парда рефлекси”). Мугуз парданинг юзаси кўз ёши ва конюктива безларининг секретини билан намланиб туради. У мугуз пардани ташқи муҳитнинг зарарли физик-кимёвий таъсирларидан, бактериялардан ҳимоя қилади. Мугуз парданинг олдинги эпителийси ўтказувчанлик ва юқори даражада регенерация қобилиятига эга.

Олдинги эпителий остида ҳаддан ташқари қалин, қалинлиги 6-9 мкм бўлган, ёруғлик микроскопида яхши кўринадиган, гомоген ҳолдаги олдинги чегараловчи мембрана (*lamina limitans interna*) ёки Боумен мембранаси жойлашган. У строманинг ўзига хос гиалинлашган қисми бўлиб, стромадан деярли фарқ қилмайди ва мугуз парданинг хусусий моддаси каби таркибга эга. Боумен мембранаси билан эпителий ўртасидаги чегара яққол кўрилади.

Мугуз парданинг хусусий моддаси (*substantia propria cornea*) зич толали бириктирувчи тўқиманинг ўзаро бурчак остида кесишиб жойлашган юпка гомоген пластинкаларидан тузилган. Аммо пластинкалар мугуз парда юзасига параллел ҳолда бир-бири билан навбатма-навбат ётади. Пластинкаларда ва улар орасида фибробластларнинг бир тури бўлган ясси ўсимтали ҳужайралар жойлашган. Пластинкалар ўзаро параллел йўналган, диаметри 0,3-0,6 мкм бўлган коллаген фибриллалар тутамларидан (ҳар бир тутамда 1000 тагача) иборат. Ҳужайралар ва фибриллалар гликозамингликанларга (асосан кератинсульфатларга) бой бўлган, мугуз пардани хусусий моддасининг тиниқлигини таъминловчи асосий аморф моддага ботиб туради. Ёй парда-мугуз парда бурчаги соҳасида хусусий модда кўзнинг тиниқ бўлмаган фиброз пардаси – склерага давом ётади. Мугуз парданинг хусусий моддасида қон томирлари бўлмайди, шу сабабли мугуз пардани осон кўчириб ўтқазиб мумкин.

Орқа чегараловчи пластинка (*lamina limitans posterior*) ёки десцемет мембранаси (орқа эпителийнинг базал мембранаси) ҳам қалин бўлиб, ёруғлик микроскопида яхши кўрилади. Унинг қалинлиги 5-10 мкм бўлиб, у асосий амморф модда билан шимилган ва диаметри 10 нм атрофида бўлган тартибли йўналган коллаген толалардан ташкил топган. Десцемет мембранаси шишасимон тиниқ бўлиб, кучли нур синдириш хусусиятига эга. У икки: ташқи эластик, ички кутикуляр қаватлардан иборат ва орқа эпителийнинг ҳосиласи ҳисобланади. Десцемент мембранасининг ўзига хос хусусиятлари унинг мустаҳкамлиги, кимёвий агентларга турғунлиги ва

мугуз парда яраларида йирингли экссудатни эритувчи таъсирига чидамлигидир.

Мугуз парданинг олдинги қаватлари нобуд бўлганда десцемет мембранаси тиниқ пуфакча сифатида бўртиб чиқади. Четки қисмларида у йўғонлашади, ва кексаларда анашу жойда думалоқ сўгалсимон тузилмалар – Гассал-Генле таначалари ҳосил бўлиши мумкин. Лимб соҳасида десцемет мембранаси юпқалашиб ва толалари титилиб, склера трабекулаларига ўтиб кетади.

Орқа эпителий (*epithelium posteriors*) ёки кўзнинг олдинги камерасининг “эндотелийси” бир қават полигонал шаклдаги ясси ва паст призматик хужайралардан иборат. У мугуз парданинг хусусий моддасини олдинги камера суюқлигининг таъсиридан ҳимоя қилади. “Эндотелий” хужайралари ядролари думалоқ ёки бир оз овал шаклида бўлиб, уларнинг ўқи мугуз парданинг юзасига параллел жойлашади. “Эндотелий” хужайралари баъзан вакуолалар тутади. Четки қисмларда “эндотелий” бевосита трабекуляр тўр толаларига давом этади, узунасига чўзилиб ҳар бир трабекуляр толаларнинг ташқи қобиғини ҳосил қилади.

Боумен ва десцемет мембраналари сув алмашинувини бошқаришда қатнашади, мугуз пардада модда алмашинув жараёнлари эса мугуз парданинг қирғоқ ҳалқасимон тўри, қалин перилимбал чигални ҳосил қилувчи жуда кўп охирги капиллярлар тармоқлари ҳисобига кўз олдинги камераси суюқлигидан озиқ моддаларнинг диффузияси орқали таъминланади. Киприксимон веноз чигал билан туташувчи тор лимфатик тирқишлар мугуз парданинг лимфа системасини ҳосил қилади.

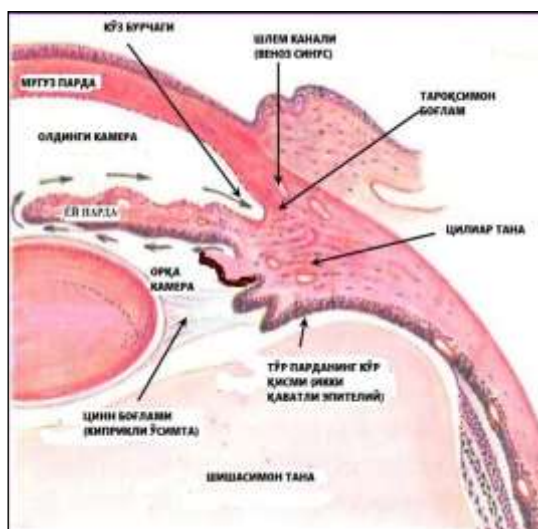
Мугуз парда нерв охирларига бой бўлганлиги сабабли юқори сезувчанлиги билан ажралиб туради. Уч бошли нервнинг биринчи шоҳидан кетадиган назоцилиар нервнинг тармоқлари бўлган узун цилиар (киприкли) нервлар мугуз парданинг четки қисмларида унинг ичига киради.

Мугуз парданинг тиниқлиги хусусий моддаси таркибида кератан-сулфат билан боғлиқ

Яллиғланиш жараёнларида қон капиллярлари ва хужайралари (лейкоцитлар, макрофаглар ва бошқалар) лимб соҳасидан мугуз парданинг хусусий моддасини ичига киради, бу эса унинг хиралашишига ва мугузлинишига, “кўзга оқ тушишига” олиб келади. Кўзнинг олдини камераси мугуз парда (ташқи девори) билан ёй парда (орқа девори) ўртасида ҳосил бўлади. У камера суюқлиги билан тўлган бўлади. Бу суюқлик ҳисобига мугуз парда диффузия йўли билан озикланади.

Тиниқ бўлмаган склеранинг тиниқ мугуз пардага ўтиш қисми лимб деб юритилади. Лимб соҳасида ўзаро бир-бири билан туташувчи ёриқлар системаси мавжуд бўлиб, улар орқали кўзнинг олдинги камераси суюқлиги веноз синусларига ёки Шлемм каналига ўтиб кетади. Шлемм канали ичкаридан эндотелий билан қопланган. Уни ташқи томонидан кенг, баъзан варикоз-кенгайган томирлар кетади ва мураккаб анастомозлар тўрини ҳосил қилади. Ушбу анастомозлардан камера суюқлигини (кўз ичи суюқлигини) склеранинг чуқур веноз чигалларига олиб кетувчи веналар бошланади.

Камера бурчагининг ҳолати кўз ичи суюқлигининг айланишида ва кўз ичи босимининг ўзгаришида катта аҳамиятга эга. Дренаж каналларнинг тўсилиши натижасида кўз ичи суюқлигини олиб кетилишининг ҳар қандай бузилиши кўз ичи босимининг кўтарилишига ва глаукома касаллигининг келиб чиқишига олиб келади



Расм 11.4. Кўз бурчаги

Кўз гавҳари (lens) шаффоф тиниқ тана бўлиб, унинг шакли яқин ва узоқ объектларни кўришга кўзнинг аккомодацияси (мослашиш) жараёнида ўзгариб туради. Мугуз парда ва шишасимон тана билан биргаликда гавҳар асосий нур синдирувчи муҳитни ташкил қилади. Кўз гавҳарининг эгрилик радиуси 6-10 мм атрофида, нур синдириш кўрсаткичи 1,42 ни ташкил қилади.

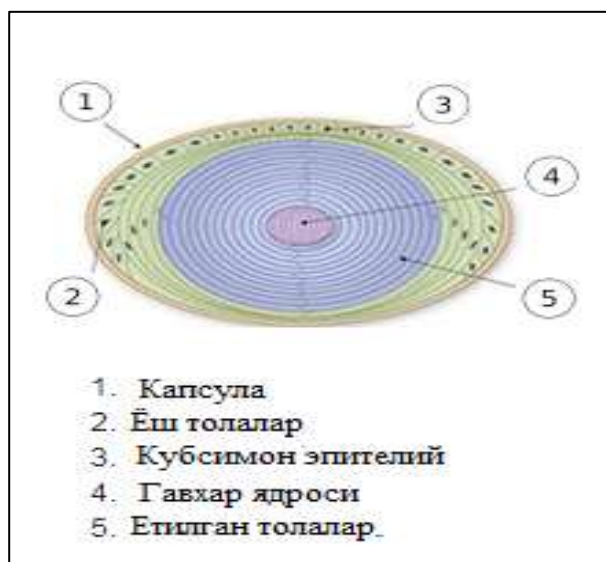
Гавҳар икки томонлама қавариқ линзага ўхшаш танача бўлиб, юқори эластикликка эга, аммо унинг бу хусусияти ёш ўтган сари йўқолиб боради ва гавҳар қаттиқлашиб қолади. Гавҳарнинг олдинги юзаси яссироқ, орқа юзаси эса қавариқроқ бўлади. Гавҳар учта асосий қисм: капсула, субкапсуляр эпителий ва гавҳар толаларидан ташкил топган.

Кўз гавҳари ташқаридан қалин (10-20 мкм) гомоген, нурни синдирувчи капсула ёки халтача билан ўралган (расм 11.5). У углеводларга бой бўлиб, эпителий хужайраларнинг ташқи юзасини қоплаб туради. У жуда қалин базал мембрана ҳисобланади, ва асосан, IV тип коллаген ва гликопротеидлардан ташкил топган.

Субкапсуляр эпителий бир қават кубсимон эпителийдан ташкил топган, у фақат гавҳарнинг олдинги юзасидагина бўлади. Экваторга яқинлашган сари эпителий хужайралари баландлашиб боради ва гавҳарнинг

Ўсиш зонасини ҳосил қилади. Ўсиш зонаси бутун умр давомида гавҳарнинг ҳам олдинги, ҳам орқа юзасига янги хужайралар “етказиб туради”, улар ҳисобига янги гавҳар толалари ҳосил бўлади, гавҳар катталашади ва бутун умр давомида ўсади. Субкапсуляр эпителий хужайралари гавҳар толалари билан жуда кўп интердигитациялар ҳосил қилади.

Гавҳар толалари узунчоқ шаклда бўлиб, ингичка, яссилашган тузилмалар шаклида кўринади. Улар субкапсуляр эпителийдан келиб чиққан юқори даражада дифференциаллашган хужайралар ҳисобланади. Гавҳар толалари оқибат натижада ўзларининг ядро ва органеллаларини йўқотади, жуда ҳам чўзилиб, узунлиги 7-10 ммга, эни 8-10 мкмга ва йўғонлиги 2 мкмга етади. Ҳар бир тола олти бурчакли тиниқ призма бўлиб, цитоплазмаси кристаллин деб аталувчи оқсиллар гуруҳи билан тўлган. Толалар улар би нурлан бир хил синдириш коэффициентига эга бўлган махсус модда ёрдамида бир-бири билан ёпишиб туради. Марказда жойлашган толалар ўз ядроларини йўқотади, калталашади ва бир-бирининг устига ўралиб, гавҳар ядросини ҳосил қилади. Гавҳар толалари бутун умр давомида ҳосил бўлади, аммо ушбу жараённинг тезлиги мунтазам секинлашиб боради.



Расм. 11.5. Кўз гавҳари тузилишининг

Гавҳарни ўз жойида радиал йўналган толалар гуруҳи – киприкли белбоғ (*zonula ciliaris*) ёки Цинн боғлами тутиб туради. Улар бир учи билан гавҳар капсуласига, иккинчи учи билан эса киприкли тана билан бириккан. Киприкли белбоғ толалари эластик толаларнинг микрофибриллаларига ўхшаш. Ушбу система аккомодация жараёнида муҳим рол ўйнайди ҳамда гавҳар

схемаси

қавариқлигини ўзгартириш орқали яқин ва узоқ жисмларни аниқ тасвирларини ҳосил бўлишини таъминлайди.

Кўз тинч ҳолатда турганда ёки узоқ жисмларга қаралганда киприкли белбоғ толаларини оптик ўққа нисбатан перпендикуляр текисликда таранглашиши ҳисобига гавҳар чўзилган ҳолатда бўлади. Яқиндаги жисмларга қаралганда эса киприкли мушаклар қисқариб, хусусий томирли пардани ва киприкли танани олдинги силжишига олиб келади. Киприкли белбоғ ҳосил қилган таранглик сусаяди, гавҳар қалинлашиб, унинг қавариқлиги ортади. Натижада унинг фокус масофаси қисқариб, кўз яқинида жойлашган жисмларнинг аниқ тасвирини ҳосил қилади. Узоқдаги жисмларга қаралганда гавҳар яна яссилашиб, ўзининг дастлабки қавариқлигини тиклайди.

Ёш ўтган сайин гавҳарнинг эластиклиги камайиб боради, бу эса яқин жойлашган жисмларни кўришда аккомодацияни (мослашишни) қийинлаштиради. Бу табиий қариш жараёни (пресбиопия ёки қарияларга хос узоқни кўриш) бўлиб, уни кўзойнак ёки қавариқ линзалар ёрдамида тўғрилаш мумкин. Кекса кишиларда гавҳар толаларида кўнғир пигмент тўпланиши натижасида у хиралашиб қолади. Катаракта деб аталувчи бу ҳолат ультрабинафша нурлари ортиқча таъсир этиши натижасида ҳам вужудга келиши мумкин. Қандли диабет касаллигида катарактани вужудга келишига глюкозанинг қонда юқори миқдорда бўлиши сабаб, деб ҳисоблайдилар.

Кўз гавҳари тузилишнинг қонуниятлари ва гистофизиологиясини ўрганиш сунъий гавҳарларни яратиш усулларини ишлаб чиқишга имкон берди. Хиралашган гавҳарни олиб ташлаб, унинг ўрнига сунъий гавҳар қўйиш усулларини клиник амалиётга кенг татбиқ қилиш кўз гавҳари хиралашган (катаракта) беморларни даволашга шароит яратди.

Шишасимон тана (*corpus vitreum*) тиниқ дирилдоқ модда (*humor vitreus*) бўлиб, кўз олмасинин гавҳар билан тўр парда ўртасидаги бўшлиғини тўлдириб туради. Фиксация қилинган препаратларда шишасимон тана тўрсимон тузилишга эга. Четки қисмларида у марказга караганда қўйқроқ бўлади. Шишасимон тана орқали, тўр парда сўрғичи (“кўр доғ”) дан гавҳарнинг орқа юзасигача чўзилган канал (*canalis hyaloideus*) – кўзнинг эмбрионал томирлар системасининг қолдиғи ўтади. Шишасимон танада махсус витреин оксиди ва гиалурон кислотаси бўлади. Шишасимон тана кўзнинг диоптрик аппаратига киради ва унинг нур синдириш кўрсаткичи 1,33 га тенг.

Кўзнинг аккомодацион аппарати

Кўзнинг аккомодацион аппарати (ёй парда, цилиар (киприкли) тана киприкли белбоғ билан бирга) гавҳарнинг шаклини ва нур синдириш кучини ўзгарғаришини, жисмлар тасвирини тўр пардага тушишини ҳамда кўзни ёруғликнинг ўткирлигига (интенсивлигига) мослашишини таъминлайди.

Ёй парда (*iris*) думалоқ дисксимон тузилма бўлиб, марказида катталиги ўзгариб турадиган тешик – кўз қорачиғи (*pupilla*) мавжуд. Ёй парда томирли парданинг (асосан) ва тўр парданинг ҳосиласидир. Ёй парда орқа томондан тўр парданинг пигмент эпителийси билан қопланган. У кўзнинг олдинги ва орқа камералари чегарасида, мугуз парда билан гавҳар ўртасида жойлашган. Ёй парданинг уни киприкли тана билан боғлаб турувчи қирғоғи киприкли қирғоқ деб аталади. Ёй парданинг стромаси сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, пигмент хужайраларига бой. Ёй парда стромасида кўз қорачиғини торайтирувчи ва кенгайтирувчи мушакларни (*m. sphincter pupillae*, *m. dilatator pupillae*) ҳосил қилувчи силлиқ миоцитлар жойлашади. Ёй пардада 5 қават фарк қилинади: 1) ёй парданинг олдинги юзасини қопловчи олдинги эпителий; 2) олдинги ёки ташқи чегараловчи (томирсиз) қават; 3) томирли қават; 4) ички

ёки орқа чегараловчи қават; 5) пигментли эпителий ёки пигментли қават.

Олдинги эпителий (*epithelium anterius iridis*) бир қават ясси полигонал хужайралардан иборат. У мугуз парданинг орқа юзасини қопловчи эпителийнинг давоми ҳисобланади.

Олдинги ёки ташқи чегараловчи қават (*stratum externum limitans*) нинг асоси бириктирувчи тўқимадан иборат. Унда кўп миқдорда фибробластлар ва пигмент хужайралари ҳамда асосий модда жойлашган. Бу қаватдаги меланин тутувчи пигмент хужайраларининг миқдори ва ҳолати кўзнинг рангини белгилайди. Альбиносларда пигмент бўлмайди ва у қатлам орқали қон томирлари кўришиб турганлиги сабабли ёй парда қизил рангда бўлади. Кекса кишиларда ёй парданинг депигментацияси кузатилади ва унинг ранги очроқ бўлиб боради.

Томирли парда (*stratum vasculosum*) жуда кўп қон томирларидан иборат бўлиб, уларнинг ораси пигмент хужайралари тутган сийрак толали бириктирувчи тўқима билан тўлган.

Ички чегараловчи қават (*stratum internum limitans*) тузилишига кўра ташқи чегараловчи қаватдан фарқ қилмайди.

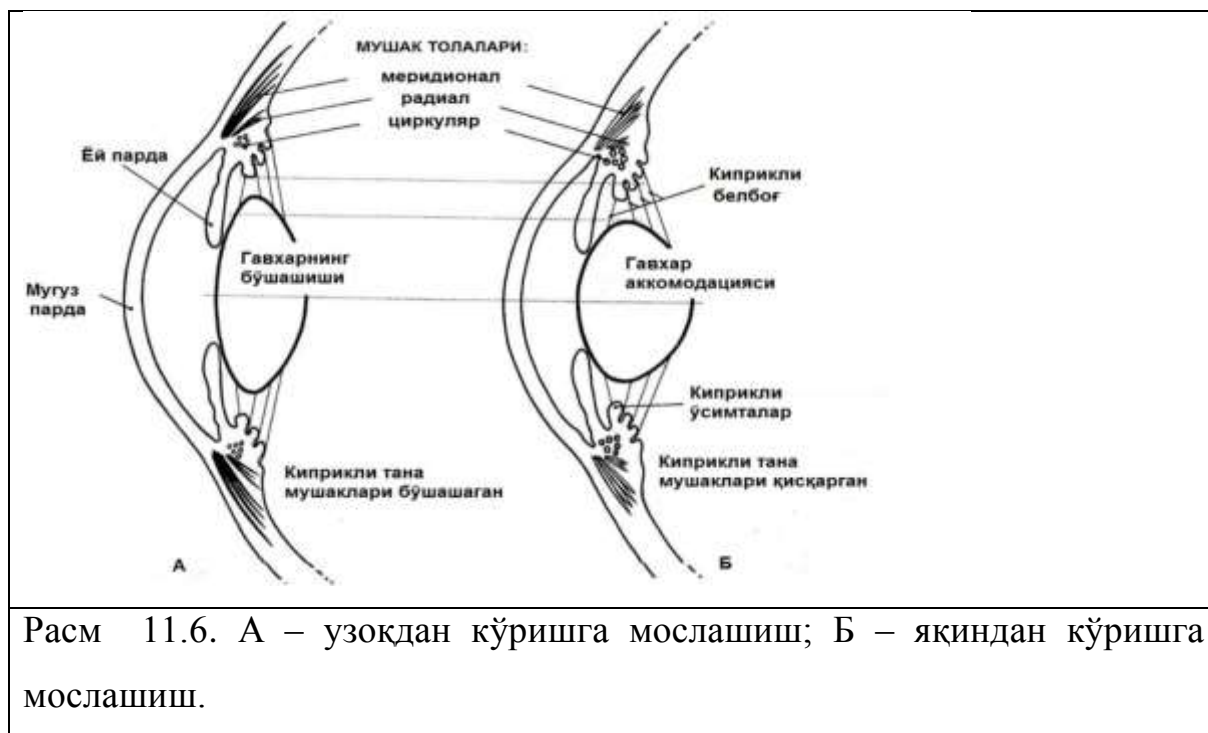
Орқа ёки пигментли эпителий (*epithelium posterius pigmentosum*) киприкли тана ва унинг ўсимталарини қоплаб турган тўр парданинг икки қаватли эпителийсининг давоми ҳисобланади.

Кўзнинг қатор соҳаларида жойлашган меланин тутувчи кўп сонли меланоцитлар ёки пигмент хужайраларнинг вазифаси тарқоқ нурларни ютилиши орқали тарқоқ ёруғлик нурлари таъсирида тасвирларни ўзгаришини олдини олишдан иборат. Ёй парда стромасининг меланоцитлари кўзнинг рангини белгилайди. Агар ёй парданинг чуқур соҳаларидаги пигмент қават битта-яримта пигмент хужайралари тутса, ёй парданинг орқа юзасидаги қора пигмент эпителийдан қайтган нурлар ҳаворанг (кўк) бўлади. Пигмент миқдори ошган сари ёй парда турли рангларга, яшил-кўкиш, кулранг ва ниҳоят, кўнғир ранггача кириб

боради. Альбиносларда пигмент деярли бўлмайди, ёй парданинг қизил ранги эса тушаётган ёруғликнинг ёй парданинг қон томирларидан қайтиши (акс этиши) билан боғлиқ.

Ёй парда диафрагма сифатида ўз вазифасини иккита: қорачиғни торайтирувчи (*musculus sphincter pupillae*) ва кенгайтирувчи (*musculus dilatator pupillae*) мушаклар ёрдамида бажаради.

Киприкли ёки цилиар тана (*corpus ciliare*) хусусий томирли парданинг гавҳар сатҳидаги олдинги кенгайган қисмидир. У склеранинг олдинги бўлимини ички юзасида жойлашган яхлит йўғонлашган ҳалқа бўлиб, кўндаланг кесмада учбурчак шаклига эга. Унинг бир юзаси шишасимон тана билан, иккинчиси – склера билан, учинчиси эса гавҳар ва кўзнинг ички камераси билан туташган. Ўзининг гистологик тузилишига кўра асосан киприкли мушакни ўраб турган сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат. У эластик толалар, қон томирлари ва пигмент хужайраларига бой. Киприкли тана гавҳарни тутиб туриш ва уни қавариқлилигини ўзгартириш вазифасини бажаради, бу орқали аккомодация жараёнида иштирок этади. Кўзнинг меридионал кесмасида цилиар тана учбурчак шаклига эга бўлиб, ўзининг асоси билан кўзнинг олдинги камерасига қараб туради. Цилиар тана иккита қисмга: ички цилиар тож (*corona ciliaris*) ва ташқи — цилиар ҳалқа (*orbiculus ciliaris*) га бўлинади. Цилиар тожнинг юзасидан гавҳар томон цилиар ўсимталар (*processus ciliarus*) кетади, уларга киприкли белбоғнинг толалари бирикади (расм 11.6). Цилиар ўсимталардан ташқари цилиар тананинг асосий қисми киприкли ёки цилиар мушакдан (*m. ciliaris*) ҳосил бўлган, у кўз аккомодациясида муҳим рол ўйнайди.



Расм 11.6. А – узоқдан кўришга мослашиш; Б – яқиндан кўришга мослашиш.

Цилиар мушак учта ҳар хил йўналишда жойлашган силлиқ мушак хужайралар тутамларидан ташкил топган (расм 11.6). Бевосита склеранинг остида жойлашган ташқи меридионал мушак тутамлари, ҳалқасимон мушак қаватини ҳосил қилувчи ўрта радиал ва циркуляр мушак тутамлари фарқланади. Мушак тутамлари орасида пигмент хужайралари тутувчи бириктирувчи тўқима жойлашган. Цилиар мушакнинг қисқариши гавхарнинг айлана боғлами толалари – киприкли белбоғнинг бўшашишига олиб келади, натижада гавхар қавариқ бўлиб қолади ва унинг нур синдириш кучи ортади.

Киприкли тананинг шишасимон тана, кўзнинг орқа камераси ва гавхарга қараган юзаси тўр парданинг олд томонга давоми билан қопланган. Бу соҳада тўр парда фақат икки қават хужайралардан ташкил топган. Бевосита цилиар танага бир қават меланинга бой устунсимон хужайралар ёпишиб туради. Иккинчиқават эса пигмент тутмайдиган устунсимон хужайралардан ташкил топган.

Цилиар ўсимталар цилиар тананинг тароқсимон бўртмаларидир.

Уларнинг маркази фенестрланган капиллярларга бой бириктирувчи тўқимали асосдан ташкил топган. Ташқаридан юқорида қайд қилинган эпителийнинг иккита қатлами билан қопланган. Киприкли ўсимталардан киприкли белбоғ толалари чиқиб гавҳарнинг капсуласига бирикади ва уни жойида ушлаб туради.

Цилиар тана ва ўсимталарни қоплаб турган эпителиал хужайралар кўзнинг иккала камераларини тўлдириб турувчи сувсимон суюқликни ҳосил бўлишида қатнашади (расм 11.4). Бу суюқлик ўзининг ноорганик ионлар таркибига кўра қон плазмасига ўхшайди, лекин 0,1 % дан камроқ оксиллар тутати (қон плазмасида 7 % атрофида). Сувсимон суюқлик гавҳар томонга оқиб чиқади, гавҳар билан ёй парда ўртасидан ўтиб, кўзнинг олдинги камерасига етиб боради. Олдинги камерага тушгандан сўнг, суюқлик мугуз парда ва ёй парданинг базал қисми ўртасида ҳосил бўлган бурчак томон йўналади. Сўнгра у қатор лабиринтга ўхшаш бўшлиқлар (трабекуляр тўр) орқали лимб тўқимасига киради. Ниҳоят, суюқлик нотўғри шаклга эга бўлган ва эпителий хужайралари билан қопланган шлемм каналига етиб боради. Шлемм канали склеранинг майда веналари билан туташади ва улар орқали сувсимон суюқлик олиб кетилади. Дренаж каналларининг тўсилиб қолиши оқибатида сувсимон суюқликни оқиб кетилишининг ҳар қандай қийинлашуви кўз ичи босимининг кўтарилиши ва глаукома касаллигининг келиб чиқишига сабаб бўлади.

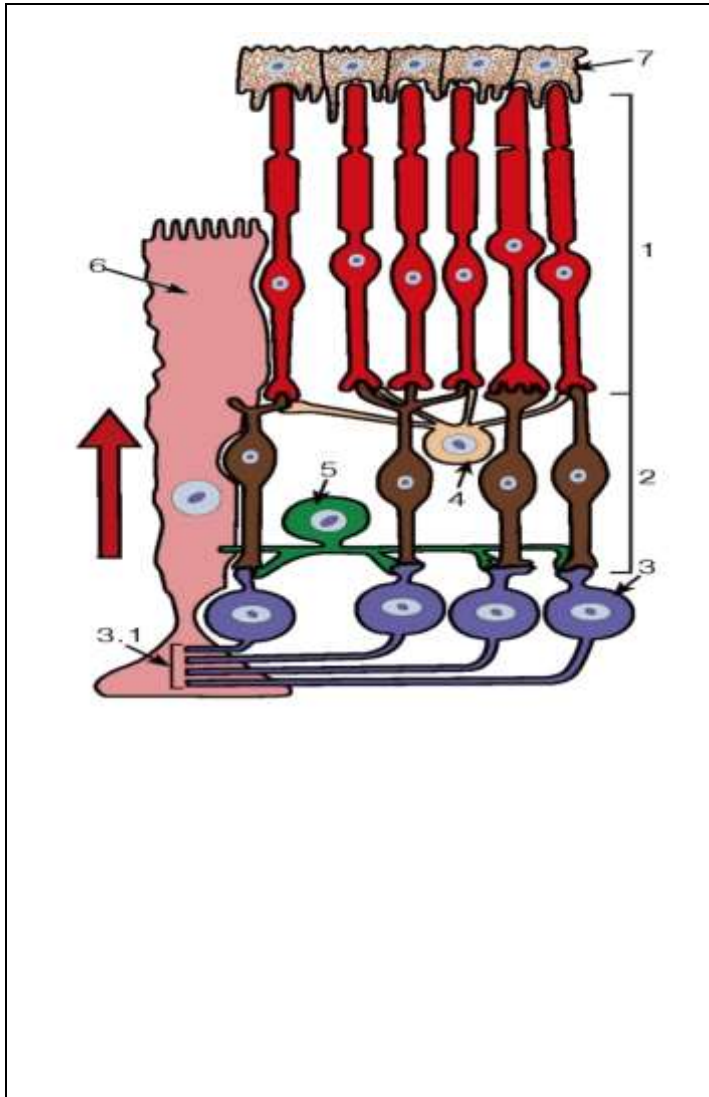
Томирли парда (choroidea) пигмент эпителий ва фоторецептор хужайраларнинг озикланишини таъминлайди, кўз олмасининг босими ва ҳароратини бошқаради. Томирли парда пигмент хужайраларига жуда бой, унинг қалинлиги орқа майдонида 0,22-0,3 мкм, четларида эса 0,1-0,15 мкм. Унда томирлар усти, томирли, хориокапилляр пластинкалар ва базал комплекс фарқ қилинади:

Томирлар усти ёки ташқи пластинка (lamina suprachorioidea) томирли парданинг склерага ёпишиб турган ташқи қавати бўлиб, қалинлиги 30 мкм

атрофида. У сийрак толали бириктирувчи тўқимадан тузилган, кўп миқдорда пигмент хужайралари, коллаген фибриллалари, фибробластлар, нерв чигаллари ва қон томирлари тутади. Ушбу тўқиманинг ингичка (диаметри 2-3 мкм) коллаген толалари склерадан хориоидеяга, склерага параллел йўналган, олдинги қисмида қийшиқ йўналиб, киприкли мушакка ўтиб кетади. Томирли пластинка ёки йирик томирлар қавати (*lamina vasculosa*) бир-бири билан чатишиб кетган артерия ва веналардан ташкил топган. Улар орасида сийрак толали бириктирувчи тўқима, пигмент хужайралари ва битта-яримта силлиқ мушак хужайралари жойлашади. Хориоидеянинг қон томирлари орқа қиска цилиар артериялар (кўз артериясининг орбитал тармоқлари) нинг кўрув нерви диски соҳасида кўз олмасига кирган тармоқлари ҳисобланади. Шу билан бирга узун цилиар артерияларнинг аррасимон чизиқдан экваторга қайтган тармоқлари ва олдинги цилиар артерияларнинг тармоқлари ҳам бор. Олдинги ва орқа цилиар артериялар системалари ўртасида анастомозлар жуда кўп. Томирли пластинкада йирик қон томирлар қавати (Галлер тожчаси) ва ўрта қон томирлари, артериолалар қавати ажратилади. Улар бир-бири билан ўзаро тутшиб чигаллар ва венулалар (Заттлер қавати) ни ҳосил қилади.

Хориокапилляр пластинка (*lamina choriocapillaris*) ҳар хил калибрдаги висцерал ва синусоидал гемокапиллярларни тутади. Капиллярлар орасида бириктирувчи тўқима толалари ва яссилашган фибробластлар жойлашади.

Базалкомплекс (*complexus basalis*) – шишасимон парда, эластик парда ёки Брух мембранаси (*lamina vitrea, lamina elastica, membrana Brucha*) томирли парда билан тўр парда ўртасида жойлашган жуда юпқа (1-4 мкм) пластинкадан иборат. Базал комплексда учта қават фарқ қилинади: ташқи коллаген қавати хориокапилляр пластинка толаларининг давоми бўлиб, унда нозик эластик толалар зонаси мавжуд; анча кенгроқ ички коллаген толали ёки фиброз қават; учинчи қават пигмент эпителийнинг базал мембранаси – кутикуляр қаватдан иборат.



Расм 11.7. Тўр парда тузилишининг схемаси.

1 – фоторецептор хужайралар (таёқчасимон ва колбочкасимон); 2 - биполяр нейрон; 3 - ганглиоз нейрон; 3.1 – нерв толалари; 4 - горизонтал нейрон; 5 - амакрин нейрон; 6 - радиал глиоцит (мюллер толаси); 7 – пигмент хужайралар қавати.

Кўзнинг рецептор аппарати

Кўзнинг рецептор аппарати тўр парданинг кўрув қисмидан иборат. Кўз олмасининг ички сезувчи пардаси – тўр парда (*tunica interna sensoria bulbi, retina*) ташқи пигмент (*pars pigmentosa, stratum pigmentosum*) ва ички нур сезувчи нерв қаватлардан (*pars nervosa*) ташкил топган. Фаолиятига кўра тўр парданинг орқа катта кўрув (*pars optica retinae*) ва олдинги камроқ “кўр” (*pars caeca retinae*) бўлимлари фарқ қилинади. Тўр парданинг “кўр” бўлими цилиар танани қоплаб турувчи цилиар (*pars ciliares retinae*) ва ёй пардани орқа қисмини қоплаб турувчи ёй (*pars iridica retinae*) қисмлардан иборат. Кўзнинг орқа қутбида сарғиш рангдаги сариқ доғ (*macula letea*) жойлашган бўлиб,

унинг ўртасида кичкина ботиқлик – марказий чуқурча (*fovea centralis*) мавжуд. Тўр парданинг ташқи пигмент қавати бир қават пигмент хужайраларидан ташкил топган. Ички нерв хужайралари қавати эса асосан бирин-кетин радиал жойлашган уч хил нейронлар: ташқи таёқча ва колбача шаклидаги фоторецептор, ўрта биполяр ва ички ганглионар нейронлардан ташкил топган (расм 11.7.) Булардан ташқари тўр пардада горизонтал ва амакрин нейронлар ҳамда глиал хужайралар (Мюллер устун-хужайралари ёки толалари) ҳам жойлашган. Ушбу хужайраларнинг таналари ва ўсимталари маълум тартибда жойлашиб, ёруғлик микроскопида тўр пардада фаркланадиган 10 қаватни ҳосил қилади (расм 11.8):

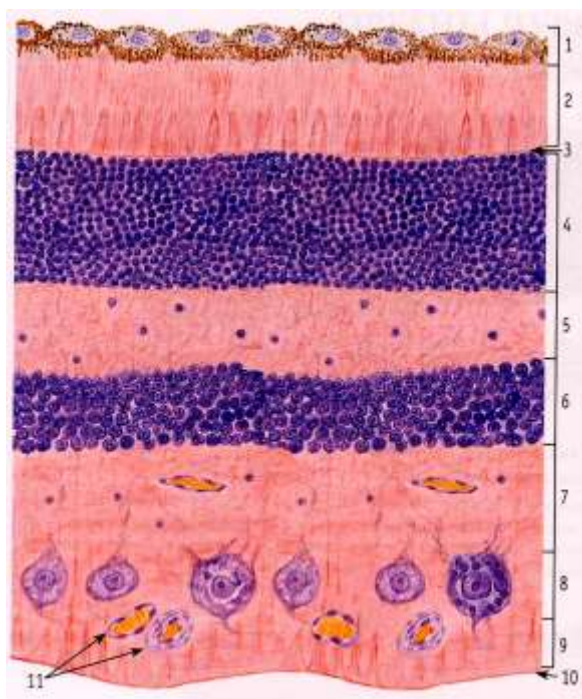
1. Пигментли қават (*stratum pigmentosum*) ёки пигментли эпителий – бу қаватда пигмент хужайраларининг таналари ва ядролари жойлашган;
2. Таёқча ва колбачалар қавати (*stratum bacillae and conifer*)– бу қават таёқчасимон ва колбачасимон фоторецептор нейронларнинг ҳамда пигментли эпителий хужайраларнинг ўсимталаридан ташкил топган;
3. Ташқи чегараловчи мембрана (*stratum limitans externa*) – Мюллер хужайраларининг ўсимталаридан тузилган;
4. Ташқи донадор ёки ядроли қават (*stratum nucleare externa*) – бу қаватда таёқчасимон ва колбачасимон фоторецептор нейронларнинг тана ва ядролари жойлашган;
5. Ташқи тўрсимон ёки ретикуляр қават (*stratum plexiforme externum*) – фоторецептор нейронларнинг аксонлари ва биполяр ҳамда горизонтал нейронларнинг дендритларидан ташкил топган бўлиб, бу ерда улар ўзаро синапслар ҳосил қилади;
6. Ички донадор ёки ядроли қават (*stratum nucleare internum*) – бу қаватда биполяр ва горизонтал нейронларнинг таналари ва ядролари жойлашган;
7. Ички тўрсимон ёки ретикуляр қават (*stratum plexiforme internum*) – биполяр ҳамда горизонтал нейронларнинг аксонлари ва ганглионар нейронларнинг дендритларидан ташкил топган бўлиб, бу ерда улар ўзаро

синапслар ҳосил қилиб жойлашади;

8. Ганглионар қават (*stratum ganglionare*) – бу ерда ганглионар ва амакрин нейронларнинг таналари ва ядролари жойлашган;

9. Нерв толалари қавати (*stratum neurofibrorum*) – ганглионар нейронларнинг аксонларидан иборат, улар тўр парданинг бир жойида тўпланади ва кўрув нервини ҳосил қилиб, кўз олмасидан чиқади;

10. Ички чегараловчи мембрана (*stratum limitans interna*) ёки Бабухин мембранаси – Мюллер толаларининг оёқчаларидан ташкил топган ва тўр пардани шишасимон танадан ажратиб туради.



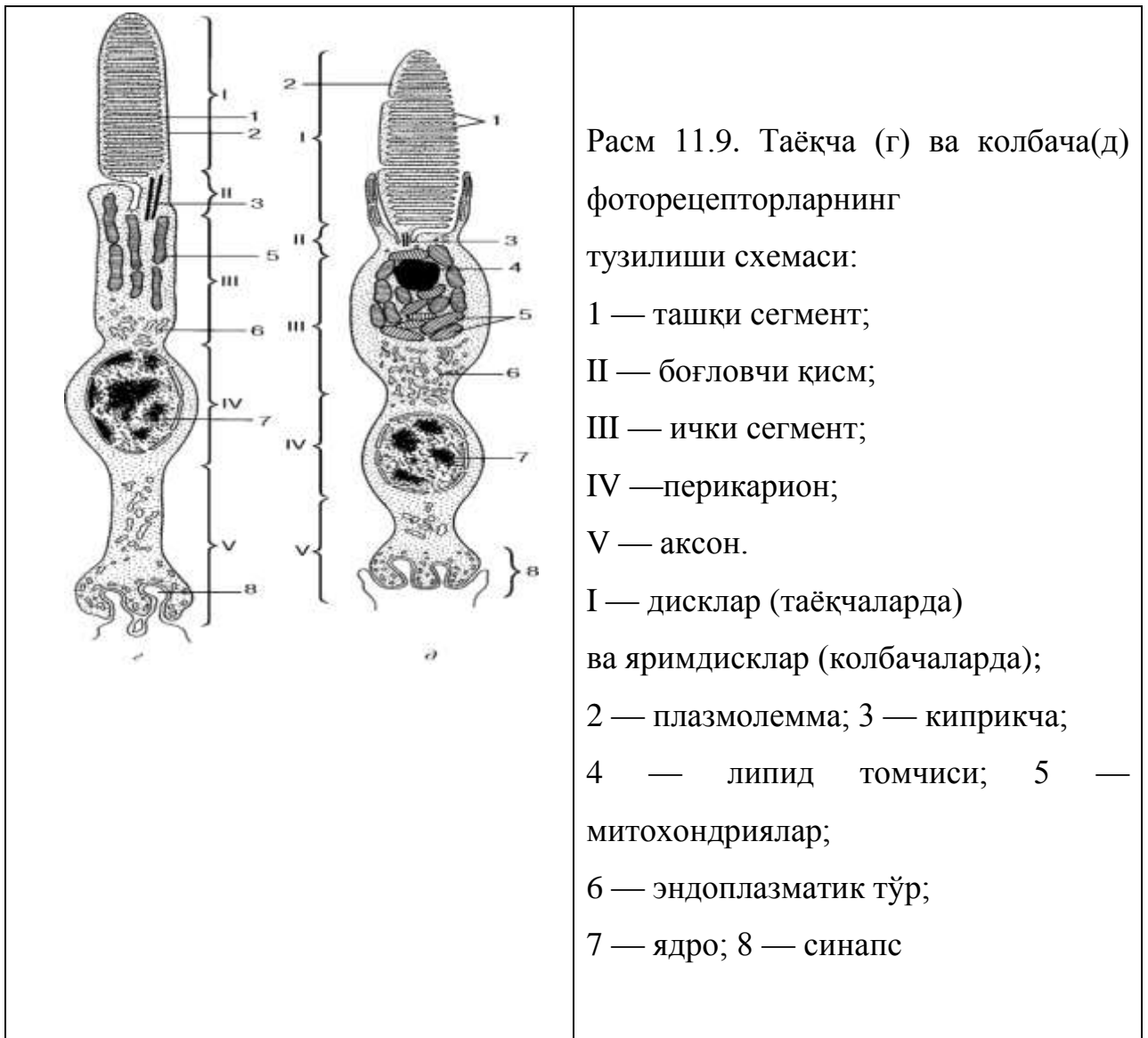
Расм 11.8. Тўр парда оптик қисмининг қаватлари.

1 – пигмент қават; 2 – фотосенсор қават; 3 – ташқи глиал чегараловчи мембранаси; 4 – ташқи донадор қавати; 5 – ташқи тўрсимон қават; 6 - ички донадор қавати; 7 – ички тўрсимон қават; 8 – ганглионар қават; 9 – нерв толалари қавати; 10 – ички глиал чегараловчи мембрана, 11 – қон томирлар.

Фоторецепторларнинг дендрити таёқча, ёки колбача шаклида бўлиши мумкин, шунга кўра улар икки хил: таёқчасимон нейросенсор (*neurosensorius*

bacille) ва колбачасимон нейросенсор (neurosensorius conifer) хужайраларга бўлинади. Одам кўзининг тўр пардасида 130 млн. га яқин таёқча ва 6-7 млн. атрофида колбачалар бор деб ҳисобланади. Турли ҳайвонларда бу нисбат ҳар хил. Жумладан, қушларда колбачалар кўп бўлиб, тунда учадиган ҳайвонларнинг (бойқуш, кўршапалак) тўр пардасида эса деярли бўлмайди. Шунга асосланиб, колбачалар ранг сезувчи, таёқчалар эса ёруғликни (ёруғлик ва шарпани) сезувчи рецепторлар деб ҳисобланади. Колбачалар асосан 3 турли, яъни кўк, яшил ва қизил рангларга сезгирдирлар.

Тузилишига кўра фоторецептор нейронлар узун цилиндрсимон шаклдаги хужайралар бўлиб, уларнинг фоторецептор мембраналарида ёруғликни ютилиши ва нерв импульсининг ҳосил бўлиши бошланади (расм 11.9). Таёқчанинг ва колбачанинг дендрити ўзига хос тузилган бўлиб, иккита: ташқи (пигмент эпителийга тегиб турувчи) ва ички сегментларга бўлинади. Ташқи сегмент ички сегмент билан бириктирувчи оёқча – киприкча орқали боғланган. Эмбрионал тараққиёт жараёнида ташқи сегментлар киприкчалар плазматик мембранасинингбурама-ботиқликлари сифатида ҳосил бўлади. Таёқчасимон нейронларнинг ташқи сегментидаги дисклар плазматик мембранадан батамом ажралган, яъни тўлиқ дисклардир. Дискларнинг сони 1000 тагача етади. Унда *родопсин* ёки кўрув қирмизи деб аталувчи махсус мураккаб оқсил - хромогликопротеид бор. У ёруғлик таъсирида опсин оқсалига ва витамин А нинг альдегидига парчаланиб, қоронғида яна тез қайта тикланади. Колбачасимон фоторецепторларда эса ташқи сегмент бурмалари хужайра қобиғидан ажралмайди. Демак, колбачасимон хужайралар ярим дисклар тутуди.



Таёқчалар ташқи сегментининг яна битта ўзига хос хусусияти шундан иборатки, унинг мембранасида Na^+ -каналларининг мавжудлигидадир (расм 11.10). Аммо бошқа кўзгалувчи ҳужайралардан фарқли ушбу каналлар тинч ҳолатда (қоронғида) очик бўлиб, Na^+ ионларининг ҳужайра ичига кириши доимо кузатилади ва трансмембран потенциал паст бўлади. Ички сегмент мембранасида эса Na^+ , K насос бўлиб, Na^+ ни ҳужайра ичидан ташқарига концентрация градиентига қарши чиқариб туради. Шу сабабли ички сегментда кўп миқдорда митохондриялар мавжуд.

	<p>Расм 11.10. Фоторецепция механизми қуйидагича:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Ёруғлик нуруни ютилиши натижасида родопсининг таркиби ўзгаради. 2. Бу ҳолат (бир қанча оралик босқичлар орқали) плазматик мембранада Na^+-каналларининг ёпилишига олиб келади. 3. а) Шу сабабли трансмембран потенциал ошади. б) Шундай қилиб, фоторецептор нейронларнинг қўзғалиши одатдагидек деполяризацияга эмас, балки мембрананинг гиперполяризациясига олиб келади. 4. Гиперполяризация синапс соҳасига етиб келганда ассоциатив нейронлар қўзғалиши юзага келади.
--	---

Ички сегментдан олдинроқда жойлашган ҳужайра танасидан аксон чиқади ҳамда биполяр ва горизонтал нейронларнинг дендритлари билан синапслар ҳосил қилади.

Колбачаларнинг ядроси йирик, думалоқ ва таёқчаникига қараганда оқишроқ. Колбачаларнинг ички сегментида эллипсоид деб аталувчи тузилма бўлиб, у липид томчисидан ва уни атрофида бир-бирига зич ёпишиб ётган митохондриялардан тузилган. Колбачасимон нейронларнинг танасидан

марказий ўсимта – аксон чиқиб, таёқчасимон, биполяр нейронлар, горизонтал хужайралар билан синапслар ҳосил қилади. Колбачалар айниқса сариқ доғ соҳасида кўп бўлиб, унинг марказида колбачаларнинг узунлиги 75 мкм атрофида, йўғонлиги 1-1,5 мкм бўлади.

Колбачаларнинг ташқи сегменти қисқароқ, конус шаклида бўлиб, унда родопсиндан фарқ қилувчи кўрув қирмизи - йодопсин жойлашади. Йодопсин ҳам ретинал (А витамини ҳосиласи) ни тутади, лекин ўзининг оксил қисми билан фарқ қилади. Опсин молекуласининг тузилишига кўра колбача опсинининг уч тури фарқ қилинади. Колбача опсинининг бир тури – цианопсин фақат кўк (узунлиги 420 нм бўлган қисқа тўлқинли) рангни ютади. Иккинчи тури – фақат яшил (тўлқин узунлиги 530 нм бўлган ўрта тўлқинли нурларни) рангларни ютади.

Учинчиси – йодопсин эса фақат қизил (тўлқин узунлиги 625 нм бўлган узун тўлқинли нурларни) рангларни ютади. Ҳар бир колбачада пигментнинг фақат бир тури бўлади. Шунга кўра колбачалар ҳам уч турга: қисқа тўлқинли ёки S-колбачалар, ўрта тўлқинли ва узун тўлқинли колбачаларга бўлинади. Бизга кўринган ҳар хил ранглар нур тўлқинлари таъсирида уч хил (тўр парданинг нур тушган жойидаги) колбачаларнинг қандай нисбатда кўзғалганлигига боғлиқ. Узун ва ўртатўлқинли колбача пигментларининг бўлмаслиги X-хромасомадаги генларнинг тегишли ўзгаришларига боғлиқ бўлиб, икки хил дихромазияни: протанопия ва дейтеранопияни келтириб чиқаради. Протанопия – қизил нурларни фарқ қилишни бузилишидир (илгари янглишиб, дальтонизм деб номланган). Молекуляр генетиканинг охириги ютуқлари туфайли Джон Дальтонда дейтеранопия (яшил рангни ажрата олмаслик) аниқланган. Шундай қилиб, кўрув пигментлари ёруғлик таъсирида парчаланаяди, қоронғиликда эса қайта синтезланади.

Таёқчаларда ташқи сегментнинг асосидан дискларнинг ҳосил бўлиши бутун умр мобайнида давом этади. Янги ҳосил бўлган бурмалар эскиларини

дистал йўналишда (ташқи сегмент учи томон) суради. Бунда дисклар ташқи сегментнинг пардасидан батамом ажралиб, тўлиқ дискларга айланади. Ишдан чиққан дистал дисклар эса пигмент эпителий хужайралари томонидан фагоцитоз қилинади. Колбачаларнинг дистал дисклари ҳам, худди таёқчалардаги каби, пигмент эпителий хужайралари томонидан фагоцитоз қилинади.

Горизонтал нерв хужайралари (*neuronum horisontalis*) бир ёки икки қатор бўлиб жойлашади. Улар фоторецептор нейронларнинг аксонлари билан синапслар ҳосил қилувчи жуда кўп дендритлар чиқаради. Горизонтал нейронларнинг аксонлари горизонтал йўналган бўлиб, анча узоқ масофага чўзилиб етиб боради ва ҳам таёқчасимон, ҳам колбачасимон нейронларнинг аксонлари билан синапслар ҳосил қилади. Горизонтал хужайралардан фоторецептор ва биполяр нейронларнинг синапсига қўзғалишни узатилиши импульсларни фоторецепторлардан узатилишини вақтинчалик тўсилишига (блокадасига) олиб келади (латерал тормозланиш эффекти), бу эса кўриш контрастини (аниқлигини) оширади. Биполяр нерв хужайралари (*neuronum bipolaris*) таёқчасимон ва колбачасимон фоторецептор нейронларни ганглионар хужайралар билан боғлайди. Тўр парданинг марказида бир нечта таёқчасимон нейронлар битта биполяр нейрон билан бирикади, колбачасимон нейронлар эса биполяр нейронлар билан 1:1 ёки 1:2 нисбатда бирикади. Бундай нисбат оқ-қорага қараганда рангли кўриш ўткирлигининг анча юқори бўлишини таъминлайди. Биполяр хужайралар радиал жойлашган бўлади. Тузилиши, синапс пуфакчалари тутиши ва фоторецепторлар билан алоқасига кўра биполяр хужайраларнинг бир неча тури фарқ қилинади. Таёқчасимон нейронлар билан боғланган биполяр нейронларни шартли равишда таёқчасимон биполярлар, колбачасимон нейронлар билан боғланганлари эса колбачасимон биполярлар деб аталади. Биполяр хужайралар фоторецептор нейронлардан олинаётган ва сўнгра ганглионар хужайраларга узатиладиган импульсларни тўпланишида

(концентрациясида) катта аҳамиятга эга. Биполяр хужайраларнинг таёқчасимон ва колбачасимон нейронлар билан алоқаси бир хил эмас. Ташқи тўрсимон қаватда бир нечта (15-20) таёқчасимон хужайралар битта биполяр хужайра билан боғланади (конвергирлашади). Биполяр хужайранинг аксони эса бир нечта хил амакрин хужайраларга бирикади (дивергацияланади). Улар ички тўрсимон қаватда ганглионар хужайрага бирикади (конвергирлашади). Дивергенция ва конвергенциянинг аҳамияти таёқча сигналининг пасайиши ёки кучайиши билан боғлиқ, бу эса кўрув системасининг ёруғликни биргина квантига сезгирлигини таъминлайди.

Колбачасимон биполярлардан ганглионар хужайраларга маълумот ўтадиган ички тўрсимон қаватда фақат кўзғатувчи каналларнинг синапслари жойлашади.

Амакрин хужайралар интернейронларга киради. Улар вертикал йўлнинг иккинчи синаптик даражасида фоторецептор – биполяр – ганглионар хужайра алоқаларини таъминлайди. Уларнинг ички тўрсимон қаватдаги синаптик активлиги (фаоллиги) ганглионар хужайраларга келаётган сигналларни интеграциясида, модуляциясида, сигналларни уланишида намоён бўлади. Одатда ушбу нейронларда аксонлар бўлмайди, лекин айрим амакрин нейронлар узун аксонга ўхшаш ўсимталар тутати.

Ганглионар хужайралар тўр парданинг энг йирик нейронларидир. Уларнинг аксонлари катта диаметрга эга бўлиб, электрик сигналларни ўтказиш қобилиятига эга. Уларнинг цитоплазмасида базофил модда яхши ифодаланган. Ганглионар хужайралар тўр парданинг ҳамма қаватларидан ҳам вертикал (фоторецепторлар → биполярлар → ганглионар хужайралар), ҳам латерал йўллар (фоторецепторлар → горизонтал хужайралар → биполярлар → амакрин хужайралар → ганглионар хужайралар) орқали сигналларни қабул қилади ва уларни бош мияга узатади. Ганглионар нейронларнинг таналари ганглионар қаватни (*stratum ganglionare*), уларнинг аксонлари эса (миллиондан ортиқ толалар) нерв толалари қаватини (*stratum*

neurofibrarum) ҳосил қилади. Нерв толалари миелин пардасига ўралади ва кўрув нервига ўтиб кетади. Ганглионар хужайралар тузилиши ва фаолиятига кўра фарқ қилинади. Ҳозирда уларнинг 18 тури ажратилади.

Тўр парда кўчиб кетганда унинг шикастланишларини клиник кузатишлар нур сезувчи фоторецептор хужайралар озик моддаларни хорикапилляр қаватдан олишини кўрсатди. Тўр парда қон томирларининг юза жойлашганлиги уларни офтальмоскоп ёрдамида осон ўрганишга имкон беради. Бундай текширишлар қандли диабет ва қон босимини ошиши (гипертония) каби қон томирларига таъсир қилувчи касалликларни диагностикасида ва баҳолашда катта аҳамиятга эга. Одам кўзининг тўр пардасида глиал хужайраларнинг уч хили: Мюллер устун-хужайралари, астроглия ва бундан 100 йил аввал Кахал томонидан аниқланган микроглия топилган. Тўр парданинг ҳамма қаватларига радиал йўналишда асосий глиал хужайралар жойлашади. Улар Мюллер томонидан биринчи марта топилган ва ингичка, узун бўлади. Уларнинг чўзинчоқ ядролари биполяр нейронлар ядролари сатҳида ётади. Мюллер хужайраларининг ташқи учидан чиқувчи жуда кўп узун микроворсинкалар синаптик комплекслардан пастга тушади. Улар фоторецепторларнинг ички сегменти билан ташқи ядроли қават ўртасидан ўтади ва ташқи чегараловчи мембранани, ички ўсимталари эса ички чегараловчи мембранани ҳосил қилади.

Пигментли эпителий хужайралари базал мембранада ётади. Базал мембрана томирли пардага қараган ва базал комплекс (Брух мембранаси) таркибига киради. Кўнғир меланин пигмент доначаларини тутувчи пигмент хужайраларининг умумий сони 4-6 млн атрофида. Сарик доғ марказида улар баландроқ бўлиб, четларида яссиланади ва кенгроқ бўлади. Пигмент хужайралари цитоплазмасида силлиқ эндоплазматик тўр жуда кўп. Унда фоторецепторларга транспорт қилинадиган А витаминини эстерификацияси амалга ошади деб ҳисобланади. Апикал цитоплазмада ва микроворсинкаларда жуда кўп микдорда меланин доначалари жойлашади.

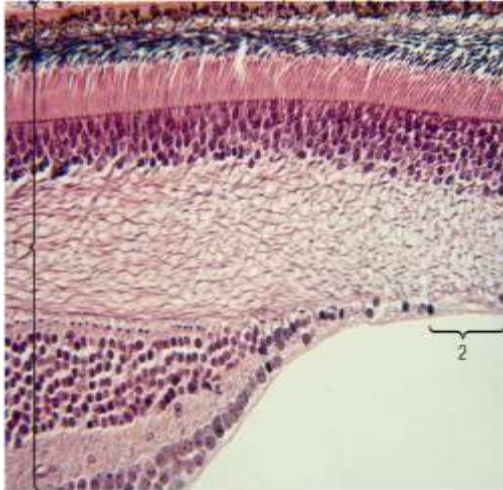
Бу ҳужайраларда меланин худди терида қайд қилинганга ўхшаш усул воситасида синтезланади. Пигмент ҳужайраларнинг ўсимталари фоторецептор нейронларининг таёқча ва колбачаларини ўраб жойлашади, Пигмент ҳужайраларнинг 3-7 тадан тортиб то 30-40 тагача ўсимталари бўлиши мумкин. Пигмент ёки меланин доначалари меланосомаларда сақланади, улар ҳужайранинг танасида ҳам, ўсимталарида ҳам аниқланиши мумкин. Шу билан бирга, кундузи (ёруғликда) пигмент доначалари ўсимталарига йўналиб, фоторецепторларнинг ўсимталарини бир-биридан ажратади, қоронғида эса (кечаси) цитоплазмада (ҳужайра танасида) тўпланади. Битта пигмент ҳужайраси ўсимталари ёрдамида фоторецепторларнинг 30-45 та ташқи сегменти билан контактда бўлади. Битта таёқчасимон ҳужайранинг ташқи сегменти атрофида эса пигмент ҳужайранинг 3-7 та ўсимтаси жойлашиб, улар меланосомалар, фагосомалар ва умумий органеллалар тутади. Шу билан бир вақтда, колбачанинг ташқи сегменти атрофида пигмент ҳужайраларнинг 30-40 та ўсимтаси жойлашади, лекин улар узунроқ ва меланосомалардан ташқари бошқа органеллалар тутмайди. Лекин кўрсатилган ўсимталарнинг бирортаси ҳам фоторецепторлар билан анатомик жиҳатдан бирикмайди, шу сабабли ушбу қисмлар бир-биридан ажралиб кетиши мумкин, масалан, тўр парданинг кўчиши рўй берганда. Ҳозирда кенг тарқалган ва жиддий бу касалликни лазер хирургияси ёрдамида самарали даволаш мумкин.

Пигмент ҳужайралари қатор муҳим вазифаларни бажаради. Ортиқча нурларни (тўр пардага тушаётган нурларнинг 85-90 % и шундай нурлардир) ютади ва уларни кўзнинг орқа деворида акс этишини ҳамда таёқча ва колбачалар дискларининг шикастланишини олдини олади. Фоторецептор нейронларни нур сезувчи родопсин ва йодопсинни ҳосил бўлишида қатнашадиган ретинол (А витамини) билан таъминлайди. Фоторецептор ҳужайраларнинг ишдан чиққан қисмларини фагоцитоз қилади. Пигмент ҳужайраларининг апикал қисмида турли шаклдаги жуда кўп зич пуфакчалар

бўлади. Улар фоторецептор нейронларнинг фагоцитоз қилинган ва ҳазм бўлишнинг турли даражасидаги ташқи сегменти охирларидир. Фагосомалар фоторецепторларнинг ташқи сегментларини фагоцитози жараёнида ҳосил бўлади. Бундан ташқари пигментли эпителий таёқча ва колбачаларнинг озикланишида иштирок этади ва ҳимоя вазифасини бажаради. Пигмент хужайраларини марказий нерв системаси макрофаглариининг ихтисослашган тури деб ҳисоблайдилар.

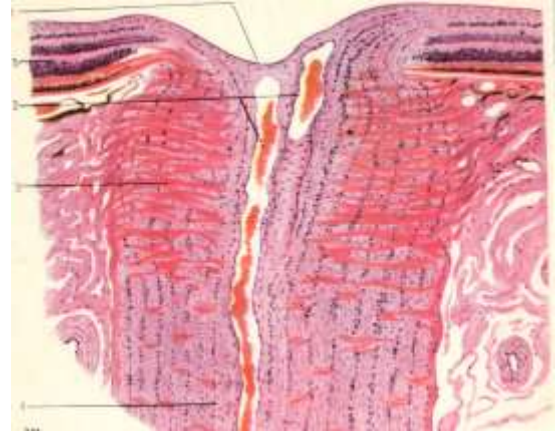
Ёруғлик кўзга мугуз парда, кўзнинг олдинги камераси суюқлиги, гавҳар, орқа камера суюқлиги, шишасимон тана орқали киради. Тўр парданинг ҳамма қаватлари орқали ўтиб фоторецептор хужайраларнинг ўсимталари бўлган таёқча ва колбачаларга тушади. Таёқча ва колбачаларнинг ташқи сегментида физиологик кўзғалиш жараёнлари, фототрансдукция бошланади. Шундай қилиб, тўр парда инвертирланган тузилмалар турига киради. Унда таёқчасимон ва колбачасимон фоторецептор хужайралар ёруғликка қарши жойлашади ва тўр парданинг пигмент эпителийга қараган энг чуқур қаватларини ҳосил қилади. Кўз оптик ўқининг орқа учида, тўр парданинг ички юзасида диаметри 2 мм атрофида бўлган думалоқ ёки овал шаклидаги “сарик доғ” (*macula lutea*) мавжуд.

Унинг ўртаси бир оз ботик бўлиб, марказий чуқурча (*fovea centralis*) деб аталади (расм 11.11). Марказий чуқурча тўр парданинг энг яхши кўрадиган жойи ҳисобланади. У унчалик чуқур бўлмаган ботиклик бўлиб, унинг ўртасида тўр парда юпқалашган бўлади. Бунга сабаб, биполяр ва ганглионар хужайралар четга сурилиб чуқурчанинг четларида, марказий қисмида фақат колбачасимон хужайралар жойлашади. Марказий чуқурчадаги колбачасимон хужайралар узун ва ингичка бўлиб, таёқчасимон



Расм 11.11. Сарик доғ. Тўр парданинг энг яхши кўриш жойи.

1 – тўр парда; 2 – марказий чуқурча (“сарик доғ”)



Расм 11.12. Кўр доғ.Кўрув нервининг чиқиш жойи.

1-кўрув нервининг диски; 2-марказий артерия ва вена; 3-ғалвирсимон пластинка;4-кўрув нерви; 5-тўр парда.

хужайраларга ўхшаб кетади. Ушбу мослашиш туфайли колбачасимон хужайралар анча зич жойлашади ва, шунга кўра, кўриш ўткирлиги ошади. Ушбу соҳада қон томирлари нур сезувчи хужайралар устидан ўтмайди. Ёруғлик тўғридан-тўғри марказий чуқурчадаги колбачаларга тушади, бу эса тўр парданинг ушбу қисмида кўриш ўткирлигининг ҳаддан ташқари юқори бўлишини таъминлайди.

«Кўр» доғ - кўриш нервининг чиқиш жойидир. Бу ерда қалин нерв толалари қатламидан бошқа тўр парданинг барча қаватлари йўқолади (расм 11.12). Бу толалар тўр парданинг толали қаватидан қайрилиб, кўриш нервига ўтади ва марказий чуқурчани ўровчи болишсимон айланма баландлик ҳосил қилади. Тўр пардани озиклантирувчи томирлар кўриш нерви билан келиб

«кўр» доғ чуқурчасидан чиқади. Болишсимон баландлик кўриш нервнинг сўрғичи деб аталади. Фоторецептор хужайраларнинг бўлмаслиги туфайли тўр парданинг бу қисми ёруғликни сезиш қобилиятига эга эмас, шу сабабли бу жой «кўр» доғ номини олган.

Тўр парданинг регенерацияси. Таёқчасимон ва колбачасимон нейронларнинг физиологик регенерацияси жараёни бутун умр давомида рўй беради. Бир кунда таёқчасимон хужайрада кундузи ёки колбачасимон хужайрада кечаси ўрта ҳисобда 80 га яқин диск емирилиб, ўрнига шунчаси ҳосил бўлади. Ҳар бир таёқчасимон хужайранинг янгиланиш жараёни 9-12 кун давом этади.

Битта пигмент хужайрасида кунига 2-4 мингга яқин диск фагоцитоз қилинади, унинг цитоплазмасида ҳар бири 30-40 диск тутган 60-120 та фагосома ҳосил бўлади. Шундай қилиб, пигмент хужайралари ҳаддан ташқари юқори фагоцитар активликка эга бўлиб, у кўзнинг фаолияти зўриққанда 10-20 марта ва ундан ҳам ошиб кетади.

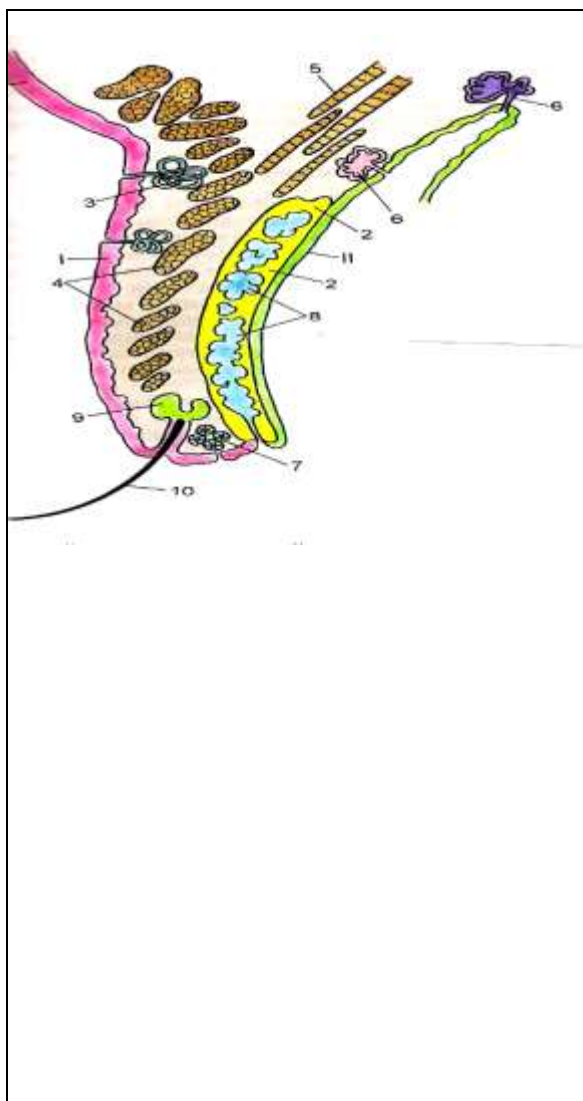
Кўзнинг қон билан таъминланиши. Кўз артериясининг тармоқлари алоҳида 2 та томирлар гуруҳига бўлинади. Битта гуруҳи тўр парданинг ретинал томирлар системасини ҳосил қилиб, тўр пардани ва кўрув нервнинг бир қисмини қон билан таъминлайди. Иккинчи гуруҳ қон томирларнинг цилиар системасини ҳосил қилади ҳамда томирли пардани, цилиар танани, ёй пардани ва склерани қон билан таъминлайди. Лимфа капиллярлари склеранинг конъюнктивасида жойлашади, кўзнинг бошқа қисмларида лимфа томирлари топилмаган.

Кўзнинг ёрдамчи аппарати

Кўзнинг ёрдамчи аппаратида кўз олмасини ҳаракатлантирувчи мушаклар, қовоқлар ва кўз ёши аппарати киради (расм 11.13).

Кўз олмасини ҳаракатлантирувчи мушаклар кўндаланг-тарғил мушак толаларидан ташкил топган (Одам анатомияси дарслигига қаралсин).

Қовоқлар (palpebrae). Уларда олдинги тери юзаси ва орқа конъюнктива фарқ қилинади. Конъюнктива кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган бўлиб, кўз конъюнктивасига давом этади. Қовоқнинг ичида, унинг орқа юзасига яқин жойда тарзал пластинка жойлашади. У қовоқнинг таянч қисми бўлиб, зич толали биритирувчи тўқимадан тузилган. Қовоқнинг ичида, унинг ташқи юзасига яқин жойда ҳалқасимон (айлана) мушак (m.orbicularis oculi) мавжуд. Мушак



Расм 11.13.Кўзнинг ёрдамчи аппарати:

- I – олдинги (тери юзаси);
- II – ички юзаси (конъюнктива);
- 1 – кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителий ва бириктирувчи тўқима (дерма);
- 2 – рудимент тоғай пластинка;
- 3 – найсимон мерокрин тер безлари,
- 4 – қовоқнинг ҳалқасимон мушаги,
- 5 – қовоқни кўтарувчи мушак,
- 6 – кўз ёш безлари,
- 7 – апокрин тер безлари,
- 8 – ёғли секрет ишлаб чиқарувчи безлар,
- 9 – оддий тармоқланган альвеоляр голокрин (киприк) безлар,
- 10 – киприк

тутамлари орасида сийрак толали бириктирувчи тўқима қатламлари жойлашган. Ушбу қатламларда қовоқни кўтарувчи мушакнинг пай толаларини бир қисми тугайди. Ушбу мушак пай толаларининг бошқа қисми

тўғридан-тўғри тарзал (бириктирувчи тўқимали) пластинканинг проксимал қирғоғига бирикади. Қовоқнинг ташқи юзаси нозик тери билан қопланган бўлиб, у юпқа кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителий ва сийрак бириктирувчи тўқимадан ташкил топган. Унда қисқа туксимон сочларнинг ва киприкларнинг (қовоқнинг эркин қирғоқларида) эпителиал қинлари жойлашади.

Қовоқ терисининг бириктирувчи тўқимасида майда найсимон мерокрин безлар жойлашган. Соч фолликуллари яқинида апокрин тер безлари учрайди. Киприклар илдизининг воронкасига майда оддий тармоқланган ёғ безлари очилади. Қовоқнинг конъюнктива билан қопланган ички юзаси бўйлаб 20-30 ва ундан ортиқ ўзига хос оддий тармоқланган найсимон-альвеоляр голокрин (мейбомий) безлар жойлашган. Улар пастки қовоқларга қараганда юқори қовоқда кўпроқ бўлиб, ёғ секретини ишлайди. Уларнинг устида ва гумбаз (fornix) соҳасида майда кўз ёши безлари ётади. Қовоқнинг марказий қисми бутун узунлиги бўйлаб зич толали бириктирувчи тўқимадан ва вертикал йўналган кўндаланг-тарғил мушак тутамларидан (*m. levator palpebrae superioris*) тузилган. Кўз ёриғи атрофида эса кўзнинг ҳалқасимон ёки айлана мушағи (*m. orbicularis oculi*) жойлашган. Ушбу мушакларнинг қисқариши қовоқларнинг ёпилишига олиб келади ҳамда кўз олмасининг олдинги юзасини кўз ёши суюқлиги ва безларнинг ёғ секретини билан мойланишини таъминлайди. Қовоқларнинг қон томирлари иккита – тери ва конъюнктива томирлар тўртини ҳосил қилади. Лимфа томирлари учинчи қўшимча, тарзал чигалини ташкил қилади.

Конъюнктива кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган юпқа бириктирувчи тўқимали пластинкадан иборат. У қовоқларнинг орқа юзасини ва кўз олмасининг олдинги қисмини қоплаб туради. Мугуз парда соҳасида конъюнктива у билан қўшилиб кетади. Қовоқлар соҳасида конъюнктива эпителийси остида яхши ифодаланган капиллярлар тўри мавжуд. Улар конъюнктива юзасига суртилган доривор

моддалар (томчилар, малҳамлар) ни сўрилишига ёрдам беради.

Кўз ёши аппарати. У кўз ёши беши ва кўз ёшини олиб кетувчи йўллاردан – ёш гўштчаси (этчаси), кўз ёши йўли, кўз ёши қопчаси ва кўз ёши-бурун (кўз-бурун ёш) каналдан ташкил топган.

Кўз ёши беши кўз косасининг кўз ёши чуқурчасида жойлашган ва у бир неча гуруҳ мураккаб альвеоляр-найсимон безлардан ташкил топган. 6-12 та чиқарув йўллари беши юқори конъюнктивга гумбази билан боғлайди. Гумбазлар – қовоқлар ва кўз олмаси ўртасидаги конъюнктивга билан қопланган чуқурчадир. Ёш безининг охириги бўлимлари сероз типдаги устунчасимон хужайралардан тузилган бўлиб, қулоқ олди сўлак беши ацинусларининг хужайраларига ўхшаб кетади. Ушбу хужайралар оч бўялган секрет доначалари тутди ва атрофдаги бириктирувчи тўқимадан базал пластинка билан ажралиб туради. Кўз ёши безларининг секретисида 1,5 % атрофида натрий хлориди (NaCl), оз миқдорда (0,5 %) альбумин ва шиллик бор. Кўз ёши кўзнинг мугуз пардасини намлаб туради ва тозалайди. У мунтазам юқори конъюнктивга гумбазига ажралади, у ердан қовоқлар ҳаракати туфайли мугуз пардага, кўз ёриғининг медиал бурчагига ўтади, бу ерда кўз ёши кўлчаси ҳосил бўлади. Шу ерда юқори ва пастки кўз ёши йўллари тешиклари кўз ёши қопчасига очилади. Кўз ёши қопчаси кўз ёши-бурун каналига давом этади ва у пастки бурун йўлига қуйилади. Кўз ёши қопчасининг ва кўз ёши-бурун каналининг девори икки ва кўп қаторли эпителий билан қопланган.

Кўз ёши безининг секретор бўлимларини ташқи томондан яхши тараққий этган миоэпителиал хужайралар ўраб туради. Безнинг секретиси (кўз ёши) мугуз парда, кўз олмаси конъюнктиваси ва қовоқлар бўйлаб ёйилиб оқади, уларни юзаларини хўллаб туради. Сўнгра кўз ёши нуқталари орқали кўз ёши йўллари оқиб келади. Кўз ёши нуқталари юқори ва пастки қовоқларнинг медиал юзаси қирғоқларидаги диаметри 0,5 мм атрофида бўлган думалоқ нуқтасимон тешиклардир. Кўз ёши йўллариининг диаметри 1

мм, узунлиги эса 8 мм атрофида бўлиб, бевосита кўз ёши қопага ўтишдан олдин улар бирлашади ва умумий найни ҳосил қилади. Улар қалин кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган. Нормада баъзан учрайдиган умумий найнинг дивертикуллари тез-тез инфекциялар юқишига мойил бўлади. Кўз ёши суюқлиги бактериоцид фермент – лизоцимга бой бўлади, у айрим бактериялар деворини гидролизга учратиб, уларнинг емирилишига олиб келади.

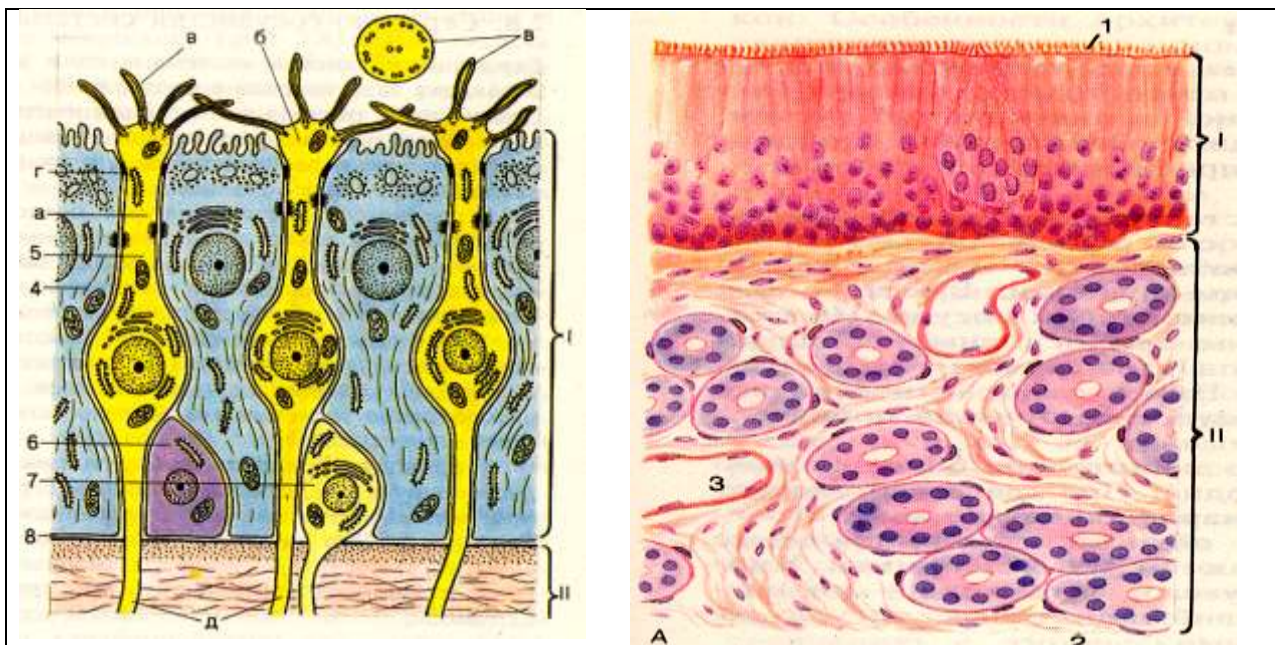
Ёш ўтган сари кўзнинг барча аппаратларини фаолияти сусайиб боради. Организмдаги умумий модда алмашинувининг ўзгариши туфайли, кўпинча мугуз пардада ва гавҳарда хужайралараро модда зичлашади ва хиралашади. Улар амалда орқага қайтмас жараёнлардир. Кекса одамларда мугуз парда ва склерада липидлар тўпланади, бу уларни хираланишига олиб келади. Кўз гавҳарининг эластиклиги йўқолади ва унинг мослашиш (аккомодация) имкониятлари пасаяди. Кўзнинг қон томирларида рўй берган склеротик жараёнлар тўқималарни, айниқса тўр парданинг, трофикасини (озикланишини) бузади, бу ўз навбатида, рецептор аппаратнинг структураси ва функциясини ўзгаришига олиб келади.

ҲИДЛОВ АЪЗОСИ

Ҳидлов аъзоси иккита: асосий ва вомероназал системалардан иборат. Ҳар иккисида ҳам периферик, оралик ва марказий қисмлар фарқ қилинади. Периферик қисми ҳидлов аъзоси ҳисобланади. Оралик қисми ўтказувчи йўллар (нейросенсор ҳидлов хужайралари ва ҳидлов пиёзчаси нерв хужайраларининг аксонлари) дан ташкил топган. Марказий қисми катта ярим шарлар пўслоғининг гиппокампида жойлашган асосий ҳидлов системаси марказидан иборат.

Одамда ҳидлов соҳаси бурун бўшлиғининг юқори ва қисман ўрта чиғаноғини ҳамда бурун тўсиғининг юқори қисмини қоплаган. Ташқаридан

хидлов соҳаси шиллик парданинг респиратор қисмидан сарғишроқ ранги билан ажралиб туради (расм 11.14).



Расм 11.14. Ҳид билиш аъзоси. А- хид билиш эпителийсининг схемаси; Б- шиллик парда;

1 – киприкчалар, 2 – хид билувчи безларнинг охириги бўлими, 3 – қон томири, 4 – таянч эпителиоцит, 5 – хид билувчи нейросенсор ҳужайра, 6 – базал эпителиоцит, 7 – кам дифференциаллашган нейрон, 8 – базал мембрана, а – дендрит, б – тўғноғич, в – киприкча, г – микроворсинкалар, д – аксон.

Қўшимча ёки вомероназал хидлов системасининг периферик қисми бўлиб вомероназал ёки Якобсон аъзоси (*organum vomeronasale Jacobsoni*) ҳисобланади. У жуфт эпителиал найча кўринишига эга, унинг бир томони берк ва иккинчи томони эса бурун бўшлиғига очилади. Одамда вомероназал аъзо бурун тўсиғининг олдини 1/3 қисмининг асосидаги бириктирувчи тўқимада, тўсиқ тоғайи билан сошникнинг чегарасида икки томонда жойлашган. Якобсон аъзосидан ташқари вомероназал система вомероназал нерв, терминал нерв ва олдинги миядаги хусусий вакили – қўшимча хидлов

пиёзчасини ўз ичига олади. Вомероназал системанинг фаолияти жинсий аъзолар фаолияти (жинсий циклни бошқариш ва жинсий ҳисни қўзғатиш) ва эмоционал муҳит билан боғланган.

Тараққиёти. Асосий ҳидлов аъзоси эктодерма ҳосиласи бўлиб, бош эктодермасининг олдинги йўғонлашган қисми – нейрал плакодалардан тараққий этади. Плакодалардан жуфт ҳидлов чуқурчалари шаклланади. Ҳидлов чуқурчаси деворининг элементларидан одам ҳомиласи тараққиётининг 4-ойида таянч эпителиоцитлар ва нейросенсор ҳидлов хужайралари ҳосил бўлади. Ҳидлов хужайраларининг аксонлари бирлашиб, 20-40 та нерв тутамлари (ҳидлов йўллари - *fila olfactoria*) ни ҳосил қилади. Улар бўлажак панжарасимон суякнинг тоғай куртагидаги тешик орқали бош миянинг ҳидлов пиёзчалари томон йўналади. Бу ерда аксон терминаллари билан ҳидлов пиёзчаларининг митрал нейронларини дендритлари орасида синаптик контактлар ҳосил бўлади. Эмбрионал ҳидлов тасмасининг баъзи қисмлари остидаги бириктирувчи тўқимага ботиб киради ва ҳидлов безларини ҳосил қилади.

Якобсон вомероназал аъзоси эмбрионал тараққиётнинг 6-ҳафтасида бурун тўсиғининг пастки қисми эпителийсининг жуфт куртаги сифатида ҳосил бўлади. Тараққиётнинг 7-ҳафтасида вомероназал аъзо бўшлиғининг шаклланиши ниҳоясига етади. Вомероназал нерв эса уни қўшимча ҳидлов пиёзчаси билан боғлайди. 21 ҳафтали ҳомиланинг вомероназал аъзосида киприкча ва микроворсинкали таянч хужайралар ҳамда микроворсинкали рецептор хужайралар бўлади. Вомероназал аъзонинг структур хусусиятлари перинатал даврдаёқ унинг функционал фаоллигидан дарак беради.

Ҳидлов анализаторининг периферик қисми бўлган асосий ҳидлов аъзоси баландлиги 60-90 мкм бўлган кўп қаторли эпителий пластидан тузилган. Эпителийда нейросенсор, таянч ва базал хужайралар фарқ қилинади (расм 11.14). Остидаги бириктирувчи тўқимадан улар яхши ифодаланган базал мембрана билан ажралиб туради. Эпителий қопламанинг

бурун бўшлиғига қараган юзаси шиллик қатлами билан қопланган.

Рецептор ёки нейросенсор ҳидлов хужайралари (cellulae neurosensoriae olfactoriae) таянч хужайралари орасида жойлашади. Улар қисқа периферик ўсимта – дендрит ва узун марказий ўсимта – аксон тутеди. Хужайраларнинг ядро тутувчи қисми одатда ҳидлов тасмасининг марказида жойлашган.

Ҳидлов аъзоси итларда яхши ривожланган бўлиб, унда 225 млн. атрофида ҳидлов хужайралари бўлади. Одамда уларнинг сони анча кам бўлсада, 6 млн га етади (1 мм² да 30 минг). Ҳидлов хужайраларининг периферик қисми – дендритнинг дистал қисми юқорига йўналади. Улар эпителийнинг юзасига етади ва охирида ўзига хос кенгайма – ҳидлов тўғноғичлари ҳосил қилади. Асосий ҳидлов аъзосида ушбу тўғноғичлар 10-12 тадан ҳаракатчан ҳидлов “киприкчалари” тутеди. Қўшимча вомероназал аъзода эса хужайраларнинг ҳидлов тўғноғичлари ўзининг думалок чўққисида ҳаракатсиз киприкчалар тутеди. Айнан шу киприкчалар уларни ювиб турувчи суюқликда эриган ҳидли молекулаларни қабул қилади (сезади). Ҳидлов хужайраларининг периферик ўсимталарини цитоплазмасида митохондриялар ва ўсимталарнинг узунлиги бўйлаб жойлашган, диаметри 20 нм атрофида бўлган микронайчалар мавжуд. Ушбу хужайраларнинг ядроси яқинида яхши ривожланган донадор эндоплазматик тўр аниқланади. Тўғноғичларнинг киприкчалари бўйлама йўналган 9 жуфт периферик ва базал таначалардан чиқадиган 2 та марказий фибриллалар тутеди. Ҳидлов киприкчалари ҳаракатчан бўлиб, ҳидли моддалар молекулалари учун ўзига хос антенналар ҳисобланади. Ҳидлов хужайраларининг периферик ўсимталари (дендритлари) ҳидли моддалар таъсирида қисқариши мумкин. Ҳидлов хужайраларининг ядролари оқиш бўлиб, битта ёки иккита йирик ядроча тутеди. Хужайранинг базал қисми бироз эгилган ингичка аксонга давом этади. Аксон таянч хужайралар орасидан ўтади. Бириктирувчи тўқимали қаватда ҳидлов хужайраларининг марказий ўсимталари ҳидлов нервининг миелинсиз тутамларини ҳосил

қилади. Улар 20-40 та ҳидлов иплари (*fila olfactoria*) га бирлашади ва панжарасимон суякнинг тешиги орқали ўтиб, ҳидлов пиёзчалари томон йўналади.

Таянч ёки тутиб турувчи эпителиоцитлар (*epitheliocytus sustentans*) кўп қаторли эпителиал қатламини ҳосил қилади, унда ҳидлов ҳужайралари жойлашади. Таянч ҳужайралар ҳидлов нейронларини бир-биридан ажратиб туради. Таянч ҳужайраларнинг ингичка оёқчалари базал мембранада ётади. Апикал қисмлари эса эпителийнинг юқори юзасигача етади ва бу ерда узунлиги 4 мкм бўлган жуда кўп микроворсинкалар ҳосил қилади. Таянч эпителий ҳужайраларида апокрин секреция белгилари кўринади ва улар юқори метаболитик фаолликка эга. Уларнинг цитоплазмасида донадор эндоплазматик тўр мавжуд. Митохондриялар кўпроқ апикал қисмда тўпланади, шу жойда кўп сонли гранулалар ва вакуоллар ҳам бўлади. Голжи аппарати ядронинг устида жойлашади. Таянч ҳужайраларнинг цитоплазмасида қўнғир-сарғиш пигмент доначалари учрайди.

Базал эпителиоцитлар (*epitheliocytus basales*) базал мембранада жойлашади ва ҳидлов ҳужайраларининг марказий ўсимталари тутамларини ўраб турувчи цитоплазматик ўсимталарга эга. Уларнинг цитоплазмаси рибосомалар билан тўла, лекин тонофибриллалар тутмайди. Базал эпителиоцитлар рецептор ҳидлов ҳужайраларининг регенерация (янгилаиш) манъбаи деб ҳисобланади.

Вомероназал ҳидлов аъзосининг эпителийси рецептор ва респиратор қисмлардан ташкил топган. Рецептор қисми ўзининг тузилишига кўра асосий ҳидлов аъзосининг ҳидлов эпителийси билан ўхшаш. Уларнинг асосий фарқи шундаки, вомероназал аъзони рецептор ҳужайраларининг ҳидлов тўғноғичлари ўзининг юзасида актив ҳаракат қиладиган киприкчалар эмас, балки ҳаракатсиз микроворсинкалар тутади. Асосий ҳидлов сенсор системасининг оралиқ ёки ўтказувчи қисми миелинсиз ҳидлов нерв толаларидан бошланади. Улар 20-40 та ипсимон ҳидлов

стволлари (*fila olfactoria*) га бирлашади ва панжарасимон суякнинг тешиги орқали ҳидлов пиёзчалари томон йўналади. Ҳар бир ҳидлов ипчаси рецептор ҳужайралар аксонларининг леммоцит цитоплазмасига ботиб кирган 20 тадан 100 тагача ва ундан кўп ўқ цилиндрларини тутувчи миелинсиз нерв толаласидан иборат. Ҳидлов пиёзчаларида ҳидлов анализаторининг иккинчи нейронлари жойлашган. Улар митрал нейронлар деб аталувчи йирик нерв ҳужайраларидир. Улар ўша томон, қисман қарама-қарши томондаги нейросенсор ҳужайраларнинг бир неча минг аксонлари билан синапслар ҳосил қилади. Ҳидлов пиёзчалари бош мия ярим шарлари пўстлоғи каби тузилишга эга. Улар концентрик равишда жойлашган 6 қаватдан тузилган: 1) ҳидлов толалари қавати; 2) коптокчали қават; 3) ташқи тўрсимон қават; 4) митрал ҳужайралар таналари қавати; 5) ички тўрсимон қават; 6) донадор қават. Нейросенсор ҳужайралар аксонларининг митрал ҳужайраларнинг дендритлари билан боғланиши коптокчали қаватда ҳосил бўлади, шу ерда рецептор ҳужайраларнинг қўзғалишлари жамланади. Бу ерда рецептор ҳужайраларнинг бир-бири билан ва майда ассоциатив ҳужайралар билан ўзаро алоқаси ҳам амалга ошади. Ҳидлов коптокчаларида юқорида жойлашган эфферент марказлар (олдинги ҳидлов ядроси, ҳидлов тепачаси, бодомчасимон комплекс ядроси, препириформ пўстлоқ) дан келаётган марказдан қочувчи эфферент таъсирлар ҳам рўёбга чиқади. Ташқи тўрсимон қават тутамли ҳужайраларнинг танаси ва жуда кўп синапслардан ташкил топган. Синапслар митрал ҳужайраларнинг қўшимча дендритлари билан, коптокчалараро ҳужайраларнинг аксонлари билан ҳосил бўлган синапслардан ва митрал ҳужайраларнинг дендро-дендритик синапсларидан иборат. 4-қаватда митрал ҳужайраларнинг таналари ётади. Уларнинг аксонлари ҳидлов пиёзчаларининг 4-5-қаватларидан ўтади, улардан чиқиш жойида эса тутамли ҳужайраларнинг аксонлари билан ҳидлов контактларини ҳосил қилади. 6-қават соҳасида митрал ҳужайралар аксонларидан орқага қайтувчи коллатераллар кетади ва турли қаватларга

тарқалади. Донадор қават донача-хужайраларнинг тўпламларидан ҳосил бўлган, фаолиятига кўра улар тормозловчи нейронлардир. Уларнинг дендритлари митрал хужайралар аксонларининг орқага қайтувчи коллатераллари билан синапслар ҳосил қилади.

Вомероназал ҳидлов системасининг оралик ёки ўтказувчи қисми вомероназал нервнинг миелинсиз нерв толаларидан иборат. Улар асосий ҳидлов толалари каби нерв стволчаларига бирикади ва панжарасимон суякнинг тешикларидан ўтиб, асосий ҳидлов пиёзчасининг дорсомедиал қисмида жойлашган ва унга ўхшаш тузилишга эга бўлган қўшимча ҳидлов пиёзчаси билан қўшилади.

Ҳидлов сенсор системасининг марказий қисми қадимги пўстлоқ – гиппокампада ва янги пўстлоқ – гиппокамп бурмасида жойлашган. Бу ерга митрал хужайраларнинг аксонлари (ҳидлов йўли ёки тракти) йўналади. Мана шу ерда ҳидлов сигналларининг якуний анализи (тахлили) амалга ошади.

Сенсор ҳидлов системаси ретикуляр формация орқали вегетатив марказлар билан ҳам боғланган, ҳидлов рецепторларидан овқат ҳазм қилиш ва нафас олиш системаларига бўладиган рефлекслар шу билан изоҳланади.

Ҳайвонларда вомероназал системанинг иккинчи нейронини аксонлари қўшимча ҳидлов пиёзчасидан медиал преоптик ядрога ва гипоталамусга ҳамда преамилляр ядронинг вентрал соҳасига ва ўрта амигдаляр ядрога йўналади. Одамда вомероназал нервнинг алоқалари яхши ўрганилмаган.

Ҳидлов соҳасининг остидаги биритирувчи тўқимада найсимон-альвеоляр ҳидлов безларининг секретор охирлари жойлашади. Улар таркибида мукоид бўладиган секрет ишлаб чиқаради. Безларнинг секретор охирлари икки хил хужайралардан ташкил топган. Ташқарида яссилашган миоэпителий хужайралари, ичкарида мерокрин типиде секретция қиладиган секретор хужайралар жойлашган. Уларнинг тиниқ, сувсимон секретини таянч хужайралар секретини билан бирга ҳидлов тасмасининг юзасини намлаб туради. Бу эса ҳидлов хужайраларининг фаолияти учун зарур шароит

ҳисобланади. Ҳидлов киприкчаларини ювиб турувчи ушбу секретда ҳидли моддалар эрийди. Фақат эриган моддаларгина хидлов ҳужайралари киприкчаларининг мембранасида жойлашган рецептор оқсиллар томонидан қабул қилинади.

Қон билан таъминланиши. Бурун бўшлиғининг шиллиқ пардаси қон ва лимфа томирларига бой. Микроцирулятор типдаги томирлар каверноз таналарни эслатади. Синусоид типдаги қон капиллярлари чигаллар ҳосил қилади, улар қонни деполаш (тўплаш) ҳусусиятига эга. Кескин ҳарорат таъсиротлари ва ҳидли моддалар таъсирида бурун бўшлиғининг шиллиқ пардаси ниҳоят даражада шишиши ва қалин шиллиқ қатлами билан қопланиши мумкин, бу эса ҳид сезишни қийинлаштиради.

Ёшга боғлиқ ўзгаришлари. Кўпинча улар бутун умр давомида ўтказилган яллиғланиш жараёнлари (ринитлар) билан боғлиқ. Улар рецептор ҳужайраларининг атрофиясига ва респиратор эпителийнинг ўсиб кетишига олиб келади.

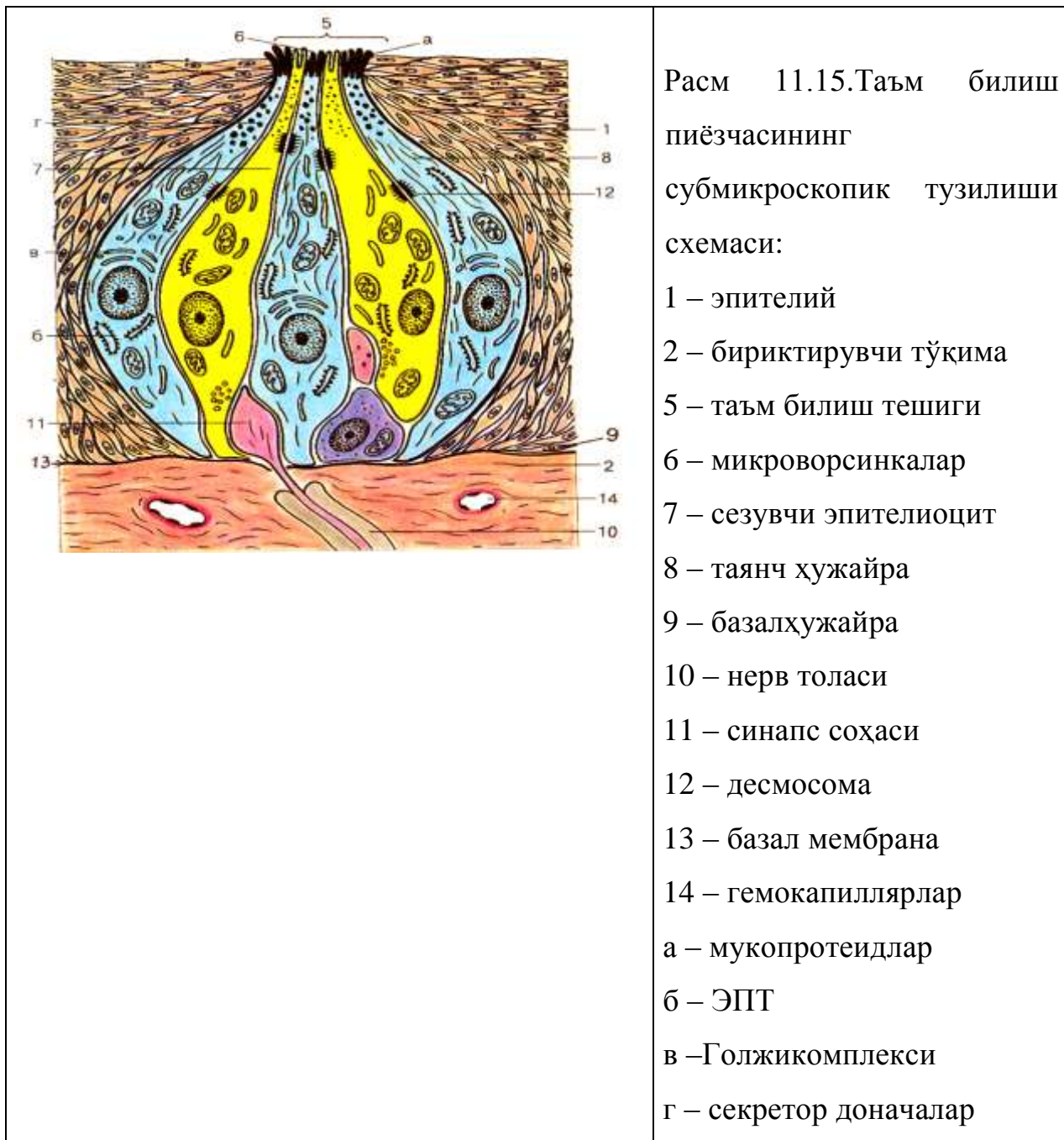
Регенерацияси. Сут эмизувчиларда постнатал онтогенезда рецептор хидлов ҳужайраларининг янгилиниши 30 кунда амалга ошади. Ҳаёт циклининг охирида нейронлар деструкцияга учрайди. Базал қаватнинг кам дифференциаллашган нейронлари митотик бўлиниш ҳусусиятига эга, уларда ўсимталар бўлмайди. Уларнинг дифференцировкаси жараёнида ҳужайраларининг ҳажми катталашади, эпителий юзаси томон ўсувчи ихтисослашган дендрит ва базал мембрана томон ўсувчи аксон пайдо бўлади. Ҳужайралар аста-секин юқорига силжийди ва ўлган нейронлар ўрнини эгаллайди. Дендритда махсус тузилмалар (микроворсинкалар ва киприкчалар) шаклланади.

ТАЪМ БИЛИШ АЪЗОСИ

Таъм билиш аъзоси тилнинг кўпчилик баргсимон, замбуруғсимон ва

тарновсимон сўрғичлари ён деворларининг эпителийсида жойлашган таъм билиш пиёзчалари йиғиндисидан иборат.

Таъм билиш аъзоси (*organum gustus*) — таъм билиш анализаторининг



Расм 11.15.Таъм билиш пиёзчасининг субмикроскопик тузилиши схемаси:

- 1 – эпителий
- 2 – бириктирувчи тўқима
- 5 – таъм билиш тешиги
- 6 – микроворсинкалар
- 7 – сезувчи эпителиоцит
- 8 – таянч хужайра
- 9 – базалхужайра
- 10 – нерв толаси
- 11 – синапс соҳаси
- 12 – десмосома
- 13 – базал мембрана
- 14 – гемокапиллярлар
- а – мукопротеидлар
- б – ЭПТ
- в –Голжикомплекси
- г – секретор доначалар

периферик қисми таъм билиш пиёзча (*caliculi gustatoriae*)ларидаги сезувчи эпителиал хужайралардан иборат. Улар таъм таъсирларини (овқат ва овқат бўлмаган) қабул қилади, кучайтиради ва рецептор потенциалларни

афферент нерв охирларига узатади, уларда нерв импульслари ҳосил бўлади.

Сигналлар пўстлоқ ости ва пўстлоқ марказларига етказилади. Сенсор система иштирокида баъзи вегетатив реакциялар (сўлак безларидан секрет, меда шираси ва бошқаларнинг ажралиши), овқатни қидиришга доир ҳаракат реакциялари ва шу кабилар таъминланади. Таъм билиш пиёзчалари одам тилининг баргсимон, замбуруғсимон ва тарновсимон сўрғичлари ён деворларининг кўп қаватли эпителийсида жойлашади (расм 11.15). Таъм билиш пиёзчалари айниқса тарновсимон сўрғичларда кўп бўлиб, уларнинг сони ҳар бир сўрғичда 40-250 тага етади. Болаларда, баъзан катта одамларда ҳам, таъм билиш пиёзчалари лабларда, ютқиннинг орқа деворида, танглай ёйчаларида, тилчанинг ташқи ва ички юзаларида жойлашиши мумкин. Одамда таъм билиш пиёзчаларининг умумий сони 2000 тага етади.

Тараққиёти. Таъм билиш пиёзчалари тил сўрғичларининг эмбрионал кўп қаватли эпителийсидан тараққий этади. У тил, тил-ютқин ва адашган нервларнинг нерв охирларини индуцирловчи таъсирида дифференцировкага учрайди. Шундай қилиб, таъм билиш пиёзчаларининг иннервацияси уларнинг куртакларини пайдо бўлиши билан бир вақтда юзага келади.

Ҳар бир таъм билиш пиёзчаси эллипс шаклида бўлади ва сўрғичнинг кўп қаватли эпителийсининг бутун қалинлигини эгаллаб жойлашади. У бир-бирига зич ёпишиб ётган 40-60 та хужайрадан ташкил топган. Хужайралар орасида 5 хил: сезувчи (“оқиш” ингичка ва “оқиш” цилиндрсимон), “қорамтир” таянч, базал кам дифференциаллашган ва периферик (перигеммал) хужайралар тафовут қилинади.

Остидаги бириктирувчи тўқимадан таъм билиш пиёзчаси базал мембрана билан ажралиб туради. Таъм билиш пиёзчасининг учи тил юзаси билан таъм билиш тешиги (porus gustatorius) ёрдамида туташади. Таъм билиш тешикчаси эпителий хужайралари юзалари ўртасидаги унча катта бўлмаган

чуқурлик – таъм билиш чуқурчасига олиб боради, у ерга таъм берадиган моддалар тушади. Оқиш ингичка сенсоэпителиал хужайралар базал қисмида оқиш ядро тутади, ядро атрофида митохондриялар, синтез органеллалари, бирламчи ва иккиламчи лизосомалар жойлашади. Хужайраларнинг учида ўз мембранасида махсус оқсил рецепторлари тутган микроворсинкалар “дастаси” бўлади. Таъм билиш чуқурчасида микроворсинкалар орасида фосфатазаларнинг юқори активлигига эга бўлган ҳамда кўп миқдорда рецептор оқсиллар ва гликопротеид тутган электрон-зич модда жойлашган. У тил юзасига тушаётган таъм берадиган моддалар учун адсорбент ролини ўйнайди. Микроворсинкалардаги рецептор оқсиллар муайян бир таъмни қабул қилишга қодир. Шу билан бирга, таъм билиш пиёзчасида кўпинча фақат битта қайсидир таъмгагина рецептор бўлади. Масалан, тилнинг олдинги қисмидаги таъм билиш пиёзчаларида ширинни сезадиган, орқа қисмида эса аччиқни сезувчи рецептор оқсил аниқланган. Битта таъм билиш хужайрасининг ўзи бир неча хил таъмларни сезиши мумкин. Микроворсинкалардаги таъм билиш рецепторларининг қўзғалиши хужайра потенциалини ўзгартиради. Бу билвосита амалга ошади. Таъм берувчи моддаларнинг мембрана рецепторлари билан бирикиши ферментатив активликка эга бўлган қатор қўшни мембрана оқсилларининг фаоллигини ўзгартиради. Натижада, хужайрада муайян хужайра ичи (цАМФ каби) медиаторларининг концентрацияси ўзгаради. Бу, ўз навбатида, плазмолеммадаги ион каналлари ҳолатига таъсир қилади ва хужайра потенциалини ўзгартиради. Сўнгра қўзғалиш синапслар орқали афферент нерв охирларига узатилади. Ҳар бир таъм билиш пиёзчасига 50 тагача сезувчи нерв толалари киради ва тармоқланади ҳамда рецептор хужайраларнинг базал қисмлари билан синапслар ҳосил қилади. Битта рецептор хужайрада бир нечта нерв толаларининг охирлари бўлиши мумкин. Кабел типидagi битта нерв толаси эса бир нечта таъм билиш пиёзчасини иннервация қилиши мумкин. Таъм сезгиларини

шаклланишида оғиз бўшлиғи ва ютқиннинг шиллик пардасида жойлашган носпецифик сезувчи (тактил, оғрик, ҳарорат) нерв охирлари иштирок этади. Уларнинг қўзғалиши таъм сезгиларига қўшимча тус (“ўткир қалампир таъми” ва бошқалар) беради. Рецептор хужайраларнинг базал қисмидан сезувчи нейронларнинг дендритлари бошланади. Оқиш цилиндрсимон хужайралар ҳам оқиш ингичка хужайраларга ўхшаш. Ташқи таъсирлар энергияси рецептор потенциалга айланади. Унинг таъсирида сезувчи хужайрадан медиатор ажралади ва у сезувчи нерв охирига таъсир қилиб, унда нерв импульсини ҳосил бўлишига олиб келади. Невр импульси ундан кейин анализаторнинг оралик қисмига узатилади.

Таянч эпителиоцитлар (epitheliocytus sustentans) хужайранинг базал қисмида жойлашган, гетерохроматинга бой овал шаклидаги ядроси билан ажралиб туради. Бу хужайраларнинг цитоплазмасида митохондриялар, донатор эндоплазматик тўр мембраналари ва эркин рибосомалар кўп. Голжи аппарати атрофида гликозамингликанлар тутувчи доначалар (гранулалар) учрайди. Хужайраларнинг учиди микроворсинкалар мавжуд.

Кам дифференциаллашган базал эпителий хужайраларига ядро атрофида озгина цитоплазмани бўлиши ва органеллаларнинг кучсиз ривожланганлиги хосдир. Ушбу хужайраларда митоз фигуралари кўринади. Базал эпителиоцитлар таъм билиш пиёзчасининг мембранасига тегиб ётади ва бошқа икки хил хужайраларга дифференциалланиши мумкин. Сенсоэпителиал ва таянч хужайралардан фарқли ўлароқ базал хужайралар ҳеч қачон эпителий юзасига етиб бормади. Улар туфайли таъм билиш пиёзчалари сенсор ва таянч хужайраларини доимий янгиланиб туриши рўй беради, шу сабабли уларнинг яшаш муддати 10 сутка атрофида бўлади.

Периферик (перигеммал) хужайралар ўроқсимон шаклга эга, оз миқдорда органеллалар тутади, лекин уларда микронайчалар ва нерв охирлари кўп бўлади.

Таъм билиш анализаторининг оралик қисми. Юз, тил-ютқин ва адашган нерв ганглиялари нейронларининг аксонлари бош мия ўзагидаги ёлғиз (якка) йўл ядросига киради, у ерда таъм билиш йўлининг иккинчи нейрони жойлашган. Бу ерда импульсларни мимик мушакларга, сўлак безларига, тил мушакларига боровчи эффектор йўлларга ўтказилиши рўй бўлиши мумкин. Ёлғиз йўл ядроси нейронлари аксонларининг кўпчилик қисми таламусга етиб боради, у ерда таъм билиш йўлининг учинчи нейрони жойлашган. Учинчи нейроннинг аксонлари катта ярим шарлар пўстлоғида постцентрал бурманинг пастки қисми (таъм билиш анализаторининг марказий қисми) да, тўртинчи нейронда тугайди. Бу ерда таъм сезгилари шаклланади.

Регенерацияси. Таъм билиш пиёзчасининг сезувчи ва таянч хужайралари мунтазам янгиланиб туради. Уларнинг яшаш муддати тахминан 10 кун. Сезувчи эпителий хужайралари нобуд бўлганда нейроэпителиал синапслар узилади ва янги ҳосил бўлган хужайраларда янгитдан ҳосил бўлади.

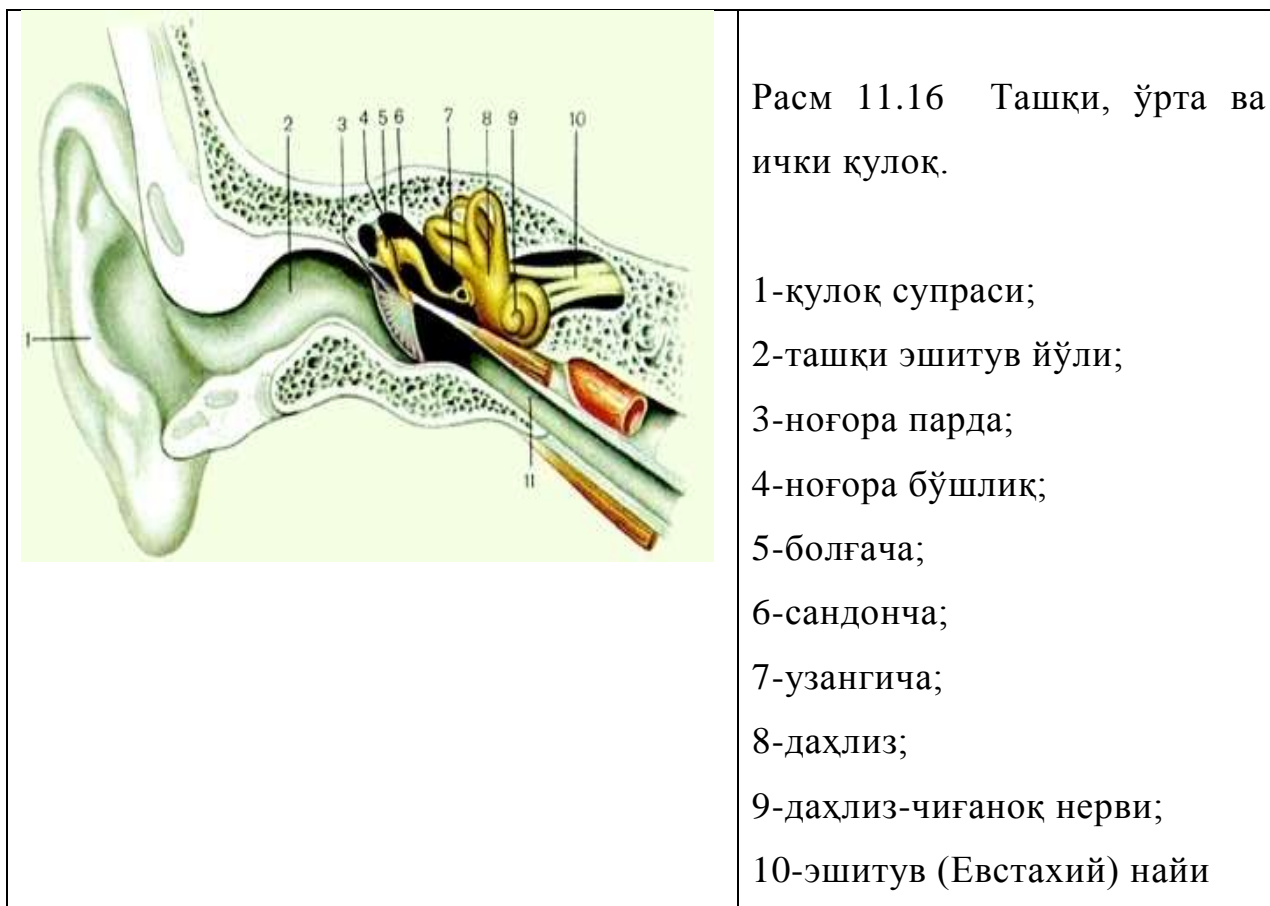
ЭШИТУВ ВА МУВОЗАНАТ АЪЗОЛАРИ

Статоакустик системанинг периферик қисми ёки даҳлиз-чиғаноқ аъзоси (*organum vestibulo-cochleare*) товуш, гравитацион ва вибрация таъсирларини, чизиқли ва бурчакли тезланишларни (тананинг фазодаги ҳолатини) қабул қилади. Рецептор хужайралар (тукли сезувчи эпителий хужайралари) эшитув аъзосида чиғаноқнинг спирал аъзосида, мувозанат аъзосида эса эллипссимон ва сферик қопчаларнинг эшитув доғларида ва учта ярим айлана найларнинг ампулаларидаги эшитув қирраларида жойлашган.

Эшитув аъзоси ташқи, ўрта ва ички қулоқлардан ташкил топган (расм 11.16).

Ташқи қулоқ қулоқ супрасидан бошланади, ташқи эшитув йўлига

давом этади ва ноғора парда билан тугайди.



Кулоқ супраси эластик тоғайнинг юпқа пластинкасидан тузилган. Уни қоплаб турган терида оз миқдорда нозик тукчалар ва ёғ безлари бўлади. Унинг таркибида тер безлари жуда кам.

Ташқи эшитув йўли кулоқ супрасининг давоми бўлган тоғайдан ва суяк қисмидан ҳосил бўлган. Эшитув йўлининг юзаси сочлар ва улар билан боғланган ёғ безлари тутувчи юпқа тери билан қопланган. Ёғ безларидан чуқурроқда найсимон церуминоз безлар (*glandula ceruminosa*) жойлашган. Улар ўзгарган ёғ безлари бўлиб, олтингугурт тутувчи кулоқ сариғини ишлаб чиқаради. Уларнинг чиқарув найлари мустақил равишда эшитув йўли юзасига ёки ёғ безларининг чиқарув йўллариغا очилади. Церуминоз безлар эшитув найи бўйлаб бир текис тарқалмаган, найнинг ички 2/3 қисмида фақат юқори деворининг терисидагина бўлади холос.

Ноғора парда овал шаклида, бир оз ботик бўлади. Ўрта кулоқдаги эшитув суякчаларининг бири – болғача ўзининг дастаси ёрдамида ноғора парданинг ички юзасига ёпишади. Болғачадан ноғора пардага қон томирлари ва нервлар ўтади. Ноғора парданинг ўрта қисми икки қаватдан тузилган. Улар коллаген ва эластик толалар тутамларидан ҳамда улар орасида жойлашган фибробластлардан ҳосил бўлган. Ташқи қават толалари радиал, ички қават толалари эса циркуляр йўналган. Ноғора парданинг юқори қисмида коллаген толалар миқдори камаяди. Унинг ташқи юзаси жуда юпка (50-60 мкм) эпидермис билан, ўрта кулоққа қараган ички юзаси эса 20-40 мкм қалинликдаги юпка шиллик парда билан қопланган. Шиллик парда эпителийси бир қаватли кубсимон бўлади.

Ўрта кулоқ ноғора бўшлиқ, эшитув суякчалари ва эшитув найидан иборат.

Ноғора бўшлиқ яссилашган бўшлиқ бўлиб, бир қаватли ясси, баъзи жойларда кубсимон ёки призматик эпителий билан қопланган. Ноғора бўшлиқнинг медиал деворида иккита тешик ёки “дарча” бор. Биринчиси овал дарча ёки даҳлиз дарчасидир. Унда узанги эшитув суякчасининг асоси жойлашади ва у дарчанинг айланаси бўйлаб жойлашган юпка боғлам ёрдамида ушлаб турилади. Овал дарча ноғора бўшлиқни чиғаноқнинг даҳлиз (вестибуляр) нарвонидан ажратиб туради. Овал дарчадан бир оз орқароқда иккинчи – думалоқ (айлана) дарча ёки чиғаноқ дарчаси жойлашган. У толали парда билан ёпилган. Думалоқ дарча ноғора бўшлиқни чиғаноқнинг ноғора нарвонидан ажратади.

Эшитув суякчалари – болғача, сандон ва узангича ричаглар тизими каби ноғора пардасининг тебранишларини овал дарчага узатади. Овал дарчадан ички кулоқнинг даҳлиз нарвони бошланади. Бунда болғача ноғора пардага бириккан; сандон ўртада жойлашиб, иккала кўшни суякчалар (болғача ва узанги) билан туташган; узангича эса ички кулоқнинг овал дарчасига кириб туради. Шу туфайли эшитув суякчалари ноғора парданинг

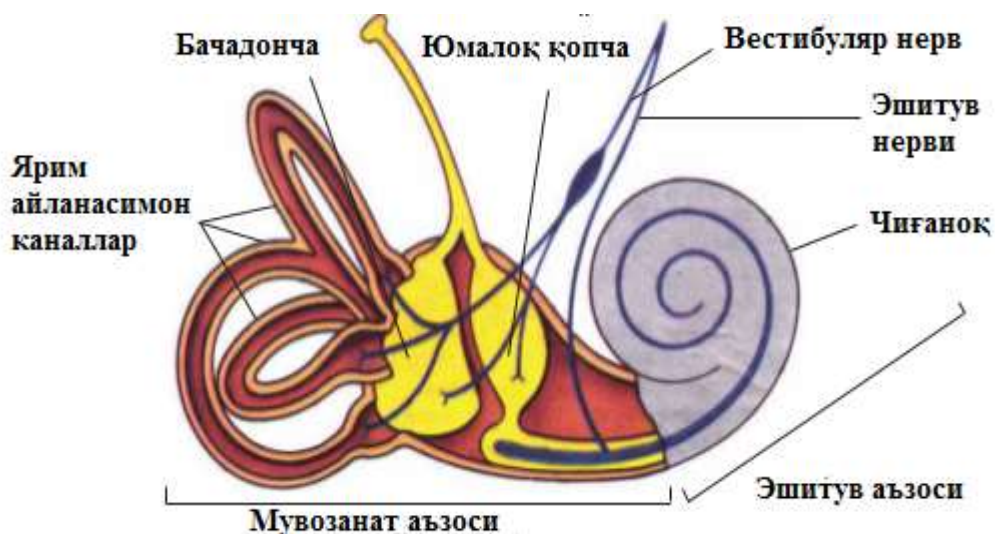
тебранишларини ички кулоққа узатади.

Эшитув найчаси ёки Евстахий найи (*tuba auditiva seu Eustachi*) ноғора бўшлиғини ютқиннинг бурун қисми билан боғлаб туради. Унинг тешигини диаметри 1-2 мм бўлиб, яхши кўринади. Ноғора бўшлиққа ёндош соҳада эшитув найи суякли девор билан ўралган, ютқинга яқин жойда эса унинг девори гиалин тоғайи оролчаларини тутати. Найнинг бўшлиғи кўп қаторли призматик киприкли эпителий билан қопланган. Унда қадахсимон секретор хужайралар мавжуд. Эпителий юзасига шиллик безларнинг чиқарув найлари очилади. Эшитув найи орқали ўрта кулоқнинг ноғора бўшлиғидаги ҳавонинг босими бошқарилади.

Ички кулоқ суякли чиғаноқ ва унинг ичида жойлашган ҳамда кўп жиҳатдан суякли чиғаноқ йўналишини такрорлайдиган пардали чиғаноқдан иборат. Пардали чиғаноқда эшитув ва мувозанат аъзосининг рецептор хужайралари – тукли сезувчи эпителиал хужайралар жойлашади. Суякли чиғаноқ уч қисмдан иборат. Олдинги қисми – чиғаноқ (*cochlea*) ҳисобланади. У суяк ўқи атрофида 2,5 марта айланувчи спиралсимон суяк каналидан иборат. Ўрта қисми даҳлиз (*vestibulum*) – ўрта кулоққа ёндош овал шаклидаги кичкинагина суяк бўшлиғи бўлиб, чиғаноқнинг бошқа қисмлари билан туташган. Орқа қисми – учта ярим айлана каналлардан иборат. Улар учта ўзаро перпендикуляр йўналишда жойлашади ва ўзининг кенгайган қисмлари ёки ампулалар билан даҳлизга очилади (расм 11.17).

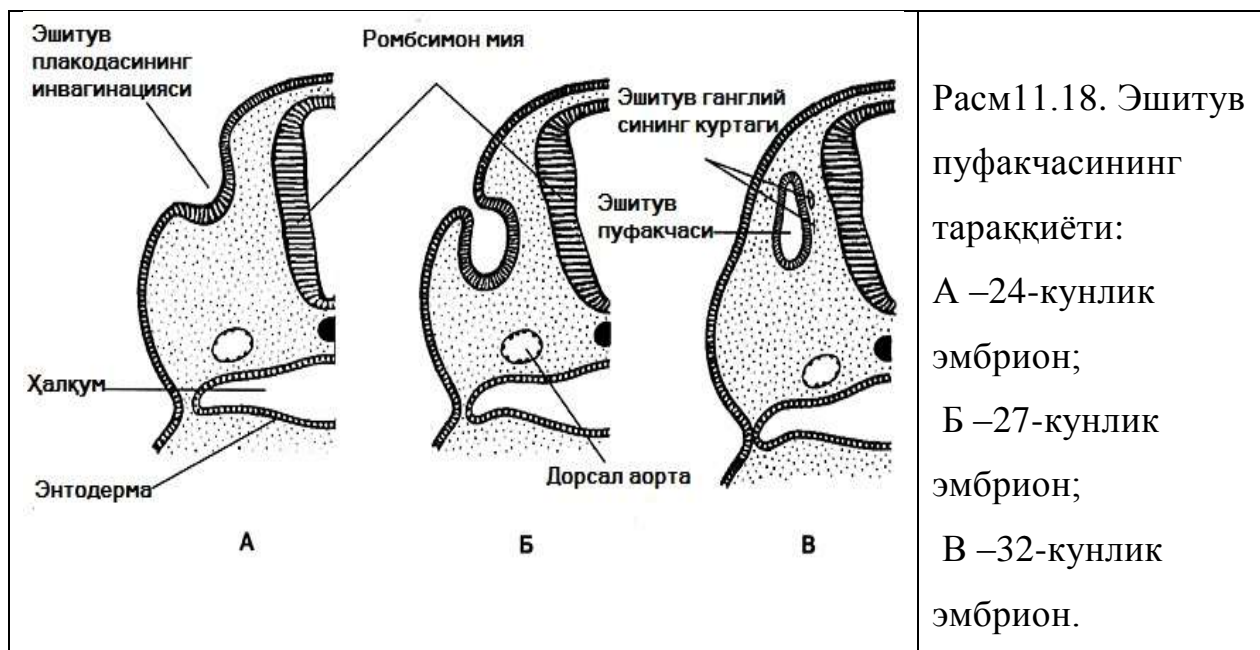
Пардали чиғаноқ (лабиринт) суяк чиғаноғининг йўлини деярли такрорлайди, лекин ундан анча тор. Пардали чиғаноқнинг муайян соҳаларида тукли сезувчи эпителиал хужайралар жойлашган. Чиғаноқнинг спирал аъзосида эшитув рецептор хужайралари жойлашган. Мувозанат аъзосининг рецептор хужайралари эса эллипссимон қопча ёки бачадонча (*utriculus*) ва юмалоқ қопча (*sacculus*) деворидаги эшитув доғлари (*maculae acusticae*) деворида ҳамда ярим айлана каналчаларнинг ампула қисми

деворидаги эшитув қирраларида (cristae ampularis) жойлашган.



Расм. 11.17. Ички қулоқнинг тузилиши схемаси

Ички қулоқнинг таракқиёти. Одам ҳомиласида эшитув ва мувозанат аъзосининг таракқиёти ҳомила бошининг эктодермасида (узунчоқ мия сатҳида) йўғонлашган жой – эшитув плакодаларини пайдо бўлиши билан бошланади (расм 11.18). Уларнинг кейинги ичкарига ботиб кириши билан эшитув чуқурчалари, сўнгра эса кўп қаторли эпителий билан қопланган эшитув пуфакчалари ҳосил бўлади. Кейинчалик эшитув пуфакчалари тортма билан икки қисмга: олдинги қисм – юмалоқ қопча ва пардали чиганоқнинг куртаги ва орқа – эллипссимон қопча ва пардали ярим айлана каналлар куртагига бўлинади. Кўп қаторли эпителийдан Корти аъзоси, эшитув доғлари ва ампула қирраларининг сезувчи эпителиоцитлари таракқий этади.



Эшитув пуфакчаси кўп қаторли эпителийдан тузилган, у пуфакча бўшлиғини тўлдириб турувчи эндолимфа суюқлигини ишлаб чиқаради. Шу билан бир вақтда эшитув пуфакчаси эмбрионал эшитув нерв ганглиялари билан боғланади. Нерв ганглиялари ҳам икки қисмга бўлинади. Битта қисми – чиғаноқ ганглияси ёки спирал ганглий фақат Корти аъзоси билан боғланган. Иккинчи қисми – даҳлиз ганглияси ҳам даҳлиз, ҳамда ярим айлана каналлар рецепторлари билан боғланган. Ушбу тугунлар нейронларининг дендритлари тегишли сенсор хужайралар билан синапслар ҳосил қилади. Аксонлари эса чиғаноқ ва даҳлиз нервларини, улар бирлашиб, бош мия ўзагига боровчи ягона даҳлиз-чиғаноқ нервини (n. vestibulocochlearis, п. VIII) ҳосил қилади. Кейинги таракқиёт жараёнида эшитув пуфакчаси ўз шаклини ўзгартиради, тортма ёрдамида икки қисмга бўлинади. Биринчи (юқориғи), даҳлиз (вестибуляр) қисми эллипсимон ҳалтача ёки бачадонча (*utriculus*) ни ва ярим айлана каналларни ҳамда уларнинг ампулаларини ҳосил қилади. Иккинчи (пастки) қисмидан юмалоқ қопча – саккулос (*sacculus*) ва чиғаноқ канали куртаги ҳосил бўлади. Чиғаноқ канали аста-секин ўсади, унинг ўрамлари кўпаяди ва у эллипсимон қопчадан ажралади. Эшитув пуфакчасининг спирал

ганглияга тегиб турган девори қалинлашади. Эшитув ва мувозанат аъзосининг киприкли сезувчи ва таянч эпителиал хужайралари 15-18,5 мм узунликдаги хомилалардаёқ аниқланади. Чиганок канали спирал аъзо билан биргаликда найча сифатида ривожланади, у суяк чиганоғининг ўрамларига айланади. Пардали каналнинг базал деворининг эпителийсидан рецептор эшитув хужайраларини тутувчи спирал аъзо тараққий этади. Шу билан бир вақтда чиганокнинг сезувчи хужайралари ва даҳлиз ҳамда чиганок тугунлари хужайраларининг периферик ўсимталари ўртасида синапслар ҳосил бўлади. Шу билан бир вақтда перилимфатик бўшлиқлар ҳам ривожланади. 43 мм узунликдаги хомиланинг чиганоғида барабан нарвонининг перилимфатик бўшлиғи мавжуд, 50 мм узунликдаги хомилада эса даҳлиз перилимфатик нарвони ҳам бўлади. Бир оз кейинроқ суякланиш жараёнлари ва чиганокнинг ҳамда ярим айлана каналларнинг суяк лабиринтини шаклланиши рўй беради.

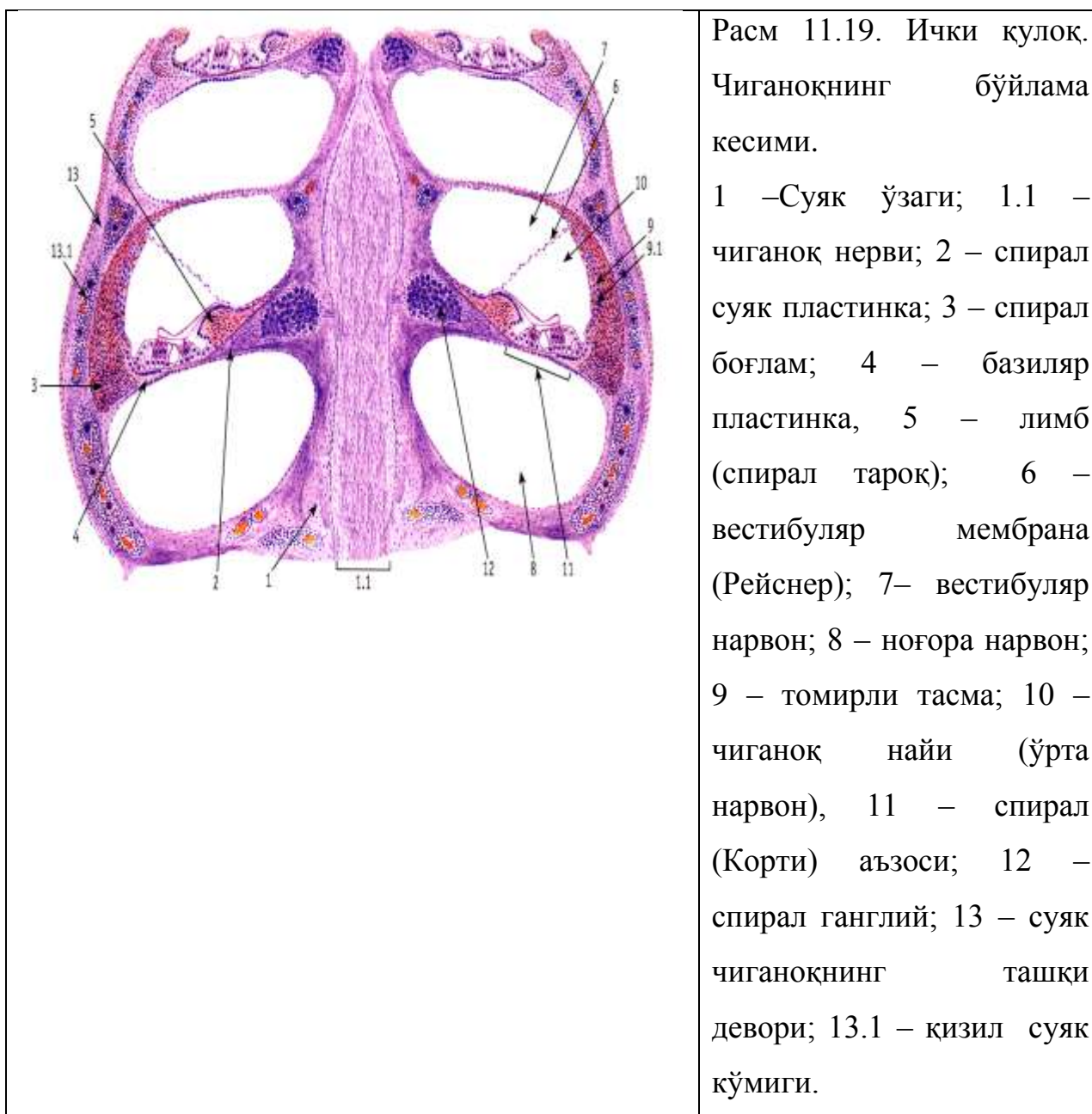
Чиганок – умумий узунлиги 35 мм атрофида бўлган кенг спиралсимон ўралган суяк канали бўлиб, суякли ўқ (*modiolus*) атрофида икки ярим марта айланади (расм 11.19). Ўқнинг ичида қон томирлар, хужайраларнинг таналари ва саккизинчи калла нервининг эшитув тармоғини ўсимталари (спирал тугун) жойлашган бўшлиқ бор. Ўқдан ён томонга юпқа суякли қирра – суякли спирал пластинка кетган. Ушбу тузилма чиганокнинг бутун узунлиги бўйлаб унга кўндаланг чўзилиб кетган. Чиганок каналининг ичида жойлашган базиляр ва вестибуляр мембраналар чиганок бўшлиғини уч қисм: юқориғи, ноғора нарвон (*scala tympani*), пастки, вестибуляр (даҳлиз) нарвон (*scala vestibuli*) ва ўрта, чиганокнинг пардали канали (*scala media*, ўрта нарвон, чиганок йўли) га бўлади. Чиганокнинг пардали каналини эндолимфа, ноғора ва вестибуляр (даҳлиз) нарвонларини перилимфа тўлдириб туради. Ноғора ва вестибуляр нарвонлар чиганокнинг учида (чўққисида) тешик (геликотрема) ёрдамида бир-бири билан туташади.

Товушларни қабул қилиш спирал аъзо (*organum spirale*) да амалга

ошади. Спирал аъзо пардали лабиринтнинг чиғаноқ каналини бутун узунлиги бўйлаб чўзилган базал мембранада жойлашади. Пардали лабиринтнинг чиғаноқ канали узунлиги 3,5 см бўлган учи берк ҳолда тугайдиган спирал халтачадан иборат. Унинг бўшлиғи кўндаланг кесмада учбурчак шаклида бўлиб, деворларини вестибуляр мембрана (Рейсснер мембранаси), суякли чиғаноқнинг ташқи деворида ётган томирли тасма ва базиляр пластинка ҳосил қилади. Вестибуляр мембрана (*membrana vestibularis*) каналнинг юқори медиал деворини ҳосил қилади. У нозик фибрилляр бириктирувчи тўқимали пластинкадан иборат бўлиб, унинг ички, эндолимфага қараган юзаси бир қаватли ясси эпителий билан, ташқи, перилимфага қараган юзаси эса эндотелий билан қопланган. Ташқи девори спирал боғлам (*ligamentum spirale*) да жойлашган томирли тасма (*stria vasculais*) дан иборат. Томирли тасма ўзгача томирлашган эпителий бўлиб, чиғаноқ каналининг латерал деворида жойлашади. Эпителий кўп қаторли бўлиб, ясси базал оқиш ҳужайралардан ва баланд, ўсимтали призматик қорамтир ҳужайралардан ташкил топган. Қорамтир ҳужайраларнинг базал плазматик мембраналари жуда кўп чуқур бурмалар ҳосил қилади. Бурмаларнинг орасида кўп сонли митохондриялар жойлашади. Ҳужайраларнинг митохондриялари оксидловчи ферментларнинг жуда юқори активлиги билан ажралиб туради. Ҳужайралар орасидан гемокапиллярлар ўтади. Ушбу белгилар мазкур ҳужайраларнинг ионлар ва сув транспортида фаол иштирок этишидан дарак беради. Томирли тасма ҳужайралари спирал аъзони озиқланишида муҳим аҳамиятга эга бўлган эндолимфани ишлаб чиқаради деб ҳисобланади. Чиғаноқ каналининг спирал аъзо жойлашган пастки девори ёки базиляр пластинка (*lamina basilaris*) анча мураккаб тузилган. Ички томондан у спирал суяк пластинкасига бирикади. Шу жойда суяк пластинкасининг суяк усти пардаси қалинлашиб, спирал бўртма ёки лимб (*limbus spiralis*) ни ҳосил қилади. Лимб икки қисмга: юқори – вестибуляр лаб (*labium vestibularis*) ва пастки, ноғора лаб (*labium*

thympanicum) ларга бўлинади. Ноғора лаб базиляр пластинкага ўтади, у эса карама-қарши томонда спирал боғламга бирикади. Базиляр пластинка бутун чиғаноқ канали бўйлаб спирал шаклида чўзилган бириктирувчи тўқимали пластинкадан иборат. Унинг спирал аъзога қараган юзаси спирал аъзо эпителийсининг базал мембранаси билан қопланган. Базиляр пластинканинг асосида ингичка (30 нм) коллаген толалар ёки “эшитув торлари” ётади. Улар узлуксиз радиал тутамлар кўринишида спирал суяк пластинкадан то чиғаноқнинг суяк канали бўшлиғига чиқиб турувчи спирал боғламгача чўзилиб кетган. Чиғаноқ канали бўйлаб ушбу толаларнинг узунлиги бир хил эмас. Узунроқ толалар (505 мкм атрофида) чиғаноқнинг чўққисида (учида), қисқа толалар (105 мкм атрофида) унинг асосида бўлади. Толалар гомоген асосий моддада жойлашади. Тола диаметри 30 нм атрофида бўлган ингичка фибриллалардан тузилган. Фибриллалар ундан ҳам нозик толалар ёрдамида бир-бири билан анастомозлар ҳосил қилади. Ноғора нарвон томондан базиляр пластинка мезенхима ҳосиласи бўлган ясси хужайралар қавати ёки эндотелий билан қопланган. Спирал лимбнинг юзаси ясси эпителий билан қопланган. Унинг хужайралари секреция қилиш қобилятига эга. Лимбнинг юқори ва пастки лаблари ўртасидаги спирал эгат (sulcus spiralis) бир неча қатор йирик ясси полигонал хужайралар билан қопланган. Бу хужайралар спирал аъзонинг ички тукли хужайралари ёнидаги таянч хужайраларга бевосита давом этади. Ёпқич ёки текториал мембрана (membrana tectoria) вестибуляр лаб эпителийси билан боғланган. У дирилдоқ консистенцияга эга бўлган лентасимон (тасмасимон) пластинкадан иборат. Пластинка спирал аъзонинг бутун узунлиги бўйлаб спирал шаклида чўзилган бўлиб, спирал аъзонинг тукли хужайралари учлари (чўққилари) устида жойлашган. Ушбу пластинка радиал йўналган нозик коллаген толалардан тузилган. Толалар орасида гликозамингликанлар тутувчи шаффоф елимловчи модда бўлади. Ёпқич мембрана спирал лимбни баъзи хужайраларининг гликопротеинларга бой бўлган секретидан ҳосил

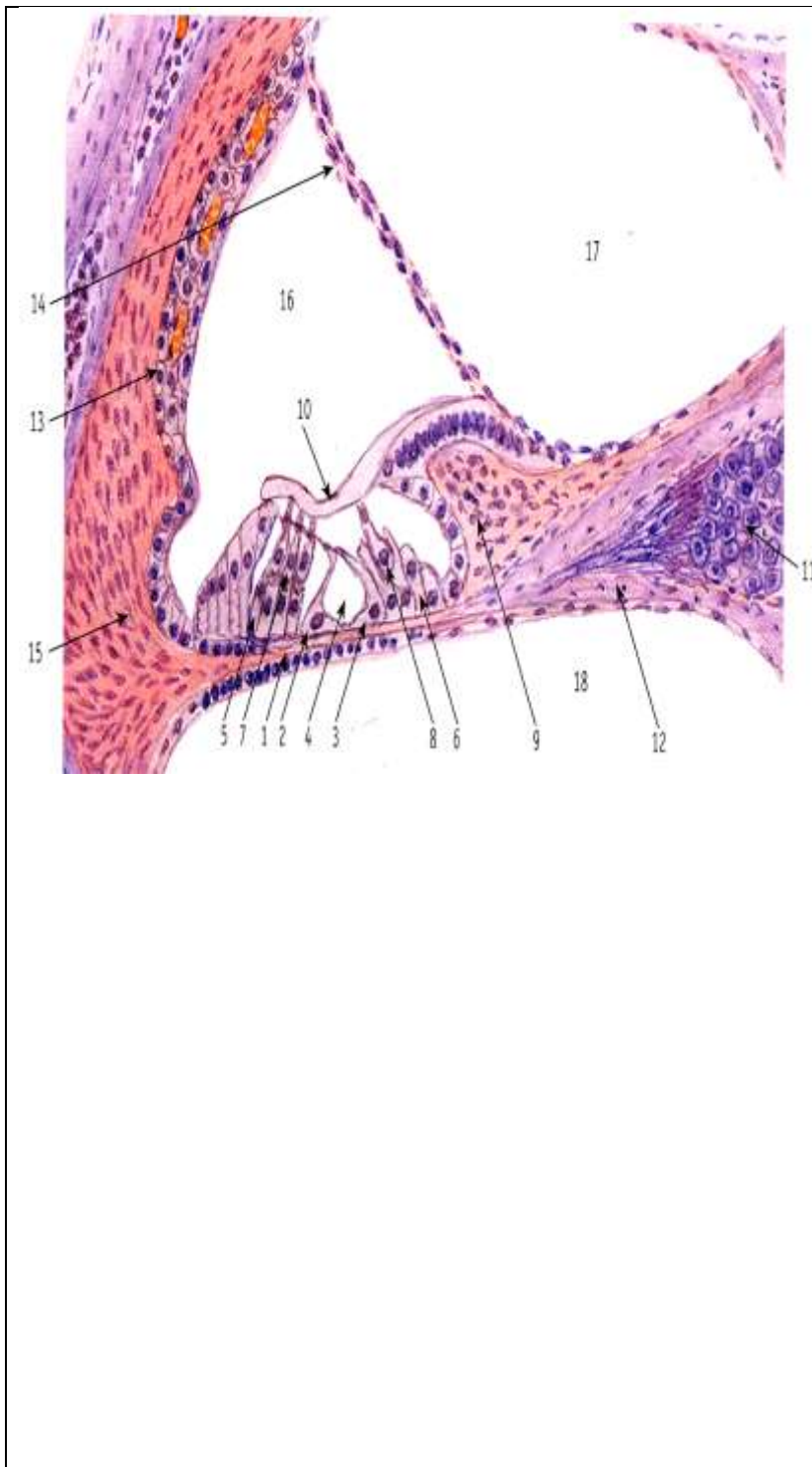
бўлган. Унга ташқи тукли ҳужайраларнинг энг узун стереоцилийларини учи ботиб туради.



Спирал (Корти) аъзоси

Спирал ёки Корти аъзоси чиганоқ пардали лабиринтининг базиляр пластинкасида жойлашади (расм 11.20). У биринчи марта XIX аср

Ўрталарида италян олими Корти томонидан таърифланган. Пардали лабиринт суякли чиғаноқ йўлини такрорлайди ва у суякли лабиринтнинг суяк усти пардаси билан нозик бириктирувчи тўқимали тасмалар билан бириккан. Унда пардали чиғаноқни қон билан таъминловчи қон томирлар мавжуд. Унинг юзаси чиғаноқнинг базал ўрамидан апикал ўрамига қараб кенгайиб боради. Спирал аъзо икки хил: тукли сезувчи (сенсоэпителиал) ва таянч хужайралардан ташкил топган. Ушбу хужайраларнинг ҳар бир тури ички ва ташқи хужайраларга бўлинади. Ички ва ташқи гуруҳ хужайралари ўртасида туннел жойлашган. Ички тукли (сезувчи) хужайралар (*epitheliocyti sensoria internaе*) кўзача шаклига эга. Уларнинг базал қисми кенгайган ва апикал қисми қийшайган бўлиб, улар ички таянч фалангали хужайралар (*epitheliocyti phalangeae internaе*) устида бир қатор бўлиб ётади. Одамда ички тукли хужайраларнинг умумий сони 3500 га етади. Тукли хужайраларнинг апикал юзасида иккита тузилма: глиопротеид табиатли парда – кутикула ва 30-60 та махсус микроворсинкалар – стереоцилийлар бўлади. Стереоцилийларнинг узунлиги чиғаноқнинг базал (пастки) ўрамида тахминан 2 мкм, учидаги ўрамларда эса 2-2,5 марта узун бўлади. Стереоцилийлар тутамларга бирлашади, кутикулани тешиб ўтади ва ёпқич мембрана билан бирикади.



Расм 11.20. Чиғанок найи ва спирал (Корти) аъзоси. 1- базиляр пластинка; 2 – ташқи устун хужайра; 3 – ички устун хужайра; 4 - тоннель; 5 - ташқи таянч хужайралар; 6 – ички таянч хужайралар; 7 - ташқи тукли хужайралар; 8 – ички тукли хужайралар; 9 - спирал лимб; 10 – қоплама мембрана; 11 - спирал ганглий; 12 – спирал суяк пластинка; 13 – томирли тасма; 14 - вестибуляр мембрана (Рейснер); 15 - спирал боғлам; 16 – чиғанок найи (ўрта нарвон); 17 - вестибуляр нарвон; 18 – ноғора нарвон.

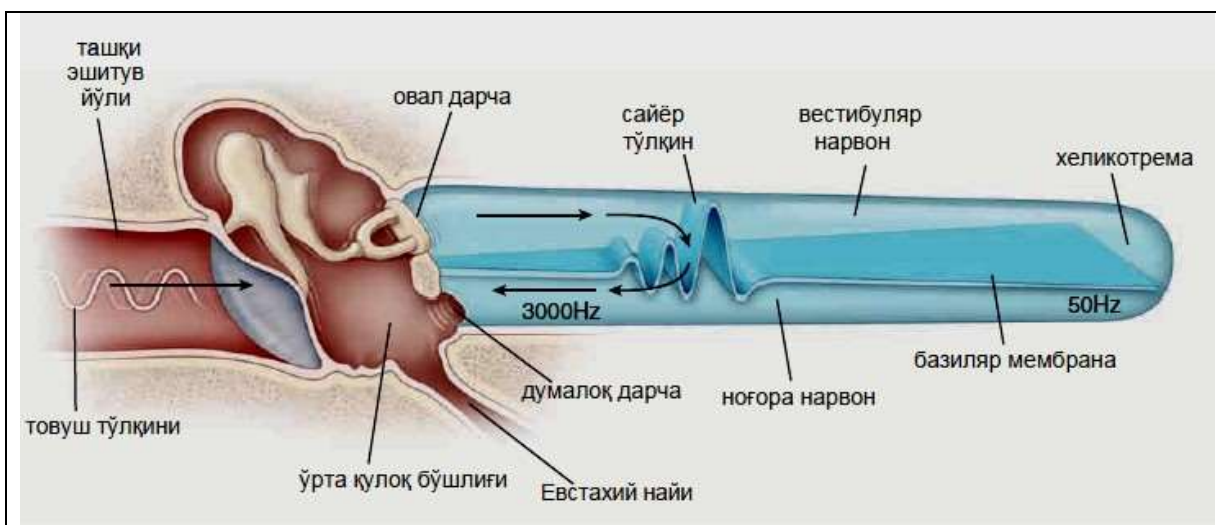
Тукли хужайраларнинг базал ва апикал цитоплазмасида митохондриялар, силлиқ ва донадор эндоплазматик тўр элементлари, актин ва миозин миофиламентлари тўпламлари бўлади. Хужайра базал ярмининг ташқи юзаси афферент ва эфферент нерв охирлари тўри билан қопланган.

Ташқи тукли хужайралар (*epitheliocytī sensoria externaē*)

цилиндрсимон шаклга эга, улар ташқи фалангали хужайраларнинг (epitheliocytī phalangeae externae) ботикликларида 3-5 қатор бўлиб жойлашади. Одамда ташқи тукли эпителиал хужайраларнинг умумий сони 12 000-20 000 га етиши мумкин. Ички тукли хужайралар каби, улар ҳам ўзларининг апикал юзаларида кутикуляр пластинка ва стереоцилийларга эга. Стереоцилийлар бир неча қатор бўлиб V ҳарфи шаклидаги чўткача ҳосил қилади. Ташқи тукли хужайраларнинг стереоцилийлари ўзларининг учлари билан ёпқич мембрананинг ички юзасига тегиб туради. Стереоцилийлар жуда кўп зич таҳланган, таркибида қисқарувчи актин ва миозин оксиллари бўлган фибриллар тутаяди. Шу туфайли эгилгандан сўнг улар яна дастлабки вертикал ҳолатига қайтади. Тукли хужайралар цитоплазмаси оксидловчи ферментларга бой. Ташқи тукли хужайралар гликогеннинг катта захирасига эга, уларнинг стереоцилийлари эса ферментларга, шу жумладан ацетилхолинэстеразага бой. Қисқа товуш таъсирларида ферментлар ва бошқа кимёвий моддалар активлиги ошади, узоқ давом этган товуш таъсирларида эса камаяди. Ташқи тукли хужайралар катта интенсивликдаги товушларга ички хужайраларга қараганда анча сезгирроқ бўлади. Юқори товушлар фақат пастки ўрамларда жойлашган тукли хужайраларни кўзғатади, паст товушлар эса чиғаноқнинг учидаги тукли хужайраларни кўзғатади.

Товуш тўлқинлари таъсирида ҳосил бўлган ноғора парданинг тебранишлари болғачага, сандонга ва узангичага узатилади (расм 11.21). Кейин овал дарча орқали вестибуляр нарвоннинг перилимфасига ва сўнгра геликотрем орқали ноғора нарвоннинг перилимфасига узатилади ва пастга, даҳлизнинг думалоқ дарчасига тушади. Ноғора нарвон перилимфасининг тебранишига жавобан базиляр мембранани айрим соҳаларининг унга мос тебранишлари вужудга келади. Бунда базиляр пластинка коллаген толаларининг ҳар хил узунликда эканлиги – чиғаноқнинг учидан асосига қараб толалар узунлигининг қисқариб бориши кўзда тутилади. Шу

сабадан, перилимфа тўлқинларининг резонанси базиляр мембрананинг алоҳида – тегишли узунликдаги коллаген толалари бўлган соҳаларига киради. Ушбу соҳалардаги базиляр пластинкада ётган Корти аъзосининг хужайралари ҳам тебрана бошлайди. Иккинчи томондан, вестибуляр нарвон перилимфасининг тебранишлари, чамаси, юпқа вестибуляр мембрана орқали эндолимфанинг, у билан бирга, ёпқич мембрананинг тебранишларини чақиради.



Расм. 11.21 Ташқи, ўрта ва ички қулоқда товуш тўлқинларининг тарқалиш схемаси.

Базиляр ва ёпқич мембраналарнинг тебранишлари товушларнинг частотаси ва интенсивлигига (тезлигига) қатъий боғлиқ бўлади. Ёпқич мембрананинг товуш таъсирида тебраниши жараёнида унинг тукли хужайраларга нисбатан силжишига: тукли хужайраларнинг ёпқич мембранага гоҳ яқинлашиб, гоҳ ундан узоқлашишига ва рецептор хужайраларнинг қўзғалишига олиб келади. Ёпқич мембрананинг тукли эпителийга нисбатан силжиши уларнинг стереоцилийларини эгилишига олиб келади, хужайра мембранасидаги механорецептор (механосезувчи) каналларни очади ва хужайраларнинг деполяризациясига олиб келади.

Юзага келган электрик реакция микрофон эффекти деб аталади ва ўз шаклига кўра товуш сигнали шаклини такрорлайди. Аfferent информация эшитув нерви орқали эшитув анализаторининг марказий қисмига узатилади.

Спирал аъзосининг таянч хужайралари тукли хужайралардан фарқли равишда ўзининг асослари билан бевосита базиляр мембранада ётади. Улар орасида ички фалангали хужайралар, ички устун-хужайралар, ташқи устун хужайралар, ташқи фалангали хужайралар ёки Дейтерс хужайралари, ташқи чегараловчи хужайралар ёки Гензен хужайралари, ташқи таянч ёки Кладиус хужайралари, Бёттхер хужайралари фарқ қилинади.

Ички фалангали хужайралар бир қатор бўлиб ички тукли хужайралар остида ётади, улар бир-бири билан зич ва тирқишсимон бирикишлар орқали боғланган. Апикал юзаларида ингичка бармоқсимон ўсимталар (фаланглар) мавжуд. Шу ўсимталар билан рецептор хужайраларнинг учлари бир-биридан ажралиб туради.

Ташқи фалангали хужайралар ёки Дейтерс хужайралари 3-4 қатор бўлиб, бевосита ташқи устун хужайраларнинг яқинида жойлашган. Бу хужайралар цилиндрсимон шаклга эга. Уларнинг базал қисмида тонофибриллалар тутамлари билан ўралган ядро жойлашади. Юқори 1/3, ташқи тукли хужайраларга тегиб турадиган қисмида, косасимон ботиқлик бўлиб, унга ташқи тукли хужайраларнинг асоси кириб туради. Ташқи фалангали хужайраларнинг фақат битта ингичка ўсимтаси ўзининг ингичка учи – фалангаси билан спирал аъзонинг юқори юзасигача етиб боради.

Таянч хужайралар орасида ички ва ташқи устун-хужайралар (*epitheliocytī pilaris intemae et externaе*) га алоҳида тўхталиб ўтиш лозим. Улар ўзгарган фалангали хужайралар бўлиб, кўп миқдорда микронайчалар тутади, бу уларга қаттиқлик (бикирлик) беради. Устун хужайраларнинг танаси “S” ҳарфи шаклида эгилган. Ички ва ташқи устун хужайралар ўзларининг базал ва апикал учлари билан қўшилади. Натижада улар

ўртасида учбурчак шаклидаги канал – туннел ҳосил бўлади. Туннел эндолимфа билан тўлиб туради. Туннел чиғаноқ каналининг бошидан охиригача спирал шаклида давом этади. Устун ҳужайраларнинг асослари бир-бирига тегиб туради ва базал мембранада жойлашади. Бу товушни қабул қилишда муҳим тузилма ҳисобланади. Туннел орқали тукли сезувчи ҳужайраларга спирал ганглия нейронларидан миелинсиз нерв толалари ўтади.

Ташқи фалангали ҳужайраларга ташқари томондан ташқи чегараловчи ёки Гензен ҳужайралари ёндошиб жойлашади. Улар бир-бирига зич ёпишиб ётган, беш-олти қатор полигонал ҳужайралардан иборат. Уларнинг апикал учлари туташтирувчи тасмалар ёрдамида бириккан. Ҳужайраларнинг ядролари йирик, цитоплазмасида вакуолалар ва йирик ёғ томчилари учрайди. Гензен ҳужайраларининг апикал юзасида жуда кўп микроворсинкалар бўлади. Ушбу ҳужайраларнинг гликоген ва айрим ферментларга бойлиги уларнинг трофик вазифани бажаришидан далолат беради.

Гензен ҳужайраларидан ташқариоқда ташқи таянч ҳужайралар ёки Кладиус ҳужайралари жойлашади. Улар аста-секин ўзгариб томирли тасмача эпителийсига ўтиб кетади. Кладиус ҳужайралари билан томирли тасмача ўртасида эгатча мавжуд. Эгатча спирал боғлам тўқимасига ботиб турувчи кубсимон эпителий ҳужайралари ёки Бёттхер ҳужайраларидан тузилган. Баъзи маълумотларга кўра ушбу ҳужайралар эндолимфани ишлаб чиқаради.

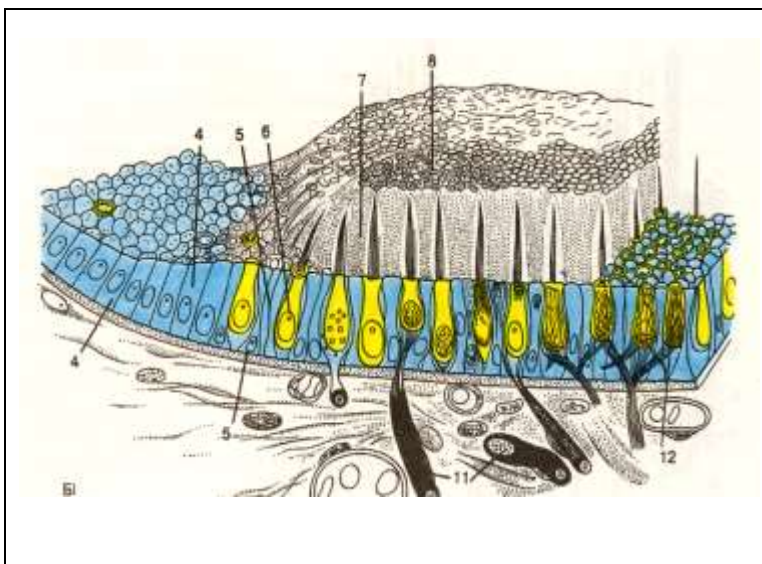
Таянч ҳужайралар ўзаро тирқишсимон контактнинг мембрана оқсилли – коннексон-26 дан ҳосил бўлган тирқишсимон бирикишлар орқали бириккан. Тирқишсимон бирикишлар тукли ҳужайралар қўзғалганидан сўнг қолдиқ реакциялар давомида эндолимфадаги K^+ миқдорини тиклашда иштирок этади. Туғма нейросенсор карлик билан касалланган беморларда коннексин-26 генининг мутацияси аниқланади.

Мувозанат аъзоси

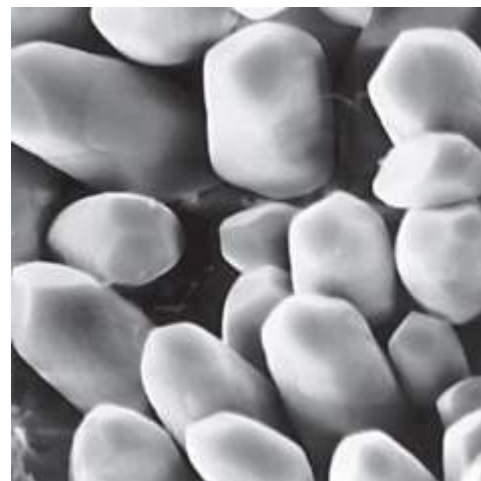
Мувозанат аъзоси пардали чиғаноқ (лабиринт) нинг даҳлиз (вестибуляр) қисмида жойлашган. У иккита: эллипссимон ҳалта ёки бачадонча (*utericulus*) ва сферик ёки юмалоқ (*sacculus*) қопчалардан ташкил топган. Улар бир-бири билан тор канал орқали туташган ва учта ярим айлана каналлар билан боғланган. Ярим айлана каналлар суяк каналларида, учта ўзаро перпендикуляр йўналишда жойлашади. Ушбу каналлар эллипссимон қопчага очилиш жойида кенгайма – ампулалар ҳосил қилади. Эллипссимон ва сферик қопчалар соҳасида ҳамда ампулаларда пардали лабиринт деворида сезувчи тукли хужайралар тутувчи жойлар бор. Мос равишда улар эллипссимон ҳалтача ёки бачадончанинг эшитув доғи (*macula utericuli*) ва юмалоқ қопчанинг эшитув доғи (*macula sacculi*), ампулаларда эса эшитув тожлари ёки қирралари (*crista ampullaris*) деб номланади.

Пардали чиғаноқнинг даҳлиз қисми бир қават ясси эпителий билан қопланган. Ярим айлана каналларнинг эшитув қирраси жойлашган соҳалари бундан мустасно, бу ерларда эпителий кубсимон ва призматик бўлади.

Қопчаларнинг эшитув доғлари базал мембранада жойлашган эпителий билан қопланган ҳамда у тукли (сезувчи) ва таянч хужайралардан тузилган (расм 11.22). Эпителий юзаси ўзига хос дирилдоқ масса – отолит мембрана (*membrana statoconiorum*) си билан қопланган, унда кальций карбонатдан тузилган кристаллар – отолитлар ёки статоконийлар (*statoconia*) жойлашади (расм 11.23).



Расм 11.22. Мувозанат аъзоси. Эшитув доғининг тузилиши схемаси.
4 – эпителий, 5 – таянч ҳужайралар, 6 – тукли ҳужайралар, 7 – отолит мембрана, 8 – отолитлар, 11 – нерв толалари, 12 – нерв охирлари.



Расм 11.23. Эшитув доғлари отолитларининг растрловчи электрон микроскопда кўриниши.

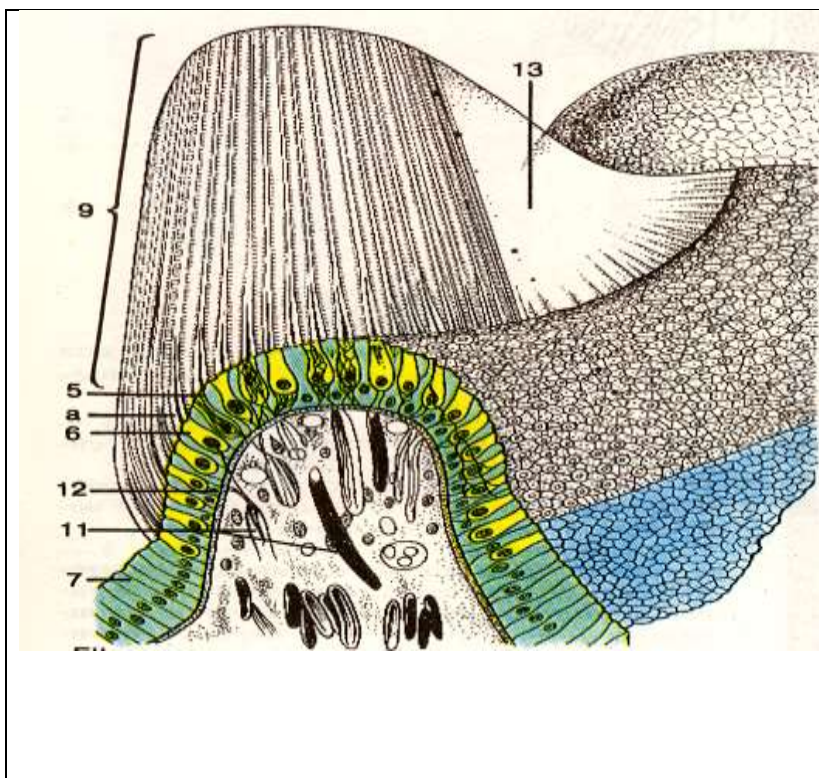
Бачадончанинг эшитув доғи (*macula utriculi*) тўғри чизиqli ҳаракатлар тезлиги ва ерни тортиш кучи (тана ҳолатининг фазодаги ўзгариши) билан боғлиқ таъсиротларни қабул қилади. Юмалоқ қопча (*macula sacculi*) нинг эшитув доғи ҳам гравитация рецептори ҳисобланади, шу билан бирга вибрацион тебранишларни ҳам қабул қилади. Сезувчигукли ҳужайралар (*cellulae sensoriae pilosae*) туклар билан қопланган юзалари билан бевосита пардали канал бўшлиғига қараб жойлашади. Ҳужайранинг асоси (базал қисми) афферент ва эфферент нерв охирларига тегиб туради. Тузилишига кўра тукли ҳужайралар икки турга бўлинади (расм.11.25). Ҳужайраларнинг биринчи тури ёки ноксимон тукли ҳужайралар думалоқ асоси билан ажралиб туради, сезувчи нерв охирлари унинг атрофида косача шаклида ғилоф (футляр) ҳосил қилиб тегиб туради. Эфферент нерв

толалари I тип хужайра билан боғланган афферент толаларда синапс охирлари ҳосил қилади. Иккинчи тур хужайралар ёки устунсимон тукли хужайралар призматик шаклга эга. Тузилишига кўра I тип хужайрадан деярли фарқ қилмайди, лекин унда нерв охирлари камроқ. Хужайранинг асосига майда афферент ва эфферент нерв охирлари тегиб ётади. Эшитув кирраларининг марказида одатда I тип, четларида эса II тип хужайралар жойлашади. Ушбу хужайраларнинг ташқи (апикал) юзасида кутикула бўлади, ундан узунлиги 40 мкм атрофида бўлган 40-110 та ҳаракатсиз тукчалар – стереоцилийлар ва бир дона ҳаракатчан тукча – киноцилий чиқади. Энг узун стереоцилийлар киноцилийнинг яқинида жойлашади, киноцилийдан узоқлашган сари уларнинг узунлиги камайиб боради. Одамда юмалоқ доғ 18 000 атрофида, овал доғ эса 33 000 атрофида рецептор хужайралар тутади.

Киноцилийлар доимо стереоцилийлар тутамига нисбатан бир томонда (кутбда) жойлашади. Тукли хужайралар сигнал таъсирининг йўналишига сезгир бўлади (дирекцион сезгирлик). Қўзғатувчи таъсир стереоцилийдан киноцилий томон йўналса тукли хужайра қўзғалади, аксинча таъсир киноцилийдан стереоцилийлар томон йўналган бўлса тукли хужайра тормозланади. Эшитув доғларининг эпителийсида турлича кутбланган хужайралар 4 та гуруҳга тўпланган ҳолда жойлашади. Шу туфайли отолит мембранаси силжиганда тананинг муайян мушаклари тонусини бошқарувчи гуруҳ хужайраларигина қўзғалади. Айни шу вақтда бошқа гуруҳ хужайралари тормозланади. Афферент синапслар орқали олинган импульс даҳлиз нерви орқали вестибуляр анализаторнинг тегишли қисмига узатилади.

Бўсаға даражасидан юқори товуш таъсирларида (акустик травма) ва баъзи ототоксик препаратлар (стрептомицин, гентамицин каби антибиотиклар) қўлланилганда тукли хужайралар нобуд бўлади. Агар мушукларда жарроҳлик йўли билан ярим айлана каналлар ишдан чиқарилса,

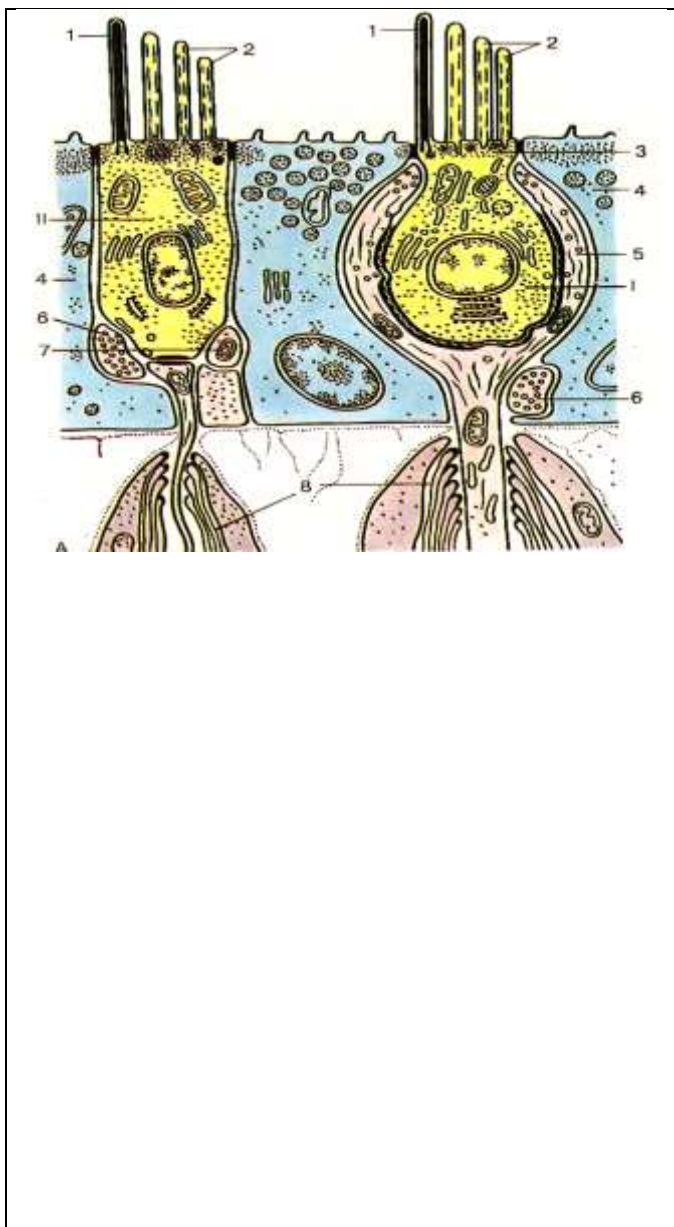
у ҳолда ҳайвонларда бошнинг бурчакли тебраниш (осцилляция) лари рўй беради ва калла тез-тез пастга тушиб кетаверади. Одамда вестибуляр фаолиятни бузилиши (масалан, менингитни асорати сифатида) гавда вазияти турғунлигини йўқолишига олиб келади ва шу билан бирга уни денгиз касаллигига чалинмайдиган қилиб қўяди. Таянч эпителиал ҳужайралар (epitheliocytī sustentans) сезувчи ҳужайралар орасида жойлашади ва овал шаклидаги қорамтир ядролари билан ажралиб туради. Уларнинг цитоплазмасида митохондриялар жуда кўп. Ҳужайраларнинг апикал учида кўп сонли ингичка цитоплазматик микроворсинкалар бўлади.



Расм 11.24. Ампуляр қирранинг тузилиши схемаси.

- эпителий
- таянч ҳужайралар
- сезувчи тукли ҳужайралар
- тукчалар
- дирилдоқ гумбаз
- нерв толалари
- нерв охирлари

Эшитув қирраси (кристалар) ярим айлана каналларнинг ҳар бир ампуляр кенгаймаларида кўндаланг бурмалар кўринишида жойлашади (расм 11.24). Эшитув қирраси сезувчи тукли ва таянч ҳужайралар билан қопланган.



Расм 11.25. Эллипсимон копчадаги эшитув доғлари хужайраларининг ультраструктураси схемаси:

А – цилиндрсимон тукли хужайра;
 Б – кўзасимон ёки ноксимон тукли хужайра.

- 1 – киноцилия
- 2 – стереоцилия
- 3 – кутикула
- 4 – таянч хужайра
- 5 – нерв охири
- 6 – эфферент нерв охири
- 7 – афферент нерв охири
- 8 – миелинли нерв толаси

Ушбу хужайраларнинг апикал қисми махсус дирилдоқ тиниқ гумбаз (*cupula gelatinosa*) билан қопланган, у бўшлиғи йўқ қалпоқчага ўхшаб кетади. Унинг узунлиги 1 мм га етади. Гумбазнинг дирилдоқ моддаси ичида сезувчи хужайраларнинг туклари ётади. Тукли хужайраларнинг нозик тузилиши ва иннервацияси эшитув доғларининг хужайраларига ўхшаш. Фаолияти жиҳатидан дирилдоқ гумбаз бурчакли тезланишларнинг рецептори ҳисобланади. Бошнинг ҳаракатида ёки тананинг тезлик билан айланишида гумбаз ўз ҳолатини бир оз ўзгартиради. Ярим айлана каналлардаги эндолимфанинг ҳаракати таъсирида гумбазни қийшайиши

тукли хужайраларни қитиқлайди. Уларнинг кўзғалиши тананинг тегишли қисмидаги скелет мушакларини жавоб реакциясини чақиради, у эса тана ҳолатини ва кўз мушаклари ҳаракатини тўғрилайди.

Иннервацияси. Спирал ва вестибуляр аъзоларнинг тукли сезувчи (сенсор) хужайраларида биполяр нейронларнинг сезувчи нерв охирлари мавжуд. Нейронларнинг таналари эса спирал суяк пластинкасининг асосида спирал ганглияни ҳосил қилиб жойлашади. Нейронларнинг кўпчилик қисми (биринчи тип) йирик биполяр хужайралар бўлиб, йирик ядро ва майда доначали хроматин тутади. Цитоплазмасида рибосомалар жуда кўп, нейрофиламентлар кам учрайди. Нейронларнинг иккинчи тури майда псевдоуниполяр нейронлардан иборат. Улар зич хроматинли ядросининг эксцентрик жойлашганлиги, цитоплазмасида рибосомаларнинг камлиги ва нейрофиламентларни кўп тўпланганлиги, нерв толаларининг суст миелинлашганлиги ва кохлеар нервни кесгандан сўнг турғунлиги (резистентлиги) билан ажралиб туради.

Нейронларнинг биринчи типи афферент сигналларни асосан ички тукли сезувчи хужайралардан, нейронларнинг иккинчи тури эса – ташқи тукли сезувчи хужайралардан олади. Даҳлиз-чиғанок нерви толаларининг бир қисми вестибуляр ядро орқали транзит бўлиб ўтади ва ўрмаловчи толалар таркибида миячага етиб боради ҳамда у ерда ноксимон хужайралар (Пуркинъе хужайралари) да тугайди.

Вестибулокохлеар (даҳлиз-чиғанок) сенсор системасининг оралик қисми даҳлиз тугунининг биполяр нейронлари аксонларидан бошланади. Даҳлиз тугуни ички эшитув йўлининг тубида жойлашади. Иккинчи тип нейронларнинг таналари афферент йўлнинг даҳлиз (юқори, латерал, медиал ва пастки вестибуляр) ядроларида жойлашади. Даҳлиз ядроларидан сигналлар орқа миянинг мотонейронларига, миячага, кўзни ҳаракатлантирувчи нервлар ядроларига, ретикуляр формацияга ва бош мия ярим шарлари пўстлоғига узатилади. Эшитув анализаторининг ўтказувчи

қисми кохлеар (чиғанок) нерви ҳисобланади, у спирал ганглиядан узунчоқ миянинг чиғанок ядроларига боради. Оралиқ бўлимларига узунчоқ миянинг (шу ва қарама-қарши томондаги) чиғанок (кохлеар) ядролари, юқори олива, ўрта мия томининг пастки икки тепалиги, трапециясимон тана, латерал илмоқ ва пастки икки тепалик қўлчалари ядролари ҳам киради.

Эшитувсенсор системаси оралиқ қисмининг охирги бўлими бўлиб медиал тирсақли тана ҳисобланади. Мазкур ядроларда на фақат оралиқ йўллари бирин-кетин пўстлоқ марказларига марказга интилувчи уланиши, балки эфферент йўллари уланиши ҳам содир бўлади. Шу ернинг ўзида пўстлоқ ва пўстлоқ ости марказларидан келувчи марказдан қочувчи тормозланиш ҳам рўй беради. Эшитув сенсор системасининг пўстлоқ маркази нейронлари юқори чакка бурмасида жойлашган. Бу ерда товуш сифатининг (интенсивлиги, тембри, ритми, тони) 3- ва 4-каватлар нейронларида уйғунлашуви амалга ошади. Эшитув анализаторининг пўстлоқ маркази бошқа сенсор системаларнинг пўстлоқ марказлари, ҳамда пўстлоқнинг мотор зонаси билан жуда кўп ассоциатив алоқаларга эга.

Туклисезувчи хужайраларнинг ўзига хослиги уларнинг иннервациясидадир: бу ерда нерв охирлари ҳам афферент (кўпчилиги), ҳам эфферент бўлиши мумкин. Ички тукли хужайралар асосан эфферент толалар билан таъминланган, ушбу толалар эшитув нерви жами толаларининг 95 % яқинини ташкил қилади. Ташқи тукли хужайралар эса асосан эфферент иннервация олади (чиғанок эфферент толаларининг 80 % ини ташкил қилади). Иккала тип хужайраларининг эфферент толалари кесишган ва кесишмаган оливокохлеар (оливо-чиғанок) тутамларидан келади. Туннелни кесиб ўтадиган толалар сони 8000 атрофида бўлиши мумкин. Битта тукли сезувчи хужайранинг базал қисмида эшитув нервининг афферент толалари ҳосил қилган 20 тагача синапс бўлади. Эфферент терминаллар эса ҳар бир ички хужайрага биттадан бўлади, уларда диаметри 35 нм гача бўлган думалоқ тиниқ синапс пуфакчалари жойлашади.

Ички тукли хужайраларнинг остида кўп сонли аксо-дендритик синапслар кўринади. Улар афферент толаларда эфферент толалар ҳосил қилган синапслар бўлиб, фақат оқиш, лекин анча йирикрок, диаметри 100 нм ва ундан ортиқ бўлган донатор пуфакчалар тутди. Ташқи тукли хужайраларнинг базал юзасида афферент синапслар жуда кам, битта толанинг тармоқлари 10 тагача хужайрани иннервация қилади. Мазкур синапсларда оз миқдорда диаметри 35 нм ва ундан кичик (6-13 нм) бўлган оқиш пуфакчалар кўринади. Эфферент синапслар анча кўп бўлиб, 1 та хужайрага 13 тагача тўғри келади, уларда синапс ости цистерналари рибосомалари билан бирга кўринади. Эфферент терминалларда диаметри 35 нм гача бўлган думалоқ оқиш пуфакчалар ва диаметри 100-300 нм бўлган донатор пуфакчалар жойлашади. Бундан ташқари, ташқи тукли хужайраларнинг ён юзаларида диаметри 35 нм гача бўлган синапс пуфакчалари бўлган ингичка шоҳчалар кўринишидаги терминаллар бўлади. Ташқи тукли хужайралар остида эфферент толаларнинг афферент толаларга бирикишлари мавжуд.

Синапслар медиаторлари. Тормозловчи медиаторлар. Ацетилхолин ички ва ташқи тукли сезувчи хужайралардаги оливокохлеар тутамлардан келувчи эфферент терминалларнинг асосий медиатори ҳисобланади. Унинг вазифаси акустик сигналларга эшитув нерви толаларининг жавобини пасайтиришдан иборат. Ҳам ички, ҳам ташқи тукли хужайралардаги барча терминалларда ацетилхолинни борлиги тасдиқланган.

Опидлар (энкефалинлар) ички ва ташқи тукли хужайралар остидаги эфферент терминалларда йирик (100 нмдан катта) донатор пуфакчалар кўринишида аниқланган. Уларнинг вазифаси рецепторларга бевосита таъсир этиш ёки ионлар ва медиаторларга нисбатан мембрананинг ўтказувчанлигини ўзгартириш йўли билан ацетилхолин, норадреналин, гамма-амин-мой кислотаси (ГАМК) каби бошқа

медиаторлар фаоллигини модуллаштириш (ўзгартириш) дан иборат. Гамма-амин-мой кислотаси (ГАМК) эфферент терминаллардаги ва ички тукли сезувчи хужайраларнинг остидаги эфферент толаларнинг афферент толаларга бирикиш соҳасидаги диаметри 25-35 нм бўлган пуфакчаларда бўлади. ГАМК ва глицин тормозловчи таъсир кўрсатади.

Қўзғатувчи медиаторлар (аминокислоталар). Глутамат ички тукли хужайраларнинг остидаги соҳада ва спирал ганглиянинг I тип нейронларида аниқланган. Аспартат ташқи тукли хужайралар атрофидаги ГАМК тутувчи терминалларда ва спирал ганглияларнинг II тип нейронларида топилган. Глутамат рецепторлари афтидан мембранадан у билан боғланган Ca^{2+} ионларини чиқарилишини ҳамда K^{+} ва Na^{+} каналларини бошқарилишини таъминлайди. Эшитув нервнинг толаларида глутамат ва аспартат синтезини таъминловчи ферментлар микдори бошқа нервларга қараганда 2-5 марта юқори бўлади.

Васкуляризацияси. Пардали лабиринт артерияси юқори мия артериясидан бошланади. У даҳлиз ва умумий чиғаноқ тармоқларига бўлинади. Даҳлиз артерияси эшитув доғлари соҳасида капиллярлар тўрини ҳосил қилади. У эллипсимон ва юмалоқ қопчаларнинг пастки ва ён қисмларини ҳамда ярим айлана каналларнинг юқори ён қисмларини қон билан таъминлайди. Умумий чиғаноқ артерияси спирал ганглияни қон билан таъминлайди ҳамда вестибуляр нарвон ва спирал суяк пластинкасининг суяк усти пардаси орқали спирал аъзо базал мембранасининг ички қисмларигача кириб боради. Чиғаноқнинг веноз системаси чиғаноқда, даҳлизда ва ярим айлана каналларда бир-биридан мустақил жойлашган учта веноз чигаллардан иборат. Лимфа томирлари чиғаноқда топилмаган. Спирал аъзода қон томирлар бўлмайди.

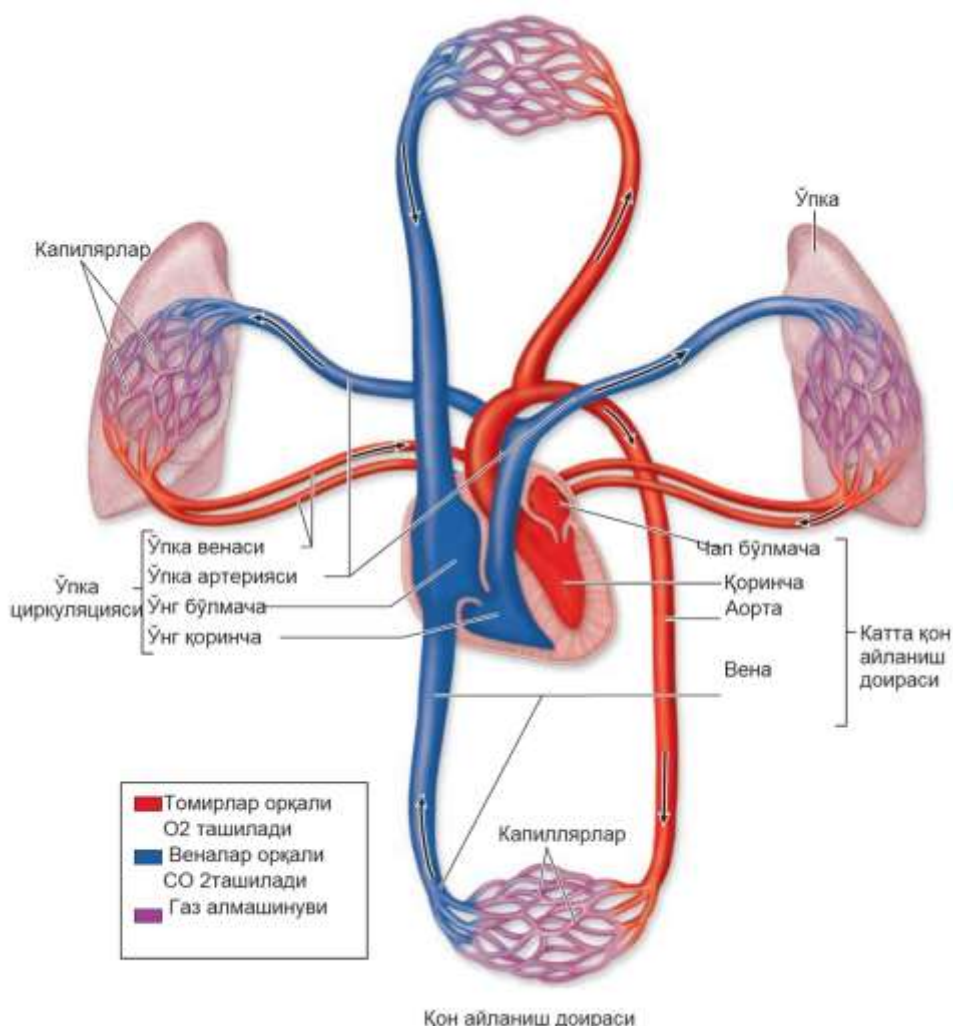
Ёшга боғлиқ ўзгаришлар. Ёш ўтган сари эшитув аъзосининг бузилишлари рўй бериши мумкин. Бунда товуш ўтказувчи ва товушни қабул қилувчи системалар алоҳида-алоҳида ёки биргаликда ўзгаради. Бу

Ўзгаришлар суяк лабиринтининг овал тешиги соҳасида оссификация (суякланиш) ўчоғининг пайдо бўлиши ва уни узангининг тери ости пластинкасига тарқалиши билан боғлиқ. Узангининг овал дарчадаги ҳаракатчанлигини йўқолади, бу эса эшитиш бўсағасини кескин пасайтиради. Ёш ўтган сайин товуш қабул қилувчи нейросенсор система кўпроқ шикастланади. Чунки тукли сезувчи хужайралар ўз ҳаёт циклини ўтаб, нобуд бўлади ва қайта тикланмайди.

ХII БОБ

ЮРАК ВА ҚОН ТОМИРЛАР СИСТЕМАСИ

Ушбу системага юрак, қон ва лимфа томирлари киради. Юрак ва томирлар системаси организм аъзо ва тўқималарини қон билан таъминлайди, қон орқали аъзо ва тўқималарга озиқ моддалар, кислород ва биологик актив моддаларни етказди, шу билан бирга, улардан моддалар алмашинуви натижасида ҳосил бўлган қолдиқ моддаларни ва газларни, синтез маҳсулотларини олиб чиқишда хизмат қилади.



Расм 12. 1. Юрак-қон томирлар системаси схемаси.

ҚОН ТОМИРЛАРИ

Қон томирлар ҳар хил диаметрдаги найчалар системаси бўлиб, артериялар, артериолалар, қон капиллярлари (гемокапиллярлар), венулалар, веналар ва артериоло-венуляр анастомозлардан ташкил топган. Артериялар юракдан бошланиб, аъзоларга қараб оқади. Веналар орқали қон аъзолардан юракка оқиб келади. Гемокапиллярлар артерия ва вена томирлари ўртасида жойлашади. Баъзан улар иккита бир хил томирлар (иккита артерия ёки иккита вена) ўртасида бўлиши ҳам мумкин. Бунга капиллярларнинг «ажойиб тўри» дейилади (масалан, бундай капиллярлар тўрини буйракда, жигарда кузатиш мумкин).

Қон томирларнинг тараққиёти. Дастлабки қон томирлар эмбриогенезнинг 2–3 ҳафталарида сариклик қопчаси деворининг мезенхимасида ва хорион деворидаги қон оролчалари кўринишида пайдо бўлади. Оролчалар атрофидаги мезенхима хужайралари яссилашиб, бўлажак қон томирларнинг эндотелийсини ҳосил қилади, марказдаги хужайралар эса юмалоқлашиб, дифференциаллашади ва қон хужайраларига айланади. Томирларни ўраб турган мезенхима хужайраларидан перицитлар, силлик мушак хужайралари, фибробластлар ҳосил бўлади. Янги қон оролчаларининг тўхтовсиз пайдо бўлиб бориши ва уларнинг ўзаро қўшилиши натижасида найчалар шаклидаги капиллярлар ҳосил бўлади. Улар бир-бирлари билан тутшиб, капиллярлар тўрини ҳосил қилади.

Қон айланиши бошланиши билан томирлар девори тўқимасининг гемодинамик шароитга (қон босими ва тезлигига) мутаносиб равишда ўзгариши содир бўлади.

Томирларнинг деворининг умумий тузилиши

Барча қон томирларнинг девори, капиллярлардан ташқари, силлик мушак хужайралари, бириктирувчи тўқима ва эндотелийдан иборат.

Томирларнинг деворининг тузилишига қон босим, механик ва метаболитик омиллар ҳам таъсир қилади.

Эндотелий эпителий тўқимасининг махсус бир тури бўлиб, қон ҳамда тўқима суюқлиги орасида ярим ўтказувчи тўсиқ вазифасини бажаради. Томирларнинг деворидаги эндотелий хужайралари, ясси шаклда бўлади, бироқ ядроси бор соҳаси бироз бўртиб туради, эндотелий хужайралари доимо базал мембранада ётади. Цитоплазмаси орқали фаол ва суст диффузия жараёнлари кечади. Эндоцитозжараёнида иштирок этади. Бундан ташқари, эндотелий қон ва тўқимасуюқликлари орасида бир қанча вазифаларни бажаради:

Эндотелий ўзидан антитромботик омилни ишлаб чиқаради. Буларнинг вазифаси қонни томир ичида ивиб қолишига тўсқинлик қилиш (масалан, гепарин).

Маҳаллий қон томирларнинг тонусини ва қон оқишини бошқариб боради, у бирнеча ҳил омилларни синтезлаб, томирларнинг деворидаги силлиқ мушак хужайраларини қисқаришини таъминлайди.

Эндотелий хужайралари яллиғланиш ва иммун жараёнларда ҳам иштирок этади. Венулалар деворидаги эндотелий хужайралари махсус лейкоцитларни яллиғланиш ва инфекция ўчоқларига чиқаради. Эндотелий хужайралари шунингдек, махсус моддаларни ишлаб чиқаради, улар интерлейкинлар дейилади, улар яллиғланиш ўчоқларида оқ қон таначаларини фаоллаштиради.

Турли ҳил шароитларда эндотелиал хужайраларитурли ҳил ўсиш омилларини ишлаб чиқаради, улар қон томирларнинг қурилишида иштирок этади.

Ўсиш омили, томирларнинг эндотелиалийсини ўсишини таъминловчи омил (VEGF), эмбрионал мезенхиманинг ўсишини таъминлайди (васкулогенез), катта ёшдаги одамларда томирларни ушлаб туради, капиллярларнинг тузилишида қатнашади, уларни репаратив ва

физиологик регенерация жараёнларида иштирок этади. Бу иккала жараёнда ҳам ўсиш омили ангиопозитиништирок этиб, улар томирларнинг деворидаги силликмушак хужайралари ва фибробластларни стимуллайди, бу эсатомирларнинг деворини шаклланишида катта аҳамиятга эга.

Соғлом томирларда эндотелий антитромбоген омилни ишлаб чиқаради, қоннинг шакли элементлари, жумладан эритроцитлар, тромбоцитларнинг чўкмагатушиб қолишига тўсқинлик қилади. Қон томирлари деворининг бутунлигига шикаст етса, эндотелий си жароҳатланади, субэндотелийдаги коллаген толалар тромбоцитларнинг агрегациясини чақиради. Бунинг натижасида тромбоцитлар қон плазмасидаги фибриногендан фибрин ҳосил бўлишига олиб келади. Томирларнинг ичида ҳосил бўлган ушбу тромб қон томирлар деворига ёпишиб, қон кетишини тўхтатади. Жуда кўп тромбларнинг қўшилишидан эмболлар вужудга келади. Бу иккала ҳолат ҳам инсон соғлиғига ҳавф туғдириши мумкин. Томирлар эндотелийсининг бутунлиги тромбоцитларни субэндотелий қавати билан алоқасига йўл қўймайди. Шунинг учун ҳам миокардинфарктида, инсульт ёки ўпка эмболиясида тромб ҳосил бўлишига тўсқинлик қилувчи препаратлар юборилади. Бусерин-протеаза, фибринни парчалаб, тромбни эритиб юборади.

Силлик мушак хужайралари капиллярлардан ташқари барча қон томирлар деворида учрайди, кўпчилик томирларда улар спиралсимон йўналган бўлади. Артериолалар ва майда калибрдаги артериялар деворида силлик мушак хужайралари тирқишли бирикишлар ҳосил қилиб бирикади, улар вазоконстрикция ва вазодилатация жараёнларини бошқаради, бунинг натижасида қонбосимни назорат қилинади. Қон томирларининг функционал вазифаларидан келиб чиққан ҳолда, қон томирлар деворида силлик мушак хужайраларидан ташқари, коллаген ва эластик толалар учрайди. Эластик толалар томирларнинг деворини таранглигини таъминлайди, босим пайтида уни кенгайтиради. Йирик калибрдаги

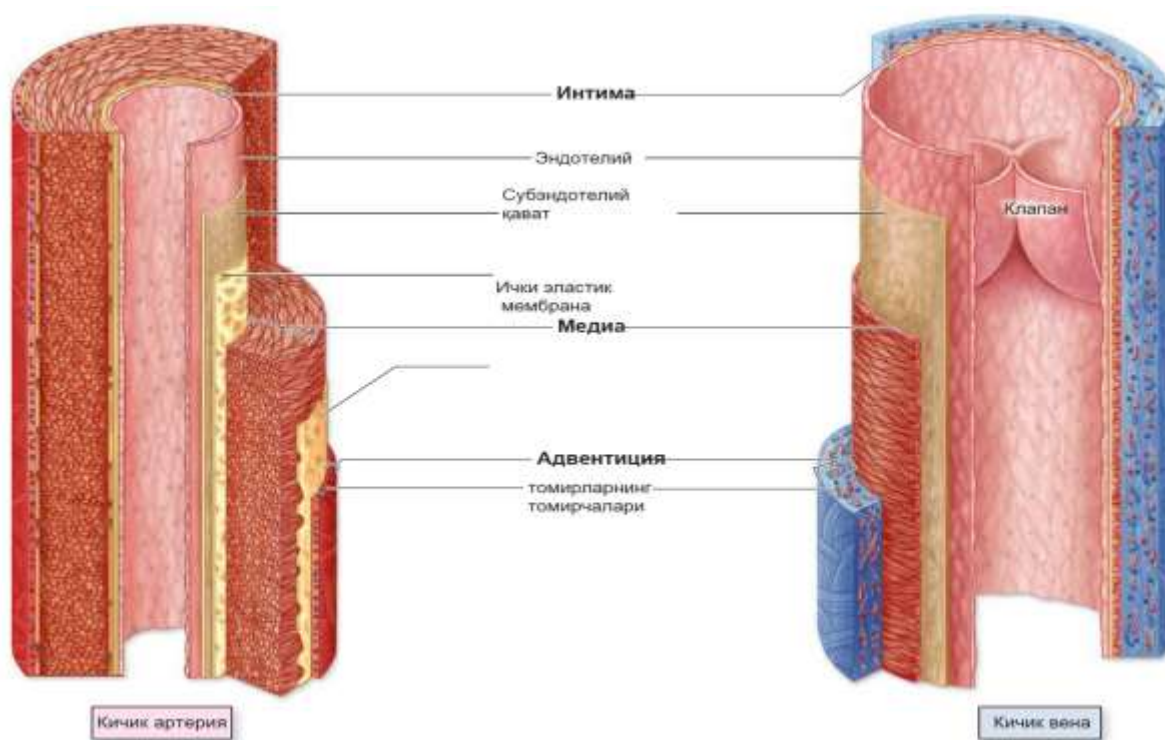
артериялар деворидаги эластин компоненти мушак қаватлари орасида параллел ламеллаларни ҳосил қилиб жойлашади. Томирлар деворидаги асосий модданинг компонентлари, жумладан протеогликанлар ва гликозаминогликанлар томирлар деворининг ўтказувчанлигига таъсир қилади.

Барча қон томирларининг девори учта пардадан иборат (расм 12.2). Ички пардаси - интима, ўрта пардаси - медиа ва ташқи пардаси - адвентиция дейилади.

Ички пардаси - эндотелий ва сийрактолали бириктирувчи тўқимали субэндотелий қаватидан ташкил топган. Артериялар ва йирик калибрдаги веналарнинг интимаси яхши ривожланган бўлиб, эластин оксидини тутади, уларнинг орасидаги ёриқлар диффузия жараёнига қулайлик яратади.

Ўрта пардаси - концентрик ҳалқа ҳосил қилиб жойлашган силлиқ мушак хужайраларининг қаватлари даниборат. Силлиқ мушак хужайраларининг орасида турли миқдордаги эластик толалар ва эластик ламеллалар, ретикуляр толалар ва протеогликанлар учрайди.

Ташқи пардаси - асосан I тип коллаген ва эластик толалардан ташкил топган. Ушбу парда томир деворини қон билан, шу билан бирга озик моддалар ва O_2 билан таъминловчи *Vasa vasorum* ("томирларнинг томирчаси") тутади. Томирларнинг интима қавати қон орқали диффуз озикланади. Йирик калибрдаги веналарнинг деворида артерияларга қараганда одатдагидан кўпроқ *Vasa vasorum* учрайди. Йирик калибрдаги қон томирларнинг деворида кўплаб вегетатив нерв тизимининг миелинсиз нерв толалари ҳам учрайди, бироқ артерияларнинг деворивеналарга нисбатан кўпроқ иннервацияланади.



Расм 12.2. Артерия ва веналар деворини тузилиши схемаси

АРТЕРИЯЛАР

Деворининг тузилишига қараб артериялар уч хил бўлади: эластик, мушак ва мушак-эластик типдаги артериялар. Барча артерияларнинг девори умуман бир хилда тузилган бўлиб, учта пардадан иборат: ички, ўрта ва ташқи.

Турли пардаларнинг тузилиши ва қалинлиги тананинг турли жойларидаги томирларда ҳар хил бўлиб, гемодинамик омиллар (қон босими ва тезлиги) га боғлиқ.

Эластик типдаги артериялар. Эластик типдаги артерияларга бевосита юракдан бошланувчи йирик томирлар, яъни аорта ва ўпка артериялари киради. Бу типдаги артерияларда қон катта босим (120–130 мм симоб устуни) ва тезлик (0,5–1,3 м/с) билан оқади. Эластик толалар ҳисобига ушбу артерияларнинг девори юрак систоласи вақтида чўзилади. Натижада томир бўшлиғи кенгайиб, қон зарби сусаяди. Диастола пайтида эса томир девори яна дастлабки ҳолатга қайтади. Эластик типдаги артериялар

тузилишини аорта деворининг тузилиши мисолида кўриш мумкин.

Ички парда томир бўшлиғига қараган бўлиб, ўз навбатида у ҳам уч қаватдан тузилган: эндотелий, эндотелий ости қавати ва эластик толалар чигали. Пардалар ўртасида чегара аниқ кўринмайди.

Эндотелий қавати базал мембранада жойлашган йирик, ясси хужайралардан ташкил топган. Одам аортасининг эндотелий хужайраларининг узунлиги 500 мкм гача, эни эса 150 мкм га етади. Бу хужайралар кўпинча бир ядроли бўлиб, электрон микроскопда ўрганилганда уларнинг цитоплазмасида турли шакл ва катталиқдаги, кўп миқдорда (200 дан 700 гача) митохондриялар кўринади. Эндотелий тўр сусти ривожланган бўлиб, мембранасида оз миқдорда рибосомалар тутади.

Эндотелий ости қавати қалин бўлиб, аорта деворининг 15–20 фоизини ташкил этади. У сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган ва кўп миқдорда ихтисослашмаган юлдузсимон хужайралар тутади. Бу қават *Ланханс қавати* деб ҳам номланади. Бу қаватда бўйлама йўналган айрим силлиқ мушак хужайралари ҳам учрайди. Ички парданинг хужайралараро асосий моддаси гликозаминогликанларга ва фосфолипидларга бой бўлиб, томир деворининг озиқланишида муҳим роль ўйнайди.

Эндотелий ости қаватидан сўнг эластик толалар чигали (тўри) жойлашган бўлиб, унда ички айлана ва ташқи бўйлама қатламларни ажратиш мумкин.

Аортанинг ички пардаси юракдан чиқиш жойида учта ярим ойсимон клапанлар ҳосил қилади. Ички парданинг эластик толалар тўри чегарасиз ўрта пардага ўтади.

Ўрта парда жуда кўп дарчали эластик мембраналардан ташкил топган. Мембраналар эластик толалар билан ўзаро бирлашиб, бошқа пардаларнинг эластик элементлари билан биргалиқда ягона *эластик каркас* ҳосил қилади. Шунинг учун пардалар ўртасида чегара аниқ кўринмайди.

Дарчали эластик мембраналарнинг сони 40–50 тага етади. Улар орасида оз миқдорда фибробластлар учрайди. Мембраналар орасида уларга нисбатан қийшиқ йўналган силлиқ мушак хужайралари жойлашади. Ўрта қаватнинг бундай тузилиши аорта деворининг эластиклигини таъминлайди, систола даврида у кенгайиб, қон зарбини юмшатади ва диастола вақтида томир деворининг тонусини сақлаб туришга ёрдам беради.

Ташқи парда сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, унда асосан узунасига йўналган кўп миқдордаги эластик ва коллаген толалар учрайди. Ташқи пардада томирларнинг нервлари ва майда томирлари жойлашган бўлиб, улар қон томир деворини иннервацияси ва қон билан таъминланишида муҳим ўрин тутаяди. Ташқи парда томир деворининг чўзилиб ёки ёрилиб кетишидан сақлайди.

Мушак-эластик ёки аралаш типдаги артериялар бевосита аортадан бошланувчи йирик томирлар (масалан, уйқу ва ўмров ости артериялари) киради. Пардалар ўртасида чегара аниқ кўринади.

Аралаш типдаги артерияларнинг девори эластик типдаги артериялардан кўп фарқ қилмайди, бироқ ички ва ўрта қаватлар ўртасидаги ички эластик мембрана яққол ажралиб туриши натижасида улар орасидаги чегара аниқ кўринади.

Бу артерияларнинг ўрта пардасида силлиқ мушак хужайралари билан эластик толалар ва дарчали эластик мембраналар сони деярли тенг. Силлиқ мушак хужайралари ва эластик толалар айланасига йўналган бўлиб, улар орасида оз миқдорда фибробластлар ва коллаген толалар учрайди.

Ташқи пардада айрим силлиқ мушак хужайраларини тутувчи ички коллаген ва эластик толалардан иборат ташқи қаватларни ажратиш мумкин. Коллаген ва эластик толалар тутамлари асосан бўйлама ва қийшиқ йўналган.

Мушак типдаги артериялар. Бу типдаги артерияларга организмдаги ўрта ва кичик калибрдаги артериялар киради. Тана, оёқ ва қўл, ички аъзолар артериялари шулар жумласидандир.

Мушак типдаги артериялар деворида силлиқ мушак хужайралари жуда кўп бўлиб, уларнинг қисқариши қон оқимига қўшимча куч беради ва аъзоларга қон келишини бошқариб туради. Эндотелий қавати хужайралари томирларнинг бўйлама ўқи бўйлаб ясси жойлашган. Эндотелий ости қавати асосан бўйлама йўналган коллаген ва эластик толалардан ташкил топган, улар орасида юлдузсимон, кам ихтисослашган хужайралар аниқланади. Эндотелий ости қавати ўрта ва йирик калибрли мушакли артерияларда яхши ривожланган бўлиб, кичик артерияларда жуда юпка бўлади, энг кичик артериялар – артериолаларда эса у ташқи адвентиция қаватига қўшилиб кетади. Ички эластик мембрана мушак типдаги артерияларда яхши ривожланган ва томирнинг кўндаланг кесимида ялтироқ эгри-бугри тасмача ҳолида кўринади. Электрон микроскопда у қават-қават бўлиб ётган тиниқ пластинкалардан иборат.

Ўрта қават қия спирал ҳолида жойлашган силлиқ мушак хужайраларидан иборат, улар орасида оз миқдорда фибробластлар ва коллаген ҳамда эластик толалар жойлашади. Силлиқ мушак хужайраларининг бундай жойлашиши улар қисқарганда томир ҳажмининг камайишига ва қоннинг майда томирларга сурилишига ёрдам беради. Йирикроқ мушак типдаги артериялар ўрта қавати эластик мембраналарни ҳосил қилиши мумкин. Эластик толалар ички ва ташқи қаватлар чегарасида эластик мембраналарга қўшилиб кетади. Натижада ягона эластик каркас ҳосил бўлиб, у бир томондан томирга эластиклик берса, иккинчи томондан томир деворининг таранглигини оширади. Бу эса артерияларнинг пучайиб қолишига йўл қўймайди ва уларда қоннинг тўхтовсиз оқишини таъминлайди. Мушак типдаги артериялар деворидаги силлиқ мушак хужайраларининг қисқариши қон босимини ушлаб туради ва аъзоларнинг микроциркуляция системасига қон келишини бошқаради. Ўрта ва ташқи қаватлар орасида ташқи эластик мембрана жойлашади. У бўйлама йўналган йўғон эластик толаларнинг зич тўридан ташкил топган бўлиб, баъзан яхлит эластик

пластинка шаклида бўлади. Одатда ташқи эластик мембрана ички эластик мембранага нисбатан анча юпқа бўлади ва ҳамма артерияларда ҳам яхши ривожланган бўлмайди.

Ташқи қават сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган. Унда аксарият толалар қия ва бўйлама йўналган бўлади. Бу қаватда нервлар ва артериялар деворини озиклантирувчи майда қон томирлар учрайди.

Артериялар кичрайиб борган сари уларнинг девори юпқалашади. Эндотелий ости қавати ва ички эластик мембрана жуда ҳам юпқалашиб кетади. Ўрта қаватда мушак ҳужайралари ва эластик толалар ҳам аста-секин камайиб боради. Ташқи қаватда ҳам эластик толалар камаяди, ташқи эластик мембрана эса йўқолиб кетади.

МИКРОЦИРКУЛЯТОРОҚИМ СИСТЕМАСИ

Бу системага артериолалар, капиллярлар, венулалар ва артериоло–венуляр анастомозларни ўз ичига олган майда томирлар системаси киради. Қон томирларнинг ушбу функционал комплекси лимфа капиллярлари ва лимфа томирлари билан ўралган бўлиб, уни ўраб турган бириктирувчи тўқима билан биргаликда аъзоларнинг қон билан таъминланишини бошқаради, қон ва капиллярлар орқали модда алмашилишини таъминлайди. Шу билан бирга дренаж ва қон депоси вазифаларини бажаради. Микроциркуляция системаси прекапилляр, капилляр ва посткапилляр томирларнинг қалин тўридан иборат. Ҳар бир аъзонинг вазифаларига мос равишда микроциркуляция системаси томирларининг шакли, диаметри ва зичлиги ўзига хос хусусиятларга эга бўлади. Микроциркуляция системаси томирлари қон оқимига қараб ўзгариб туради. Улар кенгайиб, ўзларида қон шакли элементларини тўплаши ёки торайиб, фақат қон плазмасини ўтказиши, ҳамда тўқима суяқлигининг ўтишини ўзгартириши мумкин.

АРТЕРИОЛАЛАР

Артериялар артериолаларга тармоқланади. Артериолалар энг майда мушак типигаги артерия томирлари бўлиб, диаметри 50-100 мкм дан ошмайди. Улар бир томондан артериялар билан боғланган бўлса, иккинчи томондан аста-секин капиллярларга ўтади. Артериолалар девори ҳам 3 қаватдан иборат, лекин барча қаватлар жуда суст ривожланган. Ички парда базал мембранада ётган эндотелийдан ва эндотелий ости қаватидан иборат. Эндотелий ости қавати хужайралари якка-якка ҳолда учрайди. Ички эластик мембрана артериолаларда унча тараққий қилмаган. Ўрта парда 1–2 қават жойлашган силлиқ мушак хужайраларидан ташкил топган бўлиб, улар спиралсимон йўналишга эга. Мушак хужайралари орасида эластик толалар ҳам учраб туради. Прекапилляр артериолаларда силлиқ мушак хужайралари якка-якка ётади. Капиллярларга яқинлашган сари улар сийраклашиб боради. Аммо артериоланинг прекапиллярларга ва прекапиллярнинг капиллярларга тармоқланган жойларида албатта бўлади. Ташқи эластик мембрана артериолалар деворида бўлмайди. Ташқи парда адвентициал хужайралардан ва ретикулин толалар йиғиндисидан иборат.

Артериолалар деворидаги спиралсимон йўналган мушак хужайраларининг қисқариши аъзоларга қон келишини бошқаришда муҳим аҳамиятга эга. Прекапилляр артериоланинг капиллярларга тармоқланиш жойида айлана жойлашган мушак хужайралари ҳисобига томир девори бирмунча торайиб, прекапилляр сфинктер вазифасини бажаради, шунинг учун уларни қон томирларнинг “жўмраги” ҳам дейилади.

Баъзи аъзо ва тўқималардаги артериолаларнинг ўзига хос хусусиятлари бўлиб, бу уларнинг бажарадиган вазифасига боғлиқ. Масалан, терининг терморегуляциясида, артериолаларкапиллярларга давом этмасдан, балки венулаларга қуйилади. Артериоло-венуляр шунтлар (ёки артериоло-венуляранастомозлар)да адвентиция қавати бошқа қаватларига нисбатан қалинроқ бўлади. Бу қон томирлар симпатик ва парасимпатик нерв

толалари томонидан иннервация қилинади. Автоном нерв толалари, артериола деворидаги мушакларнинг қисқаришини таъминлайди, шу билан бирга капиллярлардан қонни оқиб ўтишини бошқариб туради. Теридagi капиллярларга артериолалардан қоннинг кўплаб келиши, иссиқликни бутун тана бўйлаб аҳамиятли тарқалишини таъминлайди. Артериал қон босим юракдан отилиб чиқаётган қоннинг миқдорига ва қоннинг қаршилиқ кучига, асосан артериолалар деворининг қаршилиқ кучига боғлиқ.

КАПИЛЛЯРЛАР

Қон капиллярлари энг кўп сонли ва энг ингичка томирлар бўлиб, уларнинг диаметри томир функционал ҳолатига ва жойлашган аъзолар хусусиятига кўра ҳар хил бўлиши мумкин. Масалан, энг ингичка капиллярлар (диаметри 4,5–7 мкм) кўндаланг-тарғил мушакларда, нервларда ва ўпкада бўлса, бироз йирикроқлари (диаметри 7–11 мкм) – терида ва шиллиқ пардаларда учрайди. Қон яратувчи аъзоларда, эндокрин безларда ва жигарда йирик (диаметри 20–30 мкм ва ундан катта) капиллярлар бўлиб, улар *синусоид капиллярлар* деб аталади. Кўпинча капиллярлар тўр ҳосил қилади, улар қовузлоқ (тери сўрғичларида) ёки коптокчалар (буйракда томирлар коптокчаси) ҳосил қилиб жойлашиши мумкин. Қовузлоқ ҳосил қилган капиллярларда артериал ва веноз бўлимлар тафовут қилинади. Веноз бўлим артериал бўлимга нисбатан бироз кенгроқ бўлади. Турли аъзоларда капиллярларнинг зичлиги турлича бўлади ва бу ҳолат аъзо тўқималарининг морфо-функционал хусусиятига боғлиқ. Масалан, кўндаланг-тарғил мушак тўқимасида 1 мм² юзада 1400 капилляр бўлса, терида шунча майдонга 40 капилляр тўғри келади. Одатда тўқималарда физиологик шароитда 50 фоизга яқин капиллярлар ишламай туради. Бундай капиллярларнинг бўшлиғи жуда тор бўлади, аммо бутунлай бекилиб қолмайди. Фаолсиз капиллярга қон шаклли элементлари сиғмайди, аммо улар орқали қон плазмасининг айланиши давом этади (улар «ёпиқ» капиллярлар деб аталади). Фаол ёки

«очик» капиллярлар сони аъзоларнинг муайян пайтдаги иш фаолиятига боғлиқ.

Капиллярлар девори жуда юпқа бўлишига карамай, унда ҳам 3 катламни: эндотелий хужайраларидан ташкил топган ички, базал мембрана ва перицит хужайраларидан иборат ўрта ҳамда адвентициал хужайралар ва нозик коллаген толалардан иборат ташқи каватларни ажратиш мумкин. Эндотелий қавати капиллярнинг бўйига қараб чўзилган чегаралари нотекис бўлган ясси хужайралар қатлаמידан иборат. Эндотелий хужайраларининг узунлиги 25–30 (баъзан 75–175 мкм га), эни 8–10 мкм га етади. Хужайраларнинг қалинлиги ядро жойлашган ерда 3–5 мкм бўлса, четки қисмларида юпқалашиб, 0,1 мкм гача боради. Ядролари овал ёки юмалоқ бўлади, аммо баъзан унинг шакли ўзгариши ҳам мумкин. Электрон микроскопда қараганда эндотелий хужайрасининг капилляр бўшлиғига қараган юзаси, одатда, нотекис кўринишга эга бўлиб, узунлиги 0,1–0,7 мкм бўлган псевдоподиялар ва цитоплазматик ўсимталар ҳосил қилиши мумкин. Бундай тузилмалар айниқса капиллярларнинг веноз қисмида кўпроқ учрайди. Псевдоподиялар ва ўсимталар эндотелий юзасини оширади, эндотелий орқали суюқлик ўтишига қараб, уларнинг катталиклари ўзгариб туриши мумкин. Эндотелий хужайраларида органеллалар кам бўлиб, улар асосан ядро атрофида жойлашган. Уларнинг цитоплазмасида кўп сонли митохондриялар, везикулалар, ҳамда органеллалар учрайди. Эндотелиоцитлар бир-бири билан зич хужайралараро бирикишлар ҳосил қилиб бириккан бўлади. Зич хужайралараро бирикишлар капиллярлар деворининг ўтказувчанлигида муҳим роль ўйнайди. Бундан ташқари, бу хужайралар цитоплазмасида йўғонлиги 5 нм атрофида бўлган микрофиламентлар тутамлари учрайди. Улар хужайранинг цитосклетини ташкил қилади ва моддаларнинг хужайра ичида кўчиб юришларини таъминлайди. Эндотелий хужайраларининг ички ва ташқи юзалари бўйлаб пиноцитоз пуфакчалар ва вакуолалар жойлашади, улар эндотелий орқали ҳар

хил моддалар ва метаболитларнинг ўтишини таъминлайди. Базал мембрана толали тузилишга эга бўлиб, унинг қалинлиги 20–50 нм (баъзи аъзолар капиллярларида 150 нм гача) бўлади. Базал мембрана толаларининг йўғонлиги 2–3 нм атрофида бўлиб, бир-бири билан тутшиб кетган, улар орасида эса аморф модда бўлади. Эндотелий хужайралари билан перицитлар ўртасида базал мембрана баъзи жойларда юпқалашади ва узилади, бу жойда хужайралар цитолеммалари бир-бири билан зич боғланиш ҳосил қилиб бирикади. Бундай эндотелио–перицитар боғланиш соҳалари, эҳтимол, бир хужайрадан иккинчи хужайрага кўзғалишни узатиш жойлари бўлиши мумкин.

Юқорида айтиб ўтилганлардан ташқари, эндотелий хужайраларининг яна бир хусусиятларидан бири, моддаларни махсус механизмлар - оддий диффузия, трансцитоз йўллари орқали ўтказиши. Базал мембрананинг вазифаси, турли макромолекулаларни эндотелий хужайралари билан муносабатда бўлишини таъминлайди.

Перицитлар (Руже хужайралари)ни баъзи тадқиқотчилар базал мембрананинг таркибий қисми деб ҳисоблайдилар. Улар ҳамма томонидан базал мембрана билан ўралган. Перицитларнинг узун цитоплазматик ўсимталари капиллярларнинг бўйламасига йўналган. Электрон микроскоп ёрдамида ўсимталарда ингичка фибриллаларни кўриш мумкин. Перицитлар базал пластинкани ўзлари синтезлайди, шуниси билан эндотелий хужайраларига ўхшаб кетади. Перицитларда яхши ривожланган миозин, актин ва тропомиозин оқсиллари мавжудлиги, уларнинг асосий вазифаси қисқариш эканлигини англатади. Уларга келиб тугаган нерв охирларидан кўзғалиш перицитларга ўтказилади, бу уларнинг қисқариши ва капилляр деворининг торайишини таъминлайди. Демак, перицитлар капиллярлар девори бўйлаб қон оқишини бошқаришда ҳам иштирок этади. Тўқималарнинг шикастланишидан кейин, перицитларнинг пролиферацияси ва

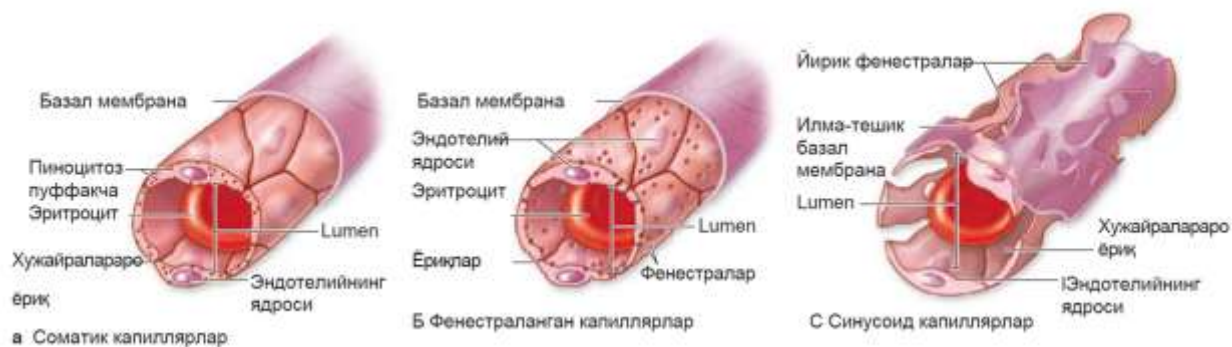
дифференциацияси натижасида, улар силлиқ мушак хужайралари, ёки кон томир деворидаги бошқа хужайраларга айланишлари мумкин.

Капиллярлар таснифи. Капиллярлар деворининг тузилиши улар жойлашган аъзонинг хусусиятларига мос келиб, унинг фаолиятини акс эттиради. Ультрамикроскопик капиллярлар девори жойлашуви ва бажарадиган вазифасига кўра турлича тузилган бўлади. Эндотелийси ва базал мембранасининг тузилишига кўра, капиллярларнинг қуйидаги турлари фарқ қилинади (расм 12.3):

1-тип капиллярлар яхлит эндотелий ва узлуксиз базал мембранадан ташкил топган. Улар соматик типдаги капиллярлар ҳам аталади. Бундай капиллярлар терида, мушакларда, бириктирувчи тўқималарда, ўпкада, экзокрин безларда ҳамда нерв тўқимасида учрайди;

2-тип капиллярлар девори кичик тешикчалар (фенестралар) тутган эндотелийдан ва узлуксиз базал мембранадан ташкил топган. Эндотелийдаги фенестралар диаметри 80 нмга яқин бўлади. Баъзи фенестралар юпкапротеогликанлардан иборат мембрана билан қопланган бўлади, баъзиларининг мембранасида трансцитоз жараёнида инвагинациялар ҳосил бўлади. Бундай капиллярлар ичак ворсинкаларида, эндокрин безларда ва буйрак қоптоқчаларида жойлашган;

3-тип капиллярларнинг эндотелийси ҳам, базал мембранаси ҳам узук-юлуқ бўлади. Бундай капиллярлар *синусоид капиллярлар* дейилади. Синусоидларнинг бошқа капиллярлардан фарқи, улар ёриқларининг диаметри 30-40 мкм бўлиб, қоннинг оқишини секинлаштиради. Суяк кўмиги, талоқ ва баъзи эндокрин безлар капиллярлари шу типга киради.



Расм 12.3. Капилляр турлари (схема).

Синусоид капиллярларининг алоҳида бир тури жигар бўлакчаларининг синусоид капиллярлари бўлиб, уларда базал мембрана бўлмайди, эндотелийорасида юлдузсимон макрофаглар (Купфер хужайралари) жойлашган бўлади.

Капиллярларнинг функционал аҳамияти жуда катта: катта қон айланиш доирасида қон билан тўқималар ўртасида барча турдаги моддалар алмашинуви жараёнлари, кичик қон айланиш доирасида эса, қон билан ҳаво ўртасидаги газ алмашинуви жараёнлари капиллярлар орқали содир бўлади. Капиллярлар деворининг юпқалиги тўқималар билан туташган умумий юзанинг, жуда ҳам катта (6000 м^2 дан ортиқ бўлганлиги, уларда қоннинг секин оқиши ($0,5 \text{ мм/с}$) ва қон босимининг паст ($20\text{--}30 \text{ мм симоб устуни}$) эканлиги модда ва газ алмашинуви учун қулай шароит яратади.

Капиллярлар девори уни ўраб турган бириктирувчи тўқима билан функционал ва морфологик жиҳатдан яқиндан алоқада бўлади. Базал мембрананинг ва томирни ўраб турган бириктирувчи тўқима асосий моддасининг ҳолатининг ўзгариши капиллярнинг ўтказувчанлигига дарҳол таъсир қилади. Бу эса организмнинг физиологик ва патологик ҳолатларида муҳим аҳамиятга эга. Моддаларнинг капиллярлар девори орқали сизиб ўтиш механизми ҳали тўла ўрганилмаган. Бу механизмлардан бири микропиноцитоз ҳодисасидир. Эндотелий хужайраларининг плазмолеммасидаги микротешиклар ҳам моддаларни ўтказиши мумкин,

деган фикрлар бор.

Ҳар хил физиологик ва патологик шароитларда капиллярлар бўшлиғининг ўзгариши кўп жиҳатдан улардаги қон босимига, артериола ва майда веналар деворида силлиқ мушак хужайраларининг тонусига, прекапилляр сфинктерларга ҳамда артериоло-венуляр анастомозлар ва перицитлар ҳолатига боғлиқ.

ВЕНУЛАЛАР

Микроциркуляция томирларининг қонни олиб кетувчи бўлими посткапилляр ва йиғувчи венулалардан иборат. Капиллярларнинг венулаларга ўтиши аста секинлик биланамалга ошади. Посткапилляр венулалар диаметри 8-30 мкм бўлиб, тузилишига кўра капиллярларга ўхшайди. Бироқ улардан диаметрининг каттароқ бўлиши ва деворида перицитларнинг кўплиги билан фарқ қилади. Йиғувчи венулалар (диаметри 30–150 мкм) деворида эса алоҳида-алоҳида жойлашган силлиқ мушак хужайралари бўлади, шунингдек ташқи пардаси анча яққол кўринади.

Венулалар лимфатик капиллярлар билан биргаликда дренаж вазифасини бажаради, қон билан тўқима суюқлиги ўртасидаги гемолимфатик мувозанатни бошқариб туради, тўқималарда модда алмашинуви натижасида ҳосил бўлган маҳсулотларни олиб кетади. Венулалар девори орқали лейкоцитлар ҳам ўтиши мумкин. Қоннинг секин оқиши (1–2 мм/с), қон босимининг пастлиги (10 мм симоб устунни атрофида) ва венулалар деворининг чўзилувчанлиги уларда қоннинг тўпланиши (депо) учун қулай шароит яратади.

Посткапилляр венулаларнинг деворидаги эндотелий хужайраларининг яна бир хусусиятларидан бири оқ қон таначаларини ушлаб қолишдир, натижада яллиғланиш ўчоқларига лейкоцитларнинг трансэндотелиал

миграциясини таъминлашдир. Бунинг натижасида, тўқималарда яллиғланиш кузатилганда, у ерга суюқлик тўпланиб, шиш ҳосил бўлади.

АРТЕРИОЛО-ВЕНУЛЯР АНАСТОМОЗЛАР (АВА)

Артериоло-венуляр анастомозларни деярли барча аъзоларда учратиш мумкин. Уларнинг диаметри 30–500 мкм, узунлиги эса 4 мм гача етиши мумкин. АВАлардан оқётган артериал қон капиллярларга ўтмасдан, тўғридан-тўғри веналарга қуйилади. АВА ларни тузилишига кўра икки гуруҳга ажратиш мумкин: 1. Ҳақиқий ёки типик АВА лар (шунтлар); 2. сохта ёки атипик АВА лар (ярим шунтлар).

Типик АВАларда венага тоза артериал қон қуйилади. Тузилишига кўра уларнинг ҳам икки тури фарқланади:

а) махсус беркитувчи тузилмага эга бўлмаган ва б) махсус беркитувчи тузилмага эга бўлган ҳақиқий АВАлар.

Махсус беркитувчи тузилмага эга бўлмаган АВАларда бир томирнинг иккинчисига ўтиши чегараси бўлиб артериола ўрта қаватининг тугаган жойи ҳисобланади. Қон оқими артериола деворининг ўрта қаватидаги силлиқ мушак ҳужайралари томонидан бошқарилади.

Махсус беркитувчи тузилмага эга бўлган АВАларнинг ҳам икки тури фарқланади:

1) туташувчи артерия типидagi АВА деворининг ички пардасида бўйлама йўналган мушак ҳужайралари яхши тараққий этган бўлиб, томир бўшлиғига чиқиб турувчи ёстикчалар ёки бурмалар ҳосил қилади. Мушак ҳужайраларининг қисқариши натижасида ёстикчалар томир бўшлиғини беркитади.

2) эпителиоид типидagi АВА лар, улар ҳам ўз навбатида оддий ва мураккаб бўлиши мумкин. Эпителиоид типидagi оддий АВА лар артериал қисмининг ўрта қаватида ички бўйлама ва ташқи айланасига йўналган силлиқ мушак ҳужайралари жойлашганлиги билан ажралиб туради. Анастомознинг

венoз қисмига яқинлашган сари уларнинг ички бўйлама қавати калта овал шаклдаги, цитоплазмаси оқиш мушак ҳужайралар (Е-ҳужайралар) билан алмашинади. Улар *эпителийсимон ҳужайралар* деб юритилади. Бу АВА ларнинг венoз қисми девори жуда юпқалашиб кетади. Ўрта қавати жуда кам миқдорда айлана жойлашган силлиқ мушак ҳужайраларини тутди. Мураккаб ёки коптокчасимон эпителиоид типдаги АВА ларнинг оддий анастомоздан фарқи шуки, уларда қон олиб келувчи артериола 2–4 та тармоққа бўлинади, сўнгра венoз сегментига ўтади. Бу тармоқлар ягона умумий бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Бундай анастомозлар қўл панжаларининг терисида кўплаб учрайди. Анастомоз деворидаги эпителийсимон ҳужайралар сувни ўзига шимиб, шишиш хусусиятига эга бўлганлигидан томир бўшлиғи торайиши ёки бутунлай беркилиб қолиши мумкин. Бу ҳужайралардан суюқликни чиқиши эса анастомоз орқали қон оқишини таъминлайди. Ана шундай тарзда анастомоз орқали қон ҳаракати бошқарилади.

*Атипик АВА*лар (яримшунтлар)да артериола ва венула бир-бири билан калта капиллярлар орқали бирлашади. Бу томир девори орқали қисман модда ва газ алмашинуви содир бўлади, шу сабабли венулага қисман аралаш қон қўйилади. Аъзолар орқали қон оқимини бошқаришда ва қон босимини бир маромда ушлаб туришда артериоло-венуляр анастомозларнинг аҳамияти жуда катта. Улар туфайли аъзолар ўз заруриятига кўра қон билан таъминланади. Аъзо ёки унинг бир қисми иш бажараётган бир пайтда қоннинг кўп қисми АВАлар орқали тўғридан-тўғри веналарга қўйилади. Қонни капиллярлар орқали ўтказиш заруриятининг камайиши юрак фаолиятини биров энгиллаштиради. Бундан ташқари, артерия қонининг босими анастомозлар орқали вена томирига узатилиши уларда қон оқимини тезлаштиради ва венада кислородга бой артериал қоннинг оқишини таъминлайди. Бундан ташқари, организмнинг қон айланишининг бузилгандаги ва ҳар хил патологик жараёнлардаги компенсатор

реакцияларида АВАлар жуда муҳим аҳамият касб этади.

ВЕНАЛАР

Веналарқон-томирлар системасининг юракка қонни аъзолардан олиб келувчи қисми ҳисобланади. Веналар деворининг тузилиши уларнинг фаолияти ва тананинг қайси қисмида жойлашганлиги билан узвий боғлиқ. Артерияларга нисбатан қон босимининг пастлиги (15–20 мм симоб устуни) ва оқим тезлигининг камлиги (аъзолар веналарида 10 мм/с атрофида) сабабли веналар девори юпка ва уларда эластик элементлар кам бўлади. Тананинг пастки қисмидаги веналарда қон ўз оғирлиги кучини енгиб ҳаракатланади ва бу ҳолат веналар деворида мушак элементларининг кучли ривожланишини, ҳамда уларда клапанлар бўлишини тақозо қилади. Тананинг юқори қисмидаги веналарда эса, қон ўз оғирлик кучи билан ҳаракат қилганлиги туфайли уларнинг девори анча юпка ва мушак элементлари кам бўлади. Қон оқиши хусусиятларига кўра баъзи аъзоларнинг (мия пардалари, кўзнинг тўр пардаси, қон яратувчи аъзолар, йўлдош)веналарида мушак элементлари бўлмайди.

Деворида мушак элементларининг ривожланиш даражасига қараб веналар икки типга бўлинади: 1) мушаксиз веналар ва 2) мушакли веналар. *Мушакли веналар* ўз навбатида яна уч гуруҳга бўлинади: 1) мушак элементлари кучсиз ривожланган, 2) мушак элементлари ўртача ривожланган ва 3) мушак элементлари кучли ривожланган веналар.

Мушаксиз ёки толали веналарга қаттиқ ва юмшоқ мия пардалари, кўзнинг тўр пардаси, суяк, талоқ ва йўлдош веналари киради. Мия пардалари ва кўзнинг тўр пардаси веналари қон босимига мос равишда ўзгарувчан бўлади. Улар жуда кенгайиши мумкин, лекин уларда тўпланган қон ўз оғирлик кучи билан йирикроқ веналарга осонгина оқиб боради. Суяк, талоқ ва йўлдош веналарининг девори эса уни ўраб турувчи тўқималар билан зич бирикиб кетган ва шу сабабли улар пучаймайди, қон улардан ҳам осон оқиб

боради. Бу веналарнинг девори базал мембрана устида ётган бир қават эндотелий хужайралари билан қопланган. Базал мембранадан ташқарида юпка бириктирувчи тўқимали ташқи қават бўлиб, у ўзини ўраб турган тўқималар билан қўшилиб кетади.

Мушак типигаги веналар:

1) *Мушак элементлари кучсиз ривожланган* веналарга тананинг юқори қисмида жойлашган кичик ва ўрта калибрли (1–2 мм) веналар ҳамда юқори ковак вена киради. Бу веналар девори ҳам уч қаватдан тузилган. Ички қават эндотелий ва яхши ривожланмаган субэндотелийдан иборат. Ўрта қаватда айланасига йўналган силлиқ мушак тутамлари жойлашган. Мушак тутамлари орасида бириктирувчи тўқима қатламлари жойлашиб, улар аниқ чегарасиз томирнинг ташқи қаватига қўшилиб кетади. Бириктирувчи тўқимадан иборат энг кучли тараққий этган ташқи қаватида айрим силлиқ мушак хужайралари, узунасига йўналган эластик толалар ва циркуляр ҳамда қийшиқ жойлашган коллаген толалар мавжуд.

2) *Мушак элементлари ўртача ривожланган* веналар деворида ҳам 3 та қават фарқ қилинади. Ушбу веналар типига елка венасини мисол қилиб олиш мумкин. Ички қават эндотелийдан иборат, унинг хужайралари артериялардагига нисбатан қисқароқ бўлади. Бириктирувчи тўқимадан иборат эндотелий ости қавати суст ривожланган бўлиб, у ерда узунасига йўналган айрим мушак хужайралари кузатилади. Венанинг ички эластик мембранаси суст ривожланган. Ўрта қават ҳам суст ривожланган бўлади, унда коллаген толалардан ташқари айланасига йўналган мушак хужайраларининг айрим тутамларини кўриш мумкин. Ташқи қават энг кучли тараққий этган. Унда узунасига йўналган силлиқ мушак тутамлари, шунингдек коллаген толалар эластик толаларга нисбатан кўп бўлади.

3) *Мушак элементлари кучли ривожланган* веналарга тананинг пастки қисмидаги йирик веналар киради. Улар тузилишининг ўзига хослиги, қон оқиш тезлигининг кескин сусайиши, томирда қон босимининг пасайиши

қоннинг ўз оғирлик кучини енгизиш учун керак бўладиган қўшимча заруриятлар билан боғлиқ. Томир деворининг ҳар учала қаватида мушак элементларининг кучли ривожланганлиги ва ички қаватда клапанларнинг борлиги ана шу билан изоҳланади.

Сон венаси мушак элементлари кучли тараққий этган венага мисол бўлади. Унинг девори ҳам уч қаватдан иборат. Ички қават эндотелий ва субэндотелийдан тузилган. Ички қават томир ичига туртиб чиққан клапанларни ҳосил қилади. Клапанларнинг асоси бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, унинг юзасини эндотелий хужайралари қоплайди. Клапанлар томирдаги қоннинг тескари оқишига тўсқинлик қилувчи тузилма ҳисобланади. Ўрта қават айланасига йўналган силлиқ мушак тутамлари ва улар орасидаги бириктирувчи тўқима қатламларидан иборат. Ташқи қават бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, унда узунасига йўналган силлиқ мушак хужайраларининг тутамлари жойлашади.

Веналарнинг ташқи ва ўрта қаватларида қон томирларнинг томирчалари ва нерв толалари кузатилади.

Баъзи аъзолар қон томирларининг ўзига хос тузилиши. Қон томирларнинг баъзи бўлимлари аъзоларга хос тузилишга эга. Масалан, калла суяги артериялари деворининг ўрта ва ташқи қаватларида эластик элементларининг суст ривожланганлиги билан ажралиб туради, ташқи эластик мембрана эса умуман бўлмайди. Ички эластик мембрана эса, аксинча, яққол кўришиб туради. Бош мия артериялари ҳам худди шундай хусусиятларга эга. Киндик артериясида ички эластик мембрана бўлмайди. Энга артерияси деворининг ички пардасида силлиқ мушак хужайралари тутамлари кучли тараққий қилган. Буйрак, ичак тутқич, талоқ ва тож артериялари деворининг ташқи пардасида бўйлама йўналган силлиқ мушак хужайралари тутамлари яхши ривожланган. Бачадон, жинсий олат, юракнинг сўрғичсимон мушаги ва киндик тизимчаси артерияларида, айниқса унинг йўлдошга ўтиш жойида, силлиқ мушак хужайралари тутамлари ҳам ички

хамда ташқи қаватларда учрайди.

Баъзи бир веналар ҳам қайси аъзода жойлашишига кўра ўзига хос хусусиятларга эга бўлади. Масалан, ўпка ва киндик веналарида ўрта пардасидаги циркуляр йўналган силлиқ мушак қавати яхши ривожланган бўлади ва артериолаларни эслатади. Юрак веналари эса ўрта қаватида бўйламасига йўналган силлиқ мушак хужайраларини тутади.

Дарвоза венасининг ўрта пардаси икки: ички айлана ва ташқи бўйлама мушак қаватларидан иборат. Баъзи веналар, масалан, юрак веналари ўз таранглигини оширувчи эластик мембрана тутади. Бу эса доимо қисқариб турадиган аъзода веналар ички бўшлиғининг мунтазам очиқ бўлишини таъминлаб туради. Юрак қоринчаларининг чуқур веналари синусоид капиллярларга ўхшаш тузилган бўлиб, деворида мушак хужайралари ва эластик мембраналар тутмайди. Юракнинг эпикард қаватида жойлашган веналарида бўйламасига йўналган силлиқ мушак хужайралари учрайди. Буйрак усти беши веналарининг ички қаватида бўйламасига йўналган силлиқ мушак хужайралари ёстикчасимон бўртиб жойлашади. Жигар венаси, ичак шиллиқ ости пардасидаги веналар, бурун шиллиқ қаватининг венаси, жинсий олат венаси ва бошқа веналар қон оқишини бошқариб турувчи мушакли сфинктерлар билан таъминланган.

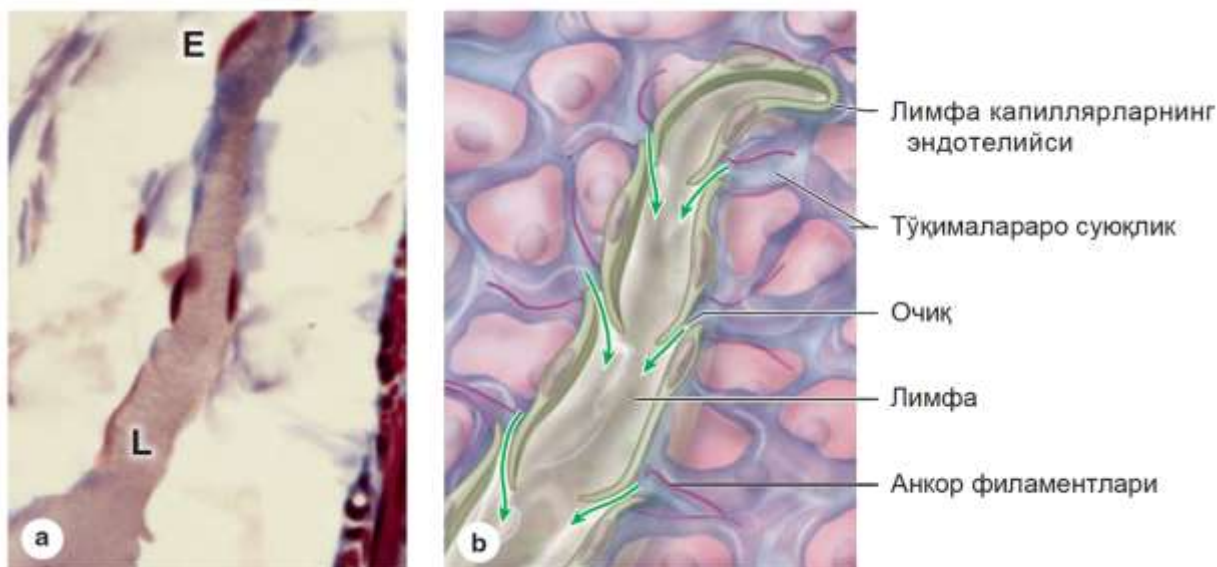
ЛИМФА ТОМИРЛАРИ

Қон томир тизимидан ташқари, организмда тўқималараро суюқликни, яъни лимфа деб аталувчисуюқликни йиғувчи, девори юпқа лимфа томирлар системаси ҳам мавжуд. Соғлом одамда лимфа суюқлигининг таркибида қизил қон таначаларини бўлмайдди, бироқ лимфа суюқлиги лимфоцитларга ва оқсилларга бой бўлади, шунинг учун у оқиш рангда бўлади. Организмнинг лимфа системасига лимфа томирларидан ташқари улар билан анатомик ва физиологик узвий боғлиқ бўлган лимфатик тугунчалар ҳам киради. Лимфа суюқлиги олиб келувчи лимфа томирлари орқали лимфатик тугунчаларга

қуйилади, бу ерда у лимфоцитларга бойийди, зарарли антигенлардан тозаланади, уларга нисбатан антитаначалар ишлаб чиқарилади, тозаланган лимфа суюқлиги олиб чиқувчи лимфа томири орқали катта лимфа томирларига, ундан эса вена қон томирларига қуйилади.

Тўқималарда лимфа томирлари бир учи берк найчалар шаклида бошланади ва улар ўзаро тутшиб лимфа капиллярлари тўрини ҳосил қилади. Капиллярлар аъзо ичидаги лимфа томирларига айланади, булар эса, ўз навбатида қўшилиб, аъзодан лимфа суюқлигини олиб кетувчи томирларни ҳосил қилади. Барча аъзолардан чиққан лимфа томирлари ўзаро қўшилиб бориб, ниҳоят иккита йирик лимфа томирини ҳосил қилади. Улар эса йирик веналарга қуйилади.

Лимфа капиллярлари тузилиши бўйича қон капиллярларига ўхшасада, бир қатор фарқ қиладиган хусусиятлари ҳам бор. Лимфа капиллярлари қон капиллярларидан кенг бўлиб, бир учи берк найчалар шаклида бошланади. Уларнинг девори бир қават эндотелий хужайраларидан иборат, бироқ улар қон капиллярларининг эндотелий хужайраларидан бир неча марта каттадир. Лимфа капиллярларининг эндотелий хужайраларида митохондриялари қон капиллярлариникига нисбатан йирикроқ бўлади ва цитоплазмада бир текис жойлашади. Эндоплазматик тўр, микропиноцитоз пуфакчалари анча кам учрайди. Лимфа капиллярларида базал мембрана ва перицитлар бўлмайди. Лимфа капиллярлари эндотелий хужайралари ўзаро ва бириктирувчи тўқиманинг оралиқ асосий моддасига эластик толалар тутувчи маҳсус тузилмалар орқали бирикади. Лимфа капиллярлари девори тузилишининг хусусиятлари уларнинг дренаж функциясига ниҳоятда мос келади (расм 12.4).



Расм 12.4. Лимфа капилляри. А-препаратда кўриниши. Б-схема.

Лимфа томирлари кичик, ўрта ва йирик томирларга бўлинади. Лимфа томирлари тузилиши бўйча веналарга ўхшайди. Уларнинг ўхшашлиги лимфа томирида ва венада қон оқиш шароитлари бир хил бўлиши билан боғлиқдир. Лимфа томирлари ҳам веналар каби мушакли ва мушаксиз бўлиши мумкин. Майда лимфа томирлари (30–40 мкм) асосан аъзолар ичидаги томирлар бўлиб, уларда мушак элементлари бўлмайди, девори эндотелийдан ва бириктирувчи тўқимадан иборат пардадан иборат. Ўрта ва йирик лимфа томирлари (0,2 мкм дан катта) деворида уч қават фарқ қилинади. Ички қаватида эндотелий ҳамда эластик ва коллаген толаларидан иборат эндотелий ости қавати, ҳамда унчалик яхши ривожланмаганички эластик мембрана фарқланади. Ички қават клапанлар ҳосил қилади. Ўрта қават айлана ва қийшиқ йўналган силлиқ мушак ҳужайралари, шунингдек, коллаген ва эластик толалардан тузилган. Тананинг пастки қисмида жойлашган лимфа томирларида бу қават яхши тараққий этган бўлади. Ташқи қават энг қалин қават бўлиб, бириктирувчи тўқимадан тузилган, унда узунасига йўналган силлиқ мушак ҳужайраларининг тутамлари учрайди.

Ташқи қават ички ва ўрта қаватлар қалинлиги йиғиндисидан ҳам бир неча марта каттадир.

Томирларнинг ёшга қараб ўзгариши. Ҳаёт давомида қон томирларнинг тузилиши тўхтовсиз ўзгариб боради. Қон томирлар турли функционал ҳолатлар таъсирида, тахминан 30 ёшларгача тараққий этиб боради. Сўнгра қон томирларнинг атрофида бириктирувчи тўқима ўсиб, қон томир деворининг зичлашишига олиб келади. Эластик типдаги артерияларда бу жараён бошқа томирларга нисбатан аниқ кўзга ташланади. Артерияларнинг ўрта ва ички қаватларининг асосий моддасида сульфатланган гликозамингликанлар ва толалар бўлади. 60–70 ёшдан сўнг артериялар ички қаватининг айрим жойларида коллаген толалар йўғонлашади. Бу эса артерия деворининг қалинлашишига олиб келади. Кичик ва ўрта артерияларда бу жараён суст кечади. Ёш улғайиб бориши билан ички эластик мембрана юпқалашади. Ўрта қаватдаги мушак хужайралари атрофияга учрайди, коллаген толалар кўпаяди, эластик толалар эса парчаланиб, айрим фрагментларга ажралади. Шу билан бирга ички пардаларда оҳакланиш юз беради, ёш улғайиши билан бу жараён кучайиб боради. 60–70 ёшдан ошганда ташқи пардада бўйлама йўналган силлиқ мушак хужайралари пайдо бўлади. Веналарда ҳам ёш улғайиши билан худди шундай жараёнлар вужудга келади. Томирлар томирчалари 50–60 ёшда анчагина торайсада, 65–70 ёшдан сўнг уларнинг ички бўшлиғи кенгаяди.

Томирлар иннервацияси. Қон томирлар вегетатив нерв системаси томонидан бошқарилади. Автоном системанинг нерв охирлари қон томирлар бўйлаб жойлашиб, уларнинг деворида тугайди. Бу нервлар миелинли ва миелинсиз бўлиши мумкин.

Капиллярларни иннервация қилувчи сезувчи нерв томирлари ўз шакли жиҳатидан жуда ҳам хилма-хил бўлиши мумкин. Артериолаларда сезувчи нерв охирлари ўта узун бўлиб, улар венулалар ва ҳатто атрофдаги бириктирувчи тўқималар билан алоқада бўлиши билан характерланади.

Венуладаги рецепторлар кўпинча зич тармоқланган бўлса, йирик ва ўрта калибрдаги артерияларда хилма-хил рецепторлар уларнинг барча пардасида жойлашади. Ташқи пардада кўпинча пластинкасимон нерв таначаларини кўриш мумкин. Ташқи парданинг юза томонида, қон томир атрофидаги сийрак толали бириктирувчи тўқимада, анча катта майдонни эгаллаб тармоқланиб ётган нерв охирилари ҳамда айрим нерв хужайраларини учратиш мумкин.

Артериоло-венуляр анастомозлар мураккаб рецепторларга эга бўлиб, улар анастомозларнинг артерия ва вена қисмларида умумий тарзда жойлашади. Қон томирларни ҳаракатлантирувчи рефлектор ёйнинг афферент қисми узунчоқ мияда жойлашган қон томирларини ҳаракатга келтирувчи марказда ётади, у ердан марказдан қочувчи толалар бошланади. Бу толалар орқа миянинг ён шохларидаги ядроларга бориб, сўнг симпатик занжир тугунларидаги нейритга интилади (преганглионар толалар). Симпатик тугунларда эффектор нейронлар жойлашиб, уларнинг аксонлари постганглионар тола сифатида, миелин пардасини йўқотган эффекторлар ҳолида қон томирлар деворида тугайди. Нерв толаларининг охириги шохчалари томирларнинг силлиқ мушак хужайраларида тугайди. Артерия ва венадаги эффекторлар бир хил тузилишга эга.

Томирлар регенерацияси. Қон ва лимфа томирлари юқори қайта тикланиш қобилиятига эга. Томирлар деворидаги жароҳатланиш натижасида ҳосил бўлган дефектларнинг тикланиши эндотелий хужайраларининг ўсиши ва регенерациясидан бошланади. Биринчи сутканинг охири, иккинчи сутканинг бошларида жароҳатланган жойда эндотелий хужайраларининг амитотик йўл билан бўлиниши бошланади, сўнгра иккинчи сутка охири, учинчи сутканинг бошида бу бўлиниш митотик бўлиниш билан алмашинади. Баъзи маълумотларга кўра артериялар эндотелий қаватининг тикланиши эндотелий ости қават хужайралари ҳисобига ҳам бориши мумкин.

Жароҳатланган томирларнинг ўрта ва ташқи қаватларида қайта

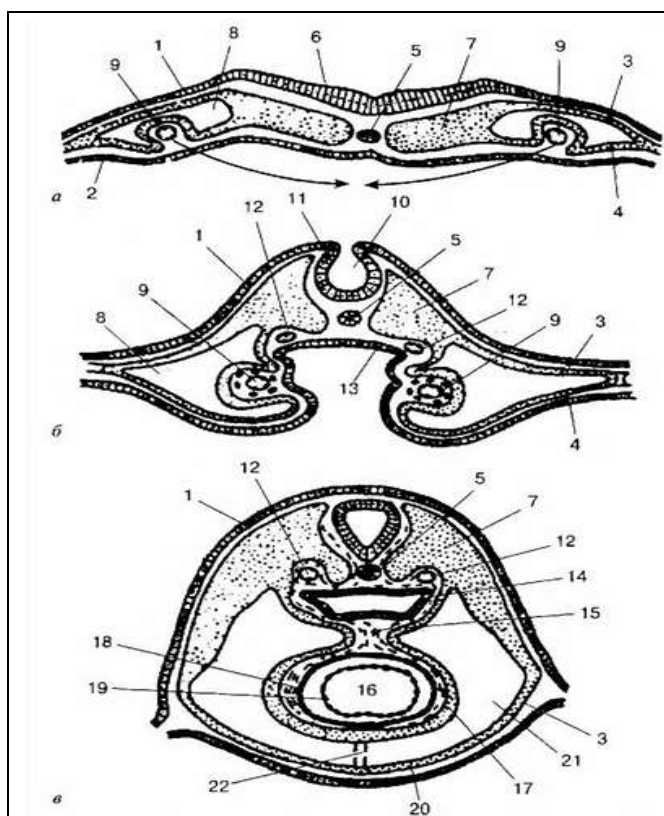
тикланиш бириктирувчи тўқимадан чандиқ ҳосил бўлиши билан боради. Томирларда мушак қаватининг тикланиши одатда жуда секин бориб, томирларнинг бошқа қаватларидан фарқ қилиб, бу қават тўлиқ тикланмайди. Эластик элементлар жуда ҳам суст ривожланади. Ўрта ва йирик калибрдаги томирларнинг узилиб қолиши жарроҳ аралашувисиз тикланмайди. Шу майдон атрофидаги қон айланиш эса барвақт тикланади. Бундай бўлишига бир томондан коллатерал томирларнинг компенсатор қайта тузилиши, иккинчи томондан, янги майда капилляр томирларнинг ўсиши ва тараққиёти сабаб бўлади. Лимфатик томирларнинг тикланиши қон томирларга нисбатан анча секин боради. Юза жойлашган майда лимфатик томирларнинг узилиб қолиши 4 кунда қайта тикланади. Лимфатик томирларнинг қайта тикланиши – регенерацияси эндотелиал найча дистал қисмининг куртакланиши ҳисобига ёки лимфатик томирларнинг олиб кетувчи томирларга қайта уланиши ҳисобига рўй беради.

Лимфа томирларнинг клиникадаги аҳамияти катта. Лимфа суюқлиги билан биргаликда кўпгина патоген микроорганизмлар, паразитлар ва ўсма касалликлари тарқалади. Шунинг учун ҳавfli ўсма касалликларида метастазни олдини олиш учун атрофдаги лимфа тугунлари олиб ташланади. Агар улар олиб ташланмаса, дренаж тизими ишдан чиқиб, ушбу соҳада шиш пайдо бўлади.

ЮРАК

Юрак тараққиёти эмбрион ривожланишининг иккинчи ҳафтасида чап ва ўнг томонда, эндодерма ва мезодерманинг висцерал варағи орасида мезенхима хужайраларининг тўпланишидан бошланади. Бу хужайраларнинг силжиши натижасида чўзинчоқ найчалар – юрак куртаги вужудга келади. Юрак куртагининг мезенхима хужайралари дифференциаллашиб эндотелий хужайраларига айланади. Кейинчалик чап ва ўнг найчаларнинг ўзаро қўшилиши натижасида ягона най ҳосил бўлиб, улар деворидан эндокард

вужудга келади. Бу жараён билан айна вақтда мезодерманинг висцерал варағи юрак куртагини ташқаридан ўрайди. Бу варақ *миоэпикардиал пластинка* деб аталади. Миоэпикардиал пластинка икки хил йўналишда ривожланиб, пластинканинг найчаларга ёндошган қисмидан миокард, ташқи катламидан эса эпикард тараққий этади. Эмбрион ривожланишининг 2-ойида миокард куртак хужайраларининг ҳажми катталашади ва уларда турли йўналишда жойлашган, кўндаланг-тарғил миофибриллалар пайдо бўлади. Бир қатор букланиш, бурилиш, сиқилиш ва муайян қисмларда тўсиқлар ҳамда кенгаймалар ҳосил бўлиши натижасида ривожланаётган юракнинг шакли ўзгаради ва ниҳоят у тўрт камерали бўлиб қолади. Юрак клапанлари эндокарддан ривожланади (расм 12.5).



Расм 12.5. Юрак тараққийети босқичлари (схема).

- 1-эктодерма
- 2- энтодерма
- 3- спланхнотомнинг париетал варағи
- 4 - спланхнотомнинг висцерал варағи
- 5- хорда
- 6 - нерв пластинкаси
- 7- сомит
- 8 - иккиламчи тана бўшлиғи
- 9- юракнинг эндотелиал жуфт куртаги
- 10- нерв тарновчаси
- 11- нерв болишлари
- 12 - пастга тушувчи аорта (жуфт)
- 13 - шаклланаётган бош ичак

	14 - бош ичак
	15 - орқа юрак тутқичи
	16 - юрак бўшлиғи
	17 - эпикард
	18 - миокард
	19 - эндокард
	20 - юраколди халтаси
	21 - перикардиал бўшлиқ
	22 - редукцияга учраган қорин юрак тутқичи

ЮРАК

Юрак мушакли аъзо. У қон томирлар системасининг қонни ҳаракатга келтирувчи асосий аъзосидир. Юрак девори уч қаватли пардадан: ички – эндокард, ўрта – миокард, ташқи – эпикарддан иборат. Юрак ташқаридан бириктирувчи тўқимали парда – перикард, яъни юрак олди халтаси билан ўралган. Эпикард ва перикард ўртасида суюқлик билан тўлган бўшлиқ бўлиб, у юрак ишини енгиллаштиради, яъни ишқаланиш кучини камайтиради.

Эндокард юракнинг ички, нисбатан юпқа қаватидир. У юрак барча камераларининг ички юзасини, шунингдек сўрғичсимон мушаклар, пай ипчалари, клапанларни қоплайди.

Эндокарднинг ўзи бир неча қаватлардан иборат. Энг ички, бевосита қон билан ювиладиган қавати эндотелий қаватидир. Эндотелий қавати томирлардаги сингари базал мембранада ётувчи бир қават ясси, полигонал эндотелий ҳужайраларидан иборат. Унинг остида кам дифференциаллашган

хужайраларга бой бириктирувчи тўқимадан тузилган эндотелий ости қавати жойлашган. Ундан чуқурроқда эса, эластик толалар ва силлиқ мушак хужайралари ўзаро бир-бири билан чалкашиб кетган мушак – эластик қават ётади. Шунини айтиб ўтиш керакки, бу қатламда эластик толалар ва мушак хужайраларининг нисбати юракнинг турли бўлимларида бир хил эмас. Масалан, юрак бўлмачаларида эластик толалар қоринчалардагига нисбатан кўпроқ учрайди ва у ерда толаларнинг зич тўрини ҳосил қилади. Баъзан эса ҳатто дарчали эластик мембраналар вужудга келиши мумкин. Силлиқ мушак хужайралари эса, аорта ва ўпка артерияларининг чиқиш жойида кўпроқ учрайди. Мушак – эластик қаватдан сўнг, эндокард ва миокард чегарасида жойлашган ташқи – бириктирувчи тўқимали қават ётади. Бу қатлам йўғон эластик толалар ҳамда узун эгри-бугри бўлиб жойлашган коллаген ва ретикуляр толалардан иборат. Ташқи бириктирувчи тўқимали қаватда қон томирлар кўплаб учрайди.

Эндокард юрак клапанлари шаклланишида иштирок этади. Клапанлар бўлмачалар билан қоринчалар ўртасида, қоринчалар билан аорта ҳамда ўпка артерияси ўртасида жойлашган. Юрак клапанлари зич толали бириктирувчи тўқимадан тузилган юпқа пластинкалардан иборат бўлиб, иккала юзаси эндотелий хужайралари билан қопланган.

Миокард юракнинг энг кучли тараққий этган ва энг муҳим қаватидир. Миокард кўндаланг-тарғил мушак тўқимасидан тузилган бўлиб, унда типик ва атипик мушак толалари фарқ қилинади. Типик мушак толалари қисқариш вазифасини, атипик толалар эса кўзғалишни ўтказиш вазифасини бажаради.

Типик мушак толалари айрим қисқарувчи мушак хужайралари – кардиомиоцитлардан тузилган. Кардиомиоцитлар бир қатор структур ва цитохимик хусусиятлари билан атипик мушак хужайралари ва скелетнинг кўндаланг-тарғил мушак толаларидан фарқ қилади. Бу хужайралар кетма-кет жойлашиб мушак толасини ҳосил қилади. Мушак толалари оралиқ пластинкалар воситасида айрим сегментларга – хужайралар тўпламига

бўлинади. Уларнинг тузилиши умумий гистология бўлими, мушак тўқималари боби, юрак мушак тўқимаси қисмида кўрилган. Юракнинг қисқарувчи мушак хужайралари шаклини цилиндрга ўхшатиш мумкин. Унинг узунлиги 50–100 мкм, диаметри 17–20 мкм га етади. Кардиомиоцитларнинг марказий қисмида овал шаклида ядро жойлашади. Юрак мушаги сарколемма билан қопланган. Электрон микроскопда сарколемма ички – плазмолемма ва ташқи базал мембранадан иборатлиги аниқланган. Сарколемма оралиқ пластинкаларнинг шаклланишида иштирок этади. *Оралиқ пластинкалар* мушак толасига нисбатан кўндалангига йўналиб, одатдаги препаратларда тўқ бўялувчи чизиклар тарзида кўринади. Улар юрак мушагининг энг характерли тузилмаларидир. Оралиқ пластинкалар кетма-кет ётган икки хужайранинг плазматик мембраналаридан тузилган миоцитлараро чегара бўлиб, бу мембраналар тор хужайралараро бўшлиқ воситасида бири-биридан ажралиб туради. Кўшни хужайралар қобиғининг бўртмалари бири-бирига ботиб туриши туфайли мушак толаларининг бўйлама кесмаларида оралиқ пластинка кўпинча мушак толасини тўғри чизик бўйлаб кесиб ўтмай, балки «зинапоя» сингари йўналишга эга бўлади. Унинг муайян қисмларида плазматик мембраналар орасидаги бўшлиқ анча кенг бўлади. Оралиқ пластинкаларнинг баъзи қисмлари нексус ҳосил қилади. Уларнинг плазматик мембраналари юқори электрон зичликка эга бўлиб, бир-бирига жуда яқин ётади. Оралиқ пластинканинг энг кўп қисмида электрон зичлиги юқори бўлган тузилмалар – десмосомалар мавжуд. Оралиқ пластинкаларнинг хужайра тузилмалари, жумладан, саркоплазматик ретикулум билан туташishi аниқланган. Оралиқ пластинкаларда АТФ-аза ферментининг юқори активлиги, ишқорий фосфатаза борлиги аниқланган. Бу оралиқ пластинкаларнинг фақат хужайра чегараси бўлибгина қолмай, балки уларда интенсив модда алмашинуви кетишидан далолат беради. Типик мушакларга кўзғалишнинг тарқалишида оралиқ пластинкаларнинг роли каттадир.

Кардиомиоцитларнинг саркоплазмасида хужайранинг умумий ва

махсус органеллелари жойлашган. Махсус органелла – миофибриллалар мушак хужайраларининг энг муҳим структуралари бўлиб қисқариш вазифасини бажаради. Кардиомиоцитларнинг миофибриллалари тузилиши бўйича скелет кўндаланг-тарғил мушаги миофибриллаларидан умуман фарқ қилмайди. Мушак толаларининг бўйлама кесмасида эса миофибриллаларнинг кўндаланг-тарғиллик манзараси кўринади. Электрон микроскопда миофибриллалар жуда ингичка миофиламентлар (протофибриллалар) дан иборатлигини кўрсатади.

Кардиомиоцитларнинг яна бир муҳим органелласи силлик эндоплазматик тўр (саркоплазматик тўр) бўлиб, у узунасига ва кўндалангига йўналган найчалар системасидан иборат. Юрак типик мушаги митохондрияларга бой. Улар чўзиқ, овал шаклида бўлиб, миофибриллалар орасида тизилиб ётади. Баъзан ядро ёнида митохондрияларнинг тўпламларини кўриш мумкин. Шунингдек, митохондриялар сарколемма остида, капиллярлар яқинида миофибриллаларга зич ёпишиб ётади. Митохондриялар кўп миқдорда зич ётган кристалларга эга. Голжи комплекси ва донадор эндоплазматик тўр суэт таракқий этган.

Гистокимёвий тадқиқотлар мушак толасида оксил, липид киритмаларини, оксидланиш-қайтарилиш ферментларининг юқори активлигини кузатишга имкон беради. Кардиомиоцитларда оксидланиш-қайтарилиш ферментларидан сукцинатдегидрогеназининг активлиги олма, сут, глутамин ва бошқа кислоталар дегидрогеназалари активлигидан юқори бўлади.

Юқорида биз юрак қоринчаларининг кардиомиоцитлари билан танишиб чиқдик. Бўлмачалар миоцитлари улардан бир оз фарқ қилиб, кўпинча ўсимтали шаклга эга. Уларнинг цитоплазмасида митохондриялар, миофибриллалар ва саркоплазматик тўр камроқ. Бўлмачалар кардиомиоцитларида сукцинатдегидрогеназининг активлиги анча паст бўлсада, гликоген метаболизмига оид ферментлар (фосфорилаза,

гликогенсинтетаза ва бошқалар) нинг активлиги жуда юкори бўлади. Бу кардиомиоцитлар тузилишининг яна бир ўзига хослиги шундаки, уларда донатор эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси нисбатан яхши ривожланган. Улар иштирокида бўлмачалар кардиомиоцитлари цитоплазмасида учрайдиган махсус доначалар синтезланади. Махсус доначалар гликопротеинларга бой. Баъзи тадқиқотлар натижаси шуни кўрсатадики, бу доначаларнинг гликопротеинлари қонга тушиб липопротеинлар билан бирикади ва бу билан тромб ҳосил бўлишига қарши таъсир қилар экан, бундан ташқари, бўлмачалар кардиомиоцитлари, буйрак таначалари яқинидаги махсус ҳужайралар каби, қон босимини бошқаришда иштирок этувчи моддалар (натрий уретик фактор) ажратади. Кўпгина сут эмизувчилар бўлмачалар кардиомиоцитларининг яна бир хусусияти, уларда Т-каналчалар системасининг суст тараққий этганидир.

Миокарднинг стромасида ретикуляр, коллаген ва эластик толалар ётади. Ретикуляр толалар мускул толалари учун узлуксиз синч ҳосил қилади. Икки хил ретикуляр толалар фарқ қилинади. Ингичка ретикуляр толалар мушак толасига нисбатан кўндаланг йўналиб, ўзаро туташган толалар чигалидан иборат. Йўғон толалар узунасига йўналган ва оз миқдорда бўлиб, мушак толаларининг тутамлари орасида жойлашган. Эластик толалар ҳам миокардда оз бўлади. Юрак бўлмачалари миокардида улар қоринчалардагига қараганда кўпроқ учрайди. Миокарднинг мушак толалари юракнинг таянч скелетига ёпишган бўлади. Бу скелет бўлмачалар ва қоринчалар ўртасидаги фиброз ҳалқалар ҳамда ўпка артерияси ва аортанинг юракдан чиқиш жойидаги зич толали бириктирувчи тўқимадан ташкил топган.

Миокард қон томирларга бой. Томирлар мушаклараро бириктирувчи тўқима таркибида ётади. Мушак толалари билан, капиллярлар ўзига хос муносабатда жойлашган бўлади. Бунда ҳар бир мушак ҳужайраси бевосита 2–4 капилляр билан туташади, ҳар бир капилляр эса ўз навбатида 3 ва ҳатто 4 мушак ҳужайраси ўртасида жойлашади. Бу эса мушак ҳужайрасининг қон

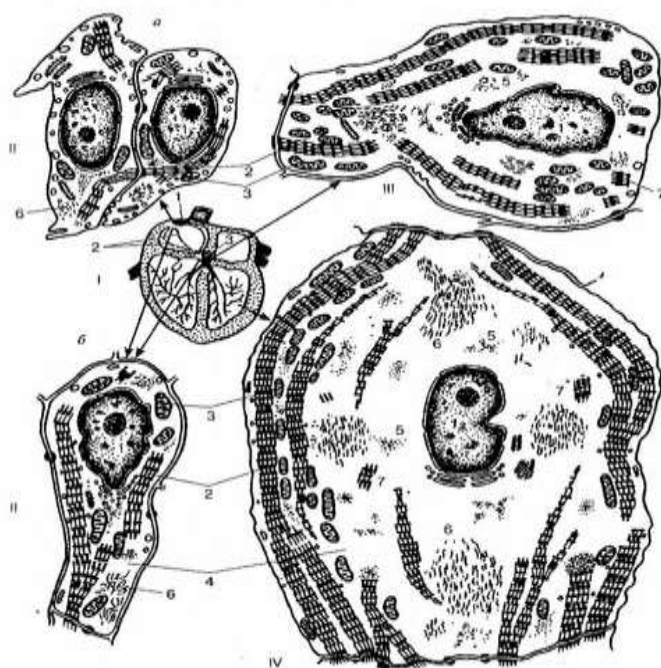
билан яхши таъминланишини белгилаб беради.

Юракнинг ўтказувчи системаси. Бу система ўтказувчи (атипик) юрак мушак ҳужайраларидан иборат бўлиб, улар импульсларни (қўзғалишни) вужудга келтиради ва уни қисқарувчи (типик) юрак мушак ҳужайраларига ўтказди. Юракнинг ўтказувчи системаси таркибига синус-бўлмача ёки синус (Кис-Флак) тугуни, бўлмача-қоринча ёки атриовентрикуляр (Ашоф-Товар) тугуни ҳамда қоринчалараро тутам (Гисс тутами) ва унинг қисқарувчи миоцитларга қўзғалишни ўтказувчи тармоқлари киради. Гисс тутамлари ўнг ва чап оёқчаларга бўлинади. Улардан эса юракнинг махсус атипик толалари – Пуркинье толалари бошланади (расм 12.6).

Ўтказувчи системада уч хил ҳужайралар тафовут қилинади. Импульслар синус тугунида вужудга келади. Тугуннинг марказида асосан ўз – ўзидан қисқарувчи ҳужайралар, яъни ритмни бошловчилар ёки Пейсмекер ҳужайралар жойлашган. Улар кўп бурчак шаклидаги кичик (диаметри 8–10 мкм) ҳужайралар бўлиб, цитоплазмасида оз миқдорда тартибсиз жойлашган миофибриллалар тутди. Миофибриллалар таркибида миофиламентлар анча сийрак жойлашади, А ва I дисклар унчалик аниқ билинмайди. Митохондриялар жуда оз, юмалоқ ёки овал шаклда ва майда бўлади. Саркоплазматик тўр суст ривожланган. Т-система бўлмайди, аммо цитолемма бўйлаб жуда кўп пиноцитоз пуфакчалар ва кавеолалар жойлашган бўлиб, улар ҳужайра мембранасининг юзасини деярли икки марта оширади. Цитоплазмасида кальций ионлари кўп, қисқариш учун керакли энергия асосан гликолиз жараёни орқали таъминланади.

Синус тугунининг атрофида оралик ҳужайралар жойлашади. Оралик ҳужайралар айниқса атриовентрикуляр тугунда кўп бўлади, Пейсмекер ҳужайралари, аксинча, бу тугунда жуда камчиликни ташкил қилади. Оралик ҳужайралар ингичка, чўзинчоқ шаклда бўлиб, уларнинг кўндаланг кесимлари типик кардиомиоцитларникидан кичикдир. Оралик ҳужайраларнинг цитоплазмасида миофибриллалар нисбатан кўпроқ, улар кўпинча бир-бирига

параллел йўналган, А- ва И-дисклар яккол кўриниб туради.



Расм 12.6. Юракўтказувчи системасининг атипик кардиомиоцитлари:

I - ўтказувчи система хужайраларининг жойлашиши схемаси;

II - синус ва бўлмача-қоринча тугунларининг

кардиомиоцитлари:

а - Р-хужайралари;

б - оралик хужайралар;

III - Гисс тутами кардиомиоцитлари;

IV- Пуркинъе толалари:

1- ядро;

2 - миофибриллалар;

3 - митохондриялар;

4 - саркоплазма;

5 - гликоген доначалари;

6 - оралик филаментлар;

7 - миофиламент комплекслари

Баъзи оралик хужайралар қисқа Т-найчалар тутади. Бу хужайралар кўзғалиш импульсни Пейсмекер хужайраларидан Гисс тутами хужайраларига ва қисқарувчи (типик) кардиомиоцитларга ўтказиб беради.

Гисстутами ва унинг оёқчаларихужайралари Пуркинъе толаларидеяйлади. Гисс тутами оёқчалари эндокард остига ҳамда миокард ичига тармоқланади. Пуркинъе хужайралари тўп-тўп жойлашган бўлиб, сийрак толали бириктирувчи тўқима билан ўралган. Бундан ташқари, улар сўрғичсимон мушакка ҳам кириб боради. Бу эса сўрғичсимон мушаклар томонидан юрак клапанларини то миокард қисқаргунча таранг қилиб туришини таъминлайди.

Оддий микроскопда қаралганда Пуркинъе толалари ядросининг марказда жойлашганлиги ва кўндаланг-тарғиллиги учун қисқарувчи типик кардиомиоцитларга ўхшаши кузатилади. Аммо улар типик кардиомиоцитлардан фарқ қилиб, анча йирик (15 мкм ва ундан катта) бўлади. Миофибриллалар ингичка бўлиб, асосан, хужайранинг периферик қисмларида жойлашган. Т-система деярли бўлмайди. Хужайранинг марказий қисмларида миофибриллалар бўлмайди, улар ўрнида гликоген тўпланади. Гематоксилин-эозин билан бўялган препаратларда гликоген аниқланмайди. Шунинг учун Пуркинъе хужайраларининг марказий қисми (ядро жойлашган соҳадан ташқари) бўшга ўхшаб кўринади. Пуркинъе хужайралари кўзғалишни оралиқ хужайралардан типик кардиомиоцитларга ўтказиб бериш вазифасини бажаради.

Пейсмекер хужайралари ўзининг тинч потенциали беқарор бўлиши билан скелет мушак толаларидан фарқ қилади. Скелет мушаги толалари сарколеммаси нерв импульси етиб келгунга қадар қутбланган бўлиб қолади. Пейсмекер хужайраларининг мембранаси эса хужайра ичига натрий ионларини ўтказиш хусусиятига эга. Маълум вақтда (бир неча секунд) уларнинг тинчлик потенциали камайиб кетади, натижада энди мембрана ионлар учун тўсиқ бўла олмай қолади. Бу – хужайра ичига натрий ионлари оқимининг кириб келишига олиб келади, натижада, хужайра мембранаси бирданига ва бутунлай деполяризацияга учрайди. Пейсмекер хужайраларида вужудга келган деполяризация тирқишли бириқиш орқали барқарор тинчлик

потенциалига эга бўлган оралик хужайраларга узатилади. У ҳам дарҳол деполяризацияга учрайди. Оралик хужайра ҳам ўз навбатида барқарор тинчлик потенциалига эга бўлган бошқа оралик хужайралар билан бириккани учун бир нечта гуруҳ хужайралар деполяризацияга учрайди.

Демак, синус тугуни хужайралари деполяризация тўлкинини мунтазам ҳосил қилиб туради, улар эса бутун юрак бўйлаб тарқалиб, унинг турли бўлимларини керакли тарзда бирин-кетин қисқаришига олиб келади. Айтиб ўтиш керакки, синус тугунинг Пейсмейкер хужайралари одамда тинч ҳолатда минутига 60–70 марта деполяризацияга учрайди, бирор иш бажарганда эса, пульс тезлашади. Баъзан ҳис-ҳаяжон таъсирида симпатик нервлар активлиги ошиши натижасида ҳам пульс тезлашади. Бунга сабаб, синус тугуни вегетатив нерв системасининг ҳар иккала бўлиmidан ҳам кўплаб нерв тармоқлари олади. Аммо улар Пейсмейкер хужайраларида деполяризациянинг бошланишига жавобгар эмас, улар фақат унинг тезлигини ўзгартириши мумкин. Симпатик система Пейсмейкер хужайралари деполяризацияси тезлигини оширади, парасимпатик система эса сусайтиради. Баъзан гормонлар ҳам деполяризация тезлигига таъсир қилади.

Эпикард юрак деворининг ташқи пардаси бўлиб, юпқа бириктирувчи тўқимадан иборат. Эпикардда, маълум миқдорда ёғ клетчаткаси ва кўп миқдорда қон томирлар бўлади. Атрофи бир қават ясси хужайралар – мезотелий билан қопланган.

Юрак девори тож артерияларҳисобига озикланади. Тож артериялар тармоқланиб юрак деворининг учала қаватига йўналади ва капилларларга бўлинади. Капиллярлар қўшилиб тож веналарини ҳосил қилади. Тож веналар ўнг бўлмачага ёки ғовак венаси ичига қуйилади. Юракда тибезия томирлари деб аталувчи махсус томирлар системаси бўлиб, у томирлар бевосита юрак камераларига очилади.

Перикард тузилишига кўра эпикардга ўхшайди, бироқ икки томонлама мезотелий билан қопланган бўлади.

Регенерацияси. Янги туғилган чакалоқларда ва ёш болаларда, кардиомиоцитлар бўлиниш хусусиятига эга бўлади. Шунинг учун бу даврда регенерация жараёни кардиомиоцитлар сонининг ошиши билан боради.

Катталарда миокарднинг физиологик регенерацияси хужайралар сонининг ошиши билан эмас, балки хужайра ички регенерацияси йўли билан боради.

Узлуксиз жисмоний зўриқишлар таъсирида миокардда хужайралар сони ошмайди, аммо уларнинг цитоплазмасида умумий органеллалар ва миофибриллалар миқдори ошади, хужайра катталашади (функционал гипертрофия).

ХШБОБ

ИММУН ВА ГЕМОПОЭТИК СИСТЕМА

Бу органлар асосан икки вазифани бажаради: биринчидан, қон шаклли элементларини яратади, иккинчидан, организмни ташқи ва ички антигенлардан ҳимоя қилади, яъни иммунитетни таъминлаб беради. Бу вазифаларни бажарувчи аъзоларни *қон ва иммун-ҳимоя системаси органлари* деб ҳам аталади. Бу системага кирувчи барча органларни: 1) марказий ва 2) периферик аъзоларга бўлиш мумкин.

1. *Марказий органларга* (одамда) *қизил суяк кўмиги* ва *айрисимон без* (*тимус ёки бўқоқ беzi*) киради. Қизил суяк кўмигида ўзак хужайралари бўлиб, унда Т- лимфоцитлардан ташқари қоннинг барча шаклли элементлари такомиллашади. Бу ерда В- лимфоцитлар ҳосил бўлади ва дифференциалланади. Т-лимфоцитлар эса тимусда етилади. Суяк кўмигида Т-лимфоцитларга айланувчи кам дифференциаллашган хужайралар бўлади. Демак, суяк кўмиги одамда В- лимфоцитларнинг такомиллини ёки В-лимфоцитопоезни таъминловчи марказий орган ҳисобланса, тимус (айрисимон без ёки бўқоқ беzi) одамда ва бошқа сут эмизувчиларда Т-

лимфоцитлар дифференциаллашадиган асосий марказдир. Бу органда Т-лимфоцитларнинг бошланғич хужайралари кўпаяди ва Т-лимфоцитларга етилади. Марказий органларда лимфоцитларнинг кўпайиши ва дифференциалланиши антигенга боғлиқ бўлмаган ҳолда кечади.

2. *Периферик органларга* лимфа тугунлари, талок, гемолимфатик тугунлар киради. Бу органлар қаторига муртаклар, ҳазм системасида алоҳида жойлашган лимфоид фолликуллар ёки уларнинг группалари (Пеер таначалари), чувалчангсимон ўсик (аппендикс), нафас ва сийдик чиқарув йўллари бўйлаб жойлашган лимфоид фолликуллар ҳам киради. Улар умулаштириб, шиллиқ пардалар билан уюшган лимфоид тузилмалар деб номланади. Периферик органларда қон ёки лимфа орқали келувчи Т-ва В-лимфоцитларнинг кўпайиши, уларнинг гуморал ва хужайравий иммунитет жараёнларида иштирок этувчи эффе́ктор хужайраларга айланиши кузатилади.

Тимусдан ташқари, барча аъзоларнинг стромасини бириктирувчи тўқиманинг махсус тури бўлган ретикуляр тўқима ташкил этади. Тимуснинг асосини эса эпителиал тўқима ҳосил қилади. Қон яратувчи ва иммун-ҳимоя органларининг фаолиятида уларнинг асосини (стромасини) ташкил этувчи тўқима хужайралари катта аҳамиятга эга. Строма таркибига кирувчи хужайралар етилаётган қон хужайралари учун қулай шароит ёки махсус микромуҳит яратиб беради. Микромуҳит яратувчи хужайраларга типик ретикуляр, интердигитацияловчи ва дендритли хужайралар, макрофаглар, тимусда эса, булардан ташқари, ретикулоэпителиал хужайралар ҳам киради. Қон яратувчи ва иммун-ҳимоя аъзоларининг фаолияти нерв, эндокрин системалар таъсири остида бошқарилиб туради.

СУЯК КЎМИГИ

Суяк кўмиги марказий қон яратувчи орган бўлиб, эмбриондан кейинги (постэмбрионал) даврда қон ўзак хужайраларининг ягона манбаи бўлиб ҳисобланади. Бу ерда етук Т-лимфоцитлардан ташқари, бошқа қоннинг барча шаклли элементлари: эритроцитлар, гранулоцитлар, Б-лимфоцитлар ва қон пластинкалари (тромбоцитлар) етилади.

Таракқиёти. Кўмикнинг ривожланиши тоғайнинг суякланиши билан параллел юз бериб, у эмбрион таракқиётининг иккинчи ойида дастлаб ўмров суягида пайдо бўлади. Кўмик куртаги даставвал периост томондан бўлажак суяк куртагига ўсиб кирувчи мезенхима хужайраларидан иборат бўлади. Шу йўл билан 3 ойда ясси суякларда (ўмров, қовурға, тўш, умуртқа ва бошқа суякларда), 4 ойда эса найсимон суякларда суяк кўмиги пайдо бўлади. Мезенхима дифференциаллашиб, микромуҳит ҳосил қилувчи ретикуляр тўқимага айланади. Бу тўқимага қон томирлар ўсиб кириб, синусоид гемокапиллярларни ҳосил қилади. Шу билан бирга мезенхима хужайраларидан қон томирлар атрофида қоннинг ўзак хужайралари ҳосил бўлади. Эмбрион таракқиётининг 6–7 ойларида суяк кўмигида қон яратилиш фаолияти бошланади ва унда асосан эритроцитлар, қисман гранулоцитлар ва қон пластинкалари ҳосил бўлади. Эмбрион таракқиётининг охириги ойларида найсимон суякларнинг диафиз қисмида жойлашган суяк кўмигида ёғ хужайралари пайдо бўлади. Бу хужайралар бўлғуси сариқ суяк кўмигининг куртаклари ҳисобланади. Сариқ суяк кўмиги (илик) ёш улғайиши билан кўпайиб бориб, найсимон суякларнинг диафизини тўлдиради ва деярли ёғ хужайраларидан иборат бўлади. Ҳомила туғилиши пайтига келиб қизил суяк кўмиги марказий қон яратувчи аъзо сифатида хизмат қилади.

Тузилиши. Вояга етган организмда қизил ва сариқ суяк кўмиги фарқланади. Қизил суяк кўмиги қон яратувчи аъзо бўлса, сариқ суяк кўмиги соғлом организмда қон яратиш қобилиятига эга бўлмайди. Қизил суяк кўмиги барча ясси суяклар ғовак моддасини ва найсимон суякларнинг эпифиз қисмини тўлдириб туради. У организм умумий оғирлигининг 4–5

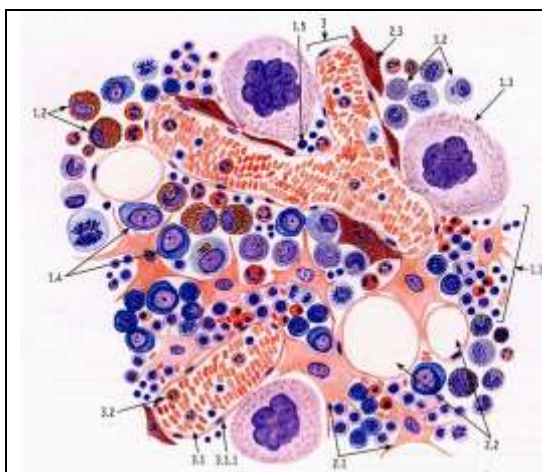
фоизини ташкил этади ва ўрта ҳисобда 3–3,5 кг атрофида бўлади. Қизил суяк кўмиги тўқ қизил рангли ва қонга нисбатан хийла қуюқроқдир. Унинг ярим суюқ ҳолатда бўлиши ундан суртмалар тайёрлаб текшириш имкониятини беради. Кўмикни тирик организмдан пунксия усули билан олиб текшириш турли қон касалликларини аниқлашда ғоят муҳим аҳамиятга эга.

Кўмикнинг асосини ёки стромасини ретикуляр тўқима ташкил этади. Бу тўқиманинг ретикуляр хужайралари ўзига хос тўр ҳосил қилиб жойлашган. Тўр орасидан синусоид гемокапиллярлар ўтиб, уларнинг атрофида гемцитопоз жараянининг турли тараққиёт босқичида бўлган хужайралар жойлашади (13.1-расм). Бу хужайралар орасида қоннинг ўзак, ярим ўзак хужайралари, миелопоз ва лимфоцитопозининг бошланғич хужайралари ҳам бўлади. Аммо уларни морфологик жиҳатдан бир-биридан ажратиб бўлмайди, чунки уларнинг ўзига хос аниқ бирор-бир белгиси йўқ. Тузилиши жиҳатидан фарқланиши мумкин бўлган хужайраларга бласт хужайралар (эритробласт, миелобласт, монобласт, мегакариобласт, Б-лимфобласт ва плазмобластлар), пронормоцитлар, промиелоцитлар, промегакариоцитлар, Б-пролимфоцитлар, проплазмоцитлар, нормоцитлар, миелоцитлар, мегакариоцитлар, метамиелоцитлар, плазмоцитлар ва қоннинг етук шаклли элементлари киради. Кўмикда тараққий этувчи қон хужайралари кўп ҳолларда оролчалар ҳосил қилиб жойлашади. Тараққиётнинг турли босқичларидаги эритропоз хужайралари марказида макрофаг жойлашиб, эритробластик оролчаларни ҳосил қилади. Макрофаглар бу ерда эритробластлар учун «энага хужайра» вазифасини ўтайди. Гранулоцитопоз хужайралари ҳам бир-биридан ажралган оролчалар шаклида жойлашади. Аммо бу оролчалар марказида макрофаг хужайраси бўлмайди. Кўмикда мегакариоцит хужайралари ўзининг йириклиги (60–100 мкм) ва бир-бирига тутшиб кетган, бир неча бўлақлардан иборат йирик ядроси билан ажралиб туради. Этилаётган моноцитлар, Б-лимфоцитлар ва плазмоцитлар кўпинча ретикуляр хужайралар ва макрофаглар билан ўзаро алоқада бўлиб

жойлашади. Шунинча таъкидлаш керакки, такомил этаётган хужайралар, айниқса, қон шакли элементларининг охириги босқичлари, кўмикнинг синусоид гемокапилларлари ва посткапиллар синуслари ташқи деворига бевосита ёндошиб ётади. Суяк кўмигининг синусоид гемокапилларлари йирик (диаметри 20–30 мкм) бўлиб, девори ясси эндотелий хужайралари билан қопланган. Эндотелий остидаги базал мембрана узук-узук бўлиб, унинг узилган қисми эндотелий орасидаги йўриқларга тўғри келади. Ана шу ёриқлар орқали суяк кўмигида вояга этган қон шакли элементлари кўмикдан қонга ўтади. Эндотелиал ёриқлар қонга фақатгина этилган қон шакли элементларини ўтказишади. Бласт хужайралар, промиелоцитлар, ядроли нормоцитлар, миелоцитлар ва бошқа ўта ёш хужайраларнинг қонга ўтиши фақатгина турли касаллик ҳолатларида кузатилади. Эндотелий хужайралари орасидаги ёриқларнинг танлаб ўтказиш механизмлари мураккаб бўлиб, бу жараёнда ўтаётган хужайра билан эндотелий хужайрадаги махсус рецепторларнинг мос келиши муҳим аҳамиятга эга.

Сариқ суяк кўмиги асосан вояга етган одамларда бўлади ва найсимон суякларнинг диафиз қисмини тўлдиреди. Унинг таркибини асосан ёғ тўқимаси ташкил этиб, ёғ хужайраларнинг цитоплазмасидаги пигментлари (липохромлар) унга сариқ тус беради. Соғлом организмда бу кўмик қон яратиш вазифасини ўтамайди. Лекин кўп қон йўқотган пайтда ва баъзи бир касалликларда сариқ суяк кўмигида гемоцитопоз (яъни қон яратилиш) жараёни содир бўлиши мумкин. Сариқ суяк кўмигининг қизил қисмига нисбатан миқдори ёш ўтган сари кўпаяди. Бу жараён нерв, эндокрин системалар ва шу аъзолардаги микромуҳитга боғлиқ.

Қариганда эса қизил суяк кўмиги ҳам секин-аста ёғ хужайралари ва шиллиқ ишловчи хужайралар билан алмашина бошлайди. Шу туфайли қон хужайраларининг қайта тикланиши ёш ёки қари организмда турлича кечади. Ёш организмда қон хужайралари юқори даражада тикланиш (регенерация қилиш) қобилиятига эга бўлса, бу қобилият қари организмда анча сусаяди.



Расм 13.1. Қизил суяк кўмиғи.
 Азур II-зозин билан бўялган.
 1- гемопоэтик модда: 1.1 - эритробластик оролча, 1.2 - ривожланаётган гранулоцит тўплами, 1.3 - мегакариоцит, 1.4 - бласт шакллари, 1.5 - лимфоцитлар; 2 - строма моддаси: 2.1 - ретикуляр хужайралар, 2.2 - ёғ хужайралар, 2.3 - макрофагдаги кармин доначалар; 3 - томирлар:
 3.1 - веноз синус, 3.1.1 - эндотелий,
 3.2 - синус бўшлиғидаги етилган қон шаклли элементлари

Қон билан таъминланиши. Суяк кўмиғи суяк усти пардасидан кирувчи қон томирлар билан таъминланади. Кўмикда улар майда артериялар ва артериолаларга бўлинади. Ўз навбатида улар синусоид гемокапилларларга тармоқланади ва сўнгра марказий венулаларга йиғилади. Марказий венулалар йирик веноз синуслар шаклида бўлиб, уларнинг ички бўшлиғи доимо кенг ва очиқ бўлади.

ТИМУС (АЙРИСИМОН БЕЗ, БЎҚОҚ БЕЗИ)

Тимус – иммун системанинг марказий органи бўлиб, унда иммунологик жараёнда катнашувчи асосий хужайралардан бири бўлган Т-лимфоцитлар тараққий этади. Т-лимфоцитларнинг бошланғич хужайралари суяк кўмигидан қон орқали тимусга келади ва бу ерда улар антигенга боғлиқ бўлмаган ҳолда Т-лимфоцитларга дифференциаллашади. Тимус Т-лимфоцитопоезнинг асосий маркази бўлиши билан бирга ўзидан турли хил биологик актив моддалар ажратиб чиқариш қобилиятига ҳам эга. Бу моддалар *тимик гормонлар* деб аталиб, улардан энг муҳимлари Т-лимфоцитларнинг дифференциалланишида актив иштирок этувчи тимозин, тимопоэтин, тимулин ва тимуснинг гуморал факторларидир. Булардан ташқари, тимусда иммунологик жараён-ларни бошқаришда иштирок этувчи, организмнинг ўсишига таъсир кўрсатувчи моддалар ҳам ишланади. Тимус қизил суяк кўмиги ва иммун системанинг барча периферик органлари билан чамбарчас боғлиқ. Тимусда етилган Т-лимфоцитлар периферик органларнинг махсус тимусга тобе (Т) зоналарида жойлашади ва шу ерда кўпайиб, ҳимоя реакцияларида иштирок этади. Тимус фаолиятининг туғма ёки бирор касаллик таъсирида бузилиши организм ҳимоя реакцияларининг кескин сусайишига олиб келади. Бундай ҳоллар *иммунитет етишмовчилиги* ёки *иммунодефицит ҳолатлар* деб аталади. Бунга ёрқин мисол қилиб одам иммунодефицитини келтириб чиқарадиган вирусли орттирилган иммунодефицит синдромни (ОИДСни) кўрсатиш мумкин. Янги туғилган ҳайвонларда тимус олиб ташланса, уларнинг периферик иммун органларида лимфоцитларнинг кўпайиши ва такомилланиши кескин бузилади ва қонда Т-лимфоцитларнинг миқдори пасайиб кетади. Бундай организм касаллик чақирувчи микроблар ва вируслар таъсирига чидамсиз бўлиб қолади, лекин кўчириб ўтказилган ёт органларни, тўқималарни ўзида сақлай олади. Нормал ҳолатда эса бундай органлар ажралиб тушиши керак. Шундай қилиб, тимус иммунологик жараёнларнинг нормал кечишини таъминловчи ва эндокрин фаолиятга эга бўлган муҳим аъзодир.

Тараққиёти. Юқорида айтилганидек, тимус бошқа қон яратувчи ва иммун-химоя органларидан ўзининг эпителиал тўқимадан тузилган асоси (стромаси) борлиги билан ажралиб туради. Бу тўқиманинг бўлиши тимуснинг тараққиётида эпителиал манбанинг актив иштирок этишини кўрсатади. Тимуснинг куртаги эмбрионнинг 4-хафтасида ютқин ичак эпителийсининг 3 – 4-жуфт жабра чўнтаклари соҳасида пайдо бўлади. Бу соҳада кўп қаватли эпителий куртақлар шаклида мезенхимага ботиб киради. Куртақларнинг дистал қисмлари йўғонлашиб, бўлғуси безнинг тана қисмига айланади, проксимал қисмлари эса чўзилиб, чиқарув найига ўхшаш найни ҳосил қилади. Демак, тимус илк тараққиёт пайтида экзокрин безга ўхшаб ривожланар экан. Аммо чиқарув найи тезда йўқолади ва тимус танаси жабра чўнтақларидан ажралади. Унинг ўнг ва чап куртақлари ўзаро яқинлашади ва бир-бири билан қўшилади. Эмбрион тараққиётининг 7-хафтасигача тимус фақатгина эпителиал куртақдан иборат бўлади. 8–10-хафталарда без куртагига мезенхима билан биргаликда қон томирлари ўсиб киради. Мезенхимадан ҳосил бўлган бириктирувчи тўқима безни бўлақларга бўлади. Қон томирлар орқали безга дастлаб эмбрионнинг сариклик қопчасидан, сўнгра эса жигаридан қоннинг ўзак ҳужайралари келади. Улардан 11–12-хафталарда Т-лимфоцитларнинг махсус рецепторларига эга бўлган лимфоцитлар шаклланади. Шунини таъкидлаб ўтиш керакки, тимусда жойлашган барча турдаги лимфоцитлар умумийлаштириб *тимоцитлар* номи билан юритилади. Шу билан бирга ўзак ҳужайралардан без микромуҳитини яратувчи макрофагларва интердигитловчи ҳужайралар (ИДХ) ҳам дифференциаллашади. Тимоцитларнинг кўпайиши ва безнинг периферик қисмларида зич жойлашиши туфайли безда *периферик нўстлоқ ва марказий магиз* зоналари фарқланади. Тимоцитлар ва микромуҳит ҳужайралари пайдо бўлиши билан бирга эпителий ҳужайраларида ҳам ўзгаришлар содир бўлади. Улар юлдузсимон шаклни олиб, бир бири билан фақат цитоплазматик ўсиқлари ёрдамида туташади. Эпителиал ҳужайраларнинг ўзаро боғлашув

жойларида десмосомалар пайдо бўлади. Натижада, эпителиал асос майин тўр шаклини олади. Шу туфайли тимусдаги эпителиал хужайраларни *ретикулоэпителиал (тўр ҳосил қилувчи эпителий) хужайралар* (РЕХ) деб юритилади. Уларнинг цитоплазмасида аста-секин тимик гормонлар сақловчи секретор пуфакчалар ва тонофибриллалар пайдо бўлади. Тонифибриллалар сони ва қалинлиги тимуснинг марказий зонасига қараб ортиб боради. Эмбрион тараққиётининг 4-ойига келиб безнинг мағиз зонасида қатлам-қатлам бўлиб жойлашган эпителиал хужайралардан ташкил топган ўзига хос тузилмалар - қатламли эпителиал таначалар ёки Гассал таначалари ҳосил бўлади. Уларнинг таркибига кирувчи эпителий хужайралари цитоплазмасида жуда йўғон тонофибриллаларни ва мугузланиш жараёнида ҳосил бўладиган кератин доначаларини учратиш мумкин. Тимуснинг тараққиёти эмбрион ҳаётининг 5-ойида деярли якунланади. Қизил суяк кўмиги ҳосил бўлгач, у тимусга Т- лимфоцитларнинг бошланғич хужайраларини етказиб берувчи асосий манба ҳисобланади ва бу мавқеини бутун умр давомида сақлаб қолади.

Тимуснинг тузилиши. Бунинг айрисимон шаклига мувофиқ равишда унга айрисимон без номи берилган. Тимус дейилиши эса без шаклининг шифобахш ҳисобланувчи судралиб ўсувчи тоғжамбул ўсимлигининг баргларига ўхшаб кетиши туфайлидир. Безнинг бўқоқ бези деб аталиши эса кўпчиликда қалқонсимон безнинг бўқоқ касаллигига алоқадор деган фикрлар туғдиради. Аммо бўқоқ касаллигига тимуснинг ҳеч қанақа алоқаси йўқ. Шу билан бирга тимуснинг бошқа марказий ва периферик эндокрин аъзолари билан функционал жиҳатдан боғлиқлиги шубҳасиздир.

Тимус ташқи томондан бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган. Бу капсуладан ичкарига кирувчи тўсиқлар безни тўлиқ бўлмаган бўлақларга бўлади (расм 13.2). Тимус кесмада кўрилганда унда тўқ бўялувчи ва чеккада жойлашган пўстлоқ зонани ва оқишроқ бўялган марказий мағиз зонани ажратиш мумкин. Қайд қилиб ўтилган зоналарнинг ўзига хос бўялиши

лимфоцитларнинг ёки тимоцитларнинг зич ва сийрак жойлашиши билан боғлиқ. Пўстлоқ зонада (cortex) улар зич жойлашади ва ретикулоэпителиал хужайралар ҳосил қилган тўр бўшлиқларини тўлдириб туради. Пўстлоқ зонанинг бириктирувчи тўқимали капсула остида ётган чекка, субкапсуляр қисмида Т-лимфоцитларнинг бошланғич хужайралари – претимоцитлар жойлашади. Улар тузилишига кўра Т-лимфобласт бўлиб, йирик, цитоплазмаси базофил бўялувчи хужайралардир. Уларнинг ядроларида хроматин оз бўлади ёки кўпроқ ядрочалар кўринади. Бу хужайралар митоз йўли билан бўлиниб кўпайиш қобилиятига эга. Уларнинг ҳисобига пўстлоқ зонада доимий равишда янги тимоцитлар ҳосил бўлади. Тимоцитлар пўстлоқ зонада микромуҳит ҳосил қилувчи ретикулоэпителиал хужайралар, макрофаглар ва дендритик хужайралар билан жипслашиб жойлашади. Пўстлоқ модданинг ретикулоэпителиал хужайралари кўп миқдорда цитоплазматик ўсиқларга эга бўлиб, бу ўсиқлар орасида дифференциалланувчи тимоцитлар ётади (расм 13.3). Ретикулоэпителиал хужайраларнинг тимоцитлар билан зич алоқада бўлиши улар ишлаб чиқарадиган гормонларнинг шаклланивчи Т-лимфоцитларга бевосита таъсир этишини таъминлайди. Шу туфайли пўстлоқ зонанинг ретикулоэпителиал хужайраларига дифференциаллашувчи Т-лимфоцитлар ёки тимоцитлар учун махсус «энага хужайралар» деб қаралади. Ретикулоэпителиал хужайралар пўстлоқ зонада ўзига хос тузилишга эга. Уларнинг цитоплазмасида кўп миқдорда ҳар хил катталиқка эга бўлган оқишроқ секретор пуфакчалар жойлашган. Пуфакчалар ўзида тимуснинг асосий гормонлари бўлган тимозин,



Расм 13.2. Айрисимон без (тимус).

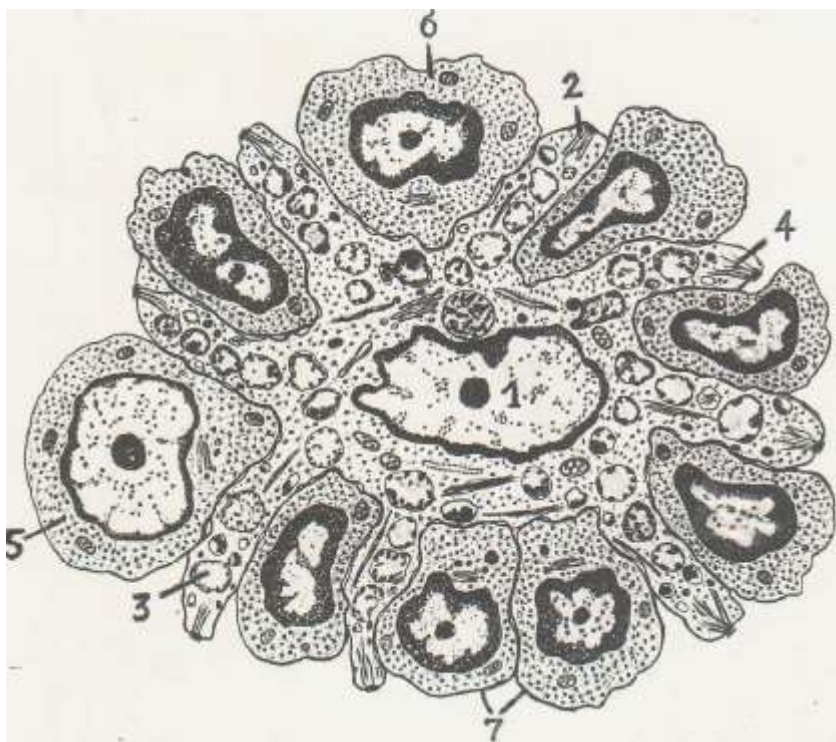
Гематоксилин – эозин билан бўялган.

1 - капсула; 2 - бўлакчаларо бириктирувчи тўқима, 3 – бўлакча: 3.1 – пўстлоқ модда, 3.2 – мағиз модда, 3.2.1 – қатламли эпителиал (Гассал) таначалар 3.2.2 – қон томирлар

тимопоэтин, тимулинларни сақловчи секретор тузилмалардир. Бу гормонлар хужайрадан ташқарига чиқиб, тимоцитларнинг етук Т-лимфоцитларга дифференциалланишига бевосита таъсир кўрсатиши мумкин. Ретикулоэпителиал хужайраларнинг цитоплазмасида яхши ривожланган Голджи комплекси, донатор эндоплазматик тўр ва митохондрияларнинг бўлиши уларнинг актив синтез қилиш қобилиятига эғалигини кўрсатади.

Т-лимфоцитларнинг такомилли пўстлоқ ва мағиз зоналарда бир-бирига боғлиқ бўлмаган ҳолда алоҳида кечади. Пўстлоқ зонада шаклланган Т-лимфоцитлар мағиз зонага ўтмасдан, чегара ёки кортикомедулляр зонада посткапилляр венулалар орқали қонга тушади. Қон орқали улар периферик иммун-ҳимоя органларига келиб, махсус тимусга тобе Т-зоналарда жойлашади. Бу зоналарда уларнинг такомилли охиригача етади ва натижада Т-лимфоцитларнинг ҳар хил турлари ҳосил бўлади. Пўстлоқ зонада нафақат тимоцитларнинг кўпайиши ва уларнинг Т-лимфоцитларга дифференциалланиши кечади. Тимуснинг яна бир муҳим хусусиятларидан бири унинг етилган Т-лимфоцитларни танлаб олишидир (*селекция*). Пўстлоқ зонадаги барча тимоцитлар ҳам охиригача, яъни етук Т-лимфоцитларгача шакллана олмайди. Т-лимфоцитларнинг дифференциалланиши давомида уларнинг орасида организмнинг хусусий хужайралари ва тўқималарига

карши рецепторлар тутувчи Т-лимфоцитлар ҳам пайдо бўлиши мумкин. Бу хилдаги «ношуд» тимоцитлар пўстлоқ зонанинг ўзидаёқ апоптозга учраб нобуд бўлади ва макрофаглар томонидан фагоцитоз қилинади. Тимус фаолияти бузилганда эса организмнинг хусусий тўқималарига ва хужайраларига салбий таъсир кўрсатувчи Т-лимфоцитлар тимусда нобуд бўлмай, қонга чиқиши мумкин. Бу ҳол турли аутоиммун касалликларга олиб келади.



Расм 13.3. Тимус пўстлоқ зонасининг ретикулоэпителиал хужайраси ва тимоцитлари (электрон микроскопдан олинган схема).

1 – ядро; 2 – ўсиқлар; 3 – секретор пуфакчалар; 4 – тонофибриллалар; 5 – лимфобласт; 6 – пролимфоцит (претимоцит); 7 – тимоцитлар.

Пўстлоқ ва мағиз зоналар орасида чегара (кортико-медулляр) зона жойлашади. Бу зона оддий микроскоп остида аниқ ажратилмайди. Электрон микроскоп остида ҳам унинг яққол чегаралари бўлмай, ўзида кўп миқдорда

кон томирлар, асосан, посткапилляр венулалар борлиги билан ажралиб туради. Бу зонада цитоплазмасида секретор пуфакчалар ва тонофибриллалар сақловчи ретикулоэпителиал хужайралар, майда доначаларга эга бўлган интердигитловчи хужайралар ва лизосомаларга бой типик макрофаглар жойлашган. Қайд қилиб ўтилган хужайралар микромуҳитни ташкил қилади ва булар орасида турли тузилишга эга бўлган тимоцитлар ётади.

Пўстлоқ зонада тимоцитлар кон орқали келувчи ёт антигенлардан махсус «кон-тимус» тўсиғи (гемато-тимус барйери) ёрдамида маълум даражада ҳимоя қилиниб турилади. Бу тўсиқни ҳосил қилишда: кон капиллярларининг эндотелий хужайраси ва унинг базал мембранаси; томир атрофида ёки перикапилляр бўшлиқда жойлашган хужайралар ва хужайралараро модда; ва ниҳоят, ретикулоэпителиал хужайралар ўз базал мембраналари билан бирликда иштирок этадилар. Тўсиқ антигенларни тутиб қолиш ёки танлаб ўтказиш қобилиятига эга бўлади. Шу туфайли тимоцитларнинг Т-лимфоцитларга дифференциалланиши *антигенга боғлиқ бўлмаган* ҳолда амалга ошади. Пўстлоқ зонани ўраб турувчи бириктирувчи тўқима билан тимус паренхимаси орасида ҳам ретикулоэпителиал хужайралар ва уларнинг базал мембранаси ингичка тўсиқсимон қават ҳосил қилади.

Мағиз зона (medulla) тимоцитлар озроқ бўлгани ва сийрақроқ жойлашгани туфайли оқишроқ бўялади. Агар пўстлоқ зонада лимфоцитларнинг ретикулоэпителиал хужайраларга нисбати тахминан 9:1 бўлса, мағиз зонада эса бунинг акси, яъни 1:9 нисбат кузатилади. Мағиз зонада айниқса митотик бўлиниш қобилиятига эга бўлган претимоцит ёки лимфобласт хужайраларнинг нисбий миқдори камайиб кетади. Мағиз зонанинг ретикулоэпителиал хужайралари тузилиши жиҳатидан ҳам бошқачароқдир. Уларнинг цитоплазмасида йирик секретор пуфакчалар кўп миқдорда бўлиб, гуруҳлар ҳосил қилиб жойлашади. Баъзида пуфакчалар секретор найчалар тусини олиб, уларнинг ички деворида калта микроворсинкалар учрайди. Шу

билан бир қаторда ҳужайралар цитоплазмасида тонофибриллалар сони анча кўп бўлиб, улар йўғон тутамлар ҳосил қилиб жойлашади.

Мағиз зонанинг марказий қисмида қатламли эпителиал (Гассал) таначалари жойлашган. Улар устма-уст ётган ясси ретикулоэпителиал ҳужайралардан ташкил топган бўлиб, бу ҳужайраларнинг цитоплазмасида йирик пуфакчалар, дағал тонофибриллалар тутамлари ва кератин доначаларини кўриш мумкин. Баъзида таначалар таркибида емирилаётган лейкоцитлар ҳам учрайди. Гассал таначалари тимус стромасида ретикулоэпителиал ҳужайраларнинг физиологик мугузланиши ва дегенерацияси жараёнида ҳосил бўлувчи тузилмалар деб ҳисобланади. Лекин уларнинг маълум бир биологик актив моддалар ишлаб чиқариши ва шу билан тимуснинг эндокрин фаолиятида иштирок этиши ҳам эҳтимолдан ҳоли эмас. Таначаларнинг сони ёш улғайиши билан ошади ва турли касалликларда эса камайиб кетади. Мағиз зонада ҳам типик макрофаглар билан бир қаторда интердигитловчи ҳужайралар учрайди. Улар ретикулоэпителиал ҳужайралар билан биргаликда бу зонадаги тимоцитлар учун микромуҳит яратиб беради.

Қон билан таъминланиши. Тимуснинг пўстлоқ ва мағиз зоналари деярли мустақил қон томирлар системасига эга. Тимусга кирган артериялар бўлақларни ажратиб турувчи бириктирувчи тўқимада бўлақлараро артерияларни ҳосил қилади. Уларнинг бир қисми бўлақлар ичига кириб, пўстлоқ ва мағиз зоналар орасидаги чегара зона бўйлаб йўналувчи артериолаларни ҳосил қилса, иккинчиси эса бириктирувчи тўқима остидаги артериолаларга бўлинади. Бу артериолалардан капиллярлар тармоқланиб, пўстлоқ зонада зич жойлашган капиллярлар тўрига туташиб кетади. Бу тўрга юза томондан, яъни бириктирувчи тўқимадан кирувчи капиллярлар ҳам қўшилади. Капиллярлар пўстлоқ зонанинг юза қисмида ёйсимон бурилиб, ичкарига йўл олади ва чегара зонада посткапилляр венулаларга қуйилади.

Пўстлоқ зонанинг қон билан таъминланишининг қуйидаги асосий хусусиятларини кўрсатиб ўтиш мумкин:

а) Пўстлоқ зонада фақатгина капиллярлар тўри жойлашади;

б) Бу зонанинг капиллярлари атрофида «қон-тимус» тўсиғи борлиги туфайли антигенлар пўстлоқ зонага ўтмайди ёки жуда танлаб ўтказилади. Натижада, пўстлоқ зонада Т-лимфоцитларнинг антигенга боғлиқ бўлмаган дифференциаллашуви амалга ошади.

Чегара зонада жойлашган артериолалардан тармоқланган капиллярларнинг бир қисми мағиз зонани қон билан таъминлайди. Бу капиллярлар яна қайтиб чегара зонага келади ва посткапилляр венулаларга қуйилади. Аммо пўстлоқ ва мағиз зоналардан қон йиғувчи посткапилляр венулалар бир-бири билан қўшилмай, алоҳида веналар шаклида тимусдан чиқиб кетади. Шунини таъкидлаш керакки, мағиз зонанинг капиллярларида «қон-тимус» тўсиғи бўлмайди. Бу зонадаги Т-лимфоцитлар посткапилляр венулалар орқали тимусдан чиқиши ёки унга яна қайтиб кириши (рециркуляция қилиши) мумкин. Рециркуляция жараёнида посткапилляр венулаларнинг ўзига хос баланд призматик тузилишга эга бўлган эндотелий хужайралари муҳим рол ўйнайди.

Тимуснинг лимфатик системаси юза (капсула ва капсула остида жойлашган) ва чуқур (паренхимада жойлашган) лимфатик капиллярлар тўридан иборат. Улар бўлақлараро тўсинларда ётган лимфа томирларига келиб қуйилади.

Тимуснинг ёшига қараб ва баъзи ҳолларда ўзгариши. Айрисимон без ёш болаларда жуда тараққий этган бўлади. Туғилгандан то балоғат ёшига етгунча унинг катталиги ва оғирлиги ошиб боради ва сўнгра маълум бир даражада сақланиб туради. Жинсий балоғат ёшига келиб тимуснинг оғирлиги ўрта ҳисобда 37–40 г атрофида бўлади. 25–30 ёшдан кейин тимусда акс тараққиёт даври, яъни ёшга нисбатан кечадиган *инволюция* бошланади. Бу жараён айниқса тимуснинг пўстлоқ зонасида яққол ифодаланади. Бу зонада тимоцитлар сонининг камайиб бориши, ретикулоэпителиал хужайралар ўрнида ёғ хужайраларининг пайдо бўлиши ва макрофаглар сонининг

кўпайиши кузатилади. Инволюция жараёни мағиз зонада ҳам содир бўлади. Бу зонада ҳам юқоридагидек тимоцитларнинг камайиши, ретикулоэпителиал хужайраларнинг ўрнини ёғ тўқимаси эгаллаши кўринади. Гассал таначалари эса анча пайтгача сақланиб қолади. Шуни таъкидлаш керакки, ўта қариган, ammo соғ организмда тимуснинг фаолияти нисбатан суст сақланиб қолади. 70–75 ёшларга келиб тимуснинг оғирлиги фақат 5–6 г атрофида бўлади. Бунда без паренхимасининг асосий қисмини ёғ тўқимаси ташкил этиб, унинг орасида жуда кам миқдорда тимоцитлар ва ретикулоэпителиал хужайралар учраши мумкин. Камдан-кам ҳолатлардагина тимуснинг ёшга нисбатан инволюцияси бўлмаслиги мумкин. Бу ҳолат “*statusthymicolymphaticus*” деб аталиб, тимусда ва бошқа периферик иммун-химоя органларида лимфоцитлар сонининг ошб кетиши билан ифодалади. Кўпинча бу ҳолат буйрак усти безининг пўстлоқ моддаси ишлайдиган глюкокортикоид гормонларнинг етишмовчилиги билан бирга кечади. Гарчи тимусда лимфоцитлар кўп бўлсада, уларнинг фаолияти тўлиқ бўлмайди, шунинг учун ҳам бундай одамлар микроблар ва захарли моддалар таъсирига жуда чидамсиз бўлади.

Тимуснинг ёшга нисбатан, аста-секин кечадиган акс тараққиётдан ташқари, баъзи бир ҳолатларда унинг тез содир бўладиган инволюцияси ҳам учрайди. Бу жараён *акцидентал (accidental – тасодиқий) инволюция* деб аталиб, турли хил ўта кучли салбий таъсуротлар (оғир жароҳатлар, захарланиш, ҳаддан ташқари очлик, радиация, ОИД вируси ва ҳоказолар) натижасида рўй бериши мумкин. Бунда тимусда, айниқса унинг пўстлоқ зонасида, тимоцитларнинг бирданига кўп миқдорда апоптоз йўли билан ҳалок бўлиши ва уларнинг макрофаглар томонидан фагоцитоз қилиниши кузатилади. Натижада, пўстлоқ ва мағиз зоналар орасида чегарани ажратиб бўлмайди. Акцидентал инволюция давомида ретикулоэпителиал хужайраларда ҳам ўзгаришлар содир бўлади. Уларнинг цитоплазмаси шишади ва йирик пуфаклар билан тўлади. Акцидентал инволюция жараёнида

юқорида қайд этилган глюкокортикоид гормонларнинг аҳамияти каттадир. Чунки бу жараён доимий равишда шу гормонлар миқдорининг кескин ошиши билан бирга кузатилади.

Шуни таъкидлаш лозимки, акцидентал инволюция ўзининг қайта тикланиш имконияти билан ёшга нисбатан кечадиган инволюциядан кескин фарқланади. Агар организмга кўрсатилган салбий таъсирлар тўхтатилса, тимус ўзининг олдинги ҳолатига қайтиши мумкин. Шу туфайли тимусда бўладиган акцидентал инволюцияни кўра билиш ва унинг олдини олиш муҳим назарий ва амалий аҳамиятга эгадир.

Шундай қилиб, тимус (айрисимон без ёки бўқоқ беzi) қизил суяк кўмиги билан биргаликда қон яратувчи ва иммун-ҳимоя органларининг марказий қисмини ташкил қилиб, у Т-лимфоцитлар ишлаб чиқариши билан бир қаторда иммунитет жараёнларини бошқаришда ҳам иштирок этади. Бундан ташқари, тимусда қатор биологик актив моддаларнинг ишланиб чиқиши унинг эндокрин фаолияти анча тараққий этганлигидан далолат беради.

ЛИМФА ТУГУНЛАРИ

Лимфа тугунлари периферик қон яратувчи ва иммун-ҳимоя аъзоларидан биридир. Гарчанд алоҳида олинган ҳар бир тугун унчалик катта бўлмасада, лекин уларнинг сон жиҳатдан кўплиги қон яратилиши ва иммунитет жараёнларида юқори ўринлардан бирини эгаллашини билдиради. Уларнинг умумий оғирлиги тахминан 1,5–2 кг гача етиши мумкин. Лимфа тугунлари лимфа томирлари бўйлаб жойлашиб қуйидаги вазифаларни бажаради:

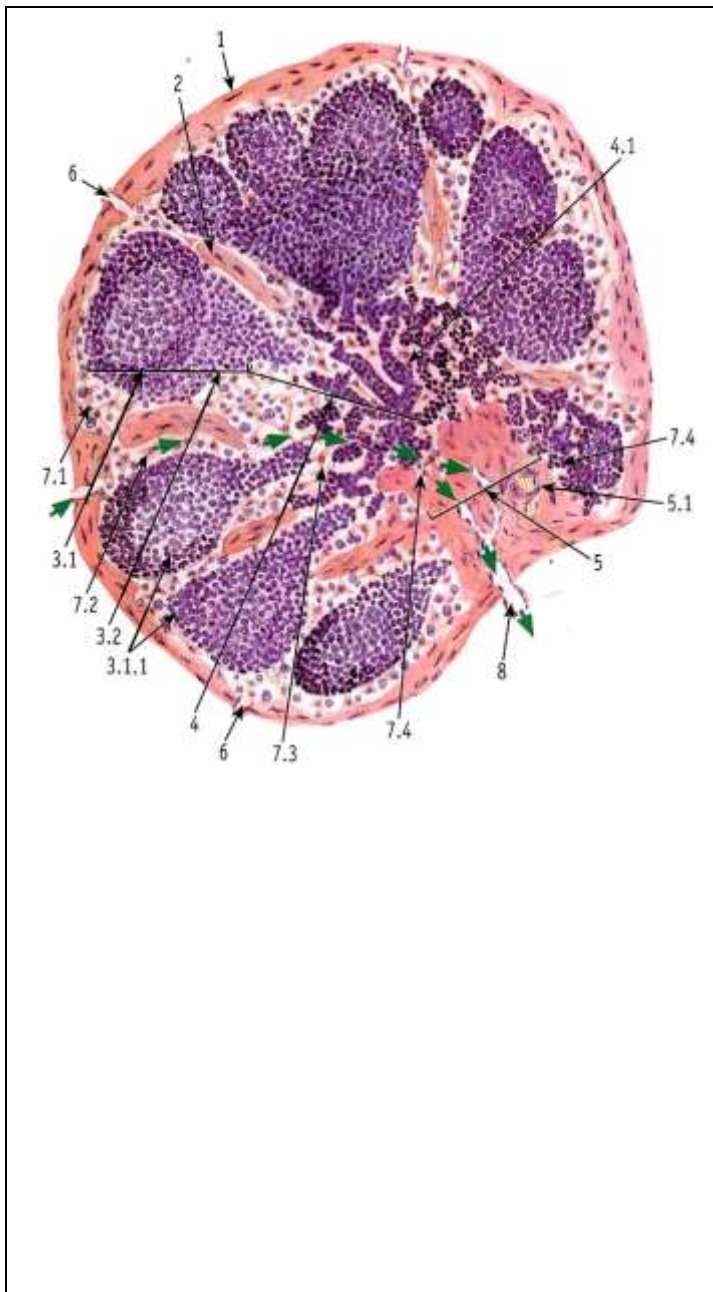
1. Лимфа тугунларида Т-ва Б-лимфоцитларнинг кўпайиши ва уларнинг антигенга мос равишда ихтисосланиши кузатилади. Т- ва Б-лимфоцитларнинг ўзаро ҳамда микромуҳит ҳужайралари билан мулоқотда

бўлиши маълум антигенларга қарши специфик антитаналар ишлаб чиқаришга олиб келади.

2. Тугунлар оқиб ўтаётган тўқима суюқлигини ёки лимфани барча ёт антигенлардан тозалайди. Тугуннинг бу вазифасига ўзига хос биологик филтр сифатида қараш мумкин.

3. Тугунлар тўқима суюқлиги учун ўзига хос йиғувчи аъзо ёки депо бўлиб ҳисобланади. Шунингдек, лимфа тугунларида қон орқали келган моноцитларнинг макрофагларга ва интердигитловчи хужайраларга айланиши рўй беради.

Тараққиёти. Лимфа тугунлари яхшигина ривожланган лимфа томирлари йўлларида пайдо бўла бошлайди. Дастлабки лимфа тугунлари ҳомила тараққиётининг учинчи ойида пайдо бўлади. Лимфа тугунларини уларнинг шаклланиш хусусиятига кўра 2 гурпуага бўлиш мумкин: 1) биринчи гурпуа лимфа қопчалари асосида тараққий қилади; 2) иккинчи гурпуа периферик лимфа томирлари чигаллари ўрнида ривожланади. Ҳар иккала ҳолатда ҳам лимфа тугунларининг тараққиёти бир хилда кўпаювчи мезенхима хужайралари тўпламларидан бошланади. Лимфа томирлари бўлажак лимфа тугунининг негизини ташкил этади. Тугун куртагининг атрофида жойлашган мезенхима хужайраларидан тугунни ўраб турувчи капсула ва унинг ичкарига кирувчи тўсинлари ҳосил бўлади. Куртакнинг чеккаларида мезенхима хужайралари бирлашиб қирғоқ синусини ҳосил қилади. Қирғоқ синусидан ичкарига қараб йўналган ва ўзаро бирлашувчи оралик синуслар ҳосил бўлади. Шу вақтнинг ўзида тугун куртагининг мезенхима хужайралари ретикуляр хужайраларга айланади.



Расм 13.4. Лимфа тугуни.

(Умумий кўриниши)

Гематоксин – эозин билан бўялган

1 - капсула; 2 - трабекула; 3 – пўстлоқ модда: 3.1 –тугунчалар ташқариси , 3.1.1 – лимфатик тугунчалар (фолликулалар), 3.2 – тугунчалар ичкараси; 4 – мағиз моддаси: 4.1 – мағиз тасмалар; 5 – тугун дарвозаси: 5.1 – қон томирлар; 6 – олиб келувчи лимфа томирлари; 7 - лимфа синуслари: 7.1 – маргинал (капсула ости) синус, 7.2 – пўстлоқ оралиқ синус, 7.3 – мағиз оралиқ синус, 7.4 – дарвоза синуси; 8 – олиб кетувчи лимфа томири.

Ретикуляр хужайралар ретикулин толалар билан биргаликда бўлғуси лимфа тугунининг тўрсимон тузилишига эга бўлган асосини ёки стромасини ташкил этади. Тўрсимон строманинг бўшлиқлари тўртинчи ойдан лимфоцитлар билан тўла бошлайди. Б-лимфоцитлар дастлаб тугуннинг марказида (бўлғуси мағиз моддасида), сўнгра эса чекка қисмида (бўлғуси пўстлоқ моддасида) пайдо бўлади. Т- лимфоцитлар эса пўстлоқ ва мағиз моддалар орасидаги чегара паракортикал зонада жойлашади. Бу даврга келиб тугун куртагида микромухит яратувчи макрофаглар, интердигитловчи ва дендритли

хужайралар ҳам ҳосил бўлади. Эмбрион тараққиётининг олтинчи ойига келиб лимфа тугунлари қон яратувчи ва иммун-ҳимоя аъзолари сифатида шаклланади.

Тузилиши. Лимфа тугуни ловиясимон шаклга эга бўлиб, катталиги 0,3–1 дм атрофида бўлади. Унинг қавариқ юзаси орқали олиб келувчи лимфатик томирлар алоҳида-алоҳида ҳолда тугун ичига киради. Ботик юзаси эса *тугун дарвозаси* деб аталиб, бу ердан артерия киради ва вена ҳамда олиб кетувчи лимфатик томирлар чиқади. Лимфа тугуни сиртидан коллаген толаларга бой, зич бириктирувчи тўқимадан иборат капсула билан қопланган (расм 13.4). Капсула таркибида силлиқ мушак хужайраларининг тутамлари ҳам учрайди. Улар айниқса капсуланинг дарвоза соҳасида кўп миқдорда бўлади. Капсуладан тугуннинг ичига ўзаро анастомозлар ҳосил қилувчи тўсиклар ёки трабекулалар киради. Трабекулалар капсула билан бирликда тугуннинг бириктирувчи тўқимали негизини ташкил этса, лимфа тугунининг асосини (стромасини) ретикуляр тўқима ташкил этади. Бу тўқима ўсимталарга эга юлдузсимон ретикуляр хужайралардан ва улар билан чамбарчас боғланган ретикуляр толалардан тузилган. Улар ҳосил қилган тўр бўшлиқларида Т-, В-лимфоцитлар ва микромуҳит хужайралари жойлашади.

Тугуннинг дарвоза соҳасидан ўтадиган кесмасида тўқроқ бўялган, чекка жойлашган пўстлоқ (cortex) ва очроқ бўялган марказий мағиз (medulla) моддаларни ажратиш мумкин. Пўстлоқ модда асосан юмалоқ ва овал тузилмалардан – лимфоид фолликулалардан иборатдир. Мағиз модда эса мағиз тасмалари ва улар орасида жойлашган синуслардан ташкил топган. Пўстлоқ ва мағиз моддалар чегарасида лимфоцитлар тарқоқ ҳолда ётадиган оралиқ ёки пўстлоқ олди зона (*паракортикалзона ёки паракортекс*) фарқланади. Асосан Т-лимфоцитлар жойлашиши туфайли бу соҳа тимусга тобе ёки Т-зона деб аталади.

Пўстлоқ модда. Лимфоид фолликуллар пўстлоқ модданинг асосий қисмини ташкил этади. Улар диаметри 0,5–1 мм атрофидаги юмалоқ ёки

овал тузилмалардир. Бу тузилмаларнинг асосини ретикуляр тўқима ташкил этиб, унинг тўрларида лимфоцитлар ва микромуҳит хужайралари жойлашгандир. Ҳар бир фолликулда унинг ташқи (копловчи), ўрта (оралиқ) ва марказий қисмлари фарқланади. Ташқи ва оралиқ қисмларда асосан майда ва ўрта лимфоцитлар жойлашади. Фолликулнинг марказий қисми очроқ бўялиб, *герминатив ёки кўпайиш* марказлари номи билан юритилади. Бу соҳанинг турли антигенлар таъсири остида ўзгариши унинг *реактив марказ* ҳам деб аталишига сабабдир. Кўпайиш марказида митотик бўлиниш қобилятига эга бўлган лимфобластлар ва пролимфобластлар ҳамда оз миқдорда майда лимфоцитлар учрайди.

Улардан ташқари, кўпайиш марказида кўп миқдорда макрофаглар ва фолликулнинг дендритли хужайралари ҳам жойлашади. Фолликуллар таркибига асосан Б-лимфоцитлар ва уларнинг ҳосиласи ҳисобланган плазматик хужайралар киради. Шу туфайли фолликуллар суяк кўмигига тобе ёки Б-зонага киритилади. Кўпайиш марказининг катталиги организмнинг турли ҳолатларига қараб ўзгариши мумкин. Организмга антигенлар тушганда кўпайиш маркази кенгайиб, унда жуда кўп миқдорда митоз йўли билан бўлинадиган хужайралар кузатилади. Аксинча, организмнинг нисбатан тинч ҳолатида кўпайиш марказлари кичрайиб, унда якка бўлинаётган лимфобластлар ва озгина макрофагларни кўриш мумкин.

Пўстлоқ ва мағиз моддалар чегарасида жойлашган оралиқ *паракортикал* зонада Т-лимфоцитлар жойлашади. Пўстлоқ олди зонада (паракортекс) Т-лимфоцитлар учун махсус микромуҳит яратувчи интердигитловчи хужайралар учрайди. Улар Т-лимфоцитларнинг кўпайиши ва ишчи (ёки эффектор) хужайраларга дифференциалланишини таъминлайди. Паракортекснинг муҳим хусусиятларидан яна бири унда кўп миқдорда посткапиллар венулаларнинг бўлишидир. Бу венулалар баланд, деярли цилиндрсимон эндотелий хужайралари борлиги билан ажралиб

туради. Бу эндотелий орасидаги ёриқлар орқали Т- ва В-лимфоцитларнинг тугун ичига киритиши ва ундан чиқиши кузатилади.

Мағиз модда. Фолликуллардан ва пўстлоқ олди зонадан тугуннинг мағиз моддасига қараб мағиз тасмалар йўналади. Бу тасмалар ретикуляр тўқима тўрлари орасида ётган В-лимфоцитлар, плазматик ҳужайралар ва макрофаглардан ташкил топган бўлади. Уларнинг орасида В-лимфоцитлар учун микромуҳит яратувчи дендритли ҳужайралар ҳам учрайди. Мағиз тасмаларда асосан В-лимфоцитлар ва улардан ҳосил бўлган плазмоцитлар бўлиши туфайли тасмалар суяк кўмигига тобе ёки В-зона деб ҳисобланади. Тасмалар ўзаро бир-бири билан анастомозлар ҳосил қилади. Тасмалар ичидан эндотелий ҳужайралари орасида ёриқлари бўлган қон капиллярлари ўтади. Сиртидан эса тасмалар яссилашган, эндотелий ҳужайраларига ўхшаб кетувчи ретикуляр ҳужайралар билан қопланган бўлиб, улар лимфа суюқлиги оқувчи синусларнинг деворини ҳосил қилади. Мағиз моддада тасмалар ташқи тарафдан синуслар билан ўралган ҳолда ётади.

Тугундаги лимфа ҳаракати. Тугунга лимфа олиб келувчи томирлар тугуннинг қабарик томонидан кириб, у дастлаб *чекка ёки капсула ости синусларига* қуйилади. Бу синуслар тугун капсуласи ва фолликуллар орасида жойлашган бўлади. Уларнинг ташқи деворини ҳосил қилувчи эндотелий ҳужайралари базал мембранада ётиб, тузилиши жиҳатдан лимфа томирларининг эндотелий ҳужайраларидан деярли фарқланмайди. Синусларнинг фолликулларни қоплаб турувчи ички деворида эса эндотелийга ўхшаш яссилашган ретикуляр ҳужайралар бўлиб, уларнинг орасида ёриқлар кўринади, лекин базал мембрана бу ерда бўлмайди. Эндотелий ҳужайралари орасидаги ёриқлар орқали тугунда ҳосил бўлган янги лимфоцитлар лимфага тушиши ёки аксинча, лимфа суюқлигидан тугунга ўтиши мумкин. Лимфа чекка синуслардан *оралиқ синусларга* ёки фолликуллар ва трабекулалар орасида жойлашган синусларга ўтади. Улардан лимфа суюқлиги мағиз моддага ўтиб, бу ердаги мағиз тасмалар ва

трабекулалар орасидаги *мағиз синусларга* қуйилади. Шунини таъкидлаш керакки, оралик ва мағиз синусларнинг девори юқорида кўрсатиб ўтилган чекка синусларнинг ички деворига айнан ўхшаш тузилишга эга бўлади. Уларда ҳам эндотелий хужайралари орасида ёриқлар бўлиб, эндотелий хужайралари орасида макрофаглар учрайди. Мағиз синусларидан лимфа суюқлиги дарвоза соҳасида жойлашган *марказий синусга* йиғилади ва тугуннинг дарвозасидан олиб кетувчи лимфа томири орқали чиқиб кетади.

Тугундан ўтиш давомида лимфа суюқлиги ёт антигенлардан тозаланади, янги лимфоцитлар ва антитаналар билан бойитилади. Лимфа тугунларининг ўзида ёт заррачалар ва ўсма хужайраларини тутиб қолиш хусусияти уларни турли касалликларда ўзгаришга олиб келади.

Қон айланиши. Артерия тугун дарвозаси орқали кириб, асосан, икки қисмга тармоқланади. Биринчи қисми капсула ва трабекулалар томон йўналса, иккинчиси пўстлоқ ва мағиз моддаларда капиллярлар тўрини ҳосил қилади. Бу тўрдан посткапилляр венулалар бошланиб, улар веналарга йиғилади ва тугун дарвозасидан вена шаклида чиқиб кетади. Соғлом организмда қон ҳеч қачон синусларда учрамайди. Фақат баъзи касалликларда синуслар ичида кўп миқдорда эритроцитлар ва гранулоцитлар учраши мумкин. Лимфа тугунларининг бу ҳилдаги ўзгаришини одамда ва сут эмизувчиларда учраб турадиган гемолимфатик тугунлардан фарқ қилиш муҳим амалий аҳамиятга эга.

Тугунларнинг иннервацияси. Лимфатик тугунлар рецептор ва эффектор нерв охирларига бойдир. Тугунга дарвоза соҳасидан мағизли ва мағизсиз нерв толалари киради. Улар тугун капсуласида, трабекулаларда, пўстлоқ ва мағиз моддаларида рецептор нерв охирларини ҳосил қилади. Тугундаги эффектор нерв охирлари икки турли, яъни адренергик ва холинергик бўлади.

Ёшга қараб ўзгариши. Лимфа тугунлари организмнинг улғайиши билан боғлиқ ҳолда ўзгаради. Бу ўзгариш организмга тушадиган антигенлар билан чамбарчас боғлиқдир. Агар янги туғилган чақалоқ микроблардан бутунлай

холи бўлган мухитда сақланса (гнотобионтлар), ундаги лимфа тугунлари охиригача тараққий этмайди. Фолликуллар ва уларнинг кўпайиши марказлари ривожланмай қолади. Организмнинг ташқи мухит антигенлари билан учрашуви лимфа тугунларини ёш организмда тез вояга етказувчи асосий омиллардан бири бўлиб ҳисобланади. Қарилик пайтига келиб, лимфа тугунларининг фаолияти сусаяди. Уларда лимфоцитлар ва микромухит хужайраларининг миқдори камайиб бириктирувчи тўқиманинг йўғонлашиши ва ёғ хужайраларининг кўпайиши кузатилади.

Гемолимфатик тугунлар

Улар одамда жуда кам учраб, асосан қорин аортаси ва буйрак артериялари атрофидаги ёғ тўқимасида жойлашиши мумкин. Улар оддий лимфа тугунларидан қуйидаги хусусиятлари билан фарқланади.

1. Улар майда бўлиб, ўлчамлари 0,1 – 0,3 см дан ошмайди.
2. Уларда фолликуллар ва мағиз тасмалари яхши ривожланмаган бўлади.
3. Синуслар, айниқса, мағиз синуслари кенг бўлиб, ўзида кўп миқдорда эритроцитларни ва гранулоцитларни тутати. Эмбрионда ва янги туғилган чақалоқда гемолимфатик тугунларда қоннинг такомил этувчи ёш хужайраларини (промиелоцитлар, миелоцитлар, нормоцитларни) кўриш мумкин.

Гемолимфатик тугунларни баъзан одамлар ва сут эмизувчиларда учрайдиган қўшимча майда талоқлардан ҳам фарқ қилиш муҳимдир:

1. Гемолимфатик тугунларда албатта олиб келувчи лимфатик томирлар бўлиб, қўшимча талоқларда эса улар йўқдир.
2. Қўшимча талоқларда учрайдиган махсус тузилмалар (фолликуллар таркибидаги марказий артериялар, йирик веноз синуслар) гемолимфатик тугунларда бўлмайди.

ТАЛОҚ

Талоқ иммун-ҳимоя системасининг периферик аъзоси бўлиб, организмда бир қанча муҳим *вазифаларни* ўтайди.

1. *Қон яратувчи ва ҳимоя вазифаси.* Талоқда Т- ва В-лимфоцитларнинг кўпайиши ҳамда уларнинг микромуҳит ҳужайралари билан ҳамкорликдаги фаолияти кузатилади. Шу туфайли талоқ ҳужайравий ва гуморал иммунитетда актив иштирок этади. Бундан ташқари, талоқда ёт заррачалар ушланиб қолиб, макрофаглар томонидан емирилади. Эмбрион тараққиёти давомида талоқда гранулоцитлар, эритроцитлар ва қон пластинкалари ҳам ҳосил бўлади. Аммо бу жараён ҳомила туғилиши пайтига келиб йўқолиб кетади.

2. Талоқда яшаш муддатини ўтаган *эритроцитлар ва қон пластинкалари* емирилади. Ҳалок бўлган эритроцитлар макрофаглар томонидан ютилиб, улардаги гемоглобин парчаланadi. Натижада, ўзида темир сақловчи трансферрин ва билирубин моддалари ҳосил бўлади. Билирубин қон орқали жигарга бориб, у ерда ўт таркибига кўшилади. Трансферрин эса суяк кўмигига келиб, янги ҳосил бўлаётган эритроцитларда гемоглобин синтези учун ишлатилади. Талоқнинг эритроцитларни емириш хусусияти уни эритроцитлар «мозори» дейилишига сабаб бўлган.

3. Талоқда бир қанча *биологик актив моддалар* ишланиб, улар қизил суяк кўмигида кечадиган эритропоез ва тромбоцитопоез жараёнларини бошқариб туради. Талоқнинг бу фаолияти жуда кучайиб кетса, қонда эритроцитлар ва тромбоцитлар миқдори камайиб кетади.

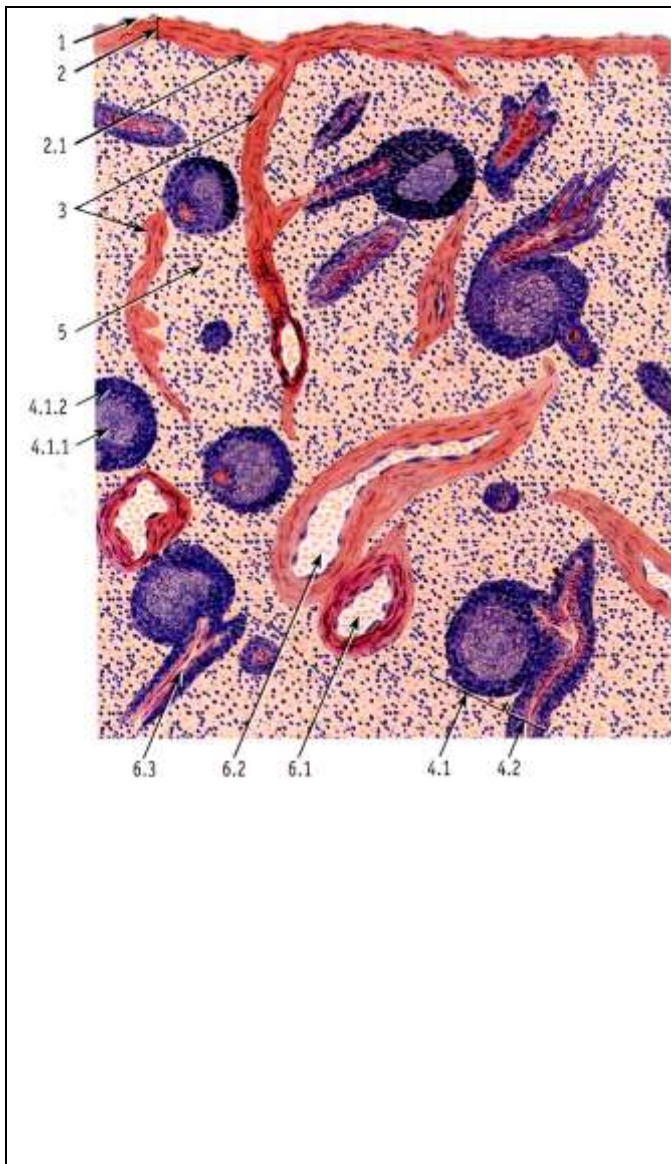
4. Талоқда *маълум миқдорда қон заҳираси сақланиб туради* ва зарур бўлганда қон айланиш доирасига чиқарилади. Шу туфайли талоқни қон депоси ҳам деб ҳам аталади.

Шундай қилиб, талоқ фаол иммун-ҳимоя аъзосигина бўлиб қолмай, балки бир қанча бошқа вазифаларни ҳам бажаради. Талоқ олиб ташланганда (спленектомия) организмнинг ҳимоя қобилияти сусаяди.

Тараққиёти. Талок куртаги даставвал эмбрион тараққиётининг 5–6-хафтасида пайдо бўлади. У ривожланаётган катта чарви ичидаги мезенхима хужайраларининг зич тўпланидан ҳосил бўла бошлайди. Талокнинг қон томирлар системаси аввалроқ дифференциаллашади. Сўнгра томирлар орасида жойлашган ретикуляр хужайралар ҳосил бўлади. Уларнинг орасида қоннинг ўзак хужайралари жойлашади. 7-8- Ҳафталарга бориб талокда макрофаглар, 11–12-Ҳафталарда эса В-лимфоцитлар пайдо бўлади. Эмбрион тараққиётининг 5-ойигача талокда гранулоцитопоз, эритроцитопоз ва тромбоцитопоз жараёнлари фаол кечади. Сўнгра бу жараёнлар аста-секин сусаяди, лимфоцитопоз эса, аксинча, кучаяди.

Эмбрион тараққиётининг 3–5-ойларида артериялар атрофида даставвал Т-лимфоцитлар тўпланади (Т-зона ёки периартериолар зона). Сўнгра бу ерда В-лимфоцитлар ҳам тўпланиб, талокнинг оқ пулпаси ҳосил бўлади. Улар орасидаги ретикуляр тўқима йирик синусоид қон томирлар билан биргаликда қизил пулпани ташкил этади.

Тузлиши. Талок тоқ аъзо бўлиб, шакли чўзиқ, қонга тўлиб туриши туфайли тўқ қизил рангли бўлади. У сиртдан сероз парда ва зич фиброз капсула билан ўралган. Капсуладан аъзо ичига йўғон тўсиқлар трабекулалар ўсиб киради. Секин-аста ингичкалашиб борувчи бу трабекулалар талокни унчалик яхши ифодаланмаган бўлакчаларга бўлади. Капсула ва трабекулалар кўп миқдорда коллаген ва эластик толалар тутувчи зич бириктирувчи тўқимадан тузилган. Шу билан бирга капсула ва трабекулаларда турли миқдорда силлиқ мушак хужайралари тутамлари ҳам бўлади. Баъзи ҳолатларда, масалан кўп қон йўқотганда улар қисқариб заҳирадаги қонни қон айланиш доирасига чиқаради. Талокда қон томирлар кирадиган жойда капсула қалинлашиб ва ичкарига буралиб, бу аъзонинг дарвозасини ҳосил қилади.



Расм 13.5. Талоқ.

Гематоксилин – эозин билан бўялган.

1 – мезотелий; 2 - капсула; 2.1 – силлик мушак хужайралари; 3 – трабекула; 4 – оқ пулпанинг элементлари: 4.1– лимфа тугунча (В – лимфоцитлар соҳаси): 4.1.1 – реактив марказ; 4.1.2 – тож; 4.2 – артерия атрофидаги лимфатик қин (Т-лимфоцитлар соҳаси); 5 – қизил пулпа; 6 – қон томирлар; 6.1 – трабекуляр артерия; 6.2 – трабекуляр вена; 6.3 – марказий артерия.

Талоқ трабекулалари орасида паренхима жойлашиб, унда оқ ва қизил пулпа фарқ қилинади (расм 13.5). Талоқнинг оқ ва қизил пулпалари асосини ретикулин толалардан иборат ретикуляр тўқима ташкил қилади. Аъзонинг тахминан 1/5 қисмини ташкил этувчи оқ пулпа лимфатик фолликуллар (Малпиги таначалари)дан иборат. Орган кесиб кўрилганда оқ пулпа тарқоқ жойлашган, оч кулранг, юмалоқ таначалар шаклида кўринади. Уларнинг морфологик тузилиши лимфа тугунларининг пўстлоқ моддасидаги фолликулларга ўхшаш, яъни улар лимфоцитларнинг тўпламларидан иборат фолликуллар бўлиб, баъзиларининг марказий қисмлари оч бўялиб, *кўпайиш маркази* (реактив марказ) номи билан юритилади. Бу ерда йирик

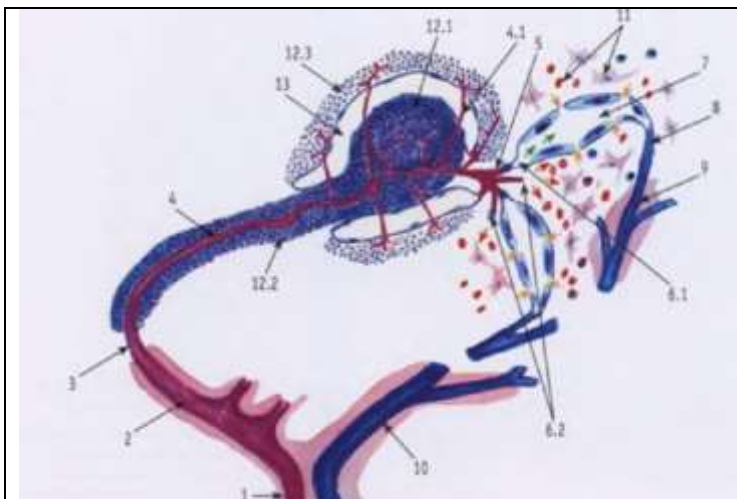
лимфоцитлар ва лимфобластлар жойлашиб, уларнинг кўпчилиги митоз бўлинишнинг турли босқичида бўлади. Лимфатик фолликуланинг чекка қисмида артерия жойлашади ва бу билан лимфа тугунинг фолликулидан фарқ қилади. Оқ пулпанинг шу эксцентрик жойлашган, лекин марказий артерия деб аталувчи томирининг атрофи (периартериолар зона) талок лимфатик фолликуланинг тимусга тобе қисми ҳисобланади ва у ерда кўпгина Т-лимфоцитлар жойлашади. Бу ерда макрофаглар ва Т-зоналар учун хос бўлган интердигитловчи хужайралар ҳам бўлади.

Талок лимфатик фолликулида артерия атрофидаги Т-зонадан ташқари, айтиб ўтилган кўпайиш маркази, ёпқич зона ҳамда қирғоқ зоналар ажратилади. Кўпайиш маркази ва ёпқич (мантий) зона асосан В-лимфоцитлардан, В-лимфобластлардан, плазмоцитлардан, макрофаглардан иборат. Бу зоналар В-зоналар бўлиб, бу ерда В-лимфоцитлар учун микромухит ҳосил қилувчи фолликуляр дендритли хужайралар жойлашади. Қирғоқ зона қизил пулпа билан чегарадош бўлиб, унда Т- ва В-лимфоцитлар ва якка макрофаглар учрайди. Қирғоқ зонани қирғоқ синусоидал томирлари ўраб туради.

Қизил пулпа (*pulpa lienis rubra*) талокнинг асосий қисмини ташкил этиб, ретикуляр тўқима ва унда жойлашган қон хужайраларидан иборат. Қизил пулпа синусоид типдаги қон томирларга жуда бойдир. Қизил пулпанинг синусоидлар орасида жойлашган қисми пулпар ёки талок тасмалари (*chordae lienalis*) деб аталади. Бу тасмаларда В-лимфоцитлар ва улардан ҳосил бўлган плазмоцитлар учрайди.

Қизил пулпанинг ретикуляр стромасида моноцитлардан ҳосил бўлган фагоцитоз қилувчи хужайралар – макрофаглар (талокда улар «спленоцитлар» деб юритилади) ва эритроцитлар жуда кўп бўлади.

Талокда қон айланиши. Талок дарвозасидан талок артерияси киради. Артерия трабекулалар бўйлаб тармоқланади ва бу тармоқлар трабекула артериялари номини олади.



Расм 13.6. Талокда қон айланишининг схемаси.

1 – талок артерияси; 2 – трабекуляр артерия; 3 – пулпар артерия; 4 – марказий артерия; 5 – бармоксимон артериялар; 6 – синусга очиладиган элипссимон капилляр – ёпиқ қон айланиши; 7 – қизил пулпа синуси; 8 – пулпар вена; 9 – трабекула венаси; 10 – талок венаси; 11 – қизил пулпа; 12 – оқ пулпа; 13 – маргинал синус.

Сўнг трабекула артерияси трабекуладан қизил пулпага ўтади ва бу ерда пулпа артерияси деб аталади. Бу артериянинг ташқи пардасида кўп миқдорда эластик толалар бўлиб, улар томирларнинг чўзилиши ёки қисқаришини таъминлайди. Артерия лимфатик фолликулга кириш олдидан Т-, В-лимфоцитлар ва плазмоцитлардан иборат лимфатик қин билан ўралади. Бу қинларни оқ пулпанинг ўсимтаси деб ҳисоблаш мумкин. Артерия лимфатик фолликулнинг чекка қисмидан ўтади ва марказий артерия ёки фолликул артерияси деб аталади. Фолликулдан чиққанидан сўнг марказий артерия ўзаро анастомоз ҳосил қилган бир неча тармоқчаларга бўлинади. Булар попуксимон ёки бармоксимон артериолалар дейилади. Попуксимон

артериолаларнинг дистал қисмлари йўғонлашиб, эллипссимон ёки гилзали артериолалар номини олади. Бу артериолалар эндотелийсида қисқарув хусусиятига эга бўлган ипчалар, деворида эса ретикуляр толалар ва мушак хужайраларидан иборат муфта жойлашган. Бу муфталар вена синусларига қон оқиб боришини бошқаришда ўзига хос сфинктер вазифасини бажаради. Капиллярларнинг веналарга ўтиши очик ва ёпиқ қон айланиш йўллари орқали бўлади. Очик қон айланишда капиллярлар бевосита пулпанинг ретикуляр тўқимасига очилади. Ёпиқ қон айланишда эса капиллярлар бевосита вена синусларига қуйилиб, вена синусларидан талоқ вена системаси бошланади.

Талоқда кўпроқ ёпиқ қон айланиши кузатилиб, бунда қоннинг тез оқиши рўй беради. Очик қон айланишида эса қоннинг секин оқиши қон хужайраларининг макрофаглар билан бўлган контактини таъминлайди.

Вена синуслари ўзига хос тузилишга эга; уларнинг диаметри қон билан тўлишига қараб 20 мкм гача бўлади. Синус девори узунчоқ хужайралар билан қопланган ва булар орасида хужайралараро ёриқлар ёки тешиклар бўлади; бу тешиклар орқали муайян шароитларда эритроцитлар ўтиши мумкин. Синуслар эндотелийси атрофидаги ретикуляр тўқима билан чамбарчас боғланган бўлиб, эндотелий хужайралари сиртдан ҳалқа шаклидаги ретикулин толалари билан ўралган.

Вена синусларидан қон трабекула веналарига ўтади; бу веналар мушаксиз типдаги веналардир. Уларнинг девори трабекуланинг бириктирувчи тўқимасига зич ёпишган эндотелий хужайралари қаватидан иборат, холос. Трабекула веналари эса ўзаро қўшилиб, талоқ венасини ҳосил қилади. Талоқ венаси органнинг дарвозаси соҳасида ташқарига чиқади ва жигарга қон олиб борувчи портал (дарвоза) венага қуйилади. Шундай қилиб, талоқдан келадиган қон даставвал жигарга кириб, у ерда тозаланади, қайта ишланади ва шундан кейингина умумий қон айланиш доирасига тушади. Турли хил жигар касалликларида, масалан циррозларда, талоқнинг

катталашиши (спленомегалия) ундан қон чиқиб кетишининг қийинлашуви туфайли содир бўлади. Бу ҳолат жигар дарвоза венасида қон босимининг ошиб кетиши (портал гипертензия) билан кечади.

ИММУН ЖАРАЁНЛАРИНИНГ МОРФОЛОГИК АСОСЛАРИ

Ўтган асрнинг 60-йилларидан бошлаб иммунология фани жадал тараққий этди. Фаолияти бўйича бир-биридан тубдан фарқ қилувчи Т- ва В-лимфоцитларнинг топилиши, иммун-ҳимоя жараёнларида микромуҳит хужайраларининг салмоқли роли борлигининг аниқланиши ҳамда бу жараёнларни бошқаришда иштирок этувчи моддаларнинг очилиши иммунитет тўғрисидаги тушунчаларни тубдан ўзгартирди. Классик иммунологиянинг асосчилари бўлиб Луи Пастер ва И. И. Мечниковлар ҳисобланади. Классик иммунология организмни фақат ҳар хил юқумли касалликларни келтириб чиқарувчи микроблар ва вируслардан ҳимоя қилиш механизмларини ўрганиш билан чекланарди. Бошқача қилиб айтганда, иммунология деганда тор доирадаги инфекция иммунитетини тушуниб келинарди. Ҳозирги замон иммунологияси назарий ва амалий тиббиётнинг барча соҳаларига тааллуқлидир. Бежиз эмаски, у ҳозир турли хил касалликларда кузатиладиган иммунитет етишмовчилигини (иммунодефицитларни) аниқлаш ва даволашда, ҳар хил аъзоларни (юрак, буйрак, жигар ва бошқаларни) кўчириб ўтказишда (трансплантация қилишда) туғиладиган муаммоларни ечишда ҳам кенг қўлланилмоқда. Иммунологиянинг ривожланишида Ўзбекистонлик олимлар, академиклар Р.М. Ҳайитов, Ў.А. Арипов, Т.Ў.Арипова ва уларнинг шогирдлари қўшган ҳиссалари беқиёс. Иммунитет жараёнларида иштирок этувчи хужайраларнинг келиб чиқиши, тузилиши, фаолияти ҳамда ўзаро мулоқотда бўлишини ўрганувчи фан ўзида гистология ва иммунология элементларини мужассамлаштирган бўлиб, уни *иммуноморфология* деб аталади. Бу фан олдида қўйилган асосий вазифалардан бири – организмда

кечадиган иммун-ҳимоя жараёнларини таъминлайдиган тузилмаларни хужайра, тўқима, аъзолар ва система миқёсида тадқиқ қилишдир. Иммуноморфологияни ривожлантиришда республикамиз олимлари академик К.А.Зуфаров ва профессор Қ.Р.Тўхтаевларнинг ҳам салмоқли ҳиссалари бор.

Иммунитет тўғрисида тушунча. Иммун-ҳимоя реакциялари ва иммунитет тушунчалари ўзаро алмашинув имкониятига эга синонимлардир. Иммунитет – бу организмнинг ўзини барча генетик жиҳатдан ёт бўлган заррачалар ва моддалардан, яъни антигенлардан ҳимоя қилиш қобилиятидир. Антигенлар организмга ташқаридан тушиши (экзоантигенлар) ёки организмнинг ўзида (аутоантигенлар) ҳосил бўлиши мумкин. Иммунитетнинг *носпецифик* (туғма ёки ички) ва *специфик* турлари ажратилади. Носпецифик ҳимоя тери ва шиллиқ пардаларда биологик тўсик ҳосил қилиши, бактерицид таъсир кўрсатиш (масалан, меъда хлорид кислотаси, сўлакдаги лизоцимлар), комплемент оқсиллари ёрдамида фагоцитоз қилиш, вирусларга қарши интерферонлар ишлаб чиқариш ва ҳоказо каби жараёнларни ўз ичига олади. Бунда асосий хужайралар бўлиб макрофаглар, нейтрофиллар, семиз хужайралар ва бошқалар хизмат қилади.

Специфик иммунитет эса маълум бир антигенларни бартараф қилишга қаратилган бўлиб, унда Т- ва Б-лимфоцитлар, табиий киллерлар, антиген тақдим қилувчи хужайралар (макрофаглар, фолликуляр дендритли ва интердигитловчи хужайралар) ва плазматик хужайралар иштирок этади. Иммунитет жараёни организмнинг иммун системаси, бу системага кирувчи хужайралар (иммуноцитлар), тўқималар ҳамда марказий ва периферик аъзолар томонидан амалга оширилади. Иммун система юқорида кўрсатилган марказий (қизил суяк кўмиги, тимус) ва периферик (лимфатик тугунлар, талоқ, овқат ҳазм қилиш, нафас ва сийдик чиқарув йўлларида жойлашган лимфоид фолликуллар) қисмлардан ташкил топган.

Иммун-ҳимоя жараёнларини амалга оширадиган асосий хужайралар Т- ва Б-лимфоцитлар ҳисобланади. Уларнинг кўпайиши, етилиши ҳамда

фаолияти эса микромухит ташкил қилувчи макрофаглар, интердигитловчи ва дендритли хужайралар билан чамбарчас боғлиқдир. Тимусда бу хужайралар каторига унинг стромасини ҳосил қилувчи ретикулоэпителиал хужайралар ҳам киради. Булардан ташқари, организмда кечадиган ҳимоя реакцияларида нейтрофил, эозинофил, базофил лейкоцитларнинг, тўқима базофилларининг (семиз хужайраларнинг) ҳамда фибробластларнинг аҳамияти ҳам каттадир.

Антигенлар – мураккаб органик моддалар бўлиб, улар организмда ўзига қарши ихтисослашган жавоб реакцияси келиб чиқишига сабаб бўлади. Микроблар, вируслар, турли хил паразитлар, ёт хужайралар ва тўқималар, баъзида эса организмнинг генетик жиҳатдан ўзгарган (мутацияга учраган) хужайралари ва ҳоказолар антигенлик хусусиятига эга бўлиши мумкин. Бундан ташқари, ёт хужайралар томонидан ишлаб чиқарилган маҳсулотлар ҳамда сунъий йўл билан синтезланган юқори молекулали моддалар ҳам антиген ролини ўйнаши мумкин. Иммуни системасининг хужайралари антигеннинг бутун молекуласини аниқлаб реакция қилмайди. Улар антиген *детерминанти* ёки *эпитопи* деб аталган антигеннинг унча катта бўлмаган молекуляр доменларини аниқлайди. Антигенларни таниб олишда плазмолемма юзасида бир организм хужайраларининг бошқа организмдан генетик фарқланишини таъминловчи уникал гликопротеин молекулалар муҳим рол ўйнайди. Улар ҳар бир организмнинг (фақат монозигот эгизакларгина бундан мустасно) биологик индивидуалликни белгиловчи асосий омилдир. Ушбу молекулаларнинг синтези 6-хромосомада жойлашган *бош гистомувофиқлик (мослик) комплекси* (БГК, ингл. major histocompatibility complex, МНС) генлари томонидан бошқарилади. БГК молекуларининг икки синфи - *I ва II синф БГК молекулалари* мавжуд бўлиб, шулардан I синфи шу индивиднинг деярли барча хужайраларида (эритроцитлар, нейронлар, йўлдош трофобластларидан ташқари) учрайди. Уларнинг асосий вазифаси Т-лимфоцитларга шу хужайраларнинг Т-рецепторлари билан биргаликда “ўзиники” ва “бегона” хужайраларни таниб

олишга имконият яратишдир. Ушбу молекулалар лимфоцитларнинг рецепторлари билан қўшилиб, уларни фаоллаштиради ва жавоб иммун реакцияларини бошқаришда муҳим рол ўйнайди. БГК молекулалари плазмолемманинг гликопротеинлари бўлиб, барча антиген тақдим этувчи хужайраларнинг юзасида бўлади ва иммун жавоблар учун ўзига хос нишон ҳисобланади. II синф БГК молекулалари антигенларни Т- лимфоцитларга тақдим қилишда, Т ва Б лимфоцитларнинг ўзаро ҳамкорлик қилишида муҳим рол ўйнайди. I синф БГК молекулалари асосан цитотоксик Т лимфоцитларнинг рецепторлари билан бирикади ва хужайравий иммунитетни таъминлашда муҳим ўрин тутаяди.

Антителолар (антитаналар)– иммуноглобулинларнинг у ёки бу синфига мансуб мураккаб оқсиллар. Улар организмда маълум антигенлар таъсири остида плазматик хужайралар томонидан синтезланади ва шу антиген билан бирикиб, уни зарарсизлантириш қобилиятига эга бўлади. Шу туфайли антитаналар иммунитет жараёнининг ихтисослашганлигини таъминловчи асосий омиллардан бири бўлиб ҳисобланади. Ҳозирги пайтда иммуноглобулинларнинг 5 синфи мавжуд бўлиб, улар қон оқсилларининг тахминан 1/3 қисмини ташкил этади. Иммуноглобулинлардан асосийси IgG ҳисобланади. Бу синфга кирувчи антитаналар организмни микроблар, вируслар ҳамда улар ишлаб чиқарган захарли моддалардан актив ҳимоя қилади. Иммуноглобулинларнинг IgM синфига кирувчи антитаналар захарли моддаларни нейтраллашда, ёт хужайраларни емиришда ва турли хил антигенларни чўктиришда муҳим ўрин тутаяди. Иммуноглобулинларнинг IgA синфига кирувчи антитаналар, қондан ташқари, кўп миқдорда сўлакда, кўз ёшида, меъда-ичак суюқликларида ҳам учрайди. Шу туфайли бу антитаналар *секретор антитаналар* деб аталиб, улар шиллиқ пардаларни ҳимоя қилишда фаол иштирок этади. IgE синфига кирувчи антитаналар эса аллергия реакцияларда қатнашади. Уларнинг махсус антигенлар (аллергенлар) билан ҳосил қилган комплекси тўқима базофилларининг дегрануляциясига ва

хужайралардан гистамин ҳамда гепарин моддаларининг ажралиб чиқишига олиб келади. Ниҳоят, иммуноглобулинларнинг охириги синфи бўлмиш IgD жуда кам миқдорда учрайди. Бу иммуноглобулин кўпроқ эмбрионда ва янги туғилган чакалоқларда учрайди. Б лимфоцитларнинг дифференциалланишида иштирок этади. Йўлдош тўсиғи орқали ўтмайди, комплемент оксилларини фаоллаштирмайди.

Имуноглобулинларнинг барча синфлари умумий тузилишга эга бўлиб, иккита енгил занжир ва иккита оғир занжирлардан иборат. Оғир занжирлар молекулаларининг алоҳида карбоксил терминал қисми (фрагменти) доимий бўлиб Fc – қисм деб номланади. Енгил ва оғир занжирларнинг амино-терминал қисмига яқин жойлашган бўлимида аминокислоталар антитаналарнинг турли молекулаларида бир-биридан кескин фарқланади. Шунинг учун молекуланинг бу қисми ўзгарувчан (вариабел) деб аталади. Антитананинг антиген боғловчи қисми битта оғир ва битта енгил занжирларнинг вариабел қисмларидан тузилган бўлиб, уларнинг иккаласи ҳам битта антиген молекуласини боғлаш учун хизмат қилади.

Антителонинг антиген билан боғланиши жараёнида қон плазмасида бўлган бир гуруҳ оксиллар ёки *комплемент* ҳам иштирок этади. Комплемент бу жараёнда кескин активлашиб, баъзи микроорганизмларнинг антитаналар томонидан эритиб юборилишини таъминлайди. Шунингдек, комплемент оксилларидан *опсонинлар* деб номланган биологик фаол моддалар ҳосил бўлиб, улар микробларга ёпишиб, фагоцитоз жараёнини енгиллаштиради.

Иммунитет тўғрисида бир қанча назариялар мавжуд бўлиб, улардан ҳозирги пайтда энг кенг тарқалгани Ф.Бернетнинг «клонал-селекцион» назариясидир. Бу назарияга биноан организмда лимфоцитларнинг кўп миқдордаги гуруҳлари, яъни клонлари мавжуддир. Ҳар бир клонга мансуб лимфоцитлар генетик жиҳатдан бир хил бўлиб, маълум бир ёки бир неча антигенга нисбатан жавоб реакциясини бериш қобилиятига эгадир. Шу туфайли бирон-бир аниқ антиген лимфоцитларнинг фақатгина шу антигенга

мос келадиган клонигагина таъсир кўрсатади ва уларнинг кўпайишига ҳамда активлашишига олиб келади.

Антигенларни емириш ва зарарсизлантириш услубига караб иммунитетнинг икки хили ажратилади:

1. Гуморал иммунитет – бунда антигенларнинг антитаналар ёрдамида зарарсизлантирилиши асосий ўрин тутди. Бу иммунитетнинг ишчи (эффектор) хужайралари бўлиб антитело ишлаб чиқарувчи плазматик хужайралар ёки плазмоцитлар ҳисобланади. Плазмоцитлар ўз навбатида В-лимфоцитлардан ҳосил бўлади. Бу жараёнда Т- лимфоцитлар ва микромухит хужайралари ҳам фаол қатнашади.

2. Хужайравий иммунитет – бунда антигенлар (асосан, ёт хужайралар ва организмнинг ўзида ҳосил бўладиган, генетик мутацияга учраган ўсма хужайралар) махсус қотил (киллер – қотил) хужайралар томонидан ўлдирилади ва емирилади. Бу иммунитет жараёнида эффектор хужайралар бўлиб, Т- лимфоцитларнинг бир тури бўлган Т-киллерлар ва махсус «табий киллерлар» (НК-хужайралар) ҳисобланади. Бу хужайраларни бошқача қилиб *цитотоксик таъсир кўрсатувчи хужайралар* деб ҳам аташ мумкин (cytos – хужайра, toxin – заҳар, яъни хужайрани заҳарловчи деган маънони англатади).

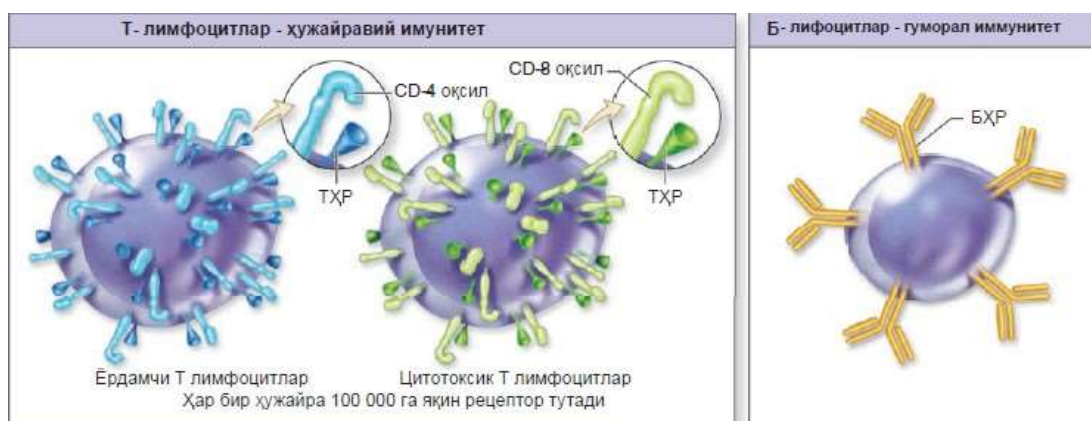
Организмга антиген биринчи марта тушганда (бирламчи жавоб реакцияси) шу антиген учун жавобгар лимфоцитлар клонига тегишли хужайралар активлашиб, бласт хужайраларга айланади. у бластлар митоз йўли билан кўпаяди ва дифференциаллашади. Натижада, антигенни «таниб олиш» қобилиятига эга бўлган лимфоцитлар миқдори кескин ошади. Бу лимфоцитлар шаклланиши давомида икки хил хужайралар ҳосил бўлади. Уларнинг бир тури эффектор ёки ишчи лимфоцитлар бўлса, иккинчиси эса антиген тўғрисидаги маълумотни «эслаб қолувчи» ёки «хотирали» лимфоцитлардир. Антигенга қарши антитаналар ишлаб чиқарувчи плазмоцитлар ҳамда цитотоксик таъсир кўрсатувчи активлашган хужайралар

эффектор ҳужайралар бўлиб хизмат қилади. Антиген организмга қайта тушганда (иккиламчи жавоб реакцияси) «хотирали» лимфоцитлар олдиндан «таниш» бўлган антигенга нисбатан дарҳол жавоб реакцияси содир бўлишини таъминлайди.

Иммунитет жараёнида иштирок этувчи (иммунокомпетент) ҳужайралар

Бундай ҳужайраларни асосан икки турга ажратиш мумкин:

1. Лимфоцитлар. Улар ўз навбатида икки хил ҳужайраларга – Т-(тимусга тобе) ва В- (суяк кўмигига тобе) лимфоцитларга тафовут қилинади (расм 13.7). Бундан ташқари, иммунитетда на Т-, на В-лимфоцитларга мансуб «табиий киллерлар» (НК- лимфоцитлар) ҳам иштирок этади.



Расм 13.7. Т ва В лимфоцитлар. ТХР – Т ҳужайралар рецептори. БХР – В ҳужайралар рецептори. CD4 – Т-ҳелперлар маркери, CD8 – Т киллер/супрессорлар маркери.

2. Ёрдамчи ҳужайралар. Буларга макрофаглар, интердигитловчи ва дендритли ҳужайралар киради. Бу ҳужайралар иммун система аъзоларида Т- ва В-лимфоцитлар учун махсус микромуҳит яратиш билан бирга, лимфоцитларнинг антигенларни зарарсизлантириш жараёнида ҳам фаол иштирок этади. Бу ҳужайралар антиген тўғрисидаги маълумотни олиб, уни қайта ишлаб (бу жараён процессинг дейилади) лимфоцитларга етказиб

берадилар. Шу учун уларни *“антиген тақдим қилувчи”* хужайралар деб айтилади. Иммунитетнинг ёрдамчи хужайралари каторига ретикуляр хужайраларни, эозинофил ва базофил лейкоцитларни, тўқима базофилларини ва ҳоказоларни ҳам киритиш мумкин.

T- ва B-лимфоцитларнинг кўпайиши ва дифференциаллашиши антигенга боғлиқ ёки боғлиқ бўлмаган ҳолда кечиши мумкин.

Антигенга боғлиқ бўлмаган кўпайиш ва шаклланиш жараёни иммун системанинг марказий органларида (тимусда ва қизил суяк кўмигида) амалга ошади. Бу аъзоларда T- ва B-лимфоцитлар микромуҳит хужайралари таъсирида етилади. Антигенга боғлиқ жараёнлар эса периферик иммун-химоя аъзоларида содир бўлади. Организмга антиген турли йўллар билан тушиши мумкин. Антиген учун энг асосий «дарвозалар» бўлиб шикастланган тери, овқат ҳазм қилиш, нафас олиш, сийдик чиқарув йўллари ва бошқа аъзоларнинг шиллиқ пардалари ҳисобланади.

Иммунологияда иммунокомпетент хужайраларни уларнинг юзасидаги махсус рецепторлари бўлишига қараб, иммуноцитохимия ва цитометрия усуллари ёрдамида аниқланади. Дифференциалланиш кластерлари (ингл. cluster of differentiation, CD) деб аталадиган мана шу рецепторларга қарши моноклонал антитаналар ёрдамида (CD – маркерлар) иммун хужайраларни сифат ва миқдорий таҳлил қилиш имконияти яратилди. Лимфоцитлар, макрофаглар ва бошқа иммун хужайралар ҳар қайси тури ўзларининг CD маркерларига эгадирлар. Масалан, T-хелперлар CD4, T-киллер/супрессорлар CD8 маркерларни намоён қиладилар ва ҳоказо. Иммун компетент хужайраларнинг ҳаммаси ўзларининг тегишли рақам билан белгиланган CD (CD3, CD16, CD25 ва ҳоказо) маркерларига эга. Одам иммун хужайралари учун ишлатиладиган маркерлар бошқа ҳайвонлар учун мос келмаслиги мумкин. Лекин иммунологияда кенг фойдаланиладиган оқ лаборатория сичқонларининг CD маркерлари одамникига анча яқин бўлиб, экспериментал иммунологияда кенг қўлланилади.

Т-лимфоцитлар хужайравий иммунитетнинг асосий тузилмаларидир. Бундан ташқари, улар гуморал иммунитетда ҳам фаол иштирок этади ва умумий иммун-химоя реакцияларини бошқаришда муҳим ўрин тутди. Т-лимфоцитларни бажарадиган вазифасига қараб қуйидаги асосий турлари (субпопуляциялари) фарқ қилинади:

а) Т- киллерлар, яъни қотил лимфоцитлар. Улар ёт хужайраларга таъсир этиб, уларни ўлдириш ва емиришда иштирок этади ва CD8 маркери билан белгиланади.

б) Т-хелперлар (хелпер – ёрдамчи) – гуморал ва хужайравий иммунитетда ёрдамчи вазифани ўтайди. Улар антигенни таниб олиб, В-лимфоцитларни шу антигенга қарши антитаналар ишлаб чиқарувчи плазмоцитларга айлантиришга ёрдам беради. Белгиловчи маркери бўлиб CD4 хизмат қилади.

в) Т-супрессорлар (супрессор – пасайтирувчи) В-лимфоцитларнинг плазмоцитларга айланиш жараёнини сусайтиради ва шу туфайли антители ҳосил бўлишини бошқаришда иштирок этади. Уларнинг ҳам нишон белгиси бўлиб CD8 ҳисобланади. Аммо Т лимфоцитларнинг вазифалари шулар билангина чекланмайди. Бу хужайралар гемопоэз (асосан лимфоцитопоэз) ва иммун жараёнларида муҳим вазифаларни бажарадиган биологик актив моддалар (интерлейкинлар) ишлаб чиқаради.

Бундан ташқари, Т- лимфоцитлар орасида «эслаб қолувчи», яъни антиген тўғрисидаги маълумотни эслаб қолувчи «хотирали» хужайралар ҳам мавжуд. Т-лимфоцитлар барча лимфоцитларнинг тахминан 60-65 фоизини ташкил этиб, уларнинг яшаш муддати бир неча ойлаб ва йиллаб бўлиши мумкин. Уларни тузилиши жиҳатидан В- лимфоцитлардан ажратиш қийин. Т- лимфоцитларда лизосомалар кўпроқ бўлиши ва донатор эндоплазматик тўр каналчаларининг камроқлиги қайд этилган. Т- лимфоцитларнинг В-лимфоцитлардан фарқ қилувчи белгиси бўлиб, буларнинг қобиғида

жойлашган Т- хужайра рецепторлари (ТХР) ҳисобланади. Улар Т лимфоцитларнинг барча турлари учун хосдир.

Б- лимфоцитлар гуморал иммунитет жараёнида қатнашувчи асосий хужайралардир. Уларнинг асосий вазифаси антитаналар ишлаб чиқарувчи плазмоцитларни ҳосил қилиш ва шу туфайли организмда гуморал иммунитетни таъминлашдир. Б- лимфоцитларда Т- лимфоцитларга нисбатан донатор эндоплазматик тўрнинг яхшироқ ривожланганлиги кузатилади. Б- лимфоцитларнинг Т-лимфоцитлардан асосий фарқи уларнинг қобиғида жойлашган рецепторларидир. Б-лимфоцитлар юзасида иммуноглобулинларга хос тузилишга эга бўлган рецепторлар бўлиб, улар *юза иммуноглобулинлари* деб аталади (sIg). Иммуноглобулин табиатли рецепторлардан ташқари Б- лимфоцитларда улар учун махсус бўлган Б хужайра рецепторлари, Fc-рецепторлар ва комплементнинг C3 қисмига нисбатан рецепторлар ҳам бўлади. Ҳозирги пайтда Б - лимфоцитларнинг бир неча турлари фарқ қилинади. Улардан Б-хелперларни, Б- супрессорларни ва «эслаб қолувчи» Б- лимфоцитларни кўрсатиб ўтиш мумкин. Б- лимфоцитларнинг яшаш муддати анча қисқа бўлиб, бир неча кундан ойларгача бўлади. Б-лимфоцитларни аниқловчилари бўлиб Б-хужайралар рецепторлари ва CD19, CD20, CD22 маркерлар хизмат қилади.

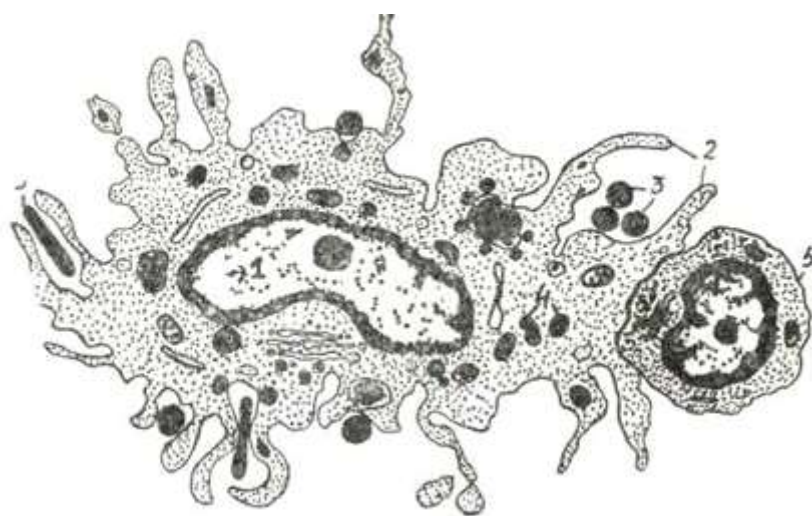
Кўрсатиб ўтилган Т-, Б- лимфоцитлар ва уларнинг субпопуляцияларидан ташқари иммунитет жараёнида на Т-, на Б- хужайраларга хос рецепторларни тутмайдиган «нул» хужайраларнинг аҳамияти катта. Бу хужайралар барча лимфоцитларнинг 10%га яқинини ташкил этади. Улар асосан цитотоксик таъсир кўрсатиш қобилиятига эга бўлиб, «табиий киллерлар» (NK- лимфоцитлар) деб аталади. Улар бошқа лимфоцитларга нисбатан йирикроқ бўлиб, цитоплазмасида лизосомага ўхшаш азурофил доначалар тутаяди. NK-лимфоцитларда CD2, CD7, CD56 ва CD16 маркерлар аниқланган. Уларнинг асосий вазифаси юзасида БГК I синф

молекулаларини тутмайдиган ёки шу молекулалари ўзгарган хужайраларни таниб олиш ва йўқ қилишдир. Улар учун нишон бўлиб кўчириб ўтказилган тўқима (трансплантант) хужайралари, турли хил ўсма хужайралари, баъзи вируслар ёки микроблар билан зарарланган ёки қари хужайралар хизмат қилади. НК- лимфоцитлар бундай хужайралар билан учрашганда ўзидан ёт хужайраларни ўлдириш ва емиришда асосий ўрин тутадиган махсус цитокинларни – перфоринларни ва гранзимларни чиқаради. Улар ёт хужайраларнинг плазмолеммасига емирувчи таъсир кўрсатади, цитоплазмадан сув ва ионларнинг оқиб чиқиши натижасида нишон хужайра халок бўлади. НК- лимфоцитларнинг бу таъсири Т-киллерларнинг таъсирига ўхшаб кетади, бироқ улар қисқа вақт ичида ва тезкор таъсир кўрсатиши билан ҳимоянинг биринчи қаторини ташкил этади. Т-киллерлар хужайравий иммунитетнинг иккинчи қатори ҳисобланади, чунки уларнинг фаоллашуви учун маълум вақт талаб қилинади.

Лимфоцитларнинг кўпайиши, шаклланиши ва фаолияти иммунитет жараёнларида иштирок этувчи ёрдамчи хужайралар билан чамбарчас боғлиқдир.

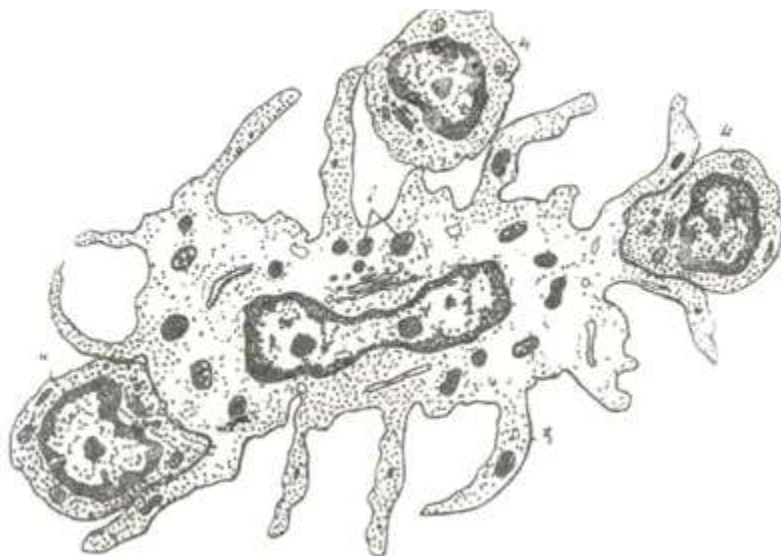
Ёрдамчи хужайралар. Бу хужайралар Т- ва Б-лимфоцитлар учун қулай микромуҳит яратишда, уларнинг кўпайиши ва шаклланишини бошқаришда ҳамда уларга антиген тўғрисидаги маълумотни (антиген тақдим этиш) етказишда фаол қатнашади. Ёрдамчи хужайраларнинг асосий вакиллари дан бири *макрофаг*лардир. Улар организмда кечадиган умумий ихтисослашган иммун-ҳимоя реакцияларининг актив иштирокчилари. Макрофаглар кучли фагоцитоз қилиш ҳамда бир қатор биологик актив моддалар ишлаб чиқариш қобилятига эга. Улар антигенни қайта ишлаб (*процессинг* қилиб) тайёр эпитоплар ҳолида лимфоцитларга етказишади. Макрофаглар томонидан қайта ишланган антигеннинг унга қарши антитаналар ишлаб чиқариш қобиляти бир неча ўн баравар ортади. Бу хужайраларнинг ўзига хос хусусиятларидан

бўлиб, уларнинг цитоплазмасида бирламчи ва иккиламчи лизосомалар миқдори кўплигидир (расм 13.8). Макрофаглар билан бир каторда иммунитет жараёнида актив иштирок этувчи тузилмалар бўлиб *интердигитловчи хужайралар* ҳисобланади. Бу хужайралар ҳам макрофаглар сингари моноцитлардан ҳосил бўлади. Улар асосан тимусда ҳамда периферик иммун-ҳимоя аъзоларининг тимусга тобе (Т) зоналарида жойлашади. Физиологик шароитларда бу хужайраларнинг фагоцитоз қилиш қобилияти жуда паст бўлади. Аммо организмга кучли таъсир ўтказилганда бу хужайралар макрофаглар сингари актив фагоцитларга айланиши мумкин. Интердигитловчи хужайралар узун бармоксимон ўсикларга эга бўлиб, улар орқали лимфоцитлар билан контактда бўлади (расм 13.9). Хужайралар цитоплазмасида тарқоқ ҳолда жойлашган донатор эндоплазматик тўр каналчалари ва митохондриялар учрайди. Аммо макрофаглардан фарқли равишда уларда Fc-рецепторлар бўлмайди. Тимусдан ҳамда периферик иммун-ҳимоя аъзоларининг Т-зоналаридан ташқари, интердигитловчи хужайралар терида ҳам учрайди. Бу ерда улар Лангерганс хужайралари номи билан юритилади.



Расм 13.8. Макрофаг (электрон микроскопик схема).

И – ядро; 2 – ўсиқлар; 3 – антигенлар; 4 – лизосомалар; 5 – лимфоцит.

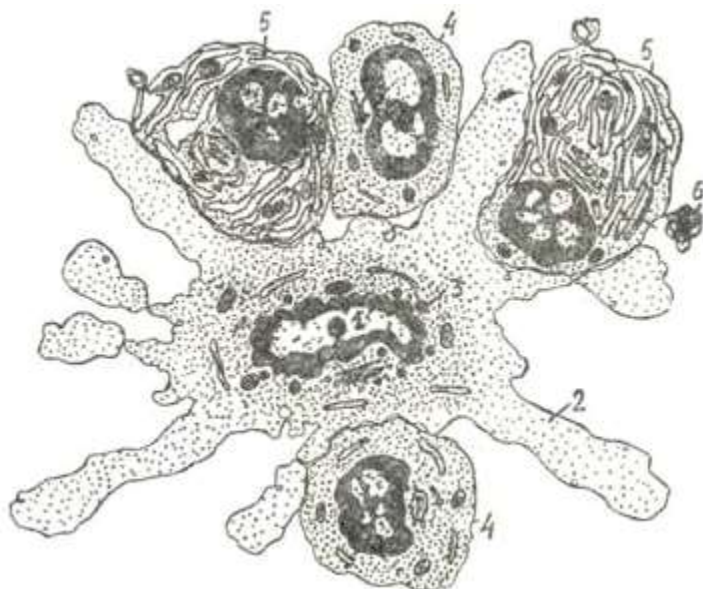


Расм 13.9. Интердигитловчи хужайра (электрон микроскопик схема).

1 – ядро; 2 – доначалар; 3 – ўсиқлар; 4 – лимфоцитлар

Периферик иммун-химоя аъзоларининг Б-зоналарида ёрдамчи хужайраларнинг яна бир тури - дендритли хужайралар учрайди. Улар кўпроқ лимфатик фолликулларда жойлашганлиги туфайли *фолликуляр дендритли хужайралар* деб ҳам аталади (ФДХ). Ўзларининг кўп сонли ўсиқлари ёрдамида бу хужайралар лимфоцитлар ва плазмоцитлар билан контактда бўлади (расм 13.10). Дендритли хужайраларнинг цитоплазмасида кўп сонли эркин рибосомалар, оз миқдорда митохондриялар, донадор эндоплазматик тўр каналчалари кўринади. Голжи комплекси атрофида ва цитоплазманинг бошқа қисмларида майда, лизосомаларга ўхшаш доначалар учрайди. Хужайра ядроси нотўғри шаклга эга бўлиб, ўзида ядроча сақлайди. Дендритли хужайраларда Fc, C3- рецепторлар борлиги аниқланган. Бу

хужайраларнинг асосий вазифаси лимфоцитларга антигенни етказиб бериш ҳамда лимфоцитларнинг кўпайиши, шаклланишини бошқариб туришдир. Дендритли хужайраларнинг фагоцитоз қилиш қобилияти деярли йўқдир.



Расм 13.10. Дендритли хужайра (электрон микроскопик схема).

1 – ядро; 2 – ўсиқлар; 3 – доначалар; 4 – лимфоцитлар; 5 – плазматик хужайралар; 6 – плазмоцитдан ажралиб чиқаётган цитоплазма бўлаги (плазмоцитоз).

Барча кўрсатиб ўтилган (макрофаглар, интердигитловчи ва дендритли хужайралар) хужайраларнинг асосий вазифаси антигенни қайта ишлаш ва уни тайёр эпитоплар шаклида лимфоцитларга етказиб беришдир. Шунинг учун бу хужайраларни “антиген тақдим этувчи” (ингл. antigen presenting cells) хужайралар гуруҳига киритилади.

Иммунитет жараёнида эозинофил ва базофил лейкоцитлар ҳамда тўқима базофиллари (семиз хужайралар) ҳам иштирок этади. Базофил лейкоцитлар ва тўқима базофиллари ишлаб чиқарган гистамин, гепарин моддалари Т- ва Б- лимфоцитларнинг кўпайиши ва шаклланишини кучайтириш хусусиятига эга. Эозинофил лейкоцитлар организмга кўп

миқдорда антигенлар тушганда кўпаяди ва макрофагларнинг фаолиятини кучайтиради. Шунингдек, иммун-химоя жараёнларининг кечишида нейтрофил лейкоцитларнинг аҳамияти ҳам катта. Улар лимфоцитларнинг кўпайиши ва шаклланишини кучайтирувчи моддалар ишлаб чиқаради ва антигенларни актив фагоцитоз қилади.

Шундай қилиб, организмда содир бўладиган иммун-химоя жараёнлари тўқималар ва аъзоларда жойлашган турли хил ҳужайраларнинг ўзаро ҳамкорликда фаолият кўрсатиши туфайли амалга ошади. Шу ҳамкорлик натижасида гуморал ва ҳужайравий иммунитет жараёнлари амалга ошади. Организмнинг иммун-химоя жавоби шартли равишда икки фазадан иборат. Унинг биринчи фазасида антиген уни таниб олган лимфоцитларни фаоллаштиради. Кейинги, эффектор фазада лимфоцитлар шу антигенни бартараф қилишга йўналтирилган иммун жавобни таъминлайди.

Гуморалиммун жавоб реакциясида макрофаглар (антиген тақдим этувчилар), Т-хелперлар ва Б-лимфоцитлар иштирок этади. Организмга тушган антигенни макрофаглар парчалаб, алоҳида бўлакларга ажратади. Антиген эпитоплари ёки детерминантлари II синф БГК молекулалари билан биргаликда комплекс шаклида Т-хелперларга узатилади ва унинг рецепторлари томонидан “таниб олинади”. Антиген + II синф БГК молекулалари комплексининг Т-хелперлар томонидан таниб олиниши макрофаглардан интерлейкин1 (ИЛ1) секреция қилинишига олиб келади. Бунга жавобан Т-хелперлар фаол равишда интерлейкин 2 (ИЛ2) ишлаб чиқаради. ИЛ 2 Т-хелперларнинг пролиферациясини (бўлиниб, кўпайишини) кучайтиради, яъни ҳужайра ўзини ўзи стимуллади. Т-хелперларнинг кўпайиши иммун жавобнинг оптимал даражада кечиши учун муҳим ҳисобланади. Б-лимфоцитларнинг фаоллашуви антигеннинг Б-лимфоцитлардаги иммуноглобулин рецепторлари билан боғланиши туфайли амалга ошади. Б лимфоцитлар ҳам антигенни қайта ишлаб, антиген + II синф БГК молекулалари комплекси шаклида ҳужайра юзасига чиқаради. Бунга

жавобан Т-хелперлар бир гуруҳ интерлейкинлар (ИЛ-2, ИЛ-4, ИЛ-5, ИЛ-6) ва гамма-интерферон ишлаб чиқаради. Интерлейкинлар таъсирида В лимфоцитлар бўлиниб кўпаяди ва дифференциаллашади. Уларнинг кўп қисми айнан шу антиген учун антитаналар ишлаб чиқаришга дастурлаштирилган В лимфоцитлар клонларини ҳосил қилади. Улар ўз навбатида плазмобластларга, проплазмоцитларга ва етук плазматик ҳужайраларга айланиб, шу антигенга нисбатан антитаналар ишлаб чиқаради.

В лимфоцитларнинг маълум бир қисми эса айнан шу антиген ва унга қарши специфик антителолар ишлаб чиқиш ҳақидаги маълумотларни ўзида сақловчи “хотирали” В лимфоцитларга айланади. Интерферон макрофагларга таъсир қилиб, уларнинг фагоцитар ва антиген тақдим қилиш фаолиятларини кучайтиради. Т- супрессорлар В лимфоцитлардан плазматик ҳужайралар ҳосил бўлиши ва уларнинг иммуноглобулинлар ишлаб чиқариш жараёнларини пасайтиради. Шу билан улар организмнинг иммун толерантлигини, яъни баъзи антигенларга нисбатан сезгирлиги пасайишини таъминлайди. Супрессор вазифасини баъзи В лимфоцитлар ҳам бажариб, уларни В-супрессорлар деб юритилади.

Ҳужайравий иммун жавобда цитотоксик таъсирга эга бўлган Т лимфоцитлар (Т-киллерлар) иштирок этади. Бу ҳужайраларнинг рецепторлари нишон ҳужайралар юзасидаги антигеннинг I синф БГК молекулалари билан ҳосил қилган комплекси билан бирлашади. Бу жараёнда Т лимфоцитларнинг CD8 рецепторлари иштирок этади. Нишон ҳужайралар бўлиб кўчириб ўтқазилган тўқима (трансплантант) ҳужайралари, ўсма ҳужайралари, баъзи вируслар ёки микроблар билан зарарланган ҳужайралар хизмат қилади. Цитотоксик Т-лимфоцитлар бундай ҳужайраларни таниб олади ва уларнинг плазмолеммасига ёпишади. Улар ажратиб чиқарган цитолитик перфорин оксили нишон ҳужайра плазмолеммаси ичига кириб, у ерда Ca^{2+} иштирокида полимерланади. Натижада нишон ҳужайра қобиғида перфорин тешиклари ҳосил бўлади. Бу тешиклар сув ва

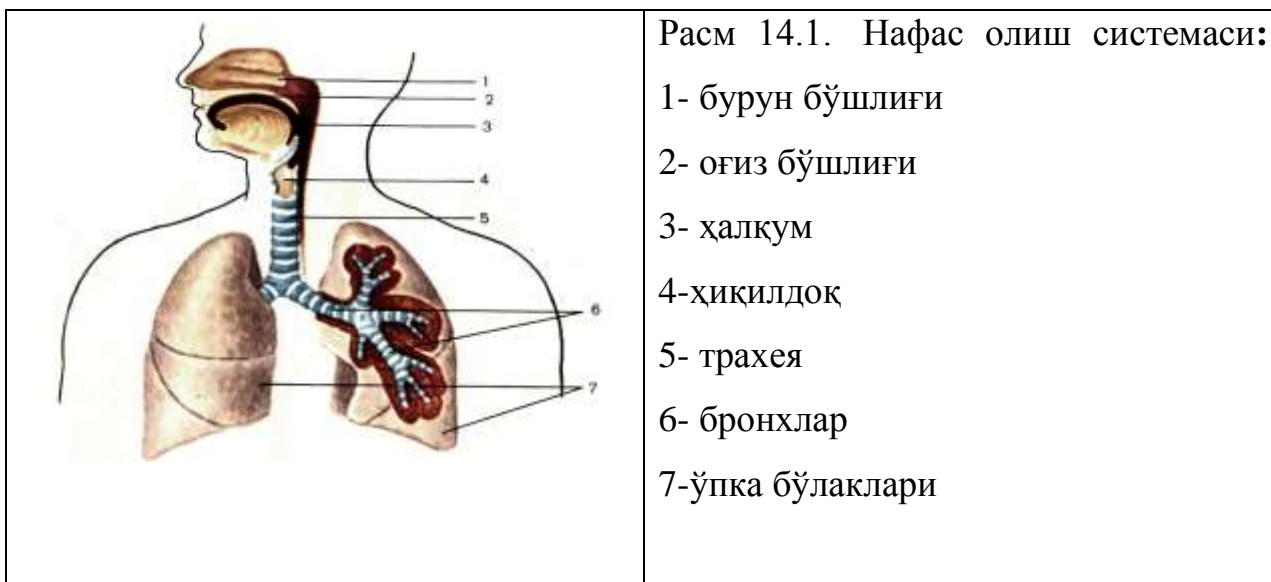
ионларни ташқарига чиқаради ва нишон ҳужайранинг ўлимига олиб келади. Худди шу тарзда бошқа цитотоксик ҳужайралар - табиий киллерлар фаолият кўрсатади.

Шундай қилиб, иммунитет жараёнларида турли хил ҳужайралар иштирок этади. Бу жараёнларнинг фаол ҳужайралари бўлмиш Т-ва Б-лимфоцитлар қон ва лимфа орқали кўчиб юриш (миграция) қобилятига эгадир. Иммуни системанинг марказий аъзоларида, яъни тимусда ва қизил суяк кўмигида ушбу лимфоцитларнинг кўпайиши ва такомил рўй беради. Қизил суяк кўмигидан келган ўзак ҳужайралар тимусда махсус микромуҳит таъсирида етук Т-лимфоцитларга айланади. Бу жараёнда тимусда бўлган ретикулоэпителиал ҳужайралар ва макрофагларнинг роли каттадир. Умуман, бу жараёнда нейрогуморал ва эндокрин факторларнинг таъсири асосий ўрин тутди.

XIV БОБ

НАФАС ОЛИШ СИСТЕМАСИ

Нафас олиш системаси ҳаво ўтказувчи йўллар ва респиратор бўлимларини ўз ичига оловчи аъзолар мажмуасидан иборат. Ҳаво ўтказувчи йўлларга: бурун бўшлиғи, бурун – ҳалқум, ҳиқилдоқ, трахея, бронхиал дарахт кирса, респиратор бўлимини – алвеолалар ташкил қилади (расм 14.1). Ҳаво ўтказиш йўлларида ҳаво намланади, исийди ва ҳар хил чанг заррачаларидан тозаланади. Респиратор бўлимларида эса қон ва алвеолалар ўртасида ҳаво алмашинади.



Нафас олиш системаси қуйидаги вазифаларни бажаради:

Нафас олиш билан боғлиқ функцияси: ҳаво ўтказиш (ҳавони тозалаш, намлаш, иситиш ёки совутиш); ўпка ва қон ўртасида газ алмашинуви.

Нафас олиш билан боғлиқ бўлмаган функциялари: химоя (иммун-химоя, ўпка макрофаглари томонидан лизоцим, интерферон ва пирогенларни синтези, ўсма хужайраларни емириш); липид ва туз-сув алмашинувида иштирок этиш (ҳаво билан кунига 500 мл гача сув ажаралади); қон ивишида қатнашиш (тромбопластин ва гепарин ишлаш, серотонин метаболизми); қон босимини бошқаришда қатнашиш (ангиотензин-I ўпка капиллярларида

ангионтензин-2га айланади);эндокрин (кальцитонин, бомбезин, норадреналин, дофамин, серотонин синтези);терморегуляция;қон депоси; товуш хосил қилиш; хид билиш;айрим захарли моддалар (ацетон, аммиак, алкоголь)ни организмдан айириш.

Тараққиёти. Нафас органларининг ривожланиши овқат ҳазм килиш найи тараққиёти билан бирга кечади (расм 14.2). Бурун бўшлиғи оғиз бўшлиғининг танглай тўсиқларибилан бўлинишидан хосил бўлади.

Эмбрион ҳаётининг 3-ҳафтасида олдинги ичак (ҳалқум) нинг вентрал деворидан тоқ халтасимон бўртма хосил бўлади. У пастга қараб ўсади ва ичакдан ажралади. Бўртманинг юқори қисмидан ҳиқилдоқ ва трахея, 2 та пастки халтачаларидан эса ўпка хосил бўлади (ўнг ва чап бўлақлари).



Расм 14.2. Нафас олиш системасининг эмбриогенездаги тараққиёт босқичлари.

А- 28 кун; Б- 32 куни; В-35 кун.

4-5-ойларохирларида бронхлар ва бронхиолалар хосил бўла бошлайди. Сўнгра, алвеола йўллари ривожланади ва альвеолалар пайдо бўлади. Уларнинг девори цилиндрсимон ва кубсимон хужайралардан иборат. Ривожланиш жараёни давомида ўсаётган бронх шохларини ўраб турган мезенхимадан мушак элементлари, тоғайлар, бронхларнинг эластик ва

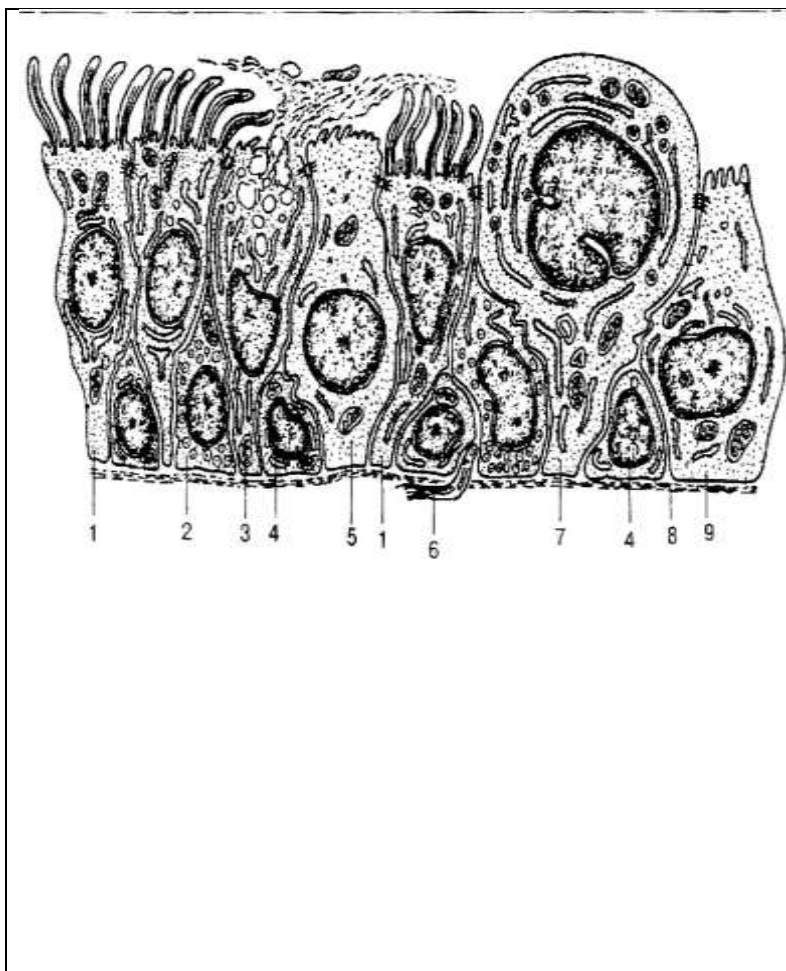
фиброз тўқимаси хосил бўлади. Мезенхимадан қон томирлар, силлиқ мушак хужайралари, тоғай тўқимаси ривожланади. Улар билан биргаликда ўпкага нервлар ўсиб киради. Плевранинг висцерал ва париетал варақлари спланхнотом варақларидан хосил бўлади. Пушт ривожланишининг бутун

таракқиёти давомида альвеола пуфакчалари бужмайган бўлади. Шунинг учун ҳам ўлик туғилган бола ўпкасининг бир парчаси сувга ташланса, бу бўлак чўкади, аксинча, туғилиб, бир оз яшаб ўлган боланинг ўпкаси сувда қалқиб туради. Бу ҳол суд медицинасида аҳамиятга эга. Фақатгина бола туғилиши билан олган биринчи нафаси туфайли алвеола пуфакчалари кенгаяди. Бунинг натижасида алвеола бўшлиғи кескин кенгайиб, девори юпқалашиб қолади ва ҳаво алмашилиши учун қулай шароит вужудга келади.

Ҳаво ўтказувчи йўллар

Уларга бурун бўшлиғи, хиқилдоқ, трахея ва бронхлар киради. Ҳаво ўтказувчи йўлларнинг девори асосан (трахея, йирик ва ўрта бронхларда) тўрт қаватдан иборат: шиллик, шиллик ости, фиброз-тоғай ва адвентициал. Шиллик қават ўз навбатида эпителий, хусусий пластинка ва баъзи ҳолларда мушак пластинкани ўз ичига олади. Шиллик парданинг эпителийси нафас ўтказувчи йўлларнинг турли соҳаларида ўзига хос бўлиб, юқорида кўп қаватли ясси (бурун бўшлиғининг даҳлиз қисми, товуш боғламларида) бўлса, дистал бўлимларда кўп қаторли цилиндрсимон киприкли эпителий (трахея, йирик, ўрта бронхлар) аста-секинлик билан бир қаторли кубсимон киприкли эпителий билан алмашинади (терминал бронхиолалар).

Ҳаво ўтказувчи йўллар эпителий тўқимаси таркибига турли хил хужайралар киради (расм 14.3).



Расм 14.3. Нафас ўтказувчи йўллар деворидаги эпителий хужайралари (схема):

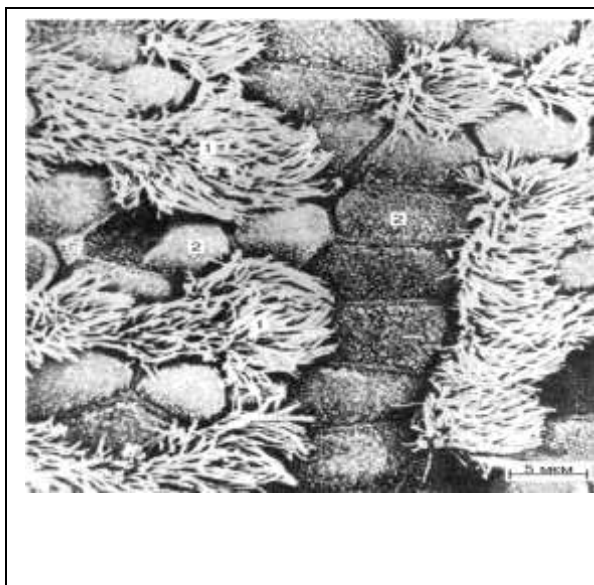
1-киприкли хужайралар; 2 – эндокрин хужайралар; 3 – қадаҳсимон хужайралар; 4 – камбиал хужайралар; 5 - киприксиз хужайралар; 6 – нерв толаси; 7- секретор хужайралар; 8 - базал мембрана; 9-хеморецептор хужайралар.

Энг кўп учрайдиганлари киприкли хужайралардир. Улардан ташқари эпителийда қадаҳсимон (мукоцитлар), эндокрин, микроворсинкали (жиякли), базал (камбиал) ҳамда секретор ёки Клар хужайралари ҳам жойлашади. Шу билан бир қаторда эпителиоцитлар орасида бириктирувчи тўқимадан ўтиб олган антиген тақдим қилувчи (Лангерганс) хужайралари ва лимфоцитларни ҳам учратиш мумкин.

Киприкли хужайралар(расм 14.4) призма шаклида бўлиб апикал юзасида 250 га яқин киприкчалар тутади. Улар ҳикилдоқ тарафга ҳаракат қилиб, ҳаво орқали кирган турли ёт моддаларни ташқарига чиқаришга ёрдам беради. Бронхларнинг диаметри кичрайган сари бу хужайраларнинг баландлиги пасаяди.

Киприкли хужайралар орасида *қадаҳсимон хужайралар*(расм 14.4) жойлашади. Улар шиллиқ модда ишлаб чиқариб, ўйлиқ пардани намлашда

иштирок этади.



Расм 14.4. Ҳилпилловчи эпителий хужайраларининг растрловчи электрон микроскопда кўриниши. 1 – киприкли хужайралар; 2 – кадаҳсимон хужайралар.

Эндокрин хужайраларнинг бир неча тури фаркланиб, улар турли гормонларни: серотонин, дофамин ҳосил қилади. Бу гормонлар нафас системасининг турли қисмлари фаолиятини бошқаришдан ташқари бошқа аъзоларга ҳам таъсир қилади (масалан, норадреналин бронх деворини кенгайтиради. Серотонин кўп ажралса, бронх тораяди ва ҳ.к.).

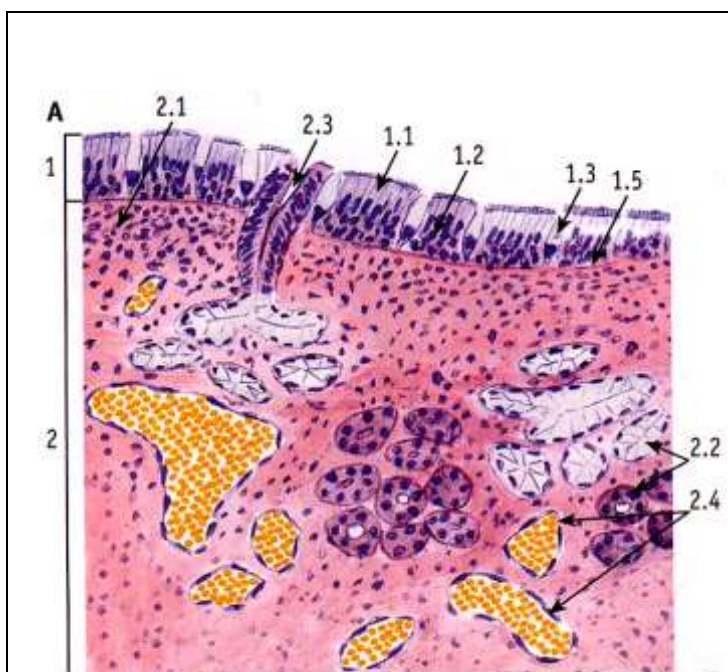
Микроворсинкали (жиякли, ҳошияли) эпителиоцитлар, апикал юзасида калта микроворсинкалар тутиб, хеморецептор вазифани ўтаса керак.

Секретор хужайралар (ёки Клар хужайралар) юқори қисми гумбаз шаклида бўлиб, эпителий юзасидан бўртиб чиққан. Бу хужайралар киприкча ва микроворсинкалар тутмайди. Хужайра органеллаларидан Гольжи комплекси, донадор эндоплазматик тўр яхши ривожланган. Бу хужайралар томонидан ишлаб чиқарилган липо-, гликопротеинлар ва ферментлар ҳаво орқали келган токсинларни зарарсизлантиради.

Базал ёкикамбиал хужайралар — кам ихтисослашган хужайралар бўлиб, митоз йўли билан кўпайиш хусусиятига эга. Улар эпителийнинг базал соҳасида жойлашиб, физиологик ва репаратив регенерация учун

маънба вазифасини бажаради.

Антигентақдим қилувчи ҳужайралар (дендритли, Лангерганс ҳужайралари) асосан юқори нафас йўлларида ва трахеяда кўпроқ учрайди. Улар алергик реакцияларни келтириб чиқарувчи антигенларни тутиб қолиш хусусиятига эга. Улар цитокинлар (ўсма ҳужайраларни некрозга учратувчи фактор) ишлаб чиқариш билан бир қаторда Т-лимфоцитларни пролиферациясини ҳам кучайтирадилар.



Расм 14.5.Бурун бўшлиғининг нафас олиш қисми шиллик қавати:

1 - бир қаватли кўп қаторли призматик киприкли эпителий,

1.1 - киприкли ҳужайра,

1.2 - калта ва узун оралик ҳужайралар,

1.3 - кадаҳсимон ҳужайра,

1.4 - кўп ҳужайрали эндэпителиал без,

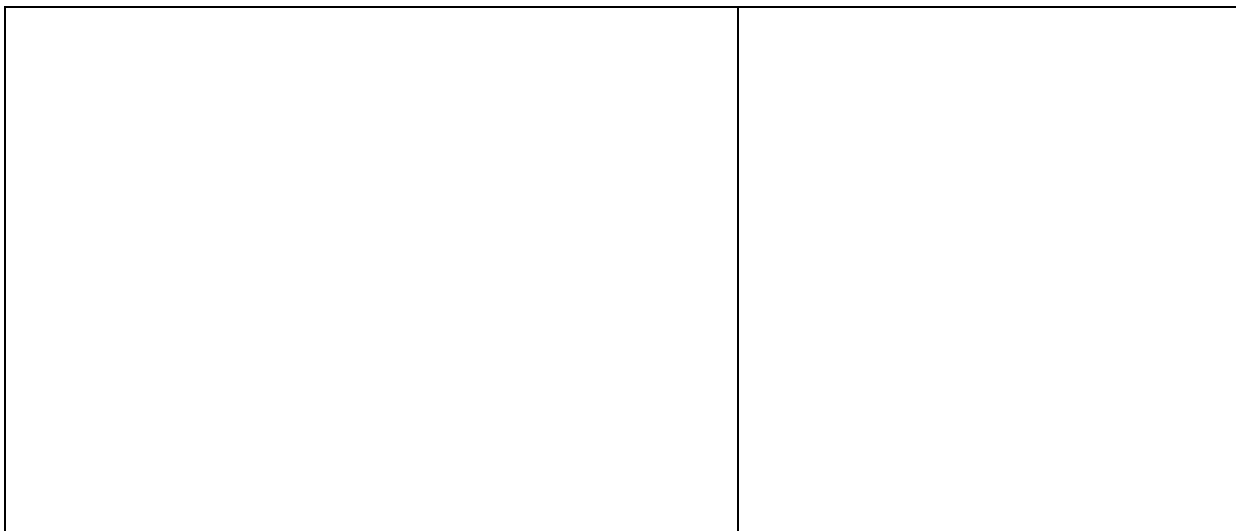
1.5 - базал мембрана,

2 - хусусий пластинка.

2.1 - сийрак толали бириктирувчи тўқима,

2.2 - безнинг охири бўлимлари, 2.3 - чиқарув най,

2.4 - веноз синус.



Бурун бўшлиғида *дахлиз* ва *нафас* олиш қисми тафовут этилади. Дахлиз тери эпителийсининг давоми бўлган кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган. Эпителий остида ёғ безлари ва соч илдизлари тутган бириктирувчи тўқима жойлашади. Соч тукчалари олинаётган ҳаводаги чанг заррачаларини тутиб қолади. Бурун бўшлиғининг нафас олиш қисми кўп қаторли призматик ҳилпилловчи эпителийли билан қопланган (расм 14.5). Бу ерда 4 хил хужайралар: *киприкли*, *оралиқ ёки базал*, *микроворсинкали* ва *қадахсимон ёки без хужайралари* тафовут қилинади. Бурун бўшлиғининг нафас олиш қисми шиллиқ қаватнинг ўз хусусий қатламида жуда ҳам юза жойлашган кўпгина қон томирлар жойлашади. Бу томирлар олинган ҳавони илтиб ўтказишда муҳим аҳамиятга эга. Бурун бўшлиғининг қуйи қисмида жойлашган энлик веналар чигали баъзи таъсирлар туфайли қон билан тўлганда шиллиқ қават қалинлашиб, бурун битиш аломатларини юзага келтириши мумкин. Юқори бурун чиғаноғи соҳасининг шиллиқ пардаси ҳид рецепторлари тутган махсус эпителий билан қопланган («Ҳид билиш органи» га қ.).

Бурун ёндош бўшлиқлар

Бурун ёндош бўшлиқлар пешона, юқори жағ, панжарасимон ва понасимон суяклардаги берк бўшлиқлардан иборат бўлиб, бу бўшлиқлар юпқа респиратор эпителий билан қопланган ва эпителийда кўп бўлмаган ҳолда қадахсимон хужайралар учрайди. Суяк устига ўтиб кетувчи

пластинкада алохида майда безлар учрайди. Бурун ёндош бўшлиқлар майда тор тешиқлар орқали бурун бўшлиғи билан бирлашади. Бўшлиқларда ишланган шиллиқ киприкли эпителий фаол ёрдамида бурун йўлларига ажралади.

Ҳиқилдоқ усти тоғайи ҳиқилдоқ четки киррасининг бўртиб чиқувчи қисми бўлиб, у юткингача давом этади. Унинг асосини эластик тоғайи ташкил этиб, ташқи томондан шиллиқ парда билан ўралган бўлади. Унда тил ва ҳиқилдоқ юзалари фарқ қилинади. Тил юзаси ва ҳиқилдоқнинг апиқал юзаси кўп қаватли ясси эпителий, ҳиқилдоқ юзаси эса кўп қаторли киприкли цилиндрсимон эпителий билан қопланган.

Ҳиқилдоқ

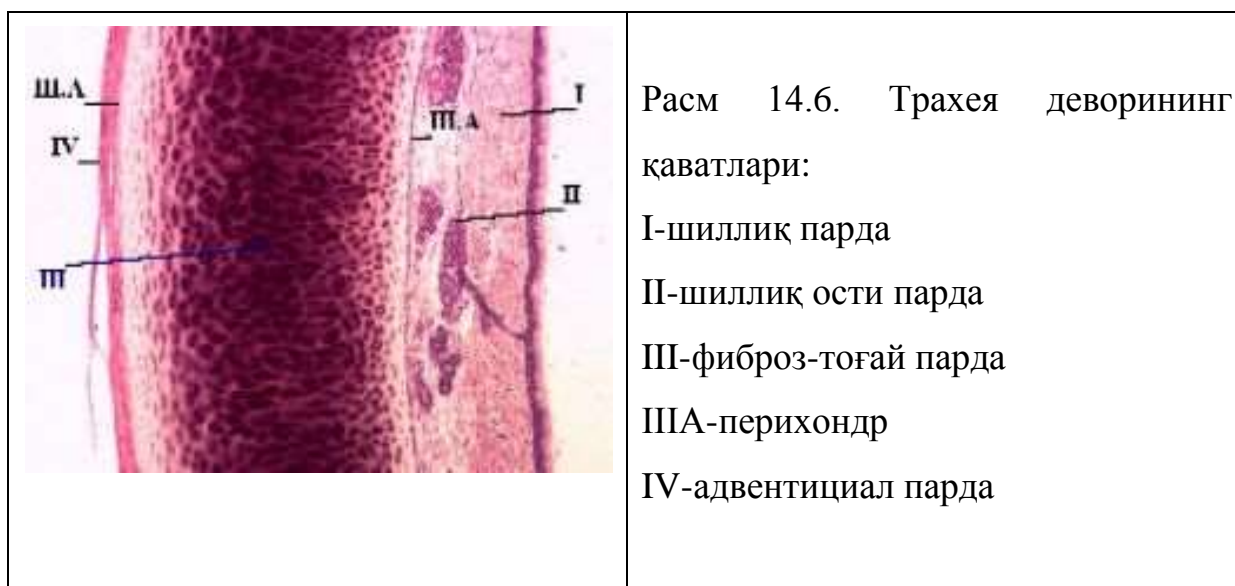
Ҳиқилдоқ нафас олиш системасининг ҳаво ўтказувчи аъзоси бўлиб, у товуш ҳосил бўлишида ҳам муҳим ўрин тутайди. Ҳиқилдоқ девори 3 пардадан тузилган: *шиллик парда, фиброз-тоғай парда* ва *адвентития пардаси*.

Шиллик парда бурмалари ҳиқилдоқни ўрта қисмида чин ва сохта товуш боғламларини ҳосил қилади. Товуш боғламлари ичида кўндаланг - тарғил мушак тутамлари жойлашиб, уларнинг қисқариши товуш боғламлари орасидаги ёриқни торайтиради ёки кенгайтиради ва натижада товуш баландлиги ўзгаради. Шиллик парда *чин товуш* боғламлари ва *ҳиқилдоқ усти* тоғайи юзаларида кўп қаватли ясси мугузланмайдиган, қолган соҳада кўп қаторли киприкли эпителий билан қопланган. Шиллик парданинг хусусий қавати эластик толаларга бой сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Шиллик қаватнинг чуқур қатламларида у перихондрга, ўрта қаватида эса мушаклараро бириктирувчи тўқимага ўтиб кетади. Шиллик парданинг хусусий қаватида аралаш оқсил-шиллик безлар ва лимфоид фолликуллар учрайди. Лимфоид фолликуллар тўпламлари *ҳиқилдоқ муртаги* деб ҳам номланади. Фиброз- тоғай пардаси гиалин ва эластик тоғайлардан ва уларни қоплаб турган фиброз тўқимадан иборат. Бу парда таянч-ҳимоя вазифасини ўтайди.

Адвентития пардаси сийрак шакланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Ҳиқилдоқнинг уст қисмида жойлашган ҳиқилдоқ усти тоғайи, ҳиқилдоқни ҳалқумдан ажратиб туради. Бу тузилма асосини эластик тоғай ҳосил қилиб, устидан шиллиқ парда билан ўралган. Шиллиқ парданинг юзаси кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган.

Трахея (кекирдак)

Трахея узунлиги 11 см ва диаметри 2-2,5 см келадиган най. Трахея девори 4 парда: *шиллик, шиллик ости, фиброз-тоғай* ва ташқи *адвентитиал пардалардан иборат* (расм 14.6).



Шиллиқ парда трахеянинг зич қисмлари билан яхши боғланганлиги сабабли бурмалар ҳосил қилмайди. У кўп миқдорда қадахсимон ҳужайра тутган бир қаватли, кўп қаторли киприкли эпителий билан қопланган бўлиб, 4 хил ҳужайрани фарқ қилиш мумкин: киприкли, қадахсимон, базал ва эндокрин. Қадахсимон ҳужайралар шиллиқ ҳосил қилади. Базал ҳужайралар камбиал ҳужайралар ҳисобланади. Эндокрин ҳужайраларнинг бир неча тури фарқланиб, улар турли гормонларни: серотонин, дофамин ҳосил қилади. Бу

гормонлар нафас системасининг турли қисмлари фаолиятини бошқаришдан ташқари бошқа аъзоларга ҳам таъсир қилади (масалан, норадреналин бронх деворини кенгайтиради. Серотонин кўп ажралса, бронх тораяди ва ҳ.к.з.). Шиллик парданинг хусусий қавати кўп миқдорда бўйлама йўналишдаги эластик толалар, лимфа ва қон капиллярларини тутувчи сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган.

Шиллик ости пардасида аралаш(оқсил-шиллик) безлар жойлашади. Уларнинг чиқарув йўллари кенгаймалар ҳосил қилиб, шиллик парда юзасига очилади. Бундай безлар трахея деворининг орқа ва ён қисмларида кўпдир.

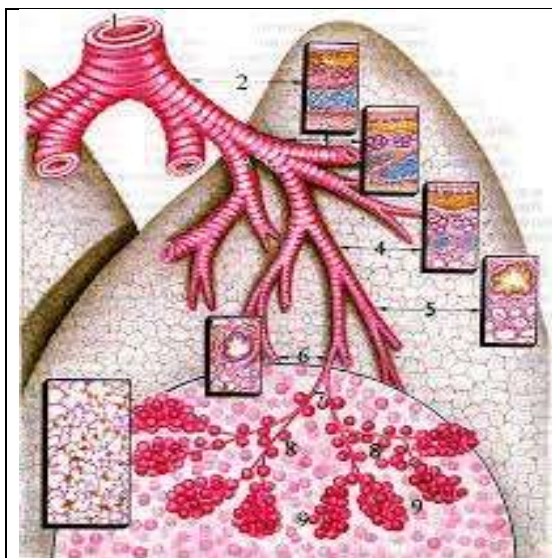
Трахеянинг фиброз-тоғай пардаси трахеянинг орқа деворида туташмаган, 16-20тагиалин тоғай ярим халқаларидан тузилган. Бу халқаларнинг эркин охирилари силлик мушак тутамлари орқали бирлашган бўлади. Мушак ҳужайралари, асосан, айлана йўналишга эга бўлса-да, уларнинайримлари бўйлама жойлашган. Трахеянинг тоғайдан ҳоли бўлган бу қисми мембраноз деб аталади. Бу қисмнинг борлиги учун трахеянинг орқа девори эластикдир. Бу муҳим аҳамиятга эга, чунки трахеянинг ортида қизилўнгач жойлашади. Қизилўнгачдан ўтаётган овқат луқмалари трахеянинг тоғай қисм томо-нидан қаршилиқка учрамайди.

Трахеянинг ташқи - адвентиция пардакўп миқдорда лимфа ва қон томирлар тутувчи сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан ташкил топган. Трахея чап ва ўнг бош бронхларга бўлиниб, улар ўз навбатида ўнг ўпкада уч, чап ўпкада эса икки бўлак бронхларга бўлинади (бу бронхлар ўпка паренхимасидан ташқарида жойлашади). Бу бронхлар *биринчи тартибдаги бронхлар* деб юритилади. Ҳар бир биринчи тартибдаги бронх йирик зонал (ҳар ўпкада 4 тадан) бронхларга бўлинади. Зонал бронхлар эса ўпка ичига киради.

Ўпкалар

Ўпкалар кўкрак бўшлиғининг катта қисмини эгаллаб турувчи ва нафас

олиш деворларига қараб ўз шаклини доим ўзгартириб турувчи жуфт органдир. Ўнг ўпка 3 бўлакдан, чап ўпка эса 2 бўлакдан иборат. Ўпка ташқи юзаси сероз парда - висцерал плевра билан ўралган (расм 14.7).



Расм 14.7. Ҳаво ўтказувчи йўллар ва ўпка респиратор бўлимининг схемаси:

- 1-трахея
 - 2-бош бронх
 - 3-йирик ўпка ичи бронхлари
 - 4-ўрта бронхлар
 - 5-кичик бронхлар
 - 6-терминал бронхиолалар
 - 7-респиратор бронхиолалар
 - 8-алвеоляр йўллар
 - 9-алвеоляр қопчалар
- Доира ичида - ацинус

Ўпканинг тузилиши

Кекирдак бош бронхларга (бирламчи) бўлинади ва ўпка дарвозасидан ўпкага киради. Ўпка дарвозасига артериялар ҳам киради, веналар ва лимфа томирлари эса чиқади. Бу тузилмалар зич толали бириктирувчи тўқима билан ўралади ва улар биргаликда *ўпка илдизини* ҳосил қилади. Ўпкаҳаво ўтказиш йўллари, бронх дарахти ва нафас олиш системасининг респиратор бўлими - алвеолалар системасидан тузилган. Ўнг ва чап ўпка 10 тадан бронх - ўпка сегментларидан тузилган бўлиб, ҳар бир сегмент ўпка паренхимасининг

бир қисмидир. Сегментда ўпка ичидаги йирик бронхлар ва унинг тармоқлари ҳамда ўпка артерияси ва веналар ҳам бўлади. Сегментлар бириктирувчи тўқимали тўсиқлар билан ажралиб туради. Ўпканинг ҳар бир бўлаги бириктирувчи тўқимали тўсиқлар орқали бўлакчаларга бўлинади. Тўсиқлар ҳомилада кучли ривожланган, катталарда эса кучсиз бўлиб, бўлакчалараро чегара ёмон ифодаланган. Бу тўсиқларда турли калибрдаги бронхлар, кон томирлар ва нервлар жойлашади. Ўпка бўлакчалари пирамида шаклида бўлади ва уларнинг учлари ўпка дарвозасига қараган бўлади.

Ўпканинг бронх дарахти. Бронх девори бронх дарахти бўйлаб бир хил тузилишга эга эмас. Бронх диаметрининг кичрайиши билан унинг тузилиши ўзгариб боради. Бронхларнинг шиллиқ пардаси трахеядаги сингари киприкли цилиндрсимон, қадахсимон, базал ва эндокрин хужайралар тутуди. Бронхларнинг дистал қисмида ва терминал бронхиолаларда яна микроворсинкалар тутувчи (ҳошияли), киприксиз ва секретор хужайралар ҳам учрайди.

Бош бронхнинг ички диаметри 15 мм бўлиб, трахеянинг икки ўпкага ажралган қисмидан бошланади ва тузилиши трахея тузилишини эслатади. Аммо трахея тузилишидан фарқли равишда, унинг тоғай ҳалқалари яхлит ҳалқа шаклида тузилган. Бу эса бронх диаметрининг барқарорлигини таъминлайди ва ҳавони бемалол ўтказди.

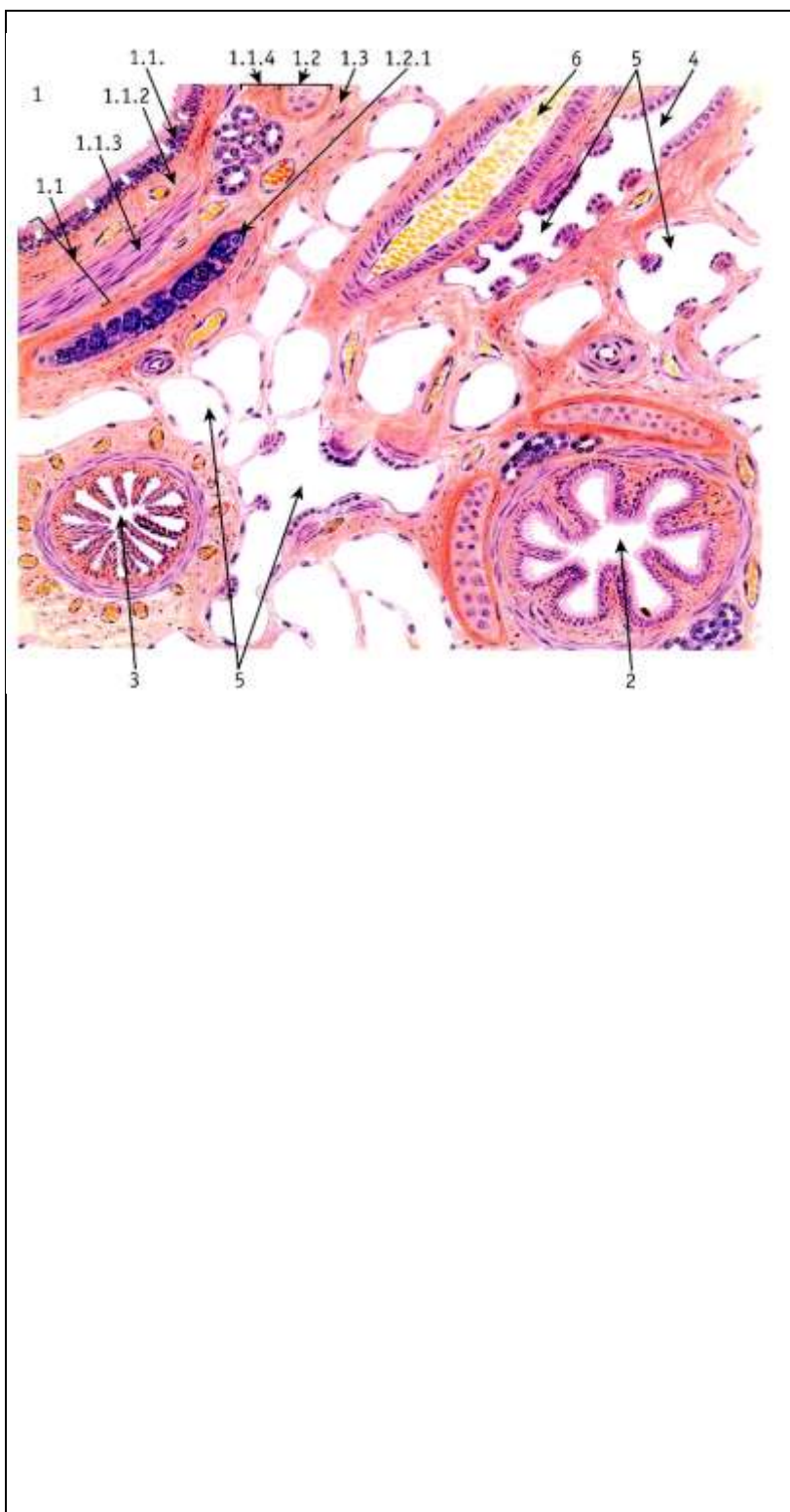
Иккинчи тартибдаги бронхлар бўлак ва сегментлар ичида бўлиб, уларнинг диаметри 10 мм дан 5 мм гача бўлади. Уларнинг девори ҳам трахея сингари 4 пардадан тузилган. Бу бронхларнинг шиллиқ пардаси кўп миқдорда қадахсимон хужайралар тутувчи бир қаватли кўп қаторли цилиндрсимон киприкли эпителий билан қопланган. Эпителий остида шиллиқ парданинг хусусий қавати жойлашиб, у эластик толаларга бой сийрак толали шакланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Шиллиқ ва шиллиқ ости пардалари чегарасида шиллиқ парданинг мушак пластинкаси жойлашади. Бу пластинка ўз навбатида 2 та юпқа пардалардан: ички айлана

ва ташқи унча ривожланмаган бўйлама жойлашган силлиқ мушак хужайраларининг тутамларидан ташкил топган. Мушак пластинкадан сўнг, шиллиқ ости қавати жойлашиб, сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган. Шиллиқ ости пардада аралаш (шиллик-оқсил) безларининг охириги бўлимлари жойлашиб, уларнинг чиқарув йўллари эпителий сатҳига очилади.

Фиброз-тоғай парда нотўғри шаклдаги, алоҳида-алоҳида жойлашган гиалин тоғай *пластинкаларидан* иборат бўлиб, улар ўзаро зич толали бириктирувчи тўқима билан боғланган. Бу тўқима тоғай фиброз тўқимасига ўтиб кетади. Фиброз-тоғай пардасидан сўнг сийрак шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган адвентиция пардаси ётади.

Бронх диаметрининг кичрайиши билан тоғай пластинкаларининг кичиклашиши ва камайиши, шиллиқ парданинг мушак пластинкасида эса мушак толаларининг кўпайиши кузатилади. Йирик бронхлар тармоқланиб, диаметри 5-2 мм бўлган ўрта калибрдаги бронхларни ҳосил қилади. Бу бронхлар *бўлак ости бронхлари* ҳам деб аталади. Улар юқорида қайд қилинган бронхларнинг тузилишини асосан қайтарса ҳам, лекин баъзи томонлари билан фарқ қилади.

Ўрта бронхларда кўп қаторли цилиндрсимон эпителий пастроқ, қадаҳсимон хужайралар камроқ, аммо шиллиқ парданинг мускул пластинкаси кучлироқ ривожланган бўлади (расм 14.8). Шиллиқ ости пардада безлар камроқ бўлиб, тўп-тўп бўлиб жойлашади. Фиброз-тоғай пардаси толали бириктирувчи тўқималардан иборат бўлиб, унинг таркибида *эластик тоғай оролчалари* ни учратиш мумкин. Ташқи адвентиция пардаси сийрак шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган бўлиб, у бўлакчалараро бириктирувчи тўқимага ўтиб кетади.



Расм 14.8. Ўпка. Ўпка ичи ҳаво йўллари.

- 1-йирик бронх
- 2-ўрта бронх
- 3-кичик бронх
- 4-терминал бронхиола
- 5-ўпка ацинусининг элементлари
- 6-қон томирлар

1.1 – шиллиқ ва шиллиқ ости парда

1.1.1 – эпителий

1.1.2 - хусусий пластинка

1.1.3 - мушак пластинка

1.1.4 - без охириги бўлимлари билан шиллиқ ости парда

1.2 - фиброз-тоғай парда

1.2.1- гиалин тоғай пластинкаси

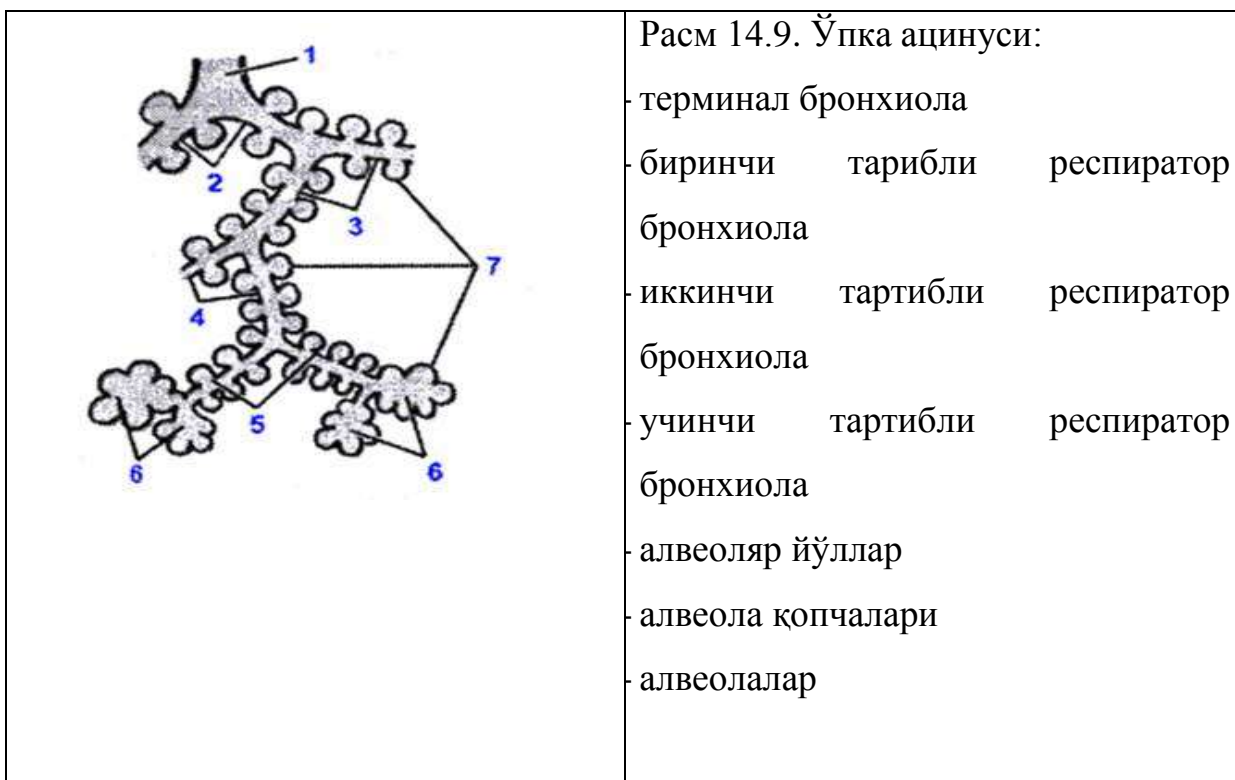
1.3 - адвентиция парда

Кичик бронхлар диаметри 2-1 мм бўлиб, эпителий қавати киприкчалар сақлаб қолган бўлса-да, дастлаб икки қаторли, куйи бронхиолаларда эса бир қаторли кубсимон бўлиб қолади (расм 14.8). Қадахсимон хужайралар, шиллиқ ости пардадаги бсзлар ҳамда фиброз-тоғай пардаси ҳам бўлмайди.

Шиллик парданинг мушак пластинкаси яхши ривожланган бўлади. Бронхиал астмада кичик бронхлар силлик мушак хужайраларнинг узок давом этадиган қисқариши бронхлар бўшлиғининг торайишига ва натижада нафас етишмаслигига сабаб бўлади.

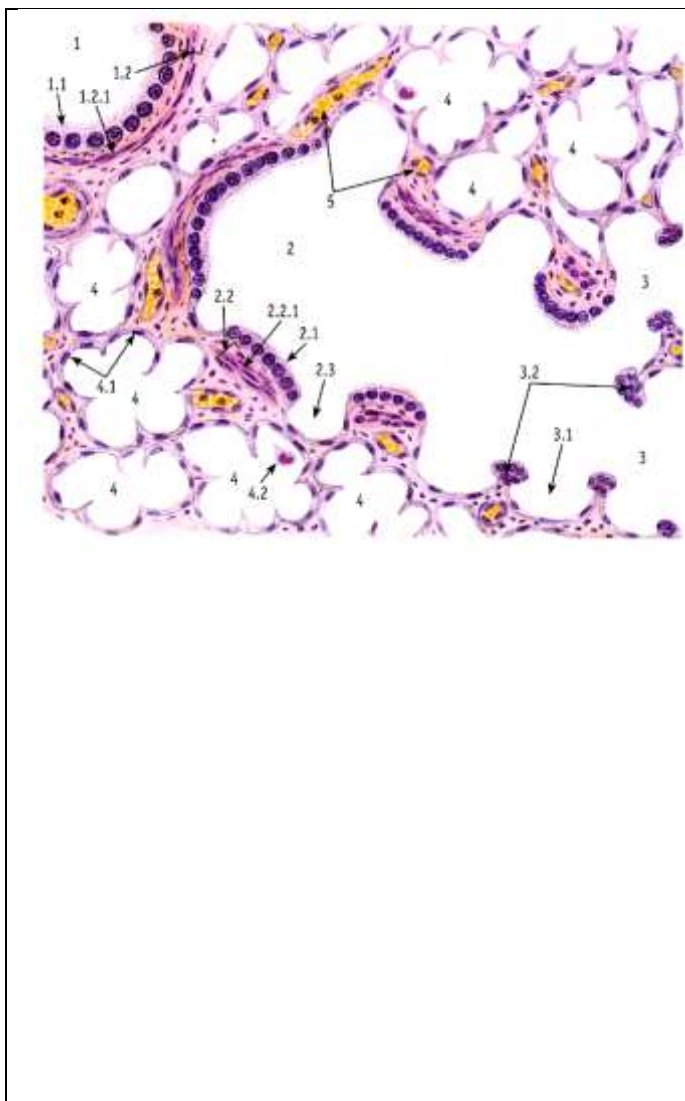
Кичик бронхлар тармоқланиб, диаметри 0,5 мм бўлган охириги ёки терминал бронхиолаларни ҳосил қилади. Бу бронхиолаларнинг шиллик пардаси бир қаторли киприкли эпителий билан қопланган бўлиб, унда кубсимон киприкли хужайралар, микроворсинкали, киприксиз ва секретор хужайралар тафовут этилади. Эпителий остида эластик толалари бўйлама жойлашган шиллик парданинг хусусий қавати жойлашади. Уларнинг орасида силлик мушак хужайраларининг айрим толалари ётади. Терминал бронхиолалар бронх дарахтининг охири бўлиб, улардан сўнг альвеолалар дарахти ёки ўпканинг респиратор бўлими бошланади.

Ўпканинг респиратор бўлими. Бу бўлимнинг морфологик бирлиги ўпканинг ацинуси ҳисобланади. Ацинусларнинг умумий сони 150 000 яқин. Улар респиратор бронхиоладан бошланади. Биринчи тартибдаги респиратор бронхиола иккинчи тартибдаги бронхиолага, у эса учинчи тартибдаги бронхиолага бўлинади. Учинчи тартибдаги респиратор бронхиола алвеоляр йўллар бўлинади, ҳар бир алвеоляр йўл эса алвеоляр қопчалар билан тугайди (расм 14.9).



Алвеоляр қопчалар эса альвеолалардан ташкил топган. Ацинуслар бир-биридан бириктирувчи тўқима орқали ажралиб туради. 12-18 ацинус эса ўпка бўлагини ҳосил қилади.

Терминал бронхиолалардан фарқли равишда, респиратор бронхиолалар деворида алвеолалар жойлашиб, уларнинг бўшлиғи бронхиола ичига очилади. Респиратор бронхиолалар бир қаторли кубсимон эпителий билан қопланган бўлиб, уларда киприкли хужайралар кам, аксинча секретор Клар хужайралари кўпроқ учрайди, мушак пластинкаси ўта юпқалашган бўлиб, циркуляр жойлашган айрим силлиқ мушак хужайраларидан иборат (расм 14.10). Респиратор бронхиоланинг адвентициал қаватининг бириктирувчи тўқимали толалари ўпканинг интерстициал тўқимаси билан қўшилиб кетади.



Расм 14.10. Ўпка. Респиратор бўлим.

1 - терминал бронхиола, 1.1 - бир қаватли кубсимон киприкли эпителий, 1.2 – хусусий пластинка, 1.2.1 - силлиқ мушак хужайралар, 2 – респиратор бронхиола, 2.1 - бир қаватли кубсимон эпителий, 2.2 - хусусий пластинка. 2.2.1 - силлиқ мушак хужайралар, 2.3 – алвеола, 3 - алвеоляр йўл: 3.1 – алвеола, 3.2 – силлиқ мушак тутамлари, 4 - алвеоляр қопча, 4.1 – алвеолалар, 4.2 - алвеоляр макрофаги, 5 - қон томирлар.

Алвеола йўллари ва алвеола қопчалари деворида алвеолалар жойлашади. Вояга етган одамнинг ўпкасида уларнинг сони жами 300-400 млн га етади.

Алвеола ичи бўш пуфакчани эслатади ва вояга етган одамда унинг диаметри 0,25 мм дан ошмайди. Альвеолаларнинг умумий сатҳи нафас олганда 100-120 м² га тенг. Алвеолалар орасида капиллярларга бой юпқа бириктирувчи тўқима жойлашади. Алвеоляр йўллар ва қопчалар деворидаги алвеолалар атрофидаги бириктирувчи тўқимада айрим силлиқ мушак хужайралари жойлашади. Алвеолалар ўзаро диаметри 10- 15 мкм келадиган алвеоляр *тешикчалар* билан алоқа қилади.

Алвеолаларнинг ички юзаси базал мембранада ётувчи бир қаватли алвеоляр эпителий билан қопланган. Базал мембранага ташқи томондан

алвеолалараро тўсиқларда ётувчи қон капиллярлари тегиб ётади. Алвеолалар бир-бирига зич тегиб ётгани учун улар орасидаги қон капиллярлари бир тарафдан бир алвеолага, иккинчи томондан бошқа алвеолага тегиб ётади. Капиллярларнинг диаметри 5 мкм гача бўлгани учун бу эрда қон секин оқади ва эритроцитлар чўзилиб, бир қатор бўлиб жойлашади. Бу ҳолат капиллярларда оқаетган қон билан алвеола бўшлиғидаги ҳаво ўртасида газ алмашилиши учун оптимал шароит яратиб беради.

Алвеола эпителий хужайралари орасида респиратор I тип, секретор II тип ва улардан ташқари ҳайвонларда III тип пневмоцитлар (алвеолоцитлар) тафовут этилади (расм 14.11).

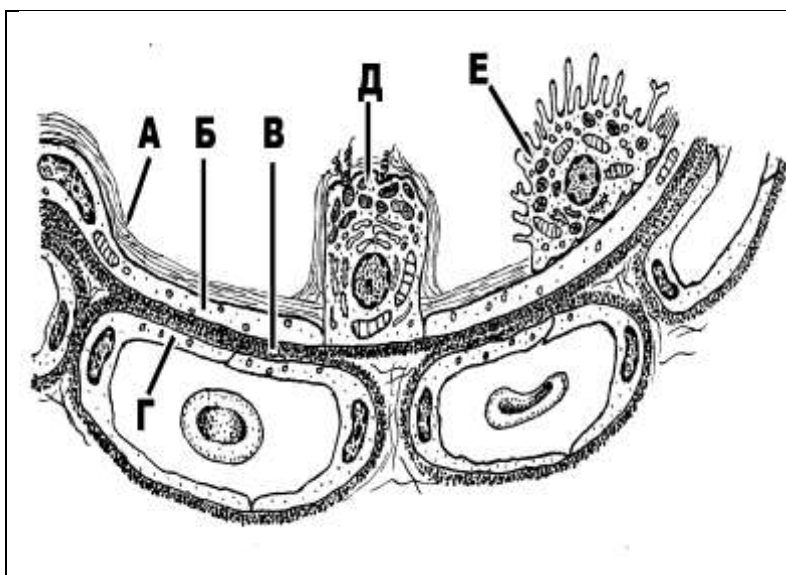
Ўпка алвеоласини қопловчи I тип пневмоцитлари алвеола хужайраларининг 95% ташкил қилади. Уларнинг шакли нотўғри ясси ёки чўзиқ бўлиб, ядроси жойлашган ўрни қалинроқ чеккалари эса юпқалашиб кетган бўлади. Бу хужайралар юзасида калта цитоплазматик ўсиқчалар мавжуд бўлиб, улар шу респиратор эпителийнинг ҳаво билан тўқнашган юзасини ошириб беради. Ушбу хужайраларнинг базал қисми текис бўлиб, базал мембранада ётади. Хужайрада Голжи комплекси, эндоплазматик тўр ва митохондриялар унча ривожланмаган бўлиб, улар асосан ядро атрофида ётади. Хужайранинг цитоплазмаси бўйлаб айрим эркин рибосомалар ва пиноцитоз пуфакчалар жойлашади. I тип пневмоцитларнинг ядросиз қисмларига капилляр қон томирлар эндотелий хужайраларининг ядросиз қисмлари тегиб туради. Айни шу жойда капиллярларнинг базал мембранаси алвеоланинг базал мембранасига зич ёндошган бўлади. Алвеола ва капиллярларнинг бундай ўзаро жойлашилиши ҳаво ва қон орасида тўсиқнинг (*аэрогематик тўсиқ*) ўта юпқалигини (ўрта ҳисобда 0,5 мкм) таъминлайди (14.11).

Ўпка алвеоласининг II тип пневмоцитларнинг кенг асослари билан базал мембранада ётувчи, катталиги 8-12 мкм келадиган, овалсимон ёки кўп бурчакли хужайралардир. Улар ўпка респиратор бўлимининг юқори

дифференциаллашган хужайраларидир. Электрон микроскоп орқали каралганда I тип алвеолоцитлардан фарқли, хужайра митохондриялари, Голжи комплекси ва силлиқ ва донадор эндоплазматик тўр яхши ривожланган. Цитоплазмада улардан ташқари ўта кўп осмиофил киритмалар ва ёғ доначалари кўринади. Хужайранинг алвеола юзасига қараган юзаси эса калта кам сонли микроворсинкалар тутати.

Бу II тип алвеола хужайраси сурфактант номини олган липопротеид моддасини ишлаб чиқаради. Бу модда нафас чиқарганда алвеолалар деворининг ёпишиб қолмаслигини ҳамда алвеолоцитлардан ҳаво ўтишида қулай шароит яратилишини таъминлайди.

III тип (нейроэпителиал) алвеолоцитлар ҳам тафовут этилади. Бу хужайраларнинг апикал қисмида кўпгина калта микроворсинкалар мавжуд. Бу хужайралар анчагина кам бўлиб, ўпка ацинуси деворида ахён-ахёнда учраб туради. Нейроэпителиал хужайраларда рецепторсинапс ҳосил қилган. Шу сабабли уларни *хеморецептор хужайралар* деб ҳисоблаш мумкин. Альвеола деворида юқорида қайд қилинган хужайралардан ташқари *макрофаглар* ҳам учрайди. У ёт моддаларни ва ортиқча сурфактантни ютиб парчалаши мумкин. Макрофаглар алвеола деворига алвеолалар орасидаги бириктирувчи тўқимадан ўтади.



Расм 14.11. Альвеола ва альвеолаларо тўсиқ (схема).

А - сурфактант, Б— биринчи тип алвеолоцитнинг ядросизқисми, В—алвеола ва капиллярлар базал

	мембранасининг туташган қисми, Д–иккинчи тип алвеолоцит, Е–алвеоляр макрофаг; Г-эндотелиоцит.
--	---

Ўпканинг қон билан таъминланиши. Ўпкаиккала қон айланиши доирасидан қон билан таъминланади. Бир томондан ўпкалар бронхиал артериялар орқали катта қон айланиш доирасидан қон олса, иккинчи томондан, уларга ҳаво алмашилиши учун ўпка артерияларидан, яъни кичик қон айланиш доирасидан веноз қон келади. Ўпка артериясининг тармоқлари бронхиал дарахт бўйлаб, алвеолалар асосигача етиб боради.

Алвеоляр капиллярлар венулаларга тўпланади, улар эса йиғилиб ўпка веналарини ҳосил қилади. Бронхиал артериялар бевосита аортадан тармоқланади ва ўпка тўқимасини артериал қон билан таъминлайди. Бронхларнинг шиллик ости ва шиллик пардаларида улар чигаллар ҳосил қилади. Шиллик пардада кичик ва катта қон айланиш доиралари томирлари ўзаро анастомоз ҳосил қилиб қўшилади. Ўпка томирларга энг бой орган. Улар организмнинг бошқа қисмларига нисбатан ўртача 200 марта кўп қон олади. Ўпкаларда кислороднинг гемоглобин билан боғланиши кислород парциал босими туфайли содир бўлади.

Лимфатик система капилляр томирларнинг юза ҳамда чуқур тармоқларидан иборат. Юза томирлар висцерал плеврада, бўлақлараро тўсиқларда, қон томирлар ва бронхлар атрофида жойлашган. Бронхнинг шиллик ва шиллик ости пардаларида лимфа томирлари 2 та чигал ҳосил

килади. Лимфатик системаси ўпка дарвозасида йиғилади ва бронхиал лимфа тугунларига тўпланади.

Ўпканинг нерв билан таъминланиши симпатик ва парасимпатик нерв система орқали амалга оширалади. Симпатик нервлар бронхларни кенгайтирувчи ва қон томирларни торайтирувчи импульсларни, парасимпатиклар эса, аксинча, бронхларни торайтирувчи ва қон томирларни кенгайтирувчи импульсларни ўтказди.

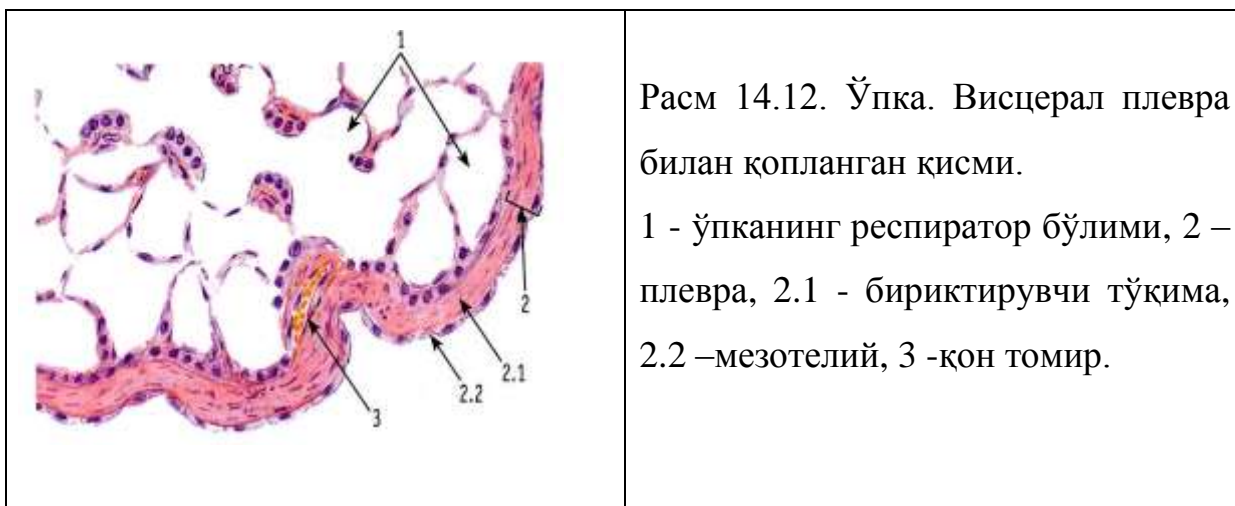
Ўпканинг ёшига қараб ўзгариши. Янги туғилган болаларда ўпка алвеолалари жуда кичик бўлади. Гўдак ҳаётининг биринчи ойларида алвеоляр йўллар ва алвеолаларнинг ўлчами катталашади, лекин эластик толалар ҳали ҳам оз миқдорда бўлади. Гўдак ўпкаси 3-5 ёшгача ўз тузилишининг нозиклиги ва лимфа томирларига бойлиги билан ажралиб туради. Ёшўтиши билан ўпкада лимфа системасининг қайта ривожланиши содир бўлади. Алвеолаларнинг шаклланиши уларнинг эластик синчинчнг ривожланиши билан тугайди. Кексаларда ўпка склерозининг ривожланиши кузатилади ва пневмосклероз вужудга келади. Баъзан бириктирувчи тўқимада гиалин тугунчалар ҳосил бўлади. Алвеолалараро тўсиқларнинг эластик толалари ингичкалашади, баъзи жойларда эса узилади. Бунинг натижасида ўпка тўқимаси ўзининг эластиклиги (чўзилувчанлигини) йўқотади. Бу эса, алвеолаларнинг пуфаксимон кенгайиб кетишига (эмфизема) сабабчи бўлади.

Нафас олиш аъзоларининг регенерацияси. Ўпканинг физиологик регенерацияси кам ўрганилган. Нафас йўллари эпителийсининг кўчиб, шиллик билан бирга ташқарига чиқарилиб туриши аниқланган. Киприкли эпителий куйиш, механик жароҳатланиш кабилардан сўнг яхши тикланади. Ўпканинг бир қисмини олиб ташланганда унда алвеолаларнинг компенсатор гипертрофияси содир бўлади. Лекин ўпка тўқимасида регенерация суст боради, чунки жароҳатланган жойда бириктирувчи тўқима зўр бериб ривожланади, бу эса ўпка тузилмаларининг ҳақиқий тикланишини тўхтатиб

қўяди.

Плевра

Плевра кўкрак бўшлиғини қоплаб турувчи парда бўлиб, у икки: париетал ва висцерал варақлардан иборат. Париетал плевра кўкрак бўшлиғини ва кўкс оралиғини ички томондан қоплайди. Висцерал плевра эса ўпкани ташқи томондан ўраб туради. Плевра пардасининг асоси бириктирувчи тўқимадан тузилган бўлиб, унда қорин тутқичи каби 6 қават фарқланади: 1) ташқи - мезотелий, 2) базал мембрана, 3) юза жойлашган коллаген толали қават, 4) юза эластик толали тўр қават, 5) чуқур жойлашган бўйлама эластик тўр қават. 6) чуқур панжарасимон коллаген - эластик толалар қавати (расм 14.12)



Висцерал плеврада эластик толалар яхши ривожланган бўлиб, улар тўр ҳосил қилиб жойлашади. Ўпка тўқимасидаги эластик толалар билан висцерал парда эластик толалари ягона синч ҳосил қилиб, ўпканинг функционал фаолиятида муҳим рол ўйнайди. Шунинг учун ҳам висцерал пардани ўпка тўқимасидан ажратиб олиш анча қийин. Висцерал пардада яхши ривожланган эластик толалардан ташқари онда-сонда силлиқ мушак хужайралари ҳам учраб туради. Плевра бўшлиғининг ташқи деворини қоплаб турувчи париетал варақда эластик толалар оз миқдорда учрайди,

бириктирувчи тўқимали қавати эса сустроқ ривожланган.

Плевранинг устки томони бир қаватли мезотелий билан қопланган бўлиб, у ўпканинг ҳолатига қараб ясси ёки бўйчан бўлиши мумкин. Плеврада қон ва лимфа томирлари ва айниқса, нерв охирлари яхши ривожлангандир. Улар плеврага ўпка илдизидан, қон томирлар билан бирга ҳамда ўпка тўқимасидаги бўлақлараро бириктирувчи тўқимадан ўтиб келади. Париетал плеврада қон томирлари, париетал қорин тутқичига ўхшаб учта устма-уст чигал ҳосил қилиб жойлашади. Висцерал плеврада нерв толалари иккита чигал ҳосил қилади. Бири майда сиртмоқли бўлиб, мезотелий остида жойлашса, иккинчиси йирик сиртмоқли бўлиб, плевранинг чуқурроқ қаватида жойлашади. Париетал плеврада эркин ва капсулани, яъни сезувчи ва механорецепторларга тегишли нерв охирлари мавжуд.

XV БОБ

ТЕРИ ВА УНИНГ ҲОСИЛАЛАРИ

Тери тананинг ташқи юзасини қоплаб одамда унинг умумий сатҳи 1,5-2 м² га этади. Терининг ранги одамларнинг ирқига қараб ҳар хил бўлади. Бу теридаги меланин пигментининг миқдорига боғлиқ. Тери ҳосилаларига сочлар, тер, ёғ ва сут безлари ҳамда тирноқлар киради.

Тери организмни ташқи муҳит билан узвий равишда боғлаб туради ва қатор муҳим вазифаларни бажаради: тери ўзининг остида жойлашган аъзо ва тўқималарни ташқи муҳитнинг физик ва химик омиллари таъсиридан сақлайди; жароҳатланмаган тери ўзидан турли микробларни, кўпчилик захарли ва зарарли моддаларни ўтказмайди; терининг эпидермис қисми, айниқса унинг мугуз қавати, иссиқликни ёмон ўтказмайди, ва шу сабабли, терини қуриб қолишдан асрайди; теридаги меланин пигменти қуёш нурларининг организмга салбий таъсирини камайтиради; тери туз-сув ва иссиқлик алмашинувида иштирок этади, кунига тери орқали 500 мл гача сув

ажралади; сув билан бирга ҳар хил тузлар, кўпроқ хлоридлар ҳамда сут кислотаси ва бошқалар чиқарилади; танадан 82% иссиқлик тери орқали ажратилади; тана ўз иссиқлигининг маълум қисмини тер ажратиш орқали ҳам йўқотади; терининг секретор фаолияти ундаги тер ва ёғ безлари орқали амалга ошади; шу билан бирга, бу безлар экскретор вазифани ҳам бажаради. Баъзи дорилар ва заҳарли моддалар ёғ ва тер безлари маҳсулоти билан чиқариб юборилади; тернинг таркиби кўпинча организм ҳолати билан узвий боғланган бўлади. Буйрак касалликларида терда сийдик кислоталари, мочевина миқдори ортса, қандли диабетда унинг таркибида қанд пайдо бўлади; тери ўзидан айрим моддалар (ёғда эрувчи моддалар, эфир, этил спирт ва бошқалар) ни яхши ўтказди (шунинг учун ҳам табобатда теридан ўта оладиган моддалардан тайёрланган мойсимон дорилар ишлатилади); ультрабинафша нурлари таъсирида терда витамин Д синтезланади (унинг етишмаслиги рахит касаллигига олиб келади); терда кон томирларнинг кўплиги сабабли у маълум даражада қон депоси бўлиб ҳисобланади (катта одамлар терисида 1 литргача қон тўпланиб туриши мумкин); тери тактил, ҳарорат ва оғриқни сезувчи нерв охириларига бой бўлиб, кенг рецептор майдон ҳисобланади (баъзи жойларда, масалан бош ва панжатерисининг 1 см² юзасида 300 тагача сезувчи нуқталар борлиги аниқланган).

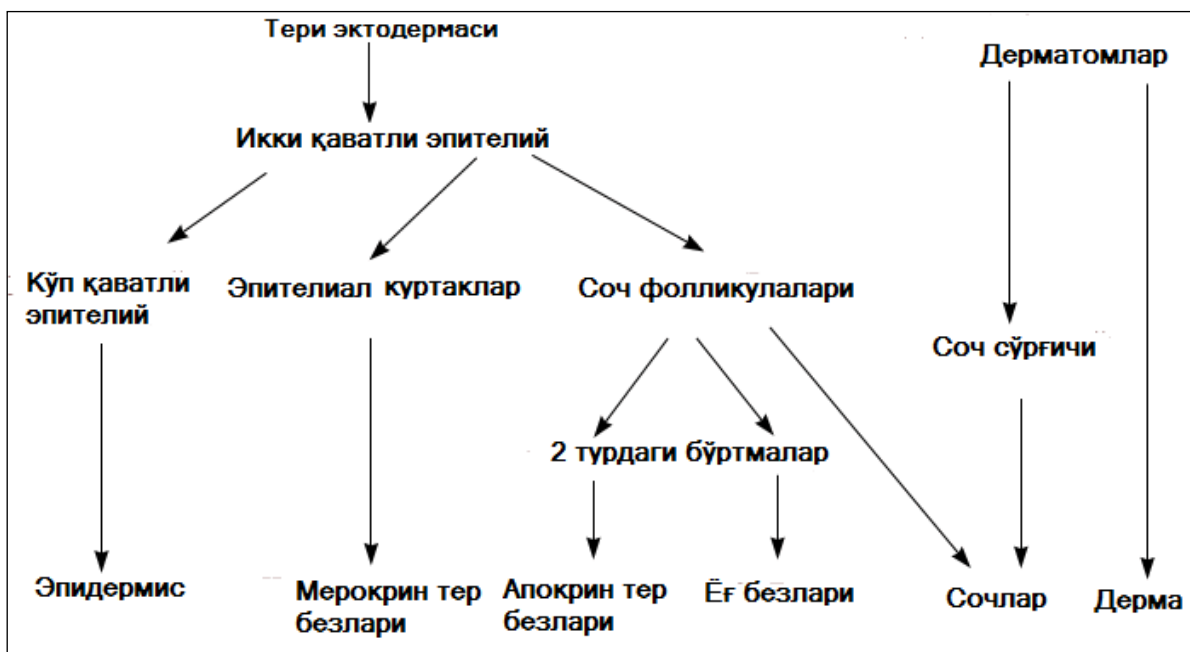
Тараққиёти. Тери ривожланишининг эмбрионалмаънбалари – эктодерма, мезодерма ва нерв найидир. Эктодермадан эпидермис, мезодерманинг дерматомларидан хусусий тери - дерма ҳамда тери ости ёғ қатлами – гиподерма вужудга келса, нерв найидан нерв толалари, нерв охирилари, меланоцитлар ва Меркел хужайралари ҳосил бўлади.

Пушт тараққиётининг биринчи ҳафталарида эпидермис бир қават ясси хужайралардан иборат, кейинчалик бу хужайралар «баландлашади». Эмбрион ҳаётининг 1-ойи охириларида у икки қаватли бўлади. 3-ойга келиб, эпителий хужайраларининг кўпайиши туфайли, эпидермис кўп қаватлига айланади. Ҳомиланинг 4 ойлик давридан бошлаб, энг сиртқи 2-3 қават

хужайралар яссилашади, 5 ойлик ҳомилада эпидермиснинг донатор ва мугуз қаватлари фактат қўл ва оёқ қафтларида пайдо бўлади. 7-ойдагина терининг ҳамма юзаси бўйлаб эпидермис базал, тиканаксимон хужайралар қавати ва мугуз қаватларга ажралади. Ялтироқ қават эса анча кеч пайдо бўлади.

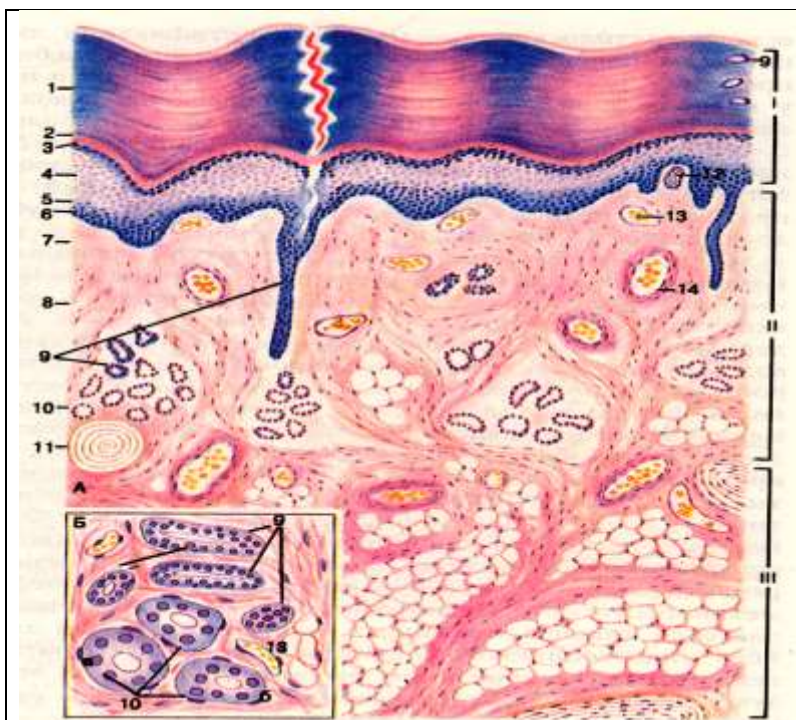
Эпидермиснинг ривожланиши билан терининг бириктирувчи тўқимали асоси ҳам тараққий эта боради. Дерма ва гиподерманинг ривожланиши, юқорида таъкидланганидек, дерматомлардан бошланади. Пушт тараққиётининг 2-ойигача дерма мезенхима хужайраларидан, майда қон томирлардан ва кўп микдорда аморф моддадан ташкил топган бўлади. 2-ойнинг охирига келиб мезенхима хужайралари фибробластларга айлана бошлайди. 3-ойларда коллаген толалар ва қон томирлар ҳосил бўла бошлайди. Шу вақтнинг ўзида тери ҳосилаларининг эпителиал куртаклари пайдо бўла бошлайди. Даставвал эпидермис ва дерма ўртасидаги чегара мутлақо текис бўлади. Ҳомила ҳаётининг ўрталарида бириктирувчи тўқиманинг эпителийга ботиб кириши натижасида дермаинг сўрғичлари вужудга келади ва бу чегара нотекис бўлиб қолади. Эластик толалар эса ҳомила ҳаётининг охириги ойларида пайдо бўлиб, тараққиёти 25 ёшларгача давом этади. Эмбрион ривожлана билан терида дифференциалланган хужайра элементлари ортиб борса-да, ҳомила ҳаётининг сўнгги даврида ҳам сўрғичли қават, қон томирлар ва тери ҳосилалари атрофида кўплаб кам дифференциаллашган, камбиал хужайралар сақланиб қолади.

Тери тараққиёти схемаси



Терининг тузилиши

Тери уч қисм - эпителиал тўқимадан тузилган *эпидермис*, толали бириктирувчи тўқимадан тузилган ҳақиқий *асл тери* ва унинг остидаги тери ости ёғ клетчаткаси *гиподермадан* иборат. Терининг қалинлиги турли жойда гиподермасиз 0,5 дан 5 мм гача бўлади (расм 15.1).



Расм 15.1. Бармоқ териси. Гематоксилин-эозин билан бўялган.

А – схема, Б – тер безлари.

I – эпидермис

II – дерма

III – тери ости ёғ клетчаткаси

1 – муғуз қават

2 – ялтироқ қават

3 – донадор қават

4 – тиканаксимон қават

5 – базал қават

6 – базал мембрана

7 – сўрғичсимон қават

8 – тўрсимон қават

9 – тер безининг чиқарув найи

10 – тер безининг секретор бўлими

11 – пластинкасимон танача

12 – сезув таначаси

13 – қон капиллярлари

14 - артериола

Қалин ва юққа тери фарқланади. Кафт ва товон қалин тери билан

копланган. Эпидермисининг мугуз қавати ўта қалин бўлиб, дерма қавати юпқа, тери ҳосилаларидан эса тер безлари учрайди.

Юпқа тери (тананинг бошқа соҳаларда) — мугуз қавати юпқа бўлган эпидермисдан иборат, дерма нисбатан қалин, тери ҳосилаларидан соч илдизлари, тер ва ёғ безлари тутади. Терининг кўпчилик қисмида эпидермис асосан ўсувчи, донадор ва мугуз қаватлардан ташкил топган. Ҳар бир қават ўз навбатида кафт ва товон териси эпидермисининг тегишлиқаватига нисбатан анча юпқа бўлади. Баъзи ташқи ва ички омиллар таъсирида, масалан, кучли механик таъсирларда, А витамин етишмаганда ва гидрокортизон таъсирида мугузланиш жараёни кучаяди.

Эпидермис ва дерманинг чегараси нотекис бўлиб, бириктирувчи тўқима сўрғичлар кўринишда эпидермисга ботиб кирган бўлади. Юқорида қайд этилганидек, дерма сўрғичлари тери сатҳида эгатчалар билан ажралган дўнгликлар пайдо қилади. Эпидермис дермадан гликозамингликанлар ва нозик аргирофил толаларга бой бўлган базал мембрана билан ажралиб туради.

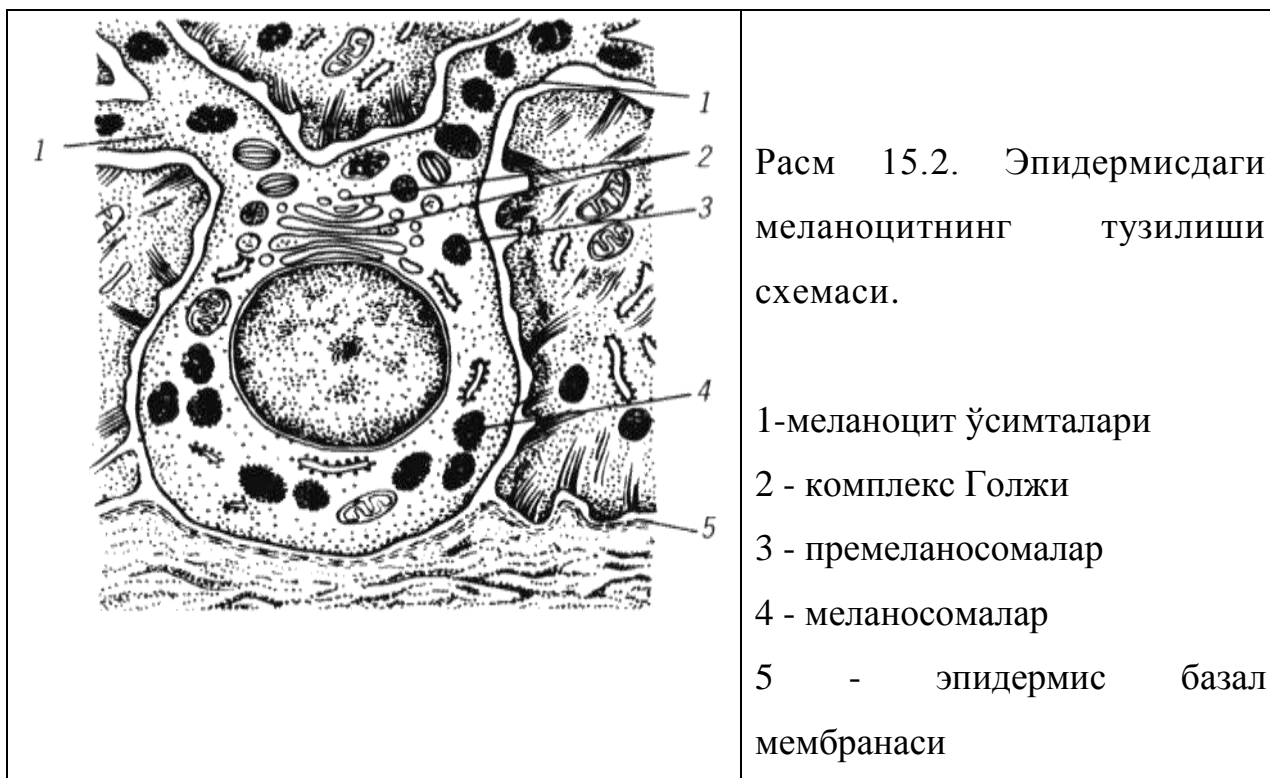
Эпидермис. Терининг ташқи қавати бўлиб, кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителийдан иборат. Қалин терининг эпидермисида 5 қаватни ажратиш мумкин: 1. Базал қават; 2.Тикансимон ҳужайралар қавати; 3.Донадор ҳужайралар қавати; 4.Ялтироқ тават. 5.Мугуз қават. Юпқа терида ялтироқ қават учрамайди.

Эпидермиснинг **базал ва тиканаксимон қаватлари** таркибида 5 хил ҳужайралар фарқ қилинади: кератиноцитлар (уларда такомиллашиш натижасида мугуз модда ёки кератин ҳосил бўлади), Лангерганс ҳужайралари, меланоцитлар, Меркел ҳужайралар ва лимфоцитлар. *Базал кератиноцитлар* эпидермис ҳужайраларининг 85% ташкил этиб, кератинизация жараёнида бевосита қатнашувчи ҳужайралари ҳисобланади. Улар призматик шаклга эга бўлиб, цитоплазмаси базофил бўялади, думалоқ ядроси хроматинга бой. Ҳужайраларнинг нозик

тузилишида барча органеллалар катори ядро атрофида ва десмосома соҳасида жойлашган тонофибриллалар якқол кўзга ташланади. Базал қаватда кўплаб митоз йўл билан бўлинаётган ҳужайралар учрайди. Эпидермис ҳужайраларининг доимий янгилашиб туриши (физиологик регенерация) асосан шу кератиноцитлар ҳисобига бўлади. Бу жараён давомида кератиноцитларда турли механик ва химёвий таъсирларга чидамли махсус оксиллар (кератолинин, филлагрин, инволюкрин) синтезланиши билан бир қаторда кератин тонофиламентлари ва кератиносомалар шаклланади. Уларнинг ядро ва органеллалари парчаланиб, ҳужайралараро бўшлиқлари липид табиатга бой махсус цементловчи модда билан тўлади. Шу сабабли эпидермис сувни ўтказмаслик хусусиятига эга бўлади. Кератиноцитлар аста-секинлик билан пастдан юқорига силжиб, *муғуз тангачаларига* айланади сўнгра улар юза қаватдан тушиб кетади.

Меланоцитлар — меланин синтез қиладиган ҳужайралардир. Улар нерв тўқимасидан такомиллашади (расм 15.2). Кумуш тузи билан бўялганда (импрегнация қилинганда) уларда бир қанча тармоқланган ўсимталар аниқланади. Қушни ҳужайралар билан десмосомалар ҳосил қилиб туташмайди. Уларнинг цитоплазмаси тонофибриллалар тутмайди, аммо кўп рибосома ва меланосомаларга эга. Меланосомалар Голжи комплексида ҳосил бўлиб, овал шаклдаги тузилмалар ҳисобланади. Улар ташқи томондан бир қават мембрана билан ўралган бўлиб, ичида фибрилляр асосда ётувчи зич меланин доначалари бўлади. Меланин тирозиназа ва ДОФА-оксидаза ферментлари иштирокида тиразин аминокислотасидан ҳосил бўлади. Базал эпидермотитларда ҳам пигмент доначалари бўлиш мумкин, бу доначалар ҳужайраларга меланотитларнинг ўсимталари орқали ўтиб қолишидан юзага келади. Ўзи пигмент ишлаб чиқармайдиган, лекин меланин тутувчи бундай ҳужайралар *меланофорлар* деб аталади. *Меланин* пигменти УБ-нурларни

ушлаб қолиб, ички аъзоларга зарарли таъсирдан ҳимоя қилади. Пигмент синтези ултрабинафша нурлари, меланотропин таъсирида кучаяди. УБ-нурлар бундан ташқари кератиноцитларда витамини D ишлаб чиқарилишини кучайтиради. Глюкортикоидларнинг ажралиб чиқишининг бузилиши ўз навбатида гипофиздан АКТГ ажралишини кўпайтиради ва натижада меланоцитларнинг фаолиятини ошади. Мисол қилиб, Аддисон касаллигини келтириш мумкин.



Меркел хужайралари (сезувчи нерв охири) нейрал табиатга эга. Терининг ўта сезгир соҳаларида (бармоқлар, буруннинг учки қисми ва бошқ.) Уларнинг асосида афферент нерв толалари келиб тугайди. Меркел хужайралари ва афферент нерв толалари эпидермисда тактил сезгиларни қабул қилади. Цитоплазмасидаги секретор доначалар бомбезин, ВИП, энкефалин, эндорфин ва бошқа пептидлар тутади. Шунга кўра Меркел хужайралар дисперс эндокрин системага (APUD-серия) ҳам киритилган. Ушбу хужайралар эпидермис хужайраларининг регенерациясида, қон

томирларнинг тонусини ва ўтказувчанлиги бошқаришда иштирок этадилар.

Лангерганс хужайралари (эпидермал макрофаглар) —ўсимтали хужайралар бўлиб, суяк кўмигидан келиб чиққади. Цитоплазмасида аргентофил доначалар (Бирбек доначаларини) сақлайди. У доначалар таркибида *лангерин* моддаси бўлиб, у вирусларни боғлаш ва уларни деградацияга учрашини таъминлаш вазифасини бажаради.

Лангерганс хужайралари ўз ўсиқчалари билан бир неча кератиноцитларни ўраб туради ва эпидермал пролифератив бирикмалар (ЭПБ) ни ҳосил қилади. ЭПБ лар вертикал устунлар шаклида бўлиб, бутун эпидермис қалинлигида ётади. ЭПБ Лангерганс хужайралари, кератиноцитларнинг ва лимфоцитларнинг пролиферацияси ва дифференцировкасини бошқариб турувчи интерлейкинларни синтезлайдилар. Бу хужайралар эпидермисдан дерма ва маҳаллий лимфа тугунларига кўчиб, антиген ҳақида маълумотни у ердаги лимфоцитларига олиб борадилар ва шунинг асосида иммун жараёнлар шаклланади.

Эпидермисдаги *лимфоцитлар* Т-лимфоцитлар турига киради. Улар дермадан ўтиб эпидермиснинг базал ва тиканаксимон қаватларда жойлашадилар. Уларнинг пролиферациясини Лангерганс хужайралари томонидан ишлаб чиқарилган интерлейкин-1 (ИЛ-1) ҳамда кератиноцитларда синтезланган тимозин ва тимопоэтин бошқаради. Шундай қилиб, Лангерганс хужайралари ва Т лимфоцитлар терининг иммун-ҳимоя жараёнларини ҳосил қилишда муҳим аҳамиятга эга.

Эпидермиснинг иккинчи - *тиканаксимон хужайралар қавати* базал қават хужайралари устида жойлашган 5-10 қават хужайралардан иборат. Уларнинг цитоплазмасида рибосомалар, митохондриялар, лизосомалар билан бирга, лизосомаларнинг бир кўриниши бўлган *кератиносомалар* учрайди. Мембраналар билан ўралган ушбу тузилмалар таркибида липидлар (холестеринсульфат, церамидлар ва бошқ.) ва гидролитик

ферментлар бўлади.

Тиканаксимон хужайралар жуда кўп цитоплазматик ўсимталарга эга бўлиб, шу ўсимталар орқали хужайралар бир-бири билан десмосомалар ҳосил қилиб боғланган. Бу хужайралар цитоплазмасида тонофиламентлардан тонофибриллалар тутамлари шакллана бошлайди, улар десмосомаларга тутшиб кетади. Тиканаксимон хужайралар қаватининг қуйи - базал қаватга яқин жойлашган қатламларида митоз билан бўлинаётган хужайралар учрайди. Шунинг учун ҳам базал ва тиканаксимон хужайралар қаватлари эпидермиснинг ўсувчи - Малпиги қаватини ташкил этади. Ўсувчи қават ҳисобига эпидермис хужайраларининг 19-20 кун ичида алмашилиб туриши (физиологик регенерацияси) кузатилади.

Донадор хужайралар қавати 2-3 қават, бир-бирига зич жойлашган дуксимон хужайралардан иборат. Бу хужайраларда кератин, филаггрин, инволюкрин ва кератолинин каби оқсиллар синтезланади. Филаггрин кератин тонофиламентларининг агрегациясида иштирок этади. Лангерганс хужайралари таъсирида кератиносом ва лизосомаларнинг гидролитик ферментлари шу қават хужайраларининг ядро ва органеллалари емиради. Парчаланмиш маҳсулотлари, яъни оқсиллар, полисахаридлар, липидлар, аминокислоталар, цитоплазмага чиқади ва филлаггрин-тонофиламентлар комплексига билан қўшилади, натижада таркибига кўра мураккаб бўлган модда — *кератогиалин* ҳосил бўлади. Кератиогиалин доначалари бутун цитоплазмани тўлдириб, хужайрага донадор кўриниш беради. *Инволюкрин* ва *кератолинин* плазмолемма остида оқсил пардасини ҳосил қилиб, кератиносом ва лизосомаларнинг гидролитик ферментлари таъсирдан ҳимоя қилади.

Донадор хужайралар цитоплазмасида кератогиалин билан тонофибриллалар комплексиинг бўлиши ушбу хужайраларда мугузланиш жараёниинг бошланганлигидан далолат беради. Баъзан бу ўзгариш терининг кучли ишқаланишга учрайдиган жуда кичик соҳасида

рўй бериши мумкин (масалан, қадоклар).

Ялтироқ қават терининг айрим соҳаларида (кафтда, товонда) яхши кўринади. Ясси шаклдаги кератиноцитлардан ташкил топган. Уларда ядро ва органеллалари тўлиқ парчаланган бўлади. Кератогиалин доначалари ўзаро кўшилиб, кучли нур синдириш хусусиятига эга эллейдин моддасига айланади. Шунинг учун хужайралар чегараси аниқ билинмайди ва бу қават препаратда рангсиз ялтироқ тасма ҳолида кўринади. Хужайралар орасида десмосомалар деярли емирилган бўлсада, улар ўрнига хужайралар орасида липидларга бой цементловчи модда микдори кўпаяди. Ўз навбатида элейдин мугуз модда - кератин ҳосил бўлишида бир босқич ҳисобланади.

Эпидермиснинг ташқи муҳит билан бевосита алоқада бўлган энг юза қавати *мугуз қават* бўлиб, унинг қалинлиги терининг турли соҳаларида ҳар хил бўлади. Кафт, товон териларида бу қават қалин бўлса, тананинг ён сатҳида, айниқса қовоқлар ва эркаклар ташқи жинсий аъзолари териларида анчагина юпқадир. Бу қават ядросиз, бир неча ўн қават мугуз тангачалардан ташкил топган. Бу тангачалар мугуз модда (кератин) ва ҳаво пуфакчалари тутади. Кератин олтингугуртга бой, кислота ва ишқорлар таъсирига чидамли оқсил моддаси ҳисобланади. Мугуз тангачалари бир-бирига зич ва маҳкам бирикиб туради. Терининг ташқи юзасидагина улар зич жойлашмай, бир-биридан ажралиб айрим мугуз тангачалар ҳолида туради. Терининг устки сатҳидаги мугуз тангачалар физиологик тарзда кўчиб тушиб туради ва терининг *тушиб турувчи* қаватини ҳосил қилади. Мугуз тангачаларининг тушиб кетиши жараёнида кератиносомалар муҳим роль ўйнайди. Улар хужайралардан чиқиб, хужайраларо бўшлиқда тўпланади. Бунинг натижасида десмосомаларнинг эриши (лизиси) ва мугуз тангачаларининг бир-биридан ажраши кузатилади. Мугуз қаватининг аҳамияти шундаки, у ўзидан иссиқликни ёмон ўтказади ва катта эластикли хусусиятига эга.

Кератиноцитларнинг пролиферация ва дифференциаланиш

жараёнлари нерв ва эндокрин тизимлар (буйрак усти беши ва х.к.з.) ҳамда эпидермис ҳужайраларининг ўзидан ҳосил бўлган моддалар (кейлонлар, простагландинлар, эпителийнинг ўсиш фактори) томонидан бошқарилади. Ушбу жараёнларнинг бузилиши натижасида кератиноцитларнинг пролиферация ва дифференциаланишининг ўзгаришига сабаб бўлади. Бу ўз навбатида турли тери касалликлари (псориаз ва бошқ.) ривожланишига олиб келади.

Хулоса қилиб айтганда, эпидермис инсон ва ҳайвон организмни ташқи муҳит билан доимий алоқада бўлувчи тери қавати бўлиб, унда **пролиферация ва мугузланиш** жараёнлари ўзаро боғланган ҳолда доимий кузатилиб туради. Бу жараёнларнинг моҳияти эпидермисда доимий равишда тушиб кетувчи мугуз қаватни ҳосил қилиш сув, бактерияларни тери ички қаватига ўтказмаслик, тана иссиқлигини бир хилда сақлашдан иборат.

Дерма ёки хусусий тери ўз навбатида бир-биридан аниқ ажралмаган қаватлар: сўрғичли қават ва зич ёки тўр қаватларга бўлинади.

Сўрғичли қават бевосита эпидермис остида жойлашиб, сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан ташкил топган. Шу бириктирувчи тўқима эпидермисга ботиб кириб, сўрғичлар ҳосил қилади. Сўрғичлар шакли ва катталиги терининг турли зоналарида ҳар хил бўлади. Кафтда ва товонда бу сўрғичлар яхши ривожланган. Эпидермис юпқа бўлган жойларда эса сўрғичлар анча калта бўлади. Юз терисида сўрғичлар суст ривожланиб, ёш улғайиши билан йўқолиб кетиши ҳам мумкин. Терининг сўрғичли қавати бармоқлар териси сатҳида ҳар бир шахсга хос бўлган индивидуал кўринишларни белгилаб беради. Терининг бу кўриниши ҳар бир одамнинг ўзига хос бўлганлигидан суд тиббиётида ва криминалистика амалиётида бармоқ изларига қараб шахсни аниқлашда - *дактилоскопияда* кенг қўлланилади.

Сўрғичли қават тўқимасида коллаген, эластик ва ретикулин толалар билан бирга фибробласт, макрофаг, меланофор, плазматик ва семиз

хужайралар мавжуддир. Бу эрда мушак хужайраларининг алоҳида тутамлари учрайди. Бу мушакларнинг айримлари сочни тикловчи мушак бўлиб, улар соч илдизи билан узвий боғлиқдир. Дерманинг сўрғич қаватида қон, лимфа томирлари, нерв толалари ва эркин, ҳамда капсулани нерв охирлари кўп учрайди. Сўрғичли қават қон томирлари ҳисобига терининг эпидермис қисми озикланади. Сўрғичли қаватда ўсимталари кўп, цитоплазмасида ва ўсимталарида меланин пигментини тутувчи меланофор хужайралар жойлашади. Меланофор хужайралар эпидермис меланоцитидан фарқланиб, ДОФА-оксидаза реакциясини бермайди ва меланинни синтез қилмайди. Меланофорга пигмент эпидермис меланоцитларидан киради деб тахмин қилинади. Меланофор хужайралар терининг айрим жойларида, айниқса, анал тешиқ атрофидаги терида, сут беши сўрғичлари соҳасида айниқса кўп бўлади. Ҳомиладор аёлларда ички - гормонал ҳолатлар таъсирида ҳам терининг айрим жойларида (юз, ташқи жинсий аъзолар соҳасида) пигмент кўпаяди. Пигмент алмашинуви ички секретия безлари фаолиятига, ультрабинафша ва радиация нурлари, баъзи химиявий моддалар ва витаминлар (А, РР ва айниқса витамин С) таъсирига боғлиқ.

Дерманинг *тўр қавати* зич толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, эластик толалар ва дағал коллаген толалари тутамларидан иборат. Бу коллаген толалар тутамлари тери сатҳига параллел ҳамда қийшиқ йўналиб, ўзаро чигаллар ҳосил қилади. Ретикулин толалар фақатгина қон томирлар ва тер безлари атрофидагина жойлашади. Тўр қаватда хужайра элементларидан асосан фибробластлар бўлиб, қон томирлари соҳаларидагина макрофаглар лимфотитлар ва лейкоцитлар жойлашади. Тўр қаватда соч илдизлари, ёғ безлари, тери ости ёғ қатлами билан чегарадош қисмида эса тер безлари жойлашади. Терининг тўр қавати жуда пишиқ бўлгани учун ҳайвонлар терисидан турли хил анжомлар ва кийим-кечаклар ишланади.

Хусусий тери остида тери ости ёғ клеткаси ётади. Ёғ клеткаси ёғ

хужайралари тўпламларидан иборат бўлиб, улар дерма тўр қаватидан давом этган ва тери фасциясини ҳосил қилувчи коллаген толаларнинг йирик тутамлари билан ўралади. Ёғ хужайралари тўпламлари орасида кон томирлари, нерв толалари ва капсулани нерв охирлари (Фатер-Пачини, Руффини таначалари, Краузе колбалари) учрайди. Тери ости ёғ клеткаси қорин соҳаларида кучли таракқий этган. Айрим жойларда бу қаватнинг қалинлиги бир неча сантиметрга этади.

Тери ости ёғ клеткаси терининг юмшоқ қатлами бўлиб, ёғ депоси ҳисобланади, тери ҳароратини бир хил сақлашда, терига бўладиган механик таъсирларни юмшатишда ҳам муҳим рол ўйнайди. Тери ости ёғ клеткаси тери фасцияси устида ётади.

ТЕРИ ҲОСИЛАЛАРИ

Тери ҳосилаларига тер, ёғ ва сут безлари, сочлар ва тирноқлар киради. Сут безларининг тузилиши ва фаолияти жинсий аъзолар иши билан узвий боғланган бўлгани учун, улар шу аъзолар билан кўшиб ўрганилади.

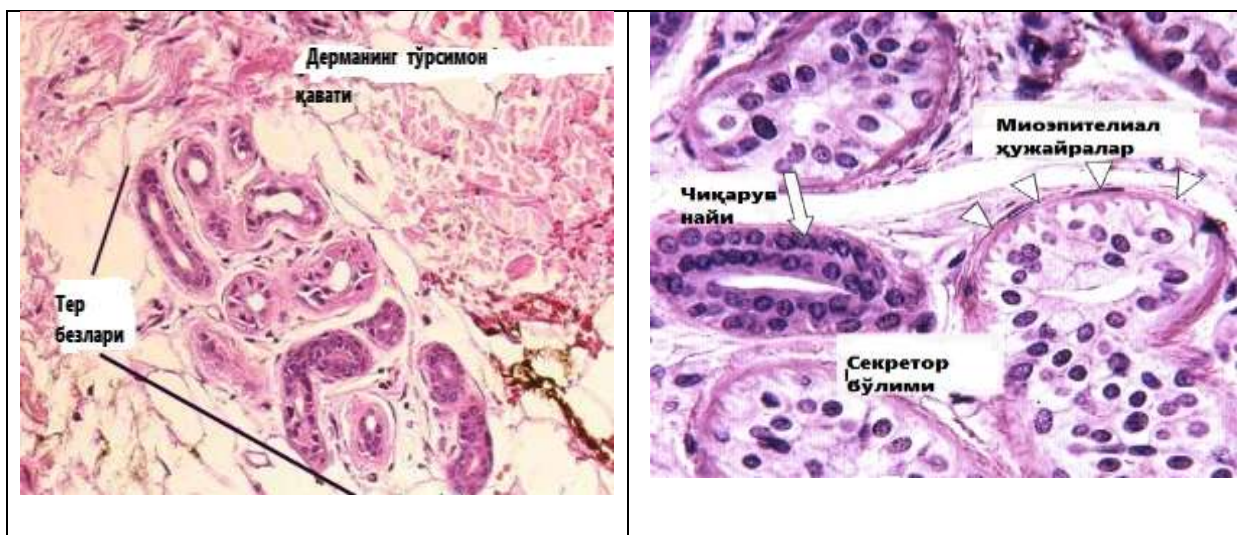
Тер безлари

Тер безларининг вазифаси – терморегуляция, экскретор. Тер безлари секрет маҳсулотини ташқи муҳитга чиқаришига кўра мерокрин (эккрин) ва апокрин (секрети оқсилларга бой) турларга бўлинади. Мерокрин безлар тер безларининг асосий қисмини ташкил қилса, апокрин безлар терининг айрим соҳаларида (қўлтиқ ости, аногенитал соҳа, пешона териси) учрайди.

Тер безлари оддий тармоқланмаган найсимон безларга киради, сони 3,5 миллионгача ётади. Тер безларининг секретини 98% сув, 2% қуруқ моддани иборат. Қуруқ модда органик ва ноорганик моддалардан ташкил топган. Тер безининг охири секретор бўлимлари дерманинг чуқур қатламларида жойлашади, чиқарув найчалари дерма ва эпидермисдан ўтиб, тери юзасида

тешикчалар ҳосил қилади. Безнинг охири булими без ҳолатига қараб кубсимон ёки цилиндрсимон эпителийдан иборат бўлади (расм 15.3). Хужайра цитоплазмаси оч базофил бўлиб, ўзида, ёғ, гликоген ва пигмент киритмаларини тутди. Секретор хужайралар ичида оқиш ва қорамтир хужайралар тафовут қилинади. Оқиш хужайралар сув ва металл ионларини, қорамтирлари эса органик макромолекулаларни ажратади. Секретор хужайралари тагида, базал мембранада, миоэпителиал хужайралар жойлашади. Миоэпителиал хужайраларни ўз ўсимталари билан без охири бўлакларини ўраб туради. Охири бўлимдан чиқарув найлари бошланади. Бу найлар икки қаватли кубсимон эпителийдан иборат бўлиб, хужайраларнинг усти кутикула билан қопланган. Чиқарув найлари эпидермисдан эгри-бугри бўлиб ўтади. Эпидермис соҳасида чиқарув найининг девори ясси хужайралар билан қопланган. Апокрин тер безларининг охири секретор бўлимлари анчагина йирик бўлиб, организмнинг балоғатга етган даврдан бошлаб ишлайди. Апокрин безлар фаолияти жинсий безлар ҳолати билан узвий боғлиқ. Ментструал, пременструал ва ҳомиладорлик давларида бу безларнинг секретор фаолияти ошиб кетади.

Тараққиёти. Тер безлари эмбрион тараққиётининг 8-ойида эпидермисдан ҳосил бўлади. Даставвал эпидермис қирраларида эпителий хужайраларининг тўплами ҳосил бўлиб, бу хужайралар мезенхима томон ботиб киради-да, тер безларининг куртагини ҳосил қилади.



Расм 15.3. Тер безларининг секретор бўлимлари ва чиқарув найлари.

Куртак эпителиал тасмалари тери ости ёғ клетчаткасига қадар ботиб кириб, буралади ва тер безининг охириги бўлимини ҳосил қилади; эпителиал тасманинг юқори қисмлари эса чиқарув найларига айланади. Эмбрион тараққиётининг охирида эпителиал тасмаларнинг секретор бўлимида, сўнгра чиқарув найларида бўшлиқлар пайдо бўлади. Тер безлари инсон дунёга келганидан кейингина ўз фаолиятини бошлайди.

Ёғ безлари кафт ва товондан ташқари терининг барча қисмларида бўлади. Ёғ безлари соч илдизи билан боғланган бўлиб, соч воронкасига очилади ва соч ҳамда эпидермисни мойлаб туради. Одамда ёғ безлари суткасига 20 г га яқин тери ёғини ажратади. Ҳар бир соч илдизига 1—2 ёғ беги тўғри келади. Ёғбезлари турлича катталикларда бўлади. йирик ёғ безлари юз терисида (лунж, бурун соҳасида), кўкракда (тўш соҳаси), орқада (кураклар ва уларнинг устки қисмларида) жойлашади. Ёғ безлари терининг юқори қатлами дерманинг сўрғич ва тўр қаватлари чегарасида жойлашади. Тузилишига кўра ёғ безлари оддий тармоқланган альвеоляр безлар туркумига кирса, секреция типига кўра голокрин без ҳисобланади. Ёғ безларининг охириги секретор бўлими бир қанча альвеолалардан иборат бўлиб, нозик бириктирувчи тўқима билан ўралади. Без альвеолаларининг базал

мембранасида бир қатор, унча баланд бўлмаган мунтазам кўпайиб турувчи камбиал хужайралар жойлашади. Бу хужайралар қаватидан сўнг йирик, цитоплазмаси ҳар хил даражада ёғ томчилари билан тўлган хужайралар қавати без альвеоласининг иккинчи қават хужайраларини ташкил этади. Охирги секретор бўлимнинг энг ички хужайралари ёғ билан тўлган бўлиб, хужайра ядроси бужмайиб, йўқолади. Мана шу хужайралар ёрилади ва хужайра маҳсулоти - ёғ соч воронкасига қуйилади. Базал мембранада жойлашган камбиал хужайралар ҳисобига янги секретор ёғ хужайралари пайдо бўлади. Ёғбезининг чиқарув найи калта бўлиб, девори сочининг ташки эпителиал қини билан тутшиб кетувчи кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган.

Терининг қон билан таъминланиши. Қон томирлар терида бир қанча тўрлар ҳосил қилади. Юза ва чуқур артериал чигаллар ҳамда битта чуқур ва иккита юза веноз чигаллар фарқланади. Тери артерияси фасциал тўр артериясидан бошланади. Айрим артериялар тармоқчаси ёғ тўқимаси бўлақларини ўраган бириктирувчи тўқима бўйлаб йўналади. Асосий артериядан айрим тармоқлар дерманинг қуйи соҳаларида йўналиб, ўзаро анастомозлар ҳосил қилади. Бу чуқур томирлар тўри тер безларини, тери ости ёғ қаватининг юза қатламини қон билан таъминлайди. Асосий артериядан тармоқланган бошқа томирлар терининг юқори қатламларига тарқалади. Бу томирлар дерма орқали ўтиб, ёғ безларини ва соч фолликуласини таъминловчи ён шохчалар беради. Терининг сўрғич қавати чегарасида эса сўрғич ости артерия тўрини ҳосил қилади. Бу артерия чигалларидан ҳар бир сўрғичга капиллярлар тарқалади.

Вена томирлари терида 3 тўр ҳосил қилади. Биринчи вена томирларининг тўри дерма сўрғичлари остида, иккинчи веноз тўр дерманинг чуқур қатламида, учинчи веналар тўри гиподермада жойлашади. Юзда, айниқса бурун ва лунж териларида йирик веноз томирлар тери сўрғичларида ётади. Вена томирлари бурчак ҳосил қилиб эгилиб, дерманинг чуқур вена

тўри билан туташади. Терида, айниқса, кўл ва оёқ бармоқлари учидан, тирнок ўрнида кўплаб артериоло-венуляр анастомозлар мавжуд. Улар иссиқлик алмашинувига бевосита алоқадордирлар.

Лимфа томирлари терида юза ва чуқур тўрлар ҳосил қилади. Сўрғич лимфа синусларидан тарқалган лимфа томирларининг тўри баъзи сўрғичларнинг ярмига қадар давом этади. Терида чуқур жойлашган лимфа томирлари тўрларидан олиб кетувчи лимфа томирлари тери ости ёғ клетчаткасига ботиб киради. Бу томирлар ўзаро анастомозлар орқали бирлашиб йирик чигал ҳосил қилади.

Терининг иннервацияси. Тери катта рецептор майдон ҳисобланиб, унинг нерв аппарати вегетатив нерв толалари, эркин ва капсулани нерв охирларидан иборат. Тери иннервациясида церебротриггер ва вегетатив нерв тизими қатнашади. Церебротриггер нервлар сезувчи нервлар бўлиб, терида жуда кўп сезувчи нерв чигалларини ҳосил қилса, вегетатив нерв тизими, теридаги томирлар, мушак толалари ва тери безларини иннервация қилади. Асосий йирик нерв чигаллари тери ёғ клетчаткасида ҳосил бўлади. Ундан соч илдизи, тер безлари, ёғ тўқимаси ораси сўрғич қават нерв чигалларига, бириктирувчи тўқима ва эпидермисга миелинли ва миелинсиз нерв толалари юборади. Бу толалар ўз навбатида эркин ва эркин бўлмаган сезувчи нерв охирларини ҳосил қилади (пластинкали нерв охирлари, Мейснер ва Фатер-Пачин таначалари, Руффини колбачалари, сезувчи таначалар ва Меркел хужайралари). Сезувчи нерв охирлари бармоқ учларида жинсий аъзоларда, лабларда мўл бўлади. Терида тактил сезгини Меркел хужайралари, соч илдизлари атрофидаги нерв чигаллари орқали қабул қилинса, босимни - пластинкасимон нерв таначалари, иссиқликни Руффини таначалари, совуқлик сезгиси Краузе колбачалари, оғриқсезгисини эпидермисда жойлашган эркин нерв охирлари ва дерманинг сўрғичсимон қаватдаги нерв охирлари қабул қиладилар. Сезги турига қараб, терморекцепторларнинг оғриқ рецепторлари, сезги рецепторлари фарқланади ва х.к.з.

Эпидермисга кирган нозик нерв толалари ўзининг миелин пардаларини ёқотади. Яланғоч нерв ўқи тилиндрлари эпидермиснинг тиканаксимон хужайралари атрофида Меркел дисклари сифатида, базал қават хужайралари орасида, ҳар хил баландликда ингичкалашиб ёки тугун ҳосил қилиб тарқалади. Дермада эркин нерв охирлари ва капсулали нерв таначалари жойлашади. Қапсулали нерв охирлари пластинкасимон нерв та-начаси (Фатер-Пачини таначаси), охирги колбалар (Краузе колбалари), Руффини таначалари, сезувчи (Мейснер таначалари) ва жинсий таначалардан иборат.

Оғриқ сезгиси эпидермиснинг донадор қаватига қадар тарқалган эркин нерв охирлари ва дерманинг сўрғичсимон қаватидаги нерв охирлари орқали қабул қилинади. Сезув туйғуси эса тери сўрғич қаватида жойлашган сезувчи танача, эпидермиснинг ўсувчи қаватидаги сезувчи дисклар (Меркель дисклари) ва соч илдизи соҳасидаги чигаллари орқали юзага чиқади. Босим сезгиси тери ости ёғ клетчаткасида жойлашган пластинкасимон тана-чалар билан, иссиқлик сезгиси сўрғичли бармоқчалар (Руффини таначалари) орқали, совуқлик сезгиси эса сўрғичсимон қаватдаги Краузе колбалари орқали қабул қилинади.

Тери регенерацияси. Терида регенерация яхши боради. Эпидермис юқорида айтиб ўтилганидек, ўсувчи қават ҳисобига тикланади. Эпидермис ва дерма шикастланганда жароҳат ўрни бириктирувчи тўқима толаларини ва асосий моддаларни ҳосил қилувчи хужайралар-лимфоцит, моноцит ва фибробластлардан иборат ёш бириктирувчи тўқима - грануляцион тўқима билан ёпилади. Шу билан бирга эпидермиснинг ўсувчи қавати ҳосил қилаётган хужайралар дерманинг ёш бириктирувчи тўқимаси устига силжиб жароҳат устини қоплайди. Сўнгра эпителий ва дерманинг таркибий қисми дифференциаллашиб, жароҳат ўрни тамомила олдинги кўринишга эга бўлади.

Сочлар

Сочлар терининг ҳосиласи бўлиб, баданнинг деярли 95% юзасида

учрайди. Одатда бадан сочлари зич жойлашган қисми бошнинг сочли юзаси ҳисобланиб, бу эрда уларнинг умумий сони 100000 га етади. Кафт ва товонда, лабнинг пушти қисмида, жинсий олат бошчаси, катта ва кичик уятли лаблар юзасида сочлар бўлмайди. Узун (бош сочи, мўйлов, соқол, ҳамда ковуқ, қўлтиқ ости ва чов соҳасидаги сочлар), қаттиқ ёки мўйсимон (қош, киприк, бурун тешиклари ва ташқи эшитув йўлларида жойлашган сочлар) ҳамда майин (баданнинг кўпгина юзасини қопловчи сочлар - туклар) сочлар тафовут қилинади.

Соч тараққиёти. Соч эмбрион тараққиётининг 3-ойидан бошлаб эпидермисдан тараққий этади. Эпидермисдан базал хужайралари кўпайиб, эпителий тизимчалар ҳолида мезенхима томон ботиб киради. Эпителиал тизимчаларнинг охири эса йўғонлашиб, бўлажак соч пиёзчасининг асосини ҳосил қилади. Мезенхима шу тизимчанинг таг қисмидан ўсиб кириб соч сўрғичини ҳосил қилади. Сўнгра эпителиал тизимчаларнинг ички хужайралари мугузланиб емириладида, уларнинг ўрнида марказий каналча ҳосил бўлади. Соч пиёзчасининг уч қисмидан ўсиб чиққан соч конуси эпителиал тизимчанинг марказий канали томон йўналиб, тери ташқарисига тешиб чиқади. Шу соч конуси ҳисобига сочнинг ўқи ва ички эпителиал қини юзага келади. Эпителиал тизимчаларнинг қолган қисми сочнинг ташқи эпителиал қинини, атроф мезенхима эса соч халтасини ҳосил қилади. Биринчи сочлар (лануга) туғилиш олдидан ёки туғилишдан сўнг биринчи 8-ҳафталарда (қош, киприк, бошдан ташқарида) тушиб кетади, кейин майин сочлар (валлус) ўсиб чиқади. Қош, киприк, бошдаги сочлар ҳам кейинчалик тушиб кетади ва улар ўрнида (дағал) узун ва қаттиқ сочлар ўсиб чиқади. Жинсий балоғат ёшида дағал сочлар қўлтиқ остида, чов соҳасида, эркакларда (кўшимча) юзда, кўкрак, бел, сон соҳаларида ҳам пайдо бўлади.

Сочнинг тузилиши

Соч икки қисмдан: теридан чиқиб турган соч ўқи ва терида жойлашган

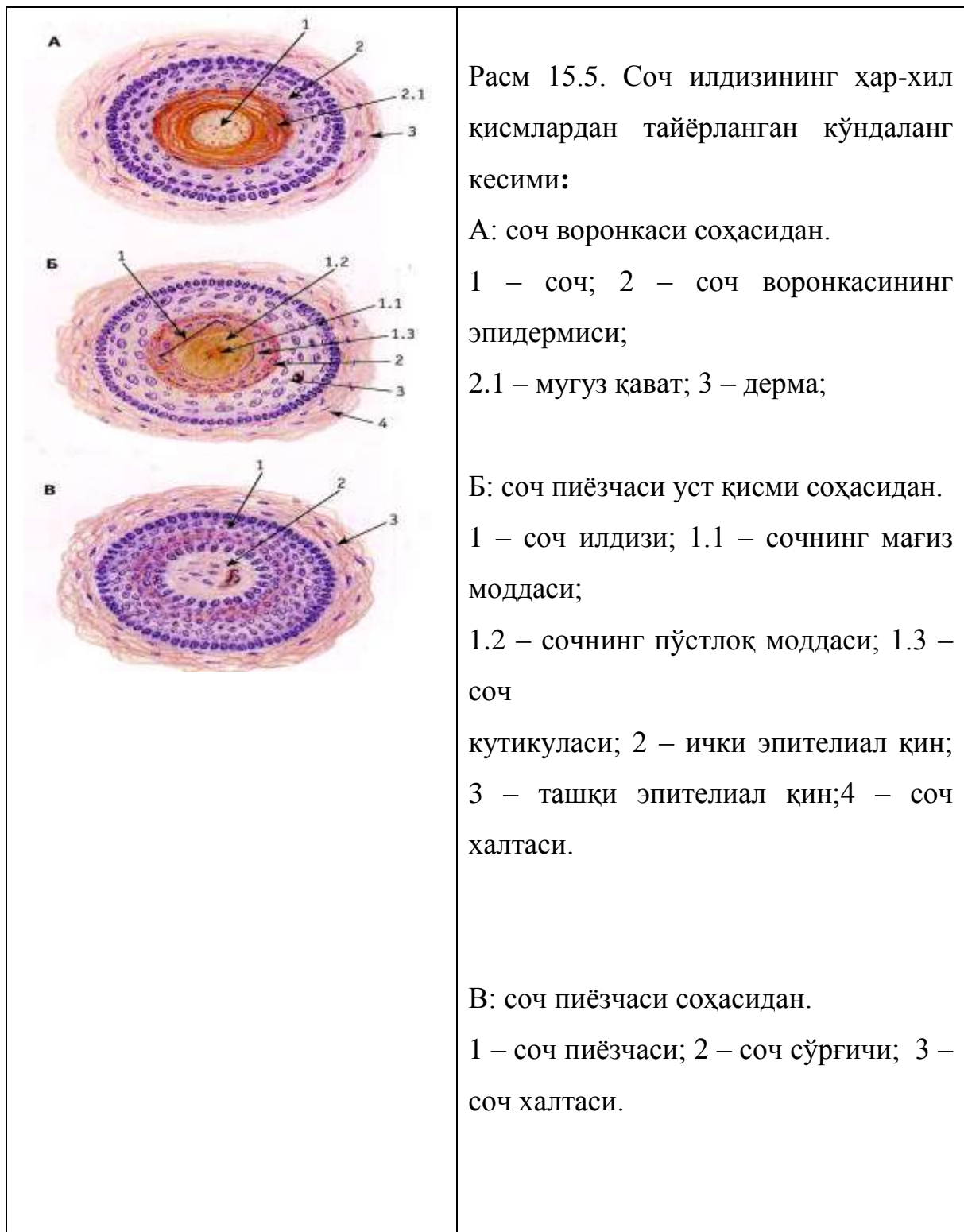
соч илдизидан иборат. Соч ўқи соч воронкасидан чиқиб, тери устида ётади. Соч воронкасига ёғ безлари ўз маҳсулотини чиқаради. Соч илдизи дерманинг чуқур қатламида тери ости ёғ клетчаткаси чегарасига қадар давом этади ва у эрда соч пиёзчаси билан тугайди (расм 15.4).

Соч илдизи дермада жойлашган бир қатор тузилмалар билан ягона комплексни ҳосил қилади. У соч илдизи, соч фолликуласи ва дермал қиндан ташкил топган. Қўшимча тузилмаларига ёғ безлари, сочни кўтарувчи мушаклар киради. Ҳар бир қисмини алоҳида кўриб чиқиш лозим.



Расм 15.4. Терининг сочли қисми:

- 1-эпидермис
- 2- дерманинг сўрғичли қавати
- 3- дерманинг тўрсимон қавати
- 4-соч ўқи
- 5-соч воронкаси, сочнинг пўстлоқ моддаси
- 7- соч кутикуласи
- 9-соч пиёзчаси
- 10-ички эпителиал қин
- 11-ташқи эпителиал қин
- 12-соч халтачаси
- 14-сочни кўтарувчи мушак
- 15-ёғ безининг секретор охири
- 16-соч безининг чиқарув найи
- 17-соч воронкаси
- 18-тер безларнинг секретор охири



Соч илдизи соч қопчаси ёки фолликуласида жойлашади. У ташқаридан бириктирувчи тўқимали дермал қин ёки соч халтачаси билан ўралган. Соч илдизи тери сатҳига нисбатан қийшиқ йўналади ва гиподерма соҳасида кенгайиб, соч пиёзчасини ҳосил қилади. Соч пиёзчасига тагидан ботиб,

кирган соч сўрғичи сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Бу тўқима қон томирлар ва нерв охирларига бой. Сўрғич ҳисобига соч озиқланади. Сўрғичга тегиб турган соч пиёзчасининг эпителийси камбиал ҳужайралар ҳисобланиб, улар ҳисобига соч ўсади. Соч сўрғичининг устида жойлашган ҳужайралар сочнинг мағиз ва пўстлоқ моддасини, энг пастки қисмларини қоплаган камбиал ҳужайралар эса соч кутикуласини ва соч ички эпителиал қинини ҳосил қилади. Соч пиёзчаси ҳужайралари соч сўрғичидан, яъни озиқлантирувчи манбадан узоқлашган сари мугузланиш процессига учрайди.

Узун ва қаттиқ соч илдизларида сочнинг кутикуласи, пўстлоқ ва мағиз қисмлари тафовут қилинади. Мугузланиш жараёни сочнинг пўстлоқ ва кутикула қисмида жадал кетади. Соч ранги сочнинг пўстлоқ қисмини ҳосил қилувчи ҳужайралардаги пигмент моддасининг миқдорига боғлиқ. Пигмент дончалари соч илдизининг юқори қисмидаги ҳужайраларда ҳам сақланади. Сочнинг оқариши пигмент ҳосил бўлишининг сусайиши ва шунинг билан бир қаторда соч илдизининг мугуз тангачаларида ҳаво пуфакчаларининг кўпайиб кетиши натижасида рўй беради.

Соч кутикуласи соч илдизининг пастки ва юқори қисмларида бир хил тузилишга эга эмас. Соч сўғони - пиёзчаси соҳасининг кутикуласи бўйчан (цилиндрсимон) ҳужайралардан иборат. Илдизнинг юқори томонига силжиган сари бу ҳужайралар қийшайиб, яссиланади ва мугузланади. Мугузланган эпителий (мугуз тангачалар) ҳужайралари юпқалашиб бир-бирининг устига черепица сингари ётади. *Сочнинг пўстлоқ моддаси* соч йўналиши бўйича чўзилган бир неча қатор ясси, мугузланган ҳужайралардан иборат (расм 15.5). Фақат соч пиёзчаси соҳасида бу ҳужайралар цитоплазмасида тонофибриллалар бўлади. Пўстлоқ қисми ҳужайраларида соч рангини белгиловчи пигмент меланин дончалари жойлашади. Мугуз тангачаларида меланин пигменти, қаттиқ кератин ва ҳаво пуфакчалари бўлади. Қаттиқ кератин сув, кислота ва ишқорларда ёмон эрийди, унинг

таркибида олтингугурт тутувчи цистин аминокислотаси жуда ҳам кўп бўлади. Пўстлоқ қават хужайраларида мугузланиш жараёни оралик босқичларсиз тез амалга ошади, яъни хужайраларда кератогиалин ва элеидин тўпланмайди. Пўстлоқ модда қанчалик яхши ривожланган бўлса, соч шунча пишиқ ва эластик бўлади.

Сочнинг мағиз моддаси майин сочларда бўлмай, узун ва қаттиқ сочларда бир неча қатор йирик, полигонал хужайралардан иборат бўлади. Бу хужайралар «тангачалар устуни»ни ҳосил қилиб жойлашади. Хужайралар цитоплазмасида ацидофил трихогиалин моддаси, майда ҳаво пуфакчалари, оз миқдорда пигмент доначалари бўлади. Соч илдизининг қуйи 2/3 қисмида мағиз модда хужайраларининг ядроси зичлашади ва хужайра анчагина мугузланиб қолади. Илдизининг юқори қисмида эса соч мағизининг хужайралари бутунлай мугузланган бўлади.

Соч илдизи *соч қопчаси ёки фолликуласида* жойлашади. У ташқаридан бириктирувчи тўқимали дермал қин - соч халтаси билан ўралган. Соч фолликуласи ўз навбатида ички ва ташқи эпителиал қинларга бўлинади. Соч илдизининг ички эпителиал қини соч пиёзчасининг ҳосиласи бўлиб, юқорида ёғ безларининг чиқарув найлари соҳасида йўқолиб кетади. Соч илдизининг пастки қисмларида соч пиёзчасига кўшилиб кетади. Ички эпителиал қин 3 қаватдан: 1) бир қават мугузланган эпителийдан иборат соч кутикуласидан; 2) 2-3 қатор, қисман мугузланган хужайралардан ташкил топган Гексли қаватидан; 3) бир қатор мугузланган, ядросиз хужайралардан иборат Генле қаватидан таркиб топган. Соч илдизининг ўрта ва юқори қисмларида бу учта қават кўшилиб кетади ва фақатгина юмшоқ кератин тутган, бутунлай мугузланган хужайралардан иборат бўлади.

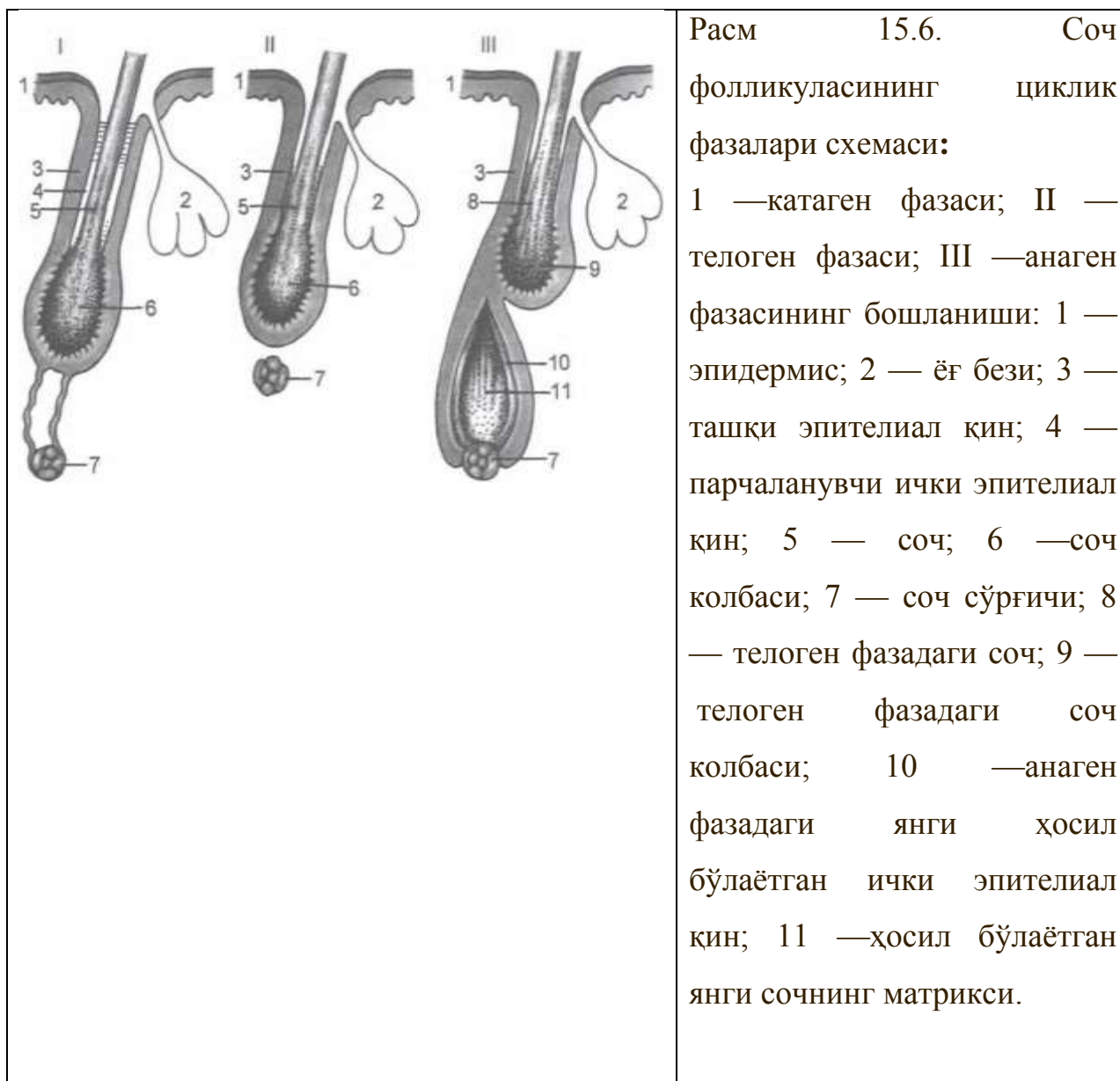
Соч илдизининг ташқи эпителиал қини эпидермис Мальпиги қаватининг давоми ҳисобланиб, соч пиёзчасига давом этади. Соч пиёзчасига яқинлашган сари ички ва ташқи қинлар юпқалашиб боради ва фақат базал қаватдан иборат бўлади.

Дермал қин ёки соч халтаси бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, соя илдизини ташқи томондан ўраб туради ва унда икки: ички - айлана ва ташқи - узунасига йўналган коллаген толалар қаватларини ажратиш мумкин.

Юқорида баён этилганидек, соч илдизи тери юзасига нисбатан қийшиқ йўналган бўлади. Сочлар ўзининг хусусий мушаги сочни кўтарувчи мушакка эга. У соқолда, қаттиқ ва майин сочларда, қўлтиқ остидаги сочларда бўлмайди ёки яхши ривожланмаган. Бу мушак қийшиқ жойлашган силлиқ мушак хужайраларидан иборат бўлиб, унинг бир учи терининг сўрғич қавати билан туташса, бошқа учи соч халтаси билан қўшилган. Бу мушакнинг қисқариши сочни ҳаракатга келтиради, соч илдизи тери юзасига нисбатан перпендикуляр бўлиб қолади. Бунинг натижасида туклар тиккайиб, соч ўқи тери сатҳидан бир оз кўтарилади ва ғоз териси кўринишини олади. Кўпинча ташқи ҳароратнинг совуши натижасида юз берувчи бу ҳолат организмнинг химоя фаолияти бўлиб, мушаклар қисқариши қон томирларнинг ҳам торайишига олиб келади, натижада, иссиқлик танада сақланади. Мушакнинг шу фаолияти натижасида ёғ безлари ҳам сиқилади ва уларнинг секретини сочни мойлайди.

Сочларнинг алмашинуви. Сочлар ўртача бир неча ойдан 2-4 йилгача ўсади. Шунинг учун ҳаёт давомида вақти-вақти билан сочлар алмашилиб туради. Бу жараён соч сўрғичининг атрофияга учрашдан ва соч пиёзчасининг қон билан таъминланишининг бузилишидан бошланади. Натижада, соч пиёзчасининг хужайралари кўпайиш қобилиятини йўқотади ва уларнинг асосий қисми мугузланади. Соч пиёзчаси соч колбасига айланади, сочнинг ўсиши тўхтаб қолди. Соч колбаси ўз сўрғичидан ажралиб, ташқи эпителиал қин ҳосил қилган ғилоф бўйлаб, то сочни кўтарувчи мушак бириккан жойгача кўтарилади. Эпителиал ғилофнинг пасткн бўшаб қолган жойи пучайиб, хужайралар тасмасига айланади. Бу тасманинг охирида яна соч сўрғичи тикланиб, сақланиб қолган камбиал хужайралар билан қопланади, натижада, янги соч пиёзчаси пайдо бўлади. Бу пиёзчадан янги соч

ўса бошлайди. Янги соч эпителиал тасма бўйлаб ўсади, тасма эса унинг ташқи эпителиал қинига айланади. Кейинги ўсиши натижасида янги соч эски сочнинг тагидан туртиб чиқади. Бу жараён эски сочнинг тушиши ва тери юзасида янги сочнинг пайдо бўлиши билан тугайди. Агарда соч халтасининг кон билан таъминланиши тўхтаса, унинг ўрнида янгитдан соч ўсиб чиқмайди. Соч алмашинувининг циклида уч босқич фарқ этилади (расм 15.6):



1. Катаген босқич. 1-2 ҳафта давом этади. Соч илдизида митоз тўхтаб, янги хужайра ҳосил бўлмайди. Хужайралар мугузланиб, соч колбасига айланади. Колба юқорига кўтарилади ва соч фолликули калта бўлиб қолади, ички эпителиал қин хужайралари емирилиб кетади. Ташқи эпителиал қин қопча ҳосил қилади. Қопча асосидаги хужайралар ҳисобига (камбиал хужайралар) соч ўсади ва янги соч пайдо бўла бошлайди.

2. Телоген босқич (тинчлик босқичи) 2-4 ой давом этади. Бунда соч колбаси кейинги циклгача туриб қолиши мумкин, телоген босқичдан сўнг аноген босқичи бирдан бошланиши мумкин.

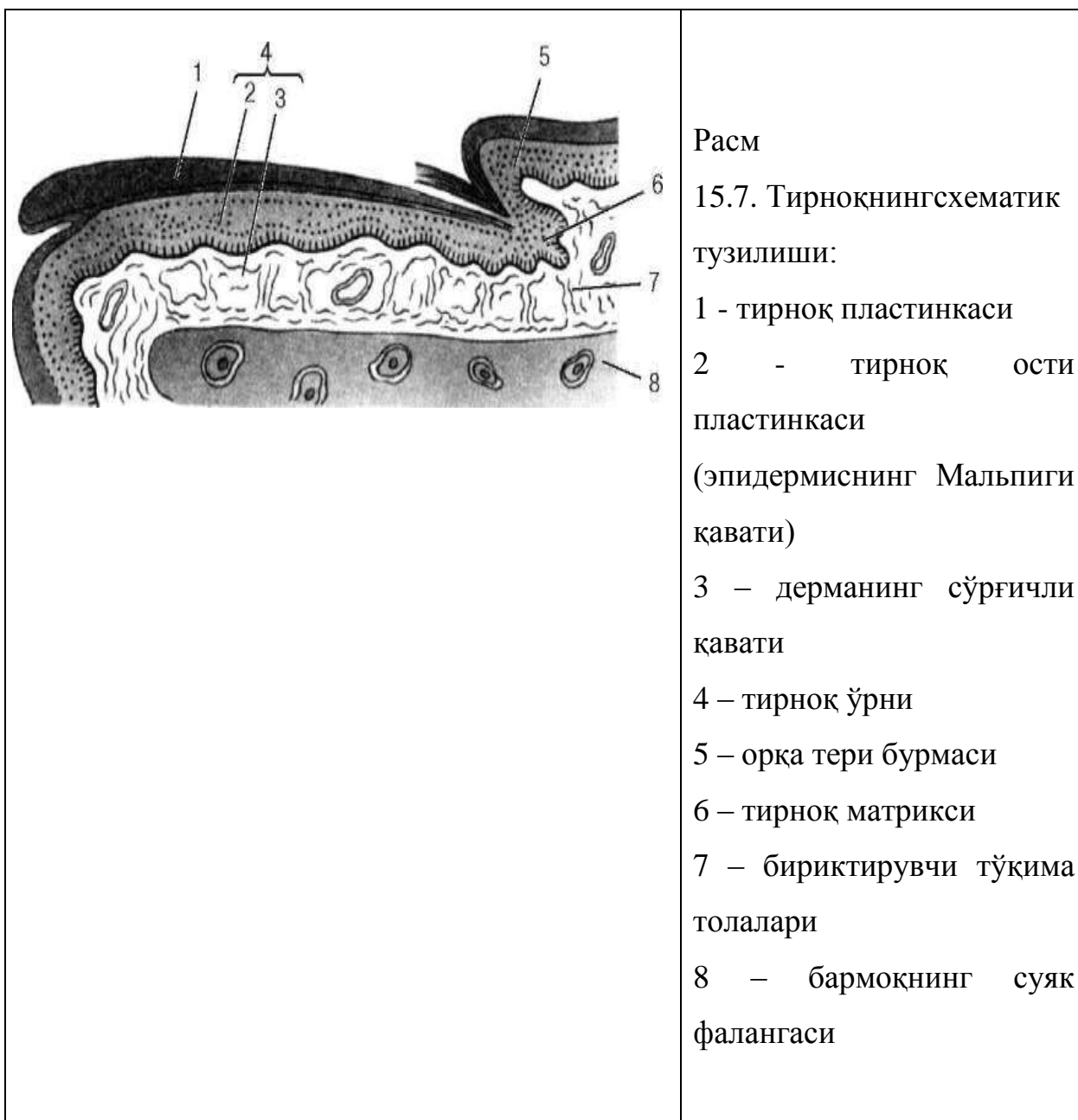
3. Аноген босқич. Соч сиклининг асосий даврини ташкил этади ва 2-5 йилгача давом этади. Бу босқич давомида янги фолликул ҳосил бўлади, унинг таркибида мағиз, пўстлоқ модда ташкил топади. Янги соч ўсиши оқибатида эски соч тушиб кетади ва янги соч эпидермис устига чиқади.

Тирноқ

Тирноқ эпидермис ҳосиласи бўлиб, қаттиқ, мугузланган пластинкалардани борат. Тирноқнинг тараққиёти, ҳомиланинг 3-ойидан бошланади. Даставвал, тирноқ ўрни ҳосил бўлади. Оёқ ва қўл бармоқ учларининг ташқи юзасини қоплаган эпителий қалинлашиб, ўзинингostiдаётган бириктирувчи тўқимага ботиб кира дивати тирноқ шакллана бошлайди.

Тирноқ жуда секин ўсади ва эмбрион ҳаётининг охиридагина тўла шаклланади.

Тирноқ *датана*, *илдиз*, *иккита ён ва эркин қисмлар* тафовут қилинади. Танаси тарноқ ўрнида жойлашса, ён қирғоқлари тери бурмалари тагига кириб туради. Тирноқнинг эркин қирраси тирноқ эгатидан чиқиб туради (расм 15.7).



Тирноқнинг илдизи тирноқ ёриғига кириб турган асоси ҳисобланади. Илдизнинг бир қисмигина тирноқ ёриғидан хира ва оқиш ярим ой шаклида (айниқса, катта бармоқлар тирноғида) кўриниб туради. Тирноқ илдизининг тирноқнинг ўсишини таъминловчи кам дифференциаллашган ҳужайралари тирноқ матритасини ташкил этади. Матрица ҳужайралари мунтазам бўлиниб, мугузланиб туради. Мугузланган эпителий тангачалари тирноқ пластинкасига силжиб киради ва натижада тирноқ ўсади. Тирноқ кунига ўртача 0,12 мм гача ўсади.

Тирноқ ўрни эпителий ва дермадан иборат. Эпителий эпидермиснинг ўсувчи қаватидан ташкил топган. Эпителий устида жойлашган тирноқ пластинкаси бир-бирига зич черепитасимон жойлашган ясси полигонал шаклдаги мугуз тангачалардан тузилган. Тирноқ ўрни эпителийси ҳисобига тирноқ пластинкаси қалинлашса, матрица ҳисобига тирноқнинг узунасига ўсиши таъминланади. Тирноқ ўрнининг дермаси бармоқ суяклари билан ёпишиб ётади. Дерма соҳасида сўрғичлар бўлмайди. Дерманинг тирноқ соҳаси қон томирларга ва нерв охирларига бой. Бу эрда дерманинг перпендикуляр жойлашган толалари тўғридан-тўғри суяк усти пардасининг толалари билан қўшилиб суякка алоқадор бўлиб қолади. Бундай тузилиш амалий медитинада муҳим роль ўйнайди (тирноқда бошланган яллиғланиш жараёни суяк жаро-хатланишига сабаб бўлиши бунга мисол бўла олади).

Терининг ёшга кўра ўзгариши. Янги туғилган чақалоқ териси катта одамнинг терисига нисбатан 2-3 марта юпқароқдир, эпидермисда хужайралараро бирикишлар яхши ривожланмаган, мугузланувчи қават юпқа, хусусий терида толалар айниқса эластик толалар кам ривожланган, эпидермис билан чегарасида базал мембрана нозик ва юпқа бўлади, бунинг оқибатида эпидермис ва хусусий терининг ўзаро боғлиқлиги мустаҳкам бўлмайди. Тер безлари чақалоқлардан шаклланган бўлсада, туғилгандан сўнг биринчи 3-4 ойларда уларнинг вазифаси суст бўлиб, чиқарув найлари яхши ривож топмаган. Тер ажралиши учун зарур бўлган тер безлари, вегетатив нерв тизими ва терморегуляция маркази ўртасидаги мутаносиблик 2-4 ёшларда пайдо бўла бошлайди. Биринчи икки йилда тери тез ривож топади. Терида капилляр томирлар чақалоқларда яхши ривожланган бўлади. Терида 8-10 ёшдан сўнг эластик толалар кўпаяди. Тери 20 ёшгача тараққий этади.

XVI БОБ

ҲАЗМ СИСТЕМАСИ

Ҳазм системаси хазм найи ҳамда ундан ташқарида жойлашган йирик безлар, яъни уч жуфт сўлак безлари, жигар ва меъда ости безидан ташкил топган. Ҳазм найи оғиз бўшлиғи, қизилўнгач, меъда, ингичка ва йўғон ичаклар ҳамда тўғри ичакни ўз ичига олади. Унинг вазифаси организмнинг яшаш, ўсиш ва энергетик эhtiёжларини қондириш учун муҳим бўлган моддаларни етказиб беришдир. Организмга кирган озиқ моддалар хазм системасида механик ва кимёвий усуллар билан мономерларгача парчаланиб, асосан ичаклар деворида қон ёки лимфага сўрилади. Сув ва электролитлар эса асосан йўғон ичакда сўрилади. Бундан ташқари, хазм йўлларида шиллик пардаси хазм йўллари бўшлиғи ва қон томирлар ўртасида жойлашиб, организмнинг ички мухитини турли антигенлардан ҳимоя қилиш, яъни тўсик вазифасини бажаради.

ҲАЗМ НАЙИНИНГ УМУМИЙ ТУЗИЛИШИ

Ҳазм йўллари умумий тузилишга эга бўлсада, айрим бўлимлари ўзига хос тузилган. Унинг девори тўртта асосий пардадан иборат: **шиллик, шиллик ости, мушак ва сероз пардалар.**

- **Шиллик парда** ўз навбатида янаучта қаватдан иборат:
- *эпителий*– хазм найини ичкаридан қоплайди. Ҳазм безларини ҳосил қилишда иштирок этади.
- *шиллик парданинг хусусий пластинкаси* қон ва лимфа томирлари, силликмушак хужайраларига бой сийрак толали бириктирувчи тўқимадан тузилган, баъзан у без ва лимфоид тузилмалар тутди.
- *шиллик парданинг мушакпластинкаси* ички циркуляр ва шиллик парданишиллик ости пардадан ажратиб турувчи ташқи бўйлама мушакқаватидан ташкил топган.

- **Шиллик ости парда**кўп сонли қон ва лимфа томирларига бой сийрак толали бириктирувчи тўқимадан, баъзида без ва лимфоид тузилмалардан ташкил топган. Унинг таркибига *шиллик ости нерв чигали (Мейснер чигали)* киради.
- **Мушак парда** асосан ички қаватдан: ички циркуляр ва ташқи бўйлама (меъдада уч қават: ички қийшиқ, ўрта циркуляр ва ташқи бўйлама) иборат. Бу қаватлар орасидаги бириктирувчи тўқимада *мушак нерв чигаллари (Ауэрбах ҳамда Мейснер)*, қон ва лимфа томирлари жойлашган.
- **Сероз парда** қон ва лимфа томирлари ҳамда ёғ тўқимасига бой сийрак бириктирувчи тўқиманинг юпқа қаватидан иборат, у ташқаридан бир қаватли ясси эпителий (*мезотелий*) билан қопланган. Ҳазм найининг қорин бўшлиғидан ташқари соҳаларида, масалан қизилўнгачда, сероз парда ўрнида адвентициал парда учрайди.

Ҳазм найи, одатда минглаб микроорганизмлар тутати. Уларнинг баъзилари фойдали бўлса, қолганлари потенциал патоген ҳисобланади. Улар организмга озиқ моддалар ёки сув орқали кириб келади. Ҳазм найи шиллик пардасининг иммун-ҳимоя тузилмалари шу антиген моддаларнинг қонга ёки лимфа томирларига ўтишига тўсқинлик қилувчи тўсиқ ҳосил қилади. Эпителий остида жойлашган хусусий бириктирувчи тўқимали пластинкада макрофаглар, лимфоцитлар жойлашган бўлиб, уларда антигенга нисбатан антитаналар ишлаб чиқарилади. Бундай антитаналар трансцитоз йўли орқали ичак бўшлиғига чиқарилади ва эпителий хужайралари синтезлаган секретор оксили билан бирикиб, эпителий юзасида жойлашади. Бу комплекс антитана, яъни IgA ни ичакнинг протеолитик ферментлари таъсирига чидамлилигини таъминлайди. Демак, IgA ичак бўшлиғига тушган специфик вирус ва патоген бактерияларни зарарсизлантиради.

ҲАЗМ НАЙИНИНГ ТАРАҚҚИЁТИ

Ҳазм системаси тараққиётида бир қанча босқичларни кузатиш мумкин:

эмбрионал тараққиётнинг 1-чи ойининг охирига келиб сариклик копи эмбрион танасига ботиб киради. Улар орасидаги тизимча юпкалашади, сўнг ажралади, натижада 2 томони берк дастлабки ичак найи ҳосил бўлади. Унинг бош ва дум қисмига эктодерма ботиб кириши натижасида 2 қаватли мембрана: олдинги – фарингиал ёки халқум, орқа – проктал ёки клоакал мембрана ҳосил бўлади.

Ичакнинг бош қисмига эктодермадан прехордал пластинка ботиб кириши – бирламчи оғизнинг (стомадеум) ҳосил бўлишига асос бўлади. Эмбрионал тараққиётнинг 26-27 суткасида фарингиал ёки халқум мембранаси тешилиши натижасида бирламчи оғиз бўшлиғи ичак бўшлиғи билан туташади. Орқа – клоакал мембрананинг тешилиши натижасида эса – тўғри ичакнинг каудал қисми ва анал тешик ҳосил бўлади.

Шу даврдан бошлаб ичак найи 3 қисмга бўлинади:

1. *Бош (ёки олдинги) ичак* - ундан оғиз бўшлиғи, ютқин ва қизилўнгачнинг юқориги учдан бир қисми ривожланади. 2. *Тана (ёки ўрта) ичаги* – у ҳам ўз навбатида 3 бўлакка бўлинади: а) олдинги – ундан қизилўнгачнинг қолган учдан икки қисми ривожланади; б) ўрта – ундан меъда, ингичка ичак, жигар, меъда ости беши ривожланади; в) орқа – ундан йўғон ичак ҳосил бўлади. 3. *Дум (ёки орқа) ичак* – йўғон ичакнинг охирги (тўғри ичак) қисми такомиллашади.

Энтодерма мезодерманинг висцерал варағи билан узвий боғланган бўлиб, у *спланхноплевра* деб аталади. Бу варақлар орасига мезенхима ўсиб киради. Энтодермадан ичак эпителийси ва унинг безлари ривожланади, мезенхимадан бириктирувчи тўқима, қон томирлар ва мушак қаватлари, мезодерманинг висцерал варағидан эса ичак найининг сероз пардаси ривожланади.

ОҒИЗ БЎШЛИҒИ

Оғиз бўшлиғининг шиллик пардаси ўзига хос хусусиятга эга. Шиллик парда асосан кўп қаватли ясси мугузланмайдиган ёки қисман мугузланадиган эпителий билан қопланган. Эпителий остида шиллик парданинг сийрак бириктирувчи тўқимали хусусий пластинкаси жойлашган. Шиллик парданинг хусусий мускул пластинкаси суст ривожланган бўлади ёки бутунлай бўлмайди. Бу ерда хусусий пластинка оғиз бўшлиғининг шиллик ости пардаси билан қўшилиб кетади. Оғиз бўшлиғи шиллик ости пардасида мураккаб тармоқланган альвеоляр, найсимон ва альвеоляр – найсимон (аралаш) сўлак безлари бўлиб, улар оқсил, шиллик ва аралаш секрет ишлаб чиқаради.

Лаб. Лабда 3 та қисм фарқланади: тери, оралик ва шиллик. Лаб асосини кўндаланг-тарғил мушак ташкил этади.

Лабнинг тери қисми (pars cutanea). Худди тери каби тузилишга эга бўлиб, кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителий билан қопланган. Бу қисмда тер ва ёғ безлари, сочлар бўлади.

Лабнинг оралик (пушти) қисми (pars intermedia) ўз навбатида икки: ташқи силлик ва ички сўрғичли зонадан иборат. Ташқи зона эпителийсида мугуз қават бўлсада, у тиниқ ва ўта юпқа бўлади. Бу қисмда сочлар бўлмайди, тер безлари ҳам йўқолиб боради, бироқ чиқарув найлари эпителий юзасига очиладиган ёғ безлари сақланиб қолади. Хусусий қават эпителийга ботиб кириб унчалик баланд бўлмаган сўрғичларни ҳосил қилади. Лабнинг ички сўрғичли зонаси, айниқса, янги туғилган болаларда ўта ривожланган баланд сўрғичларга эга. Сўрғичлар таянч вазифани бажаради. Бола улғайиши билан бу сўрғичлар яссиланиб кетади. Бу зона эпителийси анчагина қалин бўлиб, мугуз қават ва ёғ безларидан ҳолидир. Лаб оралик қисмининг хусусий қавати кўп миқдорда капиллярларга ва нерв охирларига эга бўлгани сабабли пушти кўринишга, шунингдек ўта сезувчанликка эга бўлади.

Лаб шиллик қисмининг (pars mucosa) эпителийси оралик қисмидагидан қалинроқ бўлади. Хусусий пластинка сўрғичлари суст ривожланган. Хусусий

кават бевосита шиллик ости пардасига ўтиб кетади ва қўндаланг-тарғил мушак толаларига туташади. Шиллик ости пардасида йирик (нўхат катталигида) сўлак безларининг охирги қисмлари жойлашади. Уларнинг чиқарув найлари эпителий юзасига очилади. Шиллик ости пардасида йирик артериялар ва веноз чигаллар бўлиб, улар лабнинг пушти қисмига ҳам тарқалади.

Милк. Альвеоляр ўсимталарни қоплаб турган шиллик парда кўп қаватли ясси мугузланмайдиган ёки қисман мугузланувчи эпителий билан қопланган бўлиб, унинг бириктирувчи тўқимали хусусий пластинкаси эпителийга чуқур сўрғичлар ҳосил қилиб ботади, шунингдек у нерв толалари ва томирларга бой бўлади. Милкда боғланган ва эркин қисмлар ажратилади. Милкнинг боғланган қисми альвеоляр суяк ўсимталари юзасини қоплайди. Унинг хусусий пластинкаси суяк усти пардасига тўғридан-тўғри туташиб кетади. Милкнинг тиш юзаси билан боғланган томони милкнинг эркин қисмини ҳосил қилади. Милк эпителийсида эркин нерв охирлари, хусусий пластинкасида эса капсулали ва капсуласиз нерв охирлари бўлади.

Лунж мушакли аъзо бўлиб, ташқаридан тери, ичкаридан эса шиллик парда билан қопланган, унинг ички юзаси 3 та зонага бўлинади: юқориги – максилляр, пастки - мандибуляр ва оралик.

Максилляр қисмининг(zona maxillaris) тузилиши лабнинг шиллик зонасининг тузилишига ўхшаш бўлади. Хусусий қаватининг сўрғичлари унча катта бўлмайди. Шиллик ости парда қалин бўлиб, кўп миқдорда лунж сўлак безларини тутаяди. Уларнинг энг йирига озиқ тишлар соҳасида бўлади. Оғиздан узоқлашган сари безлар чуқурроқ, яъни мушаклар орасида жойлашади.

Оралик қисми(zona intermedia) оғиз бурчагидан пастки жағнинг ўсимтасигача, кенлиги 10 мм бўлган жойни эгаллайди. Эмбрионал даврда ва янги туғилган чақалоқларда бу ерда ҳам лабнинг оралик қисми сингари баланд сўрғичлар бўлади. Сўлак безлар бўлмайди. Лунжнинг оралик қисмида

худди лабнинг оралик қисмига ўхшаб тери билан оғиз бўшлиғи шиллик пардасининг қўшилиши кузатилади. Шиллик ости парда сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, остидаги тўқималарга қўшилиб кетган бўлади. Коллаген толалари тўр ҳосил қилиб жойлашади. Қон томир ва нервлар кўп бўлади. Оралик қисмининг мускул қавати лунж мускулидан иборат бўлиб, улар орасида лунж сўлак безлари ётади. Уларнинг охири секретор бўлими аралаш (оқсил-шиллик) секрет ишлаб чиқаради. Бундан ташқари, алоҳида шиллик ишлаб чиқарувчи охири бўлимлари ҳам мавжуд.

Мандибуляр қисми (zona mandibularis) максилляр қисми каби кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган. Хусусий пластинка сўрғичлари баланд бўлмайди, бироқ шиллик ости пардаси яхши ривожланган. Бу қаватда кўплаб лунж сўлак безлари жойлашган.

Қаттиқ танглай танглай суяги ва уни қоплаб турган шиллик пардадан иборат бўлиб, у кўп қаватли ясси мугузланмайдиган ёки қисман мугузланувчи эпителий билан қопланган. Қаттиқ танглайда шиллик ости парда бўлмайди. Қаттиқ танглайда марказий – олд ёки ёғли, иккита ён – безли ва чок соҳалари фарқланади. Чок соҳасидаги хусусий пластинкада коллаген толалар ўта ривожланган бўлиб, бурмалар ҳосил қилади ва суяк устки пардаси билан зич бирикади. Янги туғилган чақалоқларда бу ерда эпителий хужайралари концентрик қаватлар ҳосил қилиб жойлашади ва эпителий тасмаларини ҳосил қилади. Қаттиқ танглайнинг олдинги соҳаси курак тишларнинг орқа қисмига тўғри келади ва суяк усти пардаси ва шиллик пардасининг хусусий пластинкаси орасида ёғ тўқимасини тутати. Иккита ён қисмининг суяк усти пардаси ва шиллик пардасининг хусусий пластинкаси орасида эса мураккаб тармоқланган альвеоляр-найсимон сўлак безлари жойлашган бўлади.

Юмшоқ танглай ва тилча. Ушбу аъзолар шиллик парда билан қопланган кўндаланг-тарғил мушак ва зич толали бириктирувчи тўқимадан иборат. Юмшоқ танглайда *оғиз ҳалқум* ва *бурун ҳалқумюзалари* фарқланади.

Оғиз қисми кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган ва унга эластик толаларга бой хусусий пластинка баланд сўрғичлар ҳосил қилиб ботади. Шиллиқ ости парда яхши ривожланган, унда ёғ тўқимаси, шунингдек сўлак безлари кўп бўлади. Тилчада безлар мушак тутамлари орасида жойлашади. Тилчанинг кўндаланг-тарғил мушак толалари тармоқланиб, ўзаро анастомозлар ҳосил қилади. Юмшоқ танглайнинг бурун юзасининг шиллиқ пардаси кўп қаторли ҳилпилловчи, қадахсимон хужайралар тутувчи эпителий билан қопланган. Бу ерда шиллиқ ости пардаси бўлмайди. Хусусий пластинка остида эластик толали қават ётади. Мушакли пластинка ва шиллиқ ости пардаси бўлмайди. Юмшоқ танглайнинг оғиз ҳалқум қисмининг бурун қисмига ўтишида эпителий аввал кўп қаватли призматик, сўнг эса кўп қаторли киприкли бўлади.

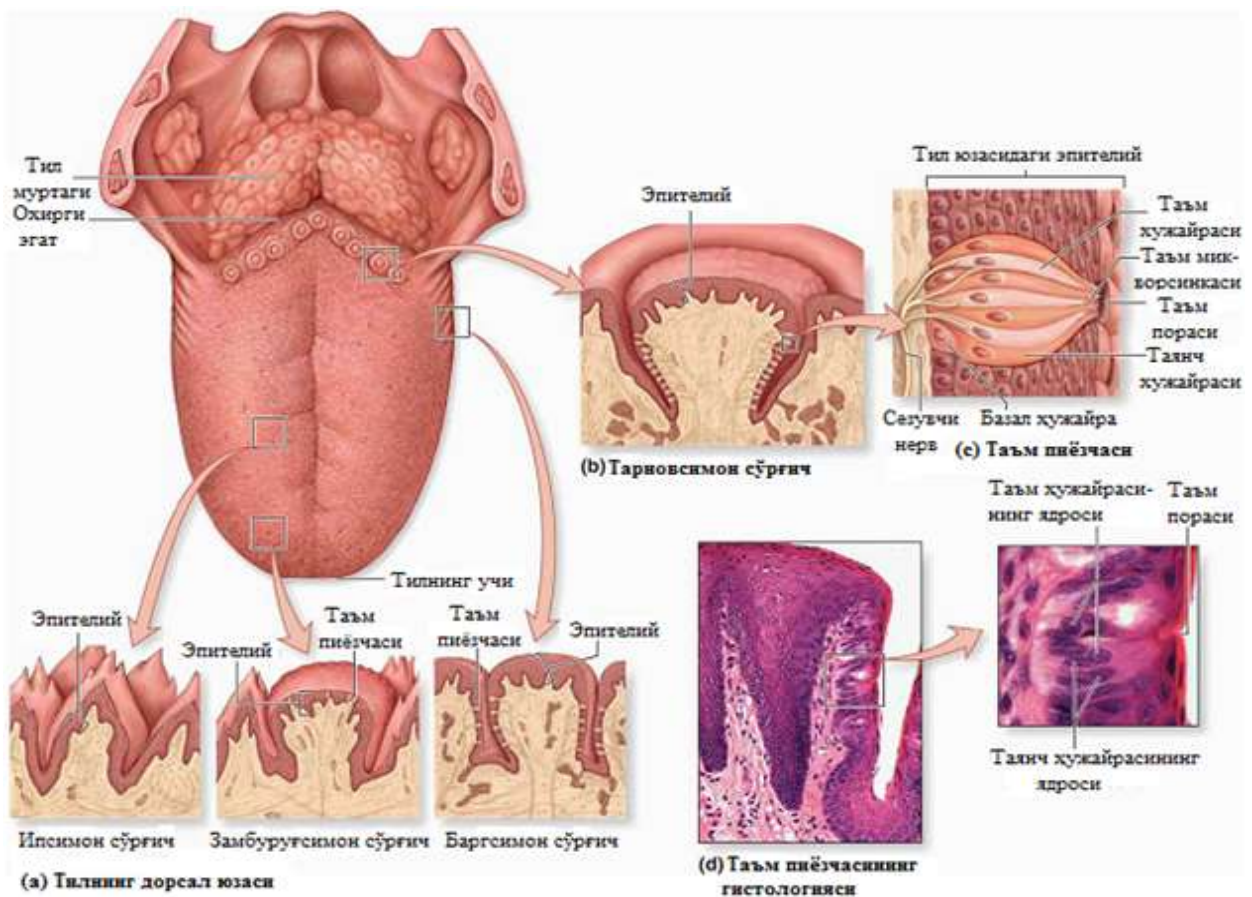
Тил. *Тараққиёти.* Тил 2та куртақдан ҳосил бўлади: олдинги қисми (учи ва танаси) оғиз бўшлиғи тубининг эктодермасидан; орқа қисми (илдизи) ҳалқумнинг вентрал девори энтодермасидан. Тилнинг орқа куртаги II ва III-чи жабра равоқларининг вентрал учи, яъни ҳалқум ичагининг ички юзасида дўмбоқча ҳосил бўлиши билан бошланади (копула). Тилнинг жуфт дўмбоқчалари ўсиб, тоқ ўсимтани қоплайди ва тилнинг танаси ҳосил бўлади, улар бирлашиб, ўрта тил эгатчасини ҳосил қилади. Тилнинг тана ва илдизи орасидаги чегараловчи эгатча (экто- ва энтодермал чегара) V- шаклида бўлади. Ушбу эгатчанинг учида – қалқонсимон безнинг чиқарув найи очилади, кейинчалик у беркилиб – кўр чуқурчани ҳосил қилади. Эмбрионал тараққиётнинг 3- ва 4-чи ойларида ушбу эгатча атрофида тарновсимон сўрғичлар ривожланади (улар энтодерманинг ҳосиласи).

Тузилиши. Тил - мушакли аъзо бўлиб, таъм билиш, озиққа механик ишлов бериш, ютиш актида қатнашишдан ташқари товуш ҳосил қилиш каби вазифаларни бажаради. Тилнинг устки, остки ва ён юзалари фарқланади. Тилнинг устки ва ён юзаларида шиллиқ пардаси эпителий ва хусусий пластинкадан ташкил топган бўлиб, шиллиқ ости пардаси бўлмайди. Тилнинг

остки юзасида шиллик ва шиллик ости пардалари мавжуд. Тилнинг устки ва ён юзаларида эпителийси кўп қаватли ясси мугузланмайдиган ёки қисман мугузланувчи бўлади, хусусий пластинкаси мушаклараро бириктирувчи тўқима билан қўшилиб кетади, у баланд сўрғичлар ҳосил қилади. Сўрғичлар таянч ҳамда таъм сезиш вазифаларини бажаради. Тилнинг остки қисми юпқа кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган, хусусий пластинкаси эпителийга ботиб, унча баланд бўлмаган сўрғичларни ҳосил қилади. Хусусий пластинка остида бевосита тил мушакларига тегиб ётувчи шиллик ости пардаси жойлашган. Тил мушаклари тутамлари орасида мураккаб тармоқланган оқсил ва шиллик сўлак безлари жойлашган.

Тилнинг устки ва ён юзаларида 4 хил сўрғичлар тафовут этилади: ипсимон, замбуруғсимон, тарновсимон, баргсимон.

Тил сўрғичларининг тузилишида умумийлик мавжуд. Уларда хусусий пластинканинг эпителийга ботиши натижасида ҳосил бўлган бирламчи сўрғичлар ва уларнинг тармоқланиши натижасида ҳосил бўлган иккиламчи сўрғичлар бўлади. Тил сўрғичларининг шакллари иккиламчи сўрғичларнинг тармоқланишига боғлиқ бўлади. Сўрғичлар юзаси кўп қаватли ясси мугузланмайдиган (ипсимон сўрғичлардан ташқари) эпителий билан қопланган. Хусусий пластинкаси сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, у қон томирлар ва нерв охирларига бой бўлади. Ипсимон сўрғичлардан ташқари барча турдаги сўрғичларнинг эпителийси ва хусусий пластинкаси орасида таъм билиш пиёзчалари жойлашган. Улар таъм сезиш вазифасини бажаради (расм 16.1).



Расм.16.1. Тилнинг умумий кўриниши ва тил сўрғичларининг тузилиши.

Ипсимон сўрғичлар энг кўп тарқалган, тил юзасини бир текисда қоплаб турган, майда (0,3 мм) сўрғичлардир. Ипсимон сўрғичлар кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителий билан қопланган. Хусусий пластинкасининг бирламчи сўрғичлари кам тармоқланган бўлади, шунинг учун сўрғичлар шакли конуссимон чўзиқ бўлади. Ушбу типдаги сўрғичлар таъм сезувчи пиёзчалар тутмайди.

Замбуруғсимон сўрғичлар асосан тилнинг ён томонларида ва уч қисмида жойлашади. Узунлиги 0,7-1,8 мм ва диаметри 0,4-1 мм га яқин бўлган бу сўрғичларнинг уч томони кенг, асоси эса ингичка бўлиб, ўз номига мос кўринишга эга. Замбуруғсимон сўрғичлар юзаси кўп қаватли ясси

мугузланмайдиган эпителий билан қопланган тармоқланган бир нечта иккиламчи сўрғичлардан иборат. Замбуруғсимон сўрғичларда кам миқдорда таъм сезувчи пиёзчалар учрайди.

Тарновсимон сўрғичлар 6-12 та бўлиб, тил танаси билан унинг илдизи оралиғида жойлашган энг йирик (узунлиги 1-1,5 мм, диаметри 1-3 мм) сўрғичлар ҳисобланади. Бу сўрғичларнинг ўзига хослиги шундан иборатки, улар бошқа сўрғичлар каби тил юзасига бўртиб чиқмай, шиллиқ пардага ботиб туради. Шунинг учун ҳам бу сўрғичлар атрофи тарновсимон чуқур ёриқ билан ўралган бўлади. Ушбу сўрғичлар юзаси кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган бўлиб, уларнинг бириктирувчи тўқимадан иборат асоси эпителийга кўп сонли калта бўртмалар-иккиламчи сўрғичлар тарзида ўсиб киради. Сўрғичларнинг ён эпителийсида таъм билиш пиёзчалари жойлашади. Тарновсимон сўрғичнинг бириктирувчи тўқимали асосида оксил ва шиллиқ безлар жойлашиб, уларнинг секрет найлари тарнов тубига очилади.

Баргсимон сўрғичлар фақат болаларда яхши ривожланган бўлади. Улар тилнинг ўнг ва чап ёнларида жойлашган иккита гуруҳдан иборат. Ҳар бир гуруҳ параллел жойлашган 4-8 та сўрғичдан иборат ва улар бир-биридан тор бўшлиқ орқали ажралиб туради. Ҳар бир сўрғичнинг узунлиги 2-5 мм атрофида бўлади. Сўрғичларнинг асосини бириктирувчи тўқимадан иборат бирламчи сўрғич ва ундан тармоқланган 3 та иккиламчи сўрғич ташкил этади. Сўрғич асосининг ўртасида жойлашган иккиламчи бириктирувчи тўқимали сўрғич қон томир тутганлиги сабабли томирли сўрғич дейилса, иккита ёнидаги иккиламчи сўрғичлар нерв толаларига бой бўлганлиги сабабли нерв сўрғичлари дейилади. Уларда таъм сезувчи пиёзчалар жойлашган. Баргсимон сўрғичлар юзаси кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган. Сўрғичлар остида кўндаланг-тарғил мушаклар, қон томирлар ва ёғ хужайраларининг тўпламлари ётади. Бу соҳада оксил (сероз) безлари жойлашиб, уларнинг чиқарув найлари баргсимон сўрғичлар

орасидаги бўшлиққа очилади ва без секретни бу ингичка ораликни доимо ювиб туради. Катта одамларда баргсимон сўрғич йўқолиб боради, улар ўрнида эса ёғ ва лимфоид тўқима пайдо бўлади.

Тил илдиз қисмининг шиллиқ пардасида сўрғичлар бўлмайди. Лекин бу ерда тил сатҳи нотекис бўлиб, кўпгина дўмбоқчалар ва чуқурчаларга эга. Дўмбоқчалар тил шиллиқ пардасининг хусусий катламида жойлашган лимфоид тўқима (фолликулалар) йиғиндиси - тил муртаги ҳисобига ҳосил бўлади. Дўмбоқчалар орасида чуқурчалар - крипталар мавжуд бўлиб, уларга кўпгина шиллиқ безларининг чиқарув найлари очилади.

Тил мушаклари тилнинг асосини ҳосил қилади. Кўндаланг-тарғил тил мушакларининг тутамлари уч йўналишда жойлашган: тик, бўйлама ва кўндаланг. Тил мушаклари икки бўлакка (чап ва ўнг) зич бириктирувчи тўқима орқали бўлинган. Мушак тутамлари орасида жойлашган сийрак толали бириктирувчи тўқимада ёғ бўлакчалари ва тил сўлак безларининг охириги қисмлари жойлашган. Тилнинг юза қисмида шиллиқ парданинг хусусий пластинкаси ва мушакли тана орасида кучли ривожланган бириктирувчи тўқимали пластинка бўлиб, у тўрсимон қаватни ташкил этади. Ушбу пластинка тилнинг тарновсимон сўрғичлари соҳасида энг қалин бўлади.

Тил сўлак безлари 3 турга бўлинади: оқсил, шиллиқ ва аралаш безлари. Ушбу безларнинг чиқарув йўллари тил шиллиқ пардасига очилади. Тилда кўплаб томирлар, нервлар ва нерв охирилари, мушаклар ораларида эса ёғ ҳужайраларининг тўпламлари жойлашган.

Оқсил сўлак безлари тарновсимон ва баргсимон сўрғичлар атрофида мушаклар орасида жойлашган. Улар оддий тармоқланган найсимон безлардир. Чиқарув найлари тарновсимон сўрғичларнинг тарновларига ёки баргсимон сўрғичларнинг орасига очилади, кўп қаватли ясси мугузланмайдиган, баъзан киприкчали эпителий билан қопланган.

Шиллиқ сўлак безлари асосан тил илдизининг ён қирғоқлари бўйлаб

жойлашади. Бу безлар якка – якка бўлиб жойлашган оддий тармоқланган альвеоляр-найсимон безлардир. Чиқарув найлари кўп қаватли, баъзан киприкли эпителий билан қопланган бўлиб, тил муртаклари крипталари тубига очилади. Ушбу безларнинг найсимон секретор охирлари шиллик хужайралардан ташкил топган.

Аралаш сўлак безлари тилнинг олдинги қисмида жойлашган. Уларнинг чиқарув найлари (6 млн.га яқин) тил остида шиллик парданинг бурмалари бўйлаб очилади. Секретор бўлимлари тил мушаклари орасида жойлашган.

Таъм билиш пиёзчалари (сўғонлари) нинг тузилиши. Таъм билиш пиёзчалари тилнинг баргсимон, замбуруғсимон ва тарновсимон сўрғичлари эпителийларида жойлашади. Таъм билиш пиёзчалари, айниқса, тарновсимон сўрғичларида кўп бўлиб, уларнинг миқдори ҳар бир сўрғичда 40-250 тадир. Таъм билиш пиёзчаларининг айримлари юткин ва ҳиқилдоқ устки тоғай эпителийларида ҳам жойлашади. Таъм билиш пиёзчалари таъм билиш анализаторининг охирги рецептор аппарати ҳисобланади. Таъм билиш пиёзчалари эллипссимон бўлиб, улар эпителий хужайралари орасида жойлашади. Пиёзча асоси эпителий базал мембранасида ётади, унинг учи эпителий бўшлиғига чиқмайди. Эпителий юзаси билан таъм пиёзчасининг уч қисми бир қанча ясси эпителий хужайралардан ташкил топган махсус тешик - таъм билиш пиёзчасининг тешиги орқали алоқада бўлади. Таъм билиш пиёзчаси икки хил - таъм билиш (рецептор) ва таянч хужайраларидан иборат бўлиб, улар бир-бирига зич жойлашади.

Сезувчи - таъм билиш хужайралари чўзинчоқ бўлиб, кўпроқ пиёзчанинг марказий қисмида жойлашади. Бу хужайраларнинг апикал қисмида мукополисахарид, кўпгина оқсил ва фосфатаза активлигига эга бўлган электрон зич тузилмалардан иборат ўсимталар мавжуд. Хужайраларнинг апикал юзасида 50 тагача микроворсинкалар бўлиб, улар хужайранинг таъм билиш юзасини ошириб беради.

Таянч хужайралар сезувчи хужайралар оралиғида, таъм пиёзчасининг

четларида жойлашади. Бу ҳужайралар калта бўлиб, таъм билиш пиёзчаси тешигига етмайди. Таянч ҳужайралар ядроси анчагина йирик бўлиб, цитоплазмасида кўпгина митохондриялар учрайди. Бу ҳужайраларда донатор эндоплазматик тўр яхши ривожланган.

Таъм билиш пиёзчалари турли нервлар билан таъминланади. Тил-ютқин нервнинг толалари тил илдизида ва тарновсимон сўрғичларда жойлашган пиёзчаларни нерв билан таъминласа, тил нерви эса тилнинг олдинги қисмидаги таъм билиш пиёзчаларини иннервациялайди. Нерв толалари тил сўрғичларининг учига келиб миелин пардасини йўқотади ва эпителий ости нерв чигалини ҳосил қилади. Бу чигалдан ингичка нерв толалари таъм сезувчи ҳужайраларнинг танасига қараб йўналади.

Ютқин лимфоэпителиал Пирогов ҳалқаси

Оғиз бўшлиғи ва ютқин чегарасидаги шиллиқ пардада кўп миқдорда лимфоид тўқиманинг тўплами жойлашган. Улар нафас ва овқат ҳазм қилиш йўллариининг бошланғич қисмини ўраб туради ва *ютқин лимфоэпителиал ҳалқасини (Пирогов ҳалқаси)* ҳосил қилади. Лимфоэпителиал ҳалқанинг йирик тўплами *муртақлар* деб номланади. Ҳалқа 7 та муртақдан ташкил топган: жуфт танглай, Евстахий найи муртақлари, ҳамда биттадан ютқин, тил ва ҳиқилдоқ муртақлари. Муртақлар ҳимоя вазифасини бажаришидан ташқари бошқа лимфоид тузилмалар қаторида гуморал ва ҳужайравий иммунитетни таъминловчи лимфоцитларни ҳосил қилишда (қон яратувчи) ҳам иштирок этадилар.

Тараққиёти. Танглай муртақларининг тараққиёти ҳомила ривожланишининг 9-ҳафтасида ютқиннинг латерал девори кўп қаторли ҳилпилловчи эпителийсининг мезенхимага ботиб кириб чуқурчалар ҳосил қилиши билан бошланади. Унинг остида кўпгина қон томирлари ва зич жойлашган мезенхима ҳужайралари ётади. 11-12-ҳафтасида тонзилляр синус

шаклланади, унинг эпителийси кўп қаватли ясси бўлиб ўзгаради, мезенхимадан эса ретикуляр тўқима такомиллашади; баланд эндотелий хужайрали томирлар, шулар қаторида посткапилляр венулалар пайдо бўлади. Аъзога лимфоцитлар кира бошлайди. 14-ҳафтасида лимфоцитлар орасида асосан Т-лимфоцитлар (21%) ва оз миқдорда В-лимфоцитлар (1%) бўлади. 18-17-ҳафталарда биринчи лимфоид тугунчалар пайдо бўлади. 19-ҳафтасига келиб Т-лимфоцитлар сони 60% гача, В-лимфоцитларнинг эса 3% гача ортади. Эпителийнинг ўсиши эпителиал тасмаларда мугузланаётган хужайралардан иборат тикинлар ҳосил бўлиши билан боради.

Ютқин муртаги эмбрион тараққиётининг 4-ойида ютқиннинг дорсал девори эпителий ва унинг остида жойлашган мезенхимадан ривожланади. Ҳомилада у кўп қаторли хилпилловчи эпителий билан қопланган бўлади. Тил муртаги ривожланишнинг 5-ойида ҳосил бўлади. Муртақлар болаларда максимал ривожланади, уларнинг инволюцияси балоғат ёшига тўғри келади.

Тузлиши. Танглай муртақлари овал шаклидаги бир жуфт тузилмалар бўлиб, танглай ёйлари орасида жойлашади. Ҳар бир муртақ шиллик парданинг бир нечта бурмасидан ташкил топган. Шиллик парданинг хусусий пластинкасида кўплаб лимфатик тугунчалар (фолликулалар) жойлашган. Муртақларнинг юзасидан аъзо ичига 10-20 тагача крипталар ботиб киради, улар бир неча марта иккиламчи тармоқларни ҳосил қилади.

Шиллик парда кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган. Ушбу эпителийнинг ўзига хослиги шундан иборатки, айниқса крипталар соҳасида эпителий лимфоцитлар ва донадор лейкоцитларга бой бўлади. Лейкоцитлар эпителий юзасига чиқиб овқат ёки ҳаво билан кирган бактерияларга пешвоз чиқади. Улар микробларни фагоцитоз қилади, бироқ бу жараёнда лейкоцитларнинг кўп миқдори нобуд бўлади. Бу ерда эпителийнинг парчаланиши ҳам кузатилади, лекин у эпителийнинг ўсувчи қавати хужайраларининг бўлиниши ҳисобига тез тикланади.

Шиллик парданинг *хусусий пластинкаси* эпителийга ботиб кирган

баланд бўлмаган сўрғичлар ҳосил қилади. Сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат ушбу қаватда кўп микдорда *лимфатик тугунчалар* жойлашган. Улар бириктирувчи тўқимали юпқа қатламлар билан бир-бирдан ажралган, бироқ баъзи тугунчалар бир-бири билан қўшилиб кетган бўлади. Баъзи лимфатик тугунчалар марказида оч герминатив марказлар яққол кўзга кўринади. Муртак шиллиқ пардасининг мушак пластинкаси ривожланмаган.

Муртакнинг *шиллик ости пардаси* ҳам сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, у аъзонинг капсуласини ҳосил қилади. Танглай сўлак безларининг чиқарув найлари крипталар тубига етиб келмайди, натижада крипталар сўлак билан ювилмайди. Бу танглай муртаги яллиғланишига кўпинча сабаб бўлади.

Ютқин муртаги ютқиннинг эшитув найчалари тешикчалари орасида дорсал девори бўйлаб жойлашган. Тузилишига кўра бошқа муртаклар тузилишига ўхшаш бўлади. Катта одамларда у кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган. Бироқ ютқин муртаги крипталарининг тубида катта одамларда ҳам эмбрионал даврга хос бўлган сохта кўп қаватли киприкли эпителийни учратиш мумкин. Баъзи касалликларда ютқин муртаги катталашиб кетади ва буруннинг ички йўллари берикиб қўяди, натижада, нафас олиш қийинлашади. Бундай катталашган муртак *аденоид* деб аталади.

Тил муртаги эмбрионал тараққиётнинг 5-ойида ривожланади. Бунда тилнинг илдиз қисмида, шиллиқ безларининг чиқарув найлари атрофида лимфотцитлар тўплана бошлайди. Ҳомиланинг туғилишига яқин тил эпителийсининг мезенхимага ботиб кириши натижасида тил муртагида крипталар ҳосил бўлади. Крипталарнинг ва муртакнинг юзасини кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий қоплайди. Унинг остидаги сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимада лимфатик тугунлардан келган лимфоцитлар кўплаб учрайди. Тил сўлак безларининг чиқарув найлари тил

муртаги крипталари тубига очилади. Улардан ажраладиган секрет крипталарнинг тозаланишини ва ювилиб туришини таъминлайди.

СЎЛАК БЕЗЛАРИ

Сўлак безлари алоҳида-алоҳида жойлашган 3 жуфт йирик: кулоқ олди, жағ ости ва тил ости безларидан ҳамда оғиз бўшлиғининг шиллиқ пардасида жойлашган жуда кўп майда: лаб, лунж, тил, танглай безларидан иборат. Барча сўлак безлари тузилишига кўра найсимон, альвеоляр ва альвеоляр-найсимон безларга, ишлаб чиқарган секретининг хусусиятига кўра шиллиқ, оксил ва аралаш безларга ажратилади.

Тараққиёти ва ёшига кўра ўзгариши. Барча сўлак безлари оғиз бўшлиғи эпителийсининг ҳосиласи ҳисобланади ва эпителий остидаги мезенхимага ботиб кирувчи эпителиал тасма кўринишида пайдо бўлади. Дастлаб (эмбриогенезнинг 2-ойида) йирик сўлак безлари –аввал жағ ва тил ости, кейинроқ эса кулоқ олди безлари ҳосил бўлади. Эмбрионал ривожланишнинг 3-ойида лаб, лунж, танглай каби майда сўлак безларининг куртаклари ҳосил бўлади. Эпителиал тасмалар кўп марта шохланади. Булардан кейинчалик чиқарув найлари ва безларнинг охириги бўлимлари ҳосил бўлади. Эмбриогенезнинг 3-ойи бошида чиқарув найлар куртакларининг юзалари очилади ва уларнинг эпителийси икки қаватли бўлади, йирик найларда эса – кўп қаватли бўлиб боради. Охириги қисмлари дастлаб барча сўлак безларида бир хил индифферент эпителий билан қопланган бўлади. Тез орада оксил хужайралари пайдо бўлади. Кулоқ олди сўлак безларининг ривожланиши бошқа сўлак безлар ривожланишидан анча орқада қолади. Ривожланишининг дастлабки босқичларида чиқарув найларнинг шохлари бир-биридан мезенхиманинг кенг қатламлари билан ажралган ҳолда жуда сийрак бўлиб ётади. Кейинчалик эса чиқарув найларнинг шохланиши ва охириги бўлимларнинг шаклланиши туфайли бўлакчалар ичи бириктирувчи тўқима миқдори камаяди. Янги туғилган чақалоқларда сўлак безларининг бўлакчали

тузилиши аниқ кўриниб туради. Қулоқ олди сўлак безларининг тараққиёти туғилгандан кейин ҳам 16-20 ёшгача давом этади. Бунда безли тўқима нисбати бириктирувчи тўқимадан кўп бўлади. 40 ёшдан кейин ушбу нисбат бириктирувчи ва ёғ тўқима ҳисобига ортади. Туғилгандан кейинги дастлабки 2 йилда қулоқ олди сўлак безларида асосан шиллиқ секрет, 3 ёшдан бошлаб қарилик давригача эса оқсил секрет ажралади, 80 ёшлардан кейин яна шиллиқ секрет ажрала бошлайди.

Жағ ости сўлак безларининг сероз ва шиллиқ секретор бўлимларининг тўлиқ тараққиёти 5 ойлик чақалоқларда кузатилади. Максимал ривожланиш 25 ёшда бўлади. 50 ёшдан кейин безлар инволюцияга учрайди. Тил ости сўлак безларининг интенсив тараққиёти бошқа сўлак безларга ўхшаб дастлабки 2 йилда кузатилади.

Тузилиши. Қулоқ сўлак олди беши - мураккаб тармоқланган альвеоляр без бўлиб, секретари соф оқсил. Без ташқи томондан нозик бириктирувчи тўқимали капсула билан қопланган, капсуладан без ичига уни майда бўлақларга бўлувчи тўсиқлар - трабекулалар тармоқланган. Бу бириктирувчи тўқимали тўсиқларда қон томирлар, бўлақчалараро чиқарув найлари, нерв тутамлари ва ҳужайралари ётади. Қулоқ олди безининг ҳар бир бўлақчаси охириги секретор пуфакча - ацинуслардан ва чиқарув найларидан иборат. Ацинуслар икки хил ҳужайралардан тузилган. Ацинусларни ташкил этган, секретор хусусиятига эга бўлган, пирамидасимон ҳужайраларнинг ядроси юмалоқ бўлиб, ҳужайранинг базал қисмида жойлашади. Бу ҳужайраларнинг ядро устки қисми майда оксифил секретор доначалар тутса, кенгроқ базал қисми базофил хусусиятига эга. Секретор ҳужайрасининг учида микроворсинкалар мавжуд, апикал цитоплазмада кўп миқдорда секретор доначалари жойлашади. Уларнинг миқдори ҳужайранинг функционал ҳолатига кўра ўзгариб туради. Оқсил секрециясида иштирок этувчи ҳужайралари орасида ҳужайралараро секретор най бўлиб, ҳужайра маҳсулоти шу най орқали ацинус бўшлиғига тушади.

Ацинуснинг иккинчи хужайраси ацинус хужайраларини ўзининг узун ўсимталари билан ўраб турувчи ва ацинус хужайраси билан базал мембрана ўртасида жойлашган миоэпителиал хужайралардир. Миоэпителиал хужайралар оғиз бўшлиғи эпителий хужайраларининг ҳосиласи бўлсада, фаолиятига, яъни қисқаришига кўра мушак элементларини эслатади. Бу хужайралар ацинус эпителий хужайраларини ҳар томондан ўраб турганлигидан улар «саватсимон хужайралар» деб ҳам аталади. Миоэпителиал хужайралар цитоплазмасида жойлашган махсус қисқарувчн фибриллалар бу хужайранинг ацинус эпителийсини сиқиб, хужайра секретини ацинус бўшлиғига чиқариб беришни таъминлайди.

Безнинг чиқарув найлари бўлакчалар ичи, бўлакчалараро найлардан ва безнинг умумий найидан иборат. Бўлакчалар ичи найи ўз навбатида киритма ва сўлак найларидан ташкил топган.

Бўлакчалар ичи чиқарув найлар. *Киритма найлар* паст кубсимон эпителийдан тузилган бўлиб, уларнинг базал мембранасида миоэпителиал хужайралар жойлашади. Бу киритма найлар сўлак найига ўтади.

Сўлак найлари ёки *чизиқли найлар* бир қаватли оксифил цитоплазмали цилиндрсимон эпителий билан қопланган. Бу хужайраларнинг базал қисмида плазматик мембрананинг бурмалари орасида кўплаб таёқчасимон митохондриялар жойлашиб базал чизиқлар ҳосил қилади ва шунинг учун ҳам бу найлар чизиқли найлар ҳам деб аталади. Мазкур хужайралар цитоплазмасида жойлашган доналар ва пуфакчалар сўлак найининг секретор фаолиятидан, сўлак ҳосил бўлишида иштироки борлигидан дарак беради. Сўлак найи бўлакчалараро найга ўтади. Бу най икки қават цилиндрсимон эпителий билан қопланиб, най йириклашган сари унинг эпителийси кўп қаватли бўлиб боради. ***Бўлакчалараро найлар*** умумий найга қўшилади. Бу найлар кўп қаватли кубсимон ва найнинг оғизга очилиш жойида кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган бўлиб, юқориги катта жағ тиши соҳасида лунжнинг шиллиқ қаватида очилади.

Жағ ости бези тузилишига кўра альвеоляр-найсимон, секретининг характериға кўра аралаш -ҳам оксил, ҳам шиллик ишлаб чиқарувчи бездир. Без ташқаридан юпка бириктирувчи тўқимали капсула билан қопланган. Капсула безни бўлакларға бириктирувчи тўқимали трабекулалар орқали бўлади. Ҳар бир бўлак ўз навбатида, қулоқ олди бези сингари, ацинус ва секрет чиқарув найининг бошланиш қисмларидан иборат. Ушбу без икки хил - соф оксил ва аралаш секрет охирларидан ташкил топган. Соф оксил ишлаб чиқарувчи ацинуслар кўп бўлиб, уларнинг тузилиши қулоқ олди бези охирги секретор қисми каби тузилишига эга. Аралаш секретор бўлимлари соф оксил ишловчи ацинуслардан йирикроқ бўлиб, 2 хил: оксил ва шиллик ишловчи хужайралардан ташкил топган. Шиллик хужайралар йирик, цитоплазмаси оч бўлиб, ацинуснинг марказий қисмини эгаллайди. Хужайра ядроси жуда яссилашган ва зичлашган бўлиб, доимо унинг базал қисмида жойлашади. Аралаш ацинуслар таркибида оксил хужайралар шиллик ишлаб чиқарувчи хужайралар ёнида ўзига хос ярим ойсимон тузилма (Жиануцци ярим ойи) сифатида ажралиб туради. Жағ ости безининг сўлак найлари қулоқ олди безининг сўлак найлари каби тузилишга эга бўлади, бироқ киритма найлар бу ерда қисқароқ бўлади, чунки без тараққиёти даврида найнинг бир қисми шиллик ишлаб чиқарувчи хужайралар ҳосил бўлишига сарфланади. Умумий чиқарув най - Вартонов найи тил юганчаси соҳасида тил ости бези найининг ёнига очилади.

Тил ости сўлак бези мураккаб альвеоляр-найсимон, тармоқланган без. Тил ости безида уч хил: аралаш - ҳам шиллик, ҳам оксил ишлаб чиқарувчи, соф шиллик ҳамда кам миқдорда фақатгина оксил ишлаб чиқарувчи хужайралардан ташкил топган ацинуслар бўлади. Оксил хужайралар аралаш ацинусларда жағ ости бези хужайраларига ўхшаш Жиануцци ярим ойлари ҳосил қилиб жойлашади. Тил ости безининг киритма ва сўлак найлари йирик сўлак безларига ўхшаш тузилган бўлса ҳам, бироқ улар ўта калталиги билан улардан фарқ қилади. Безнинг умумий чиқарув найи тил юганчасига

очилади.

Без стромасида қон томирлар, нерв толалари ва секрет чиқарув найлари жойлашади. Безларга кирувчи артериялар сўлак найлари тармоқлари бўйлаб тарқалади. Улардан шу найларни таъминловчи артериолалар шохланиб кетади. Охирги секретор бўлим - ацинусларга келган артерияларнинг тармоқлари капиллярлар тўрини ҳосил қилади. Сўлак безлари парасимпатик нерв системасининг краниал қисми ва симпатик нерв системасининг кўкрак қисмидан нерв билан таъминланади.

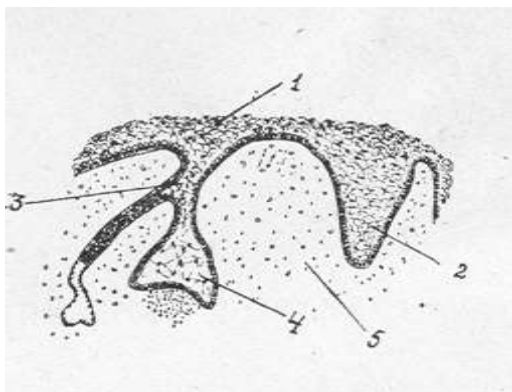
Регенерацияси. Сўлак безларининг фаолияти давомида безли эпителий хужайраларининг табиий ҳолатда парчланиши кузатилади, бунда хужайраларнинг шишиши, ядросининг пикнозга учраши, кислотали бўёқлар билан тўқ бўялган зич донадор цитоплазмани кўриши мумкин. Без паренхимасининг қайта тикланиши асосан хужайра ичи регенерацияси ва қисман чиқарув найлар хужайраларининг бўлиниши ҳисобига амалга ошади.

ТИШЛАР

Тишлар оғиз чайнаш аппаратининг муҳим қисми ҳисобланади. Уларнинг ривожланишида иккита босқич фарқланади. Аввал сут тишлар (20 та) ҳосил бўлиб, сўнг улар доимий тишлар (28-32 та) билан алмашинади. Анатомик жиҳатдан тишда тож, бўйин, илдиз қисмлари, гистологик жиҳатдан эса эмал, дентин, цемент, пулпа ва периодонт тафовут этилади.

Тараққиёти. Эмбрион тараққиётининг 6-7-ҳафтасида оғиз бўшлиғи эпителийси қалинлашади ва остидаги мезенхимага *эпителиал пластинка* ҳосил қилиб ботиб киради. Ҳар бир эпителиал пластинка ўз навбатида иккига ажралади. Олдинги - *лунж-тиш пластинкаси* дейилади ва ундан оғизнинг даҳлиз қисми ҳосил бўлади, орқа – *тиш пластинкаси* дейилади ва ундан юқори ва пастки тиш куртаклари вужудга келади. Тиш пластинкаларининг мезенхимага ботиб турган учларида эпителий хужайраларининг тўплами - *тиш куртаклари* пайдо бўлади. Унга остидан мезенхима ботиб кира бошлайди

ва *тиш сўргичини* ҳосил қилади. Бунинг натижасида тўнкарилган қадах шаклида *эмал аъзоси* ҳосил бўлади (расм 16.2).



Расм.16.2. Тиш тараққиётининг илк (эмал аъзоси ҳосил бўлиш) босқичи.

1 – жағ эпителийси; 2 – лунж-тиш

пластинкаси;

3 – тиш пластинкаси; 4 – эмал аъзоси;

5 – мезенхима.

Эмал аъзоси катталашиб, секин-аста тиш пластинкасидан ажрала бошлайди ва у билан ингичка эпителиал тортмача, яъни эмал аъзосининг бўйинчаси орқали бирлашиб туради, 3-ой охирларида эса эмал аъзоси тиш пластинкасидан бутунлай ажралади.

Шу билан бир вақтда, эмал аъзоси атрофида мезенхима зичлашиб, *тиш қопчасини* ҳосил қилади.

Эмалнинг аъзосида 3 та: 1) ички; 2) ташқи ва 3) оралик зона фарқланади. Тиш сўргичини қоплаб турган ички зонасининг хужайралари ўсиб, баланд призматик эпителийга айланади. Бу хужайралар кейинчалик тиш эмалини ҳосил қилишда иштирок этади ва шу сабабли *амелобластлар* ёки *энамелобластлар* дейилади. Оралик қават хужайралари эса, уларнинг орасида суюқлик тўпланиши натижасида бир-биридан узоқлашади ва шакли юлдузсимон кўринишга эга бўлиб қолади. Бу ҳосила *эмал аъзосининг пулпаси* деб аталади.

Ташқи зонаси эпителиysi эмал аъзосининг кейинги ўсиши жараёнида яссилашади ва кейинчалик у эмал кутикуласини ҳосил қилишда қатнашади.

Тиш сўрғичи ва тиш қопчасининг мезенхимаси дифференциаллашиб, эмбрионал бириктирувчи тўқимани ҳосил қилади. Тиш сўрғичининг периферик юзасида мезенхима хужайралари *одонтобластларга* (адамантобластлар ёки дентинобластлар) дифференциаллашади. Одонтобластлар остидаги мезенхима сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимага айланади ва *тиш пулчасини* ҳосил қилади. Бу ерда аста-секин қон томирлар тўри ҳосил бўла бошлайди ва одонтобластлар қаватининг яқинида жойлашади.

Тиш қопчасининг ички қисмидан цемент, ташқи қисмидан периодонт ривожланади. Тиш қопчасининг атрофидаги мезенхима суяк альвеолаларини ҳосил қилишда иштирок этади.

Дентин гистогенези ҳомила ҳаётининг 4-ойларидан бошланади. Одонтобластлар радиал жойлашган, ноксимон шаклдаги қутбланган хужайралардир. Уларнинг амелобластларга қараган апикал қисмида цитоплазматик ўсимталар (Томас иплари) ҳосил бўлади, базал қисми кенгайиб юмалоқ шаклга келади. Бу ерда хужайранинг ядро ва органеллари жойлашади. Хужайра ўсимталари орқали органик модда — предентин (оҳакланмаган дентин) ажралади.

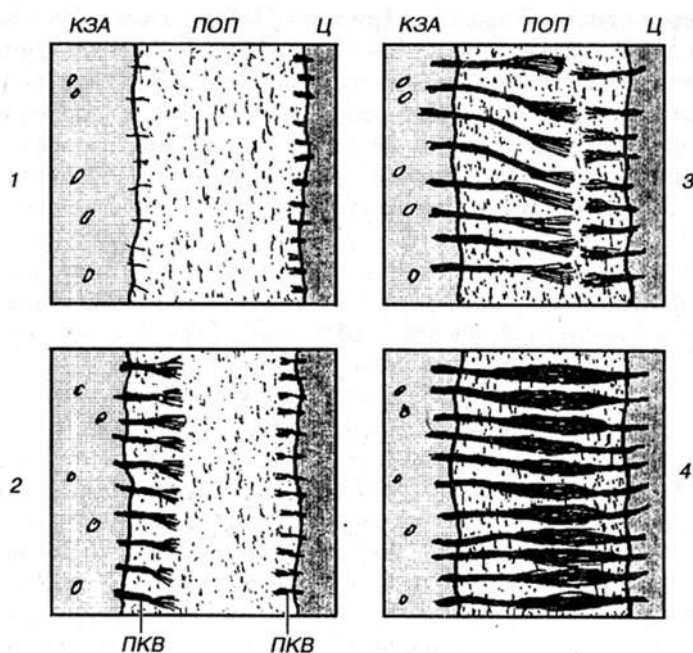
Дентин тараққиётида 2 та босқич фарқланади: 1- хужайралараро модда органик элементларининг синтези, 2 - оҳакланиш. Предентиннинг преколлаген толалари радиал йўналишга эга бўлиб, улар одонтобластлар билан амелобластлар орасида жойлашади. Преколлаген толаларнинг сони ошиб бориши билан улар секин-аста коллаген толаларга айланиб боради. Предентин оҳакланиш жараёнида дентинга айланади. Одонтобласт хужайраларининг апикал ўсимталари (Томас иплари) жойлашган соҳа оҳакланмайди. Натижада Томас ипчалари атрофида радиал каналчалар - *дентин каналчалари* системаси ҳосил бўлади. Предентиннинг эмалга

чегарадош қисмларида ҳам оҳакланиш рўй бермаслиги сабабли бу ерда *интерглобуляр бўшлиқлар* пайдо бўлади.

Эмал гистогенези. Дентин ҳосил бўлиши билан эмалнинг тараққиёти бошланади. Дастлаб амелобласт хужайраларининг дентинга қараган қисми чўзилади ва ўсимталар ҳосил бўлади. Эмал ҳосил бўлишида амелобластларнинг ядролари хужайранинг апикал қисмига қараб силжий бошлайди, ядро ва органеллалари эса, аксинча, базал қисмига ўтиб қолади (инверсия). Хужайра қутбларининг бундай ўзгаришидан сўнг амелобластларнинг озикланиши дентин томондан эмас, балки эмал аъзосининг оралик зонаси томонидан амалга ошади. Шу билан бир вақтда амелобластлар эмал призмаларини бириктирувчи елимловчи модда ишлаб чиқаради. Бу *бирламчи эмал* дейилади. Бирламчи эмал органик моддалардан тузилган бўлиб, сўнг унда оҳакланиш жараёни рўй беради. Шундай қилиб, *эмал призмалари* ҳосил бўлади. Тишнинг чиқиши билан амелобластлар редукцияга учрайди ва эмал аъзосининг ҳосиласи – кутикула (Насмит пардаси) билан қопланади. Эмаль органининг ташқи хужайралари эса милк эпителий хужайралари билан қўшилиб кетади, сўнгра емирилади.

Цемент гистогенези. Цемент ҳосил бўлиш жараёнида тиш қопчасининг ички юзасида тиш илдизи соҳасидаги мезенхима хужайралари *цементобластларга* дифференциаллашади. Цементобластларнинг хужайра оралик моддасини ишлаб чиқариши ва унинг оҳакланиши натижасида цемент ҳосил бўлади.

Тиш қопчасининг ташқи юзаси мезенхимасидан тиш боғламлари - *периодонт* ҳосил бўлади (расм 16.3).



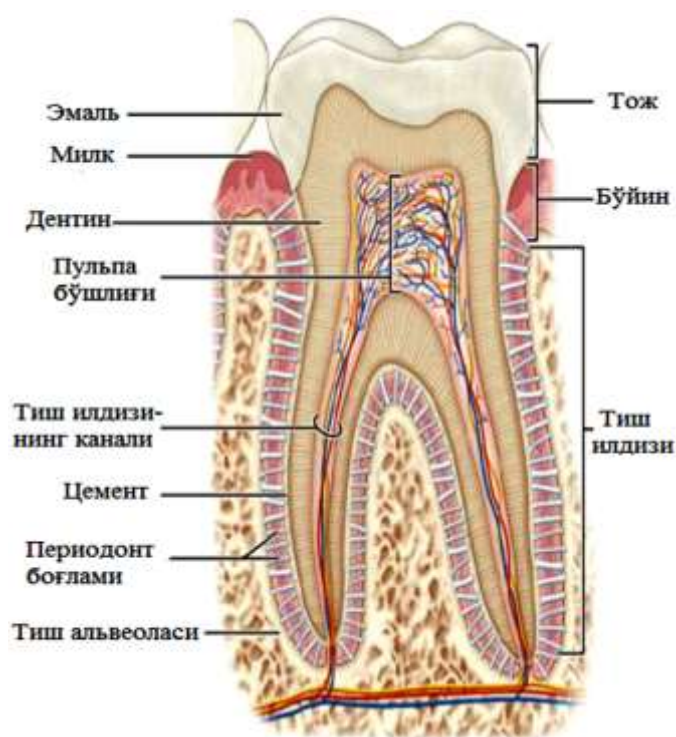
Расм.16.3. Периодонт ривожланишининг кетма-кет босқичлари:

КЗА – тиш альвеоляр суяги,
 ПОП – периодонтал бўшлиқ,
 Ц – цемент, ПКВ – коллаген толалар тутамлари

Шундай қилиб, оғиз бўшлиғи эпителийсидан эмал ҳосил бўлса, дентин, цемент, пулпа, периодонт эса мезенхимадан ривожланади.

Доимий тишлар ҳам, ўз тараққиёти даврида худди сут тишлардаги каби кетма-кет босқичларни босиб ўтади. Улар куртакларининг вужудга келиши эмбрионал ривожланишнинг 5-6 ойларида бошланади.

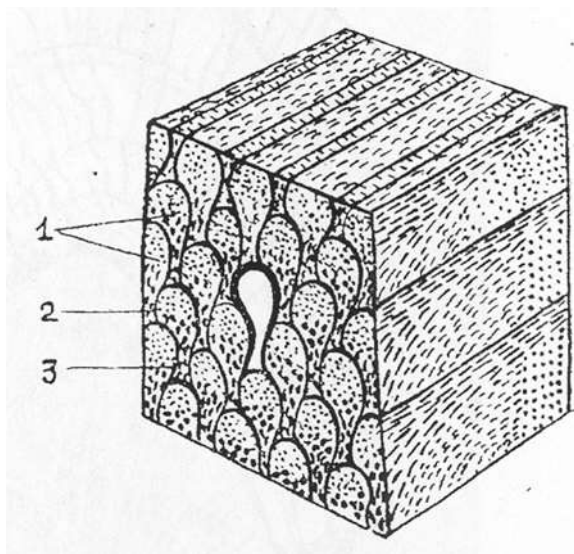
Тузилиши. Тиш анатомик жиҳатдан тож, бўйин ва илдиз қисмлардан ҳамда уни ўраб турган парадонтдан иборат. Унда қаттиқ ва юмшоқ моддалар фарқланади. Тишнинг қаттиқ қисми эмаль, дентин ва цементдан, юмшоқ қисми эса пулпа ва периодонтдан иборатдир (расм 16.4).



Расм.16.4. Тишнинг тузилиши (схема).

Эмал. Эмал тишнинг тоғ қисмини қоплаб туради, қалинлиги тишнинг ҳамма ерида бир хил эмас. Минерал тузларга бойлиги ва кристалларнинг жойлашиши эмалнинг қаттиқлигини таъминлайди. Қаттиқлиги жиҳатидан эмал кварц ва апатит ўртасида туради. Эмалда минерал тузлар миқдори 96%. Анорганик моддаларнинг кўп қисмини кальций карбонат ва кальций фосфат тузлари ташкил қилади. Кальций фтор бирикмаси 4% га яқин. Органик моддалар 3,5% бўлиб, мукопротеид ва оксиллардан ташкил топган. Эмал юзаси юпқа Насмит пардаси билан қопланган. Бу парда тишнинг бўйин қисмида милк эпителийси билан тутшиб кетади. Эмал қалинлиги 3—5 мкм бўлган эмал призмаларидан тузилган (расм 16.5). Эмал призмалари чўзиқ, 5—6 қирралик тузилмалардир. Призмалар дентин ва эмал чегарасида, аввало,

дентинга перпендикуляр жойлашиб, сўнг эмалнинг ўрталарида радиал йўналишга эга бўлади. Шунинг учун эмалда радиал йўналишда кесиб ўтувчи корамтир ва оч йўллар *Шрегер йўлларини*, ва тишнинг бўйлама кесимида кўринган ингичка қийшиқ чизиқчалар *Ретциус чизиқларини* кўриш мумкин. Эмалнинг органик қисмини аминокислоталар — гистидин, лизин, аргинин, глицин, цистин ва нордон мукополисахаридлар, липидлар ва ишқорий фосфатазалар ташкил этади.



Расм.16.5. Эмал призмаларининг кўндаланг кесимдаги схематик тасвири:

1 - эмал призмалари; 2 - призмалараро модда; 3 - эмал призмаларининг

қобиғи.

Дентин. Дентин асосий модда ва унда жойлашган дентин каналчаларидан тузилган. Дентиннинг асосий моддаси 72% анорганик ва 28% органик моддадан иборат. Органик моддаларнинг асосий қисмини коллаген толалар, анорганик моддаларини кальций фосфат ва магний фосфат тузлари ташкил қилади. Асосий моддаси таркибида шунингдек, коллаген толалар

бўлади. Одонтбластлар дентиннинг остида, яъни пулпа томонда жойлашади.

Дентиннинг оҳакланиши нотекис бўлиб, унинг периферик қисмларида интерглобуляр бўшлиқлар ҳосил қилади. Тишнинг тож қисмида бундай бўшлиқлар анча йирик, илдиз қисмида эса майда бўлади ва донатор қаватни ҳосил қилади. Интерглобуляр бўшлиқлар модда алмашинуви жараёнида қатнашиши тахмин қилинади.

Дентин каналчаларида одонтбластларнинг ўсимталари ётади. Одонтбластларнинг танаси эса пулпада жойлашади. Дентин каналчалари пулпадан бошланиб нурга ўхшаб тарқалади ва дентиннинг ташқи юзасида тугайди. Дентин каналчаларининг ички пардаси аргирофил толалардан тузилган. Толаларнинг йўналиши бўйича дентинда 3 зона:

1) Ташқи - эмал ва цементга ёпишиб жойлашган, тишга нисбатан радиал йўналган толалар - *Корф толалари* зонаси;

2) Оралиқ - тангенциал ҳамда кўндаланг йўналган толалар - *Эбнер толалари* зонаси;

3) Ички – кенг тангенциал йўналган толалар зонаси;

Ташқи ва оралиқ зоналар *ёпқич дентин* деб аталади. Дентин ва одонтбластлар орасида предентин - оҳакланмаган дентин қатлами ётади.

Иккиламчи ёки сохта дентин. Бундай дентин тиш чиқиб бўлгандан кейин ҳосил бўлади. Иккиламчи дентин бирламчисидан миқдори ва структур тузилиши жиҳатдан фарқланади. Унда дентин каналчалари кам бўлади. Коллаген толалари турли йўналишда жойлашади.

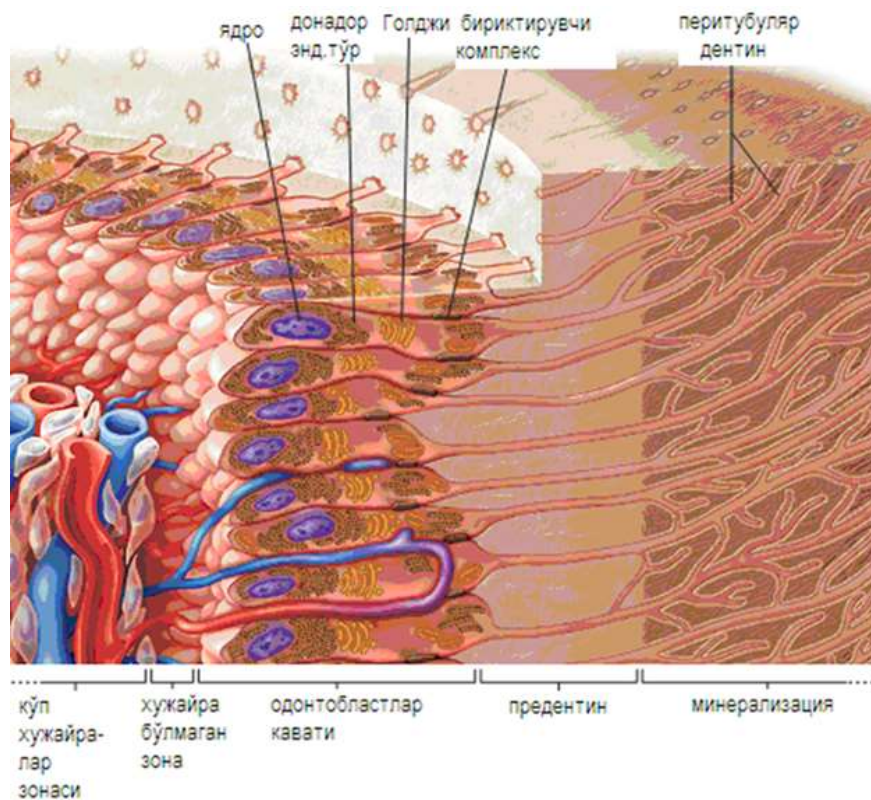
Цемент тишнинг илдиз ва бўйин қисмларида дентиннинг ташқи юзасини қоплаб турган қаттиқ модда. Цемент дентин сингари қаттиқ бўлмасида, кимёвий таркиби жиҳатидан суякка яқин туради. Унинг 30%ни органик, 70% ни анорганик моддалар ташкил этади. Гистологик жиҳатдан хужайрали ва хужайрасиз цемент тафовут этилади. *Хужайрасиз цемент* коллаген толалар ва аморф ёпишқоқ моддадан иборат бўлиб, тиш илдизини

ўраб туради. Коллаген толалар радиал ва кўндаланг йўналган. Радиал толалар периодонт орқали тиш жойлашган альвеоляр суякка тешиб кирувчи *Шарпей толаларини* ҳосил қилади. Бу коллаген толаларнинг ички учи дентиннинг радиал коллаген толалари билан туташади. *Хужайрали цемент* тиш илдизининг учки қисмида жойлашган бўлиб, цементобласт хужайраларидан ва асосий моддадан иборат. Хужайрали цементда коллаген толалар бетартиб жойлашади ва шу сабабли дағал толали суякни эслатади. Лекин суякдан қон томирларининг бўлмаслиги билан фарқланади. Цементобластлар периодонтда жойлашган томирлардан диффуз йўли билан озиқланади. Дентин каналчалари билан цементобласт хужайраларининг ўсиқлари ўртасида анастомозлар бўлиб, улар муҳим аҳамиятга эга. Пулпанинг қон билан таъминланиши бузилганда (яллиғланганда, пулпа олиб ташланганда, тиш илдизлари пломбаланганда) ушбу анастомозлар орқали дентиннинг озиқланиши таъминланади.

Пулпа тиш тожи бўшлиғида ва илдиз каналчаларида ётади. Пулпа қон томирлар ва нерв толаларига бой сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан ташкил топган бўлиб, унда учта: периферик ёки ташқи, оралиқ ва марказий зоналар тафовут қилинади (расм 16.6).

Пулпанинг *периферик зонаси* бир неча қатор бўлиб жойлашган одонтобластлардан ташкил топган. Уларнинг цитоплазмаси майда донадор, базофил бўлиб, ядроси хужайранинг базал қисмида жойлашган. Бу хужайралар ўз вазифасига кўра остеобластларга ўхшаб кетади. Бу ерда одонтобластлардан ташқари, преколлаген толалар ҳам учрайди. Бу толалар хужайралар орасидан ўтиб, дентинга киради ва дентиннинг коллаген толаларига қўшилиб кетади.

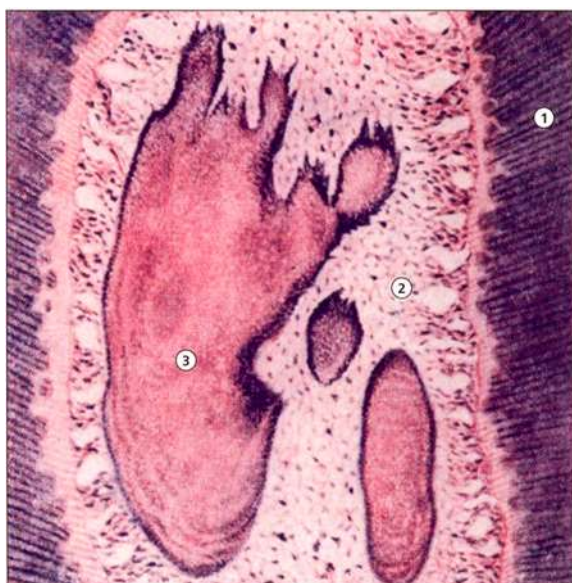
Оралиқ зона преколлаген толалардан ва майда камбиал хужайралардан (преодонтобластлар) ташкил топган бўлиб, бу хужайралар такомиллашиб одонтобластларга айланади.



Расм.16.6. Тиш пулпасининг схематик кўриниши.

Пулпанинг *марказий зонаси* сийрак толали бириктурувчи тўқимадан ташкил топган бўлиб, қон томирлари ва нерв охирларидан иборат. Бу ерда фибробластлар ва макрофагларни учратиш мумкин. Хужайралар орасида коллаген ва аргирофил толалар жойлашган. Пулпада эластик толалар учрамайди. Пулпа тишнинг озикланишида муҳим аҳамиятга эга. Пулпанинг олиб ташланиши модда алмашинишининг кескин пасайишига, унинг ривожланиши, ўсиши ва регенерациясининг бузилишига олиб келади.

Организмда моддалар алмашинуви бузилганда, айниқса А, С, Д витаминларини етишмаслиги натижасида, ёки тиш-жағ системаси яллиғланиши оқибатида пулпада *дентикллар* деб аталувчи дентинга ўхшаш, катталиги турлича бўлган, юмалоқ ёки нотўғри шаклли тузилмалар пайдо бўлади (расм 16.7). Уларнинг баъзиларида дентин каналчалари бўлади, баъзиларида эса бўлмайди. Дентиклалар тиш деворидаги дентинга бириккан ёки эркин ҳолда бўлади. Баъзи ҳолларда улар пулпа камерасининг катта қисмини эгаллайди. Бу эса оғриқни юзага келтиради.



Расм.16.7. Тиш пулпасидаги дентикллар.

- 1 – дентин, 2 – тиш пулпаси,
- 3 - дентикллар

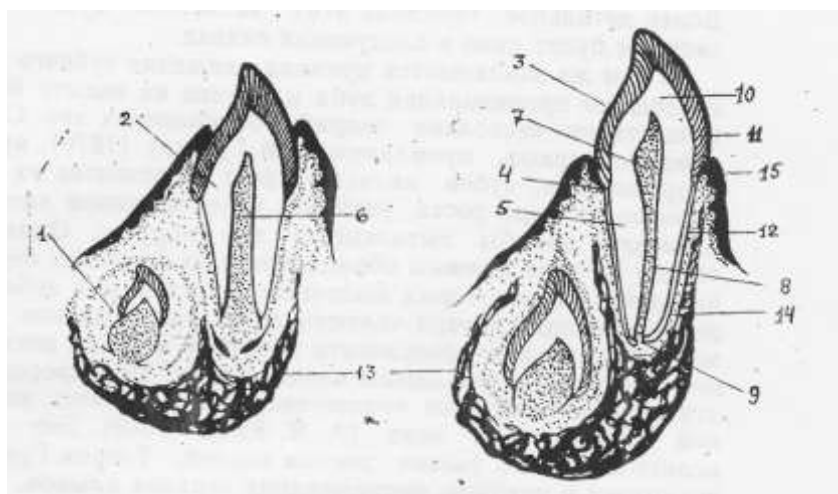
Периодонт суяк альвеоласи ва тиш илдизи оралиғида жойлашган бириктирувчи тўқимадан иборат (расм 10). Периодонт асосан Шарпей толалари ва цемент ҳамда суяк альвеолаларига тутшиб кетган коллаген толалардан иборат. Периодонт тишнинг боғловчи аппарати ҳисобланиб,

чайнаш даврида босимнинг бир меъёрада тақсимланишини таъминлайди.

Сут ва доимий тишларнинг ёриб чиқиши механизми

Тишларнинг чиқиши тиш-жағ системасининг ривожланишидаги муҳим даврларидан биридир. Бу - тишларнинг ривожланишини тугатувчи ва уларни функционал фаолиятига тайёрловчи охириги босқичдир. Болаларда сут тишларининг чиқиши, ҳали улар ривожланиш жараёнида бўлганида, боланинг 6-7 ойлигида бошланади. Бу пайтда тишларнинг тожи тўлиқ шаклланган, илдизи эса шаклланаётган бўлади (расм 16.8).

Тишларнинг ривожланиши ва жағларнинг ўсиши орасида аниқ боғлиқлик мавжуд. Бунда тиш чуқурчаси деворларининг бўйига ўсгани сайин, унда жойлашган тиш куртагининг ривожланиши ҳам худди шу йўналишда боради. Тиш чиқиши жараёнида ривожланаётган тишда ва уни ўраб турган тўқималарда куйидаги ўзгаришлар содир бўлади: ривожланаётган тиш тожининг кесув қирраси (чайнов юзаси) устидаги тиш қопчасининг бириктирувчи тўқимаси ҳамда милкнинг толали бириктирувчи тўқимаси чиқаётган тишнинг ҳаракат йўналишида ётадилар ва томирларнинг сиқилиши ва озикланишининг бузилиши натижасида редукцияга учрайдилар. Бу ўзгаришларнинг бошланишида, лимфоид элементлар томонидан бириктирувчи тўқиманинг кучсиз инфильтрацияси кузатилади. Милкнинг кўп қаватли ясси эпителийси юпқалашади ва чиқаётган тиш тожи эмалининг кутикуласини қопловчи эпителий билан бирикиб ёриб чиқади.



А

В

Расм.16.8. Сут ва доимий тишларининг чиқиши схемаси.

А - тиш чиқишининг бошланиши, милк эпителийсининг ёрилиши;

В – тўлиқ тиш чиқиши, шаклланган тишнинг тузилиши.

1- доимий тиш куртаги, 2 - сут тиши, 3 - тож, 4 - бўйин, 5 - илдиз, 6 - тиш бўшлиғи,

7 - тиш тожи бўшлиғи, 8 - тиш илдизининг канали, 9 - тиш чўққиси тешиги,

10 – дентин, 11 – эмал, 12 – цемент, 13 - суяк алвеоласи, 14 - периодонтал тирқиши, 15 - милк эпителийси.

Доимий тишларнинг сут тишлари ўрнида чиқиши

Доимий тишлар болаларнинг 6-7 ёшидан бошлаб чиқа бошлайди.

Доимий тиш чиқаётганда, унинг тожи, доимий ва сут тишларини ажратиб турувчи суяк тўсиғига ботади. Атрофдаги бириктирувчи тўқимада остеокластлар пайдо бўлади. Остеокластлар тўсиқни, ҳамда сут тишларининг илдизларини емирадилар. Натижада сут тишлари илдизининг юзасида лакуналар пайдо бўлади ва томирларга бой бўлган сийрак толали

бириктирувчи тўқима билан тўлади. Сут тишлари илдизларининг резорбция жараёни, тегишли доимий тишларнинг чиқишидан анча олдин бошланади ва анча секин кечади. Резорбция даврлари, остеокластлар фаолиятидаги тиним даврлари билан алмашилиб келади. Бу даврлар мобайнида цементобластлар парчаланаётган дентин юзасида цемент ҳосил қилади. Резорбцияга учраган тўқима, ҳосил бўлган тўқимага нисбатан кўп бўлганлиги сабабли, сут тишининг емирилиши, яъни резорбцияси тўхтамай олдинга сўрилади. Тиш илдизининг резорбцияси пулпа томондан ҳам амалга ошади. Бунда пулпада ҳам кўплаб остеокластлар пайдо бўлади. Натижада, сут тишидан бўш тож қисми қолади ва у ўсаётган доимий тиш томонидан итарилиб чиқарилади ёки енгил механик таъсир натижасида осон олиб ташланади.

ЮТҚИН

Ютқин - нафас ва ҳазм йўллариининг кесишиб ўтган жойида жойлашган. Ютқинда 3 қисм: бурун, оғиз ва ҳиқилдоқ қисмлари тафовут этилади. Бу қисмларнинг ҳар бири турлича тузилишга эга. Ютқиннинг бурун қисми кўп қаторли ҳилпилловчи эпителий билан қопланган. Шиллиқ парданинг хусусий пластинкасида аралаш безлар ётади. Оғиз ва ҳиқилдоқ қисмлари кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган. Бу қисмлар шиллиқ пардасининг хусусий пластинкаси сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, жуда кўп эластик толалар тутати. Шиллиқ ости пардасида мураккаб шиллиқ безларнинг охириги бўлими жойлашади ва уларнинг чиқарув найлари эпителий юзасига очилади. Ютқин барча қисмларининг мушак пардаси кўндаланг-тарғил мушакдан иборат бўлиб, у икки хил: ички - бўйлама, ташқи - айлана йўналган. Ютқин ташқаридан адвентициал парда билан ўралган.

ҚИЗИЛЎНГАЧ

Тараққиёти. Қизилўнгах эпителий қавати олдинги ичак энтодермасида

жойлашган прехордал пластинкадан, бошқа қаватлари эса атрофдаги мезенхимадан ривожланади. Такомиллашиш жараёнида эпителиал қават бир неча марта ўзгаради. Дастлаб, эмбриогенезнинг 4-ҳафтасигача, қизилўнғач эпителийси бир қаватли цилиндрсимон эпителийдан иборат бўлиб, сўнг икки қаватлига айланади. Шу вақтдан бошлаб эпителий қатлами ўсиб, қизилўнғач тешигини беркитиб қўяди. Кейинчалик, эпителий емирилиб, яна найнинг ичи очилади. Ҳомила ҳаётининг 3-ойида қизилўнғач кўп қаторли ҳилпилловчи эпителий билан қопланади. 4-ойидан бошлаб ҳилпилловчи хужайралар ўрнини цитоплазмасида гликоген тутувчи пуфакчасимон хужайралар эгаллайди. Бу хужайралар яссиланиб, 6-ойдан бошлаб кўп қаватли ясси эпителийни ҳосил қилади. Ҳилпилловчи эпителий қолдиқларини янги туғилган болаларда кўриш мумкин. Катта ёшда бундай эпителийни шиллиқ безларнинг чиқарув найларидагина учратиш мумкин. Қизилўнғач безлари эмбриогенезнинг 2- ойи якунида, мушак пардаси 2- ойидан бошлаб, шиллиқ парданинг мушак қавати 4-ойининг бошларида такомиллашади.

Тузлиши. Қизилўнғач девори 4 та пардадан ташкил топган: *шиллик, шиллиқ ости, мушак ва адвентиция*. Шиллиқ ва шиллиқ ости пардалар 7-10 тагача бўшлиққа қараган бўйлама кетган бурмалар ҳосил қилади.

Шиллиқ парда эпителий, хусусий ва мускул пластинкалардан иборат. *Эпителий* кўп қаватли ясси мугузланмайдиган бўлиб, 20-25 қават хужайра қатламларидан иборат. Энг юқори қатламларидаги ясси хужайраларда кам миқдорда кератогиалин доначаларини учратиш мумкин.

Шиллиқ парданинг хусусий пластинкаси сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Хусусий қават эпителийга ботиб кириб сўрғичлар ҳосил қилади. Бириктирувчи тўқимада эластик ва коллаген толалар кўп бўлади. Бу ерда бириктирувчи тўқиманинг барча компонентлари мавжуд бўлиб, шунингдек жуда кўп лимфоцитлар учрайди. Кўпинча улар диффуз ҳолатда жойлашади, баъзан эса лимфоид фолликулаларни ҳосил қилади. Хусусий пластинкада қизилўнғачнинг кардиал безлари жойлашади.

Улар тўда-тўда бўлиб 2 гуруҳни ташкил қилади. Юқори гуруҳ кардиал безлари ҳикилдоқнинг узуксимон тоғайи ва кекирдақнинг 5-ҳалқаси соҳасида, пастки гуруҳи қуйи қисмида - қизилўнгачнинг меъдага ўтиш жойида бўлади. Бу безлар меъданинг кардиал безларига ўхшаш, яъни оддий тармоқланган найсимон бўлади. Безларнинг охириги бўлимлари шиллик ишлаб чиқарувчи цилиндрсимон ёки кубсимон ҳужайралардан иборат бўлиб, баъзан улар орасида париетал ҳужайралар ҳам учрайди. Безнинг чиқарув найлари эпителий юзасига очилади. Қизилўнгачнинг кардиал безлари кўп миқдорда эндокрин ҳужайралар тутати, улар асосан безнинг охириги бўлимларида, қисман чиқарув найларида жойлашган. Уларга серотонин ишлаб чиқарувчи ЕС, энтерохромоаффин ҳужайраларга ўхшаш ЕСL ҳужайралар киради. Қизилўнгачнинг кардиал безларининг тузилиши, жойлашиши ва функциясини билиш шифокорлар учун муҳим аҳамиятга эга, чунки улар жойлашган ерда кўпинча қизилўнгачнинг иккиламчи бўшлиқлари, кисталари, яралари ва ўсмалари ҳосил бўлади.

Шиллик парданинг мушак пластинкаси эластик толалар тўри билан ўралган силлик мушак ҳужайраларидан тузилган. Силлик мушак ҳужайралари ҳикилдоқнинг узуксимон тоғайи соҳасида алоҳида тутамлар ҳосил қилади, кейинчалик бўйлама жойлашган юпқа қаватни ҳосил қилади, қизилўнгачнинг қуйи қисмига қараб кўпайиб боради ва қизилўнгачнинг меъдага ўтадиган жойида қалинлиги 200-400 мкм га етади. Ушбу мушак пластинкаси овқат луқмаларининг шиллик парда бўйлаб силжиши енгиллашади, дағал овқатни шиллик пардани емиришидан ҳимоялайди. Бунда дағал овқат мушак пластинка мушак ҳужайраларининг тонусини пасайтиради, натижада шиллик парданинг бу қисми кенгаяди ва дағал овқатнинг ўтиши енгиллашади.

Шиллик ости парда шиллик пардани мушак пардага нисбатан ҳаракатини таъминлайди. У сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Шиллик парда билан бирга бўйламасига йўналган

бурмаларни ҳосил қилади. Улар овқат лўқмаси ўтиш вақтида ёзилади. Шиллик ости парданинг қалинлиги 300-700 мкм га тенг бўлиб, бу ерда қизилўнгачнинг хусусий безлари жойлашади.

Қизилўнгачнинг хусусий безлари мураккаб тармоқланган альвеоляр-найсимон безлардир. Улар асосан қизилўнгачнинг юқоридаги учдан бир қисмининг вентрал соҳасида жойлашган. Безларнинг охириги бўлимлари асосан шиллик хужайралардан ташкил топган. Без секретини аввал майда, сўнг йирик чиқарув найларига қуйилади. Улар қўшилиб, шиллик парданинг хусусий пластинкасида йирик ампуляр найларни ҳосил қилади ва эпителий юзасига очилади. Майда найчаларда эпителий бир қаватли кубсимон ёки паст цилиндрсимон, йирик найларда эса кўп қаватли ясси бўлади, баъзида бу ерда киприкли хужайраларни учратиш мумкин. Қизилўнгачнинг хусусий безларининг маҳсулоти шиллик парданинг юзасини намлаб, озиқ моддаларнинг шиллик парда бўйлаб силжишини таъминлайди.

Мушак парда сийрак толали бириктирувчи тўқима билан ажралган ички айлана ва ташқи бўйлама қаватлардан иборат. Мушак парда қизилўнгачнинг юқоридаги учдан бир қисмида кўндаланг-тарғил, ўрта қисмида ҳам кўндаланг-тарғил, ҳам силлик, қуйидаги учдан икки қисмида эса фақатгина силлик мушаклардан тузилган. Ички циркуляр қават икки жойда қалинлашиб, қизилўнгач сфинктерларини ҳосил қилади. Юқоридаги сфинктер ҳиқилдоқнинг узуксимон тоғайи соҳасида, пастки сфинктер- қизилўнгачнинг меъдага ўтиш жойида жойлашган.

Адвентициал парда сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, ички томондан мушак пардадаги, ташқаридан аъзо атрофидаги бириктирувчи тўқима билан қўшилган бўлади. Адвентиция пардасида бўйлама йўналган қон томирлар ва нерв толалари кўплаб жойлашади. Қизилўнгачнинг пастки - қорин қисмида адвентиция ўрнида сероз парда бўлиб, у мезотелий билан қопланган бириктирувчи тўқимадан ташкил топган.

Қизилўнғач безларининг шиллик секретини меъдадан тушган кислота таъсиридан кучсиз химоя қобиғини яратади. Меъда ширасининг қизилўнғачга тушиши қуйи сфинктер мушакларининг бўшашиши ҳисобига рўй бериши мумкин ва *рефлюкс - эзофагит*, яъни жиғилдон қайнашига сабаб бўлади. Агар бу сурункалидавом этса, шиллик пардада эрозиялар (яралар) пайдо бўлади. Бу касаллик *гастроэзофагеал рефлюкс* касаллиги термини билан аталади (ГЭРК). Агар бу касаллик даволанмаса, қизилўнғач эпителийсида метапластик ўзгаришлар содир бўлади ва у Барретт қизилўнғачи деб номланади.

ҲАЗМ НАЙИНИНГ ЎРТА БЎЛАГИ

Ҳазм найининг ўрта бўлагида озиқ ҳазм безлари ширалари таркибидаги ферментлар ёрдамида кимёвий парчланади, сўрилади ва нажас шаклланади.

МЕЪДА

Меъда ҳазм системасининг асосий аъзоларидан бўлиб, қуйидаги вазифаларни бажаради:

1) **Секретор** вазифаси - меъда ширасини ишлаб чиқаришдан иборат. Меъда шираси меъда деворидаги турли безлар маҳсулоти бўлиб, унинг таркибида: пепсин, химозин (ренин), липаза ферментлари ҳамда хлорид кислота ва шиллик модда бўлади.

Пепсин— меъда ширасининг асосий ферменти ҳисобланади. Унинг таъсирида овқат таркибидаги мураккаб оқсиллар парчланади. Пепсин профермент – *пепсиноген* шаклида синтезланади, унинг ферментатив фаолияти хлорид кислота таъсирида намоён бўлади. Меъда деворининг пепсиннинг ҳазм қилувчи таъсирига чидамлилиги меъда ширасида *антипепсин* борлиги билан изоҳланади.

Химозин - эмизикли чақалоқларда сут таркибидаги эрувчан казеиногенни эримайдиган казеинга айлантиради (сутни ивитади). Катта

одамларда бу вазифани пепсин бажаради.

Липаза – катта одамларда оз миқдорда ажралади, ёш болаларда сут таркибидаги ёғларни парчалайди.

Шиллиқ модда – меъда шиллиқ пардаси юзасини қоплаб, уни хлорид кислота таъсиридан ва дағал овқат луқмаларининг шикастлашидан сақлайди.

2) *Механик* вазифаси овқатни меъда шираси билан аралаштириш ва қайта ишланган овқат массасини ўн икки бармоқ ичакка ўтказиб беришдан иборат. Бу вазифани бажаришда меъда деворининг мушаклари иштирок этади.

3) Меъда деворида овқат билан кирган витамин В12 нинг сўрилишини таъминловчи *антианемик омил* ҳосил бўлади. Бу омилнинг бўлмаслиги одамда хавфли камқонлик касаллигига олиб келади.

4) Меъда девори орқали сув, спирт, тузлар, қанд ва бошқа моддалар *яхши сўрилади*.

5) *Экскретор* вазифаси - баъзи буйрак касалликларида меъда девори орқали оқсил алмашинувининг баъзи охирги маҳсулотлари (аммиак, мочевина ва бошқалар) ажралиши мумкин.

6) *Эндокрин* вазифаси - гастрин, гистамин, серотонин, мотилин, энтероглюкагон ва бошқа қатор биологик актив моддаларни ажратади. Бу моддалар меъда ва ҳазм қилиш йўллариининг бошқа бўлимлари моторикасига ва без ҳужайраларининг секретор фаолиятига кучайтирувчи ёки сусайтирувчи таъсир кўрсатади.

Тараққиёти. Меъда эмбрион тараққиётининг 4- ҳафтасида бирламчи ичакнинг кенгайган қисмидан ҳосил бўлади. 2 – ойи давомида меъданинг асосий қисмлари шаклланади. Ичак найи эндотермасидан эпителий ва меъда безлари ривожланса, меъданинг қолган қисмлари мезенхиманинг ҳосиласи ҳисобланади. 6-7-ҳафтаси давомида меъда чуқурчалари, уларнинг тубида

куртаклар кўринишида меъда безлари ривожланади, кейинчалик улар ўсиб, меъда шиллиқ пардасининг хусусий пластинкасида жойлашади. Дастлаб уларда париетал хужайралар, кейинчалик бош ва шиллиқ хужайралар пайдо бўлади. Шу вақтда (6-7-хафта) аввал мушак пардасининг айлана қавати, кейинчалик шиллиқ парданинг мушак пластинкаси шаклланади. 13-14-хафтасида мушак пардасининг ташқи бўйлама қавати, кейинчалик ички қийшиқ қаватлари ривожланади.

Тузилиши. Меъдада анатомик жиҳатдан кардиал, туб, тана ва пилорик қисмлари фарқланади. Меъда девори шиллиқ, шиллиқ ости, мушак ва сероз пардалардан иборат.

Меъданинг ички юзаси текис бўлмай, унда уч хил тузилма – бўйлама меъда бурмалари, меъда майдончалари ва меъда чуқурчалари бўлади. *Меъда бурмаларининг* ҳосил бўлишида шиллиқ ва шиллиқ ости парда қатнашади. *Меъда майдончалари* шиллиқ парданинг бир-биридан эгатчалар орқали ажралиб турган соҳаларидир. Улар кўп бурчакли шаклга эга бўлиб, эни 1 мм дан 16 мм гача етади. Майдончаларнинг ҳосил бўлишига сабаб, тўп-тўп бўлиб жойлашган меъда безлари, бир-биридан бириктирувчи тўқиманинг юпқа қатлами билан ажралиб туради. Улардан ўтган юза веналар қизил чизикчалар кўринишида майдончаларни бир-биридан ажратиб туради. *Меъда чуқурчалари* эпителийнинг хусусий пластинкага ботиб киришидан ҳосил бўлади, уларнинг умумий сони 3 млн га етади. Чуқурчалар меъданинг бутун юзасида учрайди, аммо турли қисмларида уларнинг чуқурлиги ҳар хил бўлади. Масалан, меъданинг кардиал ва тана қисмида уларнинг чуқурлиги меъда шиллиқ пардасининг $\frac{1}{4}$ қисмини ташкил этади, пилорик қисмида эса энг чуқур бўлиб, шиллиқ парданинг деярли ярмигача боради. Меъда чуқурчалари тубига шиллиқ парданинг хусусий пластинкасида жойлашган меъда безлари очилади. Шиллиқ парданинг энг юпқа қисми меъданинг кардиал қисмига тўғри келади.

Меъданинг **шиллик пардаси** уч қаватдан ташкил топган – эпителий, хусусий пластинка ва мушакли пластинка. *Эпителийси* - бир қаватли призматик

бўлиб, унинг қизилўнгач эпителийси билан чегараси аниқ ажралиб туради. Меъда эпителийсининг ўзига хос хусусияти унинг безли табиатга эга эканлигидадир. Эпителий хужайралари доимий равишда шиллик табиатли (мукоид) секрет ажратади. Унинг таркибида сув (95%), липидлар ва гликопротеинлар бўлиб, улар биргаликда шиллик пардани кислота таъсиридан ҳимояловчи гидрофоб гелни шакллантиради. Хужайралар кутбланган бўлиб, уларда апикал ва базал қисмлари аниқ ажралиб туради. Базал қисмида овал ядро, унинг устида Голжи комплекси жойлашади. Апикал қисмида турли катталиқдаги мукоид модда тутувчи секрет доначалари тўпланади. Хужайраларнинг апикал плазмолеммаси микроворсинкалар, латерал плазмолеммаси эса интердигитациялар ҳосил қилади.

Меъда эпителий хужайраларининг секретини шиллик парда устида мукоид парда ҳосил қилади ва уни меъда ширасининг кимёвий ва дағал овқат парчаларининг механик таъсиридан ҳимоялайди. Шиллик микдорининг ортиши меъдага турли хил кўзгатувчи моддалар (алкогол, кислота ва бошқалар) тушганда кузатилади. Стресс ва бошқа психосоматик факторлар, доривор препаратлардан аспириин, яллиғланишга қарши ностероид препаратлар, этил спирти, баъзи микроорганизмлар эпителий қаватининг зарарланишига олиб келиши ва яра ҳосил қилиши мумкин.

Шиллик парданинг *хусусий пластинкаси* меъда безлари жойлашган, улар сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқиманинг юпқа қатламлари билан бир-биридан ажралиб туради. Ушбу пластинкада лимфоид элементлар тарқоқ (диффуз) ёки якка-якка бўлиб жойлашган солитар лимфатик тугунчаларни ҳосил қилади. Улар кўпинча меъданинг ўн икки бармоқли ичакка ўтиш жойида учрайди.

Шиллик парданинг *мушак пластинкаси* уч қаватдан: ички ва ташқи айлана, ўрта бўйлама йўналган силлик мушак хужайраларидан иборат. Айрим силлик мушак хужайралари хусусий пластинкага ҳам ўтиши мумкин. Мушак хужайраларининг қисқариши шиллик парданинг ҳаракатчанлигини ва

меъда безлари секретини ажралишини таъминлайди.

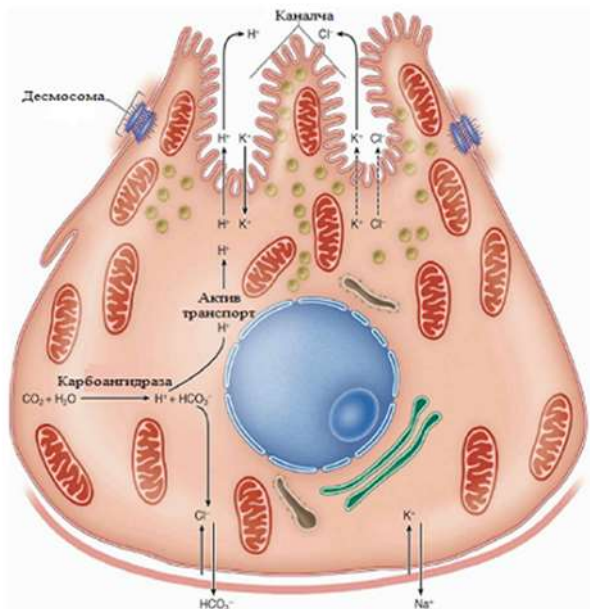
Меъда безлари меъданинг турли бўлимларида бир хил тузилишга эга бўлмайди. Жойлашишига кўра уч хил меъда безлари фарқланади: фундал ёки хусусий безлар, пилорик ва кардиал безлар.

Меъданинг *хусусий (фундал) безлари* меъданинг туб ва тана қисмида жойлашади, уларнинг сони (35 млн.га яқин, ҳар бирининг майдони 100 мм^2 га тенг, умумий секретор юзаси $3-4 \text{ м}^2$ ни ташкил этади) пилорик ёки кардиал безларга нисбатан анча кўп бўлади. Тузилишига кўра фундал безлар оддий тармоқланмаган ёки қисман тармоқланган найсимон безлардир. Уларда бўйин, тана ва туб қисмлари фарқланади. Тана ва туб қисмлари безнинг асосий секретор бўлимини ташкил қилса, бўйин қисми чиқарув найи вазифасини бажаради. Битта безнинг узунлиги тахминан $0,65 \text{ мм}$, диаметри 30 дан 50 мкм.гача этади. Хусусий безлар гуруҳ бўлиб меъда чуқурчаларига очилади.

Фундал безларда беш хил: бош, париетал, кўшимча, бўйин ёки камбиал ҳамда эндокрин (аргирофил) хужайралар тафовут қилинади.

Бош экзокриноцитларасосан безнинг тана ва туб қисмларида жойлашади. Улар цилиндрсимон шаклга эга бўлиб, юмалоқ ядроси хужайра марказида жойлашган. Хужайраларда апикал ва баъзал қисмлар фарқланади. Апикал қисмида оксил табиатли секрет доначалари тўпланади. Базал қисми базофил бўялади, бу ерда яхши ривожланган синтетик аппарат жойлашган. Электрон микроскоп ёрдамида бош хужайраларнинг апикал юзасида қисқа ва йўғон микроворсинкалар борлиги аниқланган. Гистокимёвий усул билан бош хужайраларда оксил парчаловчи *пепсиноген* (зимоген) проферменти ҳосил бўлиши аниқланган. Пепсиноген хлорид кислота иштирокида ўзининг актив шакли бўлган *пепсинга* айланади. Бош хужайралар шунингдек *липаза* ферментини ҳам синтезлайди. Сут таркибидаги оксилларни парчаловчи *ренин* ҳам бош хужайралар томонидан синтезланиши ҳақидаги тахминлар ҳам мавжуд. Адашган нерв таъсирланганда бош хужайралардан пепсиноген доначаларининг тезда ажралиб чиқиши тажрибаларда тасдиқланган.

Париетал экзокриноцитлар бош ва кўшимча хужайралардан орқарокда жойлашиб, уларнинг базал қисмларига зич тегиб ётади (шунинг учун “ўраб олувчи” деб ҳам номланади) (расм 16.9).



Расм.16.9. Фундал безнинг париетал хужайраси (схема).

Улар меъда безларининг энг йирик хужайралари бўлиб, нотўғри юмалоқ шаклга эга, йирик ядроси цитоплазманинг марказий қисмида жойлашади. Париетал хужайралар асосан безнинг тана ва бўйин қисмларида яқка-яқка ҳолда жойлашади. Хужайра цитоплазмаси донатор тузилишга эга бўлиб, оксифил бўялади. Париетал хужайраларни электрон микроскоп орқали ўрганилганда, уларда жуда кўп микроворсинкалар, майда везикулалар ва найчалар тутувчи махсус хужайра ичи каналчаларни кўриш мумкин. Хужайра ичи каналчалари бош ва кўшимча хужайралар орасида жойлашган хужайралараро каналчаларга ёки тўғридан-тўғри без бўшлиғига очилади. Цитоплазмасида кристаларга бой митохондрияларнинг жуда кўп бўлиши париетал хужайралар учун характерлидир. Митохондриялар орасида силлик эндоплазматик тўрдан ҳосил бўлган майда пуфакчалар жойлашади.

Ҳозирда париетал хужайраларнинг водород (H^+) ионларини ишлаб

чиқариши аниқланган. Водород ионларининг ҳосил бўлишида карбоангидраза ферменти муҳим роль ўйнайди. Париетал хужайралар цитоплазмасида карбонатангидрид ва сув бирикишидан карбонат кислотаси (H_2CO_3) ҳосил бўлади. Карбоангидраза ферменти таъсирида карбонат кислотаси ўз навбатида водород (H^+) ва бикарбонат (HCO_3^-) ионларига ажралади. Ҳосил бўлган H^+ иони майда пуфакчалар қобиғида бўлган H^+ -АТФаза таъсирида пуфакчаларга йиғилади. Майда пуфакчалар эса париетал хужайранинг хужайра ичи каналчалари деворига бориб қўшилади. Натижада H^+ ионлари аввал хужайра ичи каналчасига, сўнг фундал безнинг бўшлиғи орқали меъда чуқурчасига чиқади. Ушбу хужайралар актив ҳолатда K^+ ва Cl^- ионларини каналчаларга ажратади. K^+ ионлари H^+ ионлари билан H^+/K^+ -насос таъсирида алмашинади, яъни K^+ ионлари хужайра ичига, H^+ ионлари эса ташқарига. Бу ерда H^+ ионлари Cl^- ионлари билан бирикиб хлорид кислотани (HCl) ҳосил қилади. Бу жараён жуда кўп энергия талаб этади, шунинг учун париетал хужайраларда митохондриялар сони кўп бўлади.

Одамда париетал хужайралар **ички фактор** – **гликопротеин** ишлаб чиқаради, у **витамин В₁₂** ни боғлаш хусусиятига эга. Ушбу комплекс ёнбош ичак деворида сўрилади ва қизил суяк кўмигида эритроцитлар ҳосил бўлишига таъсир кўрсатади. Меъда шиллиқ пардасининг атрофияси безлар таркибидаги бош ва париетал хужайраларнинг камайишига олиб келади. Бу ички факторнинг ва унинг витамин В₁₂ билан ҳосил қилган комплексининг етишмовчилигини чақиради, натижада **хавфли анемия** ривожланади.

Шиллиқ хужайралар, мукоцитлар нинг икки тури мавжуд – кўшимча ва бўйин. *Кўшимча хужайралар* кўпинча безнинг тана қисмида жойлашиб, паст призматик шаклга эга. Хужайраларнинг базал қисмида яссилашган ядро жойлашади. Апикал қисмида юмалоқ ёки овал шаклдаги гранулалар, Голжи мажмуаси ва кам миқдорда митохондрияларни кўриш мумкин. Кўшимча хужайралар қопловчи эпителий хужайралардан фарқ қилувчи шиллиқ

(мукоид) модда ишлаб чиқаради. Мукоид моддадан ташқари секрет таркибида оксил ҳам учрайди, шунинг учун, кўшимча хужайралар мукоид — пептид хужайралар деб ҳам номланади.

Бўйин ёки оралиқ хужайралар меъда безларининг фақат бўйин қисмида учрайди. Улар меъда чуқурчаларининг қопловчи хужайраларига ёндошиб жойлашади. Бу хужайраларда митоз ҳолатини кузатиш мумкин, шунинг учун улар кам дифференциаллашган камбиал хужайралар деб ҳам ҳисобланади. Хужайраларнинг шакли паст кубсимон бўлиб, йирик, овал ёки юмалоқ ядрога эга. Хужайраларнинг апикал қисмида кам миқдорда шиллик секрет тутувчи майда секретор гранулалар мавжуд.

Эндокрин хужайраларнинг меъдада морфологик, биокимёвий ва функционал белгиларига кўра бир неча тури фарқланади. Уларга *EC, G, ECL, D, D₁, P, A* каби хужайралар киради.

EC – хужайралар энг кўп учрайди, улар хусусий безларнинг тана ва туб қисмида, бош хужайраларнинг орасида жойлашади. *EC – хужайралар серотонин* ва *мелатонин* ишлаб чиқаради. Серотонин ҳазм ферментлари секрециясини, шиллик ишлаб чиқарилишини, ҳаракатини кучайтиради. Мелатонин функционал активликнинг ёруғликка нисбатан фаоллигини бошқаради. *G – хужайралар* эса *гастрин* ишлаб чиқаради. Улар асосан пилорик ва кардиал безлар таркибида кўп учрайди ва безларнинг тана ва туб, баъзан бўйин қисмида жойлашади. Гастрин бош ва париетал хужайраларнинг секретор фаолиятини, шунингдек меъда моторикасини ҳам кучайтиради. Ушбу хужайралар гастриндан ташқари оғриқ қолдирувчи *энкефалин* (эндоген морфин) ҳам ишлаб чиқаради. Эндокрин хужайралар ичида камроқ учрайдиган хужайраларга *ECL, D, D₁, P, A* – хужайралари киради. *ECL – хужайралар* (энтерохромофинсимон хужайралар) фундал безларнинг тана ва туб қисмида жойлашган бўлиб, париетал хужайраларнинг секрециясини кучайтирувчи *гистамин* гормонини ишлаб чиқаради. *D- ва D₁-хужайралар*

асосан пилорик безлар таркибида учрайди. Улар актив полипептидлар ишлаб чиқарадилар. Масалан, D- хужайралар оксил синтезини тормозловчи *соматостатин*, D₁ – хужайралар *вазоинтестинал пептид* (ВИП) ишлаб чиқаради. Ушбу гормон қон томирларни кенгайтиради, қон босимини туширади ва меъда ости бези гормонларининг ишлаб чиқарилишини стимуллайди. A – *хужайралар* меъда ости бези эндокрин оролчаларидаги A – хужайраларга ўхшаш бўлиб, *глюкагон* ишлаб чиқаришда иштирок этади. P – *хужайралар* бомбезин ишлаб чиқаради. Бу гормон хлорид кислота ва панкреатик ширани ишлаб чиқарилишини оширади, шунингдек ўт қопи девори силлиқ мушакларининг қисқаришини кучайтиради.

Меъданинг ***пилорик безлари*** меъданинг ўн икки бармоқли ичакка ўтиш жойида бўлади. Уларнинг сони 3,5 млн га этади. Тузилишига кўра оддий ўта тармоқланган найсимон безлар. Пилорик безлар хусусий пластинкада сийрак жойлашган, чунки улар орасида сийрак бириктирувчи тўқима қатламлари қалин жойлашади. Кўпгина безларда париетал хужайралар бўлмайди. Улар асосан хусусий безлар таркибидаги шиллиқ хужайраларга ўхшаш хужайралардан иборат бўлиб, кўп миқдорда дипептидазалар тутаяди. Пилорик безлар ишқорий реакцияга эга секрет ажратади.

Меъданинг пилорик қисми шиллиқ пардаси ўзига хос хусусиятларга эга: меъда чуқурчалари чуқурроқ бўлиб, шиллиқ парданинг деярли ярмини эгаллайди. Пилорик сфинктер соҳасида шиллиқ парда халқасимон бурма ҳосил қилади, у озиқни меъдадан ичакка ўтишини бошқаради.

Меъданинг ***кардиал безлари*** – оддий ўта тармоқланган найсимон безлар. Уларнинг секрет охирлари ва калта чиқарув найлари (бўйин қисми), призматик эпителий билан қопланган. Муцикармин билан бўялганда уларда шиллиқ модда, шунингдек дипептидазалар ҳам аниқланган. Шунинг учун ушбу секретор хужайралар пилорик безлар ва қизилўнгачнинг кардиал

безлари хужайраларига ўхшаш хужайралар деб қаралади. Баъзида кардиал безлар таркибида оз миқдорда бош ва париетал хужайралар учрайди.

Меъданинг **шиллик ости пардаси** эластик толаларга бой бўлган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Бу ерда артериал ва веноз томирлар чигали, лимфатик томирлар тўри ва шиллик ости нерв чигаллари (Мейснер) жойлашади.

Меъданинг **мушак пардаси** меъданинг турли бўлимларида бир хил ривожланмаган. Меъданинг кардиал ва туб қисмида мушак парда юпқа бўлса, тана ва айниқса, пилорик қисмида ўта яхши ривожланган бўлади. Мушак парда 3 қаватдан иборат: ички- қийшиқ, ўрта-циркуляр ва ташқи- бўйлама. Ўрта қавати меъданинг пилорик қисмида 3-5 см гача қалинлашиб, сфинктер ҳосил қилади. Мушак қаватлари орасида мушаклараро нерв чигаллари (Ауэрбах) ва лимфатик томирлар тўри жойлашади.

Меъданинг **сероз пардаси** мушак пардага ёпишган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима ва ташқи томондан қопланган мезотелийдан ташкил топган.

ИНГИЧКА ИЧАК

Анатомик жиҳатдан ингичка ичак меъдадан кейин жойлашган, ўртача 5-6 м бўлиб, учта қисмдан иборат: ўн икки бармоқли, оч ва ён бош ичаклар.

Физиологик жиҳатдан ингичка ичакда озиқ моддаларнинг охиригача парчаланиши ва сўрилиши билан боғлиқ жараёнлар амалга ошади. Бу ерда барча озиқ моддалар - оқсил, ёғ ва карбон сувлар кимёвий жиҳатдан қайта ишланади, яъни парчланади.

Оқсилларни парчалашда меъда ости беши шираси ферментлари – трипсин, химотрипсин, коллагеназа, эластаза, карбоксилаза ва ичак шираси ферментлари - энтерокиназа, аминопептидаза, лейцинаминопептидаза, аланинаминопептидаза, три- ва дипептидазалар иштирок этади.

Углеводларни парчалашда ҳам меъда ости ва ичак ферментлари – β -амилаза, амила-1,6-глюкозидаза, олиго-1,6-гликозидаза, мальтаза (α -гликозидаза), лактазалар иштирок этади.

Ёғларни парчалош жараёнини панкреатик ва ичак липазаси амалга оширади. Ёғлар парчаланиши натижасида ёғ кислотаси, глицерин ва моноглицеридлар ҳосил бўлади.

Ингичка ичакда шунингдек, оксил, углевод ва ёғларнинг парчаланишидан ҳосил бўлган моддаларнинг қон ва лимфага **сўрилиши** амалга оширилади.

Ичак **механик** вазифани ҳам бажаради, яъни химуснинг ичак бўйлаб ҳаракатини таъминлайди. Бу жараён ичак мушак пардасининг перистальтик қисқариши туфайли амалга оширилади.

Ичакнинг **эндокрин** вазифасига махсус секретор хужайралар томонидан ишлаб чиқарувчи биологик актив моддалар киради. Уларга – серотонин, гистамин, мотилин, секретин, энтероглюкагон, холицистокинин, панкреазимин, гастрин ва гастринни ингибирловчи фактор киради.

Тараққиёти. Эмбрион ривожланишининг 5-ҳафтасида бирламчи ичак найининг ўрта қисмининг олдинги бўлиmidан ўн икки бармоқли, ўрта бўлиmidан оч, ёнбош ва йўғон ичаклар, орқа бўлиmidан тўғри ичаклар ҳосил бўлади. Ворсинка ва крипталар эпителийси, шунингдек дуоденал безлар ичак эндодермасидан тараққий этади. Дастлаб эпителий бир қаторли кубсимон, кейинчалик икки қаторли призматик бўлиб, 7-8- ҳафталарига келиб эса бир қаторли призматик эпителийга айланади. Ривожланишнинг 8-10- ҳафталарида ворсинка ва крипталар, 20-24-ҳафталари давомида циркуляр бурмалар шаклланади. Шу вақтда дуоденал безлар ҳам ривожланади. 4-ҳафталик эмбрионда ичак эпителийси хужайралари такомиллашмаган бўлади, уларнинг пролифератив активлиги юқори эканлиги кузатилади. Эпителиоцитларнинг такомиллашуви 6-12-ҳафталарига келиб бошланади.

Дастлаб устунсимон эпителиоцитлар (жиякли энтероцитлар) пайдо бўлади, уларда микроворсинкалар интенсив ривожланади ва резорбция юзаси кескин ошади. Гликокаликс туғилишга яқин ривожланади. Бу даврда эпителиоцитларда резорбция жараёнининг ультраструктур белгилари кузатилади – везикулалар, лизосомалар, мультивезикуляр ва мекониал таначалар сони ортади.

Қадахсимон экзокриноцитлар ривожланишнинг 5-хафтасида, эндокриноцитлар эса 6-хафтасида такомиллашади. Бу даврда эндокриноцитлардан ЕС, G ва S-хужайралар пайдо бўлади.

Ингичка ичак шиллиқ пардасининг хусусий қавати ва шиллиқ ости пардаси эмбриогенезнинг 7—8-хафталарида мезенхимадан тараққий этади.

Ингичка ичакнинг мушак пардаси ҳам мезенхимадан ривожланиб, турлича даврларга бўлинади: ривожланишнинг 7-8-хафталарида мушак парданинг ички айлана, 8-9-хафталарида – ташқи бўйлама қаватлари, ва ниҳоят, 24-28-хафталарида шиллиқ парданинг мушакли пластинкаси ҳосил бўлади.

Ингичка ичакнинг сероз пардаси эмбриогенезнинг 5-хафтасида мезенхимадан – бириктирувчи тўқимали қисми, мезодерманинг висцерал варағидан – мезотелий ҳосил бўлади.

Тузилиши. Ингичка ичак деворида шиллиқ, шиллиқ ости, мушак ва сероз пардалар тафовут этилади. Ингичка ичакнинг ички юзасидаги айлана бурмалар (Керкринг клапанлари), ворсинка (сўрғичлар) ҳамда крипталар ўзига хос рельефни намоён этади. Улар ингичка ичакнинг юзасини бир неча марта ошириб, унинг ҳазм жараёнидаги иштирокини янада кучайтиради. *Айлана бурмалар* шиллиқ ва шиллиқ ости пардалардан ҳосил бўлади. Улар айниқса оч ичакда кучли, ўн икки бармоқли ичак ва ён бош ичакларда эса суст ривожланган бўлади. *Ворсинка* ва *крипталар* шиллиқ парданинг структур-функционал бирлиги ҳисобланади.

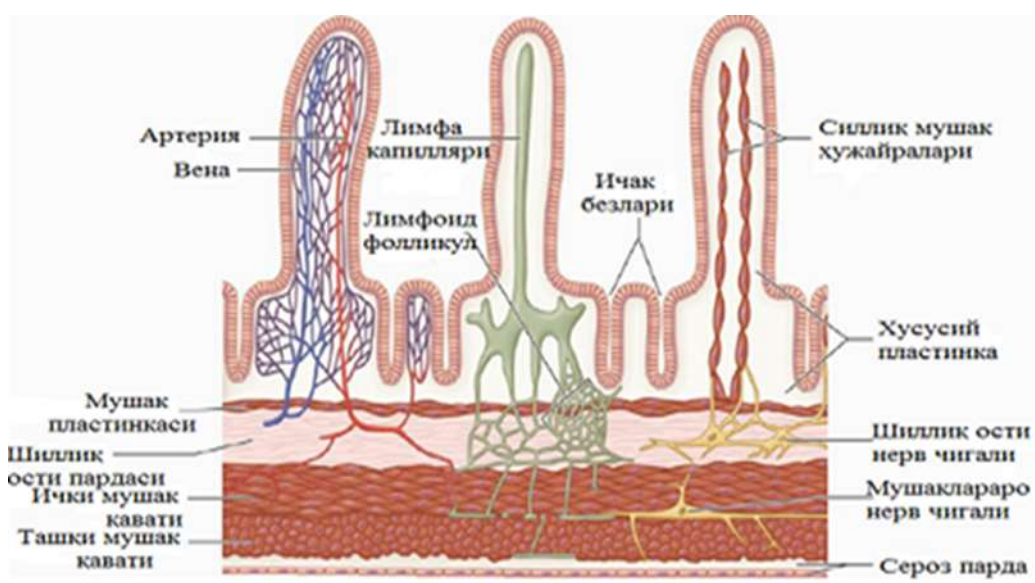
Ворсинкалар - шиллиқ парданинг ичак бўшлиғида эркин ётган, 0,5 - 1,5 мм

ли бармоқсимон ёки баргсимон ўсимталаридир. Масалан, ўн икки бармоқли ичакда ворсинкалар баргсимон бўлса, ён бош ичакка қараб бармоқсимон бўлиб боради.

Янги туғилган чақалоқларда ворсинкалар бармоқсимон, ёши катта одамларда эса яссилашган, яъни баргсимон ёки тилсимон бўлади.

Ворсинкаларни ҳосил қилишда шиллиқ парданинг барча қаватлари иштирок этади. Ворсинкалар миқдори ва баландлиги ингичка ичакнинг бутун узунаси бўйлаб бир хилда бўлмайди. Масалан, ўн икки бармоқли ичакнинг 1 мм² юзасида 22—40, ёнбош ичакда эса 18 дан 25 тагача бўлади. Ўн икки бармоқли ичакда ворсинкалар сербар ва калта (0,2-0,5 мм), оч ва ёнбош ичакларда эса ингичкароқ, лекин баланд (0,5-1,5 мм) бўлади (расм 16.10).

Крипталар - (Либеркюн безлари) эпителийнинг хусусий пластинкага ботиб киришидан ҳосил бўлган оддий найсимон безлар. Чиқарув найлари ворсинкалар оралиғига очилади. Крипталарнинг узунлиги 0,25-0,5 мм, диаметри 0,07 мм гача бўлади. Ичакнинг 1 мм² юзасига 100 та крипта тўғри келади. Умумий қилиб олганда, ингичка ичакда 150 -200 млн дан ортиқ крипталар бўлиб, бу миқдор 14 м² юзани ташкил этади.



Расм.16.10. Ворсинкаларнинг қон, лимфа ва нерв билан таъминланиши

Ворсинкалар ва крипталарнинг юзаси **бир қаватли призматик жиякли эпителий** билан қопланган. Ворсинкалар эпителийси крипталар эпителийсининг давоми ҳисобланади ва 3 хил: «жиякли» призматик (энтероцитлар), қадахсимон ва эндокрин хужайралардан ташкил топган. Крипталар эпителийсида юқорида кўрсатилган хужайралардан ташқари, Панет хужайралари, ихтисослашмаган «жияксиз» хужайралар ва энтероэндокрин хужайралар ҳам бўлади. Пейер пилакчаларининг лимфоид фолликулалари юзасидаги эпителий таркибида «тукли» - нейроэпителиал ва М-хужайралар учрайди.

Жиякли призматик хужайралар (энтероцитлар) ворсинкалар эпителийсининг асосий хужайраларини ташкил этади. Баландлиги 22-26 мкм, эни 8 мкм, шакли цилиндрсимон (призматик), чўзинчоқ ядроси хужайранинг базал қисмида жойлашган. Апикал плазмолемма микроворсинкалардан иборат «жияк» (ҳошия) ҳосил қилади. Ҳар бир хужайрада микроворсинкалар 2—3 мингга яқин бўлса, ингичка ичак шиллиқ юзасининг 1 мм² да уларнинг сони 200 млн га тўғри келади. Микроворсинкаларнинг баландлиги тахминан 1 мкм, диаметри 0,1 мкм га тенг.

Айлана бурмалар ичак юзасини 3, ворсинкалар 10, микроворсинкалар 20 мартагача оширса, биргаликда улар ичак юзасини 600 мартага оширади, бунда ичак юзаси 200 м² га етади.

Ҳар бир микроворсинка уч қисмдан ташкил топган. Микроворсинкалар юзасида липопроteid ва гликозамингликанлардан ташкил топган *гликокаликс* жойлашган. Марказий қисмида вертикал жойлашган *актин микрофиламентларидан* иборат тутамлар мавжуд. Улар юқорида ворсинкалар юзасидаги плазмолемма билан бирикса, қуйи қисмида хужайранинг апикал цитоплазмасида, яъни микроворсинкалар асосида жойлашган *терминал тўр* (горизонтал йўналган актин ва миозин микрофиламентлар тўри) билан бирикади. Терминал тўр микрофиламентлари

кўшни энтероцитлар билан қўшилиб, хужайраларнинг апикал қисмида зич хужайралараро бирикмаларни ҳосил қилади.

Энтероцитларни қоплаб турган гликокаликс таркибида фосфатаза, аминопептидаза, инвертаза, нуклеозиддифосфатаза, гликозидаза, малтаза, лактаза, сахараза ва бошқа ферментлар аниқланган. Бу микроворсинкалар фақатгина хужайранинг сўриш юзасини ошириб қолмай, балки сўриладиган моддаларни парчалашда ҳам актив иштирок этишини кўрсатади. Ушбу жараён *деворий ҳазм* деб номланади.

Энтероцитларда аниқ қутбланишни кузатиш мумкин. Ядро, донадор эндоплазматик тўр ва рибосомалар хужайранинг базал қисмида жойлашган. Голжи мажмуаси ядро устида жойлашган, ундан ҳосил бўлган лизосомалар ва секретор везикулалар хужайранинг апикал ва латерал қисмида тўпланади. Терминал тўр остида ёғлар сўрилишида иштирок этувчи силлик эндоплазматик тўр цистерналари жойлашган. Митохондриялар хужайра цитоплазмасида бир хил тарқалган.

Энтероцитларнинг латерал плазмолеммаси бурмалар ҳосил қилади, улар кўшни хужайраларнинг худди шундай бурмаларига мутаносиб кириб туради. Латерал плазмолемма орасида тирқишлар ёғларнинг лимфага сўрилишида муҳим рол ўйнайди.

М-(микробурмали)хужайралар энтероцитларнинг бир тури бўлиб, якка ёки гуруҳ бўлиб жойлашган (пейер пилакчалари) лимфоид фолликулалар юзасини қоплаб турувчи эпителийда учрайди. Улар баланд призматик шаклга эга бўлиб уларнинг апикал юзасида гликокаликс бўлмайди, микроворсинкалар деярли учрамайди, фақат ҳар хил бурмалар ва майда ўсикчалар бўлади. Терминал тўр яхши ривожланмаган. М-хужайраларнинг ядро усти қисмида силлик эндоплазматик тўрнинг найчалари ва пуфакчалари, майда митохондриялар ва тонофибриллалар кўплаб учрайди. Ядро овал шаклида бўлиб, хужайранинг баъзал қисмида жойлашган. Баъзан бу хужайралар цитоплазмасида мультивезикуляр

таначалар ҳам учрайди. Апикал плазмолеммасининг микробурмалари орқали ичак бўшлиғидан макромолекулалар (масалан, антигенлар), реовируслар ва бактериялар камраб олинади ва эндоцитоз пуфакчалар шаклланади. Пуфакчалар хужайранинг базолатерал кутбларига транспорт қилинади. Шиллиқ парданинг хусусий пластинкасидаги лимфоцитларга ушбу антигенлар ҳақидаги информация узатилади. Иммуни жароён ёқилади.

Қадахсимон хужайралар(экзокриноцитлар) ичакнинг бошланишидан охиригача мавжуд бўлиб, призматик хужайралар орасида якка-якка жойлашган. Ўн икки бармоқ ичакдан ёнбош ичакка қараб уларнинг сони ортиб боради. Қадахсимон хужайралар карбоксил тутувчи, сульфатланган, кислотали гликозамингликанлар, сиаломуцин ва нейтрал гликозамингликанлар комплексларидан иборат шиллиқ секрет ишлаб чиқаради. Секрет тўплаш вақтида хужайраларнинг апикал қисми кенгайиб, “қадахсимон” шаклга келади, ядро ва органеллари хужайранинг базал қисмига сиқилади. Секрет ажралгач, хужайра асл цилиндрсимон шаклга қайтади.

Эндокрин хужайралар махсус кумуш тузлари ёрдамида бўялганда кўринади. Бу хужайралар асосан криптларда учрайди. Эндокрин хужайраларнинг секретор доначалар тутган асоси кенг, апикал қисми эса тор бўлиб, эпителий юзасига етиб бормайди. Шунинг учун улар *базал донадор (Кульчицкий) хужайралари* деб ҳам номланади. Эндокрин хужайраларнинг сони криптларда ворсинкаларга нисбатан кўп бўлади. Ичакда эндокрин хужайраларнинг бир неча тури учрайди. Уларнинг кўпчилигини серотонин, мотилин ва Р-моддани ишлаб чиқарувчи ЕС- хужайралар ташкил қилади. Энтероглюкагон ишлаб чиқарувчи А-хужайра-лар кам учрайди. Секретин ишлаб чиқарувчи S-хужайралар ичакнинг ҳар хил бўлимларида бир хил тарқалмаган. Бундан ташқари, ичакда холецистокинин ва панкреозимин ишловчи I-хужайралар, гастрин ишловчи G- , ҳамда актив пептидлар (соматостатин ва вазоактив интестинал пептид – VIP) ишлаб чиқарувчи D ва D1 хужайралар топилган.

Панет хужайралари (ацидофил доначалар тутувчи экзокриноцитлар) крипталар тубида якка ёки гуруҳ бўлиб жойлашади, ци-топлазмасининг апикал қисмида ацидофил секрет доначалари тутади. Гистокимёвий усуллар билан текширилганда ушбу доначаларда оқсил, мукополисахаридлар, рух, ферментлардан кислотали фосфатаза, дегидрогеназа, дипептидаза, антибактериал хусусиятга эга бўлган лизоцим аниқланган. Панет хужайраларининг бундай хусусияти уларнинг ҳазм жараёнида ва ичак бактериал флорасини бошқаришдаги ролини белгилайди. Хужайралар цилиндрсимон бўлиб, апикал юзасида калта, сийрак микроворсинкалар ва цитоплазмасида яхши ривожланган донадор эндоплазматик тўр ва Голжи мажмуаси тутади.

Ичак эпителийсининг регенерацияси крипталар тубида жойлашган хошиясиз ихтисослашмаган хужайраларга боғлиқ. Уларнинг бўлиниши ва ихтисослашиши крипта тубидан ворсинка юзасига қараб боради. Дастлаб крипта тубидаги хужайралар бўлинади (пролиферация), сўнг улар ворсинкага юзасига қараб силжийди (миграция) ва ниҳоят, бу хужайралар ворсинкалар юзасидан тушиб кетади (экструзия). Эпителий хужайраларининг тўлиқ регенерация вақти ўн икки бармоқ ичак учун 48 соат, оч ва ёнбош ичаклар учун 72 соат, йўғон ичак учун 4 суткага эга.

Шиллиқ парда эпителий, хусусий ва мушак қаватлардан иборат.

Ингичка ичак шиллиқ пардасининг *хусусий қавати* ретикулин толаларга бой сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Томирлар атрофидаги бириктирувчи тўқимада эластик толалар кўп бўлади. Бу ерда кўп миқдорда якка (солитар) ёки гуруҳ бўлиб жойлашган лимфоид фолликулалар тўплами ётади. Ингичка ичакнинг дистал бўлимларида фолликуллар йирикроқ бўлиб, шиллиқ парданинг мушак пластинкасига ҳам кириб боради, улар қисман шиллиқ ости пардада ҳам жойлашиши мумкин.

Лимфоид фолликулларнинг гуруҳ бўлиб жойлашиши *Пейер тилакчаларини* (бляшкалари) ҳосил қилади. Улар асосан ёнбош ичакда

жойлашади. Пилакчаларнинг сони ва катталиги ёшга қараб ўзгаради. Ўн икки бармоқ ичакда Пейер пилакчалари майда бўлиб, ёнбош ичакка борган сари улар катталашиб, таркибидаги лимфоид фолликулларининг сони ортиб боради. Пейер пилакчаларида учта: фолликуляр, гумбаз ва парафолликуляр зоналар фарқланади. Гумбаз зона деб фолликулаларнинг юзасни қоплаб турувчи қисмига айтилади, гумбаз зона ичак бўшлиғига туртиб чиқиб туради. Гумбаз зонаси криптлар билан чегараланади. Ворсинкалар бўлмайди. Гумбаз эпителийсида жиякли, кам ихтисослашган жияксиз, «тукли» (нейроэпителиал) ва М-ҳужайралар, баъзан қадахсимон ва эндокрин ҳужайралар учрайди. Пейер пилакчалари организм иммун системасининг муҳим қисми бўлиб, антигенлар билан алоқа қилишда ва секретор иммуноглобулинлар ишлаб чиқаришда муҳим роль ўйнайди.

Шиллиқ парданинг *хусусиймушак қавати* икки қават: ички-айлана, ташқи — бўйлама йўналган силлиқ мушаклардан ташкил топган. Ички мушак қаватидан ворсинка ва криптларнинг хусусий қаватига қараб айрим мушак толалари йўналади. Бу ерда мушак толалари ворсинка стромаси ва базал мембрана билан боғланувчи аргирофил толалар билан ўралган бўлади. Ушбу мушак толаларининг қисқариши ворсинкаларнинг калталашиши ва сўрилган модданинг шиллиқ парда томирлари томон сўрилишини таъминлайди.

Шиллиқ ости пардасийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Бу парда қон томирларга ва нерв охирларига бой. Ўн икки бармоқли ичак шиллиқ ости пардасида дуоденал (Бруннер) безлари жойлашади. Бу безлар мураккаб найсимон тармоқланган шиллиқ безлардир. Дуоденал безларнинг охирги секретор бўлими ўта тармоқланган бўлиб, цилиндрсимон шиллиқ ҳужайралардан ташкил топган. Бруннер безларининг чиқарув найлари кубсимон ҳужайралар билан қопланган бўлиб, шиллиқ парда орқали ўн икки бармоқ ичакнинг криптларига очилади. Бруннер безларининг секретари меъдадан тушган кислотали химусни нейтраллайди.

Дуоденал безлар секретари таркибидаги дипептидларни аминокислоталаргача парчаловчи дипептидаза, карбон сувларни парчаловчи амилаза ферментлари бўлади. Бундан ташқари дуоденал секрет меъда ости безининг амилolitik фаолиятини кучайтиради. Дуоденал безларда секретин, дуоденин ва бошқа гормонлар ишлаб чиқарилади, деб ҳам қаралади.

Ингичка ичак *мушак пардаси*² қават - ички айлана ва ташқи бўйлама йўналган силлиқ мушак толаларидан иборат. Айлана қавати маятниксимон, бўйлама қават перистальтик харакатни таъминлайди. Мушак толалари орасида нерв чигаллари, томирлар тутган сийрак толали бириктирувчи тўқима қатламлари жойлашади.

Сероз парда устидан бир қават ясси эпителий — мезотелий билан қоплаган зич шакланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Ўн икки бармоқли ичакнинг фақат олд томони сероз парда билан қопланган, қолган қисмлари адвентициал парда билан ўралган.

Озиқ моддалар сўрилишининг цитофизиологияси

Озиқ моддаларнинг сўрилиши муракаб ферментатив жараён бўлиб, босқичма-босқич амалга ошади (расм). Озиқ моддалар аввало ферментлар таъсирида ичак бўшлиғида парчаланаяди (бўшлиқдаги ҳазм). Шу жараёнда ҳосил бўлган олиго- ва димерлар жиякли хужайралар микроворсинкалари юзасида мономерларгача парчаланаяди (мембранадаги ёки девор олди ҳазми). Хужайра мембранаси орқали сўрилиб ўтган мономерлар жиякли хужайралар цитоплазмасида яна қайта ишланади (хужайра ички ҳазми). Сўнгра улар шиллиқ парданинг хусусий пластинкаси орқали қонга (оқсиллар, углеводлар) ёки лимфага (ёғлар) тушади. Ингичка ичакдаги мембрана ҳазмида ва озиқ моддаларнинг сўрилишида асосан ичак ворсинкалари иштирок этади.

Криптлар эса ворсинкалар учун жиякли энтероцитлар етказиб беради ва крипта-ворсинка системаси фаолиятининг оптимал бўлишини таъминлайди. Ворсинкалар стромасида жойлашган силлиқ мушак

хужайраларининг қисқариши сўрилган моддаларнинг қон томирларга ўтишига имконият яратади. Ичак ворсинкалари тўғриланганда озиқ моддалар эпителий орқали уларнинг стромасига ўтади, капиллярлар эса яна қонга тўлади. Ворсинкалар минутига 4-6 марта қисқаради. Уларнинг ҳаракати овқат сўрилиши жараёнида тезлашиб, оч қолган вақтда секинлашади. Битта ворсинка химус таркибидан минутига $0,03 \text{ мм}^3$ гача озиқ моддаларни сўриб олиши ҳисоблаб чиқилган. Ингичка ичакдаги ворсинкаларнинг умумий сони 1,4 млн дан ортиқлигини назарда тутилса, ичакда минутига 45 см^3 га яқин озиқ моддалар сўрилиши мумкин.

Физиологик ва иммуноморфологик усулларни қўллаш билан вояга етган одам ва лаборатория ҳайвонларида уларнинг жиякли хужайралари микроворсинкалари мембранаси орқали озиқ моддалар мономерларгача парчланиб ўтиши аниқланган. Гликокаликс таркибида бўлган гидролитик ферментлар таъсирида оксиллар аминокислоталаргача парчланиб, карбонсувлар моносахаридлар, ёғлар ёғ кислоталари ва глицерингача парчланади. Ёғлар яхши бўялгани учун уларнинг ҳазм бўлиш жараёни яхши ўрганилган. Ёғларнинг сўрилиши ичак ворсинкаларининг учидан бошланиб, унинг асосига қараб давом этади. Овқатлантиришдан 15-20 минут ўтгандан кейин майда ёғ томчилари (хиломикронлар) аввало жиякли хужайраларнинг микроворсинкалари орасида пайдо бўлади. Бу ерда улар гликокаликсда бўлган липаза ферменти таъсирида глицерин ва эркин ёғ кислоталарига парчланади. Ёғкислоталари холинэстераза ва холинэстерин ёрдамида хужайра томонидан яхши сўрилувчи холестерин эфирларига айланади. Жиякли хужайра мембранасидан ўтгандан кейин холестерин эфирлари парчланади, натижада, эркин ёғ кислоталари пайдо бўлади. Ацилтрансфераза ёрдамида ёғ кислоталари хужайрага сўрилган глицерин билан қайта бирикади (ресинтез) ва майда ёғ (триглицерид) томчиларини (хиломикронларни) ҳосил қилади. Бу жараёнда Голжи комплекси ва митохондриялар муҳим роль ўйнайди. Голжи комплексида хиломикронлар

синтезланади, йиғилади ва везикулалар ёрдамида латерал мембрана томон сўрилади. Сўнгра везикула мембранаси латерал мембрана билан қўшилади, натижада, хиломикронлар хужайралараро бўшлиққа чиқарилади. Улар базал мембрана орқали ворсинка стромасига ўтиб, асосан, лимфа томирларига сўрилади.

Оқсиллар сўрилиши жараёни ҳам ёғлар сўрилиши каби амалга ошади. Вояга етган одамда ҳамма оқсиллар аминокислоталарга парчалангандан сўнггина сўрилади. Янги туғилган баъзи сут эмизувчи хайвонларда ҳазм қилиш аъзолари фаолияти ҳали мукамал бўлмагани учун она сути таркибдаги оқсиллар парчаланмасдан жиякли хужайра орқали тўғридан-тўғри қонга ўтади. К.А.Зуфаров, В. М. Гонтмахер ва А.Й. Йўлдошевлар олиб борган изланишлар натижасида қонга парчаланмаган ҳолда ўтган она сути оқсилларининг буйракнинг проксимал найлари хужайралари томонидан бирламчи сийдик таркибидан реобсорбция қилиб олиниши ва хужайра лизосомалари ферментлари ёрдамида аминокислоталаргача парчаланиши аниқланди. Ҳосил бўлган аминокислоталар қонга чиқарилиб, яна организм эҳтиёжлари учун ишлатилар экан. Ичак эпителийси орқали сув ва унда эриган минерал тузлар, витаминлар ва бошқа моддалар ҳам сўрилади.

ЙЎҒОН ИЧАК

Йўғон ичак ичак найининг дистал қисми бўлиб, у ерда асосан сувнинг сўрилиши ва нажаснинг шаклланиш жараёнлари рўй беради. Йўғон ичак микрофлораси баъзи витаминлар (В-гурух ва К-витаминлар) синтезлашда ва клетчаткани парчалашда иштирок этади. Йўғон ичакда ҳосил бўлган шиллик овқат моддаларнинг ҳазм бўлмаган қолдиқларининг ичак бўйлаб силжишини таъминлайди. Йўғон ичак шиллик қавати орқали турли моддалар (кальций, магний, фосфатлар, оғир металл тузлари) чиқарилади — бу эса йўғон ичакнинг ажратув фаолияти ҳисобланади.

Тузилиши. Йўғон ичак анатомик жиҳатдан турли қисмларга бўлинади:

кўр ичак ва унинг чувалчангсимон ўсимтаси, чамбар ичак (кўтарилувчи, кўндаланг ва пастки тушувчи бўлимлари), «S» симон ёки сигмасимон ва тўғри ичак.

Йўғон ичак девори ҳам бошқа ичаклар каби шиллик, шиллик ости, мушак ва сероз пардалардан иборат. Чамбар ичакнинг барча бўлимлари бир хил тузилган.

Шиллик пардада *фақатгина крипталар* бўлиб, ворсинкалар бўлмайди. Бундан ташқари, шиллик ва шиллик ости пардалар кўпгина бурмалар ҳосил қилади. Бу бурмалар ярим ойсимон бўлиб, айлана ҳолатда жойлашади. Крипталар ингичка ичак крипталарига нисбатан чуқур ва сербар бўлиб, кўплаб қадахсимон ҳужайралар тутади. Шиллик парда эпителийси жиякли ва жияксиз цилиндрсимон ҳужайра (энтероцит)лар, қадахсимон ҳужайралар ҳамда юқорида айтиб ўтилган бир қатор эндокрин ҳужайралардан ташкил топган.

Эпителий остида сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат шиллик парданинг хусусий қавати жойлашади. Бу қават қон томир ва нерв чигалларига бой ва ингичка ичакнинг шундай қаватига нисбатан лимфоид тўқима тўпламларини кўпроқ тутади. Бу тузилмаларнинг сони тўғри ичак томон камайиб боради.

Шиллик парданинг хусусий мушак қавати ички - айлана, ташқи-бўйлама ва қийшиқ йўналган силлик мушаклардан иборат.

Шиллик ости, мушак ва сероз пардалар ингичка ичакнинг шундай пардалари каби тузилган бўлса-да, айрим фарқларга эга. Йўғон ичак шиллик ости пардасида лимфоид фолликуллар кўплаб учрайди. Мушак парда 2 қават-айлана (ички) ва бўйлама (ташқи) йўналган мушаклардан иборат. Ташқи мушакли қавати яхлит бўлмай, мушак ҳужайралари тутам-тутам жойлашиб, бутун чамбар ичак бўйлаб йўналган 3 та тасма ҳосил қилади. Бу жойлар ташқарига туртиб чиқиб турувчи бўртмалар ҳосил қилади. Мушак қатламлари орасида сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима

жойлашиб, у томирлар ва нерв чигаллари тутади.

Йўғон ичакнинг сероз пардаси чамбар ичакни ташқи томондан ўраб туради ва кўп миқдорда ёғ ҳужайралари тутади.

Чувалчангсимон ўсимта кўр ичакнинг ортиғи ҳисобланиб, узунлиги 2-25 см, йўғонлиги 0,5 см дир. Чувалчангсимон ўсимта девори йўғон ичак сингари 4 қават пардадан иборат, лекин баъзи бир фарқлари мавжуд. Шиллиқ пардасида крипталар кўп бўлиб, ичак тешигига нисбатан радиал жойлашган ва кам миқдорда кадаҳсимон ҳужайралари бўлган жиякли эпителий билан қопланган. Йўғон ичакка нисбатан эндокрин ҳужайралар кўпроқ бўлади. Апикал донадор ҳужайралар крипталар тубида кам миқдорда учрайди. Крипта тубида жойлашган кам дифференциаллашган ҳужайралар ичак эпителийсининг тикланишида катта аҳамиятга эга. Хусусий қават сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Бу қават чегарасиз шиллиқ ости пардага ўтади. Шиллиқ парданинг мушак қавати яхши ривожланмаган. Шиллиқ ости пардаси қон томир ва нерв чигалларига бой бўлган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Бу пардада кўплаб лимфоид фолликуллар жойлашган, шунинг учун чувалчангсимон ўсимта *ичак муртаги* деб ҳам аталади.

Мушакли парда силлиқ мушак толаларининг ички айлана ва ташқи бўйлама қаватларидан иборат. Чувалчангсимон ўсимта ташқарисидан сероз парда билан ўралган.

Тўғри ичак. Тўғри ичакда юқори - чаноқ ва пастки – анал қисмлар тафовут этилади. Йўғон ичакнинг чаноқ қисми шилиқ пардасида учта кўндаланг бурма мавжуд бўлиб, уларнинг ҳосил бўлишида шиллиқ ости парда ва мушак парданинг айлана қавати иштирок этади.

Тўғри ичакнинг анал қисмида учта: устунсимон, оралиқ ва тери зоналари тафовут этилади. Устунсимон зонада узунасига жойлашган бурмалар аноректал устунлар ҳосил қилса, оралиқ зонада бу устунлар қўшилиб шиллиқ парданинг эни 1 см ча бўлган силлиқ юзали зонаси – бавосил халқасини

ташқил қилади. Шу бурмалар орасидаги чуқурчалар ректал синусларни ҳосил қилади. Тўғри ичакнинг девори ҳам чамбар ичак каби тузилишга эга.

Шиллик парда эпителий, хусусий ва мушак қаватларидан ташқил топган. Йўғон ичакнинг айрим қисмларида эпителий ҳар хил бўлади. Тўғри ичакнинг юқори қисмида эпителий бир қаватли призматик, устунсимон зонасида кўп қаватли цилиндрсимон, оралик зонасида кўп қаватли ясси мугузланмайдиган ва тери зонасида кўп қаватли ясси мугузланувчи эпителийдан иборат. Кўп қаватли кубсимон эпителий кўп қаватли ясси эпителийга бирдан эгри-бугри аноректал чизик ҳосил қилиб ўтади.

Тўғри ичак эпителийсида жиякли, қадахсимон ва айрим эндокрин хужайралар мавжуд. Эндокрин хужайралар (ECL) ичакнинг устунсимон зонасида кўплаб учрайди. Тўғри ичакнинг юқори қисмларида криптлар кўп бўлса, қуйи томонга қараб улар йўқолиб боради.

Хусусий бириктирувчи тўқимали қавати сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, айрим лимфа фолликулларини тутади. Тўғри ичакнинг устунсимон зонасида юпқа деворли қон томирлар - лакуналар бўлиб, улардан веналарга қон ўтади. Ичакнинг оралик зонасида айрим ёғ безлари учраса, тери қисмида эса терига хос бўлган тузилмалар бўлади.

Шиллик парданинг хусусий мушак қавати ингичка ичакдагидек 2 қават бўлиб, бўйлама йўналган бурмаларгача давом этади - ичакнинг охириги қисмида мушаклар йўқолиб боради. Шунинг учун ҳам ичакнинг бу қисмида шиллик парданинг хусусий қавати тўғридан-тўғри шиллик ости пардага ўтади. Бу қаватлар кўпгина майда бурмали веналар тутади. Бу веналарнинг тиббиётда аҳамияти катта. Уларнинг кенгайиши натижасида шиллик парда силжийди ва кенгайган томир анал тешик юзасига чиқиб қолади, натижада бавосил (геморрой) касаллиги келиб чиқади.

Шиллик ости парда сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган бўлиб, кўплаб вена томирлари, нерв охирилари ва нерв

чигаллари тутати. Бу пардада шунингдек, мушак пардага қадар давом этувчи найсимон безлар бўлади.

Тўғри ичакнинг *мушак пардаси* икки - ички (айлана) ва ташқи (бўйлама) қават бўлиб жойлашган силлиқ мушак хужайраларидан иборат. Айлана мушаклар тўғри ичакнинг юқори ва қуйи қисмларида қалинлашиб, сфинктер ҳосил қилади. Қуйи сфинктер кўндаланг-тарғил мушакдан ташкил топган. Тўғри ичак мушак пардасининг ташқи бўйлама қавати йўғон ичакдан фарқ қилиб яхлитдир. Мушак тутамлари орасида нерв чигаллари ва қон томирларга бой бўлган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима қатламлари жойлашади.

Сероз парда тўғри ичакнинг фақатгина юқори қисмини қоплайди, дистал қисми эса адвентициал парда билан ўралган бўлади.

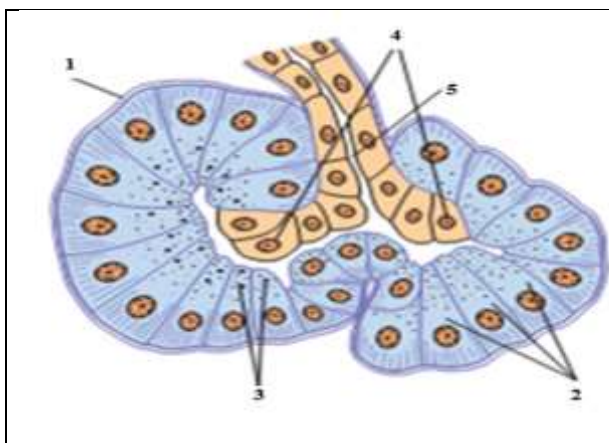
МЕЪДА ОСТИ БЕЗИ

Меъда ости бези овқат ҳазм қилиш системасининг йирик безларидан бири ҳисобланади. У аралаш без бўлиб, эндокрин ва экзокрин қисмлардан иборат. Безнинг экзокрин қисмида трипсин, хемотрипсин, карбокси-пептидаза, амилаза, липаза, эстераза каби ферментларга бой бўлган панкреатик шира ишлаб чиқарилади. Панкреатик шира безнинг чиқарув найи орқали ўн икки бармоқ ичакка тушади ва унинг ферментлари таъсирида оқсил, карбонсув ва ёғлар охириги маҳсулотлари (мономерлари) гача парчаланати. Эндокрин қисмида инсулин, глюкагон, соматостатин, панкреатик полипептид, вазоактив интестинал полипептид каби гормонлар ишлаб чиқарилади. Бу гормонлар организмда углеводлар, оқсиллар ва ёғлар алмашинувини бошқаришда иштирок этади.

Тараққиёти. Меъда ости бези ҳомила тараққиётининг 3-4-ҳафтасида бирламчи ичакнинг дорзал ва 2 та вентрал эпителиал бўртмаларидан ривожланади. Дорзал бўртмадан безнинг тана ва дум қисми, вентрал бўртмадан бош қисми ва безнинг чиқарув найлари ривожланади.

Тузилиши. Анатомик жиҳатдан безнинг бош, тана ва дум қисмлари фарқланади. Безни қопловчи юпқа капсула бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, у безнинг ичкарасига тўсиқлар ҳосил қилиб кириб боради ва безни бўлакчаларга ажратади. Бириктирувчи тўқимали капсула ва тўсиқларда қон томирлар, чиқарув найлари, лимфа томирлари ва нервлар жойлашади. Бўлакчалар экзокрин ва эндокрин қисмлардан иборат. Без массасининг 97% ни экзокрин, 3% ни эндокрин қисми ташкил қилади.

Безнинг экзокрин қисми. Безнинг бу қисми ацинуслар ва чиқарув найларидан иборат. Ацинус меъда ости беzi экзокрин қисмининг структур-функционал бирлиги бўлиб ҳисобланади. Ацинуслар охириги секретор бўлим ва киритма найларини ўз ичига олади, киритма найлардан чиқарув найлар системаси бошланади. Ацинуслар орасида ретикулин толалар, қон капиллярлари ҳамда вегетатив нерв системасининг нерв толалари ва нерв тугунлари жойлашади. Ацинуслар девори 7-12 та йирик экзокрин панкреатоцитлар ёки ациноцитлардан ва бир неча майда най хужайралари ёки центроациноз хужайралардан ташкил топган (расм 16.11).



Расм.16.11. Панкреатик ацинус.
1- базал пластинка; 2- ациноцитлар; 3- зимоген гранулалар; 4- центроацинар хужайралар; 5- киритма найи

Ацинар хужайраларда апикал зимоген ва базал (гомоген) зоналари аниқ ажралиб туради. Электрон микроскопда ацинар хужайралар пирамидасимон шаклига эга бўлиб, уларнинг кенг асоси базал мембранада ётади. Хужайраларнинг латерал цитолеммаси зич бириктирувчи комплекс ва

десмосомалар ҳосил қилади. Ацинар ҳужайраларнинг апикал (зимоген) зонаси оксифил бўялади. Зимоген зона асосан йирик (диаметри 80 нм гача) ўртача электрон зичликдаги зимоген гранулалар тутди. Улар орасида суст электрон зичликка эга бўлган прозимоген (етилмаган) доначалар ҳам учраб туради. Гомоген зонада асосан донадор эндоплазматик тўр элементлари жойлашган бўлиб, улар параллел жойлашган ясси қопчалар (цистерналар)дан иборат. Рибосомалар сони кўп бўлганлиги сабабли бу зона базофил бўялади. Юмалоқ ядро ҳужайранинг базал қисмига яқин жойлашган, 1-2 та ядроча тутди. Яхши ривожланган Голжи комплекси цитоплазманинг ядро усти зонасида жойлашган. Турли ўлчамдаги ва шаклдаги митохондриялар асосан Голжи комплекси атрофида ва ҳужайра цитолеммасининг остида тарқалганган.

Ацинар ҳужайраларнинг секретор фаолияти циклик жараён бўлиб, унда куйидаги босқичларни кузатиш мумкин: 1) ферментлар синтези учун зарур бўлган оддий бирикмаларнинг ҳужайрага кириши; 2) донадор эндоплазматик тўрда синтез бўлиши; 3) секретнинг Голжи комплексида «етилиши»; 4) тайёр секрет маҳсулотининг прозимоген ва зимоген ҳолида тўпланиши; 5) секрет маҳсулотининг ҳужайрадан ажралиши. Секретор цикл ўртача 1,5 - 2 соат давом этади. Бироқ организмнинг ҳазм ферментларига бўлган физиологик эҳтиёжга қараб қисқариши ва аксинча, узайиши мумкин.

Ацинар ҳужайралардан ажралган секрет *киритма найга* тушади. Унинг деворини ташкил қилган кубсимон ҳужайралар баъзан ацинар ҳужайраларнинг ён томонига зич ёпишиб, улар билан умумий базал мембранада жойлашади. Баъзи ҳолларда киритма най ацинус бўшлиғига ботиб киради, натижада киритма най ҳужайралари ацинар ҳужайраларнинг апикал юзасини қоплайди. Шунга кўра бундай ҳужайралар *центроацинар ҳужайралар* деб ҳам аталади. Центроацинар ҳужайралар ясси шаклда бўлиб, овал йирик ядроси оқиш цитоплазмасининг юпқа қавати билан ўралган. Цитоплазмада органеллалар суст ривожланган. Ҳужайраларнинг ацинус

бўшлиғига қараган эркин юзасида микроворсинкаларни учратиш мумкин.

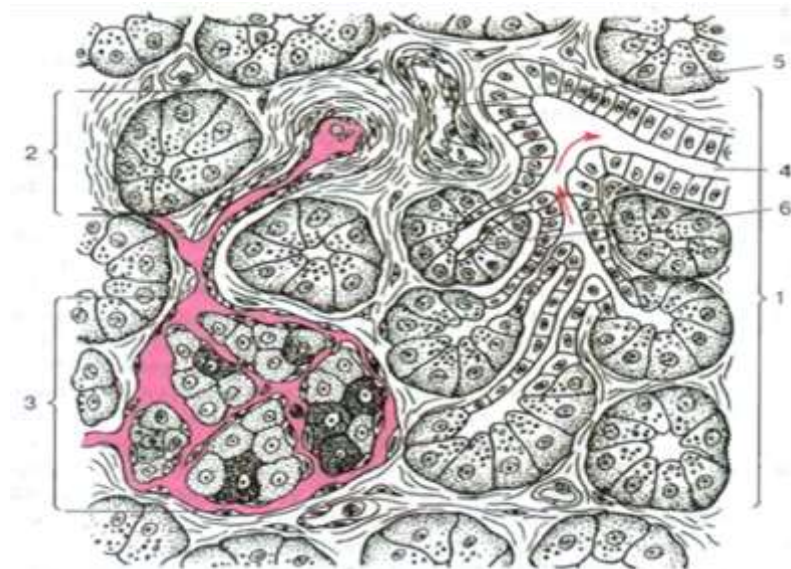
Киритма найлари *бўлакчалар ичи найларга* ўтади. Уларнинг девори бир қават кубсимон эпителий билан қопланган. Хужайралар цитоплазмасида оз миқдорда митохондриялар ва эркин рибосомалар, суствивожланган Голжи комплекси ва силлиқ эндоплазматик тўр элементларини тутди. Бўлакчалар ичи найлар меъда ости безида суствивожланган бўлади, шу белгисига қараб кулоқ олди безидан яққол ажралиб туради. Киритма ва бўлакчалар ичи найлари хужайралари панкреатик шира таркибидаги бикарбонатлар, тузлар ва сув секрециясида иштирок этади.

Бўлакчалар ичи найлари без бўлаклари орасидаги бириктирувчи тўқимали тўсиқларда жойлашган *бўлакчалараро найларга* давом этади. Улар эса ўз навбатида меъда ости безининг *умумий чиқарувнайига* қўшилади. Умумий най безининг дум қисмидан бош қисмигача давом этиб, бу ерда умумий ўт йўли билан биргалиқда ўн икки бармоқли ичак бўшлиғига очилади. Бу найлар девори шиллиқ парда билан қопланган. Шиллиқ парда бир қаватли баланд призматик эпителий ва сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат хусусий пластинкадан ташкил топган. Эпителий таркибида баланд призматик хужайралардан ташқари қадахсимон ҳамдапанкреозимин ва холицестоксинин гормонларини синтезловчи эндокрин хужайралар учрайди. Бу гормонлар таъсирида меъда ости бези ацинар хужайраларининг секретор фаоолияти ва жигардан ўт ажралиши кучаяди. Умумий чиқарув найининг қуйилиш жойида айлана силлиқ мушак толалари қалинлашиб, сфинктер ҳосил қилади.

Безининг эндокрин қисми ацинуслар орасидаги бириктирувчи тўқимада жойлашган панкреатик (Лангерганс) оролчалардан иборат. Кўпчилик оролчалар атрофдаги тўқимадан бириктирувчи тўқимали капсула билан ажралган бўлса, айрим оролчалар эса, айниқса майда оролчалар, экзокрин паренхима билан қўшилиб кетган бўлади. Оролчаларнинг сони безининг бош-тана-дум йўналишида ортиб боради. Оролчалар эндокрин хужайралар -

инсулоцитлардан ташкил топган. Улар орасида фенестрланган типдаги яхлит базал мембранали қон капиллярлари жойлашади. Қон капиллярлари атрофида перикапилляр бўшлиқ бўлиб, инсуляр гормонлар аввало шу бўшлиққа, сўнгра капиллярлар девори орқали қонга тушади (расм 16.12).

Расм.16.12. Меъда ости безининг тузилиши схемаси: 1 — бўлакча; 2 — панкреатик ацинус; 3 — панкреатик оролча; 4 — бўлакчаларичи чиқарув найи; 5 — қон томирлари; 6 — центроациноз хужайралар.



Инсулоцитлар ацинар хужайраларга қараганда кичикроқ бўлиб, уларнинг цитоплазмасида донадор эндоплазматик тўр, Голжи комплекси яхши ривожланган, майда митохондриялар ва секрет доначалари кўп бўлади. Секрет доначаларининг физик-кимёвий ва морфологик хусусиятларига қараб инсулоцитларнинг 5 тури фарқланади: В- (базофил), А- (ацидофил), Д- (дендритик), Д1-(аргирофил) ва РР-хужайралар. Инсулоцитларнинг 70-75% ни В-хужайралар ташкил қилади. Улар асосан оролча марказида жойлашади. Секрет доначаларининг катталиги 275 нм атрофида бўлиб, улар базофиллик хусусиятига эга. В-хужайраларнинг секрет доначаларида инсулин гормони тўпланади. Инсулин тўқималарни глюкозага нисбатан ўтказувчанлигини оширади ва қондаги қанд миқдорини камайтиради. Ўзлаштирилган ортиқча глюкоза хужайраларда, айниқса, жигар ва мушак

хужайраларида гликогенга айланади ва захира сифатида тўпланади.

А-хужайралар инсулоцитларнинг 15-20%ни ташкил қилади ва улар кўпинча оролчанинг периферик қисмида жойлашади. Бу хужайралар секрет доначаларининг катталиги 230 нм атрофида. А-доначалар оксифил хусусиятга эга. А-хужайралар секрет доначаларида глюкогон гормони тўпланади. Глюкогон инсулиннинг антагонисти ҳисобланади ва унинг таъсирида гликоген глюкозага парчаланади, натижада, қондаги қанд миқдори ошади.

Шундай қилиб, инсулин ва глюкогон гормонлари қондаги глюкоза миқдорининг доимийлигини таъминлайди.

Д-хужайралар инсулоцитларнинг 5-10% ини ташкил қилади. Бу хужайралар ноксимон, баъзан, юлдузсимон шаклдаги хужайралар бўлиб, улар ҳам, панкреатик оролчаларнинг периферик қисмида жойлашади. Д-хужайралар секрет доначаларининг катталиги 325 нм атрофида бўлади. Д-хужайралар соматостатин гормонини ишлаб чиқаради. Бу гормон А- ва В-хужайраларнинг фаолиятини тормозлайди.

Инсулоцитлар орасида оз миқдорда Д1 - хужайралари ҳам учрайди. Бу хужайралар цитоплазмасида майда (160 нм) аргирофил доначалар тутаяди. Д1-хужайралар вазоактив интестинал полипептид (ВИП) ишлаб чиқаради. ВИП артериал босимни пасайтиради, меъда ости беши шираси ва гормонлар ажралишини кучайтиради.

РР-хужайралар инсулоцитлар орасида жуда кам (2—5%) бўлиб, улар меъда ва меъда ости беши ширалари ажралишини кучайтирувчи панкреатик полипептид ишлайди. РР-хужайралар полигонал шаклда бўлиб, цитоплазмасида жуда майда (140 нм гача) доначалар тутаяди.

Меъда ости беши бўлақларида юқорида айтиб ўтилган, ацинар ва эндокрин хужайралардан ташқари, секретор хужайраларнинг яна бир тури бўлган оралик ёки ациноинсуляр хужайралар учрайди. Ациноинсуляр хужайралар тўп-тўп бўлиб ацинуслар орасида жойлашади. Бу

хужайраларнинг ўзига хос хусусияти шундан иборатки, уларнинг цитоплазмасида икки хил доначалар: ацинар хужайраларга хос бўлган йирик зимоген доначалари ва эндокрин хужайраларга хос - майда секрет доначалари учрайди. Ациноинсуляр хужайраларнинг кўпчилиги қонга ҳам эндокрин, ҳам зимоген доначаларини ажратади. Камдан-кам ҳолларда ҳар икки хил секрет доначалари безнинг чиқарув найига тушади.

ЖИГАР

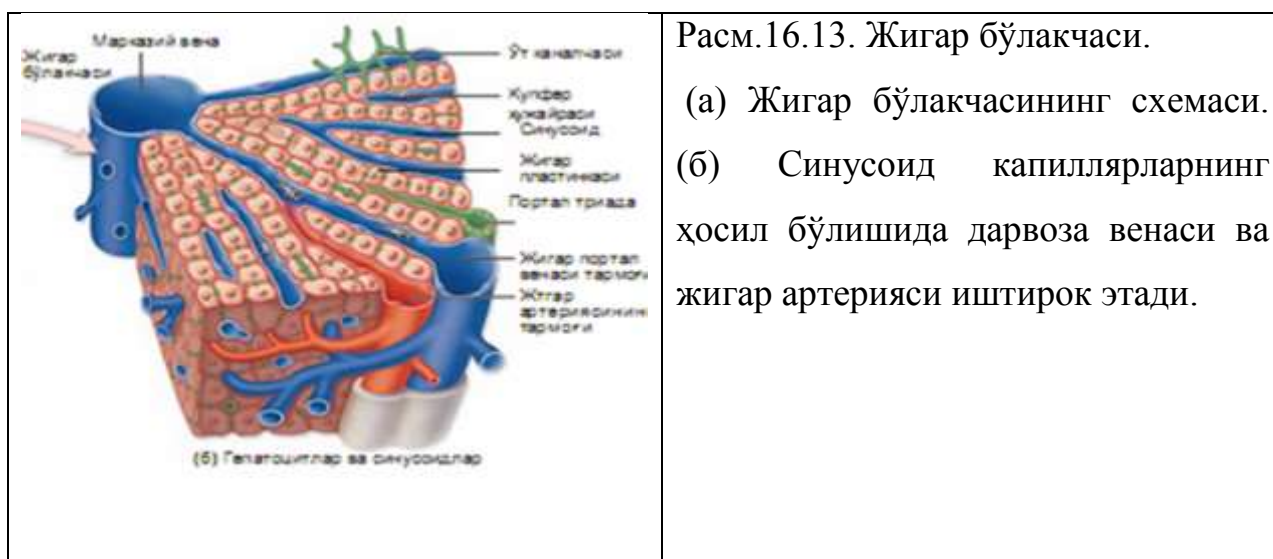
Жигар ҳазм системасининг энг йирик беzi бўлиб, организм учун муҳим бўлган қатор вазифаларни бажаради:

1. Жигарда модда алмашинуви натижасида ҳосил бўлган захарли моддалар зарарсизлантирилади; гормонлар, биологик аминлар ҳамда дори моддалари кучсизлантирилади.
2. Жигар ҳимоя вазифасини ҳам бажаради, унинг юлдузсимон ретикулоэндотелиоцитлари (Купфер хужайралари) микроорганизмлар ва ёт (зарарли) моддаларни ушлаб қолиш ҳамда парчалаш хусусиятига эга.
3. Жигарда гликоген ҳосил бўлади ва тўпланади, у қондаги глюкоза миқдорини мунтазам бошқариб туради.
4. Жигарда қон плазмасининг альбумин, глобулин, фибриноген, протромбин каби муҳим оқсиллари синтезланади.
5. Жигарда ичакда ёғлар сўрилишида муҳим аҳамиятга эга бўлган ўт суюқлиги ҳосил бўлади.
6. Жигар хужайра мембраналарининг зарур таркибий қисми бўлган холестерин алмашинувида муҳим роль ўйнайди.
7. Жигарда организм учун зарур бўлган А, Д, Е, К каби ёғда эрувчи витаминлар тўпланади.
8. Эмбрионал даврда жигар қон яратувчи аъзо ҳисобланади.

Тараққиёти. Жигарнинг тараққиёти эмбриогенезнинг 3-ҳафтасидан – ўрта ичак найининг вентрал девори энтодермасининг (жигар кўрфази) қорин

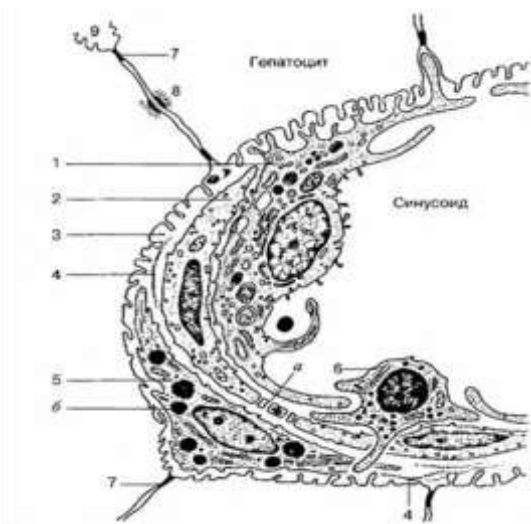
тутқичига халтасимон ботиб кириши билан бошланади. Жигар кўрфази ривожланиш давомида юқори – краниал ва пастки – каудал бўлимларга бўлинади. Краниал қисмидан жигар ва жигар найлари, каудал қисмидан ўт копи ва унинг чиқарув найлари ривожланади. Жигар кўрфазининг бошлағич қисми, яъни краниал ва каудал қисмлари қўшилган жойда умумий ўт йўли шаклланади. Краниал қисми хужайралари қорин тутқичи вентрал варағининг мезенхимасига ўсиб кириб, эпителиал тасмаларни ҳосил қилади. Улар орасида сариклик копи венасидан ҳосил бўлган кенг қон капиллярларининг тўри ўтади, кейинчалик ушбу веналардан дарвоза венаси шаклланади. Ривожланишнинг иккинчи ярмида дарвоза венаси бўйлаб бириктирувчи тўқимали тасмалар кира бошлайди, натижада жигар бўлакчалари ҳосил бўлади.

Тузилиши. Жигар ташқаридан қорин парданинг висцерал варағи билан зич бирикиб кетган зич бириктирувчи тўқимадан иборат фиброз парда (Глиссон капсуласи) билан қопланган. Жигар паренхимаси жигар бўлакчаларидан ташкил топган (расм 16.13).



Жигар классик бўлакчалари жигарнинг структура-функционал бирлиги ҳисобланади. Классик жигар бўлакчалари кенглиги 1,5мм дан ошмайдиган кўп бурчакли призма шаклидаги тузилмалар бўлиб, бир-биридан юпқа бўлакчалараро бириктирувчи тўқима билан ажралиб туради, шунинг учун

жигар бўлакчаларининг чегараси аниқ кўринмайди. Бириктирувчи тўқимада бўлакчаларо артерия, вена ва ўт йўллари - «*жигар триадалари*» жойлашган. Бириктирувчи тўқима фақат қон томирлар атрофидагина учрайди, шу сабабли жигар бўлакчаларининг чегарасини жигар триадалари билан аниқлаш мумкин. Ушбу бўлакчаларо бириктирувчи тўқима чўчка ва айиқ жигарида яхши ривожланган бўлади, шунинг учун жигар бўлакчалари яққол ажралиб туради. Одам жигарида бўлакчаларо бириктирувчи тўқиманинг қалинлашиши жигар циррозида кузатилади. Жигар бўлакчалари жигар пластинкалари ва улар орасидан ўтувчи синусоид қон капиллярлардан ташкил топган. Жигар пластинкалари жигар хужайралари - *гепатоцитлардан* иборат. Ҳар бир бўлакчанинг марказида марказий вена жойлашган, жигар пластинкалари ва *синусоид капиллярлар* эса унга қараб радиал йўналган бўлади. Синусоид капиллярлар деворида икки типдаги эндотелий хужайралари бўлади. Биринчи типдаги хужайралар органеллалари кам бўлган ясси эндотелий хужайраларидан иборат бўлса, иккинчи типдаги хужайраларни - юлдузсимон ретикулоэндотелиоцитлар ёки Купфер хужайралари ташкил этади. Купфер хужайралари моноцитлардан келиб чиққан фагоцитларга хос тузилган бўлиб, ўсимталарга эга, цитоплазмасида кўпгина лизосомалар ва фагосомалар тутати. Ёт (зарарли) моддаларни фагоцитоз қилиш вақтида юлдузсимон ретикулоэндотелиоцитлар синусоид капиллярлар деворидан ажралиб, эркин макрофагларга айланиши ҳам мумкин. Жигар бўлакчасининг четки қисмларида ва марказий вена атрофидагина синусоид капиллярлар деворида базал мембрана мавжуд, қолган жойларида базал мембрана бўлмайди. Бу жойларда синусоид капиллярлар девори фақатгина эндотелий ва Купфер хужайраларидан иборат (расм 13).



Расм.16.14. Жигар синусоид капиллярининг тузилиши схемаси: 1 — юлдузсимон макрофаг (Купфера хужайраси); 2 — эндотелиоцит: а — пора (тўрсимон зона); 3 — перисинусоидал бўшлик (Диссе бўшлиғи); 4 — ретикуляр толалар; 5 — липоцит (б) ёғ томчилари; 6 — Pit хужайраси (жигар табиий киллери-донадор лимфоцит); 7 — гепатоцитларнинг зич контактлари; 8 — десмосома; 9 — ўт капилляри.

Синусоид капилляр девори билан гепатоцитлар ўртасида *перисинусоидал бўшлиқ* ёки *Диссе бўшлиғи* мавжуд. Эндотелий хужайраларининг бир-бири билан бириккан жойларида майда тешикчалар бўлиб, улар орқали қон плазмаси Диссе бўшлиғига тушади. Лекин қоннинг шаклли элементлари бу тешиклардан ўта олмайди. Баъзи патологик ҳоллардагина қон шаклли элементлари Диссе бўшлиғига ўтиши мумкин. Диссе бўшлиғида қон плазмасидан ташқари гепатоцитларнинг микроворсинкалари, баъзан Купфер хужайраларининг ўсимталари, жигар пластикаларини ўраб турувчи аргирофил толалар ҳамда *перисинусоидал липоцит* хужайраларининг ўсимталари бўлади. Перисинусоидал липоцитлар катталиги 5-10 мкм атрофидаги нотўғри шаклга эга хужайралар бўлиб, гепатоцитлар орасида жойлашади. Уларнинг оз миқдорда калта ўсимталари бўлиб, цитоплазмасида доимо ёғ томчилари тутади. Липоцитлар ёғда эрувчи витаминларни (витамин А ни) тўплашда ва фибробластларга ўхшаб толалар ишлаб чиқаришда қатнашади, деган тахминлар

бор. Баъзан Диссе бўшлиғида яна бир хужайра – *чуқурча хужайралари ёки pit хужайралари* ҳам учрайди. Улар катта донатор лимфоцитлар турига киради. Pit-хужайралар юмалоқ ёки овал шаклга эга бўлиб, йирик ядроси бўлади. Цитоплазманинг гепатоцитларга қараган қисмида кўпгина узун ва эгри-бугри секретор доначалар тутаяди. Pit-хужайралари табиий киллерлик вазифасидан ташқари эндокрин вазифани ҳам бажараяди. Шунга кўра ушбу хужайралар жигарнинг ҳолатига кўра қарама-қарши фаолият олиб бориши мумкин, яъни патологик ҳолатларда табиий киллерлар сифатида зарарланган гепатоцитларни парчалайди, тузалиш даврида эса эндокрин фаолиятини намоён этади, бунда улар гепатоцитлар пролиферациясини кучайтирувчи фактор ишлаб чиқараяди.

Жигар пластинкаларида гепатоцитлар икки қатор бўлиб жигар тўсинларини ҳосил қилади, ушбу тўсинларда гепатоцитлар орасида ўт йўллариининг бошланғич қисми бўлган ўт каналчалари жойлашади. Ўт каналчалариининг хусусий девори бўлмайди, улар гепатоцитлар мембраналари орасидаги тор ёриқдан иборат. Демак, ўт каналчалариининг девори гепатоцитларнинг цитоплазматик мембранасидан иборат. Ўт каналчалари хужайралараро бўшлиқ билан алоқа қилмайди, чунки ўт каналчалари ҳосил бўлишида гепатоцитлар бир-бири билан десмосома ва зич бирикиш ҳосил қилади. Бу эса ўт таркибидаги моддаларнинг хужайралараро бўшлиқ орқали қонга ўтишига йўл қўймайди.

Жигар хужайралари - *гепатоцитлар* кўп бурчакли (полигонал) шаклидаги йирик хужайралар (диаметри 20-25 мкм) бўлиб, жигар хужайра элементларининг 60% ини ташкил қилади. Гепатоцитлар синусоид капиллярлар ва ўт каналчалари билан алоқада бўлгани учун уларда икки қутб фарқланади: қон капиллярларига қараган синусоидал (томирли ёки васкуляр) ва ўт каналчаларига қараган билиар қутблари. Гепатоцитларнинг синусоидал юзаси кўпгина микроворсинкаларга эга ва улар Диссе бўшлиғига чиқиб туради. Жигар хужайралариининг ядроси овал ёки юмалоқ бўлиб, турли хил катталиқка (7 дан 16 мкм гача) эгадир. Бир ядроли гепатоцитларнинг 10-20%

ининг хромосома тўплами диплоид бўлса, қолганлари тетраплоид ёки полиплоид тўпламга эга бўлади. Икки ядроли гепатоцитлар ҳам кўп учрайди. Йирик ядроча ядрода эксцентрик жойлашади. Уларнинг сони 4-6 тагача бўлиши ҳам мумкин. Гепатоцитлар цитоплазмаси турли хил органеллаларга бой. Уларда 2,5 мингга яқин митохондриялар бўлиб, цитоплазмада деярли бир хил тарқалган. Донадор эндоплазматик тўр яссилашган каналчалардан иборат бўлиб, рибосомалар каналчалар деворига зич бирикади. Силлик эндоплазматик тўр найча ёки пуфакчалардан тузилган бўлиб, цитоплазмада тўп-тўп ёки тарқалган ҳолда жойлашади. Донадор эндоплазматик тўр қон оксиллари синтезида, силлик эндоплазматик тўр гликоген метаболизмида иштирок этади. Гликоген жигар хужайрасининг муҳим ва доимий таркибий қисми ҳисобланади. Донадор эндоплазматик тўр каналчалари атрофида ёғ кислоталари алмашинувида иштирок этувчи *пероксисомалар* жойлашади.

Голжи мажмуаси кучли ўт суюқлиги ишлаб чиқариш вақтида гепатоцитнинг билиар юзасига қараб силжийди. Голжи мажмуаси атрофида алоҳида ёки гуруҳ бўлиб жойлашган лизосомаларни кўриш мумкин.

Овқат қабул қилгандан 3-5 соат (максимум 10-12 соат) дан сўнг гепатоцитлар цитоплазмасида гликоген миқдори ошади. 24-48 соатдан сўнг эса гликоген глюкозага айланади ва цитоплазмадан йўқолади. Ёғли овқат истеъмол қилгандан сўнг, бўлакчаларнинг периферик зонасида гепатоцитлар цитоплазмасида ёғ томчилари пайдо бўлади. Баъзи касалликларда, масалан алкохолизм, бош мия травмаси, нурланишда ёғ тўпланиши патологик ҳолатга ўтиши, яъни гепатоцитларнинг семириши кузатилади.

Жигар пластинкаларини ҳам эндокрин, ҳам экзокрин вазифаларни бажарувчи мураккаб безнинг секретор охирлари деб ҳисоблаш мумкин. Чунки жигар хужайралари бир томондан глюкоза, қон плазмаси оксилларини, липопротеидлар ва бошқа қатор моддаларни ишлаб, уларни қонга чиқарса, иккинчи томондан - ўт суюқлигини ҳосил қилиб, уни ўт йўллари орқали ўн икки бармоқли ичакка ажратади. Жигар секретор

фаолиятининг ўзига хос кундалик ритми мавжуд бўлиб, унда кундузи кўпроқ ўт суюқлиги ҳосил бўлса, кечаси - кўпроқ гликоген синтезланади. Ўт суюқлиги билан қон жигар бўлакчаларида қарама-қарши йўналишда, яъни қон бўлакча марказига қараб, ўт суюқлиги эса марказдан бўлакча чети томон ҳаракат қилади. Бу классик жигар бўлакчасининг асосий хусусиятларидан биридир.

Портал бўлакча гепатоцитларнинг экзокрин фаолияти билан боғлиқ бўлиб, ўт суюқлиги учта классик бўлакча сегментидан портал соҳанинг марказида жойлашган ўт найчаларига йиғилади. Агар классик бўлакча марказий вена атрофидаги тўқимадан иборат бўлса, портал бўлакча жигар триадаларини (портал зона) ўраб турган тўқимадир. Портал бўлакча учбурчак шаклидаги тузилма бўлиб, унинг учларида марказий веналар, марказида эса жигар триадаси жойлашган. Портал бўлакча ёнма-ён жойлашган учта классик бўлакчаларининг маълум қисмларини ўз ичига олади ва сон жиҳатидан классик жигар бўлакчаларидан деярли икки марта кўп. Портал бўлакчаларда қон оқими унинг марказидан четга қараб, ўт суюқлиги эса унинг четки қисмларидан марказига қараб ҳаракат қилади.

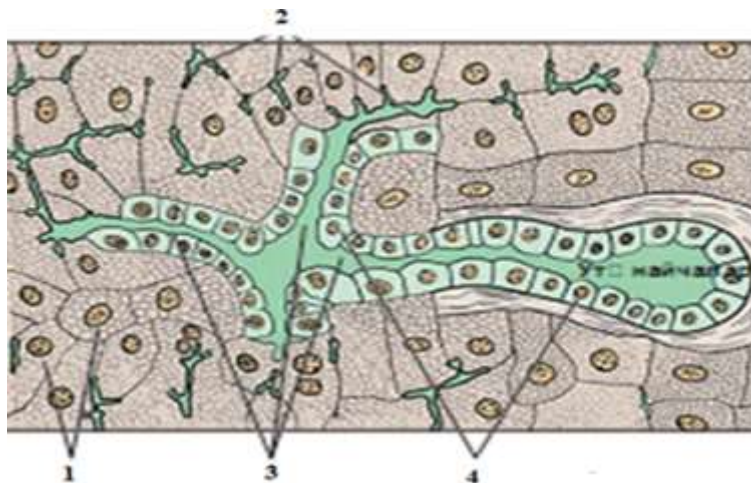
Жигар ацинуси гепатоцитларнинг кислород билан турли даражада таъминланганлигини кўрсатади. Портал соҳа олдидаги гепатоцитлар жигар артериясига яқин жойлашган бўлиб, бу соҳа ацинуснинг I зонасини ҳосил қилади. Ушбу соҳанинг гепатоцитларга кислород ва озик моддалар кўпроқ тегиб, улар томонидан плазма оқсилларини ишлаб чиқарилишини таъминланади. III зона гепатоцитлари эса марказий венага яқин соҳаларда жойлашгани сабабли, камроқ кислород ва озик моддаларга эга бўлади. Бу соҳада ўз навбатида гликолиз жараёнлари, липидлар алмашинуви ва доривор моддаларнинг детоксикацияси учун шароит яратилган. II зона оралик ҳисобланиб, таркибидаги гепатоцитлар фаолияти ҳар иккала (I ва III) зоналар ҳужайралари фаолиятини ўзида мужассамлаштирган. Кўпгина

патологик ўзгаришларни тушуниш учун жигар ацинуси хусусиятларидан фойдаланилади.

Жигар ацинуси ёнма-ён жойлашган иккита классик жигар бўлакчаларининг қисмларидан иборат ва тахминан ромб шаклига эга. Ацинуснинг ўткир бурчакларида марказий веналар, ён бурчакларида эса, триадалар жойлашган. Ацинусда ҳам қон марказдан четга қараб оқади.

Ўт йўллари

Ўт йўллари жигар пластинкаларини ташкил этган гепатоцитлар оралиғидаги майда ўт каналчаларидан бошланади. Жигар бўлакчаларининг периферик соҳаларида ўт каналчалари Геринг каналчалари (холангиолалар)га йиғилади ва бўлаклараро ўт йўлларига қуйилади. Ўт йўллари қопловчи эпителий хужайралари юпқа базал мембранада жойлашган кубсимон хужайралардир. Хужайранинг апикал қисмида оз миқдорда микроворсинкалар, ён юзаларида эса десмосомалар ҳамда интердигитациялар учрайди. Хужайра цитоплазмасида органеллалар кам бўлади. Бўлаклараро ўт найи портал йўлнинг бириктирувчи тўқималаридан ўтади ва жигар найининг бошланғич қисмини ҳосил қилади (расм 16.15).



Расм.16.15. Ўт каналчалари.

1-гепатоцитлар; 2- ўт каналчалари; 3- холангиолалар (Герринг каналчалари); 4- холангиоцитлар.

Ўт қоғи чўзиқ ноксимон шаклга эга. Унда туб, тана, воронка ва бўйин

қисмлар тафовут этилади. Ўт қопи узунасига 10 см бўлиб, туб қисми жигарнинг олдинги қиррасига етади. Ўт пуфаги деворида шиллик, мушак - фиброз, адвентициал ва фақат пастки юзасини ўраб турувчи сероз пардалар товут этилади. Шиллик пардаси эпителий ва хусусий бириктирувчи тўқима қаватларидан иборат бўлиб, кўп тармоқланган бурмалар ҳосил қилади. Ўт қопи ва жигардан ташқари ўт йўллари бир қаватли цилиндрсимон эпителий билан қопланган, хужайраларининг апикал қисми жиякли, ядроси базал қисмида жойлашган. Эпителий хужайралар орасида қадахсимон хужайралар, ўт қопининг бўйин соҳасида эса шиллик безлар учрайди. Хусусий қавати қон томирларга бой бўлган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Ўт қопининг мушак-фиброз пардаси турли йўналишдаги силлик мушак тутамларидан иборат. Ўт қопининг тана қисмида мушаклар бўйлама, бўйин қисмида эса айлана жойлашган. Мушак тутамлари орасида бириктирувчи тўқима қатватлари жойлашади. Ўт қопи ташқаридан сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат адвентициал парда билан ўралган. Ўт қопида ўт суюқлиги тўпланади, концентрацияси ошади.

Жигар ташқарисидаги ўт йўллари – ўт қопидан чиқувчи най ва умумий ўт йўлининг девори шиллик, мушак ва адвентициал пардалардан иборат. Шиллик парда бир қаватли цилиндрсимон эпителий билан қопланган. Мушак парда бўйлама ва айлана йўналган силлик мушак тутамларидан иборат. Мушак тутамлари орасидаги бириктирувчи тўқимада кўпгина эластик толалар жойлашади. Ўт йўлларининг айлана мушаклари 2 жойда сфинктер (ўт қопи найининг бошланиши ва умумий ўт йўлининг охирида) ҳосил қилади. Улар ёрдамида ўтнинг ўн икки бармоқли ичакка тушиши бошқариб турилади. Ўт йўлларининг адвентиция пардаси ўзлари жойлашган боғламлар билан қўшилиб кетган бўлади.

Жигарда қон айланиши. Жигарда қон томирлар системаси классик жигар бўлакчаларга нисбатан уч қисмга: бўлакчаларга қон олиб келувчи,

бўлакчаларда қон айланиш ва бўлакчалардан қон олиб кетувчи системаларга ажратилади. Олиб келувчи система дарвоза венаси ва жигар артериясидан бошланади. Жигарга дарвоза венаси орқали келаётган қоннинг 3/4 қисми меъда, ичак, талоқ ва меъда ости безидан йиғилади ва ичакда сўрилган турли озик моддаларга бой бўлади. Бу икки йирик томир жигар дарвозасидан кириб, бўлаклар, сегментар, бўлакчалараро, бўлакчаларатрофи артерия ва веналарга тармоқланади. Жигар триадасининг таркибий қисмига артерия ва венанинг бўлакчалараро тармоқлари киради. Жигарга қон олиб келувчи артериялар мушак типига артерия бўлса, портал венанинг барча тармоқлари мушак элементлари ўртача ривожланган томирлардан ташкил топган. Бўлакчалардан қон олиб чиқувчи веналар мушаксиз томирлар ҳисобланади. Жигар бўлакчаларини ўраган артерия ва вена бўлакчалар ичида синусоид капиллярларга қуйилади. Бу ерда артерия ва вена қони аралашади. Синусоид капиллярлар бўлакчаларда қон айланиш системасини ташкил қилади. Бу ерда жойлашган сфинктер жигар эҳтиёжига қараб артериал ёки веноз қоннинг ўтишини бошқариб туради. Жигар бўлакчасининг капиллярлари марказий вена ҳамда бўлакчалараро вена ва артерия оралиғида жойлашиб, «ажойиб тўр» ни ҳосил қилади. Марказий венадан бўлакчалардан қон олиб кетувчи системаси бошланади. Марказий венадан қон бўлакчалар ости венага қуйилади. Бу веналар қўшилиб жигар венасини ҳосил қилади. Жигар венаси аъзодан чиқиб, пастки ковак венага қуйилади.

Жигар паренхимаси жуда кўп капиллярларга эга бўлганлиги сабабли жигар бўлакчаларида қон жуда секин оқади. Бу эса қон билан жигар хужайралари ўртасида модда алмашинувига қулай шароит яратади. Синусоид капиллярлар деворида ўтроқ макрофаглар - Купфер хужайралари бўлиб, улар бўлакча ичидан оқаётган қонни тозалашда муҳим ўрин тутаяди. Жигарда бундай қон айланиши унинг мураккаб фаолиятини бажаришда муҳим аҳамиятга эга.

Жигар регенерацияси. Жигарда регенерация жуда кучли кечади. Бундай

тикланиш гепатоцитларнинг компенсатор гипертрофияси ва митотик бўлиниши натижасида вужудга келади. Нормал жигар ҳужайраларининг бўлиниши жуда ҳам кам миқдорда (0,3—0,9%) ва секин кечади, бироқ жигар жароҳатланганда жигар ҳужайраларининг бўлиниши тезлигининг ошишини кузатиш мумкин.

ҚОРИН ПАРДА

Қорин парда қалинлиги 0,7-1,1 мм бўлган, қорин бўшлиғининг сероз пардаси ҳисобланади, у париетал ва висцерал варақлардан иборат. Висцерал варақ ўзи ўраб турадиган аъзолар билан бирлашиб кетиб, бевосита шу аъзоларнинг бириктирувчи тўқимасига қўшилиб кетади. Париетал варақ эса қорин деворини ўраб, остидаги тўқималар билан сийрак толали бириктирувчи тўқима орқали боғланади. Қорин парда нерв ва қон томирларга бой бўлиб, у қорин бўшлиғидаги ўзи ўраб турадиган аъзолар билан умумий нерв ва қон томирларга эга. Қорин парда эпителийси – бир қватли ясси – *мезотелийдан* иборат. Ушбу эпителий ҳужайралари қорин бўшлиғидаги аъзоларнинг перистальтикасини енгиллаштирувчи сероз суюқлик ишлаб чиқаради. Бундан ташқари, улар моддалар алмашинувида ҳам иштирок этади ва ҳимоя вазифасини бажаради. Мезотелий турли таъсирларга жуда ҳам чидамли бўлади, бунда унинг ҳужайралари базал мембранадан ажралади ва эркин фагоцитларга айланади. Мезотелий ҳужайралари қорин бўшлиғидаги суюқликни сўриб олиш хусусиятига эга.

XVII БОБ

СИЙДИК АЙИРУВ СИСТЕМАСИ

Сийдик айирув системаси орқали моддалар алмашинувининг қолдик моддалари организмдан чиқарилиши амалга оширилади. Ушбу системага бир жуфт буйраклар, бир жуфт сийдик найлари, сийдик пуфаги, сийдик чиқарув найи киради. Улар вазифасига кўра сийдик ҳосил қилувчи ва сийдик айирувчи аъзоларга бўлинади. Буйраклар айирув системасининг марказий аъзоси бўлиб, асосан сийдик ҳосил бўлишида иштирок этади. Сийдик найлари, ковуқ, сийдик чиқарув йўли - сийдик айирув йўлларини ҳосил қилади. Сийдик орқали сув, турли хил тузлар ва модда алмашинуви жараёнининг охириги, яъни қолдик моддалари организмдан ташқарига чиқарилади.

Буйрак қуйидаги асосий вазифаларни бажаради:

- Организм ички муҳити доимийлигини сақлашда иштирок этади;
- Сув ва минерал тузлар алмашинувини бошқаради;
- Артериялардаги босимни бир меъёрда ушлаб туришда иштирок этади;
- Ички муҳитнинг кислота-ишқорий мувозанатини бошқаради;
- Гуморал функцияси эритропоэтин, простагландин ва ренин ишлаб чиқариш билан ифодаланади;
- Организмда ёғ, оқсил, углевод ва витаминлар алмашинувида иштирок этади.
- Янги туғилган чақалоқларда ичак ўз фаолиятини тўлиқ бошлаб олгунига қадар буйракда оқсилнинг парчаланиши кузатилади. Бу ҳолат ёш организмда буйракнинг овқатни ҳазм қилиш жараёнида муҳим ўрни борлигини кўрсатади (К.А.Зуфаров, А.Ю.Юлдашев, В.М.Гонтмахер).

Буйракларнинг бундай кўп қиррали фаолиятларга эгаллиги, улар структурасининг мураккаб тузилганлигидан далолат беради.

БУЙРАК

Тараққиёти. Сийдик айирув системасининг тараққиёти жинсий система тараққиёти билан узвий боғлиқ бўлиб, мураккаб кечувчи кетма-кет учта даврдан иборат: олд буйрак (**пронефрос**), бирламчи буйрак (**мезонефрос**) ва иккиламчи-охирги буйрак (**матанефрос**).

Олд буйрак ва бирламчи буйрак, аслида мустақил ажратув орган бўлиб тараққий этса ҳам, одамда эмбрионал тараққиётнинг эрта босқичларида аста-секин йўқолиб кетади. Буйракнинг ҳар бир янги босқичи краниал-каудал томонга йўналишда каудал томонга яқинроқ жойлаша боради ва натижада охирги - иккиламчи буйрак краниал қисмда, бел соҳасида жойлашади (расм 17.1).

Олд буйрак одам эмбриони ривожланишининг биринчи ойларида мезодерманинг олдинги 8-10-сегмент оёқчаларидан ҳосил бўлади. Сегмент оёқчалари сомитлардан ажралиб эгри-бугри найчалар - протонефридийларга айланади. Буларнинг учи тананинг иккиламчи бўшлиғига- целомга очилади. Иккиламчи- сомитларга қараган учи эса каудал йўналишда ўсувчи мезонефрал найга очилади. Одам эмбрионида бу буйрак сийдик айириш органи сифатида хизмат қилмайди ва тезда акс тараққиётга учрайди.

Бирламчи буйрак эмбрионал даврда анча узоқ вақт фаолият кўрсатади. У кўп сонли (25 тага яқин) сегмент оёқчаларидан ҳосил бўлади. Сегмент оёқчалари сомитлардан ажралиб чиқади ва бирламчи буйрак найчалари-метанефридийларга айланади. Метанефридийнинг бир учи мезонефрал най томонга ўсади ва у билан бирлашади. Метанефридийнинг иккиламчи бўшлиққа қараган қисмидан аорта томонга ён ўсимталар чиқади. Бу ўсимталарга аортадан капиллярлар тўрини шакллантирувчи қон томирлар келади. Ўсимталар капиллярларни қоплайди ва бирламчи буйрак коптокчасини ҳосил қилади. Олд буйрак даврида ҳосил бўлган мезонефрал канал каудал йўналишда ўсиб, клоакага очилади.

Одам эмбрионида иккиламчи - *охирги (доимий) буйрак* ривожланиши эмбрионал ҳаётнинг иккинчи ойидан бошланиб, туғилишга яқин тугайди.

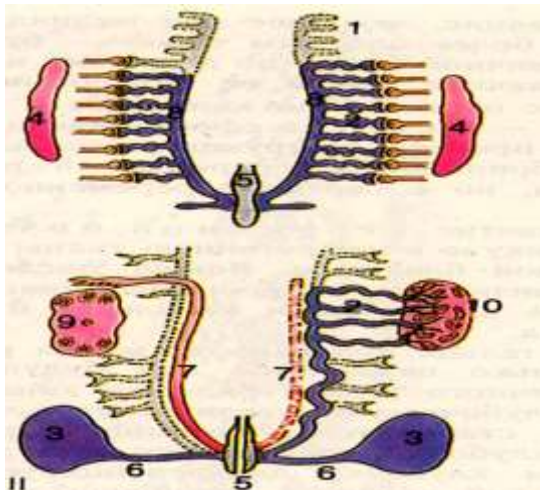
Аслида у ўз фаолиятини эмбрионал ҳаётнинг иккинчи ярмидан бошлайди. Иккиламчи буйрак икки манбадан: мезонефрал найча ва нефроген тўқимадан ҳосил бўлади. Нефроген тўқима эмбрионнинг каудал қисмларида жойлашган бўлиб, мезодерманинг сегмент оёқчаларининг бўлинмаган қисмидан шаклланади.

Мезонефрал най (Вольф найи) деворининг нефроген тўқима томон, юқорига ва орқага ўсувчи ўсимтаси сийдик найи, буйрак жомчаси, косачалари ҳамда йиғув найларини ҳосил қилади. Нефрон *эсанефроген тўқимадан* ҳосил бўлади. Нефроген тўқиманинг дифференциаллашуви унинг барча қисмида баробар бошланмайди. Йиғув найининг берк учи ўсиб, нефроген хужайраларнинг бир қатор ўзгаришлари натижасида нефрон ҳосил бўлади. Бу ўзгаришлар нефроген пуфакча ва S-симон танача босқичларини ўтайди. S-симон танача босқичида у йиғув найининг берк учи билан бирикади. S-симон таначанинг проксимал учи эса Шумлянский - Боумен капсуласига айланади. Бу таначаларнинг қолган қисмларидан нефроннинг бошқа барча бўлимлари ривожланади.

Янги туғилган чақалоқларнинг буйраги бўлакчали тузилишган эга бўлади, бу ҳолат буйрак пирамидалари (бўлаклари), пўстлоқ ва мағиз модда чегараси ва пирамидаларнинг ташқарига қараган кенг асосига мос келувчи пўстлоқ моддаси бўлакчалари орасида сийрак толали бириктирувчи тўқиманинг қалинлиги билан боғлиқ. Айтиб ўтилган соҳаларда буйракни қон билан таъминловчи ва буйракдан қонни олиб чиқувчи артерия ва веналарнинг тармоқлари жойлашган. Битта буйрак бўлаги ва унга мос келувчи буйрак бўлакчаси битта буйрак устунчасини ташкил этади.

Тузилиши. Буйрак жуфт аъзо бўлиб, қорин бўшлиғининг орқа деворида умуртқа поғонасининг бел соҳасининг икки ёнида жойлашади. Унинг шакли ловиясимон, ботиқ юзаси буйракнинг дарвозаси дейилади. Дарвозага буйрак артериялари кириб, буйрак веналари, сийдик найи ва лимфа томирлари чиқади. Буйрак бириктирувчи тўқимадан иборат капсула билан қопланган.

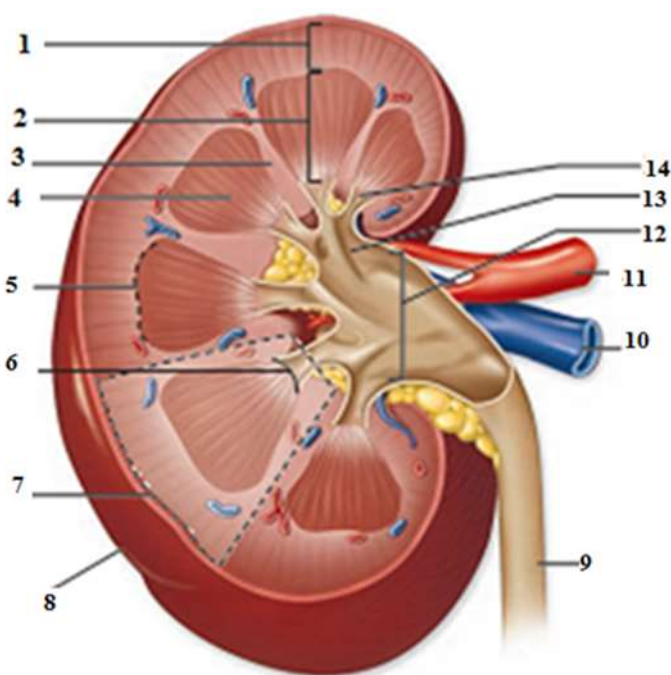
Буйракни узунасига кесиб кўрилганда унда оддий кўз билан икки хилдаги - пўстлоқ ва мағиз моддаларни кўриш мумкин. Пўстлоқ модда ўзининг тўқ кизғиш ранги ва донадорлиги билан ажралиб туради.



Расм 17.1. Буйракнинг таракқиёти:
 1 – пронефрос найчалари, 2 – мезонефрос найчалари, 3 – метанефроген тўқима, 4 – индифферент гонада, 5 – клоака, 6 – дивертикул, 7 – парамезонефрал найлар, 8 – мезонефрос найи, 9 – тухумдон, 10 – уруғдон.

Мағиз модда оч бўялган 8-12 тагача пирамидасимон бўлаклардан ташкил топган. Пўстлоқ ва мағиз модданинг чегараси аниқ бўлмайди, чунки пўстлоқ модда мағиз моддага *устунчалар* шаклида (Бертини устунчалари), мағиз модда эса пўстлоқ моддага *мағиз нурлари* (Феррини нурлари) кўринишида ботиб киради.

Буйрак стромасини сийрак толали бириктирувчи тўқима ташкил этади, бироқ унинг нисбати нефронларга нисбатан жуда кичик, шунинг учун буйракни кўпроқ эпителиал аъзо дейиш мумкин. Бириктрувчи тўқимада қон ва лимфа томирлари, нерв охирлари жойлашади.



Расм 17.2. Буйрак. 1- пўстлоқ модда; 2- мағиз модда; 3- буйрак устунчаси; 4- буйрак пирамидалари; 5- буйрак бўлаги; 6- буйрак сўргичи; 7- буйрак бўлакчаси; 8- фиброз капсула; 9- сийдик чиқарув найи; 10- буйрак венаси; 11- буйрак артерияси; 12- буйрак жомчаси; 13- катта косача; 14- кичик косача.

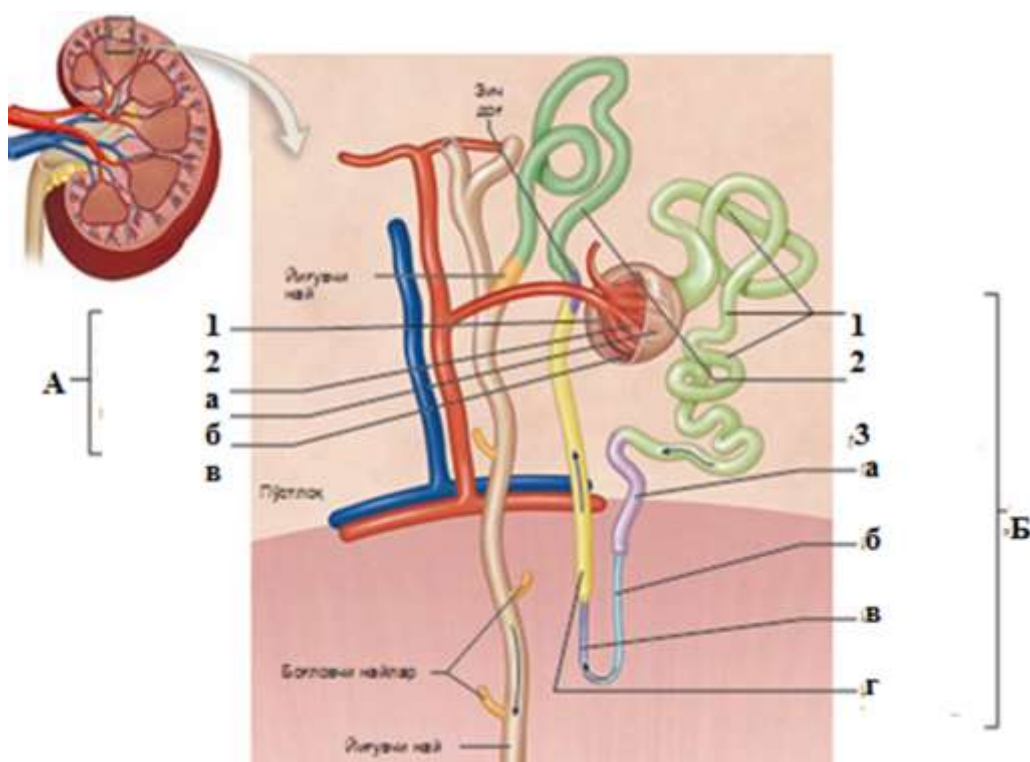
Нефрон- буйракнинг структур - функционал бирлиги. Нефронларнинг умумий сони буйракда бир миллионга етади. Уларнинг узунлиги ҳар хил (18 мм дан 50 мм гача) бўлади. Нефронда қуйидаги бўлимлар тафовут этилади:

- Томирлар чигали (коптокчаси) ва уни ўраб турувчи капсуладан иборат буйрак таначаси.
- Нефроннинг проксимал эгри-бугри ва тўғри бўлими.
- Нефрон қовузлоғи.
- Нефроннинг дистал эгри-бугри ва тўғри бўлими.

Бир неча нефронларнинг дистал бўлимлари қўшилиб, битта йиғув найига, йиғув найлари ўзаро бирлашиб йириклашади ва буйрак косачаларига очилади.

Буйракда икки хил нефронлар фарқланади: пўстлоқ ва мағиз олди

нефронлари. *Пўстлоқ нефронлари* деярли буйракнинг пўстлоқ моддасида жойлашади. Ушбу нефронларнинг найчалари калта бўлади. *Мағиз олди - юкстамедуллярнефронларнинг* буйрак таначалари пўстлоқнинг ичкари қисмида – мағиз моддаси яқинида жойлашади. Юкстамедулляр нефронларнинг найчалари узун бўлиб, буйрак сўрғичларига етиб боради. Пўстлоқ ва юкстамедулляр нефронларнинг ўзаро нисбати 5:1 дан иборат, яъни одам буйрагида 1 млн га яқин нефрон бўлса, уларнинг 200 000 га яқини юкстамедулляр нефронлардир (расм 17.3).



Расм 17.3. Нефрон. А- Буйрак таначаси: 1- томирли коптокча; 2- нефрон капсуласи; а-висцерал варақ; б- париетал варақ; в- капсула бўшлиғи; Б- Буйрак найлари: 1- проксимал эгри-бугри най; 2- дистал эгри-бугри най; 3- Генле қовузлоғи: а- проксимал тўғри най; б- ингичка пастга тушувчи най; в- ингичка кўтарилувчи най; г- дистал тўғри най.

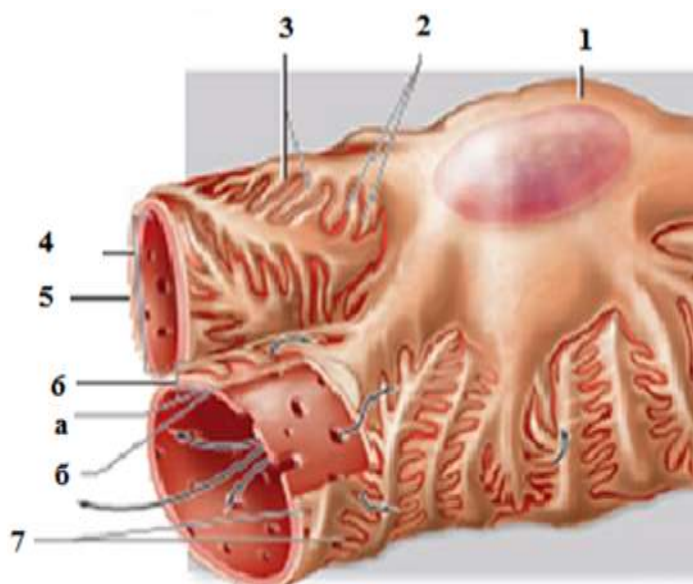
Буйрак таначаси капиллярлар коптокчаси ва Шумлянский - Боумен

капсуласининг (париетал ва висцерал) варақларидан иборат. Капиллярлар коптокчаси олиб келувчи ва олиб кетувчи артериолалар орасида жойлашган капиллярларнинг ажойиб тўридан иборат. Капиллярлар девори фенестрали (7 нм) эндотелий ва унинг остида ётувчи узлуксиз уч қаватли (ўрта - электрон зич, ички ва ташқи - электрон оч) базал мембранадан тузилган. Базал мембрананинг қалинлиги ёш улғайиши билан ва ҳар хил патологик ҳолатларда қалинлашади. Базал мембрананинг таркибий қисмлари эндотелий ва нефрон капсуласининг висцерал варағи хужайраларининг цитоплазмасида синтез қилинади. Базал мембрананинг уч қаватлиги капилляр деворининг ва нефрон капсуласи висцерал варағи базал мембраналарининг бир – бирини ярмигача қоплаши натижасида ҳосил бўлади. Натижада электрон микроскоп остида қаралганда бир-бирини қопламай турган периферик қисми электрон оч ва қоплаб турган марказий қисми электрон зич бўлиб кўринади. Базал мембрананинг бундай тузилиши унинг ўтказувчанлигини янада чегаралайди, яъни базал мембрана толалари орасидаги поралари одатдагидек 7-10 нм эмас, балки 6-7 нм ни ташкил этади, бу ушбу поралардан соғлом одамда энг кичик диаметрга эга бўлган шаклли элементларни, ҳаётий муҳим бўлган оқсилларни ўтказмайди.

Нефроннинг Шумлянский - Боумен капсуласи висцерал, париетал варақлардан ва капсула бўшлиғидан иборат. Капсуланинг *висцерал варағи* ясси эпителий хужайралари - подоцитлар билан қопланган. Подоцитлар бир оз чўзилган нотўғри шаклга эга. Хужайра танасидан катта узун ўсимталар цитотрабекулалар (ҳар бир хужайрадан 2-3 тадан) чиқиб, улар капиллярларга яқинлашиб, кичик ўсимта - цитопедикулаларга бўлиниб кетади. Бир подоцитдан ёнма-ён ўтувчи 2-3 та капиллярга цитоплазматик ўсимталар йўналади. Цитопедикулалар капиллярнинг базал мембранасига тегиб турувчи ва охири бир оз йўғонлашган ингичка цилиндр шаклидаги ҳосилдир. Цитопедикулалар орасидаги бўшлиқлар - тирқишлар бўлиб, улар нисбатан бир хил (30-50 нм) ўлчамларга эга. Хужайраларнинг асосий таркибий

қисмлари подоцит танасида ва йирик ўсимталари (цитотрабекулалари) да жойлашган бўлади. Ядро хужайранинг узун ўқи бўйлаб бир оз чўзилган. Ядро қобиғида тешиқлар кўп бўлиб, юзаси нотекисдир. Нефрон коптокчаси капиллярлари тўрининг эндотелий хужайралари, Шумлянский - Боумен капсуласи ички варағининг подоцит хужайралари ва улар орасида жойлашган уч қаватли базал мембрана *филтрацион барйерни* ҳосил қилади. Шу барйер орқали капсула бўшлиғига қон плазмасининг таркибий қисмлари филтрланиб ўтади ва бирламчи сийдикни ҳосил қилади. Филтрацион барйер қон шаклли элементларини ва қон плазмасининг йирик оқсилларини, иммун таначаларни, фибриноген ва бошқа юқори молекуляр массага эга бўлган оқсилларни ўтказмайди. Бу барйер орқали катталиги 7 нм дан кичик бўлган моддалар ўтади (расм 17.4).

Буйрак таначасининг томирли коптокча капиллярлари орасида *мезангиал хужайралар* учрайди. Бу хужайранинг асосий қисми хужайра оралиқ моддасини ҳосил қилса, баъзилари макрофаглик хусусиятга эга бўлади.



Расм 17.4. Буйрак таначаси(схема). Филтрацион тўсиқ. 1- подоцит; 2- цитотрабекула; 3- филтрацион тирқишлар; 4- гломеруляр капилляр; 5- филтрацион мембрана; а- базал мембрана; б-

эндотелий; 6- висцерал варақ
тирқишлари.

Шумлянский - Боумен капсуласининг *париетал варағи* хужайралари ясси бўлиб, ядро жойлашган соҳада хужайра танаси қалинлашади. Капсуланинг нефроннинг проксимал бўлимига ўтиш жойида хужайралари бир оз баландлашади ва кубсимон эпителийни ташкил этади ва нефроннинг проксимал эгри-бугри найлари эпителийсига давом этади.

Нефроннинг проксимал бўлими узун - эгри-бугри ва қисқа тўғри найчадан иборат бўлиб, диаметри 60 мкм гача бўлади. Проксимал бўлимнинг Шумлянский - Боумен капсуласига туташган қисмида хужайралар кубсимон, проксимал бўлимнинг эгри-бугри қисмида цилиндрсимон, тўғри қисмида - ясси шаклга эга бўлади. Проксимал найчаларнинг эгри-бугри қисми эпителийси бир қаватли цилиндрсимон (ёки призматик) *жиякли* ва *базал бурмали хужайралардан* иборат. Электрон микроскоп остида жиякли хошия микроворсинкалардан иборат эканлиги кўринади. Микроворсинкалар бирламчи сийдикнинг қонга қайта сўрилишини, яъни реабсорбциясини таъминлайди. Улар орқали бирламчи сийдикдан қонга кичик молекуляр массага эга бўлган оксиллар, глюкоза, электролитлар ва сув қайта сўрилади. Жиякли хужайралар цитоплазмасида протеолитик ферментларга бой бўлган лизосомалар кўп бўлади. Пинотцитоз йўли билан бирламчи сийдикдан хужайра цитоплазмасига ўтган оксиллар лизосомал ферментлар таъсирида аминокислоталаргача парчаланеди ва улар қонга сўрилади. Проксимал бўлим хужайраларининг базал плазматик мембранаси текис бўлмай, бурмалар ҳосил қилади. Бу бурмалар орасида кўп миқдорда бурмаларга параллел ҳолда митохондриялар ётади. Митохондрияларда электролитларни боғловчи сукцинатдегидрогиназа (СДГ) ферменти ишлаб чиқарилади, шунинг учун улар электролитлар, ва улар кетидан сувнинг қайта сўрилишида муҳим роль ўйнайди. Жиякли хужайраларнинг яна бир хусусиятларига уларнинг

цитоплазмасида ишқорий фосфатазанинг фаоллиги юқорилиги ҳисобланади. Ушбу фермент глюкозанинг қайта сўрилишида муҳим аҳамиятга эга.

Хуласа қилиб айтганда, нефроннинг проксимал эгри-бугри каналчаларида қонга оксил ва углеводларнинг тўлиқ бир томонлама, сув ва минерал тузларнинг қисман икки томонлама қайта сўрилиши амалга оширилади. Натижада проксимал бўлимда кўп моддаларнинг қонга қайта сўрилиши натижасида бирламчи сийдик таркиби кескин ўзгаради.

Нефроннинг (Генли) қовузлоғи ингичка бўлимдан ва йўғон қисмлардан иборат. Пўстлоқ нефронларида ингичка бўлим фақат пастга тушувчи қисмдан иборат. Юкстамедулляр нефронларда эса ингичка бўлим қисман юқорига ҳам кўтарилади. Ингичка бўлим диаметри 13-15 мкм бўлиб, девори ясси эпителий хужайраларидан иборат. Хужайра цитоплазмаси оч, органеллалари эса кам. Хужайраларнинг апикал қисми 1-2 та калта микроворсинкалар тутади. Бу найча хужайралари орқали сув қайта сўрилади. Нефрон қовузлоғининг йўғон қисми (юқорига кўтарилувчи қисми) диаметри 30 мкм бўлган найчадан иборат бўлиб, хужайралари дистал бўлим хужайраларини эслатади.

Нефроннинг дистал бўлими икки: тўғри қисм ва эгри-бугри сегментларга бўлинади. Тўғри қисм хужайралари кубсимон бўлиб апикал юзасида калта, микроворсинкаларга ўхшаш ўсимталар учрайди. Хужайранинг латерал юзасида бир-бири билан туташувчи кўп сонли ўсимталар мавжуд. Базал мембрана бурмалар ҳосил қилади, улар орасида кристалари кўп бўлган митохондриялар ётади.

Дистал каналчанинг тўғри қисмида натрийнинг факультатив реабсорбцияси содир бўлади, бу бирламчи сийдикнинг осмотик босимининг пасайишига олиб келади. Натрийнинг факультатив реабсорбцияси актив жараён бўлиб, осмотик ва электрокимёвий градиентга қарши амалга оширилади. Дистал каналчанинг эгри-бугри қисми хужайралари паст цилиндрсимон бўлиб, мембранаси ва органеллаларининг тузилиши тўғри бўлим хужайраларининг

тузилишига ўхшайди. Нефроннинг дистал най хужайраларида митохондрияларнинг кўп бўлиши ва уларда АТФ-аза активлигининг юқорилиги ҳамда митохондрияларнинг хужайра базал ва латерал мембраналари билан боғлиқлиги сийдикнинг концентратциясини ошириш каби мураккаб фаолиятини амалга оширувчи омиллардан ҳисобланади.

Йиғув найларини бир неча сегментларга бўлиш мумкин. Найнинг 4 та қисми мавжуд бўлиб, шулардан биттаси буйрак пўстлоқ моддасида, қолган уч қисми мағиз қисмида жойлашади. Бир сегментдан иккинчи сегментга ўтишда аҳамиятли ўзгаришлар бўлмайди, шунинг учун бу бўлиниш шартли табиатга эга. Йиғув найларида аниқ икки хил-бош (оқиш) ва оралик (қорамтир) хужайралар фарқланади.

Бош хужайралар кубсимон бўлиб, цитоплазмасида бир текис тарқалган кам сонли митохондриялар, цистерналар, вакуолалар ва везикулалардан иборат пластинкасимон комплекс, эндоплазматик тўрнинг майда каналчалари, эркин рибосомалар ва полисомалар учрайди, ён юза мембранасида кўп сонли калта ўсимталар бўлади.

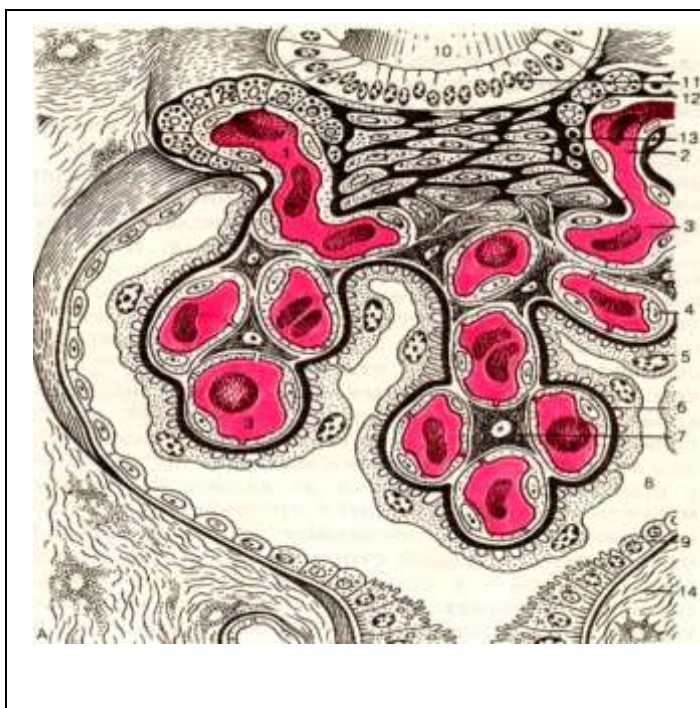
Оралик (қорамтир) хужайралар оқиш хужайралардан ультраструктур тузилмаларнинг кўплиги билан фарқланади. Оралик хужайраларда электрон зич гиалоплазма ва митохондрияларнинг сони кўплигини кузатиш мумкин. Митохондрияларнинг кўп сонли кристалари зич жойлашади. Оралик хужайраларда митохондриялар цитоплазма бўйлаб деярли текис тарқалган бўлиб, баъзан хужайра апикал қисмида кўпроқ учрайди. Мунтазам равишда цитоплазмасида силлиқ деворли везикула ҳосил бўлиши, уларнинг апикал қисмга силжиши оралик хужайралар учун хосдир. Апикал юза кўп сонли, нотўғри шаклли микроворсинкалар ҳосил қилиши мумкин. Бундай ҳолат бош хужайраларда кузатилмайди. Булардан ташқари, бир қатор оралик хужайраларда хужайра ички каналчалари борлиги аниқланган. Силлиқ деворли везикулалар шаклланиш даврида бу каналчаларнинг кўпайиши кузатилади. Бу хужайралар тузилиши ва фаолияти жиҳатидан меъда

безларининг париетал хужайрасини эслатади. Ҳар хил тажрибаларда бу икки аъзо хужайралари бир хил равишда ўзгаради. Бу улар хусусиятларининг бир хиллигини ҳамда H^+ ионининг секрециясида иштирок этишини кўрсатади. Сийдикнинг ацидификация қилиниши (кислотали шароитга эга бўлиши) йиғув найларининг оралик хужайралари фаолияти билан боғлиқдир.

Буйракнинг эндокрин функцияси. Буйракнинг эндокрин функциясини бажарувчи хужайраларида асосан иккита модда - ренин ва простагландин синтезланади. Ренин буйракнинг юкстагломеруляр аппаратида (ЮГА) ҳосил бўлади.

Юкстагломеруляр аппарат қуйидаги 4 хил элементдан иборат (расм 17.5):

- буйрак таначаларига кирувчи ва ундан чикувчи артериолалар деворида жойлашган махсус юкстагломеруляр (ЮГ) хужайралар;
- дистал найнинг шу артериялар орасида жойлашган қисмида жойлашган «зич доғ»;
- дистал най ҳамда артериолалар орасидаги учбурчаксимон майдонда жойлашган юкставаскуляр (Гурмагтик) хужайралар;
- буйрак таначалари капиллярлари орасида жойлашган мезангиал хужайралар.



Расм 17.5. Юкстагломеруляр аппарат (схема):

- 1 – афферент артериола,
- 2 – эфферент артериола,
- 3 – томирли коптокча капиллярлари,
- 4 – эндотелиоцитлар,
- 5 – капсула ички варағининг подоцитлари, 6 – базал мембрана,

	7 – мезангиал хужайралар, 8 – капсула бўшлиғи, 9 – капсуланинг ташқи варағи, 10 – дистал каналча, 11 – зич доғ, 12 – эндокриноцитлар (ЮГ-хужайралар), 13 – юкставаскуляр хужайралар, 14 – буйрак стромаси.
--	---

Юкстагломеруляр хужайралар артериолалар эндотелийси базал мембранасининг остида жойлашган, донатор миоэпителиоид хужайралардир. Улар овал шаклида бўлиб, юмалоқ ядро ва цитоплазмасида кўп сонли органеллаларга эга. Донатор эндоплазматик тўр кучли ривожланган. Электрон зичликка эга секретор пуфакчаларда ренин тўпланади. Рениннинг бир қисми қонга, кўп қисми эса олиб келувчи артериоланинг атрофидаги тўқима – интерстицийга ўтиб, лимфага қуйилади. Ренин қондаги ангиотензиногенни ангиотензин I га, у эса ўз навбатида ўпка капиллярларида томирларни торайтирувчи хусусиятга эга бўлган ангиотензин II га айланади, натижада қон босими ортади. Ренин - ангиотензин системаси тана қон томирларигагина эмас, балки буйрак қон томирларига ҳам таъсир қилиб, буйракда филтрация жараёнини ва қон айланиш тезлигини ўзгартиради. Ренин ва ангиотензин буйрак усти беши пўстлоқ моддаси гормонидан бири бўлган альдостерон синтези ва секрециясини оширади. Бу сийдик таркибидаги натрийни қонга сўрилишини кучайтиради. Дистал найлардаги сийдик таркибидаги натрий концентрациясининг камайиши ўз навбатида эндотелий хужайралари орқали сезилади ва ЮГА нинг иш фаолиятини кучайтиради.

Юкстагломеруляр комплекснинг «зич доғ» хужайраларидан иборат таркибий қисмига нефрон дистал найининг буйрак таначаси артериолалари орасида Гурмагтиг хужайраларига қараган юзасида ётувчи қисм киради. «Зич доғ» хужайралари дистал найининг одатдаги хужайраларидан ўзига хос бир қатор муҳим томонлари билан ажралиб туради. «Зич доғ» хужайралари баланд цилиндрсимон бўлиб, цитоплазмасининг матрикси зич, ядролари хужайранинг ўртасида ётади, Гольжи комплексининг инверсияси кузатилади. Дистал найининг одатдаги хужайраларида бу органелла хужайраларнинг апикал қисмида ётса, «зич доғ» хужайраларида ядро остида хужайра базал қисмида жойлашади. «Зич доғ» хужайраларининг яна бир муҳим фарқларидан бири - хужайранинг тубида базал плазмолемманинг кўп сонли бурмаларининг йўқлигидир. «Зич доғ» хужайраларининг базал мембранаси ниҳоятда юпқа бўлади, бу уларнинг бошқа хужайралар билан контактини енгиллаштиради. Кўпинча, ушбу хужайраларнинг Гурмагтиг хужайралари орасида ётувчи базал мембрана билан ўралган базал цитоплазматик ўсимталари ҳам учрайди.

Гурмагтигхужайралари гломеруляр артериолалар ва «зич доғ» хужайралари орасида ҳосил бўлувчи конуссимон майдонда ётади. Бу хужайралар мезангиал хужайраларга ёндошади. Шундай қилиб, Гурмагтиг хужайралари бир вақтнинг ўзида юкстагломеруляр комплекснинг барча хужайралари билан контактда бўлувчи, уларни ўзаро бирлаштирувчи ягона компонентдир. Гурмагтиг хужайралари узунчоқ бўлиб, ядроси йирик ва чўзиқдир. Кам сонли органеллалари цитоплазмасида бир текис тарқалган. Хужайралар орасида базал мембрана структурасига эга бўлган модда қатламлари ётади. Бу хужайраларнинг ультраструктурасини ўрганиш уларнинг топографик, генетик ва функционал жиҳатдан мезангиал хужайраларга яқинлигини кўрсатади.

Мезангиал хужайралар капиллярлараро жойлашган бўлиб (расм 17.5), Гурмагтиг хужайралари билан биргаликда томирли чигални ушлаб турувчи

Ўзакни ҳосил қилади. Бу хужайралар ядросининг қобиғида кўп сонли инвагинациялар бўлганлиги сабабли, у нотўғри шаклда бўлади. Митохондрияларнинг шакли овал, улар кўп ҳолларда ядро устида ётади. Гольжи комплекси яхши ривожланган бўлиб, кўп сонли цистерналар, везикулалар ва вакуолалардан иборат. Донадор ретикулум цитоплазма бўйлаб бир текис тарқалган. Мезангиал хужайраларнинг ўсимталарида кўпгина рибосомалар, якка-якка митохондриялар ва вакуолалар ётади. Унинг ҳар хил таначаларни қон таркибидан фагоцитоз қилиш қобилияти, бузувчи агент таъсирига нисбатан коллаген ҳосил қилиш билан жавоб бериш каби хусусиятлари ўрганилган.

Простагландин ишловчи хужайралар буйракда бир неча хил бўлиб, уларнинг ичида *интерстициал* хужайралар алоҳида ўрин тутаяди. Улар чўзик шаклга эга бўлган ўсимтали хужайралардир. Ўсимталарнинг бир қисми нефрон қовузлоғи найчаларини ўраса, бошқалари қон томир капиллярларини ўрайди. Интерстициал хужайраларнинг цитоплазмаси яхши ривожланган хужайра органелларини ва липид (осмиофил) доначаларни тутаяди. Бу хужайраларда синтезланган простагландин ренинга қарама-қарши бўлган антигипертензив таъсирга эга, яъни қон босимни пасайтиради.

Шундай қилиб, буйракнинг эндокрин системаси умумий ва буйракдаги қон босимни бошқаради ва шу йўл билан сийдик ҳосил бўлишига таъсир қилади.

Буйракда қон айланиши. Юракдан бир минут давомида ўтган қон ҳажмининг чораги буйрак орқали ўтади. Бир суткада бу «чорак» минг литрни ташкил этади. *Буйрак артерияси* қорин аортасидан ажралади. У буйрак дарвозасидан кириб, *бўлаклараро (интерлобуляр) артерияларга* тармоқланади. Бўлаклараро артериялар буйрак пирамидалари (бўлаклари) орасидан ўтиб, пўстлоқ ва мағиз модда чегарасида *ёй артериясини* ҳосил қилади. Ёйартерия буйрак юзасига параллел ётади ва пўстлоқ ҳамда мия моддаларига майда тармоқчалар беради. Бу артериялар пўстлоқ моддада *бўлакчалараро артерияни*, мағиз моддада эса *тўғри артерияни* ҳосил

қилади. Интерлобуляр артериялардан буйрак таначаларига қон олиб келувчи томирлар бошланади. Ҳар бир қон олиб келувчи артерия ўзаро анастомоз ҳосил қилувчи капиллярларга бўлиниб сўнг, улар қон *олиб кетувчи* томирни ташкил этади. Бу артериоланинг диаметри олиб келувчи артериоланинг диаметридан икки марта кичикроқдир. Шундай қилиб, капиллярлар тўри (буйрак коптокчаси) иккита хусусиятга эга: 1) тугунча капиллярлари йиғилиб, венулани ҳосил қилмайди, балки артериолани ҳосил қилади, яъни капиллярлар икки артериолалар орасида жойлашади. Капиллярларнинг бундай ўзига хос жойлашишига *ажойиб тўр* дейилади;

2) олиб чиқувчи артериоланинг диаметри кичик бўлади. Бу ҳолат тугун капиллярларида қон босимини ошишига сабаб бўлади ва фильтрация жараёнини таъминлайди.

Олиб кетувчи артериола яна иккинчи марта капиллярларга тармоқланади ва пўстлоқ ҳамда мағиз моддасида буйрак каналчаларини ўрайди (перитубуляр капиллярлар тўри). Сўнгра капиллярлар кўшилиб, юлдузсимон веноз синусларини ҳосил қилади. Бу синуслардан бўлакчалараро веналар бошланади. Улар бирикиб ёй веналарини ҳосил қилади. Булардан бошланган бўлакчалараро веналар буйрак венасига қуйилади ва буйрак дарвозасидан чиқади.

Ёй артериясидан мағиз моддасига борган тўғри артериялар капиллярларга бўлиниб, мағиз модда ва сўрғичда жойлашган каналчаларни ўрайди. Бу эрда капиллярлар венулаларга айланади ва тўғри веналарни ҳосил қилади. Улар эса ёй веналарига бориб қуйилади.

Юкстамедулляр нефрон таначалари маълум даражада ўзига хос тузилишга эга. Улар барча буйрак таначаларининг ўртача 15-20% ини ташкил этади. Ушбу таначаларда олиб кетувчи артериолалар диаметри олиб келувчиларга нисбатан бир оз каттадир. Олиб кетувчи артериолалар ўзаро анастомоз ҳосил қилади ва пирамидалар орасига киради, сўнгра веноз томирларига қуйилади. Бундан ташқари, бу таначаларда олиб келувчи ва

олиб кетувчи томирлар орасида анастомозлар мавжуд. Юкстамедуляр таначалар фақатгина филъратция аппарати ҳисобланмасдан балки дренаж системаси сифатида ҳам хизмат қилади.

Нефрон гистофизиологияси. Бир суткада одамнинг ҳар бир буйрагида 100 литргача бирламчи сийдик ҳосил бўлади. Филъратция жараёнида плазманинг барча таркибий қисмлари капиллярларнинг эндотелий ва подоцит ҳужайраларининг орасида ётувчи уч қаватли базал мембраналардан ўтиб, подоцитларнинг ўсимталари орасидаги тирқишсимон ёриқларга тушади. Шундай қилиб, қон ва капсулаларо филътрацион барьер ролини капиллярларнинг *эндотелий ҳужайралари, 3 қаватли базал мембрана, капсула ички варагининг подоцит ҳужайралари* ташкил қилади. Сийдик филърация бўлишида буйрак таначасидаги қоннинг юқори босими (70-90 мм симоб устуни) ҳал қилувчи омилдир. Бу босим олиб келувчи ва олиб кетувчи артериолалар диаметрининг турли хилда бўлишидан келиб чиқади. Қон босими 40-50 мм симоб устунидан пасайса, буйрак таначасидаги филърация тўхтаб, бирламчи сийдик ҳосил бўлмайди. Шунинг учун босимлари паст бўлган буйрак таначасида (юкстамедуляр зонада) бирламчи сийдик ҳосил бўлиши пўстлоқ нефрон зоналарига нисбатан сустдир. Бирламчи сийдик буйрак таначасининг капсула бўшлиғидан нефроннинг қуйи қисмларига оқиб ўтади.

Бу найларда бирламчи сийдик кескин ўзгаришларга учраб, иккиламчи сийдикка айланади. Сийдик найларида қайтадан кўп миқдорда сув, оқсил, глюкоза, туз ионлари сўрилади. Сувнинг кўп миқдори қайта сўрилгани учун иккиламчи сийдикнинг миқдори 1,5 литрга келиб қолади. Бунинг натижасида сийдик концентрацияси ошади (масалан, мочевина 70 марта, аммиак 40 марта ошади). Нефроннинг проксимал бўлимида сув, оқсил, глюкоза ва бошқа моддаларнинг асосий қисми (50%) актив сўрила бошланади (облигатив реабсорбция). Нефроннинг ингичка бўлимида сув билан бир қаторда баъзи бир тузлар сўрилса, дистал бўлимда асосан сув ва натрий сўрилади

(факультатив реабсорбция).

Проксимал ва дистал каналчалардаги облигатив ва факультатив реабсорбция орасидаги сон ва сифат фарқлари уларнинг структур ва гистоферментатив ҳилма - хиллиги билан таъминланади. Сўрилишнинг асосий қисми проксимал бўлим хужайраларининг апикал юзасидаги, унинг майдонини кенгайтирувчи микроворсинкалар ҳисобига бўлади. Микроворсинкалар ҳисобига кенгайган проксимал каналчаларнинг жами майдони одам буйрагида 50 м^2 ни ташкил этади.

Шундай қилиб, буйрақларда сийдикнинг ҳосил бўлиши икки босқичда кечади. Биринчи босқичда сийдикнинг ультрафилтрацияси буйрақ таначаларида рўй беради. Иккинчи босқич нефрон каналчаларидаги реабсорбцияни ва йиғув найларидаги секрецияни ўз ичига олади. Йиғув найларида иккиламчи сийдик таркибига H^+ ионларининг қўшилиши, сийдик таркибидаги хлоридлар билан хлорид кислотасини ҳосил қилади. Бу сийдик таркибини нордонлаштиради, йиғув найлари деворида сувнинг қайта сўрилишини, ҳамда буйрақ “тошлари” ҳосил бўлишини олдини олади. Факультатив реабсорбция жараёнига гипофизнинг *антидиуретик гормони* билан буйрақ усти безининг пўстлоқ моддасида ишлаб чиқарилувчи *альдостероннинг* таъсири каттадир.

Буйрақнинг ёшга қараб ўзгариши. Пўстлоқ модданинг қалинлиги янги туғилган чақалоқларда буйрақнинг 20-25% ини ташкил этса, вояга етган вақтда 1/2, ва 1/3 қисмини ташкил этади. Аммо бу даврда буйрақ массасининг кўпайиши янги нефронлар ҳосил бўлиши билан бўлмай, балки мавжуд нефронларнинг ўсиши ва дифференциалланиши ҳисобига бўлади. Янги туғилган чақалоқларда проксимал найчанинг қалинлиги 18-36 мкм бўлса, вояга етган организмда 40-60 мкм ни ташкил қилади. Ёш улғайган сари нефроннинг узунлиги узаяди. Қариларнинг буйрақларида склерозга учраган нефронлар ҳам бўлади. Бу даврда буйрақ хужайраларининг пролифератив активлиги сусайиб, митотик бўлиниш деярли бўлмайди.

Буйрак иннервацияси. Буйрак симпатик ва парасимпатик нервлар билан ва орқа миянинг орқа илдизчаси - афферент нерв толалари билан таъминланади. Нервлар буйракка, асосан, томирлар билан кириб, нерв охирлари барча катта-кичик артерия, вена, артериола ва венулаларнинг ҳамма қаватларида жойлашади. Ҳам симпатик, ҳам парасимпатик нерв охирлари эндотелий остидаги базал мембрана остида тармоқланади.

СИЙДИК ЧИҚАРУВ ЙЎЛЛАРИ

Сийдик чиқарув йўлларига буйрак косачалари ва жомчалари, сийдик найи, сийдик пуфаги (қовуқ) ва ташқи сийдик чиқарув йўли киради.

Буйрак косачалари ва жомчалари, сийдик найи ва қовуқнинг умумий тузилиши ўхшаш бўлиб, уларда 4 та пардани фарқлаш мумкин: шиллик, шиллик ости, мушак ва адвентиция. Буйрак косачаларида бир қаватли эпителий аста-секин кўп қаватли: ўзгарувчан эпителийга алмашади. Буйрак жомларини сийдик найининг буйрак ичида жойлашган қисми деб қараш мумкин. У ҳам бошқа сийдик йўллари каби кўп қаватли ўзгарувчан эпителий билан қопланган. Эпителий остида сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат шиллик парданинг хусусий қавати ётиб, у шиллик ости пардага давом этади. Шуни қайд қилиш керакки, сийдик чиқарув йўлларининг ҳамма қисмларида шиллик парданинг мушак пластинкаси бўлмагани учун шиллик парданинг хусусий қавати ва шиллик ости пардаси орасида аниқ чегара йўқ. Мушак парда жомларда 2 қават: ички - бўйлама, ташқи - айлана бўлиб жойлашган силлик мушак ҳужайраларидан иборат. Буйрак сўрғичлари соҳасида фақат айлана жойлашган мушак тутамлари бўлиб, уларнинг қисқариши сийдикни буйрак пирамидаларидан ажралиб чиқишига ёрдам беради.

СИЙДИК НАЙЛАРИ

Сийдик найларида шиллик, шиллик ости, мушак ва адвентиция пардалари аниқ ажралади. Шиллик пардада ўзгарувчан эпителий билан

копланган бўлиб, унда бўйлама жойлашган бурмалар бўлади. Бурмалар сийдик найи кенгайган вақтда текисланади. Сийдик найининг пастки қисмида, сийрак, бириктирувчи тўқимадан иборат шиллик ости пардасида простата безига ўхшаш тармоқланган безчалар бўлади. Сийдик найининг мушак пардаси юқорида икки, пастки қисмида эса учта қават бўлиб жойлашган силлик мушак толаларидан иборат. Мушак тутамлари ички ва ташқи қавати бўйлама, ўртада эса айлана йўналишга эга. Сийдик найининг сийдик пуфаги деворида жойлашган қисмида мушак парда фақат бўйлама мушаклардан иборат. Бу мушакларнинг қисқариши қовуқ мушакларининг ҳолатидан қатъий назар, сийдик найининг тешигини очиб, сийдикнинг пуфакка ўтишини таъминлайди. Сийдик найининг адвентиция пардаси атрофдаги тўқималар билан қўшилиб кетади.

ҚОВУҚ

Қовуқнинг шиллик пардаси ўзгарувчан эпителий ва сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимали хусусий қаватдан иборат. Бириктирувчи тўқимали қават қон ва лимфа томирларига бой. Майда қон томирлар эпителийга жуда яқин ётади. Қовуқ шиллик пардаси сийдик йўқ вақтда бурмалар ҳосил қилиб, бу бурмалар қовуқ сийдикка тўлганда текисланади. Қовуқнинг учбурчак соҳасининг шиллик пардасида бурмалар бўлмайди. Бу соҳада шиллик ости пардаси йўқ бўлиб шиллик парданинг хусусий қавати мушак парда билан бирлашиб кетади. Бу соҳада сийдик найининг пастки қисмидаги безларга ўхшаш безлар жойлашган. Қовуқнинг бошқа қисмларида шиллик пардаостида сийрак бириктирувчи тўқимадан иборат шиллик ости парда жойлашади.

Қовуқ мушак пардаси ички, ташқи бўйлама ва ўрта айлана йўналган мушак қаватларидан иборат. Қовуқнинг ташқи сийдик чиқарув йўлига давом этиш қисмида (қовуқнинг бўйин қисми) айлана жойлашган мушак тутамлари сфинктер ҳосил қилади. Мушак тутамларини ўраб турувчи бириктирувчи

тўқима қатламлари қовуқнинг ташқи адвентиция пардасига, қовуқнинг туб қисмида эса сероз қаватга ўтиб кетади. Қовуқнинг туб қисми сероз парда билан ўралган.

Қовуқ симпатик, парасимпатик ва спинал (сезувчи) нервлар билан таъминланган. Бундан ташқари, қовуқда кўп миқдорда нерв тугунчалари ва марказий нерв системасининг нейронлари аниқланган. Бу нейронлар, айниқса, сийдик найларининг қовуққа қўйилиш жойида кўп бўлади. Бундан ташқари, қовуқнинг сероз, мушак ва шиллик пардаларида кўп миқдорда рецептор нерв охирлари ҳам учрайди.

ТАШҚИ СИЙДИК ЧИҚАРУВ ЙЎЛИ

Эркаклар ва аёлларда ташқи сийдик чиқарув йўли ҳар хил тузилган. Аёлларда уретранинг жинсий йўлларга алоқаси йўқ, эркакларда эса ташқи сийдик чиқарув йўллари уруғ чиқарув йўли бўлиб ҳам хизмат қилади. Аёллар ташқи сийдик чиқарув йўли шиллик, мушак ва ташқи пардалардан иборат. Шиллик парданинг хусусий қатлами сийрак толали бириктирувчи тўқима бўлиб, кўп миқдорда хужайралар тутати. Ташқи тешиқ соҳаси шиллик парда кўп қаватли ясси мугузланмайдиган эпителий билан қопланган бўлиб, шиллик парданинг хусусий қавати кўпгина сўрғичлар ҳосил қилади. Ташқи сийдик чиқарув йўлида оз миқдорда безлар бўлиб, улар *периуретрал безлар* деб аталади. Ташқи сийдик йўлининг кучли ривожланган мушак пардаси ички бўйлама ва ташқи айлана силлик мушаклардан иборат бўлиб, уларнинг орасида эластик толаларга бой бўлган бириктирувчи тўқима қавати жойлашади. Сийдик йўлининг ташқи қисмида кўндаланг-тарғил мушак толалари ташқи сфинктерни ҳосил қилади.

Эркаклар ташқи сийдик чиқарув йўлининг тузилиши ҳамма бўлимларда бир хил эмас. Унинг девори ҳам шиллик, мушак ва адвентиция пардалардан иборат. Сийдик йўли простата қисми шиллик пардасининг эпителийси қовуқ эпителийси каби бўлади. Бу эпителий аста-секин кўп

қаторли призматик шаклга ўтиб, сийдик йўлининг ғовак танаси қисмига ўтганда эпителий кўп қават ҳосил қилади. Эпителийнинг кўп қаторли қисмида қадахсимон ва эндокрин ҳужайралар учрайди. Мушак парда уретранинг простата қисмида ички бўйлама ва ташқи айлана қатватлардан иборат. Мушак пардаси аста-секин йўқолиб боради. Ғовак тананинг олдинги қисмида алоҳида жойлашган мушак тутамларигина сақланиб қолади.

XVIII БОБ

ЭРКАКЛАР РЕПРОДУКТИВ СИСТЕМАСИ

Эркаклар жинсий системаси бир жуфт без – *уруғдон ва уруғ олиб чиқарувчи найлар, простата бези, уруғ пуфакчалари ва жинсий олат* каби аъзолардан иборат.

Тараққиёти. Эркаклар жинсий тизимининг тараққиёти 2 даврни ўз ичига олади: 1) индифферент, бу даврда эркак ва аёл жинсий тизимлари бир хил ривожланади ва 2) жинсий дифференцировка, бу даврда эркак ва аёл жинсий тизими турлича ривожланади.

Индифферент давр. Эмбриогенезнинг 3-хафтасида сариқлик халтаси деворида бирламчи жинсий хужайралар – гонобластлар ёки гаметобластлар ҳосил бўлади. Гонобластлар қон орқали бирламчи буйракка боради. Эмбриогенезнинг 4-хафтасида бирламчи буйрак юзасида целомик эпителийдан ташкил топган жинсий болиш ҳосил бўлади. Жинсий болиш хужайралари гонобластларни ижобий хемотаксисини чақирувчи кимёвий модда ишлаб чиқаради. Шунинг учун ҳам, мазкур болишга гонобластлар келиб, бу ерда бўлиниб кўпаяди ва гоноцитларга дифференциаллашади. Сўнгра жинсий болишлардан бирламчи буйрак томон целомик эпителий ва гоноцитлардан иборат жинсий тизимчалар ўсиб киради. Бир вақтнинг ўзида мезонефрал найдан парамезонефрал неай ажралади. Шу билан эмбриогенезнинг 6-хафтаси бошига келиб, жинсий тизим тараққиётининг индифферент даври якунланади.

Жинсий дифференцировка даври. Сперматозоидларнинг жинсий Y-хромосомаларида жинсий детерминация гени мавжуд бўлиб, у ҳомиланинг эркак жинси йўналишида ривожланишини таъминлайди. Мазкур ген таъсирида эмбриогенезнинг 6-хафтасида уруғдон куртагида биринчи ингибин ҳосил бўлади ва унинг таъсирида парамезонефрал най редукцияга учрайди. Бир вақтнинг ўзида мезенхима жинсий болиш ва жинсий

тизимчалар орасига ўсиб киради ва уларни бир-биридан ажратади. Мазкур мезенхима кейинчалик бутун уруғдонни ўраб олади ва оқсил пардага айланади.

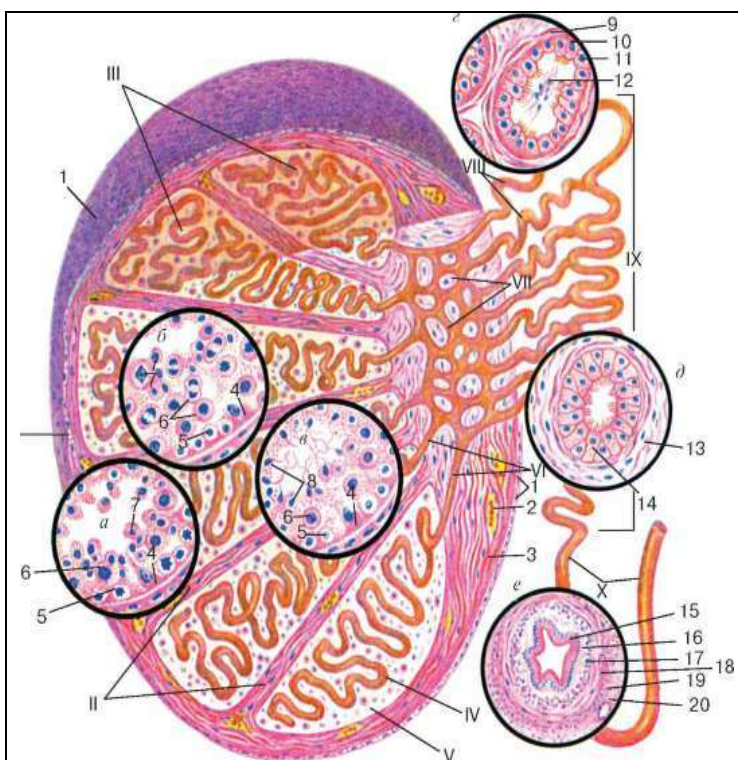
Жинсий детерминация гени таъсирида эмбриогенезнинг 9-ҳафтасида жинсий тизимчалар орасидаги мезенхимада тестостерон ишлаб чиқарувчи интерстициал хужайралар ҳосил бўлади, уруғдоннинг кейинги ривожланиши мазкур гормон таъсирида амалга ошади. Жинсий тизимчаларнинг аксарияти эгри-бугри уруғ найлари (*tubulus seminifer contortus*)га, оз қисми уруғдон тўри (*rete testes*)га айланади. Бирламчи буйрак каналчалари эпителийсидан уруғ олиб чиқувчи йўллар (*ductus efferentis testis*) эпителийси ривожланади. Мезонефрал найдан уруғдон ортиғи найи (*ductus epididymidis*), уруғ чиқарувчи най (*ductus deferens*) ва уруғ отувчи най (*ductus ejaculatorius*) шаклланади.

Эмбриогенезнинг ўрталарига келиб, жинсий тизимчаларда гоноцитлардан сперматогонийлар ҳосил бўлади. Тараққиётнинг 22-ҳафтасида уруғдон тўри найларида иккинчи ингибин ишлаб чиқарилади. У гипофиздан фоллитропин ажралишини, шунингдек гоноцитларнинг кўпайиши ва дифференцировкасини тўхтатиб туради. Бунда сперматогонийларнинг бир қисми редукцияга учрайди. Эмбриогенез охирига келиб учинчи ингибин ишлаб чиқарилади, у фоллитропин синтезини сусайтиради, бироқ сперматогонийларнинг ривожланиши жараёнига таъсир этмайди. Эмбриогенез якунида интерстициал хужайраларнинг интенсив ривожланиши кузатилади ва улар кўп миқдорда тестостерон гормонини ишлаб чиқара бошлайди.

УРУҒДОН

Уруғдон (*testis*) овалсимон шаклга эга бўлиб, ташқи томондан бир неча қават пардалар билан ўралган, шулардан сероз ва оқсил пардалар уруғдоннинг хусусий пардалари ҳисобланади (расм 18.1). Сероз парда мезотелийдан иборат бўлиб, уруғдоннинг асосий қисмини ўраб туради. У

аниқ чегарасиз эластик толаларга бой бўлган зич бириктирувчи тўқимадан иборат фиброз, яъни оксил пардага (*tunica albuginea*) ўтади. Уруғдон оксил парадасининг чуқур қатламларида томирлар кўп бўлади, шунинг учун бу қисм томирли парда (*tunica vasculosa*) сифатида ажратилади. Оксил парда уруғдоннинг бир томонида қалинлашади, бу ер уруғдон оралиғи (*mediastinum testis*) деб номланиб, унинг ичида капиллярлар ва уруғдон тўри (*rete testis*) жойлашади.



Расм 18.1. Уруғдоннинг тузилиши:

a – сперматогонийларни кўпайиш ва сперматоцитларнинг ўсиш даврини бошидаги эпителиосперматоген қават; *b* – сперматоцитларнинг ўсиш даврини охири ва етилиш давридаги эпителиосперматоген

I – уруғдон пардалари; II – уруғдон тўсиқлари; III – уруғдон бўлакчалари; IV – эгри-бугри уруғ найи; V – интерстициал тўқима; VI – тўғри найлар; VII – уруғдон тўри; VIII – уруғ олиб чикувчи най; IX – уруғдон ортиғи найи; X – уруғ олиб кетувчи йўл. 1 - мезотелий; 2 – қон томири; 3 – бириктирувчи тўқима хужайралари; 4 – таянч (Сертоли) хужайралари; 5 - сперматогонийлар; 6 - сперматоцитлар; 7 - сперматидлар; 8 – эгри-бугри най юзасидаги сперматозоидлар; 9 – уруғ олиб чикувчи най деворидаги

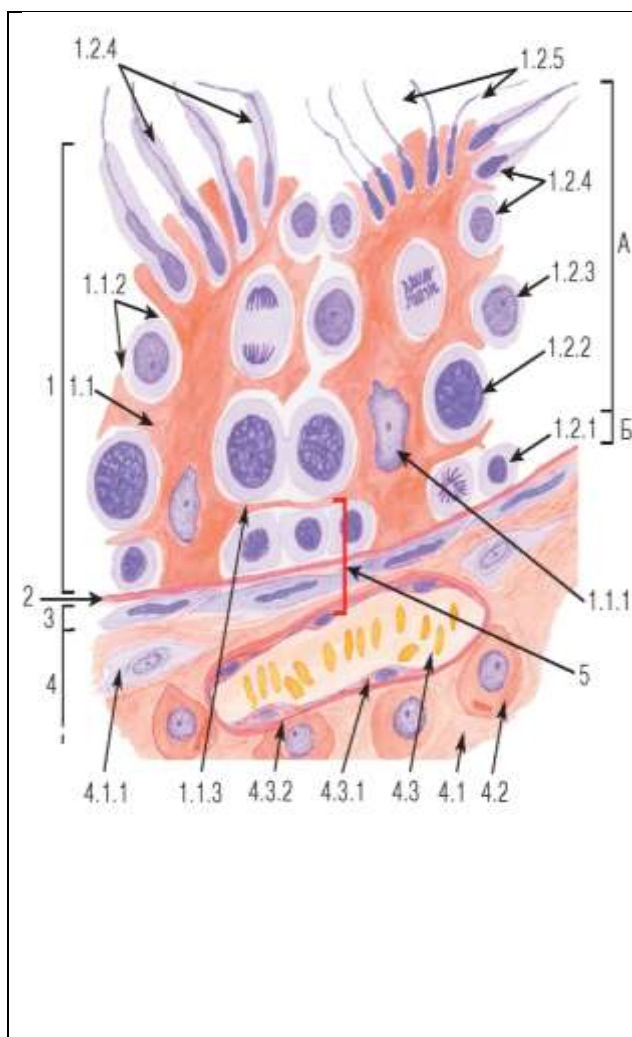
<p>кават; <i>в</i> – шаклланиш даври; <i>г</i> – уруғдоннинг уруғ олиб чиқувчи найи девори; <i>д</i> – уруғдон ортиғи найи девори; <i>е</i> – уруғ олиб кетувчи йўл девори.</p>	<p>мушак-толали парда; 10 – киприкли эпителиоцитлар; 11 – кубсимон эпителиоцитлар; 12 – сперматозоидлар; 13 – уруғдон ортиғи найи деворидаги мушак-фиброз парда; 14 – уруғдон ортиғи найи деворидаги икки қаторли киприкли эпителий; 15 – икки қаторли киприкли эпителий; 16 – шиллик парданинг хусусий пластинкаси; 17 – мушак парданинг ички бўйлама қавати; 18 – мушак парданинг ўрта циркуляр қавати; 19 – мушак парданинг ташқи бўйлама қавати; 20 – адвентициал парда</p>
---	---

Уруғдон оралиғидан радиал йўналишда бириктирувчи тўқимали тўсиқлар чиқиб, уруғдонни бўлақлар (lobules testis)га бўлади. Бўлақларнинг кенг асоси ташқарига, учи уруғдон оралиғига қараб йўналган. Бўлақларнинг сони одамда 100-250 тагача етади. Тўсиқлар эластик толаларга бой бўлиб, улардан анча йирик бўлган уруғдонни озиклантирувчи қон томирлар ўтади.

Ҳар бир бўлақда 1-4 дона эгри-бугри уруғ найлари (tubulus seminifer contortus) жойлашади. Мазкур найларнинг узунлиги 70-80 см, диаметри 150-200 мкм ни ташкил қилади. Уруғдонда ҳаммаси бўлиб, 300-450 тагача эгри-

бугри найлар мавжуд. Уруғдон бўлагининг ораликка яқин қисмида эгри-бугри уруғ найлари тўғри найлар (tubulu seminifer rectus)га ўтиб, уруғдон тўрини ҳосил қилади ва уруғ олиб чиқувчи найларга айланади (расм 18.1).

Эгри-бугри уруғ найларининг тuzилиши. Эгри-бугри уруғ найлари ингичка найларидан иборат бўлиб, уларнинг ички юзасида таянч Сертоли хужайралари (сустенотцитлар) ҳамда сперматоген эпителий жойлашади. Сперматоген эпителий таркибида ривожланишнинг турли даврларидаги жинсий хужайралар бир неча қават бўлиб жойлашади: 1) базал мембранада ётувчи - сперматогонийлар; 2) иккинчи қават - биринчи ва иккинчи тартибли сперматоцитлар; 3) учинчи қават – сперматидлар; 4) най юзасида етилган сперматозоидлар жойлашади (расм 18.2).



Расм 18.2. Эгри-бугри най девори ва интерстицийнинг бир қисми (схема):

1 - сперматоген эпителий (эпителиосперматоген қават):

1.1 - суспенотцит, 1.1.1 – суспенотцит ядроси, 1.1.2 – ривожланаётган сперматоген хужайралар тутувчи суспенотцит цитоплазмасидаги ботиқлик, 1.1.3 – суспенотцитнинг эгри-бугри най юзасини базал (Б) ва адлюминал (А) қисмларга бўлувчи ён ўсимталари, 1.2 – сперматоген хужайралар: 1.2.1 - сперматогонийлар, 1.2.2 –

	бирламчи сперматоцитлар, 1.2.3 – иккиламчи сперматоцитлар, 1.2.4 – сперматидлар, 1.2.5 – сперматозоидлар ; 2 – базал мембрана; 3 – миоид хужайралар қавати; 4 - интерстиций: 4.1 – бириктирувчи тўқима, 4.1.1 - фибробласт, 4.2 – интерстициал (Лейдиг) хужайраси; 4.3 – қон томири, 4.3.1 - эндотелиоцит, 4.3.2 – базал мембрана; 5 - гемато- тестикуляр тўсиқ
--	--

Эгри-бугри найларнинг девори 3 қаватдан иборат 1) базал; 2) миоид; 3) толали.

Базал қавати сперматоген эпителий ва сустентоцитлар жойлашган базал мембрана остида ётади ва таркибида коллаген толалар тутати.

Миоид қавати мезенхимадан ривожланувчи ва силлиқ миоцитларга ўхшаш тузилган миоид хужайралардан иборат. Мазкур хужайраларнинг қисқариши ҳисобига эгри-бугри найлар юзасининг даврий торайиши кузатилади.

Толали қавати ўз навбатида ички – коллаген ва ташқи – фибробластсимон хужайралардан иборат икки қатламдан тузилган.

Эгри-бугри найларнинг ички юзасини қопловчи базал мембрана 80 нм қалинликка эга. Базал мембрана эгри-бугри найларнинг базал ва миоид, шунингдек миоид ва толали қаватлари орасида жойлашади.

Сертоли хужайралари (сустентоцилар) йирик конуссимон шаклда бўлиб, учлари билан найнинг бўшлиғига йўналган. Уларнинг кенг асоси базал мембранада ётади. Хужайра танасидан ҳар томонга нозик

цитоплазматик ўсимталар чиқади. Бу ўсимталар кўшни таянч хужайраларининг шундай ўсимталари билан туташади. Бу хужайраларнинг цитоплазмасида ёғлар, липоид томчилари, оксил кристаллари ва бошқа кўплаб трофик киритмалар учрайди. Хужайранинг учбурчаксимон ядроси хужайранинг пастки қисмида жойлашади. Сустентоцитларнинг 2 тури: оқиш ва қорамтир турлари фарқланади. Сустентоцилар куйидаги вазифаларни бажаради: 1) экзокрин (эгри-бугри найлар юзасини тўлдирувчи суюқ секрет ажратади); 2) эндокрин (оқиш сустентоцитлар фоллитропин секрециясини сусайтирувчи ингибин, қорамтир сустентоцитлар сперматогонийларнинг кўпайишини стимулловчи омил ишлаб чиқаради); Сустентоцилар андроген боғловчи оксил ишлаб чиқаради, унинг ёрдамида тестостерон гормони эгри-бугри найнинг юза қисмларига етказилади; 3) трофик; 4) ҳимоя (сустентоцитлар иммун реакция чақиритиши мумкин бўлган турли хил зарарли моддалар (токсинлар, бактериялар, антигенларни) най юзасига ўтишига қаршилик қилади; 5)сперматидларнинг метаболитик маҳсулотларини ютади б) ўлган хужайралар ва уларнинг қолдиқларини фагоцитоз қилади.

Капиллярлар ва эгри-бугри найлар орасида гематотестикуляр тўсик жойлашган бўлиб, уни куйидагилар ҳосил қилади: 1) капилляр эндотелийси; 2) капиллярнинг базал мембранаси; 3) толали, миоид ва базал қаватлар ҳамда улар орасида жойлашган базал мембраналар; 4) сустентоцитлар.

Уруғдон 1) генератив - эркаклар жинсий хужайраларини ҳосил қилиш ёки сперматогенез ва 2) эндокрин – тестостерон гормонини ишлаб чиқариш вазифаларини бажаради.

Сперматогенез. Эркаклар жинсий хужайраси – сперматозоидлар уруғдоннинг эгри-бугри найларида пайдо бўлади. Сперматогенез деб номланувчи бу жараён организм балоғат ёшига етганда бошланади. Уруғдонда сперматозоидларнинг ишлаб чиқарилиши жинсий фаоллик сўнгунга қадар давом этади ва эгри-бугри най деворида сперматогенезнинг турли даврига мансуб бўлган жинсий хужайралар маълум бир тартибда

жойлашади. Сперматогенез жараёни 4 даврга бўлиб ўрганилади: 1) кўпайиш; 2) ўсиш; 3) етилиш; 4) шаклланиш.

Кўпайиш даврида базал мембранада ётувчи сперматогонийларнинг митоз бўлиниши содир бўлади. Сперматогонийлар орасида қорамтир, резерв, бўлинмайдиган - А турдаги ўзак хужайралар ва оқиш, тез бўлинувчи – А турдаги ярим ўзак хужайралар фарқланади. Оқиш А хужайраларнинг бўлиниши ҳисобига дифференциалланувчи хужайралар ҳосил бўлади. Базал мембранада ётувчи мазкур хужайралар митоз йўли билан бўлиниб кўпаяди, бир-биридан тўлиқ ажралмай цитоплазматик кўприкчалар орқали боғланиб синцитийларни ҳосил қилади. Бу ҳолат базал мембранага сиғмаган хужайраларни кейинги қаватга кўтарилишига олиб келади. Сперматоген эпителийнинг иккинчи қаватини ҳосил қилган мазкур хужайралар энди митотик бўлиниш қобилиятини йўқотади ва сперматогенезнинг кейинги ўсиш даврига ўтиб, 1-тартибли сперматоцитларга айланади.

Ўсиш даври 5 та фазани ўз ичига олади: 1) лептотена; 2) синаптена; 3) пахитена; 4) диплотена; 5) диакинез.

Лептотенада сперматоцитларнинг хромосомалари спираллашади ва улар ингичка узун ип шаклида кўринадиган ҳолатга келади.

Синаптена ёки зиготенада гомологик хромосомалар бивалентларни ҳосил қилиб жуфтлашади (конъюгация) ва хромосомалар чирмашади (кроссинговер) ва улар орасида ген алмашинуви содир бўлади.

Пахитена бивалентлар таркибидаги хромосомаларнинг янада спираллашиши, натижада уларнинг йўғонлашиши ва калталлашиши билан тавсифланади.

Диплотенада бивалентлар таркибидаги хромосомалар ва хромосомалар таркибидаги хроматидалар бир-биридан ажрала бошлайди, улар орасида ёриқлар ҳосил бўлади, лекин тўлиқ бир-биридан ажралмайди.

Диакинез бивалентлар таркибидаги хромосомаларнинг кейинги спираллашуви ва тетрадаларнинг ҳосил бўлиши билан тавсифланади. Ҳар

бир бивалентдан 4 та хроматида ёки монададан иборат битта тетрада, жами 23 тетрада ҳосил бўлади. Тетрадалар тутувчи хужайралар биринчи тартибли сперматоцитлардир. Ўсиш даврининг охири биринчи тартибли сперматоцит (тетрада) пайдо бўлиши билан тугалланади, сўнгра етилиш даври бошланади.

Етилиш даври. Етилиш даври иккита кетма-кет бўлиниш (етилишнинг 1- ва 2-бўлиниши)ни ўз ичига олади.

Етилиш даврининг биринчи бўлиниши метафазадан бошланади, ўзаро чирмашган хромосомалар ўзларининг ёриқлари билан экваториал пластинка бўйлаб ётади. Анафазага келиб тетрада ёриқларидан ажралиб ҳосил бўлган диадалар деб номланувчи хромосомалар турли қутбга қараб сурилади ва II тартибли сперматоцитлар ҳосил бўлади. Ҳар бир II тартибли сперматоцитда 23 тадан диада (диплоид сонли хромосомалар) мавжуд. II тартибли сперматоцит интеркинез даврини ўтмасдан етилишнинг 2-бўлинишига ўтади.

Етилишнинг 2-бўлиниши ҳам метафазадан бошланади, бунда II тартибли сперматоцитдаги диадалар экваториал пластинкада шундай жойлашадики, диаданинг бир ярми (монада ёки хроматида) хужайранинг бир қутибига, иккинчи ярми – бошқа қутбга қараган бўлади. Анафазада хроматидалар II тартибли сперматоцит қутбларига сурилади. Телофаза натижасида ҳар бир II тартибли сперматоцитдан таркибида гаплоид сонли хромосомалар тутувчи иккитадан сперматидида ҳосил бўлади.

Демак, етилиш даврининг ўзига хос хусусиятларидан бири шундаки, I тартибли сперматоцитлар интеркинез даврини ўтмасдан қайта иккига бўлинади. Бундай бўлиниши редукцион бўлиниш ёки *мейоз* деб аталади.

Редукцион бўлиниш ёки мейоз. Ҳар бир ҳайвон ёки ўсимлик хужайраларининг ядросида хромосомаларнинг сони доимийдир. Одамнинг соматик хужайралари 46 та хромосомага эга. Уруғланиш жараёнида тухум ва уруғ хужайраларининг қўшилиши натижасида ҳар бир тур учун ҳос бўлган жинсий хужайраларнинг хромосомалар сони сақланиб қолади. Бу эса тайёр бўлган жинсий хужайраларнинг хромосомалар сони соматик хужайраларга

нисбатан икки баробар кам бўлиши билан ифодаланади. Соматик хужайраларда хромосомалар сони диплоид (46 та) бўлса, жинсий хужайраларда хромосомаларнинг сони гаплоид сонга (23 тага) тенгдир.

Хромосомалар сонининг камайиши (редукцияси) сперматогенезнинг етилиш даврида рўй беради. Редукция ходисаси шу даврда бўлиб ўтадиган интеркинез даврисиз кетма-кет бўлиниш ҳисобига содир бўлади. Етилиш давридаги интеркинез даври бўлмаганлиги учун хромосомалар кейинги бўлиниш учун сони ошмаган (редупликацияланмаган) ҳолатда ўтади. Хулоса қилиб айтганда, митоздан мейознинг фарқи хромосомаларнинг конъюгацияси юз бериши ва етилиш даврининг биринчи бўлиниши ва иккинчи бўлиниши орасида интеркинез даврининг йўқлигидир. Бу эса сперматидаларда хромосомалар сонининг икки марта камайишига сабаб бўлади.

Демак, етилиш даврининг охирида бошланғич битта сперматогонийдан гаплоид сонли хромосома тутган 4 та сперматида ҳосил бўлади. Сперматидалар бошқа бўлинмайди ва охириги шаклланиш даврига ўтади.

Шаклланиш даври. Сперматидалар унча йирик бўлмаган ядроли юмалоқ хужайралардир. Ядро атрофида пластинкасимон комплекснинг зичлашган зонаси, центросома ва майда митохондриялар жойлашади. Сперматидларнинг қайта тузилиш жараёни пластинкасимон комплекс зонасида ядро юзасига тегиб турган зичлашган гранула пайдо бўлишидан бошланади. Бу акробластдир. Кейинчалик акробластнинг ўлчамлари катталашиб, ғилоф сифатида ядрони қоплайди, акробластнинг ўртасида эса зичлашган танача — акросома дифференциаллашади.

Шаклланаётган сперматид ўз акросомаси билан, одатда, таянч Сертоли хужайрасининг апикал юзасига қараб туради. Бунда сперматиднинг қарама-қарши четига, уруғ канали ичига қараган томонга икки центриоладан иборат центросома сурилади. Центросоманинг центродесмози ядро юзасига

перпендикуляр ҳолда жойлашади. Бундан кейинги ўзгаришлар натижасида проксимал центриола ядро қобиғига тегиб ётади, дистал жойлашгани эса иккига бўлинади. Дистал центриоланинг олд қисмидан хивич шаклланади, сўнгра у сперматозоид думининг ўқ ипига айланади. Дистал центриоланинг орқа ярмиси айлана ҳосил қилади. Бу ҳалқача хивчин бўйлаб сурилиб, сперматозоиднинг ўрта қисмининг орқа чегарасини ҳосил қилади.

Сперматиднинг тараққиёт жараёнида унинг ядроси аста-секин зичлашади ва хроматин гомоген зич масса кўринишини олади. Дум қисмининг ўсиши билан сперматиднинг цитоплазмаси ядро атрофидан сирғалиб, шаклланаётган сперматозоиднинг ўрта қисмига сурилади. Митохондриялар хивчинчанинг проксимал қисми ёнида жойлашади. Сперматид цитоплазмаси, сперматозоидга айланаётгандаредукцияга учрайди.

Сперматоген эпителий турли таъсирларгаўта сезгирдир. Интоксикация, авитаминоз, очлик, айниқса, радиация нури таъсирида сперматогенез жараёнини сусайиши ва ҳатто тўхтаб, сперматоген эпителий атрофияга учраши мумкин.

Эндокрин фаолияти. Уруғдонда тестостерон, фоллитропин секрециясини сусайтирувчи ингибин ва сперматогонийларнинг кўпайишини стимулловчи омил ишлаб чиқарилади.

Эгри-бугри уруғ найлари орасидаги сийрак бириктирувчи тўқимада жойлашган қон томирлари атрофида интерстициал (Лейдиг, гландулоцитлар) хужайралари жойлашади. Мазкур хужайралар йирик, юмалоқ ёки кўп қиррали бўлиб, цитоплазмасида Голжи комплекси, силлиқ ЭПТ, митохондриялар, шунингдек липид ва гликоген киритмалари, кристаллоид тузилмалар тутади. Ёш ошиб борган сари хужайра цитоплазмасида пигмент киритмалари тўплана боради. Лейдиг хужайралари мезенхимадан тараққий этади ва эркаклар жинсий гормони (тестостерон) ишлаб чиқаради. Тестостерон гормони сперматогенез жараёнининг охириги даврларига таъсир кўрсатади. Фоллитропин синтезини пасайтирувчи ингибинлар оқиш

суспендоцитлар, сперматогонийларнинг кўпайишини стимулловчи омил эса корамтир суспендоцитлар томонидан ишлаб чиқарилади. Уруғдоннинг фаолияти гипофиз безининг олдинги бўлагидан ажралувчи гонадотроп гормонлар таъсирига боғлиқ.

Уруғдоннинг ёшга қараб ўзгариши. Янги туғилган болалар уруғдонининг оғирлиги 800 мг га тенг бўлиб, бўлақларга бўлинганлиги яққол кўриниб туради. Уруғдонлар бу даврда сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимали стромада ётувчи унча эгри-бугри бўлмаган, баъзан бир-бирларига тегиб ётувчи уруғ каналчаларидан иборатдир. Уруғ каналчалари тор, бўшлиғи деярли кўринмай, баъзан канал хужайралари уни тўла бекитиб кўяди. Канал хужайралари етилмаган Сертоли хужайралари, сперматогонийлар ва бирламчи гоноцитлардан иборат.

Эркақлар жинсий системасининг бола туғилгандан сўнгги тараққиётининг *биринчи тўрт йили статик давр* деб номланади. Бу даврда уруғ каналчалари кичик ўлчамга эга бўлиб, озгина эгри-бугридир. Хужайралар эса бир қават бўлиб. ётади. Уруғдоннинг махсус функцияси кузатилмайди.

4ёшдан 10ёшгача давр уруғдон постнатал тараққиётининг *иккинчи давридир*. Бу давр ичида каналларда сперматогоний ва биринчи тартибли сперматоцитларни учратиш мумкин. Интерстицийда Лейдиг хужайраларига асос бўлиб хужайралар пайдо бўлиб, дифференциаллаша бошлайди. Хужайралар ўлчамларининг ошиши, жинсий хужайралар сонининг кўпайиши, I тартибли сперматоцитларнинг пайдо бўлиши, таянч хужайранинг дифференцировкаси бу даврни боланинг организмида жинсий сифатларнинг пайдо бўлиш даври дейишга асос беради.

Учинчи давр 10 ёшдан 12-16 ёшгача бўлиб, тараққиёт даври деб номланади. Морфометрик кузатишлар уруғдонининг бу даврида интенсив ўсишини тасдиқлайди. Хужайралар катталашади ва сони ошади. Айниқса, Сертоли хужайралари сезиларли даражада ўзгаради. Уларнинг ядроси

катталашади, I-II тартибли сперматоцитлар кўпаяди. Баъзан сперматидлар ҳам учрайди. 12-14 ёшларда каналда етарли даражада сперматоцитлар бўлади. Бу даврда уруғ чиқарув йўллари таракқиёти ҳам сезиларли даражада бўлади. Уруғдон ортиғи морфологик жиҳатдан катта ёшдаги одамларнинг уруғдон ортиғидан фарққилмайди.

Сперматогенезнинг мунтазам рўй бериши уруғдон таракқиётининг тўртинчи даври ҳисобланади. Сперматоген эпителийнинг барча хужайралари ҳамда сперматозоидларнинг каналларда учраши бу даврнинг муҳим морфологик белгисидир.

18-20 ёшдан бошлаб актив сперматогенез даври бошланади. Юқори функционал актив ҳолат 50-55 ёшларгача давом этади. 50 ёшдан 80 ёшгача уруғдонда атрофик, дистрофик ва некробиотик характердаги жараёнлар ривожланиб боради. Бу ўзгаришлар *инволюция* деб номланади. Бу эса сперматогенезнинг сусайиши ва бириктирувчи тўқиманинг ўсиб кетиши билан характерланади. Уруғ каналчаларининг ичи бўшаб қолади. Аммо шунга қарамадан 80 ёшларда ҳам сперматогенез рўй берадиган каналчалар учрайди.

УРУҒ ОЛИБ ЧИҚУВЧИ ЙЎЛЛАР ВА УРУҒДОН ОРТИҒИ

Уруғ олиб чиқувчи йўллар уруғдон тўғри найлари (*tubuli seminiferi recti*) дан бошланади ва уруғдон оралиғида жойлашган уруғдон тури (*rete testis*) га ўтади, бу ердан эса 12-15 та ўта эгри-бугри уруғ олиб чиқувчи найлар (*ductuli efferens testis*) чиқади. Найлар йиғилиб уруғдон ортиғининг бошчасини ҳосил қилади. Шу ердан уруғдон ортиғининг найи (*ductus epididymis*) бошланади. Бу най кўп сонли бурмалар ҳосил қилиб, уруғдон ортиғининг тана ва дум қисмини ташкил қилади. Уруғдон ортиғининг канали уруғ олиб чиқувчи тўғри йўл (*ductus deferens*) га ўтади ва уруғ отувчи йўл билан тамом бўлади.

Тўғри найлар ва уруғдон тўри оддий тузилишга эга. Тўғри найларнинг девори цилиндрик эпителий билан, тўр каналлари кубсимон ёки ясси эпителий билан қопланган. Бу хужайралар базал мембранада ётади, каналнинг ташқарисидан сийрак бириктирувчи тузилма юпқа қатлам ҳосил қилиб ётади.

Уруғдон ортиғи. Уруғдон ортиғи бошча, тана ва дум қисмдан иборат. Уруғдон ортиғининг бошчаси 12-15 дона эгри-бугри уруғ олиб борувчи найлардан иборат. Бу найлар уруғдон ортиғининг найига йиғилади ва уруғдон ортиғининг дум қисмида уруғ олиб чиқувчи йўлга айланади.

Уруғ олиб борувчи найнинг диаметри 0,6 мм ва узунлиги 4-6 мм га тенг. Эпителиал хужайралар остида бириктирувчи тўқимадан иборат хусусий парда ётади, сўнгра мускул парда жойлашади. Канал бўшлиғи бир текис эмас, бу ҳолат унинг эпителийсининг алоҳида тузилиши билан боғлиқдир. Эпителий ҳар хил катталиқдаги хужайралардан: киприкчалари бор бўлган баланд призматик ва кичик кубсимон хужайралардан иборат. Бу хужайралар навбатма-навбат жойлашгани учун баланд хужайралар ёнидачуқурчалар ҳосил бўлади. Баланд хужайраларда ҳам, паст хужайраларда ҳам липид ва пигмент доначалари ҳамда вакуолалар борлиги бу хужайраларда секретор фаолият борлигидан дарак беради.

Уруғдон ортиғининг найи икки қаторли эпителий билани қопланган. Бу эпителий икки хил хужайралардан иборат: 1) апикал юзасида стериоцилийлар (ҳаракатсиз тук тўқималарини) тутувчи, ўзининг эркин юзаси билан жинсий қопламанинг текис юзасини ҳосил қилувчи баланд призматик хужайралар ҳамда 2) майда ораликхужайралар. Улар ўз ядроларининг жойлашувига кўра икки қаторли эпителийнинг пастки қаторини ҳосил қилади.

Уруғдон ортиғининг найи юпқа, нозик хусусий қатламга эга бўлиб, ундан кейин нисбатан қалин силлиқ мушак қавати ётади. Кучли равишда

эгилган уруғдон ортиғи найининг баъзи тирсаклари ўзаро бириктирувчи тўқима ёрдамида туташгаи бўлади.

Уруғдон ортиғи найининг бўшлиғи суюқлик билан тўла. Ундабаъзан алоҳида, баъзан йиғилган ҳолатда сперматозоидлар жойлашади. Бу суюқлик уруғчи чиқарувчи йўллар эпителийсининг секретор фаолиятининг маҳсулидан ҳамда бу ерга эгри-бугри найлардан оқиб келган суюқликдан иборатдир. Бу суюқлик спермани суюлтиради, сперматозоидларнинг сақланишини таъминлайди. Айниқса, мўл секреция уруғдон ортиғи найларининг ҳалқаларида кузатилади. Уруғдон ортиғини сперма тўпланувчи резервуар сифатида ҳам кўрсатиш мумкин.

Уруғ олиб кетувчи йўл. Бу йул икки қаватли, кутикуласи аниқ кўриниб турган цилиндрик эпителий билан қопланган. Шиллик парда 4-6 та бўйламасига йўналган бурмалар ҳосил қилгани учун кўндаланг кесими юлдузсимон кўринишга эга бўлади.

Канал шиллик пардасининг хусусий қавати сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан ташкил топган. Бу ерда эластик толалар кўп. Хусусий пардадан сўнг яхши ривожланган учта: ички, ва ташқи бўйлама, ўртаси айлана қаватлардан иборат мушак қатлами ётади. Мушак иардасидан кейин эластик толаларга мўл бўлган толали парда -адвентиция қавати жойлашади.

Уруғ олиб кетувчи йўл мушак қаватининг перистальтик ҳаракати спермани уруғ олиб кетувчи йўлларда сурилишини ва эякуляция вақтида уни чиқариб ташлашини таъминлайди.

Уруғ олиб чиқувчи йўлнинг охирлари ампуласимон кенгаяди ва бу ерда мускул парда тололари бир текисда ётмайди. Айлана бўйлаб жойлашган қаватда қийшиқ йўналган мушак толалари пайдо бўлади, бўйлама мушак тўпламларининг бир бутунлиги бўлинади ва уруғ отувчи йўлга келганда йуқолади. Жинсий йўл ампула қисмининг шиллик пардаси жуда бурмадорлиги билан ажралиб туради, бундан ташқари, безларни эслатувчи

кубсимон эпителий билан қопланган ботиклик ҳосил қилади. Хусусий қават ампуляр қисмида ҳам эластик толаларга бой. Нормал ҳолатда ампуляр бўшлиқда сперматозоидлар бўлмайди, аммо эякуляциядан сўнг сперматозоидларнинг маълум бир қисми ушланиб қолиши ва қайта эякуляцияда ажралиши мумкин.

УРУҒ ПУФАКЧАЛАРИ

Уруғ пуфакчалари уруғ олиб кетувчи йўлнинг бўртиб чиққан қисмидан иборат. Пуфакчалар яхши ифодаланган секретор функцияси ва кўп сонли бурмалари борлиги билан характерланади. Унинг ички қисмида бош бурмалардан ташқари иккиламчи ва учламчи бурмаларни ажратиш мумкин. Бу бурмалар ўзаро бирикиб мураккаб катакли тузилма ҳосил қилади.

Уруғ пуфакчаларининг деворида ҳам уч парда фарқланади, шиллик, мушак ва ташқи бириктирувчи тўқима ёки адвентиция пардалари. Шиллик парда бир қаватли кубсимон ёки паст призматик эпителий билан қопланган. Эпителий остида шиллик парданинг хусусий қавати жойлашади. У эластик толаларга бой, сийрак толали бириктирувчи тўқимадан иборат. Мушак парда тартибсиз жойлашган силлик мушак толаларидан иборат. Ташқи адвентиция қавати ҳамма жойдаги каби сийрак бирикитирувчи тўқимадан иборат.

Уруғ пуфакчалари уруғ сақловчи жой бўлмай, балки қўшимча жинсий безлар бўлиб, шиллик суюқлик ишлайди ва у чиқариладиган спермага аралашиб, уни нейтраллайди ва суюлтиради.

Уруғ отувчи канал. Уруғ отувчи йўлнинг бурмали шиллик пардаси бир қават призмасимон эпителий билан қопланган бўлиб, деворида унча ривожланмаган мушак пардалари тутди. Бу канал бириктирувчи тўқимадан иборат парда билан ўралган. Уруғ отиб чиқарувчи канал дорзомедиал деворида бир қатор ор тиклар мавжуд. Баъзи бир ор тиклар тузилиши бўйича уруғ пуфакчалари билан бир хил бўлгани учун у қўшимча пуфакчалари ҳам

деб номланиши мумкин. Бошқалари эса, простата безининг без найларини эслатади. Ҳар иккаласининг деворида силлиқ мушак толалари ётади.

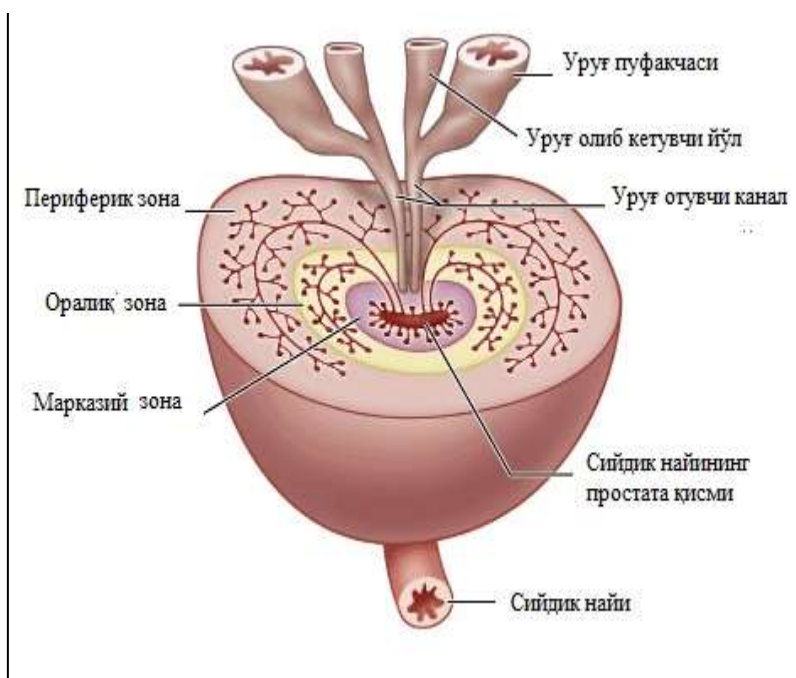
ПРОСТАТА БЕЗИ

Простата беzi (prostata) мушакли без бўлиб, у сийдик чиқарув каналининг юқори (простатик) бўлими атрофида жойлашади.

Тараққиёти. Простата безининг безли тўқимаси урогенитал синус муртагидан, бириктирувчи ва силлиқ мушак тўқималари мезенхимадан ривожланади.

Простата беzi ташқи томондан юпқа бириктирувчи тўқимали капсула билан ўралган бўлиб, мушак тутамлари бириктирувчи тўқима қатламлари билан биргаликда беziни 30-50 та бўлакчаларга бўлади. Простата беzi паренхимаси таркибига 3 хил простатик безлар киради: 1) шиллиқ парданинг хусусий пластинкасида жойлашган майда безлар гуруҳи (марказий гуруҳ); 2) сийдик чиқарув каналининг шиллиқ ости пардасида жойлашган безлар гуруҳи (ўтувчи ёки оралиқ гуруҳ); 3) простата безининг қолган барча қисмини эгалловчи йирик безлар гуруҳи (периферик гуруҳ). Учинчи гуруҳ безлари баъзан бош (glandulae principales prostaticae) безлар ҳам деб юритилади (расм 18.3).

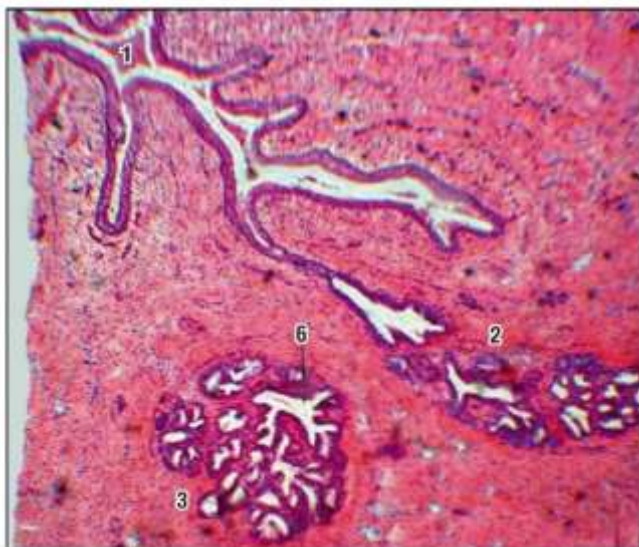
Расм 18.3 Простата беzi тузилишининг схемаси



Простата безлари оҳирги бўлим ва сийдик чиқарув канали (уретра)га очилувчи чиқарув найларидан ташкил топган. Простата

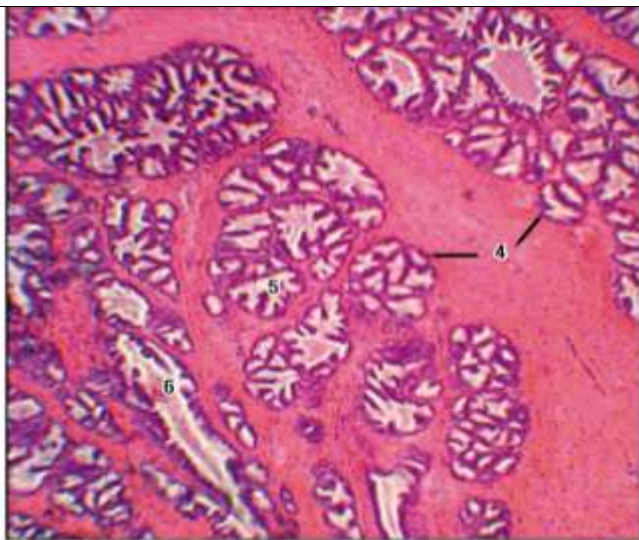
безларининг охирги бўлимлари 2 хил эпителий хужайралари: суюқ шиллик секрет ажратувчи мукоцитлар ва регенрация манбаи бўлган базал хужайралардан иборат. Уларнинг чиқарув найлари кўп қаторли призматик эпителий билан қопланган. Безнинг охирги бўлими ва чиқарув найлари атрофида сийрак толали бириктирувчи ва силлиқ мушак тўқималаридан иборат қатламлар жойлашади.

Уруғ дўмбоқчаси (colliculus seminis) сийдик чиқариш каналининг орқа деворига ўрнашади. Унинг юзаси ўзгарувчан эпителий билан қопланган бўлиб, асосини кўплаб эластик толаларва силлиқ мушак хужайраларини тутувчи бириктирувчи тўқима ташкил этади. Уруғ дўмбоқчасида жинсий сезгининг асосий нуқтаси бўлган нерв толалари ва нерв охирлари кўплаб жойлашиб, уларнинг таъсирланиши эрекция на эякуляциянинг баъзи фазаларини юзага келтириб чиқаради. Уруғ дўмбоқчаси эрекция ҳолатида эякулятнинг сийдик пуфагига қараб оқишига ва сийдик чиқишига қаршилик кўрсатади.



Расм.18.3 Простата безининг хар-хил қисмлардан тайёрланган препарати. Гематоксилин-эозин билан бўялган.

1- Сийдик чиқарув канали бўшлиғи;
 2- марказий(шиллик) безлар;
 3- оралик (шиллик ости) безлар;



4 - периферик (асосий) безлар;
 5 –безларнинг охирги бўлими;
 6 –чиқарув найлари.

Уруғ дўмбоқчасининг орқасида, бўйлама силлик мушак толалари орасида простата бачадончаси жойлашади, унинг ўлчамлари безнинг тузилишига қараб ҳар хил бўлади. Простата бачадончасининг ички юзаси ўзгарувчан эпителий билан қопланган. Тузилиши бўйича бу орган простата

безининг битта йўлини эслатади. Простата бачадончаси чиқарув тешиги билан уруғ дўмбоқчасининг юзасига очилади.

Простата безининг секретини ёпишқоқ бўлиб, ишқорий реакцияга эга бўлган (рН-8-8,4) сўт рангли суюқликдир. Простата безининг секретининг таркибига сув, нуклеопротеин, лецитин, холин, спермин (спермага махсус хид бериб турувчи органик модда) ва кўп миқдорда тузлар, айниқса, калий тузлари киради.

Бундан ташқари, простата безининг простагландин моддасининг ишланиши ҳам аниқланган. Простагландинлар липид табиатлибиологик актив бирикма бўлиб, улар ҳар хил тарзда организмга ўз таъсирини кўрсатади. Простагландинларнинг А, Е, F гуруҳлари маълум. Шулардан F простагландинлар силлиқ мушакларни қисқартирса, Е хиллари мушакларни бўшаштиради. Простагландинларнинг бу хусусиятидан акушерлик амалиётида туғиш жараёнини бошқаришда ва ҳомилани тушириш (аборт)да фойдаланилади. Простагландинлар юракнинг қисқариш кучива частотасига таъсир қилибгина қолмай, буйракда ренин ишланишини ва ионлар реабсорбцияси ҳамда артериал қон босимининг бошқарилиши каби физиологик жараёнларда иштирок этади.

Қариликда кўпинча секрет қуюқлашиб, простата безининг чиқарув йўлларида юмалоқ ёки овал шаклдаги *простатик конкреция* деб номланувчи концентрик қаватли танача ҳосил бўлади. Танача оҳак шимиб олиши мумкин. Бунда улар баъзан диаметри 1 мм гача бўлган *простатик тошларга* айланиб қолади.

Простата безининг тузилиши ёш ошиб борган сари ўзгариб боради. Бу ўзгаришлар организмнинг шу ёшда гормонлар билан таъминланиш ҳолати билан узвий боғланган. Қарияларда простата безининг ацинуслари эпителийсининг пролиферацияга учраши ва силлиқ мушак толаларининг гипертрофияси кузатилади. Бундай жараённинг кучайиши кексаларда учрайдиган простата безининг *аденомасига* олиб келади. Тиббиёт

амалиётида простата беги билан боғлиқ асосан учта муаммо мавжуд: 1) инфекцион ёки бактериал агентлар билан боғлиқ *сурункали простатит*; 2) тугунли гиперплазия ёки *простата безининг гипертрофияси*, периуретрал шиллиқ хужайраларда кузатилиб, натижади бемор сийдик ажратишга кийналади ва 3) простата безининг ҳавфли ўсмаси (*простата аденокарциномаси*).

БУЛБОУРЕТАЛ БЕЗЛАР

Бу безлар бир жуфт нўхат катталигидаги альвеоляр-найсимон тузилишга эга безлар бўлиб, сийдик чиқариш каналининг бошланиш қисмига очилади. Уларнинг чиқарув найлари ва охириги бўлимлари нотўғри шаклга эга. Айрим қисмларида шиллиқ хужайралар билан қопланган охириги бўлимлари бир-бири билан бирикади. Безнинг кенгайган охириги бўлимларида эпителий кўпинча яссилашган бўлади, безнинг бошқа бўлимларида у кубсимон шаклга эга. Секретор бўлимлари орасида силлиқ мушак хужайраларини тутувчи бириктирувчи тўқима қатламлари ётади.

Функцияси. Сийдик чиқарув каналига суюқ шиллиқ табиатли секрет ажратади.

ЖИНСИЙ ОЛАТ

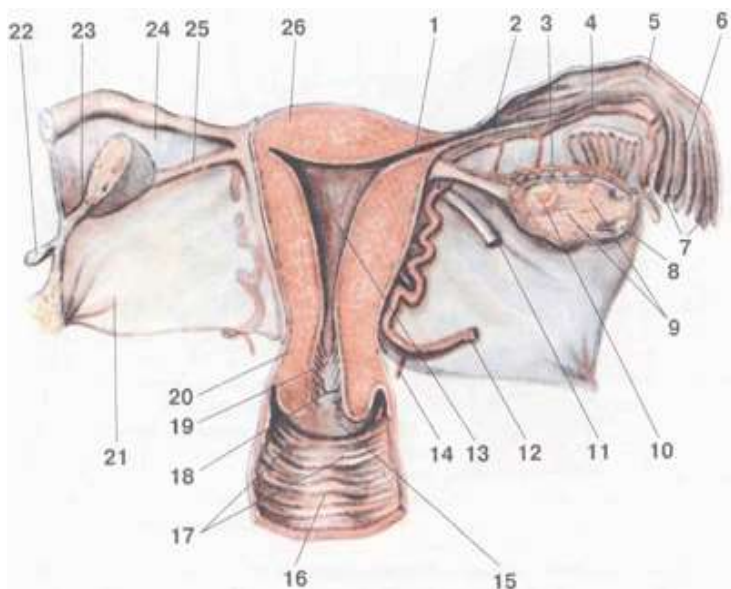
Жинсий олатнинг асосини учта ғоваксимон тана: иккита жинсий олат ғовак танаси (*corpora cavernosa penis*) ва битта сийдик чиқариш каналининг ғовак моддаси (*corpora cavernosa urethrae*) ташкил қилади. Ҳар бир ғовак тана зич фиброз парда билан ўралган бўлиб, оқлиқ парда номи билан юритилади ва у ички айланасига, ташқи бўйламасига йўналган коллаген фибриллалар дан ташкил топган. Оқлиқ пардадан ғоваксимон тана ичига кўп сонли бириктирувчи тўқимали тўсиқлар кетади. Бу тўсиқлар лакунар бўшлиқлар системасини ҳосил қилади. Уларнинг ичи эндотелий билан қопланиб, веноз қон билан тўлган бўлади. Бу тўсиқларда силлиқ мушак

хужайралари ва эластик толалар жойлашган. Эрекция ҳолатида бу лакунар бўшлиқлар кучли равишда кенгаяди, улар орасидаги тўсиқлар жуда юпқалашиб нозик пластинка кўринишини олади.

XIX БОБ

АЁЛЛАР РЕПРОДУКТИВ СИСТЕМАСИ

Аёллар жинсий аъзолари таркибига бир жуфт тухумдон ва тухум йўли (бачадон найи), бачадон, қин ва ташқи жинсий органлар киради (расм 19.1).



Расм 19.1. Аёллар жинсий аъзолари:

1-бачадон найининг бачадонга очилиш қисми; 2,5,6 –бачадон найи; 8, 9, 10-тухумдон; 13-бачадон бўшлиғи; 12,14-қонтомирлари; 11-бачадоннинг юмалоқ бойлами; 16,17-қин; 18-бачадон бўйнининг ташқи қисми; 15-бачадон бўйнининг қин қисми; 19-цервикал канал; 20-бачадон бўйни

Бу аъзолар жинсий хужайралар, яъни аёллар жинсий гаметаларини (овоцитлар) ҳосил қилади ҳамда ҳомиланинг уруғлангандан бошлаб то туғулгунча тўлиқ ривожланишини таъминлайди, бундан ташқари аёллар жинсий аъзолари жинсий гормонлар ҳосил қилиб шу аъзоларнинг фаолиятини бошқариш билан бирга, тананинг бошқа аъзолари фаолиятига ҳам таъсир кўрсатади. Қиз бола балоғатга етгач (менарх даври) биринчи ҳайз

кўришдан бошлаб, жинсий аъзолар даврий равишда тузилиши жиҳатидан структур ва функционал ўзгаришларга учрайди. Мазкур ўзгаришлар эса нейрогуморал тизимлар орқали тартибга солиб турилади. Менопауза давомийлиги бўйича доимий бўлмаган (вариабел) давр ҳисобланади, қайсики бу даврда даврий ўзгаришлар доимийлиги бузилиб, охир-оқибат тўхтайтиди. Менопауза давридан кейинги даврда аёллар жинсий тизими аста секинлик билан инволюцияга учрайди. Сут безлари репродуктив система таркибига кирмасада, ушбу бўлимда ўрганилади, чунки ундаги ўзгаришлар жинсий тизимнинг функционал ҳолатига бевосита боғлиқ тарзда кечади.

ТУХУМДОН

Тухумдон узунлиги ўртача 3 см, эни 1,5 см ва қалинлиги 1 смга тенг бўлган овалсимон шаклдаги жуфт аъзодир. Унинг юзаси бир қаватли ясси ёки кубсимон фаолиятсиз куртак эпителийси билан қопланган, унинг остида зич бириктирувчи тўқимали оксил парда ётади ва шу туфайли тухумдон оқимтир рангда кўринади.

Тараққиёти. Аёллар репродуктив системасининг тараққиётида 2 давр фарқ қилинади: 1) индифферент ва 2) жинсий дифференцировка.

Жинсий дифференцировка даври эмбриогенезнинг 7-8 ҳафтасидан бошланади. Бу даврга келиб, мезонефрал найлар редукцияга учрайди. Бир вақтнинг ўзида парамезонефрал найларнинг юқори учларидан бачадон найи эпителийси, бир-бири билан бирлашган пастки учларидан эса – бачадон эпителийси ва безлари ҳамда кейинчалик эктодермал эпителий билан алмашинувчи қиннинг бирламчи эпителийси ривожланади. Бачадон найи ва бачадоннинг бириктирувчи ҳамда силлиқ мушак тўқималари - мезенхимадан, сероз пардалари мезотелийси эса - спланхнотомнинг висцерал варағидан ривожланади.

Ўсиб боровчи мезенхима жинсий тизимчаларнинг охириги учларини емиради. Жинсий тизимчалар бутун эмбрионал даврда ва қиз бола

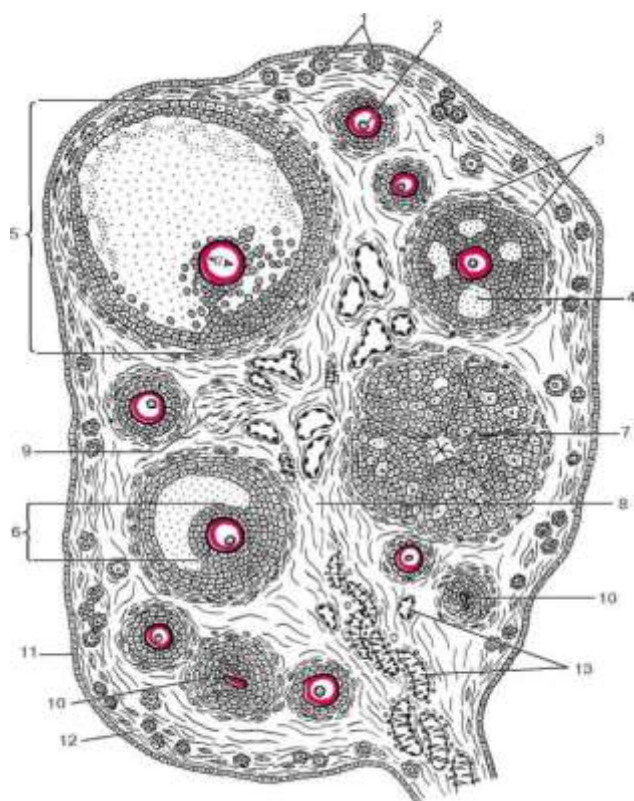
туғилгандан сўнг бир йил давомида, яъни тухумдон атрофида оксил парда хосил бўлмагунга қадар бирламчи буйракка томон ўсиб киришда давом этади. Жинсий тизимчалар кейинчалик фолликуляр хужайраларга дифференциалланувчи целомик эпителий ва овогонийлар хосил қилувчи гоноцитлардан ташкил топади. Кейинги тараққиёт давомида ўсиб боровчи мезенхима жинсий тизимчаларни ҳар бири овогоний ва фолликуляр эпителийдан иборат бўлган алоҳида оролчаларга ажратади. Ҳар бир бундай оролчадан эса ясси эпителий хужайралари билан ўралган овогонийдан иборат примордиал фолликул шаклланади.

Эмбриогенезнинг 3-4 ойларида овогонийлар кичик ўсиш даврига ўтади ва 1-тартибли овоцитларга айланади. Эмбриогенезнинг охирига келиб, 300000-400000 та бўлажак жинсий ва фолликуляр хужайралардан иборат фолликулалар хосил бўлади. 95% фолликулалар лептотена давридаги 1-тартибли овоцитларни, қолганлари овогонийларни туттади. Жуда кўпчилик 1-тартибли овоцитлар атрезия номи билан маълум дегенератив жараён туфайли нобуд бўлади. Балоғат ёшигача бўлган даврда тухумдонда 300 000 дона овоцит бўлади. Атрезия аёллар ҳаётидаги репродуктив даврнинг барча босқичларида давом этади ва 40-45 ёшли аёлларда атиги 8000 га яқин овоцитлар қолади халос. Одатда ҳар бир ҳайз даврида (ўртача 28 кун мабойнида) тухумдондан фақатгина битта овоцит ажралади, аёлларнинг репродуктив ҳаёт даври 30-40 йилни ташкил қилишини ҳисобга олсак, жами бўлиб улардан 450 дона овоцит ажралади, қолган барчаси атрезияга учрайди.

Тухумдоннинг мағиз моддаси мезенхимадан ривожланади. Тухумдоннинг эндокрин функцияси аёл организми жинсий балоғатга етгандан бошлаб намоён бўлади. Фолликулаларнинг бирламчи кичик ўсиши гипофиз гормонларига боғлиқ бўлмайди.

Тухумдоннинг тузилиши. Ташқи томондан тухумдон мезотелий билан қопланган зич бириктирувчи тўқимадан иборат оксил парда (tunica albuginea) билан қопланган. Мезотелийнинг эркин юзасида микроворсинкалар мавжуд.

Оқсил парда остида тухумдоннинг пўстлоқ моддаси, ичкарироқда мағиз моддаси жойлашган (расм 19.2).



Расм 19.2. Тухумдонни тузилиши схемаси:

1 – пўстлоқ моддадаги примордиал фолликулалар; 2 - ўсувчи фолликул; 3 – фолликулнинг бириктирувчи тўқимали пардаси; 4 – фолликуляр суюқлик; 5 – етилган фолликул; 6 – тухум тутувчи тепалик; 7 – сариқ тана; 8 – интерстициал тўқима; 9 – оқ модда; 10 – атретик тана; 11 - юза эпителий; 12 – оқсил парда; 13 – тухумдоннинг мағиз моддасидаги қон томирлари

Пўстлоқ моддаси (cortex ovarii) бириктирувчи тўқимали стромада жойлашган турли етилиш дражасига эга фолликулалар, атретик тана,

даврий равишда – сариқ тана ва оқ таналардан ташкил топган.

Фолликулалар ривожланиш даражаси ва тузилишига кўра 1) примордиал; 2) бирламчи; 3) иккиламчи; 4) учламчи (пуфаксимон фолликул, Грааф пуфакчаси, етилган фолликул) турларга бўлинади.

Примордиал фолликулалар - энг кичик ўлчамли, лекин миқдори жихатдан энг кўп тузилмалардир. Улар бир қават ясси фолликуляр хужайралар ва базал мембрана билан ўралган диплотена давридаги 1-тартибли овоцитдан ташкил топган.

Бирламчи фолликулалар (*folliculus primarius*) таркибидаги 1-тартибли овоцитнинг ўсиши, фолликуляр хужайраларнинг кўпайиши ва ялтироқ парданинг ҳосил бўлиши билан тавсифланади. Примордиал фолликулалардан фарқли ўлароқ, бирламчи фолликулалар таркибида кубсимон ёки призматик шаклдаги эпителий хужайралари базал мембранада бир ёки икки қават бўлиб жойлашади. Фолликуляр эпителиоцитларнинг апикал юзасидан микроворсинкалар чиқиб, улар биринчи тартибли овоцит цитоплазмасига ботиб киради. Мазкур микроворсинкалар орқали биринчи тартибли овоцитга унинг ўсиши ва ривожланишини таъминловчи озуқа моддалар киради. 1-тартибли овоцит атрофида ялтироқ парда (*zona pellucida*) деб аталувчи иккинчи парда (биринчиси – тухум хужайранинг цитолеммаси ёки оволемма) ҳосил бўлади. Мазкур парда гликозаминогликанлар, мукопротеинлар ва оксиллардан иборат бўлиб, у ҳам овоцит, ҳам фолликуляр хужайраларнинг функционал фаолияти ҳисобига ҳосил бўлади. Фолликуляр хужайраларда овоцитнинг ўсиши ва ривожланиши учун зарур маҳсулотларни ишлаб чиқарувчи синтез жараёни билан боғлиқ органеллалар яхши ривожланган. Овоцитнинг ўсиши, фолликуляр эпителиоцитларнинг ҳажмини ошиши ва уларнинг бўлиниб кўпайиши ҳисобига фолликуланинг ўлчами ҳам катталашади. Шу сабабли, фолликулни ўраб турувчи бириктирувчи тўқима зичлашади ва унинг бириктирувчи тўқимали қобиғи шакллана бошлайди.

Шундай қилиб, бирламчи фолликул қуйидаги тузилишга эга бўлади: марказида 1-тартибли овоцит, уни ўраб турувчи ялтироқ парда ва базал мембранада бир ёки икки қават бўлиб жойлашган кубсимон ёки призматик шаклдаги фолликуляр хужайралар.

Тиббий аҳамияти. Ўсувчи бирламчи фолликулалар тухумдоннинг поликистоз синдроми (ТПКС)да иштирок этиши мумкин, у тухумдоннинг кўп кисталар ҳосил бўлиши билан катталашуви ва овуляциянинг амалга ошмаслиги (фолликуланинг етилмаслиги туфайли) билан тавсифланади.

Иккиламчи фолликулалар (*folliculus secundarius*) таркибидаги 1-тартибли овоцитнинг ўсишдан тўхташи билан тавсифланади. Мазкур овоцит атрофида бир неча қаватдан иборат донадор қават (*stratum granulosum folliculi*)ни ҳосил қилувчи фолликуляр хужайралар жойлашади. Фолликуляр хужайралар аёллар жинсий гормони – эстроген тутувчи фолликуляр суюқликни ишлаб чиқаради. Суюқлик тўпланиб фолликул бўшлиғини ҳосил қилади (*caelum folliculi*). Фолликул бўшлиғи суюқлик билан тўлиб бориши давомида унинг ўлчамлари катталашади. Бунда 1-тартибли овоцитга тегиб турувчи фолликуляр хужайраларнинг бир қисми фолликулнинг бир қутбига сурилади ва тухум тутувчи тепаликни ҳосил қилади (*cumulus oophorus*). Фолликул бўшлиғи томонидан овоцит юзаси тожни эслатиб турувчи 2-3 қават фолликуляр эпителий билан қопланган, шунинг учун мазкур парда нурли тож - *corona radiata* деб аталади. Нурли тож хужайралари ялтироқ пардадан ўтиб, овоцит цитоплазмасига ботиб кирувчи ўсимталарга эга. Улар орқали овоцитга фолликуляр хужайралардан озуқа моддалари ва бошқарувчи омиллар етказилади. Нурли тож 1-тартибли овоцитни ўраб турувчи учинчи пардадир.

Донадор қаватнинг фолликуляр хужайралари тўсик, трофик, фолликуляр суюқлик ва эстрогенларни ҳосил қилиш функциясини бажаради.

Фолликулни кейинги ўсиши фолликуляр эпителий хужайраларининг давом этувчи пролиферацияси ва ташқи томондан уни ўраб турувчи

кобиқ – тека(*theca folliculi*)ни ҳосил бўлиши билан боғлиқ. Фолликуляр тека иккиламчи фолликул атрофидаги бириктирувчи тўқимадан ҳосил бўлади. Тека ташқи (*theca externa*)ва ички (*theca interna*) қаватлардан иборат. *Theca externa* зич толали бириктирувчи тўқимадан иборат. *Theca interna* сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан ташкил топган бўлиб, унда кўплаб қон томирлари, қон томирларининг атрофида эса эркаклар жинсий гормони – тестостерон ишлаб чиқарувчи интерстициал хужайралар жойлашган. Мазкур хужайраларда ишланган тестостерон базал мембрана орқали фолликулнинг донатор қаватига ўтади ва фолликуляр хужайралар цитоплазмасида ароматлашиб, эстрогенлар га айланади.

Иккиламчи фолликул ўлчами донатор қават хужайраларининг пролиферацияси ва фолликул бўшлиғининг катталашиши ҳисобига тез ўсади.

Максимал ривожланиш даражасига эришган фолликул учламчи фолликул ёки уни илк бор баён этган муаллиф (R. De Graaf) номи билан Грааф пуфакчаси ёки етилган фолликул деб аталади. Етилган фолликул таркибидаги 1-тартибли овоцит 3 та парда билан ўралган: 1) оволемма; 2) ялтироқ парда; 3) нурли тож. Етилган фолликул таркибидаги овоцит мейознинг биринчи бўлинишини яқунлаб, иккинчи бўлинишга ўтади, бироқ метафаза даврида бўлинишдан тўхтайд.

Ўсишнинг давом этиши натижасида фолликул диаметри 2-3 см га етади ва тухумдоннинг оқсил пардасидан бўртиб туради, бу даврда уни ультратовуш текширувлар орқали аниқлаш мумкин бўлади. Охир оқибат, фолликул текаси ва тухумдоннинг оқсил пардаси ёрилиб, овоцит қорин бўшлиғига тушади. Бу жараён овуляция деб юритилади. Овуляция айнан овоцитнинг бўлинишини метафаза даврида амалга ошади. Мейознинг тўлиқ яқунланиши тухум хужайра сперматозоид билан уруғлангандан кейингина амалга ошади.

Овуляциядан сўнг ёрилган учламчи фолликул ўрнида сариқ тана ривожланади. Сариқ тана инволюциясидан сўнг унинг ўрнида оқ тана ҳосил бўлади.

Тиббий аҳамияти. Ўсувчи ёки етилган фолликулалар донатор қават ва гландулоцитлардан иборат юпқа деворли фолликуляр кистани ҳосил қилиш мумкин. Фолликуляр кисталар кўп миқдорда эстроген ишлаб чиқариб, хайз циклини бузилишига олиб келиши мумкин. Агар кисталар ҳосил бўлишида қон томирлари девори емирилса, қон тезда киста бўшлиғига ўтиб, геморрагик киста юзага келади.

Фолликулалар атрезияси. Ҳамма бирламчи ва иккиламчи фолликулалар ҳам етилиш даражасига етиб бормади. Уларнинг аксарияти нобуд бўлиб, атретик таналарга айланади. Демак, тухумдоннинг пўстлоқ моддасида ривожланаётган фолликулалар орасида атретик таналар ҳам учрайди. Атретик тана – етилишнинг турли даврларида ривожланишини тўхтатган фолликул бўлиб, ундаги жинсий хужайранинг ўлиши органеллалар, кортикал доначаларининг емирилиши ва ядросининг бужмайиши билан бошланади. Атретик тананинг ўлчамлари сариқ тананикидан анча кичик бўлиб, марказида ўлган овоцитнинг ялтироқ пардаси сақланиб қолади, унинг атрофида эса интерстициал хужайралар жойлашади. Атрезия сабаблари тўлиқ аниқланмаган, бироқ бу жараён фолликулалар (ва жинсий хужайралар) ўртасидаги табиий танланишнинг асосий омили сифатида тан олинган. Фолликулалар атрезияси қиз бола туғилгунга қадар бошлансада, унинг яқуни аёл менопаузасидан бир неча йиллар ўтгач кузатилади, аммо аёл ҳаётида бу жараённинг жуда фаол кечадиган даврлари ҳам учрайди. Атрезия қиз бола туғилгач, она гормонлари таъсирининг тўхташи туфайли ҳамда жинсий балоғатга етиш ва ҳомиладорлик даврларида организм гормонларининг сифат ва миқдор жиҳатидан аниқ ва равшан ўзгаришлари пайтида кескин равишда кучаяди. Примордиал ва кичик ўлчамли ўсувчи фолликулаларнинг атрезияси дегенератив йўл билан

амалга ошади – тухумдонда бундай фолликулалар ўрнида вақт ўтиши билан изсиз йўқолувчи кичик бўшлиқлар (микрокristалар) қолади. Йирик ўсувчи фолликулаларнинг атрезияси продуктив (текоген тур) йўл билан амалга ошади: фолликуляр эпителиоцитларнинг нобуд бўлиши давомида тека интерна сезиларли гипертрофияга учрайди. Атретик таналарнинг яхши иннервацияланиши, шунингдек гипертрофияга учраган хужайраларда рибонуклеопротеид ва липидларнинг кўпайиши ва ферментларнинг фаоллашуви метаболизмнинг ошиши ва уларнинг юқори функционал фаоллигидан далолат беради. Хусусан, фолликул таркибидаги интерстициал хужайралар фаол жинсий гормонлар (андроген)ни ишлаб чиқарувчи хужайраларга айланади.

Тухумдоннинг мағиз моддаси сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, унда артерия ва веналар, нервлар жойлашган. Баъзан бу ерда бирламчи буйрак каналчалари қолдиқлари учрайди, бу тухумдоннинг мағиз моддасини бирламчи буйракдан ривожланишидан далолат беради.

Тухумдон *генератив* (аёллар жинсий хужайраларини ҳосил қилиш) ва *эндокрин* (жинсий гормонлар ишлаб чиқариш) функцияларни бажаради.

Тухумдоннинг генератив функцияси. Овогенез.

Овогенез сперматогенездан қатор ўзига хос хусусиятлари билан ажралиб туради ва учта даврни ўз ичига олади. Биринчи (кўпайиш)даври – одамда овогонийларнинг бўлиниб кўпайиши ва примордиал фолликулаларнинг шаклланиши рўй бераётган ривожланишнинг эмбрионал даврида (айрим сут эмизувчиларда постнатал ҳаётнинг биринчи ойларида ҳам) амалга ошади.

Овогенезнинг иккинчи (ўсиш) даврида кичик ва катта ўсиш фазалари фарқланади. Кичик ўсиш фазаси эмбриогенез даврида, катта ўсиш фазаси репродуктив ёш (фаолият кўрсатувчи тухумдон)да содир бўлади. Кичик ўсиш натижасида лептотена давридаги 1-тартибли овоцитлар диплотена давридаги 1-

тартибли овоцитга айланади. Кичик ўсиш фазаси жинсий балоғатга етиш даврида тўхтайдди. Кичик ўсиш фазасида фолликулаларнинг ўсиши гипофиз гормонларининг таъсирисиз амалга ошади.

Қиз бола жинсий балоғатга етгандан сўнг гипофизнинг фолликула стимулловчи гормони (ФСГ, фоллитропин) таъсирида 1-тартибли овоцитлар катта ўсиш фазасига ўтади. Бунда ҳамма овоцитлар ҳам эмас, балки уларнинг нисбатан унча катта бўлмаган (3-30) қисми катта ўсиш фазасига ўтади. Катта ўсиш фазаси 12-14 кун давом этади. Катта ўсиш туфайли фолликулалардан биттасигина етилган учламчи фолликулга айланади ва мазкур фолликулда етилиш даврининг 1-бўлиниши содир бўлади.

Овогенезнинг учинчи (етилиш) даври худди сперматогенездаги каби мейознинг иккита бўлинишини ўз ичига олади, бунда иккинчи бўлиниш биринчи бўлинишдан сўнг интеркинез даврини ўтмасдан амалга ошади. Бундай кетма-кет иккита бўлиниш хромосомалар сонининг икки марта камайиши (редукцияси)га олиб келади ва улар гаплоид сонли тўпламга эга бўлиб қолади. Етилишнинг биринчи бўлинишида 1-тартибли овоцитнинг бўлиниши натижасида иккинчи тартибли овоцит ва унча катта бўлмаган биринчи поляр (редукцион, йўналтирвчи) тана ҳосил бўлади. 2-тартибли овоцит таркибига органелла ва киритмалар тутувчи цитоплазма, ўзида 23 диада (46 монада – хроматида) сақловчи ядро ва уни ўраб турувчи уччала парда (оволемма, ялтироқ парда ва нурли тож) киради. Редукцион тана таркибида цитоплазманинг кичик бир қисми ва 46 та хроматида бўлади. Мейознинг биринчи бўлинишидан сўнг фолликул девори ёрилиб, 2-тартибли овоцит қорин бўшлиғига тушади (овуляция) ва у ердан овоцит бачадон найига ўтади.

Етилишнинг 2-бўлиниши фақат 2-тартибли овоцит бачадон найида урулгангандан сўнггина юзага келади. Мазкур бўлиниш натижасида етилган тухум хужайра ва иккинчи редукцион тана ҳосил бўлади. Тухум хужайра ўзида барча органеллалар ва 23 та хромосома (гаплоид) дан иборат ядрони, редукцион тана эса цитоплазманинг оз қисми ва 23 та хромосомани сақлайди.

Баъзан 1-редукцион тана ҳам иккита майда хужайраларга бўлиниши мумкин. Шундай қилиб, овогенез натижасида битта тухум хужайра ва учта редукцион тана ҳосил бўлади.

Овуляция. Овуляция - етилган фолликулнинг ёрилиши ва 2-тартибли овоцитнинг қорин бўшлиғига тушиши жараёнидир. Мазкур жараён лютеинловчи гормон (лютропин) таъсирида бошқарилади, овуляция вақтида мазкур гормоннинг гипофиздан ажралиши кескин кучаяди. Овуляция жараёни ҳайз кўриш даврининг тахминан ўрталарида ёки ўртача 28 кунлик ҳайз циклининг 14-кунида кузатилади. Одатда одам тухумдонидан ҳар бир ҳайз кўриш даврида фақатгина битта овоцит ажралиб чиқади, аммо баъзан овуляцияда умуман овоцит ажралмаслиги ҳам мумкин (ановулятор давр). Баъзи ҳолларда тухумдондан бир вақтнинг ўзида икки ёки ундан кўп сонда овоцитлар ажралиб қолиши мумкин, мабодо уларнинг барчаси уруғланса мос равишда икки ёки ундан кўп сондаги ҳомилалар ҳосил бўлади.

Овуляциядан аввал тухумдонда кучли гиперемия кузатилади, фолликуляр суюқликнинг ажралишини кучайиши ҳисобига фолликул ҳажми катталашади, фолликул ичи босими ортади. Босимнинг ошиши фолликул деворининг сегментядроли гранулоцитлар билан инфилтрацияланиши ва юмшашига олиб келади. Гиалурон кислотанинг парчаланишини таъминловчи гиалуронидаза ферментининг фаоллиги ошади, бу эса етилган фолликул девори ва тухумдоннинг оқсил пардасини янада юмшаши ва заифлашишига олиб келади. Нерв толалари ва охирларида катехоламинларнинг концентрацияси энг юқори бўлади. Фолликуличи босимининг ошиши натижасида тека интернада жойлашган нерв охирларининг қўзғалишига жавобан овуляция жараёнининг содир бўлишида муҳим роль ўйновчи окситоцин гормонининг секрецияси кучаяди. Қайд этилган омиллар таъсирида фолликул девори ва тухумдоннинг оқсил пардаси ёрилиб, нурли тож билан ўралган ва

мейознинг иккинчи бўлиниши метафазасида бўлган 2-тартибли овоцит корин бўшлиғига ва ундан бачадон найига тушади, бу ерда овоцит уруғланиши мумкин. Бачадон найида сперматозоид билан уруғлангандан сўнг мейознинг иккинчи бўлиниши одир бўлади. Мабодо овуляциядан кейин дастлабки 24 соат давомида уруғланиш рўй бермаса, тухум хужайра нобуд бўлади.

Сарик тана (*corpus luteum*). Овуляциядан сўнг ёрилган фолликул ўрнида лютропин ва пролактин гормонлари таъсирида сарик тана ҳосил бўлади. Сарик тана ҳосил бўлиши 4 даврни ўз ичига олади: 1) пролиферация ва васкуляризация; 2) безли метаморфоз; 3) гуллаш; 4) акс таракқиёт.

Проллиферация ва васкуляризация даври. Бу даврда ёрилган фолликул деворидаги томирлардан қон оқиб, қон қуйқаси ҳосил бўлади ва тезда бириктирувчи тўқимали чадик билан алмашинади. Фолликуляр хужайралар тез бўлиниб, кўпаяди (пролиферация) ва улар орасига қон томирлари ўсиб киради (васкуляризация).

Безли метаморфоз даври. Бу даврда мазкур фолликуляр хужайраларнинг ўлчамлари катталашади ва улар сарик рангли лютеин пигментини синтезловчи лютеоцитларга айланади.

Гуллаш даври. Мазкур босқич лютеоцитларнинг интенсив равишда прогестерон гормонини ишлаб чиқариши билан тавсифланади. Агар овуляцияга учраган тухум хужайра уруғланса – ҳомиладорлик сарик танаси (*corpus luteum graviditationis*), агар уруғланмаса – ҳайз сарик танаси (*corpus luteum menstruationis*) ҳосил бўлади. Ҳайз сарик танаси 12-14 сутка, ҳомиладорлик сарик танаси эса бир неча ой ҳаёт кечиради, ҳайз сарик танасининг диаметри 1,5-2 см, ҳомиладорлик сарик танаси диаметри эса 5-6 см ни ташкил этади. Сарик тана гормони ҳиобига ҳомиладорлик сақланади.

Акс таракқиёт даври (инволюция). Гуллаш давридан сўнг лютеоцитлар атрофияга учрайди, сарик тана ўрнида оқ танага айланувчи бириктирувчи тўқимали чандик ҳосил бўлади. Оқ тана вақт ўтиши билан сўрилиб кетади.

Тухумдоннинг эндокрин фаолияти

Тухумдонда 3 хил гормон ишлаб чиқарилади: 1) прогестерон; 2) эстроген; 3) гонадокринин. Бундан ташқари, ўсувчи фолликулаларнинг интерстициал хужайралари ва атретик таналарда ароматизация натижасида эстрогенга айланувчи тестостерон гормони ишлаб чиқарилади.

Прогестерон сариқ танада ҳосил бўлади. Уовоцитларни катта ўсиш даврига ўтишини тўхтатиб туради, яъни ҳайз сариқ танаси мавжуд экан (12-14 сутка) овоцитлар катта ўсиш даврига ўта олмайди. Прогестерон гормони таъсирида бачадоннинг шилиқ пардаси уруғланган тухум хужайра (зигота)ни қабул қилишга тайёрланади. Бундан ташқари, прогестерон хомиладорлик даврида ҳайз циклини тўхтатади, бола туғилганда сут безларини сут ҳосил қилишга тайёрлайди.

Эстрогенларнинг 3 тури мавжуд: эстрадиол, эстрон, эстриол. Эстрогенлар таъсири остида ҳайз даврида кўчиб тушган бачадоннинг шиллиқ пардаси қайта тикланади. Эстроген гормони иккиламчи жинсий белгиларни ҳам юзага чиқаради. Бачадоннинг ўсиши ва жинсий циклнинг қарор топиши балоғатга етиш давридан, яъни тухумдонлар ўз фаолиятларини бошлаб, эстроген ажралиши билан бошланади. Тухумдон фаолиятининг климактерик сўниши бачадоннинг атрофияси ва жинсий циклнинг тўхташига олиб келади.

Гонадокринин иккиламчи ва учламчи фолликулалардаги фолликуляр хужайралар томонидан ишлаб чиқарилади ва фолликулалар атрезиясини чақиради.

Тухумдоннинг томир ва нервлари. Тухумдон қон томирлар билан яхши таъминланган. Артерияъзонинг дарвозаси соҳасида эгри-бугри йўл тутиб мағиз моддада қисман шохланади, пўстлоқ моддада эса радиал йўналган шохчалар беради. Булардан ҳосил бўлган капиллярлар

фолликулалар деворини ўраб зич тўр ҳосил қилади. Мағиз модда ва дарвоза соҳасида майда веналар тўри йиғилиб тухумдон венасига қуйилади.

Лимфа капиллярлари тухумдон фолликулларини ўрайди, сўнгра пўстлоқ модданинг лимфа капиллярлари билан биргаликда бир стволга йиғилади ва мағиз моддадан ўтиб дарвозадан чиқади.

Тухумдон нерв толаларига ҳам бой бўлиб, уларнинг аксарияти томирлар билан бирга келади. Булар орасида сезув нерв охирлари ҳам учрайди.

ТУХУМ ЙЎЛЛАРИ (БАЧАДОН НАЙИ)

Тухум йўллари сут эмизувчиларда Мюллер найларидан тараққий этади. Дастлабки даврда у цилиндрик эпителий ва мезенхима ҳужайралари билан ўралган найдан иборат бўлади. Эпителийдан шиллиқ парда, мезенхимадан эса мушак ва сероз қаватлар ҳосил бўлади.

Тухум йўллари 12 см узунликдаги, диаметри 1 см келадиган зич мушакли найлардан иборат. Тухум йўли деворида уч қават фарқланади: *шиллик* (tunica mucosa), *мушак* (tunica muskularis) ва *сероз пардалар* (tunica serosa).

Шиллик парда икки хил ҳужайралардан иборат бир қаватли цилиндрсимон эпителий билан қопланган. Ҳужайраларнинг аксарияти киприкчалар тутиб, улар бачадон томон тебранади. Киприкли ҳужайралар орасида, шиллиқ характердаги секретор доначалар тутувчи кўп сонли без ҳужайралари жойлашади. Эпителий остида шиллиқ парданинг хусусий қавати ётади. У сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, бунда одатдаги ҳужайра элементларидан ташқари децидуал ҳужайралар ҳам учрайди.

Тухум йўлининг шиллиқ пардаси дистал бўлимида яхши ривожланган бурмалар ҳосил қилади, бачадон томон борган сари улар камаяди. Бурмалар

бўйлама йўналган бўлиб, буларда иккиламчи бурмалар ҳам бор. Мазкур бурмалар тухум йўлини кўндаланг кесимда мураккаб лабиринт кўринишини таъминлайди. Хусусий қаватда безлар мавжуд эмас. Бачадон найларининг шиллиқ пардасида ҳам бачадон шиллиқ пардасининг менструал цикл даврларига мутаносиб ўзгаришлар юз беради.

Шиллиқ парда остида *мушак парда* ётади. Мушак парда икки қават жойлашган силлиқ мушак толаларидан иборат бўлиб, булардан ичкиси циркуляр ёки спирал ва ташқиси бўйлама йўналган. Ампуляр қисмга келганда, алоҳида мушак хужайралар тўплами ҳам учрайди. Бачадонга яқинлашган сари мушак тутамларининг йўғонлашуви кузатилади.

Сероз парда сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган бўлиб, сиртдан мезотелий билан қопланган.

Бачадон найининг девори нерв толаларига бой бўлиб, унинг кўп нерв чигаллари мушак пардада ётади. Ампуляр қисм шиллиқ пардасида воронка атрофида жойлашган шокила-попукларнинг ичига кириб турувчи айлана веноз томирлар ётади.

Тухум йўлларида хужайралар етилади ва сперматозоид билан учрашади, яъни уруғланиш - оталаниш рўй беради. Овуляция даврида шокилаларнинг айлана веналари қонга тўлиб кетади, шунинг натижасида попуклар таранглашади ва воронка тухумдонни қоплайди, қорин бўшлиғига тушган тухум хужайраси шокилаларга тушади ва тухум йўлининг бўшлиғига ўтади. Тухум йўлида тухум хужайрасининг ҳаракатига асосан мушак қаватининг перисталтик қисқариши ҳамда ҳилпилловчи эпителий киприкчаларининг ҳаракати ёрдам беради.

Тиббий аҳамияти.Баъзан эмбрионнинг бачадон шиллиқ қаватига бирикиш (имплантация) жараёни бузилиб, тухум найи деворига бирикиб қолиши ҳам мумкин (эктопик ҳомиладорлик). Бу ҳолатда тухум йўли шиллиқ қаватининг хусусий пластинкаси, бачадон эндометрийсига ўхшаш жуда кўп миқдорда децидуал хужайралар тутаяди. Юқорида қайд

этилганидек, тухум йўлининг диаметри 1 см атрофида бўлиб, бу ерда ривожланиб катталашаётган хомиланинг ўлчами ва тухум йўли диаметрининг номуносаблиги туфайли у ёрилади, бирданга кўп миқдорда қон йўқотилади, мабодо онага шошилиш тарзда тез тиббий ёрдам кўрсатилмаса оқибат ўлим билан тугаши мумкин.

БАЧАДОН

Бачадон (*uterus*) – хомиланинг эмбрионал ривожланишини таъминловчи мушакли аъзо.

Тараққиёти. Бачадон қин билан биргаликда Мюллер найларининг пастки бўлимидан ҳосил бўлади. Эмбрионал тараққиётнинг 3-ойида бу бўлимлар ўзаро қўшилади ва бачадон-қин каналини ҳосил қилади. Бу каналнинг дистал бўлими қиннинг ҳосил бўлиш қисми ҳисобланса, краниал бўлимидан бачадоннинг бўйин қисми ривожланади. Бўйин қисмидан томонларга Мюллер найининг қўшилмаган қисми кетади. Бачадоннинг бўйнига яқин қисмлари яқинлашишда давом этиб қўшилади ва шу ерда бачадон тубини ҳосил қилади. Дастлаб бачадон мезенхима билан ўралган эпителиал найдан иборат бўлади. 12-ҳафтада бачадон муртагида мезенхима томон йўналган бўлғуси бачадон қисмининг безлари эпителиал ўсимта сифатида ўсади. Кейинчалик ҳам, эмбрионал тараққиётнинг охирида ҳам, ҳатто туғилгандан сўнг ҳам бачадон тубининг эпителийси ўсимталар чиқариб, бачадон тубининг безларига айланади. Мезенхимадан шиллик парданинг бириктирувчи тўқимаси ва мушак парда дифференциаллашади. Ташқаридан бачадон қорин парданинг висцерал варағи билан қопланган.

Тузилиши. Бачадонда бачадон танаси ва бўйин қисмлари фарқланиб, девори уч қаватданиборат: *шиллик парда* ёки *эндометрий* (endometrium) *кучли ривожланган бақувват мушак парда* ёки *миометрий* (myometrium) ва *сероз парда* ёки *периметрий* (perimetrium).

Бачадоннинг шиллик пардаси менструация ва овуляция билан боғлиқ бўлган циклик ўзгаришларга учрайди. Аёлларнинг жинсий фаоллик даври ўртача 13-14 ёшдан бошлаб то 45-50 ёшгача (климактерик давргача) давом этади, сўнг хайз кўриш ва овуляция ҳам сўнади. Бачадоннинг шиллик пардаси менструал давр билан боғлиқ бўлган деструктив ва регенератор циклик ўзгаришларни кечиради ва фақатгина, иккита менструал даврлар оралиғида у тинч ҳолатда бўлади, бу давр интервал ёки тинчлик даври дейилади.

Бачадон шиллик пардаси тинчлик даврида бурмалар ҳосил қилмасдан, остидаги мушак пардага ёпишиб ётади. Бу даврда эндометрийнинг қалинлиги 1-2 мм гача бўлади ва у бир қаватли ҳилпилловчи, цилиндрсимон эпителий билан қопланган бўлади.

Бачадон танасининг юзаси текис бўлиб, бўйин қисмида бурмалар мавжуд. Бўйин қисмида эпителий хужайралари баланд (30-60 мкм), тана қисмида эса нисбатан пастдир (25-30 мкм).

Киприкли хужайралар орасида шиллик характериға эға бўлган без хужайралари жойлашади. Бундай хужайралар бачадоннинг бўйин қисмида кўп бўлади. Ажралаётган секрет бачадоннинг бўйин қисмида тўпланиб, кучсиз тўсқинлик қилувчи тўсиқҳосил қилади. Бу билан бир вақтда бачадоннинг тана ва туб қисмидаги безларнинг секрета кучсиз ишқорий шароитға эға бўлиб, бу ерга тушган сперматозоидларнинг актив ҳаракати учун қулайлик яратиб беради.

Эпителий остида хужайра элементларига мўл бўлган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат қалин хусусий қават жойлашади. Хужайра элементларидан макрофаглар ва ретикуляр хужайралар кўп қисмини ташкил қилади. Булардан ташқари, цитоплазмасида гликоген парчалари ва липопротеид киритмаларини тутувчи алоҳида йирик хужайралар - децидуал хужайралар учрайди. Децидуал хужайралар йўлдошнинг она қисмида ҳам жойлашиб, децидуал қаватни ҳосил қилади. Бу хужайралар юмалоқ ва йирик бўлиб, уларнинг диаметри 100 мкм га етади.

Хужайранинг ядроси овалсимон бўлиб, кариоплазмасида бир хилда тарқалган хроматин тутади. Хужайранинг ривожланган органелласи донадор эндоплазматик тўр бўлиб, унинг кўпгина, бир-бирига қўшилиб кетган тузилмалари ядро атрофида жойлашади. Голжи комплекси озгина цистерна ва кўп миқдордаги везикула ва вакуолалардан иборат. Бу органелла одатдагидай хужайранинг ядро атрофи зонасида жойлашади. Децидуал хужайраларнинг кўп сонли митохондриялари майда бўлиб, улар зич матриксга эга. Бу органеллар хужайра бўйлаб бир текис жойлашган. Децидуал хужайраларда майда лизосомалар, ёғ томчилари ва гликоген дончалари доимо учраб туради. Децидуал хужайранинг фаолияти шу кунгача аниқ бўлмаса ҳам уларнинг трофик роли ва фагоцитоз функцияларини қайд этмоқ зарур.

Бачадоннинг шиллиққаватида яхши ривожланган бачадон безлари (glandulauterina) ёки крипталар жойлашади. Бачадон безлари оддий найсимон безлар бўлиб, эндометрида эгри-бугри йўналган. Бу безлар эпителий хужайралари билан қопланган.

Бачадон шиллиқ пардасининг юза ва чуқур қатламлари бир хил эмас. Безларнинг туб соҳаси анча зич бўлиб, асосий базал қават (stratumbasaleendometri) деб номланади. Бу қисм менструал ўзгаришлардан ҳоли бўлиб, менструация, туриш ва абортлардан кейин регенерация учун хизмат қилади. Безларнинг танаси жойлашадиган ва анча юза қатламларини шиллиқ парданинг даврий ўзгаришларида иштирок этувчи функционал қават (stratumfunctionaleendometrii) деб юритилади.

Миометрий ёки мушак парда (узунлиги 50 мкм) ҳомиладорлик даврида катталашиб, баъзан 500 мкм гача етувчи силлиқ мушак хужайраларидан иборат. Ўз навбатида миометрида учта қават фарқланади. Энг ички бўйлама йўналган мушак толалари қавати, шиллиқ ости қавати (stratum submucosum) деб номланади. Ўрта қаватда мушак толалари айлана йўналган бўлиб, кучли ривожланган ва томирларга бойдир (stratum

vasculosum). Ташқи мушак қават кўпинча бўйлама ётувчи силлиқ мушак тўпламларидан ҳосил бўлиб, у томир усти қавати (stratum supravasculosum) дан иборат. Мушак қатламлари орасида эластик толаларга бой бўлган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима жойлашади.

Периметрий ёки сероз парда бачадоннинг кўп қисмини уст томонидан ўрайди. Бачадоннинг олди ва ён тарафларида сероз парда бўлмайди. Периметрий сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимадан тузилган бўлиб, ташқаридан мезотелий билан қопланган. Бачадоннинг бўйин қисмида, айниқса, унинг олди ва ён тарафларида параметрий деб ном олган ёғ клетчаткасининг катта тўпламлари жойлашади.

Бачадон бўйин қисмининг ташқи юзаси кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган. Бачадон бўйнининг каналини шиллиқ ишловчи цилиндрик эпителий ташкил этади. Уларнинг ораларида айрим киприкли хужайралар ҳам учрайди. Бўйин каналининг шиллиқ пардаси бурмалар ҳосилқилади ва бу ерда шиллиқ парданинг хусусий қаватида йирик цервикал безлар мавжуд. Бу безлар тармоқланган найсимон безлар бўлиб, улар шиллиқ секрет ишлаб чиқаради.

Бачадон бўйин қисмининг шиллиқ парда эпителийси ва цервикал безларининг интенсив секретор фаолияти туфайли бачадон бўйни шиллиқбилан тўлиб туради. Бўйин қисмининг миометрийси айлана йўналган бақувват силлиқ мушак толаларидан иборат бўлиб, бачадон сфинктерини ҳосил қилади. Мускул қисқарганда бўйин безлари шиллиқ ажратади, бўшашганда эса аспирация (сўриш) юзага келади, бу эса сперманинг қиндан бачадон бўшлиғига ўтишига ёрдам беради.

Бачадоннинг қон билан таъминланиши ва иннервацияси. Бачадон қон томирларга бой аъзо бўлиб, унда қон томирлар мушак парда билан бирикиб кетган. Миометрийда майда артерияларнинг мушак пардаси шу қават мушак тутамлари билан қўшилиб кетган бўлади. Бачадонга кирган қон томирлар мушак пардада тармоқланади ва шу ердан қолган қаватларга

тармоқлар беради. Шиллик пардага қараб артериолалар спиралсимон йўналган бўлиб, крипталар атрофида қуюқ капиллярлар тўрини ҳосил қилади (расм 19.3).

Эндометрийнинг қон билан таъминланишида ўзига хос хусусиятлар мавжуд. Миометрийдан эндометрийга кирган артерия унинг базал қаватида – тўғри артерия тармоғини беради, функционал қаватида эса спиралсимон йўналиб, спиралсимон артериялар номини олади.

Расм 19.3. Бачадон тинчлик даврида – кўндаланг кесимда.

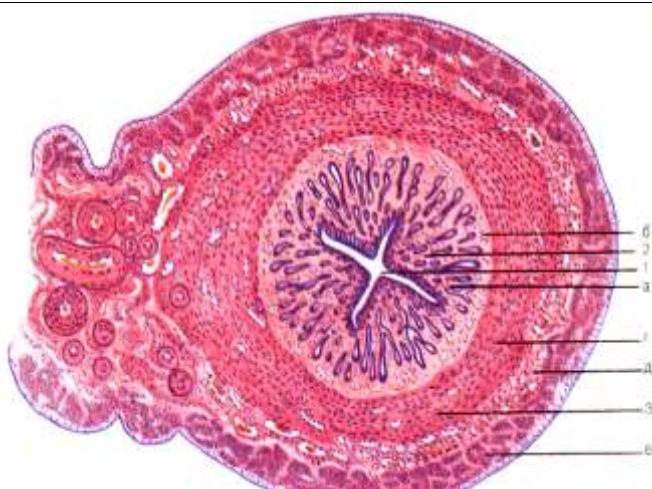
1 – бўшлиғи,

2 – эндометрий: а – призматик эпителий,

б – хусусий пластинка, в – безлар,

3 – миометрий: г – шиллик ости қават, д – томирли қават, е – томирлар усти қават,

4 – сероз парда.



Спиралсимон артериялар эндометрийнинг юқори юзасида кўп сонли капиллярлар тўрини ҳосил қилади. Эндометрийда қон томирларнинг бундай жойлашиши менструация даврида функционал қаватнинг тушиб кетиши ва базал қаватнинг сақланиб, қайта тикланиши билан боғлиқ.

Бачадонда *лимфатик томирлар* ҳам мўл бўлиб, улар шиллик ва сероз пардада жойлашиб, бошқа тўрлар билан боғлангандир.

Бачадон *нервларга* бой. Унинг юзасида симпатик чигал билан боғланган ва яхши ривожланган нерв чигали жойлашган. Юза чигалдан тарқалган толалар бачадоннинг мушак ва шиллик пардаларига тарқалиб, у ерда чигаллар ҳосил қилади. Уларнинг алоҳида шохчалари эпителийга етиб боради. Бачадон бўйинқисмининг олдида, уни ўраб турувчи ёғ клетчаткада, хромафин хужайралар тутувчи йирик нерв тугунлари тўдаси жойлашади. Бачадон парасимпатик нерв толалари билан ҳам таъминланган деган маълумотлар бор. Бачадон эпителийсида турли тузилишга эга бўлган рецептор нерв охирлари борлиги аниқланган.

ҚИН

Қин (*vagina*) узунлиги 8-10 смли най бўлиб, юқори қисми билан бачадоннинг бўйин қисмига, пастки қисми билан эса ўзининг даҳлизига очилади. Қин девори шиллик, мушак ва адвентициал қаватлардан иборат. Шиллик пардаси эса кўп қаватли яссиэпителий билан қопланган бўлиб, қалинлиги 150-200 мкм га етади. Балоғат ёшига етган аёл қинининг эпителийсида уч қаватни фарқлаш мумкин: *базал*, *оралиқ* ва *юза* ёки *функционал* қават. Қиндан олиб тайёрланган суртмада хужайраларнинг турига қараб тухумдондан чиқаётган гормон ва унингқин эпителийсига таъсирини аниқлаш мумкин. Юза ёки функционал қават хужайралари ўз ўлчамларининг катталиги, яссилиги, баъзан қирғоқларининг қайрилганлиги, ядросининг кичиклиги, цитоплазмасининг гликогенга бой бўлиб, базофил эканлиги билан характерланади. Қин суртмасида бу хужайраларнинг кўплиги организмда эстроген гормонининг кўплигидан далолат беради. Оралиққават хужайраларининг ўлчамлари ўртача, ядроси нисбатан катта бўлиб, цитоплазмаси базофилдир.

Базал қават ҳужайралари кичик, думалоқ, базофил бўлиб, ҳужайранинг ўртасига жойлашган ядроси одатда, каттадир. Суртмада бу ҳужайраларнинг ошиши организмда эстроген гормонининг камлигидан далолат беради. Юза қават ҳужайраларида кератогиалин доначалари пайдо бўлади, аммо бу қават ҳужайраларининг мугузланиши кузатилмайди. Қинда доимо яшовчи микроблар таъсирида гликогеннинг парчаланиши сут кислотанинг ҳосил бўлишига олиб келади, шунинг учун кам қиннинг шиллиғи кислотали реакцияга эга. Кислотали реакция туфайли қиннинг шиллиғи бактериоцид хусусиятга эга, бу эса қинда микроорганизмларни ривожлантирмайди.

Эпителий остида эластик толаларга бой сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқимали хусусий қават ётади. Шу ерда безлар бўлмайди. Шиллиқ пардаининг хусусий қавати шакли нотўғри сўрғичлар ҳосил қилиб эпителийга ботиб киради. Шунинг учун ҳам эпителийнинг пастки чегараси ғадир-будир бўлади. Хусусий пластинкада лимфоцитлар сочилиб ётади, баъзан эса лимфатик фолликулалар ҳам учрайди. Қинда шиллиқ ости; парда шаклланмаганлиги учун шиллиқ пардаининг хусусий пластинкасм мушак пардага ўтади. Мушак парда кам ривожланган ички циркуляр қават ва ораларида эластик толаларга бой бўлган бириктирувчи тўқима қатламларини тутувчи бақувват ташқи бўйлама мушак тутамларидан иборат. Қиннинг бошланиш қисмида айлана йўналган кўндаланг тарғил мушак толалари жойлашади. Қиннинг адвентициал қаватидаги сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима қинни қўшни органлар билан боғлаб туради. Бу қаватда йирик веноз чигаллари, нерв стволлари ётади. Буларнинг йўналиши бўйича катта бўлмаган вегетатив нерв чигаллари учрайди.

Қиннинг шиллиқ пардаси бачадон шиллиқ пардаси каби даврий ўзгаришларга учрайди. Менструация даврида юза қават эпителийси (функционал қават) тушиб кетади, шундан сўнг базал қаватда пролиферация жараёни бошланиб қин эпителийси яна қалинлашади. Кейинроқ иккала қават

хам дифференциаллашади ва 2-3 қаватдан иборат функционал қават менструация олдидаврида 155 мкм гача калинлашади.

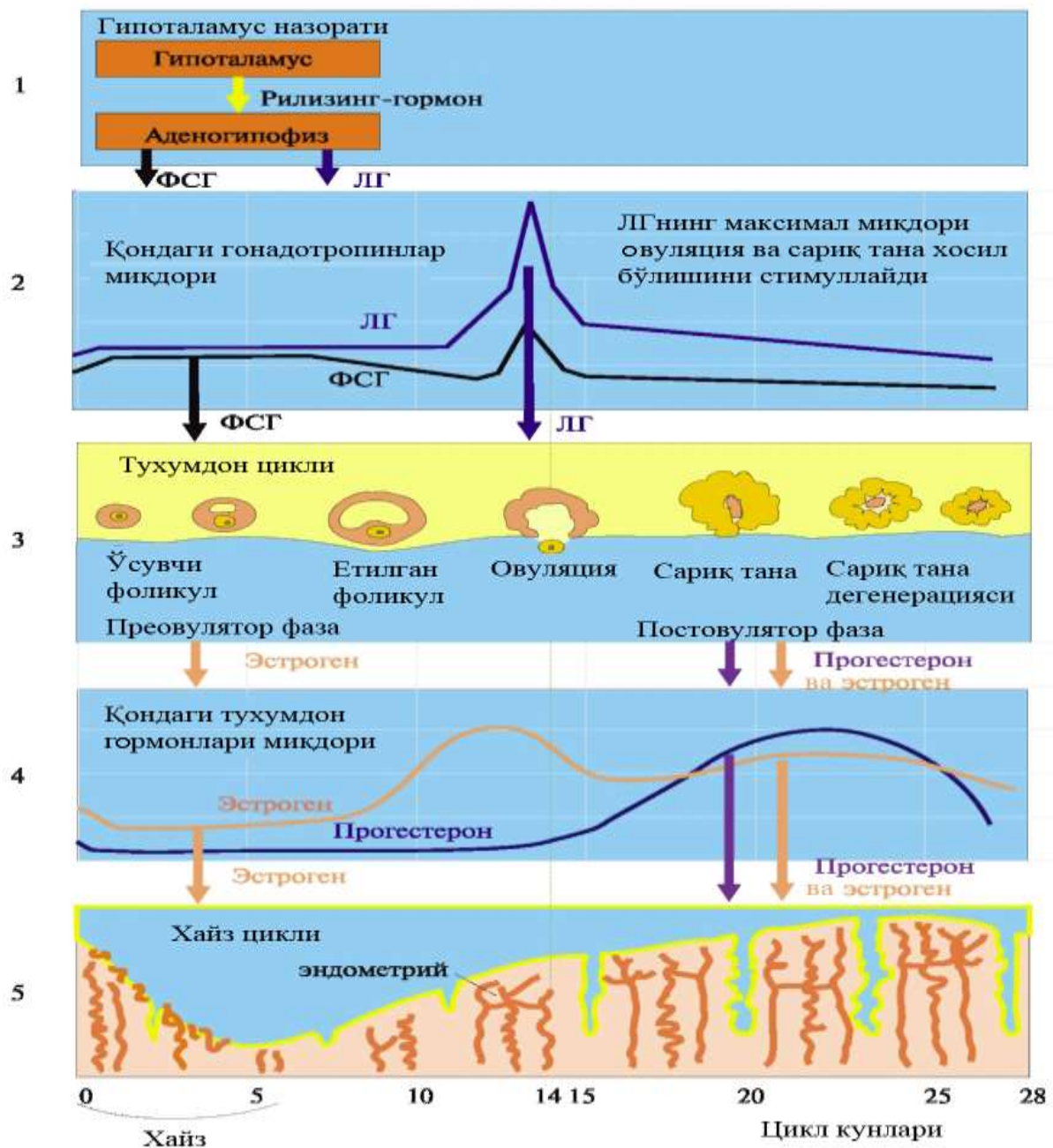
МЕНСТРУАЛ ЁКИ ЖИНСИЙ ЦИКЛ

Тухум ҳужайраси овуляция вақтида тухумдондан чиқиб, бачадон найлари орқали бачадонга қараб ҳаракат қилади. Бачадон даврий равишда ҳар 24-30 кунда тухум ҳужайрасини қабул қилишга тайёрланади. Мазкур тайёргарлик бачадон шиллиқ пардасида циклик равишда амалга ошадиган қатор ўзгаришлар билан ифодаланади. Агар уруғланиш содир бўлмаса, бу тайёргарлик тўхтайдди, бачадоннингўзгарган эпителий қаватикўчади ва очилган қон томирлардан чиқаётган менструал қон билан биргаликда тушиб кетади. Агаруруғланиш содир бўлса, уруғланган тухум ҳужайра бачадоннинг шиллиқ пардасига имплантация қилинади, шиллиқ парда эса тухум ҳужайрани ўраб ўса бошлайди. Ҳомила туғилгандан сўнг шиллиқ парданинг бу қисми бачадондан ажралади ва кўчиб тушувчи парда дебномланади. Ҳар иккала ҳолатда бачадондаги функционал қаватнинг тушиб кетиши билан боғлиқ ўзгаришлар бир хил кечади.

Эстроген ва прогестерон гормонлари аёллар жинсий аъзолари фаолиятини бошқаради. Бачадон эпителий ҳужайраларининг ўсиши ва ихтисослашиши, ҳатто бириктирувчи тўқиманинг ҳолати ҳамушбу гормонлар билан боғлиқ. Она қони таркибидаги эстроген ва прогестеронлар йўлдош орқали ҳомилага ўтиб, ҳатто болатуғилгунга қадар унинг аъзоларига таъсир кўрсатади. Аёллар менапаузасидан сўнг мазкур гормонларни ишлаб чиқарилишиникамайиши туфайли умумий тарзда жинсий тизимаъзолари фаолиятида инволюция кузатилади. Қиз болабалоғатга етгандан сўнг, аденогипофизтаъсирида ишлаб чиқариладиган тухумдон гормонлари, ҳайз цикли давомида эндометрийнинг тузилишини даврий тарзда ўзгартириб туради. Ҳайз цикли давомийлигининг ўртача муддати 28 кунни ташкил этади (расм 19.4.)

Бачадон деворининг ҳайз циклидаги ўзгариши. Бачадоннингшиллик пардасида менструация билан боғлиқ равишда юзберадиган даврий ўзгаришлар 3 ғабўлинади: 1-менструация (ҳайз) олди даври, 2-менструация даври, 3-менструациядан сўнги давр. Бу даврлар бир-биридан кескин чегараланмаган ҳолда рўй беради (расм 19.4).

Менструация олди даври (ёки секретор) функционал давр деб ҳам номланади. Бунда бачадон ҳомила қабул қилишга тайёрланади. Бу вақтда тухумдонда етилган фолликул овуляцияга учрайди ва унинг ўрнида прогестерон ишлаб чиқарувчи сариқ тана ҳосил бўлади. Прогестерон гормони таъсирида бачадон безлари катталашади, чўзилади, эгри-бугри кўринишга эга бўлади ва хаттотармоқланиб кетади. Без хужайралари шишади, секрет чиқара бошлайди. Хусусий пластинка ўсади ва шилликпарда қалинлиги 5-6 мм га етади (тинч ҳолатда 1-2 мм қалинликка эга). Қон томирлар кенгайиб, қон билан тўлади. Шиллик пардада гликоген миқдори ошади, чиқаётган шилликкуюқлашади. Шилликпарда стромасининг хужайраларида гликоген парчалари, ёғ томчилари пайдо бўлади, уларнинг орасида тухумдон ва уруғдоннингинтерстициал хужайраларига ўхшаш – децидуал хужайралардифференциаллашади.



Расм 19.4. Хайз циклини бошқарилиш схемаси.

Агар уруғланиш бўлса, унда функционал, яъни менструация олди даври 6-8 ҳафта давом этади, бу билан йўлдошнинг тараққиётига имкон беради. Агар уруғланиш содир бўлмаса, менструация олди ўзгаришлари ўзининг энг юқори тараққиётига - ривожланишига 25-28 кунда эришади.

Навбатдаги менструация даврида эндометрийнинг функционал қавати тушиб кетади.

Менструация даври эндометрийнинг қон билан таъминланишидаги муҳим ўзгаришлари билан бирга рўй беради. Менструация олди даврининг охирига келиб, яъни овуляциядан 13-14 кундан сўнг сариқлик тана атрофияга учрайди (акс таракқиёт даврига ўтади) ва қонга прогестерон гормонини ажратиш тухтайди, Бу эса спиралсимон артерияларнинг сиқилишига (спазмига) олиб келади. Натижада, эндометрийнинг юза қаватига қон келиши бирдан кескин камаяди. Шу вақтнинг ўзида эндометрийнинг базал қавати қон билан мўл таъминланиб қолаверади. Эндометрийфункционал қаватининг қон билан таъминланишининг бузилиши, уни некротик ўзгаришларга олиб келади ва пировардида функционал қават парчаланаяди. Узоқ спазмдан кейин спиралсимон артериялар яна кенгаяди ва эндометрийнинг функционал қаватига қон келиши кўпаяди. Бунда қисман қон томирлар ёрилади, қон оқади, бунга эса парчаланган эпителий ва бириктирувчи тўқима хужайралари аралашиб кетади. Менструал қон ивимаиди, нормал менструацияда ўртача 40-50 мл қон йўқолади. Менструация учкундан беш кунгача давом этади. Менструацияга туғруқнинг аналоги ёки уруғланмаган тухум хужайрани «туғиш» деб ҳам қараш мумкин.

Менструация даври бачадон эндометрийсининг функционал қавати тушиб кетиши натижасида эндометрида бачадон безларининг тублари ва яланғочланган бириктирувчи тўқима қолади.

Менструациядан сўнгги давр(ўсиш даври) эндометрий функционал қавати ва бачадон безларининг тикланиши ва пролиферацияси билан характерланади. Бу давр менструация тугаши билан бошланиб, менструациянинг биринчи кунидан ҳисоблаганда 5 кундан 14-16 кунгача давом этади. Бачадон безларининг сақланиб қолган туб қисмининг эпителий хужайралари зўр) бериб кўпая бошлайди, аста-секин юқорига сурилади ва бачадоншилликқаватининг яланғочланиб қолган бириктирувчи тўқимаси

юзасини қоплайди. Бунинг натижасида эндометрий тикланади ва янгитдан эпителий билан қопланади. Шунинг учун бу давр пролифкерация ёки ўсиш фазаси деб юритилади. Тикланаётган эндометрий пролифкерацияси айниқса бу фазанинг бошида (5-11-кунлар) жуда тез боради. Кейинчалик ўсиш бир оз сусаяди на нисбий осойишталик ёки тинч давр бошланади (11-14 кунлар). Менструациядан сўнгги даврда бачадон безлари тез ўсади, лекин ингичка ва тўғрилигича қолади ва секрет ишлаб чиқармайди. Бу даврда юз берган ўзгаришлар тухумдонда ўсаётган фолликуланинг донадор кавати ҳужайралари ишлаб чиқараётган эстроген гормони таъсирида кечади.

Шундай қилиб, менструациядан сўнгги давр эстроген таъсирида юзага келса, менструация олди даври прогестерон билан аниқланади, яъни бутун менструация циклида тухумдонда навбати билан эстроген ва прогестерон ишланади ва бу гормонлар циклик равишда эндометрийда ўзгаришлар бўлишини таъминлаб туради.

Бачадон бўйин қисмининг шиллиқ пардаси циклик ўзгаришларни ўз бошидан кечирмайди ва менструацияда тушиб кетмайди. Секретор даврида унинг безларида секретор жараёнлар зўрайиб, кўп миқдорда шиллиқ ажралиши кузатилади

Аёллар жинсий тизими аъзоларининг ёшга кўра ўзгаришлари

Аёллар жинсий тизими аъзоларининг морфофункционал ҳолати организмнинг ёшига ва нейроэндокрин тизим фаоллигига боғлиқ.

Бачадон. Янги туғилган қиз бола бачадони калта бандли, кичик қалпоқли замбуруғсимон шаклда бўлиб, бўйин қисмига нисбатан танаси калта бўлади (бўйиннинг танага нисбатан 3:1, жинсий балоғатга етган ёшда - 1:1). 1 ёшга тўлган қиз боланинг бачадони 3 см келади ва ўлчами кейинги 10 йил давомида кам ўзгаради. Пубертат даврда бачадон ҳамда унинг безлари интенсив ўсади.

Янги туғилган қиз бола бачадонининг мушак пардаси толали компонентларга бой бириктирувчи тўқимадан иборат. Мушак ҳужайралари

бу даврда калта ва дуксимон. 10-12 ёшдан бошлаб, миометрида бириктирувчи тўқима элементлари яхши ривожланади. Бачадоннинг актив функционал даври ўртача 40-45 ёшларгача давом этади. Ёшга нисбатан бу органнинг инволюцияси 40- 45 ёшлардан бошланади. Бундан сўнг органда ёш ошиб борган сари атрофик ва дистрофик характердаги ўзгаришлар бошланади.

Тухумдон. Тухумдоннинг циклик ўзгаришлари аёлларда балоғат ёшидан бошлаб 45-50 ёшгача давом этади. Шу даврдан бошлаб фолликулларнинг ривожланиши аста-секин сусаяди, жинсий цикл бузилади - климактерик давр бошланади ва 60 ёшларга борганда барча жинсий хужайралар йўқолиб бириктирувчи тўқима кучли ривожланади. Климактерик даврда хайз циклининг сусайиши тухумдон ўлчамларининг кичрайиши ва уларда фолликулаларнинг йўқолиши, тухумдон қон томирларининг склеротик ўзгаришлари билан тавсифланади. Лютропин гормонининг етарли даражада ишланмаслиги натижасида овуляция жараёни содир бўлмайди, демак, сариқ тана ҳам ҳосил бўлмайди. Шунинг учун, овариал-менструал цикл дастлаб ановулятор ҳолатга айланади, сўнгра тўхтади ва менопауза юзага келади.

Қин. Қиннинг асосий тузилмаларини шаклланишини таъминловчи морфогенетик ва гистогенетик жараёнлар қиз боланинг жинсий балоғат ёшига етиш даврида тугайди.

Климактерик давр бошлангандан сўнг қинда атрофик ўзгаришлар содир бўлади, унинг юзаси тораяди, шиллик парда бурмалари текислашади, қиндан ажраладиган шиллик миқдори камаяди. Шиллик парда ингичкалашиб, 4-5 қават гликоген тутмайдиган хужайралардан иборат бўлиб қолади. Бундай ўзгаришлар қинда инфекция ривожланиши (сенилвагинит) учун шароит яратади.

Аёллар жинсий тизими фаолиятининг гормонал бошқарилуви.

Тухумдон фаолияти гипофизнинг олдинги бўлагидаги гонадотроп гормонлари томонидан бошқарилади. Бунда фолликулни стимулловчи (ФСГ), лютеинловчи (ЛГ) гормонлар тухумдон фолликулларининг катта ўсиш даврига ўтиши ва фолликуляр ҳамда интерстиций хужайралари томонидан эстрогеннинг ишлаб чиқарилишини таъминлайди. Бундан ташқари, лютеинловчи гормон овуляцияни юзага келтиради ва сарик тананинг ҳосил бўлишидаги дастлабки даврда муҳим роль ўйнайди.

Сарик тана фаолиятига, яъни прогестрон ишлаб чиқарилишига гипофизнинг лютеотроп гормони (ЛТГ) таъсир кўрсатади.

Махсус овариал гормонлар - эстроген ва прогестерон билан бир қаторда оз миқдорда бўлсада, тухумдондан андрогенлар - эркаклар жинсий гормони ажралиши аниқланган, бу эса эмбрионал тараққиётдаги икки жинс ўртасида бўлган умумийликни кўрсатади. Андрогенлар махсус гилус хужайралари томонидан ишлаб чиқарилади. Бу хужайралар кичик тўпламчалар сифатида тухумдон дарвозаси соҳасида жойлашади.

Овариал функцияларни бошқаришда гипофизнинг гонадотроп гормонлари билан бир қаторда тухумдонга келадиган нерв охирлари ҳам муҳим роль ўйнайди.

АЁЛЛАРНИНГ ТАШҚИ ЖИНСИЙ АЪЗОЛАРИ

Аёлларнинг ташқи жинсий аъзолари қин даҳлизи, қиндан даҳлизни ажратиб турувчи қизлик пардаси (*himen*), *катта* ва *кичикуятли* *лаблар* ва *клитордани* борат.

Қин даҳлизи кўп қаватли ясси эпителий билан қопланган. Қиннинг даҳлизига иккита йирик даҳлиз (Бартоли) безлари очилади. Шаклижиҳатидан бу безлар найсимон - альвеоляр безлар бўлиб, призматикэпителий билан қопланган ва шиллиқ ишлаб чиқаради.

Қизлик пардаси қиннинг шиллик пардасининг бурмасидан иборат бўлиб, тузилиши қиннинг шиллик пардаси билан бир хил.

Кичик уятли лаблар кўп қаватли ясси, бир оз мугузланувчан эпителийбилан қопланган бўлиб, базал қавати пигмент хужайраларигабой. Кичик лаблар асосини эластик толалар ва қон томирларгабой бўлган сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқиматашқил этади. Кўп сонли ёғ безлари учрайди.

Катта уятли лаблар терининг бурмасидан иборат бўлиб, унда ёғ ва тер безлари ва ёғ тўқимасининг қатламлари ётади.

Клиитор - эмбрионал тараққиёт ва ривожланиш бўйича эркаклар жинсий олатининг дорзал қисмига ўхшаш бўлиб, иккита эректикғоваксимон танадан тузилган бўлиб, кўп қаватли ясси, бир оз мугузланувчан эпителий билан қопланган бошча билан тугайди.

Ташқижинсий органлар, айниқса, клиитор, эркин ва капсулани гениталтаначалар, сезувчи Мейснер таначалари, пластинкасимон таначакўринишидаги нерв охирларига бой.

СУТ БЕЗЛАРИ

Сутбезлари терининг кўриниши ўзгарган апокрин безларидан иборатдир. У терининг ҳосиласи бўлиб, эктодермадан келиб чиқишигақарамай фаолияти жиҳатидан аёллар жинсий тизими биланчамбарчас боғлиқ бўлганлиги сабабли уни жинсий тизим бўлимида ўрганилади.

Тараққиёти. Сут безларининг куртаклари ҳомила тараққиётининг иккинчи ойида эпидермиснинг бутун тана бўйлаб чўзилган иккитазиқ тизимчаси сифатида пайдо бўлади ва сут чизиғи деб номланади. Ҳар бир сут чизиқларининг олдинги юзасида эпидермис қалинлашиб сут нуқтасини ҳосил қилади. Эпидермал тизимчадан остида ётган мезенхимага 20-25 тача

эпидермал тизимчаўсиб киради. Уларнинг дистал охири шохланиб кетади ва сутбезларининг куртакларини ҳосил қилади. Ҳомиланинг туғилиш вақтияқинлашганда эпителиал ўсимталарнинг ичида бўшлиқҳосил бўлади. Бунинг натижасида найлар системаси вужудга келиб, уларнинг учлари кенгайиб, терининг юзасига очилади. Бу найларочиладиган жой уни қоплаб турган эпителий хужайраларининг мугузланиши ва тушиб кетиши натижасида аввал чуқурча шаклиниолади, туғилиш даврига келганда бу чуқурча текисланади. Кейинчалик шу соҳа эпителийсининг зўр бериб кўпайишинатижасида чуқурлик ўрнида сўргич пайдо бўлади. Янги туғилганларнинг сут безлари тўла дифференциаллашмаган бўлишига қарамай, бир оз бўлса ҳам, секретия қобилятига эгадир. Туғилгандан кейин бир неча кун сут безлари секретор фаолиятини бошлайди ва таркиби бўйича оғиз сутига яқин суюқлик ажратади. Бужараён узокқа чўзилмайди, дастлабки ҳафталарда тугайди.

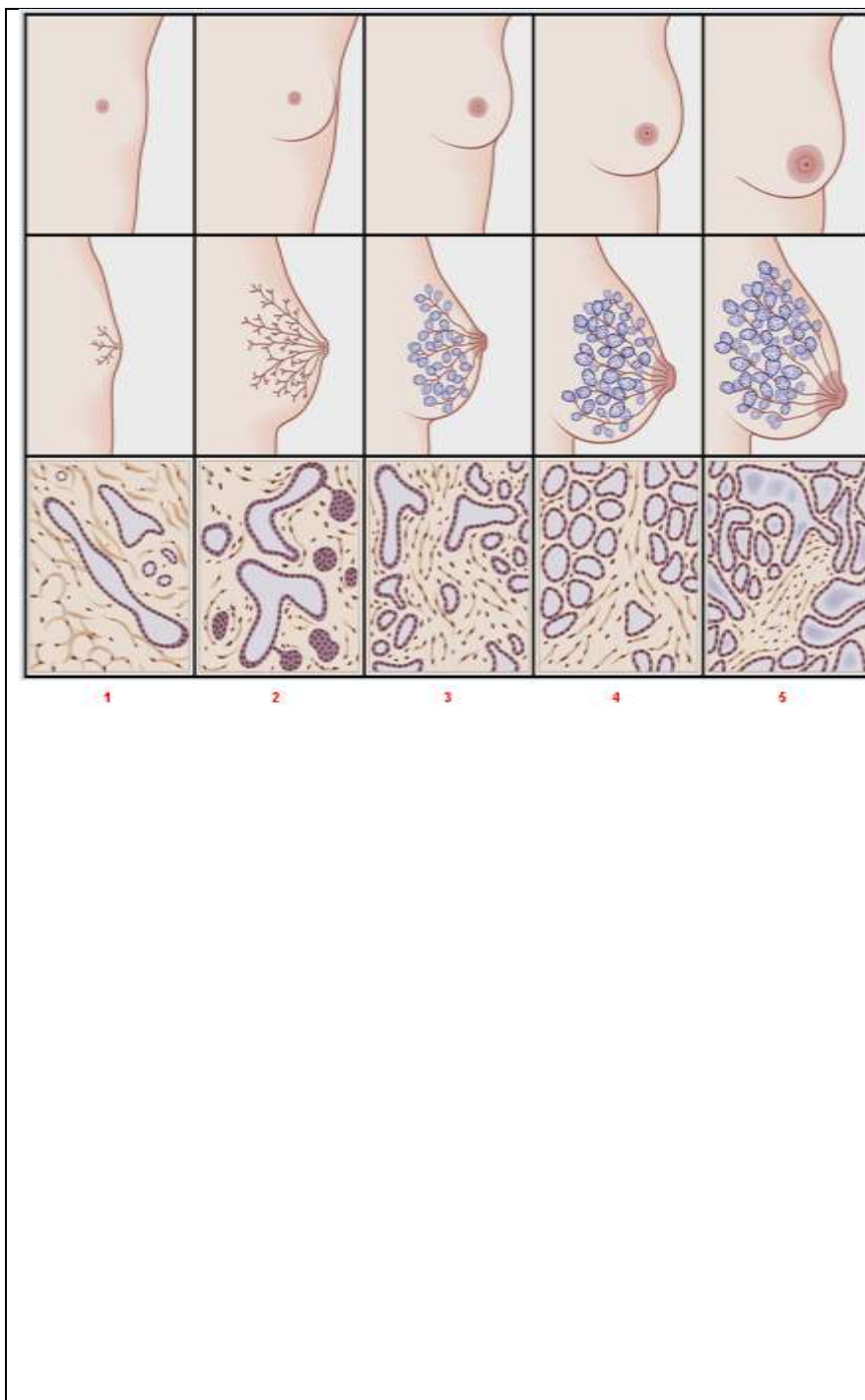
Балоғат ёшига етгунча сут безлари ҳар икки жинсда бир хилтузилишга эга бўлиб, ривожланаётган эпителиал найлар жойлашган бириктирувчи тўқимадан иборат. Ҳар иккала жинсда сут безларининг тараққиётидаги фарқ балоғат ёшига етганда бошланади. Ўғилболаларда без аппарати тараққиёти, тўхтайтиди, редукциялашган ҳолатда қолади. Қиз болаларда эса без найларидан ёки сутйўллари деб аталувчи найлардан ён ўсимталар ҳосилбўлади, уларнинг охирларида қопчасимон кенгаймалар-секретор охирлари (альвеолалар) ёки ацинуслар пайдо бўлади. Ҳамма безларзўрбериб катталашади ва йирик мураккаб най альвеолали без кўринишини олади. Бир вақтнинг ўзида бириктирувчи тўқимадаёғ хужайралари йиғила бошлайди, бу сут безларига қавариқ шакли беради. Сут безларининг тараққиёти ва тузилиши ҳомилдорлик ва лактация даврида ниҳоясига етади.

Шундай қилиб, аёлларда сут безларининг тараққиёти тухумдон фаолиятининг бошланиши билан боғлиқ. Климакс давридатухумдонда

гормон ҳосил бўлиши сусая бошлаганида сут безлари ҳам инволюцияга учрайди.

Сут безларининг тузилиши ва фаолияти ҳомиладорлик ва лактация билан боғлиқ бўлган даврийликка эга (расм 19.5), шу сабабли сут безининг уч ҳолатини фарқлаш мумкин: 1) балоғат ёшида, яъни безнинг тинчлик давридаги тузилиши; 2) сут безининг ҳомиладорлик давридаги тузилиши; 3) сут безининг лактация давридаги тузилиши.

Ҳомиладор бўлмаган аёл сут безининг тузилиши. Тўла ривожланган сут безлари аёлларда альвеоляр-найсимон тузилишга эга бўлиб, сўрғичдан радиал йўналган 15-25 та бўлакдан иборат. Ҳар бир бўлак бир-биридан ёғхужайраларига бой бириктирувчи тўқимали қатлам билан ажралган. Ҳар бир бўлим кенглиги 2-4,5 мм келадиган ўзининг сут йўли (ductus lactifer) га эга. Бу йўллар кўкракнинг пигментли майдони соҳасига келиб кенгайдива сут синуслари (sinus lactifer) ни ҳосил қилади. Улар сўрғичда торайиб, унинг чўққисидан 0,4-0,7 мм диаметрдаги сут тешикларини ҳосил қилиб очилади. Сут тешикларининг сони сут йўллариининг сонидан камдир. Сут синуслари альвеолаларда ишланадиган сутнинг йиғилувчи резервуари ҳисобланади.



Расм 19.5. Сут безининг ривожланишни турли даврларидаги тузилиши схемаси

1,2,3 – балоғат ёшига етгунга қадар сут беzi альвеолалари, бўлакчалари, бўлаклари ва найларининг секин-аста ривожланиши;

4-ҳомиладорлик даврида сут беzi тузилмаларининг жадал ривожланиши;

5-лактация давридаги юқори секретор фаолликка эга сут беzi

Ҳар бир бўлак, ўз навбатида, сийрак толали шаклланмаган бириктирувчи тўқима ёрдамида кичик бўлакчаларга бўлинади. Ҳар бир бўлакча охириги секретор бўлимлар - альвеолалар ва сутйўлидан иборат. Бўлакчалараро бириктирувчи тўқимақатламларида коллаген толалар кам, хужайра элементлари мўлбўлиб, уларнинг орасида фибробласт, макрофаглар, семиз

хужайралар, лимфоцитлар ва эозинофиллар учрайди. Жинсий цикл давомида секретор бўлим охирларида маълум бир ўзгаришлар бўлиб ўтади.

Альвеолаларнинг катталашуви овуляциядан бир неча кун олдин бошланиб, 20-кунгача давом этади. Аммо 22-23-кунлардан бошлаб, кўп альвеолаларда пролиферация жараёни тўхтаб, кичиклашади. Менструациядан 9-10 кун ўтгандан кейин сут безларининг ўсиши янгитдан бошланади.

Сут йўллари диаметрига қараб бир қаватли кубсимон ёки цилиндрсимон эпителий билан қопланади. Сўрғичга яқинлашган сари эпителий икки қаторли бўлади, сут тешиги соҳасида у кўп қаватлига айланади.

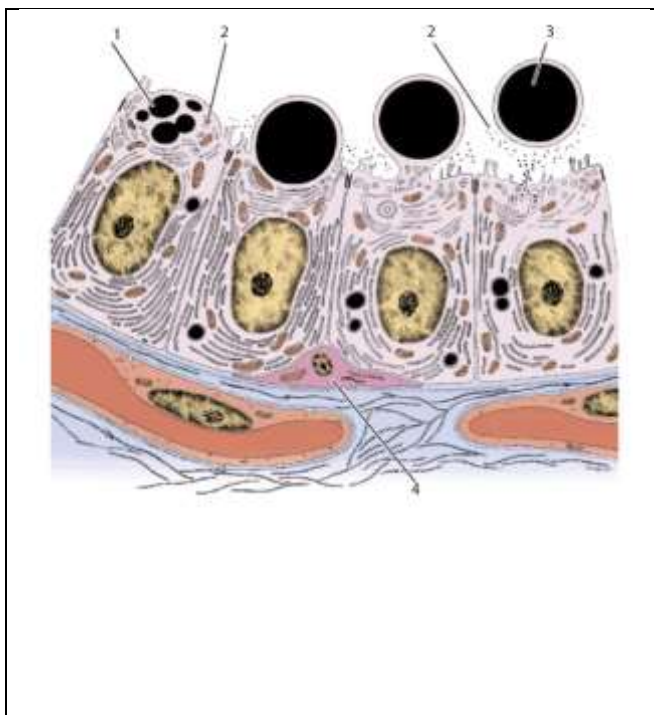
Сут безининг сўрғичи терининг бўртмасидан иборат бўлиб, унинг эпидермиси кучли равишда пигментлашган ва юқори қаватлари мугузланган эпителийдан иборат. Дерма сўрғич ва сўрғич атрофи соҳасида эпидермисга баланд сўрғичлар ҳосил қилиб ботиб киради. Мазкур соҳа капсулани нерв охирларига бой бўлиб, рецепторларнинг мўллиги лактация даврида сут бези асосий фаолиятининг нерв рефлектор механизмларга боғлиқ эканлигини кўрсатади. Сўрғичнинг асосида сўрғичнинг таранглашувиға ёрдам берувчи, сут чиқарув йўлининг оғзида жойлашган айлана силлиқ мушак толалари ётади. Бундан ташқари, сўрғич атрофи дермасидарадиал ётувчи мушак тутамларининг қисқаришидан сўрғичбўртиб туради. Сўрғич атрофидаги майдонда тер ва ёғ безлари ҳам мавжуд.

Сут безларининг бириктирувчи тўқимаси қон томирларига бой. Сўрғич соҳасида, сўрғич веналарини қон билан тўлдириб, ўзига хос эрекцияни юзага келтирувчи артериоловенуляр анастомозлар жойлашади.

Ҳомиладорлик ва лактация давридаги сут безининг тузилиши. Ҳомиладорликнинг биринчи ойларида бошлаб найсимон бўшлиғи бор, баланд эпителий билан қопланган сут йўллари зўр бериб ўса бошлайди. Унинг деворларида кўп сонли секретор охирлар (альвеолалар) пайдо бўлиб,

унинг бўшлиғи кенгаяди. Секретор охирларини бўлиб турувчи бириктирувчи тўқимага лейкоцитлар тўпланади. Тармоқланган сут йўли ва йириклашган альвеолаларда секреция белгиси кўринмайди. Ҳомиладорликнинг учинчи ойининг охири, тўртинчи ойининг бошида секрециянинг биринчи белгилари кўрина бошлайди. Ҳомиладорликнинг охирги кунлари ва бола туғилганидан сўнг дастлабки кунларда ажралган секрет йирик ёғтомчилари сақлайди ва сутдан бир оз бошқа таркибга эга бўлган оғиз сути (colostrum)дан иборатдир. Оғиз сути оғизтаначалари деб номланувчи, ёғ томчиларни ютиб олган лейкоцитларнинг мавжудлиги ва йирик ёғ томчиларининг кўплиги билан ажралиб туради. Оғиз сути жуда оз миқдорда ажралади. Эмизиш даврининг бошланиши билан оғиз сути таначалари йўқолади ва одатда, туғруқдан бир суткадан сўнг, секреция жараёни деярли бутун без бўйлаб тарқалиб, унинг жадаллиги тез ошади. Аммо биринчи тўрт кун мобайнида (баъзан 8 кунгача) оғизсути ажралиши давом этади ва кейинчалик без оддий сут ажратишга мослашиб олади.

Сут 1-2% оқсил моддалар, 3-4% ёғ, 5% қанд ва 0,6% лецитин сақловчи эмульсиядан иборат бўлади. Сут безларининг секретор фаолияти энг авжига чиққан пайтида без альвеолалари деворида йирик секретор ва миоэпителиал хужайралар жойлашади (расм 19.6).



Расм 19.6. Сут беги альвеоласи деворининг тузилиши схемаси:

1-липид томчилари; 2-оксил доначалари; 3- апокрин йўл билан ажралаётган липид ва оксиллар (сут маҳсулоти); 4-миоэпителиал хужайралар.

Альвеолалар бир вақтнинг ўзида секрет ажратмаганлиги учун турлича кўринишга эга. Сут ажратган альвеолаларда эпителий ясси бўлса, сут доначалари сақлаган без хужайралари бўйчан цилиндрсимон шаклга эга бўлади.

Аёл кўкрак билан эмизганда боланинг сўриш ҳаракатлари сўрғичдаги тактил рецепторларни стимуллайтиди, натижадагипофизнинг орқа бўлагидан окситоцин гормони ажрала бошлайтиди. Ушбу гормон сут синуслари ва сут йўлларинингсиллиқ мушаклари, шунингдек альвоалардаги миоэпителиалхужайраларнинг қисқаришива сут ажралишига олиб келади.Салбий эмоционал ҳолатлар, яъни хафалик, ташвиш ёкиғазаб окситоцин ажралишини камайтиради ва рефлекснибартараф этади.

Сут безларининг лактацияданкейинги акс тараққиёти. Кўкрак билан эмизиш тугаганидан сўнг ҳомиладорлик ва лактация даврида ривожланган аксарият альвеолалар дегенерацияга учрайтиди. Эпителий хужайраларининг апоптози, аутофагияси содир бўлади, ўлган хужайралар макрофаглар томонидан йўқотилади. Чиқарув йўллари тизими фаолсиз бўлган умумий ҳолатига қайтади. Менопаузадан сўнг сут безлари альвеолалари ва чиқарув

йўлларининг ўлчамлари кичраяди, стромада фибробластлар, коллаген ва эластик толалар миқдори камаяди.

Сут бези саратони деярли ҳар доим безнинг охириги бўлакчаларидаги эпителий ҳужайраларидан ривожланади. Касалликнинг энг тарқалган шакли сут йўлларинингинвазив саратони ҳисобланади, бунда бўлак ичинайлари ёки найларнинг майда тармоқларидаги эпителий ҳужайралари атрофдаги стромага ўсиб кирадига катталашади. Карцинома ҳужайралари қон валимфа томирлари бўйлаб ўпка ёки мияга боради ва сут бези саратони билан боғлиқ ўлимга олиб келади.

Мастэктомияда қўлтиқ ости лимфа тугунлари ҳам одатда хирургик йўл билан олиб ташланади ва олинган тўқима сут бези карциномаси метастаз ҳужайраларининг мавжудлигига текширилади. Касалликни эрта аниқлаш (кўрикдан ўтиш, маммография) ўлим даражасини пасайтириш имконини беради. Сут безининг бактериал инфекцияси ёки ўткир мастит лактация ёки инволюция давридаги сут безида, одатда найларнинг сут билан обструкцияланиши юзага келиши мумкин.

XX БОБ

ЭМБРИОЛОГИЯ АСОСЛАРИ

Эмбриология (юнонча - embryo - эмбрион, logos - таълим) - эмбрионнинг ривожланиш қонуниятларини ўрганувчи фан. Эмбриология кўп қиррали фан бўлиб, унинг хилма-хил йўналишлари мавжуд. Умумий эмбриология барча хордали ва умуртқали ҳайвонлар учун хос бўлган ривожланиш қонуниятларини, қиёсий эмбриология эволюциянинг турли босқичларидаги организмларнинг таракқиётини таққослаган ҳолда, ветеринар эмбриология уй ҳайвонларининг эмбрионал ривожланишини ўрганади. Эмбриология йўналишлари ичида одам эмбриологияси, уни кўпинча тиббиёт эмбриологияси деб ҳам аталади, алоҳида ўрин тутаяди.

Тиббиёт эмбриологияси одам эмбрионининг ривожланиш қонуниятларини ўрганади. Асосий эътибор эмбрионал манбалар ва тўқималар ривожланишининг қонуниятларига, она-плацента-ҳомила тизимининг метаболик ва функционал хусусиятларига ва одам ривожланишининг қалтис даврларига қаратилади. Буларнинг барчаси тиббий амалиёт учун катта аҳамиятга эга.

Одам эмбриологиясини билиш барча шифокорлар, айниқса акушерлик ва педиатрия соҳаларида ишлайдиган шифокорлар учун жуда муҳим. Бу она-ҳомила тизимидаги касалликларни ташхислашда, бола туғилганидан кейинги ривожланиш нуқсонлари ва касалликлар сабабларини аниқлашда ёрдам беради.

Бугунги кунда одам эмбриологияси ҳақидаги билимлардан бепуштликнинг сабабларини аниқлаш ва бартараф этиш, ҳомиланинг фетал аъзоларини трансплантация қилиш ва контрацептивларни ишлаб чиқишда фойдаланилади. Хусусан, тухум хужайрани етиштириш, экстракорпорал (организмдан ташқарида, сунъий) уруғлантириш ва ҳосил бўлган

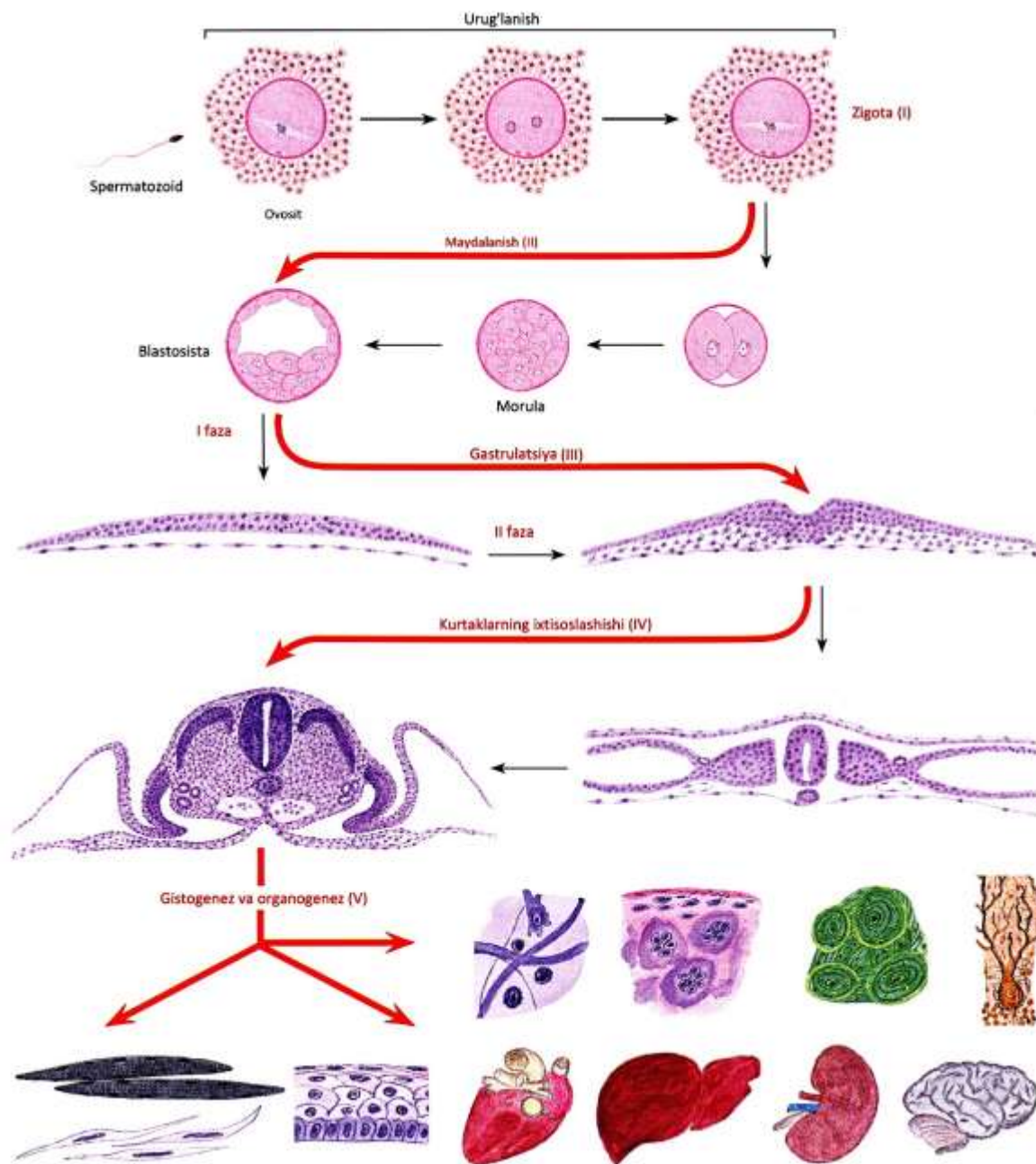
бластоцистани бачадонга жойлаштириш муаммолари долзарб бўлиб қолмоқда.

Одамнинг эмбрионал ривожланиш жараёни узок эволюция натижасидир ва муайян даражада ҳайвонот дунёси бошқа вакилларининг ривожланиш хусусиятларини ўзида акс эттиради. Шунинг учун одам таракқиётининг баъзи дастлабки босқичлари анча паст даражада ривожланган хордали ҳайвонларнинг эмбриогенез босқичларига ўхшаб кетади. Эмбриогенез – уруғланишдан то ҳомила туғилгунгача, тухум қўйувчи ҳайвонларда эса, то тухумдан чиққунигача бўлган даврдир.

Одам эмбриогенези - унинг онтогенезини бир қисми бўлиб, қуйидаги асосий босқичларни ўз ичига олади: I - уруғланиш ва зиготанинг шаклланиши; II - майдаланиш ва бластулани (бластоцистани) ҳосил бўлиши; III – гастрүляция – эмбрион варақларининг (экто-,энто-, мезодерма) ҳосил бўлиши; IV – нейрүляция, ўқ аъзолари комплексини шаклланиши ва эмбрионал куртакларнинг ихтисосланиши; V – эмбрион ва эмбриондан ташқари аъзоларнинг гистогенез ва органогенези (расм 20.1).

Эмбриогенез прогенез ва илк постэмбрионал давр билан чамбарчас боғланган. Шундай қилиб, тўқималарнинг ривожланиши эмбрионал даврда бошланади (эмбрионал гистогенез) ва бола туғилгандан сўнг давом этади (постэмбрионал гистогенез).

Прогенез (ёки гаметогенез) – бу жинсий ҳужайралар, яъни тухум ҳужайра ва сперматозоидларнинг ривожланиш даври. У аёлларда тухумдонда, эркакларда уруғдонда кечади. Прогенезда мейоз бўлиниш натижасида ривожланган жинсий ҳужайраларда хромосомаларни гаплоид

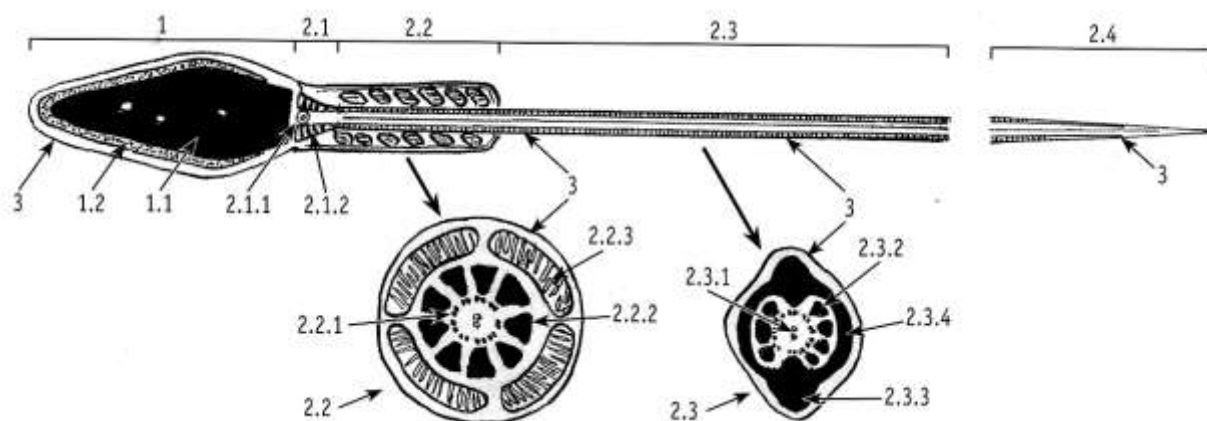


Расм 20.1. Эмбриогенезнинг асосий босқичлари. I - уруғланиш ва зиготанинг шаклланиши; II - майдаланиш ва бластулани (бластоцистани) ҳосил бўлиши; III – гастрүляция – эмбрион варақларининг (экто-,энто-, мезодерма) ҳосил бўлиши; IV – нейруляция, ўқ аъзолари комплексини шаклланиши ва эмбрионал куртакларнинг ихтисосланиши; V – эмбрион ва эмбриондан ташқари аъзоларнинг гистогенези ва органогенези.

Одамнинг эмбрионал ривожланиши ўртача 280 кун (38 – 40 ҳафта) давом этади. Одатда пренатал ривожланишнинг уч босқичи тафовут қилинади: бошланғич ёки *концептус даври* (1-2 ҳафта), пушт ёки *эмбрион даври* (3-8 ҳафта), *ҳомила даври* (ривожланишнинг 9-чи ҳафтасидан бола туғилгунига қадар). Эмбрионал даврнинг охирига келиб тўқима ва аъзоларнинг асосий эмбрионал куртаклари шаклланади.

ЖИНСИЙ ҲУЖАЙРАЛАР

Сперматозоид тузилиши. Сперматозоид узунлиги 60-70 мкм бўлиб, бош ва дум қисмларидан иборат (расм.20.2). Бош қисмида ядро ва уни ғилофча шаклида қоплаб турувчи акросома жойлашган. Акросома ўзида турли хил гидролитик (гиалуронидаза, протеазалар, трипсин ва унга ўхшаш) ферментлар тутиб, улар уруғланиш жараёнидаги акросомал реакцияда ўта муҳим аҳамиятга эга. Ядро зич гомоген ҳолда бўлиб, у хромосомаларнинг гаплоид тўпламини сақлайди.



Расм 20.2. Эркаklar жинсий ҳужайраси сперматозоиднинг тузилиши (схема). Юқорида-бўйлама кесим, пастда - оралик (2.2) ва дум (2.3) соҳасидаги кўндаланг кесимлар. 1-бошча: 1.1-ядро, 1.2- акросома, 2-дум қисми: 2.1- боғловчи бўлим, 2.1.1- проксимал центриола, 2.1.2- чизикли устунлар, 2.2 - оралик бўлим, 2.2.1- аксонема, 2.2.2 - ташқи зич толалар, 2.2.3 – митохондриялар, 2.3 - асосий бўлим, 2.3.1 – аксонема, 2.3.2- зич толалар, 2.3.3 - бўйлама устунлар, 2.3.4 – қовурғалар, 2.4 - терминал бўлим, 3- плазмолемма.

Сперматозоиднинг бошчаси юпка цитоплазма билан ўралган. Уни коплаб турувчи плазмолемма гликозилтрансфераза ферментини сақлайди, бу фермент сперматозоиднинг тухум хужайра рецепторлари билан бирикишини таъминловчи рецепторнинг асосини ташкил қилади. *Дум қисми* куйидаги бўлимлардан иборат: 1) бўйин; 2) оралик; 3) асосий; 4) терминал. *Бўйин бўлими* проксимал центриола ва дистал центриоланинг проксимал ҳалқаси орасида жойлашган. Сперматозоиднинг бўйин қисмида, ядронинг орқа қутби соҳасида жойлашган проксимал центриола уруғланиш пайтида тухум хужайрага ўтади ва уруғланган тухум хужайранинг ёки зиготанинг бўлинишида иштирок этади. *Оралик бўлими* дистал центриоланинг иккита ҳалқаси орасида жойлашган. Бу ерда спиралсимон йўналган митохондриялар мавжуд. Митохондриялар энергия ажратиб, сперматозоиднинг ҳаракатини таъминлайди. *Асосий бўлим* оралик қисмдан давом этиб, юпка парда билан қопланган ва кескин чегарасиз *терминал бўлимга* ўтади. Сперматозоид устки томондан гликокаликс билан қопланган. Хивчиннинг асосидан 9 жуфт периферик ва 1 жуфт марказий микронайчалардан иборат ўқ ип (аксонема) ўтади. Ўқ ип киприкчаларнинг аксонемасига ўхшаш бўлиб, классик тузилишга эга. Думчанинг асоси фақатгина ўқ иплардан ва думчанинг охириги бўлими эса жуда ингичка ўқ ипдан ташкил топган. Охириги бўлимнинг ўқ ипи ташқи томондан фақатгина плазмолемма билан ўралган. Хивчин аксонемалари микронайчаларида динеин оқсили бўлиб, у тубулин билан бирга хивчиннинг қамчинсимон ҳаракат қилишини таъминлайди. Динеин АТФ-азалар синфига кирувчи АТФ кимёвий энергиясини механик энергияга айлантириш имконини берувчи ферментдир. Агар микронайчада динеин ферменти бўлмаса, сперматозоидлар ҳаракатланиш қобилиятини йўқотади ва бу эркаклардаги бепуштликнинг сабабларидан бири ҳисобланади. Амалиётда *спермиограммани*, яъни сперматозоидларнинг миқдор ва сифат кўрсаткичларини аниқлаш муҳим аҳамиятга эга.

Эркакларда бир марта ажраладиган шахват (эякулят) 3 мл атрофида бўлади. Унда 250-350 миллион атрофида сперматозоидлар жойлашган: шундан 60% — тўлиқ етилган, 2% — етилмаган (сперматидлар) ва 30% — атипик (катта бошчали, кичик бошчали, нотўғри шаклли бошча тутувчи, нотўғри шаклли хивчинли, икки хивчинли, икки бошчали ва х.к.). Атипик сперматозоидлар турли касалликларда, гиёҳвандликда, сурункали алкоголизмда кўп учрайди. Жаҳон соғлиқни сақлаш ташкилоти нормативларига кўра 1 мл эякулятда 20-200 миллион сперматозоидлар, шулардан нормал сперматозоидлар 60%дан кам, атипиклари —30%дан кўп, тириклари — 75% дан кам, ҳаракатчанлари -50%дан кам, етилмаганлари (сперматидлар, сперматоцитлар) – 2%дан кўп бўлмаслиги лозим. Сперматозоид ядросида 22 аутосома ва 1 жинсий Х- ёки Y-хромосома жойлашган. Х-хромосома йирикроқ бўлади, шунинг учун Х-хромосома тутувчи сперматозоидларнинг ҳаракатчанлиги нисбатан пастроқ деган тахминлар бор. Барча сперматозидларнинг ярми Y хромосома, қолган ярми эса Х жинсий хромосома сақлайди деб ҳисобланади.

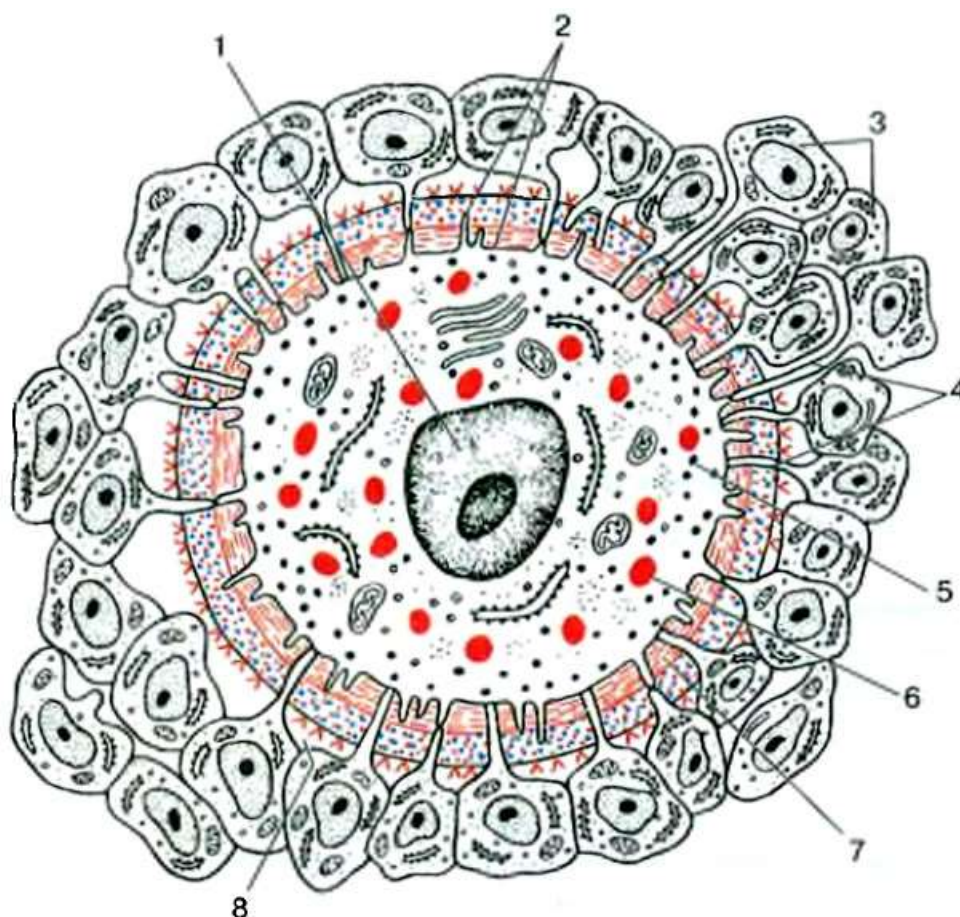
Сперматозоидлар суюқликда минутига 2-3 мм тезликда ҳаракат қилади. Уларнинг ҳаракат йўналиши *ишобий хемотаксис* (тухум ҳужайра ишлаб чиқарувчи кимёвий моддалар - хемоаттрактантлар томонга қараб) ва *реотаксис* (тухум йўлларида оқиб келувчи суюликка қарама-қарши йўналишда) билан боғлиқ. Аёл қинига тушган спермийларни 30 – 60 минутдан сўнг бачадон бўшлиғида, 1,5 – 2 соатдан кейин эса бачадон найларининг ампула қисмида (уруғланиш жойида) кўриш мумкин. Кислотали муҳитда улар ҳаракатчанлик қобилиятини тез йўқотади. Сперматозоидларнинг уруғлантириш қобилияти аёллар жинсий йўлларида 2 суткагача сақланади, яшаш муддати эса 5 кунгача бўлади.

Тухум ҳужайранинг тузилиши. Тухум ҳужайра (овоцит, ovum-тухум) думалоқ шаклга эга. Балوغат ёшидаги аёлда ҳар 26-28 кун ичида 1 та тухум ҳужайра етилади. Кам ҳолларда 2 ва ундан ортиқ ҳужайра етилиши мумкин.

Тухум хужайранинг тухумдондан чиқиши *овуляция* дейилади ва бу жараён асосан (ЛГ) лютропин гормони таъсирида кечади. Етилган фолликула ёрилганда тухумдондан қорин бўшлиғига *иккинчи тартибли овоцит* чиқарилади. У фақат уруғланиш содир бўлгандагина мейознинг иккинчи бўлинишини тугатиб, *етук овоцитга* айланади. Овоцит мустақил ҳаракатлана олмайди, шунинг учун овуляциядан олдин бачадон найчасининг кенгайган қисми тухумдоннинг овуляция бўладиган юзасига келиб, уни қоплаб олади. Бу овоцитнинг тўппа-тўғри бачадон найига тушишини таъминлайди. Унинг най бўйлаб бачадон томонга ҳаракати най мушакларининг перисталтик қисқариши ва эпителий хужайраларидаги киприкчаларнинг тебраниши юзага келтирган суюқлик оқими ҳисобига бўлади. Бачадон найидаги овоцит уч қобик билан ўралган. Ташқи томондан уни фолликуляр хужайралар ўраб туради, бу қават *нурли тож (corona radiata)* деб аталади. Ўрта қавати тухум хужайранинг ривожланиш даврида глюкопротеинларнинг синтези ва секрецияси натижасида ҳосил бўлиб, *шаффоф* ёки *ялтироқ қават (zona pellucida)* дейилади. Ва ниҳоят, энг ички қаватни бевосита овоцитнинг *плазмолеммаси* ташкил этади. Нурли тож фолликуляр хужайралари тухум хужайра учун озиқлантириш ва ҳимоя вазифасини ўтайди. Уларнинг ўсимталари ялтироқ қаватдан ўтиб, плазмолеммага тегиб туради, лекин цитоплазмасига кирмайди. Ўз навбатида плазмолемманинг ўсимталари ҳам уларнинг орасига кириб туради. Ялтироқ қават (*Zona pellucida, Zp*) гликопротеинлар ва гликозоаминогликанлардан ташкил топган нозик филаментлар тўридан иборат. Айнан шу қаватда тухум хужайранинг гликопротеин рецепторлари *Zp1, Zp2 ва Zp3* жойлашган бўлади. *Zp3* сперматозоидларнинг асосий рецепторидир, *Zp2* эса гаметаларни қўшимча бирикишини таъминловчи иккиламчи рецептор ҳисобланади. *Zp1* *Zp2*ни *Zp3* билан боғланишини таъминлайди. *Zp3* рецепторлар ҳайвон турлари бўйича юқори спецификликка эга. Сперматозоидларнинг рецепторлари ана шу оқсиллар билан мос

келгандагина акросомал реакция бошланади ва уруғланиш рўй беради. Масалан, чўчканинг сперматозоидлари билан итнинг тухум хужайрасини уруғлантириш мумкин эмас, чунки уларнинг рецепторлари бир бирига тўғри келмайди.

Аёл ҳаётининг фарзанд кўриши мумкин бўлган бутун (фертилик даври, балоғат ёшидан то климаксгача) даври мобайнида ўрта ҳисобда 300-450 тухум хужайраси етилиши мумкин. Тухум хужайралар улардаги сариқлик моддасининг (озика ёки трофик киритмаларнинг) миқдори ва цитоплазмада жойлашганлигига қараб тасниф қилинади. Сариклик миқдори кўп ва у цитоплазманинг бир қутбида жойлашган бўлса, бундай овоцитлар поли- теллецитал (poli – кўп) ҳисобланади. Полилецитал овоцитлар тухум кўйувчи ҳайвонларда (масалан, қушларда) бўлади, чунки уларда эмбрион таракқиёти мустақил кечади. Шу туфайли озиқ моддаларнинг катта захираси бўлиши жуда муҳим. Одам эмбриони эса асосан она организми орқали озиқланади, демак бундай катта захирага эҳтиёж йўқ. Одам тухум хужайраси олиго- ва иккиламчи изолецитал бўлади, яъни тухум сариқлиги кам миқдорда ва хужайра цитоплазмасида бир текисда тарқалган.



Расм 20.3. Тухум хужайранинг тузилиши (схема). 1– ядро; 2– плазмолемма; 3– фолликуляр эпителий; 4 – нурли тож; 5 – кортикал доначалар; 6 – сариқлик киритмалари; 7 – шаффоф ёки ялтироқ қават; 8 – Zp гликопротеин рецептори.

Тухум хужайра диаметри 130 мкм катталиқда бўлади. Хужайра цитоплазмасида сариқлик таначалари тарқоқ ҳолда бўлади. Етук тухум хужайра цитоплазмасида хужайра маркази йўқ, лекин митохондриялар, донатор эндоплазматик тўр ва Голжи комплекси яхши ривожланган. Цитоплазманинг периферик қисмида, плазмолемманинг остида Гольджи комплексида ҳосил бўлган махсус лизосомалар - *кортикал доначалар* жойлашади. Кортикал доначалар уруғланиш даврида уруғланиш қобиғини ҳосил қилишда иштирок этади. Самарадор уруғланиш учун тухум хужайра овуляциядан кейин бир кун ичида сперматозоид билан учрашиши керак.

Амалиётдан келиб чиққан ҳолда, овуляцияланган тухум хужайра беш кун давомида уруғлантирилиши мумкин деб баҳоланади.

УРУҒЛАНИШ

Уруғланиш жараёнида эркак ва аёл жинсий хужайралари қўшилади ва натижада янги, диплоид хромосомалар тўпламга эга бир хужайрали организм - зигота ҳосил бўлади. Уруғланиш учун энг камида аёл қинига тушган ҳар 1 мл спермада энг камида 20 млн (20 – 150 млн) сперматозоид бўлиши керак. Бироқ уларнинг миқдори то бачадон найига етиб келгунича сезиларли даражада камаяди. Сперматозоиднинг уруғлантириш қобилияти 2 суткагача сақланади. Шартли равишда уруғланишнинг *дистант, контакт ва пенетрация* босқичлари ажратилади (расм 20.4).

Дистант босқичда сперматозоидларнинг йўналтирилган ҳаракати ва уларнинг фаоллашуви рўй беради. Бу жараёнда тухум хужайра ва бачадон найларида ишлаб чиқариладиган биологик фаол моддалар муҳим рол ўйнайди. Тухум хужайра ва нури тожфолликуляр хужайралари томонидан *хемоттрактантлар* синтезланади, сўнгра улар ёрилган фолликуланинг фолликуляр суюқлиги таркибида бачадон найига киради. Ушбу моддалар сперматозоидларни ўзига жалб қилади ва уларнинг тухум хужайра томон йўналтирилган ҳаракатини – *ижобийхемотаксисни* таъминлайди. Сперматозоидларнинг тухум хужайра томон ҳаракат қилишида *реотаксис*, яъни уларнинг найлардаги суюқлик оқимига қарама-қарши ҳаракат қилиши ҳам муҳим рол ўйнайди. Сперматозоидларнинг бачадонда ва унинг найларида бўладиган муҳим ўзгаришларидан бири уларнинг фаоллашувидир. Қинга тушган сперматозоидлар ҳали уруғлантириш қобилиятига эга бўлмайди, чунки уларнинг рецепторлари сперма плазмасининг оқсиллари билан қопланган, ҳаракатчанлиги эса чегараланган бўлади. Сперматозоидлар

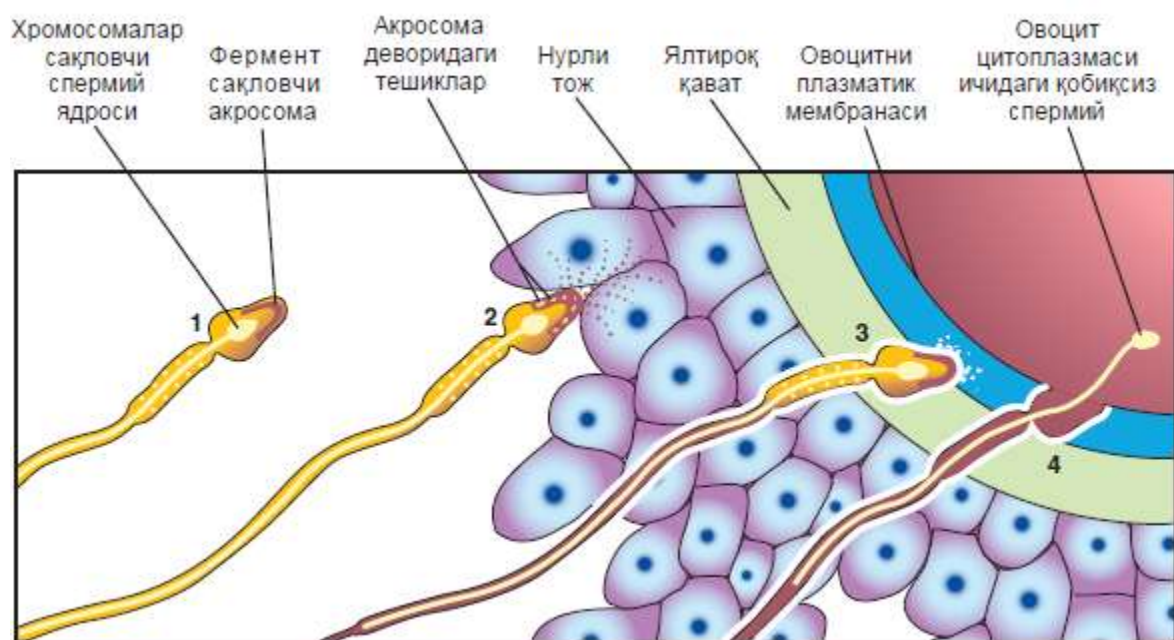
бачадон ва бачадон найида шиллик секрет таъсирида ва ишқорий муҳитда гликокаликсдаги оксил қобилини йўқотади. Натижада уларнинг рецепторлари очилади, спермийлар фаоллашиб, ҳаракатчанлиги ошади. Найларда шиллик секрет ишлаб чиқариш сариқ тананинг прогестерони таъсирида кучаяди. Сперматозоидларнинг ҳаракатчан бўлиб, уруғлантириш қобилиятини олиш жараёни *капацитация* дейилади. Капацитациядан сўнг сперматозоидлар бошчасидаги рецепторларнинг тухум хужайра рецепторлари билан бирикиши ҳамда акросомал реакциянинг рўй бериши енгиллашади. Капацитациянинг самарадор бўлиши учун сперматозоид аёллар жинсий йўлларида тахминан 7 соатча бўлиши керак.

Контакт босқичда сперматозоид ва тухум хужайра бир-бирига жуда яқинлашиб келади. Уруғланиш бошланиши учун сперматозоид *учта тўсиқни*, яъни фолликуляр хужайраларнинг бир неча қатламидан иборат нурли тожни, ялтироқ қаватни ва ниҳоят, тухум хужайранинг плазматик мембранасини енгиб ўтиши керак (расм 20.1). Сперматозоид сийрак жойлашган нурли тож фолликуляр хужайралари орасидан осонгина ўтиб, ялтироқ қаватга етиб боради. Бу босқичда кўп сперматозоидлар тухум хужайрага интилганларида тухум хужайра ўз ўқи атрофида айланма ҳаракатга келади, ўрта ҳисобда бир минутда 4 марта айланади ва бу ҳаракат 12 соатча давом этади. Сперматозоид ялтироқ қаватга етиб борганда унинг рецепторлари тухум хужайранинг Zp3 рецепторлари билан боғланиши натижасида акросомал реакция бошланади. Бу реакция акросома мембранасининг сперматозоид плазмолеммаси билан қўшилиши ва акросомал гидролитик ферментларининг (трипсин, гиалуронидаза, протеаза) экзоцитоз йўли билан ташқарига чиқишидан иборат. Бу ферментлар ялтироқ қаватни парчалайди ва тухум хужайра плазмолеммасида сперматозоид кириши учун канал ҳосил қилади. Акросомал реакция фақатгина сперматозоиднинг лектинсимон рецепторлари ва ялтироқ қаватнинг Zp3 рецепторлари бир-бирига мос келган тақдирдагина бошланади, акс ҳолда

уруғланиш бўлмайди. Нурли тож фолликуляр хужайралари бир - бирлари билан ёпишиб, конгломерат ҳосил қилади ва бачадон найининг киприкли хужайралари ёрдамида бачадонга чиқариб юборилади.

Пенетрациябосқичида сперматозоиднинг тухум хужайра ичига кириши содир бўлади. Акросомал реакция натижасида ялтироқ қаватда сперматозоид ўтиши учун тор канал ҳосил бўлади. Шу канал орқали сперматозоид ва тухум хужайра плазмолеммалари бир-бирига тегади ва бирлашади. Натижада иккала хужайранинг цитоплазмаси бирлашади (плазмогамия) ва сперматозоиднинг бош, бўйин ва оралик қисмлари тузилмалари (центросома, митохондриялар) тухум хужайра ичига ўтади. Уруғланиш тухум хужайрани фаоллаштиради, цитоплазмада Ca^{2+} концентрацияси ошади, бу эса мейознинг иккинчи бўлиниши учун сигнал бўлади. Уруғланган иккинчи тартибли овоцит иккинчи бўлинишнинг метафазасидан сўнг гаплоид етук тухум хужайра ва иккинчи редукцион (қутбли) таначани шаклланиши билан мейозни тугатади. Одамда ва бошқа сут эмизувчиларда моноспермия, яъни фақат битта сперматозоиднинг тухум хужайрага кириши кузатилади. Уруғланиш рўй берган заҳотиёқ тухум хужайранинг атрофида махсус *уруғланиш қобиги* ҳосил бўлиб, у бошқа спермийларнинг киришига (полиспермияга) тўсқинлик қилади. Бу қобикнинг ҳосил бўлиши тухум хужайранинг *кортикал реакцияси* билан боғлиқ. Тухум хужайрадаги плазмолемма остида жойлашган майда лизосомаларга ўхшаш кортикал доначалар мавжуд. Улар турли ферментларни, жумладан, турли хил гидролазаларни ўз ичига олади. Сперматозоид тухум хужайра ичига кирганидан сўнг дарҳол кортикал реакция бошланади – яъни, кортикал доначаларнинг маҳсулоти экзоцитоз йўли билан плазмолемма билан ялтироқ қават орасидаги *перивителлин* бўшлиққа чиқарилади. Цитозолда Ca^{2+} концентрациясини ортиши кортикал реакцияга сигнал ҳисобланади. Кортикал доначалар ферментларининг таъсири остида $Zr2$ нинг протеолизи ва сперматозоид $Zr3$ рецепторларининг тубдан ўзгариши (модификацияси)

амалга ошади. Ўзгарганган молекулалар бошқа сперматозоидлар рецепторлари билан боғланиш қобилиятини йўқотади. Шу йўл билан полиспермиянинг олди олинади. Ялтироқ қаватнинг уруғланиш қобиғига айланишида овоцит ишлаб чиқарган гликопротеинлар ва гликозаминлар ҳам муҳим ўрин тутаяди. Улар уруғланиш қобиғини мустаҳкамлайди ва унинг барқарорлигини таъминлайди. Стабил ҳолатда бўлган уруғланиш қобиғи бачадон найи орқали ўтаётган концептусни химоя қилади. Уруғланиш қобиғисиз зиготани майдаланиши мумкин эмас.



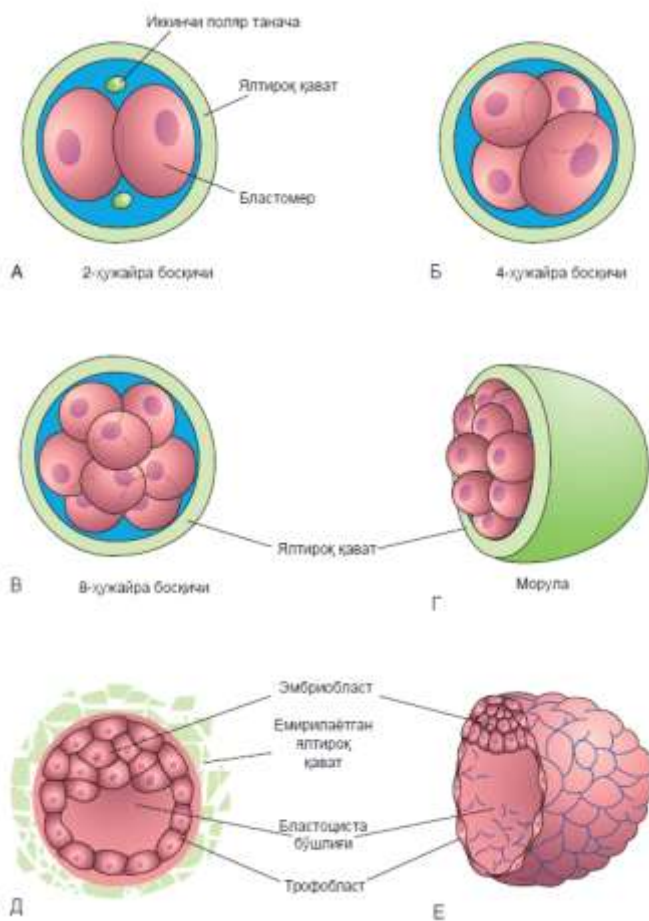
Расм 20.4. Сперматозоидларнинг тухум хужайра ичига кириши (схема). 1– Дистант босқич; 2. – Контакт босқич; 3,4 – Пенетрация босқичи.

Сперматозоид тухум хужайраси ичида 180 градусга бурилади, бунда сперматозоиднинг хужайра маркази тухум хужайра ўртасида икки ядро орасида туриб қолади. Ундан бўлиниш дукчаси ҳосил бўлади. Сперматозоид ва тухум хужайралари ядролари шишади, ва улар пронуклеуслар деб номланади. Пронуклеуслар яқинлашиб қўшилади ва *синкарион* ҳосил бўлади.

23 та ота ва 23 та она хромосомалар қўшилади ва хромосомалар сони 46 бўлади. Бу хужайра ўзида ота ва она генларини тутган бўлиб, тухум хужайрадан тубдан фарқ қилади ва **зигота** деб аталади. Сперматозоидлар ядро материали ва митохондриялардан ташқари зиготага центриолалар ҳам олиб киради. Натижада зигота бўлиниш қобилятига эга бўлади.

МАЙДАЛАНИШ

Майдаланиш – бу зиготанинг кетма-кет митотик йўл билан майда бластомерларга (blastos-куртак, meros-қисм) бўлинишидир. Майдаланиш одатдаги хужайра циклидан G_1 ва G_2 босқичлари йўқлиги ва ДНК синтези содир бўладиган жуда қисқа синтетик S-фазаси билан фарқланади. Шу туфайли майдаланишда бластомерлар ўсмайди. Майдаланишнинг бўлинишлари орасидаги интервал тахминан 12-24 соат. Майдаланиш пайтида хужайралар ўлчами кичраяди, шу сабабли бластоцистанинг (концептуснинг) диаметри 100 мкмдан ошмайди. Бластоциста босқичида майдаланиш тўхтайтиди ва хужайралар оддий хужайра циклини тиклайди.



Расм 20.5. Одам зиготасининг майдаланиши (схема). А – 2 хужайра босқичи; Б – 4 хужайра босқичи; В – 8 хужайра босқичи; Г – морула; Д, Е – бластоциста.

Одамда тўлиқ асинхрон, нотекис майдаланиш юз беради. Биринчи бўлиниш уруғланишдан чамаси 30 соатлардан сўнг бўлади. Натижада иккита: майда “оқиш” ва йирик “қорамтир” бластомерлар ҳосил бўлади (расм 20.5). Оқиш бластомерлар – *трофобластлар*, қорамтирлари – *эмбриобластлар* дейилади. Оқиш бластомерлар тезроқ бўлинадилар ва улардан эмбрионни озиқлантирувчи трофобластлар, қорамтир бластомерлардан эса эмбрион ва унинг муваққат аъзолари куртакларини берувчи эмбриобластлар ҳосил бўлади. Бластомерларнинг сони ортиб бориши билан концептус бачадон найи бўйлаб ҳаракат қилади ва учинчи кунига келиб морула босқичига ўтади. Морула – майдаланишнинг бир неча бўлинишларидан ҳосил бўлган

хужайралар гуруҳи бўлиб, уруғланиш қобиғи (собик ялтироқ қават) ичида жойлашган. Моруланинг марказида жойлашган эмбриобластлар тирқишсимон контактлар ҳосил қилади. Айнан мана шу хужайралардан эмбрион танаси ривожланади. Моруланинг периферик хужайралари - трофобластлар зич контактлар билан боғланган бўлиб улар морула ички муҳитини ажратиб турувчи тўсикни ҳосил қилади. Бластоциста уруғланишдан кейинги тўртинчи кунда морулада бластоцел (суюқлик билан тўлган бўшлиқ) пайдо бўлиши билан ҳосил бўлади. Бластоцелнинг ҳажми ортиб боради ва концептус пуфак (бластоциста) шаклини олади. Бластоцистани ташқи трофобластлар ва эмбриобластлардан иборат ички хужайралар массаси ташкил қилади.

Уруғланишнинг 4 – 5 кунларида 7-12 бластомерлардан иборат бластоциста бачадон найидан ўтиб, бачадонга тушади. Бачадонда бластоциста эркин ҳолда тахминан 2 суткагача бўлади. Бу даврда трофобласт ва эмбриобластлар кўпайиши ҳамда бачадон шиллиқ секретини сўриб олиши ҳисобига бластоциста катталашади. Ундаги бластомерлар сони 100 дан ошиб кетади. Бластоциста деворини трофобластлар ташкил этади, эмбриобластлар эса бластоцистанинг қутбида тўпланиб, ички эмбрионал массани ёки *эмбрион тугунини* ҳосил қилади. Трофобластлар ишлаб чиқарган гидролитик ферментлар ва бачадон шиллиғи бластоцистани ўраб турган уруғланиш қобиғини емириб, эритиб юборади. Бу қобикдан халос бўлган бластоциста хужайралари энди майдаланмай, балки одатдаги митоз йўли билан кўпайишни бошлайди. Уруғланишнинг 7 кун бластоцистада имплантация учун тайёргарлик кетади: эмбрион тугуни яссилашиб, эмбрион дискига (қалқончасига) айланади.

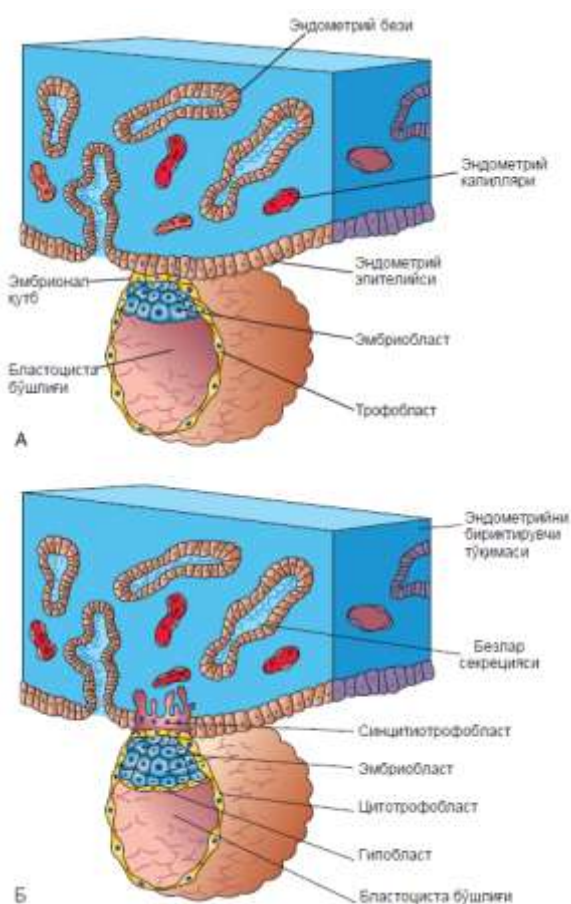
ИМПЛАНТАЦИЯ

Имплантация-бу ҳомиланинг бачадон шиллиқ пардаси (эндометрий) ичига киришидир (лот. *implantatio*-ўсиб кириш). Имплантация икки босқичда кечади: 1) адгезия (ёпишиш) - бластоциста бачадон шиллиқ қавати

(эндометрий) юзасига ёпишиб олади; 2) инвазия - бластоцистанинг бачадон шиллик пардаси ичига ботиб кириши (расм 20.3). Имплантация ўрта ҳисобда 40 соатча давом этади. Бластоциста эндометрийга ўзининг эмбриобластлар тўплами жойлашган қутби билан ёпишади.

Инвазия пайтида трофобласт хужайралари кўпаяди ва икки қаватни - *цитотрофобласт* ва унинг устида ётган *симпластотрофобласт* қаватларини ҳосил қилади. Симпластотрофобласт, уни кўпинча *синцитотрофобласт* деб ҳам юритилади, цитотрофобластлардан ҳосил бўлган кўп ядроли тузилмадир. Симпластотрофобластлар цитоплазмасида кўп миқдорда лизосомалар синтезланиб, уларнинг экзоцитоз йўли билан чиққан гидролитик ферментлари бачадон шиллик қаватини кетма-кет емиради. Даставвал эндометрийнинг эпителий ва бириктирувчи тўқимали хусусий пардалари емирилади. Емирилган тўқималар эмбриобластларнинг озикланиши учун ишлатилади (гистиотроф озикланиш). Кейинроқ (иккинчи ҳафтадан сўнг) трофобластлар бачадон қон томирларини емиради ва уларнинг атрофида ҳосил бўлган бўшлиқлар (лакуналар) она қони билан тўлади. Энди эмбрионнинг озикланиши ва кислород олиши она қони ҳисобига бўлади (гематотроф озикланиш). Лакуналар трофобласт хужайраларидан ҳосил бўлган тўсиқчалар билан бўлинган бўлиб, бу тўсиқчалар хорионни *бирламчи сўргичлари* ҳисобланади. Шундай қилиб, цито- ва симпластотрофобластлардан иборат сўргичлар *хорион*, кейинроқ *йўлдош (плацента)* ривожланишининг илк босқичи ҳисобланади. Эндометрий тўқималарининг емирилиши натижасида ҳосил бўлган имплантация чуқурлигига бластоциста ботиб киради ва 2 сутка ичида батамом эндометрий ичига кириб, жойлашиб олади. Имплантация жараёнида бачадон шиллик қаватида ҳам ўзгаришлар содир бўлади. Эндометрий ўзгариб, децидуал (тушиб кетувчи) пардага айланади. Шиллик парданинг иккала қавати яна ҳам яққол кўринади. Унинг биринчи зич (компакт) қавати децидуал хужайралардан ҳамда бачадон безларининг чиқарув найларидан иборат. Иккинчи (спонгиоз) қавати эса ғовак бўлиб, уни

ниҳоятда катталашган бачадон безлари ташкил этади. Бачадон шиллик кавати ўзгаришлари аввал унинг бутун девори бўйлаб кенг тарқалади, кейинчалик эса ҳар хил қисмларида улар турлича бўлади. Эндометрийнинг хусусий қаватида бириктирувчи тўқиманинг кам дифференциалланган хужайраларидан йирик, гликогенга бой *децидуал* хужайралар шаклланади. Ихтисослашув давомида децидуал хужайралар юмалоқ шаклни олади, уларнинг ядролари тиниқлашади ва хужайралар бир-бирига яқинлашиб, тўпламлар ҳосил қилиб жойлашади. Децидуал хужайралар бўлғуси 8йўлдошнинг она қисми таркибига кириб, пролактин ва простагландинларни ишлаб чиқаради.



Расм 20.6. Имплантация: адгезия(А) ва инвазияни илк (Б) босқичи.

Бластоциста шиллик парда ичига тўлиқ жойлашгандан сўнг 10-кунда имплантация чуқурлиги эндометрий эпителийси ва хусусий қавати ҳисобига тўлиқ беркилади. 12 кунда бластоциста атрофини симпластотрофобласт (синцитотрофобласт) тўлиқ ўраб олади, эндометрийда лакуналар пайдо бўлиб, улар кенгая бошлайди. Имплантация билан бир вақтда гастрүляция ва ҳомиладан ташқари (провизор) органларнинг шаклланиш жараёнлари бошланади.

Баъзи патологик ҳолатларда (масалан, бачадон найи сурункали яллиғланганда) бластоциста най деворига имплантацияланади. Бу ҳолат эктопик (бачадондан ташқарида, найда) ҳомиладорлик деб аталади. Ҳомила ўсган сари най девори ингичкалашиб, сўнгра ёрилади. Ёрилган найдан қон кетиши туфайли у жарроҳлик йўли билан олиб ташланади. Жуда камдан кам ҳолларда бластоцистанинг қорин бўшлиғига имплантацияси (абдоминал ҳомиладорлик) рўй бериши мумкин. Одатда бундай ҳолларда ҳомила таракқиёти ниҳоясига етмайди ва олиб ташланади.

ГАСТРУЛЯЦИЯ ВА ОРГАНОГЕНЕЗ

Гастрүляция (лотинчадан *gaster* -) - ҳужайраларнинг кўпайиши, ўсиши, йўналтирилган кўчиши ва ихтисослашиши (дифференциацияси) билан боғлиқ бўлган кимёвий ва морфогенетик ўзгаришларнинг мураккаб жараёни бўлиб, бунинг натижасида: ўқ аъзолар комплекси ва тўқималар эмбрионал ривожланишининг асосий манбалари бўлган ташқи (эктодерма), ўрта (мезодерма) ва ички (энтодерма) варақлари ҳосил бўлади.

Одамда шартли равишда гастрүляциянинг икки босқичи ажратилади. Биринчи босқич (деламинация) эмбрионал ривожланишнинг 7-кунига, иккинчи босқич (иммиграция) эса 14-15-кунларига тўғри келади.

Деламинация ёки ажралиш пайтида (лотинчадан *lamina* - пластинка) эмбрионал тугунча (эмбриобласт) материалдан иккита варақ: ташқи

эпибласт ва бластоциста бўшлиғига қараган ички *гипобласт* варақлари ҳосил бўлади. Эпибласт хужайралари – кўп қаторли призматик эпителий кўринишига эга. Гипобласт хужайралари эса эпибласт остида нозик бир қатлам ҳосил қилувчи кичик кубсимон, кўпикли цитоплазмадан иборат хужайралардан ташкил топган. Эпибласт хужайраларининг бир қисми 8-кундан кейин шаклланидиган *амнион пуфаги* деворини ҳосил қилади. Амниотик пуфакнинг пастки қисмида эмбрион танаси ва кўшимча эмбрион аъзоларининг ривожланишига таъсир қиладиган материал - эпибласт хужайраларининг гуруҳи жойлашади. Гипобласт хужайралари ён томонга ва пастга ўсиб бориб бирламчи сариклик қопчасининг энтодермасини ҳосил қилади. Шундай қилиб, эпибласт амнион пуфакчасининг тубини, гипобласт эса сариклик қопининг том қисмини ҳосил қилади.

Гастроляциянинг кейинги жараёнларида *эпибласт* ҳисобига эмбрионнинг ҳар уччала варақлари - *эктодерма, энтодерма ва мезодерма* ҳосил бўлади. Бундан ташқари эпибласт ўзида ҳомиладан ташқари эктодерма ва мезодермаларнинг материални ҳам сақлайди.

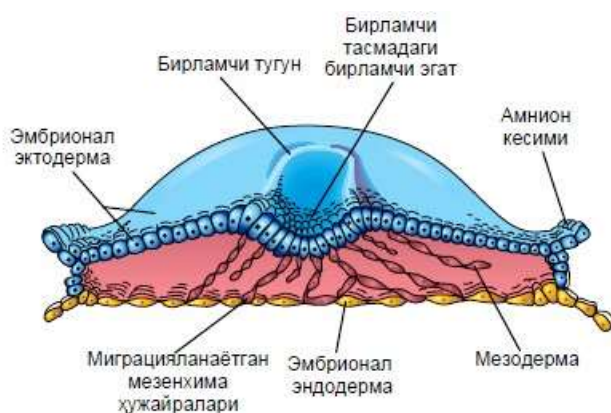
Гипобласт хужайралари эмбрион варақларини ҳосил қилишда иштирок этмайди, улар фақат ҳомиладан ташқари энтодермани ҳосил қилиб, сариклик қопи ва аллантоис деворини қоплайди.

Деламинациядан кейин ташқи ва ички варақлардан бластоциста бўшлиғига хужайраларнинг кўчиши кузатилади, бу эса эмбриондан ташқари мезенхимани шаклланишидан далолат беради. 11-кунга келиб мезенхима трофобластга қадар ўтади ва бирламчи хориал сўрғичлари билан эмбрионнинг сўрғичли қобиғи - хорионни ҳосил қилади.

Гастроляциянинг иккинчи босқичи хужайраларнинг кўчиши (миграцияси) орқали содир бўлади. Амниотик пуфакчанинг тубидан хужайралар кўча бошлайди. Хужайралар кўпайиши натижасида олдиндан-орқага, марказга ва чуқурга йўналган хужайралар оқими юзага келади. Бу эса *бирламчи тасмачани* шаклланишига олиб келади. Бу пайтга келиб

эмбрионнинг кенгайган бош томони (*краниал* охири) ва торайиб келган дум (*каудал* охири) қисмлари фарқланади. Эмбрионнинг краниал охирида бирламчи тасмача қалинлашиб, бош ўсимтаси бошланадиган *бирламчи тугунни* (Гензен тугунини) ҳосил қилади. Бош ўсимтаси эпи- ва гипобласт ўртасидан краниал томонга қараб ўсиб, эмбрион ўқини ҳосил қилувчи ва ўқ скелети суяклари ривожланишининг асоси бўлган *эмбрион хордасини* ҳосил қилади. Келажакда хорда атрофида умуртқа поғонаси ҳосил бўлади, хорда материали эса сўрилиб кетади.

Бирламчи тизимчадан эпибласт ва гипобласт ўртасига кўчган хужайралар мезодермал канот шаклида паракордал жойлашади. Эпибласт хужайраларининг бир қисми гипобластга кириб, ичак энтодермасини ҳосил қилишда иштирок этади. Натижада, ясси диск шаклидаги эмбрион эктодерма, мезодерма ва энтодермадан иборат бўлган уч қаватли тузилишга эга бўлади (расм.20.7).



Расм 20.7. Эпибластдан эмбрион варақларининг ҳосил бўлиши (схема).

Эмбрион варақлари ва мезенхимани дифференциаллашуви 2-чи ҳафтанинг охири ва 3-ҳафтанинг бошларида бошланади. Хужайраларнинг бир қисми эмбрион тўқима ва аъзоларининг, иккинчи қисми эса эмбриондан ташқари аъзоларнинг куртакларига айланади.

Гастроляция жараёни, унинг тезлиги ва йўналишлари қатор омиллар билан белгиланади. Уларга хужайраларнинг асинхрон кўпайиши, дифференцировкаси ва миграциясини таъминловчи дорсовентрал метаболик градиент, хужайралар кўчишини белгиловчи сирт таранглиги ва хужайралараро контактлар киради. Бу жараёнларда *индукторлар* деб аталадиган биологик фаол кимёвий моддалар (оқсиллар, нуклеотидлар, стероидлар ва ҳ.з) асосий ролни ўйнайди. Бир куртак ишлаб чиқарган индуктор унга специфик жавоб берувчи бошқа куртак хужайраларига таъсир қилиб, уларнинг тараққиёт йўналишини ўзгартириши мумкин. Бирламчи эмбрионал индукцияга мисол қилиб хордамезодерманинг эктодермага индуктив таъсири натижасида эктодермадан аввал нерв пластинкасининг, сўнгра нерв найининг ажралиб чиқишини келтириш мумкин. Эмбрион варақларининг дифференциаллашуви турли вақтларда (гетерохрон) кечсада, аммо улар бир бири билан узвий (интеграция) боғлангандир. Шуларнинг натижасида тўқима куртаклари ҳосил бўлади.

Эктодермани ихтисослашуви натижасида эмбрионнинг қуйидаги қисмлари ҳосил бўлади - тери эктодермаси, нейроэктодерма, плакодалар, прехордал пластинка ва амнион эпителий қопламасининг шаклланиш манбаи бўлган эмбриондан ташқари эктодерма. Хорданинг устида жойлашган эктодерманинг кичик қисмидан (нейроэктодерма) нерв найчаси ва нерв қирралари ихтисослашади. Тери эктодермасидан терининг кўп қаватли ясси эпителийси (эпидермис) ва унинг ҳосилалари, кўзнинг шох пардаси ва конъюнктиваси эпителийси, оғиз бўшлиғи аъзоларининг, тиш эмали ва кутикуласининг, тўғри ичак анал қисмининг ҳамда қиннинг эпителийси ҳосил бўлади.

Нейруляция – нерв найининг ҳосил бўлиш жараёни бўлиб, бирламчи эмбрионал таъсир (эмбрионал индукция) натижасида рўёбга чиқади. Эктодермадан нерв пластинкаси ҳосил бўлишининг индуктори (ташқилотчиси) сифатида хорда хизмат қилади. Янги ҳосил бўлган нерв

пластинкасининг призматик хужайралари ўзида фибронектин, сульфатланган гликозаминогликанлар ва ламинин сақловчи базал мембранада жойлашган. Нерв пластинкасининг хужайралари апикал қисмида зич контактлар, базал қисмида эса тирқишли контактлар ёрдамида бириккан бўлади.

Эктодермадан нерв пластинкаси ажрала бориб, аввал икки томони ёстикчасимон, қалинлашган нерв тарновчасига айланади. Бўлғуси нерв қирраларини ҳосил қилувчи хужайралар тутган ёстикчалар бир-бирига яқинлашиши ва нерв тарновчасининг эктодермасига ботиб кириши туфайли нерв найи ҳосил бўлади ва эктодермадан ажралади. Эктодерма остига кўчган нерв ёстикчалари нерв найининг икки ёнидаги *нерв қирраларига* айланади. Нерв найининг ёпилиши дастлаб ҳомиланинг бўйин қисмида бошланиб, кейинчалик мия пуфакчалари ҳосил бўлаётган краниал томонга тарқалади. Нерв найчасининг краниал ва каудал қисмлари анча вақт вақт давомида очик қолади, улар мос равишда олдинги ва орқа нейропоралар деб аталади. Олдинги нейропора ривожланишнинг 23-26 кунлари, орқа нейропора эса 26-30 кунлари ёпилади. Нерв найидан бош ва орқа мия, кўзнинг тўр пардаси ва ҳид билиш аъзоларининг нейронлари ва нейроглиялари ҳосил бўлади. Ёстикчалар бирикиб, най ҳосил бўлгач, нерв найи ва тери эктодермаси орасида жойлашган эктодерманинг бир қисми нерв қирраларини шакллантиради. Нерв қирраси хужайралари миграция қилиш қобилиятига эга бўлади. Баъзи хужайралар тери эктодермасига кўчиб ўтиб, меланоцитларни ҳосил қилади. Бошқалари вентрал йўналишда миграция қилиб, симпатик ва парасимпатик нерв тугунларининг нейронлари ва нейроглиясини; буйрак усти безининг хромафин тўқимасини ва мағиз моддасини; қалқонсимон безнинг калцитонин ишловчи хужайраларини; одонтобластларни; юз-жағ ва ютқин атрофидаги мезенхимани ҳосил қилади. Хужайраларнинг бошқа қисми эса орқа мия тугунларининг нейронлари ва нейроглиясига дифференциаллашади.

Эпибластдан ичак найининг бош қисми таркибига кирувчи прехордал пластинканинг ҳужайралари ажралади. Прехордал пластинка материалдан ҳазм найи олд қисми ва унинг ҳосилаларини кўп қаватли эпителийси ривожланади. Бундан ташқари прехордал пластинкадан трахея, ўпка ва бронхлар эпителийси, шунингдек ҳалқум ва қизилўнгачнинг эпителий қопламаси, жабра чўнтақларининг ҳосилалари бўлган - тимус ва бошқа аъзоларнинг эпителийси ҳосил бўлади.

Эмбрион эктодермасининг таркибида ички қулоқ эпителиал тузилмаларининг ривожланиш манбаи бўлган *плакодалар* жойлашган. Эмбриондан ташқари эктодермадан амнион ва киндик тизимчасининг эпителийси ҳосил бўлади.

Энтодерманинг ихтисослашуви эмбрион танасида ичак найчаси энтодермаси ва сариқлик пуфакчаси ҳамда алантоиснинг қопламини шакллантирувчи эмбриондан ташқари энтодермани шаклланишига олиб келади.

Ичак найининг ажралиши тана бурмасининг пайдо бўлиши билан бошланади. Тана бурмаси чуқурлашиб бўлажак ичакнинг энтодермасини сариқлик қопининг эмбриондан ташқари энтодермасидан ажратиб туради. Эмбрионнинг орқа қисмида ҳосил бўлаётган ичакнинг таркибига энтодерманинг, аллантоиснинг энтодермал ўсиғи ҳосил бўладиган қисми ҳам киради.

Ичак найининг энтодермасидан ошқозон, ичак ва улар безларининг бир қаватли ёпқич эпителийси ривожланади. Бундан ташқари энтодермадан жигар ва ошқозон ости безининг эпителиал тузилмалари ривожланади.

Эмбриондан ташқари энтодерма сариқлик қопи ва алантоиснинг эпителийсини ҳосил қилади.

Мезодерманинг ихтисослашуви эмбриогенезнинг 3-ҳафтасида бошланади. Мезодерманинг дорсал соҳалари хорданинг ён томонларида жойлашган зич сегментлар - сомитларга бўлинади. Дорсал мезодерманинг

сегментлашуви ва сомитларнинг ҳосил бўлиши эмбрионнинг бош қисмидан бошланиб, каудал йўналишда тез тарқалади.

Эмбрион ривожланишнинг 22-кунида 7 жуфт сегментга, 25-кунида 14та, 30-кунида 30та, 35-кунида 43-44 жуфт сегментларга эга. Сомитлардан фарқли ўларок, мезодерманинг вентрал қисмлари (спланхнотом) сегментланмаган, лекин иккита - висцерал ва париетал варақларга бўлинган бўлади. Сомитларни спланхнотом билан боғлайдиган мезодерманинг кичик қисми сегментларга бўлинади - булар сегмент оёқчалар (*нефрогонотомлар*) дейилади. Эмбрион орқа охирида ушбу бўлинмалар сегментларга бўлинмайди. Бу ерда, сегмент оёқларнинг ўрнига сегментланмаган *нефроген куртак* ҳосил бўлади. Бу куртақдан охириги буйракнинг нефронлари ривожланади. Эмбрионнинг мезодермасидан парамезонефрал канал ҳам ривожланади.

Сомитлар уч қисмга бўлинади: кўндаланг тарғил скелет мушак тўқимасини манбаи бўлган *миотом*, суяк ва тоғай тўқималарининг ривожланиш манбаи бўлган *склеротом* ва терининг бириктирувчи тўқимали асосини ҳосил қилувчи дерманинг манбаи бўлган *дерматом*.

Сегмент оёқчалардан (нефрогонотомлар) буйраклар, гонадалар ва уруф йўллариининг эпителийси, парамезонефрал каналдан эса бачадон, бачадон найлари ва қин бирламчи қопламасининг эпителийси ривожланади.

Спланхнотомнинг *париетал* ва *висцерал* варақлари сероз бўшлиқларнинг эпителий қопламаси – мезотелийни ҳосил қилади. Мезодерма висцерал варағининг бир қисмидан (миоэпикардиал пластинка) юракнинг ички ва ташқи қаватлари бўлган миокард ва эпикард, шунингдек буйрак усти безларининг пўстлоқ қисми ривожланади.

Эмбрион танасидаги *мезенхима* кўплаб тузилмалар - қон ва қон яратувчи аъзолар, бириктирувчи тўқима, қон томирлар, силлиқ мушак тўқималари, микроглия хужайраларининг шаклланиш манбаи ҳисобланади. Эмбриондан ташқари мезодермадан эмбриондан ташқари аъзолар – амнион,

аллантаис, хорион ва сариқлик қопининг бириктирувчи тўқимаси ҳосил бўладиган *мезенхима* ривожланади. Мезенхимани кўпинча эмбрионал бириктирувчи тўқима деб ҳам аталади. Мезенхима умуман мезодермадан ҳосил бўлсада, унинг шаклланишида ҳомиланинг бошқа варақлари (эктодерманинг ҳосиласи бўлмиш нерв қирраларидан ажралиб чиққан ҳужайралар ва ичак найининг энтодермаси) ҳам қисман иштирок этади.

Эмбрион ва эмбриондан ташқари аъзоларнинг бириктирувчи тўқимаси ҳужайралараро модданинг юқори гидрофиллиги ва аморф моддасида гликозаминларга бойлиги билан характерланади. Эмбриондан ташқари аъзоларнинг бириктирувчи тўқимаси ҳомила органлари куртакларига қараганда анча тез ривожланади. Айниқса йўлдошда ва киндик тасмасида бу жараён жуда жадал кечади, чунки она организми билан мустаҳкам алоқа ўрнатишга бўлган эҳтиёж шуни талаб қилади. Одам эмбриони ривожланишининг 2-ойида энг аввало скелетоген ва тери мезенхимаси ҳамда юрак ва йирик қон томирларнинг мезенхимаси дифференциаллашади.

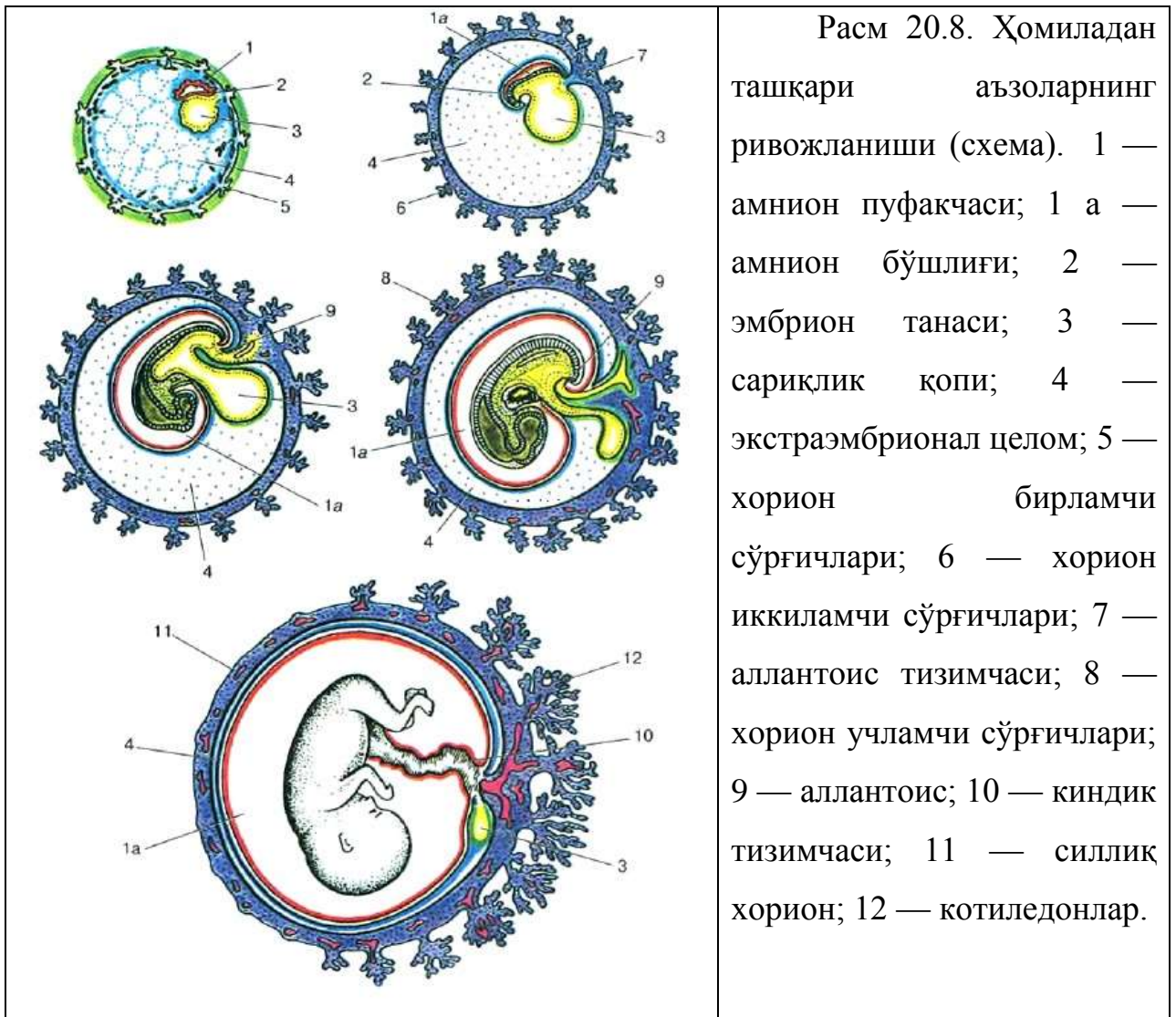
Эмбриогенезнинг 4 ҳафтасида тана бурмасининг пайдо бўлиши билан эмбрионнинг экто-, мезо- ва энтодермаси эмбриондан ташқари экто-, мезо- ва энтодермадан тўлиқ ажралади. Тана букламаси дастлаб эмбрионнинг икки учидан бошланади. Буклама чуқурлаша бориб, бўлғуси ичак энтодермасини сариқлик қопчаси энтодермасидан ажратади. Чуқурлашиш натижасида буклама ҳомила танасига ботиб киради. Унинг қирралари яқинлашади, бирикади ва шу тариқа бирламчи ичак найи ҳосил бўлади. Бирламчи ичак олдинги, ўрта ва каудал қисмларга бўлинади. Олдинги ичак оғиз-ютқин мембранаси амниотик бўшлиқдан ажралиб туради, каудал қисмида эса клоакал мембрана бўлади. Тўртинчи ҳафтанинг бошларида ҳомиланинг олдинги учи томонида оғиз чуқурчаси деб аталувчи эктодерма ботиқлиги юзага келади. Ботиқлик чуқурлашиб, ичак найининг олд учига етиб боради. Оғиз чуқурчаси ва ичак найи деворлари бир-бирига тегиб

турган жойда кўшилади. Худди шу тарика ичак найининг каудал учиди ҳам анал тешик вужудга келади.

Эмбриогенезнинг 7-8 хафталарида ҳомила ривожидан давом этади ва айниқса унинг қисмлари орасидаги муносабатлар ўзгариб, ҳомила одам шаклини олади. Аввал катталашган бош қисм бироз кичрайдиган, бош қисм думалоқлашади ва кўтарилади, тана узунлашади. Юз қисмда кош-қовоқлар, бурун яхши кўринадиган, лаблар пайдо бўлади, қулоқ супраси аниқ кўринадиган, дум қисм йўқола бошлайди ва оёқ, қўллар ҳамда уларнинг қисмлари яхши кўринадиган, киндик кичиклашади. Эмбриогенезнинг 9-ҳафтасидан *ҳомила даври* бошланади ва энди эмбрион *ҳомила* деб юритилади. Бу даврга келиб ҳомиланинг муваққат (провизор) аъзолари тўла ривожланган, баъзилари эса акс тараққиётга юз тутган (сариклик қопи, аллантоис) бўлади. Тўқима ва аъзоларнинг асосий куртаклари шаклланган бўлиб (гистогенез ва органогенез), уларнинг такомиллашуви ҳомила туғилгунча (пренатал онтогенез) ва туғилгандан кейин ҳам (постнатал онтогенез) давом этади. Гисто-, органогенез жараёнларининг йўналиши ва тезлиги ҳар бир тўқима, аъзо учун тегишли генлар томонидан белгиланган бўлади (генетик детерминация). Шу билан бирга бу жараёнларда тўқима куртакларининг ўзаро индуктив таъсири муҳим ўрин тутаяди.

ҲОМИЛАДАН ТАШҚАРИ (ПРОВИЗОР) АЪЗОЛАР

Эмбриогенез жараёнида ривожланган эмбриондан ташқари аъзолар эмбрионнинг ўсиши ва ривожланишини таъминлайдиган турли функцияларни бажаради. Уларни *муваққат ёки провизор* (нем. provisisch – вақтинчалик, муваққат) органлар дейилади, чунки ҳомила туғилгандан сўнг тушиб йўқолиб кетади. Айрим аъзолар ҳомилани ўраб турганлиги сабабли ҳомиланинг қобиклари ҳам деб аталади. Уларга амнион, сариклик қопи, аллантоис, хорион ва плацента киради (расм 20.8).



Эмбриондан ташқари аъзоларнинг ривожланиш манбаи бўлиб, трофоэктодерма ва эмбрионнинг учта варағи ҳисобланади. Эмбриондан ташқари аъзолар тўқималарининг умумий хусусиятлари ва фарқлари куйидагилардан иборат: 1) тўқималарнинг ривожланиши қисқа вақт ичида ва тезкор кечади; 2) бириктирувчи тўқимада ҳужайралар кам, аммо гликозаминогликанларга бой бўлган аморф модда кўп миқдорда; 3) эмбриондан ташқари аъзоларнинг қариши жуда тез, эмбрионал ривожланишнинг охирида содир бўлади.

АМНИОН

Амнион (ҳомила пуфаги, сувли парда) – амниотик суюқлик (ҳомила атрофи суюқлиги) билан тўлган катта бўшлиқ. Одам ривожланишининг эмбрионал ва ҳомилалик даврлари ана шу ҳомила пуфагининг ичида кечади. Амнион аввал тубида эпибласт ётувчи амниотик пуфакча шаклида пайдо бўлади. Кейинчалик бу пуфакча катта амнион пуфаги ёки қопчасига айланади. Гастроляция пайтида эмбриондан ташқари мезодерманинг хужайралари амниотик эктодермани ўраб олиб, амнионни ташқи қаватини ҳосил қилади. Краниал охирида амнион бош томондаги амниотик бурмани ҳосил қилади. Эмбрион ўлчамларини катталашини билан унинг боши олдинга, амниотик бурмага қараб ўсади. Бош бурмасининг қирралари ҳисобига эмбрионнинг икки ён томонида ён амниотик бурмалар ҳосил бўлади. Эмбрионнинг каудал охирида дум амниотик бурмаси ҳосил бўлиб краниал томонга қараб ўсиб боради. Бош, ён томон ва дум соҳасидаги амниотик бурмалар эмбрионнинг устки қисмида бирлашиб амниотик бўшлиқни ёпади. Амниотик бурмаларнинг бирлашган жойи – амниотик чок бўлиб, бу ерда кейинчалик йўқолиб кетадиган тасмача ҳосил бўлади. Ҳомила танасининг бурмаси икки томондан бирлашганидан сўнг, бутун ҳомила амнион бўшлиғи ичида қолади, яъни ҳомила пуфаги ҳосил бўлади. 7 ҳафтада амнион пуфагини ўраган мезодерма хорионнинг ҳомиладан ташқари мезодермаси билан боғланади ва амнион кейинчалик киндик тизимчасини ҳосил қилувчи амниотик оёқчага ўтади. Киндик халқаси соҳасида амнион киндик тизимчасига ўтади, сўнгра эса плацентанинг ҳомила қисмига бориб уларнинг эпителиал қопламани ҳосил қилади. Киндик халқаси атрофида эса амнион эпителийси ҳомила териси эпителийсига тегиб туради.

Амнион девори амниотик эпителийдан ва бириктирувчи тўқимали хусусий пардадан иборат. Амниотик эпителий ҳомиладан ташқари эктодермадан ҳосил бўлади. Эмбриогенезнинг бошланғич даврида эпителий бир қаватли ясси шаклда бўлиб, зич жойлашади. Тараққиётнинг 3 ойида эпителий баланд призматик шаклни олади, баъзи жойларда кўп қаторли ҳам

бўлади. Хужайра апикал қисмида майда микроворсинкалар, цитоплазмасида ёғлар, гликоген доначалари кўп бўлади. Амниотик эпителийнинг йўлдош ёки плацентар қисми хужайралари секретор фаолиятга, яъни амнион суяқлигини ишлаб чиқаришга ихтисослашган бўлади. Амнион парданинг қолган қисмидаги эпителий эса реабсорбция қилиш, яъни суяқликни қайта сўришга ихтисослашган.

Амнион парданинг бириктирувчи тўқимали қисми ҳомиладан ташқари мезодермадан ҳосил бўлиб, унда шартли равишда икки қават ажратилади. Бевосита амниотик эпителийни ажратиб турувчи базал мембрана остида зич толали бириктирувчи тўқима қават жойлашган. Унинг фибробластларга бой хужайравий ҳамда фибробластлари жуда кам бўлган хужайрасиз қисмларини ажратиш мумкин. Бириктирувчи тўқиманинг иккинчи қаватини сийрак толали тўқимадан тузилган ғовак қават ташкил қилади. Ҳомиладорликнинг охирига ойларига келиб ғовак қават хорионнинг бириктирувчи тўқимаси билан бирлашиб кетади ва амнионни хорион билан туташтиради. Аммо бу бириктириш мустаҳкам эмас, амнион ва хорион пардаларни осонгина бир биридан ажратиш мумкин. Амнион парданинг бириктирувчи тўқимаси, эмбрионнинг бошқа бириктирувчи тўқималари каби, гликозамингликанларга жуда бой бўлади.

Амниотик қопча шикастловчи механик таъсирлардан эмбрионни ҳимоя қилувчи, ҳомилани ҳаракатланишига имкон берувчи ва атрофдаги тўқималарга ёпишиб қолишини олдини олувчи суяқлик билан тўлган. Суяқлик йўлдош ва киндик йўлининг ҳомила томонидан эзилишига йўл қўймайди. Амниотик суяқликнинг 99% сувдан, 1% оксиллар, ёғлар, углеводлар, ферментлар, гормонлар, ноорганик моддалар ҳамда амнионнинг, терининг, ичакнинг, нафас олиш ва сийдик йўллариининг эпителиал хужайраларидан ташкил топган. Ҳомила шу муҳитда ўсади ва тараққий этади. Амниотик сув миқдори 10 ҳафтада 30 мл, 20 ҳафтада 350,0 мл, 38 ҳафтада 800-1000 мл га етади. Суяқлик ҳомила модда алмашинувида муҳим

ўрин тутади. Сийдик орқали ва ўпка орқали ҳомила кунига 300-400 мл суюқлик ажратади. Кераксиз қолдиқ моддалар кейин қонга сўрилиб, йўлдош орқали она организмга ўтказилади ва чиқариб ташланади. Ҳомила ўпкаси амнион суюқлиги билан тўлган бўлиб, туғилгандан кейин у сўрилиб кетади. Амнион суюқлиги ҳар 3 соатда рециркуляция бўлади (алмашинади), яъни унда доимий равишда секреция ва реабсорбция жараёнлари кечади. 5 ойдан бошлаб ҳомила ўрта ҳисобда кунига 400 мл гача амнион суюқлигини ютади. Бу ютилган суюқлик ҳомила ҳазм аъзолари шаклланишига ва тараққиётига ижобий таъсир этади. Бола терисига амнион суюқлиги салбий таъсир кўрсатмайди, чунки ҳомила териси ёғсимон модда билан қопланган бўлади. Суюқлик муҳити боланинг эркин ҳаракати учун шароит яратади ва турли хил ёт заррачалардан ҳимоя қилади. Суюқлик таркибида плацентадан келган иммуноглобулинлар IgG ва IgA бўлади. Улар суюқликка тушган антигенларни нейтраллайди ва бу билан пассив (адоптив) иммунитетни таъминлайди. Суюқлик микдорининг ҳаддан ташқари кўпайиши (кўп сувлилик) ёки камайиши (кам сувлилик) ҳомила тараққиётига салбий таъсир кўрсатади. Амнион парда туғиш жараёнида ҳомила пардаси ёрилгунга қадар туғиш йўллари кенгайтирувчи механик аҳамиятга эга бўлади.

Сариқлик қопи

Сариқлик қопи – бирламчи ичакнинг эмбриондан ташқарига чиқарилган бир қисмидир. Сариқлик қопининг девори икки қаватдан иборат: ички қавати эмбриондан ташқари энтодермадан, ташқи қавати эса эмбриондан ташқари мезодермадан ҳосил бўлади. Сариқлик қопи ривожланишининг чўққисида унинг қон томирлари бачадон деворидан тўқималарнинг юпка қавати билан ажралган. Бу ўз навбатида бачадондан озик моддалар ва кислородни сингдириб олишга имкон беради. Аммо бу фаолият одамда унчалик катта аҳамиятга эга эмас. Қопнинг эмбриондан ташқари мезодермаси эмбрионал қон яратувчи жой (гемопоз) бўлиб хизмат қилади. Бу ерда биринчи қон

томирлари ва қон ороллари пайдо бўлади. Сариклик қопининг қон ҳосил қилиш функцияси 7-8 ҳафтагача давом этади, сариклик қопи редукцияга учрагач, бу функция тугайди. Сариклик қопининг эмбриондан ташқари энтодермасида вақтинчалик (жинсий безлар ҳосил бўладиган жойга миграцияси пайтида) эпипластдан ҳосил бўлган бирламчи жинсий хужайралар (гонобластлар) жойлашади. Сўнгра улар ўзининг доимий жойига – жинсий болишларга кўчиб кетади. Амнион бурмалари сариклик қопини эзиб қўйиши натижасида бирламчи ичак бўшлиғи билан боғловчи тор найча (сариклик поячаси) ҳосил бўлади. Бу ҳосила узайиб аллантоис тутувчи амниотик оёқча билан алоқа қилади. Сариклик поячаси ва аллантоиснинг дистал қисми хусусий қон томирлари билан биргаликда эмбрионнинг киндик халқаси соҳасидан чиқувчи киндик тизимчасини ҳосил қилади. Сариклик поячаси одатда хомила ривожланишнинг учинчи ойи охиригача бутунлай битиб кетади.

Аллантоис

Сариклик қопининг орқа девори ривожланишнинг 16-қунига келиб эмбриондан ташқари энтодерма ва мезодермадан ҳосил бўлган кичкина бўртма – аллантоисни (юнон. allas – колбаса, колбасасимон) шакллантиради. Аллантоис клоакага очилади, унинг дистал қисми эса амниотик оёқчага қиради. Одамларда аллантоис рудимент аъзо бўлиб, аммо илк тараққиёт босқичида эмбрионал гемопоз ва ангиогенезда иштирок этади.

Ривожланишнинг 3-5 ҳафтасида аллантоис деворида гемопоз жараёни кечади ва тезда тугайди. Аллантоиснинг муҳим хусусиятларидан бири бўлиб унинг киндик тизимчасининг қон томирлари шаклланишида ва уларнинг хорион сўрғичларига кириб боришида (ангиогенезда) иштирок этиши ҳисобланади. Бу жараёнда у киндик тизимчаси қон томирлари учун йўналтирувчи бўлиб хизмат қилади. Шу билан бирга аллантоиснинг қон томирлари газ алмашинувида ва моддалар алмашинувида ҳам иштирок этади. Эмбриогенезнинг 7-ҳафтасида уроректал тўсиқ клоакани аллантоис билан

боғланган тўғри ичак ва сийдик таносил синусларига ажратади. Шунинг учун аллантаоиснинг проксимал қисми сийдик пуфаги ҳосил бўлишига алоқадор деб ҳисобланади. Эмбриогенезнинг 2-ойида аллантаоис дегенерацияга учрайди ва унинг ўрнида сийдик қопининг учидан киндик тизимчасига қараб тортилган зичфиброз тасмадан иборат *урахус* пайдо бўлади. Постнатал даврда ураҳус ўрта киндик бойламига айланади. Аллантаоиснинг дистал қисми сариклик поячаси билан биргаликда киндик тизимчасининг таркибида рудимент (қолдик) аъзо сифатида қолади.

Киндик тизимчаси

Киндик тизимчаси (киндик тасмаси, киндик йўли ҳам деб аталади) ҳомила томонидан ҳомиланинг вентрал деворига ёпишиб туради (киндик), иккинчи томонидан йўлдош ички юзасининг марказ қисмига ёпишган бўлади. У шиллик бириктирувчи тўқима, қон томирлар (иккита киндик артерияси ва битта вена) ва сариклик қопи ҳамда аллантаоис рудиментларини қамраб олган амниотик мембрана билан қопланган. Шаклланган киндик йўли ўртача 50 см узунликка эга бўлиб, спиралсимон ўралган тўқимадан иборат.

"Вартон ивитмаси" деб номланган дирилдоқ, шиллик бириктирувчи тўқима таркибида гиалурон кислотасининг кўплиги билан фарқланади. Бу тўқима тизимчанинг мослашувчанлигини таъминлайди, киндик йўли қон томирларини сиқилишдан ҳимоя қилади ҳамда ҳомилани озик моддалар ва кислород билан узлуксиз озиқланишини таъминлайди. Шу билан бирга, зарарли моддаларни йўлдошдан ҳомилага экстраваскуляр йўллар орқали киришига тўсқинлик қилади ва ҳимоя функциясини бажаради.

Иммуницитокимёвий усуллар билан киндик тизимчасининг қон томирларида гетероген силлик мушак ҳужайралари мавжудлиги аниқланган. Вена қон томирларида артериялардан фарқли ўлароқ, десминмусбат силлик мушак ҳужайралари топилган. Улар вена қон томирларини аста-секин тоник қисқаришини таъминлайди.

Хорион ва плацента (йўлдош)

Йўлдош ёки плацента ҳомиланинг ривожланишини ва ҳаёт фаолиятини таъминлайдиган энг асосий аъзо ҳисобланади. Йўлдош икки манбадан ҳосил бўлади. Унинг *ҳомила қисми* сўргичли парда – хориондан, *она қисми* эса бачадон эндометрийсининг ўзгарган, децидуал ёки тушиб кетувчи пардасининг базал қисмидан ҳосил бўлади. Имплантиция жараёнида бачадон шиллиқ қаватида ҳам ўзгаришлар содир бўлади. Эндометрий ўзгариб, децидуал (тушиб кетувчи) пардага айланади. Шиллиқ парданинг иккала қавати яна ҳам яққол кўринади. Унинг биринчи зич (компакт) қавати децидуал хужайралардан ҳамда бачадон безларининг чиқарув найларидан иборат. Иккинчи (спонгиоз) қавати эса ғовак бўлиб, уни ниҳоятда катталашган бачадон безлари ташкил этади. Бачадон шиллиқ қавати ўзгаришлари аввал унинг бутун девори бўйлаб кенг тарқалади, кейинчалик эса ҳар хил қисмларида улар турлича бўлади. Эндометрийнинг хусусий қаватида бириктирувчи тўқиманинг кам дифференциалланган хужайраларидан йирик, гликогенга бой *децидуал* хужайралар шаклланади. Ихтисослашув давомида децидуал хужайралар юмалоқ шаклни олади, уларнинг ядролари тиниқлашади ва хужайралар бир-бирига яқинлашиб, тўпламлар ҳосил қилиб жойлашади. Децидуал хужайралар бўлғуси йўлдошнинг она қисми таркибига кириб, пролактин ва простагландинларни ишлаб чиқаради.

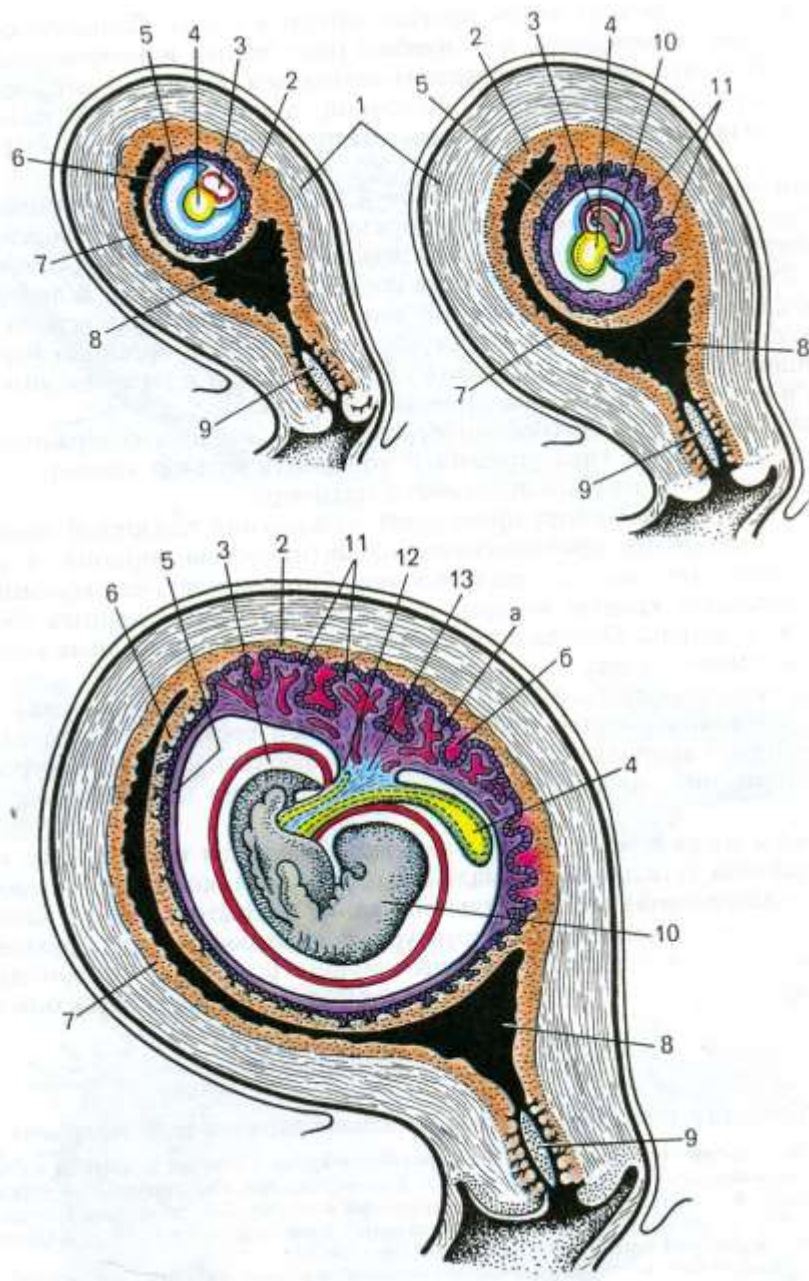
Иккинчи ҳафтанинг охирида эндометрий тўлиғи билан децидуал парда билан алмашади. Унда базал (*deciduabasalis*), капсуляр (*decidua capsularis*) ва париетал (*decidua parietalis*) қисмлари ажратилади. Шиллиқ қаватга ботиб кирган ҳомилани тепадан, бачадон бўшлиғи ва ён томонлардан ўраб турган децидуал қобик *сумкали ёки капсуляр қисми* ҳосил қилади (расм 20.9). Миометрийга қараб жойлашган қисми эса *базал децидуал қобикни* ташкил этади. Қолган соҳаларда бачадон бўшлиғи *париетал децидуал қобик* билан қопланган. Ҳомиладорликнинг 18-куни капсуляр қисм имплантацияланган ҳомила тухуми устидан бутунлай ёпилади ва уни бачадон бўшлиғидан

ажратиб туради. Ҳомила ривожланиши билан капсула қисми бачадон бўшлиғига бўртиб чиқади ва 16-ҳафта давомида у париетал қисми билан бирлашиб кетади. Ҳомиладорликнинг 15-ҳафтасигача децидуал қобикнинг париетал қисми ғовак ва компакт соҳалар ҳисобига қалинлашади. Париетал ва капсуляр қисмларни қўшилиш даврига келиб безлар фарқланмайди. Ҳомиладорликнинг охирида, децидуал қобикнинг париетал қисми децидуал хужайраларнинг бир неча қаватидан иборат бўлади.

Плацента ривожланиши давомида энг асосий ўзгаришлар децидуал қобикнинг базал қисмида бўлади. Хорион сўрғичлари ишлаб чиқарган протеолитик ферментлар таъсирида унда тўсиқлар (септалар) билан ажралган бўшлиқлар (лакуналар) ҳосил бўлади. Лакуналарга очилган қон томирлардан она қони кириб, уларни тўлдиради. Шу тариқа базал децидуал қобик йўлдошнинг она қисмини ҳосил қилади. Йўлдошнинг ривожланиши хорион ёки сўрғичли парданинг такомили билан бевосита боғлиқ.

Хорионнинг ривожланишида сўрғич олди, сўрғичлар ва котиледонлар даврлари фарқланади. Сўрғич олди даври имплантация жараёнида трофобластларнинг тез бўлиниб, цитотрофобласт ва синцитотрофобласт қаватларини ҳосил қилиши билан ифодаланади. Сўрғичли даврда кетма-кет бирламчи, иккиламчи ва учламчи сўрғичлар шаклланади. Бирламчи сўрғичларни синцитотрофобласт билан ўраб олинган цитотрофобласт хужайраларининг тўплами ташкил қилади. Трофобласт хужайралари эндометрий тўқималарини цитолитик парчалай бошлайди, бунинг натижасида она қони билан тўлган бўшлиқлар (лакуналар) пайдо бўлади. Лакуналар трофобласт хужайраларидан ҳосил бўлган тўсиқчалар билан бўлинган бўлиб, бу тўсиқчалар *бирламчи сўрғичлар* ҳисобланади. Эмбриогенезнинг 12-13-кунлари бирламчи сўрғичларга эмбриондан ташқари мезодерма ўсиб кириб, ҳомила пуфагининг барча юзасида бир текис жойлашган *иккиламчи сўрғичларни* ҳосил бўлишига олиб келади. Шу пайтдан бошлаб сўрғичли парда – **хорион** ҳосил бўлади. Хорион сўрғичларининг

кейинги тақдири унинг турли юзаларида турлича бўлади. Хорионнинг децидуал қаватнинг капсуляр қисмига (*decidua capsularis*) қараган қисмида сўрғичлар акс таракқиётга учраб, йўқолиб кетади.



Расм 20.9. Ҳомиладорликнинг турли даврларида бачадонда ҳомила ва унинг пардаларининг жойлашиши (схема).

1 — бачадон миометрии; 2 — базал тушиб кетувчи қобик (*decidua basalis*); 3 — амнион бўшлиғи; 4 — сариқлик қопи; 5 — экстраэмбрионал целом (хорион бўшлиғи); 6 — сумкали (капсуляр)тушиб кетувчи қобик (*decidua capsularis*) ; 7 — париетал тушиб кетувчи қобик (*decidua parietalis*); 8 — бачадон бўшлиғи; 9 — бачадон бўйни; 10 — эмбрион; 11 —учламчи хорион сўрғичлари; 12 — аллантаис; 13 — киндик тизимчаси мезенхимаси: а — хорион сўрғичлари томирлари; б — лакунада она қони.

Бу қисм силлиқ хорион (*chorion laeve*) деб аталади. Хорионнинг базал қисмига (*decidua basalis*) ва миометрийга қараган қисмида сўрғичлар эса, аксинча, шохланиб йириклашади. Хорионнинг бу қисми сўрғичли хорион (*chorion frondosum*) деб аталиб, йўлдошнинг ҳомила қисмини ҳосил қилади. Ривожланишнинг 3-ҳафтасидан бошлаб сўрғичли хорионда қон томирлар тутувчи *учламчи сўрғичлар* пайдо бўлади. Бу давр *плацентация* деб аталади. Децидуал қобикнинг базал қисмига қараган сўрғичлар нафақат хориал мезодермадан ҳосил бўлган қон томирлардан, балким аллантаиснинг қон томирларидан ҳам қон билан таъминланади. Киндик қон томирлари шохларини маҳаллий қон-томир тўри билан тутатиши ҳомилада юрак уришини бошланишига тўғри келади (ривожланишнинг 21-куни). Учламчи сўрғичларда эмбрионал қон айланиши бошланади. Ҳомиладорликнинг 10-ҳафтасида хорион сўрғичларида қон томирларининг шаклланиши (васкуляризация) тугайди. Ушбу даврга келиб *плацентар тўсиқ* ҳосил бўлади.

Учламчи сўрғичлар ҳосил бўлгандан сўнг *котиледонлар даври* бошланади. Котиледон – шаклланган йўлдошнинг структур ва функционал бирлиги бўлиб, у ҳомила қон томирларини тутувчи ўзак сўрғичдан ва ундан тармоқланиб чиқувчи бирламчи ва иккиламчи шохлардан иборат. Бу шохларни ривожланишни бошида ҳосил бўладиган бирламчи ва иккиламчи сўрғичлар билан адаштиришмаслик керак. Бу шохлар ўзида қон

капиллярларини тутадиган учламчи сўрғичларнинг тармоқларидир. Ҳар бир котиледон она қони билан тўлган бўшлиқларда (лакуналарда) ётади. Лакуналар беворини базал тушиб кетувчи қаватнинг тўсиқлари – септалар ҳосил қилади. Одам йўлдоши эллипсимон диск шаклида бўлади, шунинг учун котиледонларнинг ўлчамлари ва тараккиёт даражаси дискнинг турли қисмларида турлича бўлади. Диск марказида йирик, яхши ривожланган котиледонлар жойлашиб, оралик қисмларида кичик, чекка қисмларида эса яхши ривожланмаган (рудиментар) котиледонлар бўлади. Йўлдошда котиледонларнинг умумий сони 200дан ошади. Ҳомиладорликни биринчи ярмига (140 кун) келиб плацентада 10-12 қатта, 40-50 та кичик ва 100-150 та рудиментар котиледонлар шаклланган бўлади. Ҳомиладорликнинг 4-ойида плацентанинг асосий тузилмаларининг шаклланиши тугалланади.

Одам йўлдоши (плацента), бошқа сут эмизувчиларнинг йўлдошларидан (эпителиохориал, десмохориал, вазохориал плаценталардан) фарқ қилиб, дискоидал **гемохориал** плаценталар турига киради. Гемохориал йўлдошда хорион сўрғичлари бевосита она қони билан алоқада бўлади. Одамдан ташқари бу турдаги йўлдош фақат приматларда (маймунларда) учрайди.

Одам етук йўлдошининг шакли юмалоқ, диаметри 15–20 см, қалинлиги 3 см, оғирлиги 500 г атрофида бўлади. Йўлдошнинг жойланиши бачадон деворининг тухум ҳужайраси билан имплантация қилинган ерига боғлиқ. У кўпинча бачадоннинг олдинги ва орқа деворида ва камдан-кам юқори деворида жойлашади. Айрим ҳолларда йўлдош бачадоннинг ички бўйин тешигини ёпган ҳолда жойлашиши ҳам мумкин. Йўлдошда шартли равишда икки қисм – *ҳомила қисми* ва *она қисми* ажратилади.

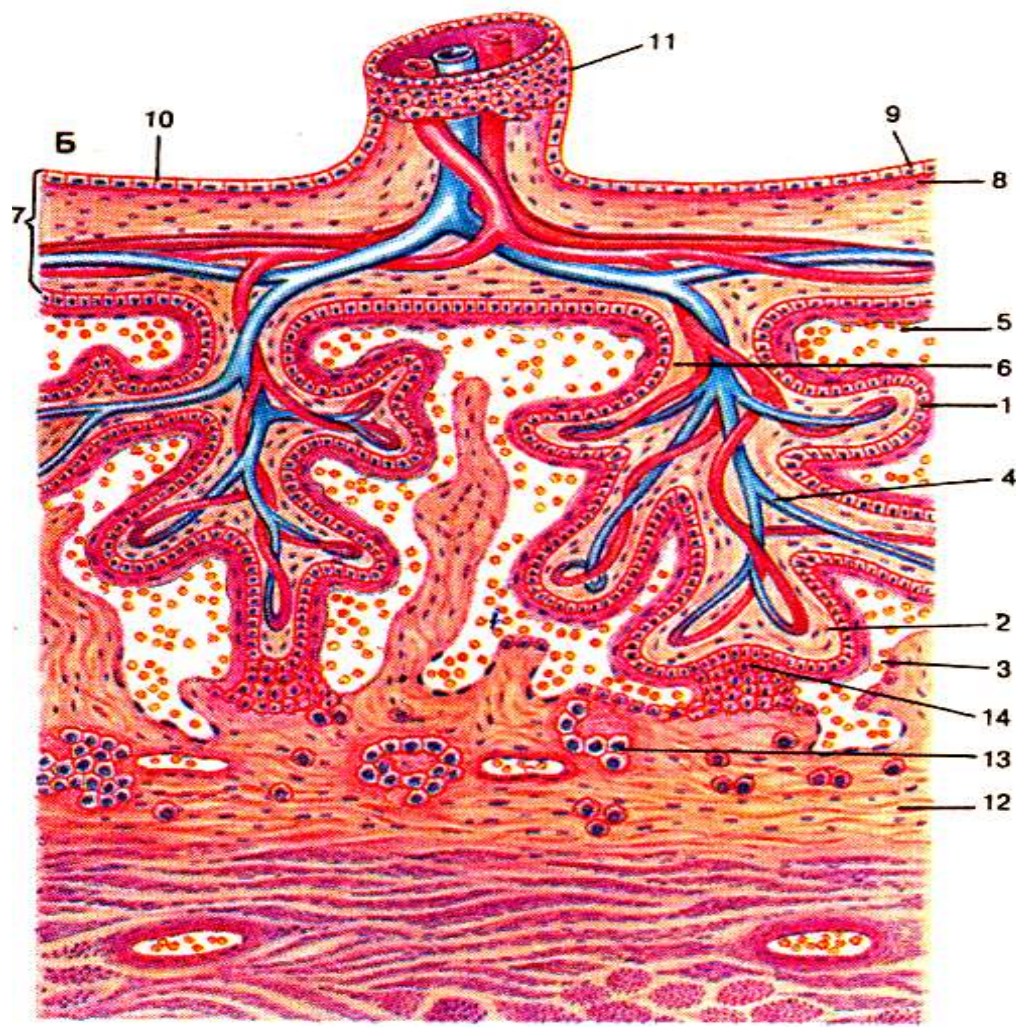
Йўлдошнинг ҳомила қисми сўрғичли хорион ва уни қоплаб турган амнион пардаларининг йўлдош қисмидан иборат. Йўлдошнинг ҳомила қисми таркибидаги амнион парда аввал бир қаватли ясси, кейинчалик эса цилиндрсимон эпителийдан ташкил топган бўлиб, амниотик суюқлик ишлаб

чиқаришда муҳим рол ўйнайди. Сўрғичларнинг устки юзаси симпластотрофобласт (синцитотрофобласт) ва цитотрофобластлардан ташкил топган трофобластик эпителий билан қопланган. Эпителий базал мембранада ётади, унинг тагида эса бириктирувчи тўқимали строма бўлади. Сўрғичли хорионда капиллярлар трофобластнинг базал мембранасига яқинроқ жойлашган бўлиб юза капиллярлар тўрини ҳосил қилади. Строманинг хужайра элементлари орасида макрофаглар (Хофбауэр хужайралари) учрайди. Сўрғичларнинг учидан децидуал тўқима томонга қараб, децидуал қобикнинг юза компакт пластинкаси билан алоқа қилувчи цитотрофобласт хужайраларидан иборат бўлган хужайра устунлари йўналган. Алоқа соҳасида коагуляцион некроз (Нитабух қатлами) шаклланади. Кейинчалик, цитотрофобласт хужайралари эндометрийнинг ғовак қаватига, миометрийга ва бачадоннинг қон томирлари деворларига кириб боради. Ҳомиладорликнинг 6-ҳафтасида цитотрофобластни спирал артериялар деворига ботиб кириши қон томирлар бўшлиғини очилишига ва она қонини хорионнинг сўрғичлари орасида айланишига олиб келади. Она тўқимаси билан чамбарчас боғланган сўрғичлар лангар ёки бириктирувчи сўрғичлар деб аталади.

Ҳомиладорликнинг даврларига қараб сўрғичларни қоплаб турувчи трофобластик (хориал) эпителий ўзгаришларга учрайди. Дастлаб у ташқи синцитотрофобласт (симпластотрофобласт) ва ички цитотрофобласт (Лангҳанс) қаватларидан иборат. Синцито(симпласто)трофобластлар цитотрофобластларнинг кўпайиб, кейин бир бирига қўшилишидан ҳосил бўлган кўп ядроли, полиплоид тузилмалардир. Уларнинг цитоплазмасида жуда кўп (60 га яқин) протеолитик ва оксидланиш ферментлари (АТФ-аза, оксидаза, эстераза ва бошқалар) мавжуд. Бундан ташқари кўп миқдорда пиноцитоз пуфакчалари, лизосомалар ва бошқа органеллалар бўлади. Ҳомиладорликнинг 9-10 ҳафталарида симпластотрофобласт плазмолеммасининг юзасида худди ичак эпителийсидаги каби батартиб

жойлашган микроворсинкаларни кўриш мумкин. Буларнинг бари хориал эпителийнинг ҳомила билан она ўртасидаги газлар ва моддалар алмашинувида энг фаол ўрин тутишини кўрсатади. Ҳомиладорликнинг иккинчи ойидан бошлаб цитотрофобласт ингичкалашиб, деярли йўқ бўлади, синцитотрофобласт эса қалинлашади. Ҳомиладорликнинг иккинчи ярмида, айниқса ҳомиладорликнинг охирида симпластотрофобласт жуда ингичкалашади, унинг юзасини плазманинг қуюлиши ва трофобластларнинг емирилиши натижасида ҳосил бўлган фибринга ўхшаш (Лангханс фибриноиди) модда қоплайди.

Йўлдошнинг она қисми. Йўлдошнинг она қисмига йўлдош тўсиқлари – септалар, лакуналар ва базал пластинка киради. Базал пластинка ҳужайралари асосан децидуал (тушиб кетувчи) ҳужайраларидан иборат бўлганлиги учун бу қават – децидуал парда дейилади. Децидуал ҳужайралар бириктирувчи тўқима ҳужайраларидан ҳосил бўлади, ҳужайралар овал шаклида, ядроси думалоқ ёки овалсимон, гликогенга, липидларга, витаминларга бой бўлади, трофик, химоя вазифаларини ўтайди (расм 20.10).



Расм 20.10. Йўлдошнинг тузилиши (схема). 1 – цитотрофобласт; 2 – сўрғич бириктирувчи тўқимаси; 3 – лакунадаги она қони; 4 – киндик венаси; 5 – синцитотрофобласт; 6 – ўзак сўрғич стромаси; 7 – йўлдошнинг ҳомила қисми; 8 – амнион парда; 9, 10 – амниотик эпителий; 11 – киндик тизимчаси; 12 – базал пластинка; 13 – децидуал хужайралар; 14 – лангар сўрғичлар.

Базал пластинка йўлдош дискининг чекка қисмларида силлиқ хорион билан бирлашиб кетади ва она қонининг йўлдош лакуналаридан чиқиб кетишига йўл қўймайдиган *бириктирувчи пластинкани* ҳосил қилади. Сўрғич цитотрофобластларидан айримлари базал пластинкага (тушиб кетувчи қобиқнинг базал қисми) ва септаларга ўтиб қолади, улар периферик цитотрофобластлар дейилади. Периферик цитотрофобластлар ўзак сўрғичларнинг она қисми билан боғланишида муҳим рол ўйнайди. Бу

хужайралар децидуал хужайраларга нисбатан базофилроқ бўялади. Ҳомиладорликни иккинчи ярмида ва охирида базал пластинкада ва септаларда ҳам худди сўрғичлардагига ўхшаш фибриноид (Рар фибриноиди) пайдо бўлади. Фибриноидлар она ва ҳомила орасидаги иммунологик тўқнашувларни олдини олишда қатнашади деб ҳисобланади.

Йўлдошда оқаетган она қони физиологик шароитларда ҳеч қачон ҳомила қони билан аралашмайди. Бунда хорион сўрғичлари билан ҳомила қони орасидаги тўсиқ (*плацентар ёки гемохориал тўсиқ*) муҳим аҳамиятга эга. Плацентар тўсиқ (она қони - ҳомила қони) қуйидагиларни ўз ичига олади: синцитотрофобласт → цитотрофобласт → трофобластнинг базал мембранаси, сўрғичнинг бириктирувчи тўқимаси → ҳомила капилляри деворидаги базал мембрана → ҳомила капиллярининг эндотелийси. Хорион она хужайраларнинг ўтишига йўл қўймай, ҳомилани она иммун тизимининг таъсиридан ҳимоя қилади. Йўлдош лакуналарида қон секин айланади. Тўлиқ шаклланган плацентанинг лакуналари минутига 4 марта алмашилиб турувчи 150 мл атрофидаги она қонини ўзида тутаяди. Сўрғичларнинг умумий юзаси 14 м² атрофида бўлиб, она билан ҳомила ўртасида модда алмашинувини юқори даражада таъминлайди.

Ҳомиладорликнинг учинчи ойи охирида плацентанинг шаклланиши тўла тугайди. Плацента озиклантиришни, тўқималарни кислород билан таъминлашни, ўсишни, ушбу даврда шаклланган ҳомила аъзоларини бошқариш ва ҳимоя қилишни таъминлайди.

Плацентанинг асосий вазифалари: 1) нафас олиш; 2) озуқа моддалари, сув, электролитлар ва иммуноглобулинлар транспорти; 3) айирув; 4) эндокрин; 5) миометриум қисқаришини тартибга солиш.

Ҳомиланинг *нафас олиши* она қонидаги гемоглобинга боғланган кислород ҳисобига таъминланади, бу кислород плацента орқали диффуз йўл билан ҳомила қонига ўтади ва у ерда фетал гемоглобин (HbF) билан бирикади. Ҳомиланинг қонидаги фетал гемоглобин билан бириккан CO₂

плацента орқали диффузияланиб онанинг қонига ўтади ва у ерда она гемоглобини билан боғланади.

Ҳомила ривожланиши учун зарур бўлган барча озуқа воситалари (глюкоза, аминокислоталар, ёғ кислоталари, нуклеотидлар, витаминлар, минерал моддалар) она қонидан плацента орқали ҳомила қонига, аксинча, ҳомиланинг қонидан онанинг қонига ҳомиладаги модда алмашинувидан кейин ҳосил бўлган ва чиқариб юборилиши керак бўлган моддалар ўтади (*экскретор вазифаси*). Электролитлар ва сувлар йўлдош орқали диффузия ва пиноцитоз орқали ўтади.

Иммуноглобулин транспортида симпластотрофобластнинг пиноцитоз везикулалари (пуфакчалари) иштирок этади. Ҳомила қонига тушганиммуноглобулин, унда пассив равишда, она организмнинг хасталикларидан ўтиши мумкин бўлган бактериал антигенларнинг таъсирига қарши иммунитетни шакллантиради. Туғилгандан сўнг, оналик иммуноглобулини парчаланган ва бола танасида антигенларнинг таъсири остида синтезланган янги иммуноглобулин билан алмашади. Йўлдош орқали амниотик суюқликка IgG, IgA киради.

Плацентанинг *эндокрин функцияси* энг муҳимларидан бири ҳисобланади, чунки плацента ҳомиладорлик даврида ҳомила ва она организмни ўзаро таъсирини таъминлайдиган бир қатор гормонларни синтез қилади ва ажратади. Плацентар гормонларни ишлаб чиқарувчи жой бўлиб цитотрофобласт, айниқса, симпластотрофобласт ва децидуал хужайралар ҳисобланади.

Биринчилардан бўлиб плацента *хорионик гонадотропинни* синтез қилади. Унинг концентрацияси ҳомиладорликнинг 2-3 ҳафталари давомида тез кўтарилиб боради ва ҳомиладорликнинг 8-10 ҳафталарида максимумга етади. Ваҳоланки унинг миқдори ҳомиланинг қонида она қонига нисбатан 10-20 баробар кўп. Гормон гипофиз безининг адренотроп гормони

(АКТГ) ҳосил бўлишини рағбатлантиради, кортикостероидлар секрециясини кучайтиради.

Ҳомиладорликни ривожланишида гипофизнинг пролактин ва лютеотроп гормонлари фаоллигига эга бўлган *плацентар лактоген* катта рол ўйнайди. Ҳомиладорликнинг дастлабки 3 ойлигида тухумдоннинг сариқ танасида стероидогенезни қўллаб-қувватлайди, шунингдек углеводлар ва оксилларнинг метаболизмида иштирок этади. Унинг она қонидаги концентрацияси ҳомиладорликнинг 3 - 4 ойлигида аста-секин ўсиб боради ва ҳомиладорликнинг 9-ойида максимал даражага етади. Бу гормон она ва ҳомила гипофизи пролактини билан биргаликда ўпка сурфактантини ишлаб чиқаришда ва фетоплацентар осморегуляцияда муайян рол ўйнайди. Унинг юқори концентрацияси ҳомила атрофидаги сувларда (она қонидагига нисбатан 10-100 марта кўп) аниқланади.

Хорионда ва децидуал қобикда *прогестерон* ва *прегнандиол* синтезланади. Прогестерон (аввал тухумдоннинг сариқ танасида, 5-6 ҳафтадан бошлаб плацентада ишлаб чиқарилади) бачадоннинг қисқаришларини пасайтиради, уни ўсишини рағбатлантиради ва ҳомила тушиб кетишини олдини олувчи иммуносупрессив таъсир кўрсатади. Она организмида прогестероннинг 3/4 қисми метаболизмга учрайди ва эстрогенга айланади, бир қисми эса сийдик билан чиқариб юборилади.

Эстрогенлар (эстрадиол, эстрон, эстриол) ҳомиладорликнинг ўртасида плацента (хорион) сўрғичларининг симпластрофобластларида ишлаб чиқарилади ва ҳомиладорликнинг охирида эса уларнинг фаолияти 10 баробарга ошади. Улар бачадоннинг гиперплазияси ва гипертрофиясига сабаб бўлади. Бундан ташқари, йўлдошда меланоцитларни стимулловчи ва адренотропик гормонлар, соматостатин ва бошқалар синтезланади.

Туғиш жараёнидагистамин ва серотонин катехоламинлар (норадреналин, эпинефрин) билан бирга бачадоннинг силлиқ мушак хужайраларини (СМХ) фаоллигини оширади. Ҳомиладорликнинг охирига

келиб аминоксидазалар (гистаминаза ва бошқалар) фаоллигининг кескин пасайиши (2 марта) сабабли уларнинг концентрацияси сезиларли даражада ошади. Туғиш жараёнининг заифлигида аминоксидазаларнинг масалан, гистаминазанинг фаоллиги (5 марта) кўпайиши кузатилади.

Оддий плацента оксиллар учун мутлақ тўсиқ бўла олмайди. Хусусан, хомиладорликнинг учинчи ойи охирида фетопротеин хомила қонидан кам миқдорда (тахминан 10%) она қонига ўтади, аммо она организми бу антигенга қарши жавоб бермайди, чунки хомиладорлик вақтида она лимфоцитларининг цитотоксиклиги камаяди.

Плацента бир қатор она хужайралари ва цитотоксик антитаналарни хомилага ўтишини олдини олади. Бунда асосий ролнитрофобласт қисман шикастланганда уни қоплаб оладиган фибриноид ўйнайди. Бу ҳолат плацентар ва хомила антигенларини сўрғичлараро бўшлиққа ўтишига тўсқинлик қилади, шунингдек, эмбрионни она томонидан хужайравий ва гуморал "хужуми" ни заифлаштиради.

Шундай қилиб, одам эмбриони ривожланиши дастлабки босқичларининг асосий хусусиятлари қуйидагилар: 1) асинхрон типдаги тўлиқ парчаланиш ва "оқиш" ва "қорамтир" бластомерларнинг шаклланиши; 2) эмбриондан ташқари аъзоларни эрта шаклланиши; 3) амниотик пуфакчани эрта ҳосил бўлиши; 4) гастрюляция босқичида иккита механизмнинг борлиги - деламинация ва иммиграция, ҳамда бу босқичларда вақтинчалик аъзоларни ривожланиши; 5) имплантациянинг интерстициал тури; 6) амнион, хорион, плацентанинг кучли ривожланиши ва сариқлик қопини ҳамда аллантоисни кучсиз ривожланиши.

Она-плацента-хомила тизими

Она-хомила тизими хомиладорлик даврида юзага келади ва она организми ва хомила организмни ҳамда уларни боғлаб турувчи йўлдошни ўз ичига олади.

Онанинг бошқарувчи нейроэндокрин механизмлари ҳомиладорликни сақланишини, ҳомила талабларидан келиб чиқиб юрак, қон томирлар, қон яратувчи аъзолар, жигар ва бошқа аъзолар фаолиятини ҳамда моддалар ва газлар алмашинувини оптимал даражасини таъминлайди.

Ҳомила организмнинг рецептор механизмлари она ёки ўз организми гомеостазидаги ўзгаришлар ҳақида сигналларни қабул қилади. Улар ҳомиланинг киндик артерияси ва веналари деворларида, жигар веналарининг қуйилиш жойларида, териси ва ичакларида аниқланган. Ушбу рецепторларни китиқланиши ҳомиланинг юрак уриш тезлигини, томирларидаги қон оқими тезлигини, қондаги қанд миқдорини ва бошқаларни ўзгаришига олиб келади.

Она-ҳомила тизимида алоқани таъминлашда плацента муҳим рол ўйнайди, у нафақат тўплаш, балки ҳомила ривожланиши учун зарур бўлган моддаларни синтез қилишга ҳам қодир. Плацента эндокрин функцияни бажаради ва бир қатор гормонлар ишлаб чиқаради: прогестерон, эстроген, хорионик гонадотропин (ХГ), плацентар лактоген ва ҳ.к. Плацента орқали она ва ҳомила ўртасида гуморал ва нерв алоқалари амалга оширилади.

Ҳомила қобиклари ва амниотик суяқлик орқали ҳам гуморал ва нерв алоқалари мавжуд. Гуморал алоқа канали - энг кенг тарқалган ва кўп қирралидир. У орқали кислород ва карбонад ангидрид, оқсиллар, углеводлар, витаминлар, электролитлар, гормонлар, антитаналар ва бошқалар келади. Одатда ёт моддалар она организмидан йўлдош орқали ўтмайди. Улар фақат патологик ҳолатларда, яъни плацентанинг тўсиқ (барьер) функцияси бузилганида кириши мумкин. Гуморал алоқаларнинг муҳим таркибий қисми она-ҳомила тизимида иммун гомеостазни сақлаб туришни таъминловчи иммунологик алоқалардир.

Она ва ҳомила организмлари генетик жиҳатдан бегона бўлса-да, одатда улар орасида иммунологик келишмовчиликлар юзага келмайди. Бу қуйидаги бир қатор механизмлар билан таъминланади: 1) симпластотрофобласт томонидан синтез қилинган оқсиллар она организмдаги иммун жавобни

тўхтатиб туради; 2) симпластототрофобласт юзасида юқори концентрацияда жойлашган хорионик гонадотропин ва плацентар лактоген иммун супрессор (пасайтирувчи) таъсир кўрсатади; 3) лимфоцитлар каби плацентанинг манфий зарядланган перицеллюляр фибриноид гликопротеидлари ўзига хос ниқоб ҳосил қилиб, она иммун хужайраларини чалғитади; 4) трофобластнинг протеолитик хусусиятлари бегона оқсилларни инактивациялашга ёрдам беради.

Она-ҳомила тизимини шаклланиш жараёнида ҳомила ривожланиши учун оптимал шароитларни яратишга қаратилган иккита тизим ўртасидаги ўзаро муносабатларни ўрнатиш учун энг муҳим бўлган бир қатор қалтис даврлар мавжуд.

Ривожланишнинг қалтис даврлари

Онтогенез пайтида, айниқса эмбриогенезда, ривожланаётган жинсий хужайралар ва эмбрионнинг юқори сезгирлик даврлари бор. Қалтис даврларда шикастловчи экзоген омиллардан кимёвий моддалар, жумладан кўплаб дорилар, ионловчи нурланиш (масалан, диагностик дозаларда рентген нурлари), гипоксия, очлик, наркотиклар, алкоголь, никотин, вируслар ва бошқалар бўлиши мумкин.

Одам онтогенезида ривожланишнинг куйидаги қалтис даврлари тафовут қилинади: 1) жинсий хужайраларни ривожланиши - овогенез ва сперматогенез; 2) уруғланиш; 3) имплантация (эмбриогенезнинг 7-8 кунлари); 4) нейруляция, тўқималар ва аъзолар куртагининг ривожланиши, плацентанинг шаклланиши (ривожланишнинг 3-8-ҳафталари); 5) бош миянинг кучли ўсиш босқичи (15-20-ҳафта); 6) тананинг асосий функционал тизимларини шаклланиши ва жинсий аъзоларни дифференциацияси (20-24 ҳафта); 7) туғилиш; 8) неонатал давр (1 ёшгача); 9) балоғат ёши (11-16 ёш).

Одамнинг ривожланиш нуқсонларини ташхислаш усуллари ва профилактикаси

Одамнинг ривожланиш нуқсонларини ташхислаш учун замонавий тиббиётда бир қатор усуллар (ноинвазив ва инвазив) мавжуд. Барча хомиладор аёлларни (16-24 ва 32-36 ҳафталарда) ултратовуш текширувидан ўтказиш, хомила ва унинг аъзоларидаги бир қатор ривожланиш нуқсонларини аниқлаш имконини беради.

Амниоцентез - инвазив усул бўлиб, текшириш учун онанинг қорин девори орқали (одатда хомиладорликнинг 16-ҳафтасида) амниотик суюқликни олиш ҳисобланади. Кейинчалик амниотик суюқлик хужайраларининг хромосомалари таҳлили ва бошқа таҳлиллар олиб борилади.

Хомила ривожланиши нуқсонларини ташхислашнинг бошқа усуллари ҳам мавжуд. Аммо тиббий эмбриологиянинг асосий вазифаси улар ривожланишининг олдини олишдир. Шу мақсадда генетик маслаҳат ва турмуш қураётган жуфтларни тиббий кўриқдан ўтказиб танлаш усуллари ишлаб чиқилмоқда.

Сперматозоидларни криоконсервация қилиш усули сперматозоидларни уруғлантириш қобилятини узоқ муддатли сақлаб қолишга имкон беради. Бу усул эркаклар жинсий хужайраларини радиация, жароҳатлар ва бошқа хавфлар билан боғлиқ ҳолатлардан сақлаб қолиш учун қўлланилади.

Сунъий уруғлантириш ва эмбрионни кўчириш усули (экстракорпорал уруғлантириш) эркак ва аёлнинг бепуштлик ҳолатини даволаш учун қўлланилади. Аёллар жинсий хужайраларини олиш учун лапароскопиядан фойдаланилади. Махсус игна ёрдамида тухумдоннинг қобиғи фолликула пуфакчаси жойлашган соҳадан тешилади, овоцит сўриб олинади ва кейинчалик сперматозоидлар билан уруғлантирилади. Кейинчалик зиготани 2-4-8 бластомерлар босқичигача ўстириш ва эмбрионни бачадонга ўтказиш уни она организми шароитида ривожланишини таъминлайди. Баъзи

ҳолларда маълум бир жуфтнинг жинсий хужайраларидан олинган эмбрион уларга бутунлай бегона бўлган (суррогат) аёлнинг бачадонига ҳам ўтказилиши мумкин.

Эмбрионнинг ривожланишида бачадон ичидаги ўлимни ёки патологик турда ривожланишни кескин ошиб кетиши хавфи бўлган қалтис даврлар мавжудлигини билиш муҳимдир. Эмбриогенез жараёнларининг асосий қонуниятларини билиш тиббий эмбриологияда бир қатор муаммоларни ҳал қилишга (ҳомила ривожланиш нуқсонларини олдини олиш, бепуштликни даволаш) ҳамда ҳомила ва чақалоқлар ўлимини олдини олиш бўйича бир қатор тадбирларни амалга оширишга имкон беради.

Фойдаланилган адабиётлар

1. Zufarov K.A. Gistologiya: darslik - Toshkent, 2005 й.
2. Гистология: Учебник /Под ред. Афанасьева Ю.И., Юриной Н.А. – Москва.: Медицина, 2012 й.
3. Tursunov E.A. Gistologiya: oquv qollanma, I qism - Toshkent, 2010 й.
4. Tursunov E.A. Gistologiya: oquv qollanma, II qism - Toshkent, 2011 й.
5. Оғиз бўшлиғи гистологияси ва эмбриологияси бўйича атлас (ўқув кўлланма) /А.Ю.Юлдашев, С.Муртазаев, М.Х.Рахматова, Л.С.Князева, Тошкент, 2018 й.
6. Жункейра Л.К., Карнейро Ж. Гистология: учебное пособие, атлас. – перевод с англ. под ред. Быкова В.Л.– М. ГЕОТАР-Медиа, 2009 г.
7. Улумбеков Э.А. и Челышев Ю.А. Гистология, эмбриология, цитология: учебник/Под ред. 3-изд., перераб. и доп. - М.: «ГЭОТАР-Медиа», 2009 г.
8. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н. - Гистология, цитология и эмбриология - М.:ООО «Медицинское информационное агентство», 2007 г.
9. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. - Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. – М.: МИА, 2010 г.
10. Юшканцева С.И., Быков В.Л. – Гистология, цитология и эмбриология. Краткий атлас – Санкт-Петербург, 2007 г. .
11. Ross M.H., Palwina W. Histology: Text and Atlas. 7-th ed -2016y.
12. Jungueira L.C., Carneiro J. Basic Histology: Text and Atlas, 13-th ed.-2013 y.
13. Gartner L.P, Hiatt J.M. Color Textbook of Histology, 3th ed., The McGraw-Hill Companies, 2006, 592 p., 446 Ill.
14. Young B., Lowe J.S., Stevens A., Heath J.W. Wheater's Functional Histology: A Text and Colour Atlas, 5th ed., 2006

Мундарижа

Сўз боши.....	
I боб. Гистология, цитология ва эмбриология фанига кириш (Тўхтаев Қ.Р., Азизова Ф.Х., Турсунов Э.А.).....	
II боб. Цитология (Тўхтаев Қ.Р., Азизова Ф.Х.).....	
III боб. Тўқималар ҳақидаги таълимот. Эпителий тўқимаси ва безлар (Рахматова М.Х., Расулев Қ.И.).....	
IV боб. Бириктирувчи тўқималар. Қон, лимфа ва гемопоэз (Тўхтаев Қ.Р., Азизова Ф.Х.).....	
V боб. Бириктирувчи тўқималар. Толали ва махсус тўқималар (Абдурахмонов М., Тўхтаев Қ.Р., Жуманиёзова Г.С.).....	
VI боб. Бириктирувчи тўқималар. Тоғай ва суяк тўқималари (Турсунов Э.А., Отажонова А.Н.).....	
VII боб. Мушак тўқимаси (Рахматова М.Х., Расулев Қ.И.).....	
VIII боб. Нерв тўқимаси (Абдурахмонов М., Турсунов Э.А., Отажонова А.Н.).....	
IX боб. Нерв системаси (Абдурахмонов М., Турсунов Э.А., Отажонова А.Н.).....	
X боб. Эндокрин система (Азизова Ф.Х., Зокирова Н.Б., Жуманиёзова Г.С.)....	
XI боб. Сизги аъзолари. Кўз ва қулоқ (Абдурахмонов М., Отажонова А.Н.).....	
XII боб. Юрак-томирлар системаси (Рахматова М.Х., Абдурахмонов М.).....	
XIII боб. Иммуни ва гемопоэтик система (Тўхтаев Қ.Р., Азизова Ф.Х., Тўхтаев Н.Қ.).....	
XIV боб. Нафас олиш системаси (Турсунов Э.А., Рахматова М.Х.).....	
XV боб. Тери ва унинг ҳосилалари (Турсунов Э.А., Отажонова А.Н.).....	
XVI боб. Ҳазм системаси (Абдурахмонов М., Рахматова М.Х., Расулев Қ.И.)..	
XVII боб. Сийдик айирув системаси (Рахматова М.Х., Отажонова А.Н.).....	
XVIII боб. Эркактлар репродуктив системаси (Азизова Ф.Х., Тўхтаев Қ.Р.).....	
XIX боб. Аёллар репродуктив системаси (Азизова Ф.Х., Жуманиёзова Г.С.)....	
XX боб. Эмбриология асослари (Тўхтаев Қ.Р., Азизова Ф.Х., Тулеметов С.К.).....	
Фойдаланилган адабиётлар	