

ჰისტოლოგია ემბრიოლოგიის საფუძვლებით

სსრ კავშირის განათლების სამინისტროს მიერ
დაშვებულია სახელმძღვანელოდ პედაგოგიური
ინსტიტუტების ბიოლოგიის ფაკულტეტის სტუ-
დენტებისათვის

თარგმნილია შესწორებული და შევსებული
მეხუთე რუსული გამოცემიდან

5-A2-1
611-018+611-013] (02)
8-281---

ასტროლოგიის სისტემკოვანეოქს მწიოლოგიის სისტემკოვანეოქს

სახელმძღვანელოს მეხუთე გამოცემაში მოცემულია ახალი ელექტრონულ-მიკროსკოპული და ბიოქიმიური მონაცემები უჯრედის აგებულების, ქსოვილებისა და ჩანასახის განვითარების გამოკვლევის მიხედვით.

მთარგმნელები: ა. მეფისაშვილი
ნ. სულხანიშვილი

2000
საქართველო

60602-017
M-602(08)-82 225-82

© გამომცემლობა „საბჭოთა საქართველო“, 1982
საბჭოთა საქართველო
საბჭოთა საქართველო

წინასიტყვაობა მახუთა გამოცემისათვის

სახელმძღვანელოს (გამოცემული 1973 წ.) მეხუთე გამოცემის გეგმა უცვლელია. ელექტრონული მიკროსკოპიის უახლესი მონაცემების მიხედვით სახელმძღვანელოს ეს გამოცემა შეესებულება უჯრედის ზოგიერთი კომპონენტის (ენდოპლაზმური რეტკულუმის, რიბოსომების, ლიზოსომების, ქრომატინის და სხვ.), ჭირკვლოვანი ეპითელის უჯრედების, ნერვული უჯრედის ელემენტების, ნერვული ბოჭკოების, ნერვული დაბოლოებების, სინაპსისა და სხვათა ნატიფი აგებულების აღწერით. შეტანილია ცვლილებები განაყოფიერების, ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების განვითარების პროცესების აღწერაში; ქსოვილებისადმი მიძღვნილ თავში ნაწილობრივ გადამუშავებულია ძვლოვანი და ნერვული ქსოვილების აღწერა. შეცვლილია ბევრი ნახატი და მიკროფოტოსურათი. ბოლო ნაწილში მოცემულია ზოგადი წარმოდგენა რადიოგრაფიული მეთოდის შესახებ.

შ მ ს ა მ პ ა ლ ი

ნივთიერებათა ცვლა. მცენარეთა და ცხოველთა ცხოველმოქმედების საფუძველია ნივთიერებათა ცვლა. მის გარეშე სიცოცხლე შეუძლებელია.

სასიცოცხლო პროცესების კანონზომიერებათა შესწავლა ზოგადი ბიოლოგიის საგანია. მართალია, ჩვენ არ ვაპირებთ ამ კურსის გაშუქებას, რადგან უჯრედზე მოძღვრებას ეთმობა სახელმძღვანელოს პირველი ნაწილი. ჩვენ შემოვიფარგლებით მხოლოდ ნივთიერებათა ცვლის ზოგადი დახასიათებით.

ცოცხალი ნივთიერების წარმოშობისთანავე ცოცხალსა და გარემოს შორის მყარდება ნივთიერებათა ცვლა. გარემოდან იგი განუწყვეტლივ იღებს საკვებ ნივთიერებას, რომელიც შეთვისების შემდეგ ხმარდება, მის თვითშენებას. მაგრამ ცოცხალ ნივთიერებაში შენების პროცესთან ერთად დაშლის პროცესიც მიმდინარეობს, როცა რთულ ორგანულ ნივთიერებათა წარმონაქმნები უფრო მარტივ ნაერთებად იხლიჩებიან. ამ დროს თავისუფლდება ენერგია, რომელიც ხმარდება ცოცხალი ნივთიერების თვითშენებას. ამგვარად, წარმოქმნის პროცესი ხორციელდება გარემოდან მიღებულ ნივთიერებათა და იმ ენერგიის ხარჯზე, რომელიც თავისუფლდება ნივთიერებათა დაშლის დროს. ერთის მხრივ, მიმდინარეობს ცოცხალი ნივთიერების თანდათანობითი დაშლა — დ ი ს ი მ ი ლ ა ც ი ა, მეორეს მხრივ, ახლის აღმოცენება — ა ს ი მ ი ლ ა ც ი ა.

ასიმილაცია და დისიმილაცია ერთი და იგივე პროცესის — ნივთიერებათა ცვლის — ორი მხარეა. ცვლა ხდება არაცოცხალ ბუნებაშიც, მაგრამ იქ ის ნივთიერებათა დაშლას იწვევს. ცოცხალ მატერიაში ეს პროცესი თვითაღდგენისა და არსებობის აუცილებელი პირობაა:

„კლდე, რომელიც გამოიფიტება, კლდე აღარ არის; დაქანგვის გაე-

ლენით ლითონი ჟანგში გადადის. მაგრამ რაც მკვდარ სხეულებში განადგურების მიზეზია, ცილაში არსებობის ძირითად პირობას წარმოადგენს... სიცოცხლე, ე. ი. ცილოვანი სხეულის არსებობის წესი, უწინარეს ყოვლისა იმაში მდგომარეობს, რომ ყოველ წუთს იგი თავის თავიც არის და ამასთანავე სხვაც; და ეს ხდება არა იმ პროცესის შედეგად, რომელსაც იგი გარედანაა დაქვემდებარებული მკვდარი სხეულების მსგავსად. პირიქით, სიცოცხლე კვებითა და გამოყოფით წარმოებულ ნივთიერებათა ცვლას წარმოადგენს, თავისთავად მიმდინარე პროცესს, რომელიც: დამახასიათებელია, თანდაყოლილია მისი მატარებლის, ცილისათვის, ურომლისოდაც სიცოცხლე შეუძლებელია¹.

ცოცხალი მატერიის თავისებურება, რითაც იგი განსხვავდება არაცოცხალისაგან, იმაში მდგომარეობს, რომ მას აქვს თ ვ ი თ შ ე ნ ე ბ ის უნარი, რომლის საფუძველია ნივთიერებათა ცვლა.

ორგანიზმის მუდმივი ცვლილება მისი აგებულების ძირითადი თავისებურებისა და ცხოველმოქმედების შენარჩუნებით განპირობებულია ასიმილაციისა და დისიმილაციის უწყვეტი პროცესებით. ეს პროცესები ურთიერთის გარეშე წარმოუდგენელია და მათი გაყოფა გამოწვეულია მხოლოდ თვითეული მათგანის ღრმად შესწავლის აუცილებლობით.

ორგანიზმის ცხოველმოქმედებისათვის საჭირო ენერგია თავისუფლდება ნაერთთა დაშლისას, რომელიც ხორციელდება: ორი გზით: ატმოსფერული ჟანგბადის მონაწილეობით — აერობული სუნთქვა, ანუ დაჟანგვა; ჟანგბადის მონაწილეობის გარეშე — ანაერობული სუნთქვა, ანუ დუღილი.

აერობული სუნთქვა ხასიათდება ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების დაშლის პროდუქტების სრული დაჟანგვით და მათში არსებული მთელი ენერგიის განთავისუფლებით. ამ შემთხვევაში დაშლის საბოლოო პროდუქტებია — ნ ა ხ შ ი რ ო რ ჟ ა ნ გ ი, წყალი და შ ა რ ღ ო ვ ა ნ ა.

ანაერობული სუნთქვა (დუღილი) ხასიათდება იმით, რომ ნივთიერებათა გახლეჩა მიმდინარეობს უჟანგბადოდ. აერობული სუნთქვისაგან განსხვავებით აქ ენერგია მთლიანად არ თავისუფლდება; მისი ნაწილი რჩება არასრული დაშლის პროდუქტებში — რ ძ ი ს და მ მ რ ი ს მ ჟ ა ვ ა შ ი, ს პ ი რ ტ ე ბ ს ა და სხვა ნაერთებში. ამიტომ ანაერობული სუნთქვის დროს გაცილებით ნაკლები ენერგია თავისუფლდება, ვიდრე აერობული სუნთქვისას.

არის ორგანიზმები, რომლებიც უჟანგბადო არეში ცხოვრობენ და მხოლოდ დუღილის დროს გამოყოფილი ენერგიის ხარჯზე არსებობენ.

¹ ფ. ე ნ გ ე ლ ს ი. ანტი-დიურინგი, სახელგამი, 1952, გვ. 97—98.

მათ ანაერობულს უწოდებენ. ამის მაგალითია ნაწლავში მცხოვრები ზოგიერთი პარაზიტული კია.

ანაერობულ ორგანიზმებს უპირისპირებენ აერობულს, რომელთა არსებობა უქანგბადოდ შეუძლებელია. მაგრამ ეს იმას არ ნიშნავს, რომ აერობული ორგანიზმების ქსოვილებში არ ხდება უქანგბადოდ დაშლა. დაკვირვებამ ცხადყო, რომ სუნთქვასთან ერთად მათში დუდილიც აღინიშნება, რომელსაც აგრეთვე ანაერობულ რეაქციას უწოდებენ. ასეთ რეაქციებს განეკუთვნება, მაგალითად, ნახშირწყლების დაშლა რძის მჟავას წარმოქმნით. ჩვეულებრივ ეს პროცესი კუნთებში მიმდინარეობს და მათი შეკუმშვისათვის საჭირო ენერჯის ერთ-ერთი წყაროა.

ანაერობული რეაქცია — დისიმილაციის ერთ-ერთი ფორმაა. იგი დამახასიათებელია როგორც მცენარეული, ისე ცხოველური ორგანიზმისათვის. ნივთიერებათა ცვლის პროცესების რთულ დინამიკაში ამ რეაქციებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ, ვინაიდან ისინი წინ უსწრებენ ჟანგვით პროცესებს.

ცოცხალ ორგანიზმში ასიმილაციის პროცესი სხვადასხვანაირად მიმდინარეობს და დამოკიდებულია იმაზე თუ როგორ ითვისებს საკვებს ორგანიზმი. მწვანე მცენარეები და ზოგიერთი ბაქტერია ორგანულ ნივთიერებათა სინთეზს გარემოში არსებული არაორგანული ნივთიერებებიდან ახდენენ. ესენი ავტოტროფული ორგანიზმებია. ცხოველები, მცენარეებიდან კი მხოლოდ სოკოები — მზა ორგანულ ნაერთებს იყენებენ და მიეკუთვნებიან ჰეტეროტროფულ ორგანიზმებს.

მწვანე მცენარეებს საოცარი თვისება აქვთ. მათ შეუძლიათ ჰაერის ნახშირორჟანგისა და ნიადაგიდან მიღებული წყლისაგან ორგანული ნივთიერების სინთეზი. ეს მეტად რთული პროცესი მზის სხივური ენერჯის ზემოქმედებით ხორციელდება და მას ფოტოსინთეზი ეწოდება. მცენარეში ნახშირორჟანგი იშლება ჟანგბადად და ნახშირბადად. ჟანგბადი უერთდება ჰაერს, ნახშირბადი კი წყალს, რის შედეგადაც მცენარეში წარმოიქმნება მარტივი ნახშირწყლები — მონოსაქარიდები. შემდეგში ისინი განიცდიან მთელ რიგ რთულ გარდაქმნებს და იქცევიან პოლისაქარიდებად (მაგ. სახამებელი).

ფოტოსინთეზს ახდენენ მხოლოდ მწვანე მცენარეები. მათში არსებული განსაკუთრებული მღებავი ნივთიერება — ქლოროფილი აძლევს მათ მზის სხივების გამოყენების საშუალებას. ქლოროფილი მეტად მაღალი მოლეკულური მასის მქონე რთული ქიმიური ნაერთია. თავისი ქიმიური თვისებებით იგი ძალიან ახლოს დგას ერთთროციტთა ჰემოგლობინის წითელ პიგმენტთან.

შესანიშნავი გამოკვლევები ფოტოსინთეზის შესწავლის დარგში

ეკუთვნის ქ. ა. ტ ი მ ი რ ი ა ზ ე ვ ს, სწორედ მან დაამტკიცა, რომ მწვანე მცენარეების მიერ ორგანულ ნაერთთა სინთეზისათვის საჭირო ენერჯის წყაროა მზის სინათლე. ქ. ა. ტ ი მ ი რ ი ა ზ ე ვ მა დიდი სიზუსტით განსაზღვრა, რომ აქტიობა სპექტრის წითელ სხივებს ახასიათებს.

ასიმილაცია მწვანე მცენარეებში მარტივი ნახშირწყლების წარმოქმნით არ მთავრდება. მარტივი ნახშირწყლის — გლუკოზისა და ნიადაგიდან შეწოვილი აზოტმქავა მარილებიდან მცენარე წარმოქმნის ჯერ ამინმქავებს, ხოლო მათგან ცილებს.

სულ სხვანაირად მიმდინარეობს ორგანულ ნივთიერებათა წარმოქმნა ზოგიერთ ბაქტერიაში. იგი ხორციელდება იმ ენერჯის ხარჯზე, რომელიც თავისუფლდება არაორგანულ ნაერთთა დაშლის შედეგად. ნივთიერებათა ამ გზით წარმოქმნას ქ ე მ ო ს ი ნ თ ე ზ ი ე წ ო დ ე ბ ა. მაგლითად, გოგირდბაქტერიების ჯგუფი ქანგავს გოგირდწყალბადს, რომელიც ლობისას გამოიყოფა. ამ დროს წარმოიქმნება თავისუფალი გოგირდი და გამოიყოფა დიდი რაოდენობით ენერჯია, რომლის ხარჯზეც ხდება ნახშირწყლების შენება. ნიადაგში მყოფი მანიტრიფიცირებელი ბაქტერიების ერთი სახეობა ამიაკს გარდაქმნის აზოტოვან მქავად, მეორე სახეობა კი, აზოტოვან მქავას — აზოტის მქავად. ამ ქანგვით პროცესებს თან სდევს აგრეთვე ენერჯის გათავისუფლება, რომელიც ხმარდება ორგანულ ნივთიერებათა წარმოქმნას.

ჰეტეროტროფული კვების დროს ორგანიზმები იღებენ მზა ორგანულ ნივთიერებებს, რომლებსაც ასინთეზებენ მცენარეები. ცხოველურ ორგანიზმში მოხვედრილი ცილები, ცხიმები და ნახშირწყლები განიცდიან თანამიმდევრულ გახლეჩას. გახლეჩა ხდება ფერმენტების — ცილოვანი ბუნების ნივთიერების — მონაწილეობით. ფერმენტები მოქმედებენ კატალიზატორების მსგავსად, კატალიზატორები აჩქარებენ ქიმიური რეაქციების მსვლელობას, ურომლისოდაც ეს რეაქციები ძალიან შენელებულია. ფერმენტები მეტად მგრძნობიარენი არიან გარემოს რეაქციის მიმართ: თვითეული მათგანი აქტიურია წყალბადიონების მხოლოდ განსაზღვრული კონცენტრაციის ფარგლებში.

ფერმენტების დაზიანებასათვის თვისებურებაა — მაღალი სპეციფიკურობა, ე. ი. გააქტიუროს ორგანულ ნაერთთა გახლეჩის ან სინთეზის მხოლოდ განსაზღვრული რეაქციები.

საკვების ორგანულ ნივთიერებათა გახლეჩის შედეგად წარმოქმნილი მარტივი ნაერთები შეიწოვებიან სისხლში და მისი მეშვეობით აღწევენ ყველა ორგანოს უჯრედებში. აქ მარტივი ნაერთებიდან სინთეზის გზით წარმოიქმნება რთული ორგანული ნივთიერებები. ამისათვის საჭირო ენერჯია კი თავისუფლდება დისიმილაციის პროცესში.

ცოცხალი ნივთიერების არსებობის ფორმები. ცოცხალი ნივთიერებისა და გარემოს მჭიდრო ურთიერთმოქმედების შედეგად წარმო-

იშვა მცენარეული და ცხოველური ორგანიზმების მთელი ის სიმდიდრე, რომელიც ჩვენს პლანეტაზე არსებობს, ცოცხალმა ნივთიერებამ თავისი ევოლუციის პროცესში მეტად მრავალნაირი ფორმა მიიღო: სხვადასხვანაირი აგებულებისა და ცხოველმოქმედების მქონე მრავალუჯრედოვან ორგანიზმებთან ერთად არსებობენ ცოცხალი ნივთიერების ისეთი ფორმებიც, რომლებსაც უჯრედოვანი ორგანიზაციაც კი არ გააჩნიათ — მაგალითად, ვირუსები.

ვირუსები არიან მცენარის, ცხოველისა და ადამიანის მრავალი ინფექციური სნეულების გამომწვევენი. პირველი ვირუსი (თამბაქოს მოზაიკური დაავადების გამომწვევი) აღმოაჩინა დ. ი. ივანოვსკიმ 1892 წ. ცხოველების ზოგიერთი დაავადების აღმძვრელი ვირუსული ბუნება დაადგინა ნ. ფ. გაშალეიმ.

თანამედროვე კვლევის ზუსტი მეთოდებით დადგენილია, რომ ვირუსები შედარებით მარტივად აგებული ცოცხალი ნივთიერების თავისებური ფორმაა, რომელსაც ჩამოყალიბებული ბირთვი არ გააჩნია. ქიმიური ანალიზით დადგენილია, რომ ისინი შეიცავენ ნუკლეოპროტეიდებს, რომლებიც უჯრედოვან ფორმებში ბირთვის შემადგენლობაში შედიან.

სიდიდისა და ფორმის მიხედვით ვირუსები საკმაოდ მრავალგვარია, თუმცა მათი უმრავლესობა მეტად მცირე ზომისაა. მაგალითად, თამბაქოს მოზაიკის ვირუსს აქვს ძაფისებრი ფორმა, რომლის სიგრძე მილიმიკრონებით იზომება. ყვავილის ვაქცინის ვირუსი პირიქით, ისეთი ზომისაა, რომ მისი დანახვა შეიძლება ჩვეულებრივი მიკროსკოპითაც.

ცოცხალი ნივთიერების ორგანიზაციის განსაკუთრებული ფორმაა — უჯრედი, რომელმაც ევოლუციის გრძელი გზა განვლო. ფ. ენგელსი კატეგორიულად უარყოფდა არაცოცხალი ბუნებიდან მისი უშუალო წარმოშობის შესაძლებლობას. მისი აზრით უჯრედის განვითარების ისტორიაში უნდა განვასხვავოთ: ა) ცოცხალი ცილოვანი ნივთიერების წარმოქმნა არაცოცხალიდან და ბ) უჯრედის წარმოქმნა ცოცხალი ნივთიერებიდან.

ცოცხალი ნივთიერების ევოლუციის განსაზღვრულ ეტაპზე პროტოპლაზმაში გამოიყო ბირთვი, რომლის ჩამოყალიბება ნიშნავდა ტიპური უჯრედული ორგანიზაციის აღმოცენებას. შემდგომი ევოლუცია მდგომარეობდა, ერთუჯრედოვან არსებათა გართულებაში და მრავალუჯრედოვან ორგანიზმების განვითარებაში.

ერთუჯრედიან ორგანიზმებს უმარტივესებს უწოდებენ. ხანგრძლივი ევოლუციის პროცესში მათი აგებულება იმდენად გართულდა, რომ ბევრი მათგანი თავისი თვისებებით დაემსგავსა ზოგიერთ მრავალუჯრედიანს. მაგალითად, მაღალორგანიზებული ინფუზორიები თავისუფლად შეიძლება შევადაროთ ციბრუტელებს. ორივეს აქვს მსგავსი მოციმციმე აპარატი, ხახა და ანალური ხვრელი.

არც ერთი უმარტივესი ცხოველი არ შეიძლება შევადაროთ მრავალუჯრედოვანთა ცალკეულ უჯრედს. უმარტივესთა თავისებურება მდგომარეობს არა ცალკეული უჯრედების, არამედ მთლიანი ორგანიზმების თავისებებში. ერთუჯრედიანი ორგანიზაციიდან განვითარებულმა უმარტივესებმა, ევოლუციის პროცესში შეიძინეს რთული ორგანიზმებისათვის დამახასიათებელი თვისებები.

როგორც მცენარეულ ისე ცხოველურ მრავალუჯრედიან ორგანიზმში უჯრედმა მიიღო დაქვემდებარებული მნიშვნელობა. ვინაიდან უჯრედი მთლიანის ნაწილია, იგი ასრულებს სპეციალურ ფუნქციებს და ამ პროცესში შეიძლება ზოგჯერ დაკარგოს კიდევაც თავისი ძირითადი სტრუქტურული ელემენტები. ორგანული ერთიანობა მხოლოდ მთლიან ორგანიზმს გააჩნია.

ორგანიზმების უჯრედოვანი აგებულება არ ნიშნავს იმას, რომ მათ არაუჯრედოვანი სტრუქტურები არ გააჩნიათ. ცხოველის სხეულში არის ისეთი წარმონაქმნები, როგორიცაა შუალედური ნივთიერება, სიმპლასტები.

შუალედური ნივთიერება შედგება უსტრუქტურო, ამორფული მასისაგან, რომელიც შეიცავს უწყვილეს ძაფისებრ სტრუქტურებს — ფიბრილებს. იგი განსაკუთრებით კარგად არის განვითარებული შემაერთებელ ქსოვილებში, რომლებიც განსაზღვრავს მათ მორფოფიზიოლოგიურ თვისებებს.

სიმპლასტები მრავალბირთვიანი ციტოპლაზმური წარმონაქმნებია და არ არის უჯრედებად დაყოფილი. ამის მაგალითია, ქორიონი, გარსი, რომელიც წარმოიქმნება ძუძუთმწოვართა ჩანასახის განვითარებისას. უჯრედოვანი აგებულება არა აქვს აგრეთვე განივზოლიან კუნთოვან ბოჭკოს.

საჭიროა აღინიშნოს აგრეთვე, რომ არსებობს ქსოვილები, მაგალითად, სისხლწარმოქმნელი ორგანოებისა, რომელთა უჯრედები თითქოსდა მორჩებით უკავშირდებიან ერთმანეთს. ასეთ უჯრედოვან გროვებს წინათ სინციტიუმს უწოდებდნენ. სინციტიუმის სუბმიკროსკოპული აგებულების შესწავლით დადგინდა, რომ მათში უჯრედების მორჩები ერთმანეთს კი არ ერწყმიან, არამედ ერთმანეთისაგან გამოყოფილნი არიან საკუთარი პლაზმური მემბრანებით. სინციტიუმს არა აქვს პროტოპლაზმური მთლიანობა, როგორც ეს სინათლის მიკროსკოპით კვლევის დროს ეგონათ. უჯრედთა მორჩების მჭიდრო კონტაქტები განაპირობებენ ქსოვილის ბადისებრ აგებულებას.

ამგვარად, ცოცხალი ნივთიერების ორგანიზაციის არაუჯრედოვანი ფორმები მეტად მრავალნაირია. მათ მიეკუთვნებიან ვირუსები, რომლებიც ცოცხალი ნივთიერების ევოლუციური განვითარების მეტად და-

ბალ საფეხურზე დგანან, შუალედური ნივთიერება, განსაკუთრებით კარგად განვითარებულია მაღალორგანიზებულ ცხოველებში, და რიგი სხვა წარმონაქმნები.

ჰისტოლოგიის ამოცანაა უჯრედული და არაუჯრედული სტრუქტურების, ქსოვილებისა და ცხოველთა ორგანოების უნატიფესი აგებულების შესწავლა. ემბრიოლოგიის საგანია მთლიანად ორგანიზმის და აგრეთვე ცალკეული ორგანოს ინდივიდუალური განვითარების შესწავლა. ამ სახელმძღვანელოს ჩვენ ვიწყებთ უჯრედზე მოძღვრებით, შემდეგ გადავდივართ ემბრიოლოგიაზე, და ბოლოს ქსოვილების შესწავლაზე.

1. ჰისტოლოგიის საგანი და მეთოდები; მოკლე ისტორიული მოხატვა

საგანი და მეთოდები. ჰისტოლოგია (ბერძნულად — histes — ქსოვილი და logos — მეცნიერება) სიტყვასიტყვით ნიშნავს — „მეცნიერება ქსოვილების შესახებ“. მაგრამ ასეთი განსაზღვრა ზღუდავს ამ მეცნიერების მოცულობას, რადგან მისი შესწავლის ობიექტი მარტო ქსოვილები არ არის. ჰისტოლოგია იკვლევს აგრეთვე უჯრედს, რომლის შესწავლითაც იწყება ამ მეცნიერების ისტორია. გარდა ამისა, ჰისტოლოგია შეისწავლის ორგანოთა ნატიფ აგებულებას. დაბოლოს, ჰისტოლოგიაში შედის უჯრედის წარმოშობის პრობლემა. ჰისტოლოგიას სამ ნაწილად ყოფენ: ციტოლოგიად, ზოგად ჰისტოლოგიად და კერძო ჰისტოლოგიად, ანუ მიკროსკოპულ ანატომიად.

უჯრედის სტრუქტურის, ციტოპლაზმისა და ბირთვის უნატიფესი აგებულებისა და მათი ბიოქიმიური ბუნების, უჯრედის სასიცოცხლო თვისებების, და მისი წარმოშობის საკითხების შესწავლა შეადგენს ციტოლოგიის შინაარსს.

მოდერნიზაცია ქსოვილთა განვითარების, აგებულების, მათი ფუნქციებისა და წარმოშობის შესახებ წარმოადგენს ზოგადი ჰისტოლოგიის შინაარსს, ანუ მოძღვრებას ქსოვილების შესახებ.

დაბოლოს, კერძო ჰისტოლოგიის ანუ მიკროსკოპული ანატომიის ამოცანაა ორგანოთა ნატიფი აგებულების შესწავლა. ჰისტოლოგიის ეს ნაწილი იმთავითვე იქცევა ექიმების, ანატომებისა და ფიზიოლოგების ყურადღებას, რადგან იგი იძლეოდა საშუალებას ამოხსნილიყო ორგანიზმში იმ პათოლოგიური მოვლენების ბუნება, რომელიც თან სდევს სხვადასხვა სახის დაავადებას.

ჰისტოლოგიის დაყოფა ნაწილებად ხელოვნურია: უჯრედი ვერ იარსებებს ქსოვილების გარეშე, ისევე, როგორც ქსოვილები ვერ იარსებებენ ორგანოების გარეშე, ხოლო ორგანოები — მთლიანი ორგანიზმის გარეშე. უჯრედები, ქსოვილები და ორგანოები — ნაწილებია მთლიანი ორგანიზმისა, რომელსაც ისინი ექვემდებარებიან. ორგანულ მთლიანობად წარმოგვიდგება ორგანიზმი მხოლოდ გარემოსთან ერთიანობაში. ორგანიზმის ცალკეული ნაწილების ყოველგვარი შესწავლა ხელოვნურია და მას არ შეუძლია მოგვეცეს ჭეშმარიტი წარმოდგენა იმ კანონზომიერებებზე, რომელნიც ახასიათებს უჯრედებსა და ქსოვილებს, როგორც მთლიანი ორგანიზმის ნაწილებს. მიუხედავად ამისა, ჰისტოლოგიის ნაწილებად დაყოფა მაინც მიზანშეწონილია. ეს აუცილებელია მასალის აღწერისათვის, მით უმეტეს, რომ ჰისტოლოგიის თვითეული ნაწილის კვლევა დაკავშირებულია განსაზღვრულ პრობლემათა გადაწყვეტასთან.

ჰისტოლოგიის საკითხების ფართო კვლევა მჭიდროდაა დაკავშირებული ემბრიოლოგიასთან, ფიზიოლოგიასა და ანატომიასთან. ასე, მაგალითად, ჰისტოლოგია ვერ გამოიკვლევს ქსოვილების განვითარებას ჩანასახოვანი განვითარების შესწავლის გარეშე, ეს უკანასკნელი კი ემბრიოლოგიის საგანია. ჰისტოლოგიური პრობლემები — პროტოპლაზმის ნატიფი აგებულება, ნივთიერებათა ცვლა, ქსოვილთა აგებულების და მათი ფუნქციების ურთიერთკავშირი, გადაჯაჭვულია ფიზიოლოგიის ასეთსავე პრობლემებთან. დაბოლოს, ორგანოების მიკროსკოპული გამოკვლევა მჭიდროდ არის დაკავშირებული მათ მიკროსკოპულ შესწავლასთან ე. ი. ანატომიასთან.

ჰისტოლოგიისათვის დამახასიათებელია კვლევის მიკროსკოპული მეთოდი, რაც გულისხმობს ობიექტის სპეციალურ დამუშავებასა და მიკროსკოპით დაკვირვებას. ობიექტის მომზადება მდგომარეობს იმაში, რომ უჯრედებსა და ქსოვილებს დაამუშავებენ სხვადასხვა ნივთიერებით: სულემით, სპირტით, მძიმე ლითონთა მარილებით და სხვ., რაც იწვევს ცილების შედედებას. მათი ხანგრძლივი დამუშავების შემდეგ ამზადებენ თხელ ანათლებს და ლებავენ. ორგანიზმის ნაწილების ნატიფი აგებულების შესწავლა შეიძლება ცოცხალ მდგომარეობაშიც. შესწავლის თითოეულ მეთოდს აქვს თავისი დადებითი და უარყოფითი მხარე. იმისათვის, რომ ერთმანეთი შეავსონ, საჭიროა ორივეს გამოყენება.

ობიექტების ცოცხალ მდგომარეობაში შესწავლას დიდი სიძნელეები ელობება, რადგან ჰისტოლოგიური სტრუქტურები უფერულია და მათი სინათლის გარდატეხის მაჩვენებლები ერთმანეთთან ახლოა, ამიტომ ამ სტრუქტურების გარჩევა მიკროსკოპში თითქმის შეუძლებელია. ჯამის გარდა, მიკროსკოპით ცოცხალი ობიექტის შესწავლას ხელს უშლის მისი დიდი ზომები. ამიტომ საჭიროა ფიქსირებული ობიექტების

გამოკვლევა, ე. ი. ეს ობიექტები უნდა იყოს დამუშავებული ისეთი ნივთიერებებით, რომელნიც კლავენ უჯრედს, მაგრამ უნარჩუნებენ მას აგებულებას და ქიმიურ შედგენილობას. ფიქსაცია, თხელი ანათლების დამზადებისა და მათი შეღებვის საშუალებას იძლევა. სხვადასხვა საღებავების გამოყენება კი შესაძლებელს ხდის შევისწავლოთ უჯრედების, ქსოვილებისა და ორგანოების ნატიფი მიკროსკოპული აგებულება.

ჰისტოლოგიის ზოგიერთი საკითხის გადასაწყვეტად, საკმაოდ კარგ შედეგს იძლევა მკვდარი ობიექტის შეწავლის მეთოდი. მაგრამ ცოცხალი ნივთიერების დამუშავება საფიქსაციო ხსნარებით, ხშირად იწვევს ზელოვანი სტრუქტურების (არტეფაქტების) გაჩენას, და უჯრედის შემადგენელი ნაწილებისა და არაუჯრედული წარმონაქმნების ნაწილობრივ გახსნას და გაქრობას. ეს უარყოფითი მხარეები არ ნიშნავს, მეთოდის უვარგისობას. თუ საფიქსაციო ხსნარი სწორად არის შერჩეული, მაშინ ობიექტის ნამდვილი სურათი უცვლელი რჩება, ან უმნიშვნელოდ იცვლება. მაგრამ, ფიქსირებული, მუდმივი პრეპარატის მეთოდის ნაკლოვანებანი მოითხოვენ ამ მეთოდით მიღებული შედეგებისა და ცოცხალ მასალაზე დაკვირვების შედეგების შედარებას.

თანამედროვე ტექნიკა სულ უფრო ფართო შესაძლებლობას იძლევა ცოცხალი მასალის სტრუქტურის კვლევისათვის. ამჟამად, იკვლევენ უჯრედის ფიზიკურ თვისებებსა და ქიმიურ შედგენილობას. განსაკუთრებული ხელსაწყო — მიკრომანიპულატორის დახმარებით შესაძლებელი გახდა უჯრედზე სხვადასხვა ოპერაციის ჩატარება. სპეციფიკური რეაქციების გამოყენებით, რის შედეგადაც მიიღება შეღებილი პროდუქტები, ხერხდება უმცირესი სტრუქტურების ზუსტი ანალიზის ჩატარება. დიდ წარმატებებს მიაღწია ულტრამიკროსკოპის ბნელ არეში ცოცხალი ობიექტის შესწავლამ. დაბოლოს, ცოცხალი ნივთიერების შესწავლისათვის, ფართო შესაძლებლობას იძლევა ელექტრონული მიკროსკოპი, რომელიც ობიექტს ასიათასჯერ და უფრო მეტად ადიდებს.

ასეთია ზოგადად ის ძირითადი მეთოდები, რომლებსაც იყენებს თანამედროვე ჰისტოლოგია.

ისტორიული ცნობები. ჰისტოლოგია, როგორც მოძღვრება ორგანიზმის მარტივ, ელემენტარულ ნაწილებზე დიდხანს ანატომიაში შედიოდა. მხოლოდ წარსული საუკუნის დასაწყისში, მიკროსკოპული ტექნიკის განვითარებასა და ოპტიკური სისტემის გაუმჯობესებასთან დაკავშირებით ჰისტოლოგიამ კვლევის დამოუკიდებელი მიზნები და საშუალებები მოიპოვა.

პირველი მიკროსკოპული გამოკვლევები მეტად არასრულყოფილი იყო. მიუხედავად ამისა, ისეთი ტერმინი, როგორიცაა უჯრედი, რომე-

ლიც აღმოცენდა ჰისტოლოგიური კვლევის გარიჟრაჟზე, აქამდე შემორჩა, თუმცა ამ ტერმინის შინაარსი დღეისათვის ძალზე შეცვლილია.

მხოლოდ XIX საუკუნეში, უკრედის შესწავლის დაწყებიდან 200 წლის შემდეგ, წარმოიშვა ორგანიზმის აგებულების უკრედული თეორია, რომელმაც დიდი როლი შეასრულა მომიჯნავე მეცნიერების — ემბრიოლოგიის, მედიცინის და ანატომიის განვითარებასა და წარმატებაში.

მაგრამ, როგორი დიდიც არ უნდა იყოს ამ თეორიის მნიშვნელობა, ჰისტოლოგიის ისტორია არ შეიძლება დავიყვანოთ მხოლოდ უკრედული მოძღვრების განვითარებამდე. უკრედის მიკროსკოპულ კვლევასთან ერთად სწავლობდნენ იმ წარმონაქმნების აღნაგობას, რომელსაც დღეს ქსოვილები და ორგანოები ეწოდება.

პირველი მიკროსკოპი კონსტრუირებული იყო ჰოლანდიელი ოპტიკოსის ზ. იანსენის მიერ 1590 წელს. 1612 წელს მიკროსკოპი დამზადა გ. გალილეიმ. მაგრამ ამ პირველმა მიკროსკოპებმა ყურადღება ვერ მიიბჟრო. მხოლოდ 1659 წელს ინგლისელმა ფიზიკოსმა ხ. ჰიუგენსმა დაამზადა ოკულარი, რომელიც მისმა თანამემამულემ, ფიზიკოსმა რ. ჰუკმა (1665) გამოიყენა მიკროსკოპისათვის კორპის ნატიფი აგებულების შესასწავლად. ჰუკმა, კორპის ანათლების შესწავლისას აღმოაჩინა, რომ ისინი შედგებიან ძალიან წვრილი, ერთმანეთისაგან გამოყოფილი უკრებისაგან, რომელთაც უკრედები უწოდა. მართალია, ჰუკი იკვლევდა მკვდარ ქსოვილს და ანათლებში ხედავდა არა უკრედებს, არამედ მათ გარსებს, მაგრამ მისი შრომები საფუძვლად დაედო მცენარეების მიკროსკოპულ კვლევას. ამის შემდეგ, სულ მოკლე ხანში, უკრედები აღმოაჩინეს მცენარის ცოცხალ ფოთლებსა და ღეროებში. შედარებით სწრაფად შეგროვდა მდიდარი მასალა მცენარეების მიკროსკოპული აგებულების შესახებ. მაგრამ იმ დროს უკრედებს არ გამოჰყოფდნენ, როგორც განსაკუთრებული მნიშვნელობის წარმონაქმს, არამედ მათ აღწერდნენ მცენარეული ქსოვილების ძარღვებთან და სხვა წვრილ სტრუქტურებთან ერთად.

მცენარეებში უკრედის აღმოჩენამ, ბუნებრივია, გამოიწვია ცხოველებისა და განსაკუთრებით ადამიანის ორგანოების მიკროსკოპული აგებულების შესწავლის ინტერესი. მაგრამ ცხოველური ქსოვილების კვლევა ბევრად ძნელი აღმოჩნდა. უკრედები აქ მცირე ზომისაა და მკვეთრად გამოჩატული გარსის უქონლობის გამო იმდენად ცუდად არიან ერთმანეთისაგან გამიჯნულნი, რომ მათი გარჩევა ძნელდება. გარდა ამისა, თხელი ანათლების დამზადებას ხელს უშლის ცხოველური მასალის სიბილღე, მაშინ, როდესაც მცენარეული მასალა თავის სიმკვრივის გამო ადვილად ითვლება, აქედან ნათელია, თუ რატომ იყვნენ მცენარეები მიკ-

როსკოპული კვლევის პირველი ობიექტები, რომლებშიც აღმოჩენილი იქნა უჯრედი.

ცხოველურ ობიექტებზე პირველი გამოკვლევები ეკუთვნის იტალიელ მ. მალპიგის (1628—1694). მის სახელთან დაკავშირებულია ზოგიერთი ანატომიური სახელწოდება (ეპიდერმისის მალპიგის შრე, მალპიგის მილაკები მწერებში და სხვ.).

სისხლის წითელი სხეულაკები, მამრობითი სასქესო უჯრედები და ზოგიერთი უმარტივესი ცხოველი აღმოაჩინა ჰოლანდიელმა ვან ლევენჰუკმა (1632—1723). მან კარგად შეისწავლა გამადიდებელი შუშის გაშლიფვა, დაამზადა მიკროსკოპი და გატაცებით დაიწყო ცოცხალ ბუნებაზე დაკვირვება. მართალია იგი მეცნიერი არ იყო და არც რაიმე წინასწარ განსაზღვრულ მიზნებს ისახავდა, მაგრამ მისმა აღმოჩენებმა დიდი როლი შეასრულა ჰისტოლოგიის განვითარებაში.

ლევენჰუკის მიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა პეტრე I-ის ყურადღება მიიპყრო. პეტრე I გაოცებული იყო ბუნების იმ საიდუმლოებით, რომელიც მიკროსკოპმა გადაუშალა. მას აღეძრა სურვილი შეეძინა მიკროსკოპი პეტერბურგის კუნსტაკამერისათვის¹, მაგრამ ზუსტი ცნობა იმის შესახებ, რომ პეტრე I დასავლეთ ევროპაში თავისი ერთ-ერთი მოგზაურობის დროს შეიძინა მიკროსკოპი, არ არსებობს. სამაგიეროდ საბუთებით დადასტურებულია, რომ პეტრე პირველს ჯერ კიდევ 1717 წ. ჰქონდა რუსეთში დამზადებული მიკროსკოპები. რუსეთში მიკროსკოპს გაეცნენ XVIII საუკუნის დასაწყისში. მართალია ცნობა გამადიდებელი ხელსაწყოების არსებობის შესახებ რუსეთში შემოიჭრა XVII და XVIII საუკუნეების მიჯნაზე, მაგრამ მის გამოყენებას სასტიკი წინააღმდეგობა გაუწიეს ეკლესიის რეაქციულმა მსახურებმა. მიკროსკოპული მიმართულება, რომელიც ახასიათებს XVII საუკუნის მეორე ნახევრის დასავლეთევროპულ ბუნებისმეტყველებას, არ შეიძლებოდა სათანადოდ განვითარებულიყო რუსეთში, რადგან აქ ექსპერიმენტული მეთოდის განვითარებას წინ ეღობებოდა ბუნების გონებაჯვრეტი, სქოლასტიკური შემეცნებისაკენ სწრაფვა.

მიკროსკოპიის ისტორია, რომელიც საფუძვლად დაედო ჰისტოლოგიური ცოდნის განვითარებას რუსეთში, იწყება XVIII საუკუნის პირველი მეოთხედიდან. ამ დროიდან წარმატებით იქნა ათვისებული მიკროსკოპის კონსტრუქცია. პეტრე I, რომელმაც დიდი ინტერესი გამოიჩინა ბუნებისმეტყველებისადმი, მოაწყო ოპტიკური სახელოსნო, სადაც დაიწყეს ამ ხელსაწყოს დამზადება. 1725 წელს მეცნიერებათა აკადემიის დაარსების შემდეგ, ოპტიკური სახელოსნო გადადის მის განკარგულება-

¹ კუნსტაკამერა — სხვადასხვა იშვიათობათა და საინტერესო საგნების შესანახი იდგილი, თანამედროვე მუზეუმის წინამორბედი.

ში. სახელოსნოში მიკროსკოპის წარმოება წარმატებით გრძელდებოდა. მართალია, აქ დამზადებული პირველი ხელსაწყოები სამუშაოდ ხელმისაწვდომი არ იყო, რადგან ისინი კუნსტაკამერის კოლექციას შეადგენდნენ, საიდანაც მათი გამოტანა ძნელი იყო.

შემდგომში მუშაობა წარიმართა ამ ხელსაწყოს სრულყოფისათვის. პეტერბურგელი აკადემიკოსის ლ. ვილერიის მიერ ჩატარებული რთული დაანგარიშების შედეგად მიკროსკოპში აცილებულ იქნა მთელი რიგი ოპტიკური ნაკლოვანებები, რომლებიც მნიშვნელოვნად ამახინჯებდნენ გამოსახულებას. პირველი გაუმჯობესებული მიკროსკოპი დაამზადა რუსმა მექანიკოსმა. ი. პ. კულბიჩმა (1735—1818). მიკროსკოპის სისტემატური გამოყენება რუსეთში დაიწყო მ. ვ. ლომონოსოვმა (1711—1765), მან პირველმა გამოიყენა მიკროსკოპია ქიმიური კვლევისას.

XVIII საუკუნის მიკროსკოპულ შრომებს ეკუთვნის კასპარფრიდრიხ ვოლფის (1733—1794) გამოკვლევები. ამ მეცნიერის ნაშრომები ქათმის ჩანასახის ნაწლავის განვითარების შესახებ ემბრიოლოგიის ისტორიაში შევიდა. თავის მიკროსკოპულ დაკვირვებებზე დაყრდნობით, ვოლფმა გაილაშქრა იმ დროს გაბატონებული მეტაფიზიკური წარმოდგენების წინააღმდეგ, რომელნიც განვითარებას იხილავდნენ როგორც სასქესო უჯრედში არსებული უკვე მზა ორგანიზმის ზრდას.

ყურადღებას იმსახურებს პირველი რუსი ბიოლოგ-ექსპერიმენტატორის მ. მ. ტერეხოვსკის (1740—1796) შრომა. მან წამოაყენა გადასაწყვეტად იმდროინდელი ბიოლოგიის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი საკითხი — უმარტივესთა თვითჩანასახვის საკითხი. ინფუზორიების საარსებო პირობების შესწავლით ტერეხოვსკიმ თანმიმდევრობით გამოიკვლია ამ უმცირეს არსებათა განვითარება. გულმოდგინე დაკვირვების შედეგად მან საბოლოოდ უარყო გაბატონებული წარმოდგენა იმის შესახებ, თითქოს ინფუზორიები შემთხვევით წარმოიშვებიან მტვრისა და ტალახისაგან. ეს ნაშრომი XVIII საუკუნის რუსული მეცნიერების მიკროსკოპული კვლევის შესანიშნავი მაგალითია. ამ შრომით ტერეხოვსკი გვევლინება, როგორც მკვლევარი—ექსპერიმენტატორი, შეუტიგებელი მოწინააღმდეგე გონებაჭვრეტითი დასკვნებისა, რაც მეტად შორს დგას ბუნების მოვლენების ჭეშმარიტი შეცნობისაგან.

XVIII საუკუნის დამლევს რუსეთში ჩნდება მეცნარეთა მიკროსკოპული გამოკვლევები. ამავე პერიოდს ეკუთვნის ექიმ ა. მ. შუმლიანსკის (1748—1795) პირველ რუსული ჰისტოლოგიური ნაშრომი თირკმლების მიკროსკოპული აგებულების შესახებ. მან შემოიღო სისხლძარღვებისა და თირკმლების საშარდე მილაკებში შეღებილი ფისის ინექციის

მეთოდი, რომლის მეშვეობითაც დაწერილებით შეისწავლა ამ ორგანოს ნატიფი აგებულება. სწორედ მან მოგვცა თირკმლების იმ მიკროსკოპული სტრუქტურების სწორი აღწერა, რომლებსაც ამჟამად ბოუმენის კაპსულებს უწოდებენ. თვით ბოუმენი აღიარებდა, რომ უშმლიანსკიმ პირველმა სწორად შეიცნო ის კავშირი, რომელიც არსებობს მალპიგის სხეულაეებსა და თირკმლების საშარდე მილაკებს შორის. მიუხედავად იმისა, უშმლიანსკის გამოკვლევები ისეთ პერიოდში ტარდებოდა, როცა მიკროსკოპული ტექნიკა განვითარების შედარებით დაბალ დონეზე იდგა.

იმ დროის მიკროსკოპულ გამოკვლევებს ეკუთვნის დ. ს. ს ა მ ო - ი ლ ო ვ ი ჩ ი ს შრომები შავი ჭირის ინფექციის შესახებ.

XVIII საუკუნის მეორე ნახევრიდან სამედიცინო სასწავლებლებში ანატომიისა და ფიზიოლოგიის შესწავლა დაიწყეს მიკროსკოპების გამოყენებით. ხოლო მიკროსკოპული ანალიზის შედეგები შექმნდათ ამ დარგების სახელმძღვანელოებში. ასე თანდათანობით, მიკროსკოპის უპოვლარიზაციასთან ერთად გაჩნდა ადამიანისა და ცხოველთა ორგანოების მიკროსკოპული გამოკვლევები. ამავე პერიოდიდან ფიზიკის სახელმძღვანელოში შეაქვეთ მიკროსკოპის, როგორც ოპტიკური ხელსაწყოს აღწერა.

ამგვარად, რუსეთში XVIII საუკუნის პირველი ნახევარი შეიძლება განვიხილოთ, როგორც მიკროსკოპის ათვისების პერიოდი. ხოლო ამ საუკუნის მეორე ნახევარში სხვადასხვა სპეციალობის მეცნიერთათვის მიკროსკოპი კვლევის აუცილებელ ხელსაწყოდ იქცა.

XVIII საუკუნეში დასავლეთში მიკროსკოპს თითქმის აღარ ხმარობდნენ, ამიტომ ამ პერიოდის შრომებში იშვიათად გვხვდება მიკროსკოპული გამოკვლევები. ეს პერიოდი არის ძირითადად მაკროსკოპული კვლევის ეპოქა.

ჯერ კიდევ არისტოტელე მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ ორგანიზმში არსებობს ერთმანეთის მსგავსი ნაწილები, რომლებსაც მან ერთგვაროვანი უწოდა, და ერთმანეთისაგან განსხვავებული — არაერთგვაროვანი. XVIII საუკუნემდე არისტოტელეს ამ აზრს არსებითი არაფერი მიმატებია. პირველი მეცნიერული წარმოდგენა ქსოვილებზე, როგორც ორგანიზმის ერთგვაროვან ნაწილებზე გამოქვეყნდა XVIII საუკუნის დასასრულს და დაკავშირებულია ფრანგი ექიმის კ. ბ ი შ ა ს (1801) სახელთან. მაცერირებული¹ ორგანოების მაკროსკოპული გამოკვლევების დროს, ბიშამ ივარაუდა, რომ ისინი წარმოიქმნებიან მთელი რიგი უფრო მარტივი სისტემების (ქსოვილების) კომბინა-

¹ მაცერაცია — ორგანოების სხვადასხვა სითხით გარბილება, მათი გაჭირვების მიზნით.

ციის გზით, და, რომ სხვადასხვა ორგანოში მსგავსი ქსოვილები შედის. მისი წარმოდგენა 21 ქსოვილის არსებობის შესახებ მცდარი იყო. ეს განპირობებული იყო იმ უხეში მაკროსკოპული დაკვირვების მეთოდით, რომელსაც იგი იყენებდა მუშაობის დროს.

XIX საუკუნეში კვლავ დაიწყო მიკროსკოპის ფართოდ გამოყენება. ახლა იგი მნიშვნელოვნად გაუმჯობესებული იყო. განახლდა ნატიფი ჰისტოლოგიური გამოკვლევები, რასაც ხელს უწყობდა მიკროსკოპული ტექნიკის მეთოდების შემუშავება.

XIX საუკუნის პირველ მეოთხედში უკრედში აღმოჩენილ იქნა ბირთვი (1825). იგი იპოვნეს ქათმის კვერცხში და უწოდეს ჩანასახოვანი ბუშტუკი. შემდეგ დაწვრილებით აღწერეს მცენარეული უკრედის ბირთვი (1831). მალე უკრედის დანარჩენი შიგთავსის აღსანიშნავად შემოღებული იყო ტერმინი პროტოპლაზმა (1839—1840).

დიდი მიღწევები აღინიშნებოდა აგრეთვე მიკროსკოპულ ანატომიაში. ზოგიერთი ორგანოს აგებულება იმდენად ზუსტად იყო აღწერილი, რომ არსებითი ცვლილებების გარეშე მათ დღემდე შეინარჩუნეს თავისი მნიშვნელობა.

XIX საუკუნის 30-იანი წლებისათვის მნიშვნელოვანი ფაქტობრივი მასალა დაგროვდა მცენარეთა და ცხოველთა მიკროსკოპული აგებულების შესახებ. მცენარეულ უკრედში აღწერილი იყო მისი ძირითადი კომპონენტები: ბირთვი და პროტოპლაზმა. მაგრამ ჯერ არ იყო ცნობილი თუ რა მნიშვნელობა ჰქონდა უკრედს ორგანიზმისათვის, ან როგორ მრავლდება იგი.

1838 წ. გამოვიდა მ. შლეიდენის ნაშრომი, რომელშიც გამოთქმული იყო აზრი, რომ მცენარეული ორგანიზმი უკრედების აგრეგაცია. ავტორი აკვირდებოდა მათ წარმოქმნას არადიფერენცირებული მასიდან და ყურადღება მიაქცია ბირთვის მნიშვნელობას ამ პროცესში. მან გვიჩვენა, რომ ახალი უკრედების ჩამოყალიბება მხოლოდ ბირთვეული ნივთიერების ირგვლივ ხდება.

ტ. შვანმა, როგორც ზოოლოგმა, მ. შლეიდენის ეს წარმოდგენა გაავრცელა ცხოველებზე. ხრტილოვანი ქსოვილისა და ქორდის ქსოვილის შესწავლისას მან ყურადღება მიაქცია ბირთვის როლს უკრედების წარმოქმნის პროცესში და აღმოაჩინა, რომ ეს პროცესი მცენარეებსა და ცხოველებში ერთნაირად მიმდინარეობს. შემდგომი გულმოდგინე მუშაობის შედეგად შვანი დარწმუნდა, რომ ისევე როგორც მცენარეებში, ცხოველური ქსოვილის აგებულების საფუძველია უკრედი. 1839 წელს გამოქვეყნდა შვანის ნაშრომი „მიკროსკოპული გამოკვლევა ცხოველთა და მცენარეთა სტრუქტურისა და ზრდის მსგავსების შესახებ“, სადაც ჩამოყალიბებულია უკრედული თეორია, რომელიც ამტკიცებს ყველა ორგანოს უკრედული აგებულებისა და განვითარების ეტრ-

თობლიობას. ეს თეორია იყო ბიოლოგიური მნიშვნელობის უდიდესი განზოგადება.

მ. შლეიდენსა და ტ. შვანს მრავალი წინამორბედი ჰყავდა, რომლებმაც უჯრედის მრავალფეროვანი ფორმები აღწერეს და მიხედნენ კიდევ მათ მნიშვნელობას. მათ შორის ჩეხი ი. პ უ რ კ ი ნ ი ე, რუსი ბიოლოგი პ. ფ. გ ო რ ი ა ნ ი ნ ო ვ ი და სხვანი.

ფ. ე ნ გ ე ლ ს მ ა მაღალი შეფასება მისცა უჯრედის აღმოჩენას და შეადარა იმ სამ უდიდეს აღმოჩენათა რიცხვს (ენერჯის გარდაქმნა, უჯრედული თეორია და ჩ. დარვინის თეორია), რომლებმაც ახსნეს ბუნების ძირითადი პროცესები ბუნებრივი მიზეზებით და მყარი საფუძველი ჩაუყარეს მატერიალისტურ შეხედულებას ბუნებაზე.

„მხოლოდ ამ აღმოჩენამ შეუქმნა მკვიდრი ნიადაგი ბუნების ორგანული, ცოცხალი პროდუქტების გამოკვლევას — როგორც შედარებითს ანატომიასა და ფიზიოლოგიას, ასევე ემბრიოლოგიას. ორგანიზმების წარმოშობას, ზრდასა და სტრუქტურას საიდუმლოების საბურველი ჩამოცილდა, მანამდე შეუცნობელი სასწაული წარმოდგა პროცესის სახით, რომელიც ხდება ყველა მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმებისათვის არსებითად იდენტური კანონის თანახმად“¹.

უჯრედული თეორიის შექმნა იყო იმ მიკროსკოპული კვლევის დაგვირგვინება, რომელიც ჯერ კიდევ XVII საუკუნეში დაიწყო და საფუძვლად დაედო ნორმალური და პათოლოგიური ანატომიისა და ემბრიოლოგიის განვითარებას.

ცოტა უფრო გვიან დაზუსტდა უჯრედის ცნება: მას განსაზღვრავდნენ როგორც ბირთვის შემცველი პროტოპლაზმის ნაგლეჯს, ხოლო გარსს უკვე აღარ სთვლიდნენ მის ძირითად ნაწილად.

ბირთვის უფრო დეტალურად შესწავლისას აღმოაჩინეს, რომ უჯრედი იყოფა. პირველად ეს პროცესი წარმოედგინათ ბირთვისა და პროტოპლაზმის ორ ნაწილად გადაზონრვის სახით: მალე აღწერეს ბირთვის სტრუქტურის რთული ცვლილებები, რომელიც ხდება გაყოფის დროს და რასაც თან სდევს ქრომოსომების წარმოქმნა. ქრომოსომები პირველად აღმოაჩინეს მცენარეულ უჯრედებში (ი. დ. ჩ ი ს ტ ი ა კ ო ვ ი, ე. ს ტ რ ა ს ბ უ რ გ ე რ ი). მცენარეებში რთული გაყოფის აღმოჩენის შემდეგ იგივე შეამჩნიეს ცხოველურ უჯრედშიც (პ. ი. პ ე რ ე მ ე ჟ კ ო, ვ. ფ ლ ე მ ი ნ გ ი). ეს დაკვირვებები საფუძვლად დაედო რთული გაყოფის პროცესის აღწერას, რომელსაც მიტოზი ანუ კარიოკინეზი უწოდეს. ეს იყო უჯრედული თეორიის არსებითი დადასტურება.

მიკროსკოპისა და ჰისტოლოგიური ტექნიკის შემდგომმა გაუმჯობესებამ მკვლევარებს საშუალება მისცა უფრო ღრმად ჩასწვდომოდნენ

¹ ფ. ე ნ გ ე ლ ს ი. ბუნების დიალექტიკა, „სახელგამი“, 1954, გვ. 203.

თვით უჯრედის ნატიფ აგებულებას: 1875 წ.^წ შესძლეს უჯრედის ცენტრის აღმოჩენა, ხოლო XIX საუკუნის უკანასკნელ წლებში აღწერილ იქნა ქონდრიოსომები და გოლჯის აპარატი. ამგვარად, ორგანიზმთა უჯრედული აგებულების აღმოჩენამ დასაბამი მისცა ც ი ტ ლ ო გ ი ა ს — მეცნიერებას უჯრედის შესახებ.

ამასთან ერთად გრძელდებოდა ქსოვილებისა და ორგანოების მიკროსკოპული შესწავლა. პირველად გამოქვეყნდა ქსოვილების კლასიფიკაცია, რომელიც ეყრდნობოდა ყველა ცოცხალი ფორმის უჯრედული ორგანიზაციის მონაცემებს. ორგანოების უფრო დაწვრილებითმა შესწავლამ გვიჩვენა, რომ ჰისტოლოგიური სტრუქტურების მთელი სრავალგვარობა შეიძლება დაყვანილ იქნას ქსოვილების ოთხ ტიპზე.

ბიოლოგიისათვის უჯრედული თეორიის დადებითი მნიშვნელობის მიუხედავად მას არსებითი ნაკლიც გააჩნდა. ჯერ ერთი, ამ თეორიამ მიიღო ცალმხრივი განვითარება. უჯრედს განიხილავდნენ, როგორც მუღმევს და მისი წარმოშობის საკითხი ჩრდილში რჩებოდა. მეორე — უჯრედის რთული აგებულების აღიარებას თან მოჰყვა მეტად მცდარი წარმოდგენა მრავალუჯრედიან ორგანიზმთა ცალკე უჯრედზე, როგორც დამოუკიდებელ ცოცხალ ერთეულზე. უჯრედის ასეთ ავტონომიურ მდგომარეობას ორგანიზმში ასაბუთებდნენ თავისუფლად მცხოვრებ ერთუჯრედიან უმარტივესთა არსებობით. უჯრედს განიხილავდნენ აბსტრაქტულად. მას სწავლობდნენ მთლიანობის გარეშე, ე. ი. დამოუკიდებლად იმ ორგანიზმისაგან, რომლის ნაწილსაც იგი შეადგენს.

XIX საუკუნის მეორე ნახევარში, მექანიკური მატერიალიზმის აყვავების პერიოდში, როდესაც სავსებით უარყოფდნენ ცოცხალ ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების თვისობრივ თავისებურებას და ესწრაფვოდნენ ყველაფერი აეხსნათ ფიზიკისა და ქიმიის კანონებით, ცდილობდნენ უჯრედისათვის მიეწერათ ცხოველმოქმედების მთელი ის სირთულე, რომელიც მხოლოდ ორგანიზმს ახასიათებს.

უჯრედის ავტონომიურობის იდეას განსაკუთრებულ მკვეთრ ფორმებში ანვითარებდა გერმანელი პათოლოგი რ. ვ ი რ ხ ო ვ ი. იგი უჯრედს მიაწერდა ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების ერთობლიობას და ყველა დაავადების წარმოქმნას ხსნიდა ცალკეულ უჯრედში მომხდარი დარღვევებით. ამით ჩაეყარა საფუძველი ეგრეთ წოდებულ ც ე ლ უ ლ ა რ უ ლ პ ა თ ო ლ ო გ ი ა ს. ვირხოვი უჯრედს თვლიდა დამოუკიდებელ სასიცოცხლო ერთეულად, და მთელ ორგანიზმს განიხილავდა, როგორც უჯრედის უბრალო ჯამს, იგი უჯრედს ადარებდა სახელმწიფოს, სადაც უჯრედებს მოქალაქეების უფლებები ჰქონდათ.

შეხედულება უჯრედზე, როგორც ელემენტარულ ორგანიზმზე ფიზიოლოგიაშიც შეიჭრა. აქ ამ თეორიას ანვითარებდა გერმანელი მეცნიერი მ. ფ ე რ დ ო რ ნ ი. აღმოცენდა ც ე ლ უ ლ ა რ უ ლ ი ფ ი ზ ი -

ო ლ ო გ ი ა. მისი ძირითადი იდეა მდგომარეობდა იმაში, რომ მრავალ-
უჯრედოვან ორგანიზმში ყველა ფიზიოლოგიური მოვლენები განისაზღ-
რება იმ პროცესებით, რომლებიც მიმდინარეობენ ცალკეულ უჯრედში.
უჯრედს მიაწერდნენ სიცოცხლის ყველა დამახასიათებელ თვისებას და
იგიწყებდნენ, რომ იგი რთული ორგანიზმის ნაწილია.

უჯრედზე ასეთმა უკიდურესად შექანისტურმა წარმოდგენამ შექმნა
გადაუღიხნავი სიძნელეები ორგანიზმის მთლიანობის გაგებაში. ამ ჩიხი-
დან გამოსვლის ცდამ ბოლოს და ბოლოს მეცნიერება მიიყვანა არაძატე-
რიალურ „სასიცოცხლო ძალის“ აღიარებამდე, მას დაეკისრა ცალკეულ
უჯრედში არსებული სიცოცხლეების გაერთიანება.

ორგანიზმის რთული მოქმედების დაყვანამ უჯრედის თვისებათა
უბრალო ჯამამდე გამოიწვია მეკეთრად უარყოფითი დამოკიდებულება
უჯრედული თეორიის მიმართ. ამ თეორიის მოწინააღმდეგენი არ ცნობ-
დნენ, რომ ორგანიზმის უჯრედული აგებულება საყოველთაოა, რასაც
ასაბუთებდნენ ისეთი ფაქტებით, როგორიცაა შუალედური არაუჯრე-
დული ნივთიერების არსებობა, რომელსაც ორგანიზმში მნიშვნელოვანი
მოცულობა უკავია, როგორიცაა კუნთოვანი ბოჭკოების არაუჯრედული
აგებულება, ძუძუმწოვართა ერთროციტების უბირთვობა, ეპითელური
უჯრედების შერწყმა ერთ მთლიან საფარველად და ა. შ.

უჯრედული თეორიისადმი კრიტიკული დამოკიდებულება განპირო-
ბებული იყო მისი არასწორი გაგებით. „უჯრედული სახელმწიფოს“
მომხრენი და უჯრედული თეორიის მოწინააღმდეგენი არსებითად მსგავს
მეტაფიზიკურ პოზიციებზე იდგნენ. ისინი უჯრედს განიხილავდნენ
სტატიკურად, უძრავ, გაყინულ მდგომარეობაში, გარემოსთან ყოველ-
გვარი კავშირის გარეშე. უჯრედისადმი ასეთი დამოკიდებულების გამო,
ორგანიზმში მიმდინარე ბევრი მოვლენა აუხსნელი რჩებოდა და უჯრე-
დულ თეორიას არ შეეძლო საყოველთაო აღიარება დაემსახურებინა.

უჯრედული თეორიის მომხრეებსაც და მოწინააღმდეგეებსაც მხედ-
ველობიდან გამორჩათ, რომ მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმები ცოცხალ-
ლი სხეულებია, რომლებიც განუწყვეტლივ ვითარდებიან. ეს თვისება
ორგანიზმს ცალკეულ უჯრედს ამსგავსებს, მაგრამ არ იძლევა იმის
უფლებას, რომ უჯრედი განვიხილოთ, როგორც დამოუკიდებელი ერ-
თეული. უჯრედებს შეუძლიათ შეასრულონ ორგანიზმში სპეციალური
ფუნქციები, განვითარების პროცესში დაკარგონ კიდევ ძირითადი
ელემენტები (ბუბუმწოვართა ერთროციტებში ბირთვის უქონლობა),
და შეინარჩუნონ ძირითადი ბიოლოგიური მნიშვნელობა მკვდარ მდგო-
მარეობაშიც კი (კანის ზედაპირული უჯრედები). აღსანიშნავია, რომ
ორგანიზმში მთელ რიგ მნიშვნელოვან ფუნქციებს ასრულებენ არა-
უჯრედული წარმონაქმნები (საყრდენი მნიშვნელობის უჯრედშორისი
ნივთიერებანი, უჯრედის სეკრეტი).

ამგვარად, უჩრედულმა თეორიამ, რომელიც მეცნიერულ და ცხოველურ ორგანიზმთა აგებულებისა და განვითარების საყოველთაო კანონზომიერებას გამოხატავდა, ბიოლოგიის განვითარებაში დადებითი როლი შეასრულა XIX საუკუნის პირველ ნახევარში, მეორე ნახევარში ამავე თეორიამ მეცნიერები მიიყვანა მეტაფიზიკურ დასკვნამდე, რომ ორგანიზმი წარმოადგენს მხოლოდ უჩრედების უბრალო ჯამს.

ეჭვს გარეშეა, რომ მცენარეებსაც და ცხოველებსაც აქვთ უჩრედული აგებულება, რომელიც ჩამოყალიბდა ხანგრძლივი ევოლუციის პროცესში. მაგრამ მათ ორგანიზმში უჩრედი არ არის უძრავ მდგომარეობაში. იგი, როგორც ნაწილი მთლიანისა, რომელსაც მთლიანად ექვემდებარება, ორგანიზმის განვითარებისა და ცხოველმოქმედების პროცესში, განუწყვეტლივ განიცდის ცვალებადობას.

ორგანიზმი რთული სისტემაა. რომელშიც ორგანოები თავისი ინდივიდუალური განვითარების პროცესში იძენენ მკვეთრად განსაზღვრულ სპეციფიკას, მაგრამ ისევე, როგორც უჩრედები არ წარმოადგენენ ავტონომიურ ნაწილებს. „ვერც მექანიკური შეერთება ძვლებისა, სისხლისა, ხრტილისა, კუნთებისა, ქსოვილებისა და ა. შ.; ვერც ელემენტთა ქიმიური შეერთება ჯერ კიდევ ვერ შეადგენენ ცხოველს“ — წერს ფ. ენგელსი¹ ჰეგელის ციტირებისას. ცალკეულ ორგანოთა ფუნქციები ერთმანეთთან რთულ დამოკიდებულებაშია, რაც აპირობებს შეთანხმებულ მოქმედებას და ორგანიზმის მთლიანობას მის გარემოსთან ერთიანობაში, ყველასათვის ნათელია, — წერს ი. პავლოვი, — რომ ცხოველური ორგანიზმი უკიდურესად რთული სისტემაა, რომელიც შედგება თითქმის დაუსრულებელი ნაწილებისაგან, რომლებიც დაკავშირებულია, როგორც ერთმანეთთან, ისე ერთიანი კომპლექსის სახით გარემომცველ ბუნებასთან, და რომლებიც მასთან წონასწორობაში იმყოფებიან². თვით ორგანიზმის მთლიანობა ი. პ. პავლოვს ესმოდა, როგორც ორგანიზმის გარემო ბუნებასთან ურთიერთდაკავშირებული მოქმედება.

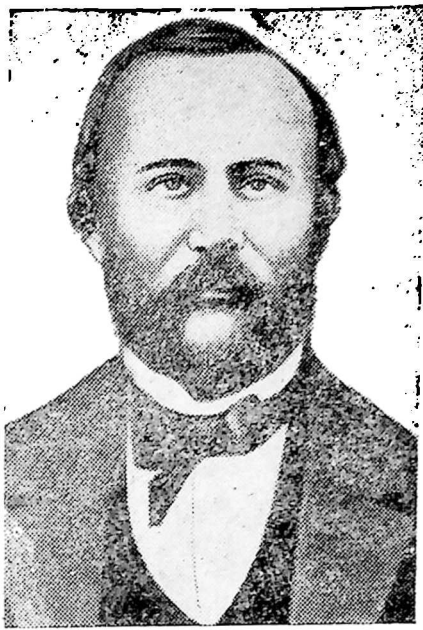
ორგანიზმის მთლიანობის შესახებ ასეთი წარმოდგენა მთლიანად უარყოფს ყოველგვარ აზრს რაღაც არამატერიალური „სასიცოცხლო ძალის“ არსებობის შესახებ. ორგანიზმის მთლიანობას „სასიცოცხლო ძალა“ კი არ განაპირობებს, არამედ ის ურთიერთმოქმედება, რომელიც თავიდანვე მყარდება განვითარებად ჩანასახსა და მის გარემო ბუნებას შორის. „ურთიერთმოქმედება — პირველი რამაა, რაც ჩვენს წინ წარსდგება, როდესაც მოძრავ მატერიას განვიხილავთ“³.

¹ ფ. ენგელსი. ბუნების დიალექტიკა, სახელგამი, 1954, გვ. 221.

² И. П. Павлов. Полное собрание трудов, т. II, Изд-во АН СССР, 1946, стр. 452.

³ ფ. ენგელსი, ბუნების დიალექტიკა, სახელგამი, 1954, გვ. 241.

ამგვარად, XIX საუკუნესა და XX საუკუნის დასაწყისში ჰისტოლოგიის განვითარებას საზღვარგარეთ მოჰყვა უხეში მექანიკური წარმოდგენა ორგანიზმის უკრედული აგებულების შესახებ, რომელიც აუცილებლად მივიდოდა იდეალიზმამდე.



ნ. მ. იაკუბოვიჩი (1817—1879).

რუსული მეცნიერების მთელი ისტორიას, მათ შორის ჰისტოლოგიისა, იმ განსაკუთრებული პირობების კვალი ამჩნევია, რომელშიც ვითარდებოდა რევოლუციამდელი რუსეთი. კლასობრივ წინააღმდეგობათა სიმძაფრეს, თვითმპყრობელობის შეუპოვებელ ბრძოლას დემოკრატიულად მოაზროვნე ელემენტებთან, უპირატესობას, რომელიც ენიჭებოდა უცხოელებს, არ შეიძლებოდა გავლენა არ მოეხდინა რუსული

ბუნებისმეტყველების განვითარების თავისებურებაზე. რუსეთის საუკეთესო მეცნიერები თავგამოდებით იცავდნენ და განამტკიცებდნენ მშობლიური მეცნიერების დამოუკიდებელ მნიშვნელობას. ჰისტოლოგია, ისევე როგორც ბუნებისმეტყველების სხვა დარგები ვითარდებოდა რუსული მეცნიერების მოწინავე ადამიანთა ნაშრომებში.

XIX საუკუნის დასაწყისიდან, ფიზიოლოგებმა და ანატომებმა სულ უფრო მეტი ყურადღება მიაქციეს სხეულის ნაწილების ნატიფი აგებულების შესწავლას. დაწყებული 50-იანი წლებიდან, ფიზიოლოგიისა და ანატომიის უნივერსიტეტის კურსში ჰისტოლოგიას მნიშვნელოვანი ადგილი ეთმობა. მიკროსკოპული კვლევა სისტემატურ ხასიათს იღებს. 60-იან წლებში ჰისტოლოგია, როგორც დამოუკიდებელი მეცნიერება გამოეყო ანატომიასა და ფიზიოლოგიას. ჰისტოლოგიის კათედრები იხსნება ჯერ მოსკოვისა და ლენინგრადის უნივერსიტეტის სამედიცინო ფაკულტეტზე (1869), შემდეგ კი ყაზანში, კიევისა და ხარკოვში. ამ კათედრებთან ყალიბდება ლაბორატორიები.

რუსეთში პირველი ჰისტოლოგები იყვნენ ნ. მ. იაკუბოვიჩი (1817—1879), ფ. ვ. ოვსიანიკოვი (1827—1906). ამ მეცნიერთა შესანიშნავი ნაშრომები ტვინისა და ნერვების მიკროსკოპულ აგე-



ფ. ვ. ოქსიანიკოვი (1827—1926).

ბულების შესახებ მშობლიური პისტოლოგის საგანძურში შევიდა და საწყისი მისცა მის წარმატებით განვითარებას.

განსაკუთრებულ ყურადღებას იმსახურებენ ნ. მ. იაკუბოვიჩის შრომები ცენტრალური ნერვული სისტემის შესახებ. გულდასმითა ანალიზმა ავტორს საშუალება მისცა დაედგინა ნეირალური ელემენტების (მისივე გამოთქმით) სხვადასხვაობა, რომლებიც აპირობებენ ნერვული სისტემის რთულ მოქმედებას. მან პირველმა დაჰყო ნერვული „უჯრები“ (ასე უწოდებდა იგი უჯრედებს) დიდ-მამოძრავებელ და მცირე-მგრძნობიარე უჯრებად. მისი გამოკვლევების ღირსება იმაშია, რომ იგი არ იფარგლებოდა პისტოლოგიური ელემენტების მარტო

მორფოლოგიური დახასიათებით. ტვინის „უჯრების“ აღწერისას იაკუბოვიჩი მხედველობაში იღებდა ყველა იმ თვისებას, რომელიც ახასიათებს ცოცხალ უჯრედს. მის შრომებში გაცკრით გამოთქმულია ფორმისა და ფუნქციის განუყოფელობის იდეა. პისტოლოგიური ელემენტების აღწერისადმი ასეთ მიდგომას მივყავართ სწორ დასკვნამდე, რომ ზურგის ტვინის სხვადასხვა ნაწილის მორფოლოგიური თავისებურება დაკავშირებულია მათ ფუნქციასთან. იაკუბოვიჩმა საფუძველი ჩაუყარა აგრეთვე ორგანოთა შედარებით-პისტოლოგიურ შესწავლას.

პისტოლოგის შემდგომი განვითარება რუსეთში დაკავშირებულია ა. ი. ბაბუხინის, კ. ა. არნშტეინის, პ. ი. პერემეჟკოსა, მ. დ. ლავდოვსკის და სხვა მრავალ მეცნიერთა სახელთან. ესენი იყვნენ პირველი რუსული პისტოლოგთა სკოლის მიმდევრები.

ა. ი. ბაბუხინი (1835—1891) სათავეში ჩაუდგა მოსკოვის უნივერსიტეტში დაარსებულ პისტოლოგის კათედრას. მისმა ორგანიზატორულმა და პედაგოგიურმა მოღვაწეობამ ხელი შეუწყო ამ მეცნიერების წარმატებით განვითარებას რუსეთში. ბაბუხინის შრომები ზოგიერთი ხერხემლიანის თვალის ბადურის შედარებითი შესწავლის

შესახებ და გამოკვლევები თევზების ელექტრული ორგანოს განვითარების ირგვლივ, დღესაც ინარჩუნებენ თავის მნიშვნელობას.

მ. დ. ლავდოვსკი იყო პეტერბურგის სამხედრო-სამედიცინო აკადემიის პროფესორი. მან ფ. ვ. ოვსიანიკოვთან ერთად შექმნა პირველი რუსული სახელმძღვანელო ჰისტოლოგიაში.

ჰისტოლოგიის განვითარებაში უდიდესი როლი ითამაშა ყაზანის უნივერსიტეტის ლაბორატორიამ, რომელიც ა. ა. ზავეარზინის სამართლიანი თქმით „ჰისტოლოგიური მეცნიერების აკვანი“ იყო. სწორედ აქ ჩაეყარა საფუძველი ნერვული სისტემის მიკროსკოპული აგებულების სისტემატურ გამოკვლევას. რომლის შესწავლაშიც ჩვენს მეცნიერებს დიდი ღვაწლი მიუძღვით.



ა. ი. ზავეზინი (1835—1891).

მეთილენლურჯის მეთოდი, რომელსაც ბევრი მკვლევარი ამჟამადაც წარმატებით იყენებს, პირველად შემოიღო ყაზანის უნივერსიტეტის ჰისტოლოგიის კათედრის გამგემ კ. ა. არნშტეინმა. შემდგომში ეს მეთოდი ბრწყინვალედ დაამუშავეს მისმა მოწაფეებმა. იგი ჰისტოლოგიაში შევიდა, როგორც ნერვული სისტემის ცოცხლად შეღებვის ერთ-ერთი ძირითადი მეთოდი. არნშტეინმა ამ მეთოდით ჩაატარა სამუშაოების დიდი სერია ეპითელიუმში, გლუვ კუნთებსა და ჭირკვლოვან უჯრედებში ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებათა შესასწავლად. კ. ა. არნშტეინისა და მისი მოწაფეების (ა. ნ. მისლავსკის, ა. ს. დოგელის და სხვათა) სახელებთან არის დაკავშირებული კაბიტალური შრომები ნერვული სისტემის მორფოლოგიის შესახებ (ნერვულ დაბოლოებათა, ნერვული ბოჭკოების, ნერვული კვანძების შესწავლის შესახებ). ჰისტოლოგიური გამოკვლევების რიცხვი ყოველწლიურად მნიშვნელოვნად იზრდებოდა. ორგანოებისა და ქსოვილების ნატიფი აგებულების შესახებ ა. ი. ზავეზინის, კ. ა. არნშტეინის და მათი მოწაფეების შესანიშნავ გამოკვ-



ლევებთან ერთად გამოქვეყნდა ნაშრომები უჯრედის შესახებაც. ციტოლოგიის და აგრეთვე ექსპერიმენტული კვლევის დარგში უდიდესი მნიშვნელობა აქვს ი. დ. ჩისტიაკოვის, პ. ი. პერემეჟკოს, ვ. ი. ბელიაევისა, ი. ი. გერასიმოვის შესანიშნავ შრომებს.

ჰისტოლოგია მკვლევართა სულ უფრო მეტ ყურადღებას იპყრობდა. XX საუკუნის დასაწყისში ჰისტოლოგიის საკითხებს ამუშავებდნენ არა მარტო სამედიცინო ფაკულტეტებზე. ჰისტოლოგიისა და ემბრიოლოგიის დამოუკიდებელი კათედრები დაარსდა უნივერსიტეტების საბუნებისმეტყველო განყოფილებებზე

ბ. ი. ლავრენტიევი (1892—1944).

(მოსკოვში მხოლოდ 1914 წ.). პირველად ეს კურსი იკითხებოდა როგორც ფაკულტატური, მაგრამ მალე იგი პროგრამაში შევიდა, როგორც სავალდებულო, ურომლისოდაც წარმოუდგენელი იყო ბიოლოგიის შესწავლა.

თუ XIX საუკუნის მეორე ნახევარში ჰისტოლოგიას მხოლოდ აღწერილობითი მიმართულება ჰქონდა, XX საუკუნეში იგი თანდათან გამდიდრდა შედარებითი და ექსპერიმენტული ნაშრომებით. მედიცინის დარგში აღმოცენებული ჰისტოლოგია არ ემსახურებოდა მხოლოდ პრაქტიკულ ინტერესებს. თუმცა მას ჯერ არ ჰქონდა ევოლუციური შინაარსი, იგი მაინც ვითარდებოდა, როგორც შედარებითი და ექსპერიმენტული მეცნიერება. ჯერ კიდევ ნ. მ. იაკუბოვიჩი აღნიშნავდა შედარებითი კვლევის აუცილებლობას. მნიშვნელოვანი მონაცემები თვალის ბადურის განვითარების შესახებ ა. ი. ბაბუხინმა სწორედ შედარებითი კვლევის მეთოდით მიიღო ხერხემლიანთა ზოგიერთ წარმომადგენელზე დაკვირვებით. ერთროციტის ბირთვის რთული გაყოფის შესწავლისას პ. ი. პერემეჟკო არ დაკმაყოფილდა ამფიბიების მხოლოდ ერთი სახეობით. ბირთვის მიტოზურ ფიგურებს

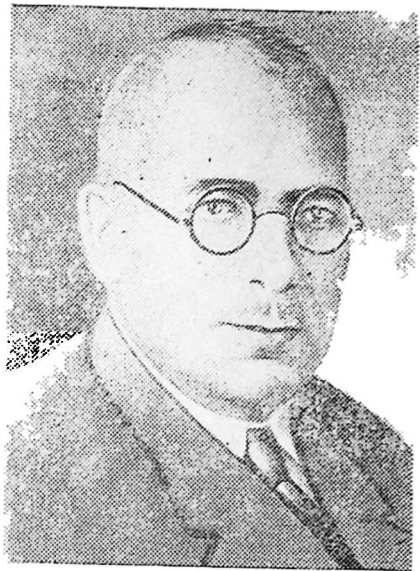
იგი აკვირდებოდა ამ კლასის სხვადასხვა სახეობის ერთრო-
ციტებში. დაბოლოს, იმავე XIX
საუკუნეს ეკუთვნის ი. ი. მე-
ჩნიკოვის (1845—1916)
ცნობილი შრომები მიძღვნილი
უჯრედშიდა მონელების შედარე-
ბით შესწავლისადმი, რომე-
ლიც საფუძვლად დაედო ანთე-
ბის ფაგოციტურ თეორიას.

რუსული ჰისტოლოგიის ფუ-
ძემდებლების (ნ. მ. იაკუბოვიჩი,
ფ. ვ. ოვსიანიკოვი, ა. ი. ბაბუხინი,
კ. ა. არნშტეინი და სხვ.) დაწყე-
ბულ საქმეს წარმატებით აგრძე-
ლებდნენ მათი მოწაფეები. მოს-
კოვის ჰისტოლოგიის კათედრას
ა. ი. ბაბუხინის სიკვდილის შემ-

დეგ სათავეში ჩაუდგა ი. ფ. ოგ-
ნიოვი. ლენინგრადში ჰისტოლო-

გიური სკოლა შექმნა კ. ა. არნშტეინის მოწაფემ ა. ს. დოგელმა ა.
დოგელის მოწაფე იყო ა. ა. ზავარზინი (1886—1945), რომელიც
სამართლიანად ითვლება საბჭოთა ევოლუციური ჰისტოლოგიის შემ-
ქმნელად. ა. ნ. მისლავსკი სათავეში ჩაუდგა ყაზანის ჰისტოლო-
გიურ ლაბორატორიას, სადაც განაგრძო არნშტეინის მიერ დაწყებუ-
ლი მუშაობა ნერვული სისტემის შესწავლის დარგში. ა. ნ. მისლავსკის
სკოლას ეკუთვნის დიდი საბჭოთა ჰისტოლოგი ბ. ი. ლავრენტიევი
(1892—1944), რომელმაც თავის მხრივ შექმნა ჰისტოლოგიური სკო-
ლა. ამ სკოლას მეტად დიდი მიღწევები აქვს ნერვული სისტემის
კვლევაში. მხოლოდ ვეგეტატიური ნერვული სისტემის მის ფუნქცი-
ასთან კავშირში ისტორიული და ინდივიდუალური განვითარების შეს-
წავლის გზით შესძლო ბ. ი. ლავრენტიევმა ამოეხსნა ნერვული სისტე-
მის ამ მეტად მნიშვნელოვანი ნაწილის ნამდვილი აგებულება.

არანაკლები მნიშვნელობა აქვს ბ. ი. ლავრენტიევის შრომებს ნეი-
როჰისტოფიზიოლოგიის დარგში. „ჩვენ გვესაჭიროება ნერვული სის-
ტემის მორფოლოგიის იმდაგვარი შესწავლა, — ამბობდა ბ. ი. ლავრენ-
ტიევი, — რომელიც მიგვიყვანს მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიუ-



ა. ა. ზავარზინი (1886—1945).

რი ცოდნის ნამდვილ სინთეზამდე“. ეს იდეა მან განახორციელა საქმით. ჰისტოლოგიურ სტრუქტურას იგი მუდამ ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტის დახმარებით იკვლევდა.

საბჭოთა მეცნიერები, რომლებმაც ძველი რუსი ჰისტოლოგებისაგან მემკვიდრეობით მიიღეს კვლევის შედარებითი და ექსპერიმენტული მეთოდები, განაგრძობდნენ ძველი ევოლუციონისტების, ი. ი. მეჩნიკოვის, ა. თ. კოვალევის, ვ. თ. კოვალევის, კ. ა. ტომირიაშევის ტრადიციებს, მათ შექმნეს ევოლუციური ჰისტოლოგია, რომლის ფუძემდებელია, როგორც უკვე აღინიშნა, ა. ა. ზავარზინი. ქსოვილების წარმოშობის პრობლემისადმი ევოლუციურმა მიდგომამ, ჰისტოლოგია დააყენა მომიჯნავე ბიოლოგიურ მეცნიერებათა გვერდით.

კვლევის შედარებით-ექსპერიმენტული მეთოდის გამოყენებით, საბჭოთა ჰისტოლოგიამ მიაღწია დიდ წარმატებებს ადამიანისა და ცხოველების ქსოვილებისა და უჯრედების შესწავლის დარგში.

დიდი მიღწევები მოიპოვეს საბჭოთა მეცნიერებმა ნერვული სისტემის შედარებით და ექსპერიმენტულ შესწავლასა (ა. ა. ზავარზინი, ბ. ი. ლავრენტიევი და სხვ.) და შინაგანი სეკრეციის ორგანოთა აგებულების კვლევის დარგში (ა. ვ. ნემილოვი, ა. ვ. რუმინციევი). ასეთივე წარმატებები აღინიშნება აგრეთვე ანთებითი პროცესების შედარებითი შესწავლისას (ა. ა. ზავარზინი, ფ. მ. ლაზარენკო, ე. ს. დანიანი).

ევოლუციური ჰისტოლოგიის განვითარებისათვის დიდი შენაძენია ნ. დ. ნასონოვის და მისი მოწაფის ვ. ი. ალექსანდროვის შრომები უჯრედის ფიზიოლოგიის შესწავლის დარგში, ნ. გ. ხლოპინის შრომები ქსოვილების განვითარებისა და აგებულების ექსპერიმენტული გამოკვლევები, გ. კ. ხრუშჩოვის ლეიკოციტური სისტემების შედარებითი-ჰისტოლოგიური შესწავლა. წარმატებით მიმდინარეობს მუშაობა ჰისტოქიმიაში (ა. ლ. შაბადაში, გ. ი. როსკინი და სხვ.).

მოწინავე რუს მეცნიერთა ტრადიციების ერთგულ მიმდევარს საბჭოთა ჰისტოლოგიას, სრული უფლება აქვს იამაყოს მოპოვებული მიღწევებით. მის მიერ ახლო მომავლისათვის დასახული ამოცანები ითვალისწინებენ არა მარტო ღრმა თეორიულ კვლევას, არამედ მათ პრაქტიკულ გამოყენებასაც მედიცინაში, ვეტერინარიასა და მეცხოველეობაში.

§ 2. მცენარეული და ცხოველური უჯრედები

მცენარეული და ცხოველური უჯრედების აგებულების მსგავსება. ყოველ ცოცხალ ორგანიზმს აგებულების მრავალფეროვნებისა და დიდი განსხვავების მიუხედავად აქვს ბევრი მსგავსი თავისებურება, რაც მათი ერთიანი წარმოშობის მაჩვენებელია. ყველა მცენარეს, ცხოველსა თუ ადამიანს ახასიათებს უჯრედოვანი აგებულება. მათი უჯრედი თავისი მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური თვისებებით ერთმანეთის მსგავსია: ისინი შედგებიან ბირთვისა და ციტოპლაზმისაგან, მათ ახასიათებთ ნივთიერებათა ცვლა, აგზნებადობა, ზრდა და გამრავლება.

უჯრედის ცნება წარმოიშვა მცენარეული ობიექტების მიკროსკოპიული შესწავლის შედეგად. ტერმინი „უჯრედი“, სათანადოდ შერჩეული სიტყვა არ არის. ეს სიტყვა გულისხმობს კედლებით შემოფარგულულ სივრცეს და სრულიადაც არ ესაბავს ჩვენს წარმოდგენას ცოცხალი უჯრედის რთულ, შინაგან აგებულებაზე. თანამედროვე წარმოდგენა უჯრედზე მნიშვნელოვნად შეცვლილია იმასთან შედარებით, რაც იყო მისი აღმოჩენის პერიოდში. უჯრედის შინაგანი სტრუქტურის და მისი ცხოველმოქმედების შესწავლამ ცხადჰყო ის დიდი სირთულე, რომელიც ამ წარმონაქმნს ახასიათებს და გვიჩვენა რაოდენ შეუფერებელია ეს სიტყვა მისი შინაარსისათვის. იყო ბევრი ცდა ტერმინი „უჯრედი“ შეცვლილიყო უფრო ზუსტი და მეტნაკლებად ამომწურავი სიტყვით, მაგრამ ყოველივე ცდამ უშედეგოდ ჩაიარა და ეს ტერმინი დღემდე შემორჩა. რაც შეეხება მის განსაზღვრას, ყველაზე მეტი აღიარება ჰპოვა XIX საუკუნეში შემოღებულმა განსაზღვრამ, რის მიხედვითაც უჯრედი წარმოადგენს ბირთვის შემცველ პროტოპლაზმის გუნდას. მაგრამ ასეთი განსაზღვრა არ იძლევა სრულ წარმოდგენას უჯრედის რთულ აგებულებაზე.

უჯრედი არის ცოცხალი ნივთიერების ორგანიზაციის ერთ-ერთი ფორმა, რომელიც საფუძვლად უდევს ადამიანის, ცხოველებისა და მცენარეების ორგანიზმების აგებულებასა და განვითარებას.

პროტოპლაზმას, რომელიც გარს ერტყმის ბირთვის, ეწოდება ციტოპლაზმა. მასში აღინიშნება სპეციალურად დიფერენცირებული წარმონაქმნები და ჩანარები. წარმონაქმნებს ეკუთვნის ორგანოიდები. ზოგი ორგანოიდი გვხვდება ყველა ცხოველისა და მცენარის უჯრედებში, ზოგი კი ყველა ცხოველსა და ზოგიერთ მცენარეში. მაგალითად მიტოქონდრიები, ენდოპლაზმური რეტიკულუმი დამახასიათებელია ყველა უჯრედისათვის. უჯრედის ცენტრი აღწერილია ცხოველურ უჯრედებში და უმდაბლესი მცენარეების უჯრედებში, გოლჯის აპარატი

კი დღემდე ითვლებოდა მხოლოდ ცხოველური უჯრედის ორგანოდად. ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევებით შესაძლებელი გახდა ამ წარმონაქმნის აღმოჩენა მცენარეულ უჯრედშიც. უჯრედის ჩანართები შეიძლება იყოს საკვები მასალის მარაგი, ნივთიერება, რომელიც უნდა გამოიყოს უჯრედიდან, სხვადასხვა სეკრეტი და, ბოლოს, პიგმენტები.

უჯრედის დამახასიათებელ ყველა წარმონაქმნს აქვს განსაზღვრული სტრუქტურა და დამოუკიდებელი მნიშვნელობა. მიუხედავად ამისა, ისინი მხოლოდ შეთანწყობილი ურთიერთმოქმედებით ქმნიან ერთიან სისტემას, რომელიც უზრუნველყოფს უჯრედში მიმდინარე ცხოველ-მოქმედების პროცესებს და ნივთიერებათა ცვლას უჯრედსა და გარემოს შორის. ამ ნივთიერებათა ცვლის რეგულაცია ხორციელდება პლაზმური მემბრანით (უჯრედის გარსით), რომელიც გააჩნია, როგორც მცენარეულ ისე ცხოველურ უჯრედს.

პლაზმური მემბრანა მეტად თხელია და სინათლის მიკროსკოპში არ ჩანს. ელექტრონული მიკროსკოპის გამოკვლევებით გამოვლინდა მისი აგებულება. მემბრანა სამშრიანია და წარმოქმნილია ორი ცილოვანი შრით, რომელთა შორის მდებარეობს ლიპოიდური შრე. მემბრანის

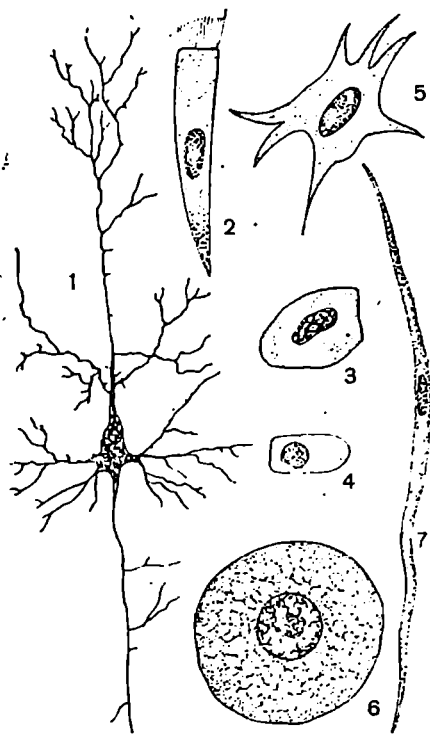
სისქე 75Å, უჯრედის სიციცხლისათვის მას დიდი მნიშვნელობა აქვს: იგი გამოყოფს უჯრედს გარემოდან, და ამავე დროს უზრუნველყოფს ნივთიერებათა ცვლას უჯრედსა და გარემოს შორის.

განსხვავება მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედების აგებულებაში შორის. მცენარეული და ცხოველური უჯრედების აგებულების ერთიანობის მიუხედავად მათ შორის არსებობს განსხვავებაც, ეს ეხება, როგორც მათ გარეგნულ ფორმასა და ზომას, ასევე შინაგან აგებულებას.

უმეტესი მცენარეული უჯრედების პლაზმური მემბრანა გარშემოკრულია მკვრივი, სქელი გარსით, რომელიც შედგება უჯრედის ისა ანუ ცელულოზისაგან. ასეთი გარსის არსებობა აპირობებს უჯრედის მკვეთრ საზღვრებსა და მის ნათლად გამოხატულ უჯრედოვან აგებულებას. ამით აიხსნება ის, რომ პირველად სწორედ მცენარეებში აღმოაჩინეს უჯრედი და აღწერეს მისი აგებულება.

მცენარეული და ცხოველური უჯრედები კიდევ უფრო მეტად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან თავისი ფორმით. მცენარეებში უჯრედები მჭიდროდ არიან ერთმანეთთან განლაგებული და ერთმანეთზე ზედდაწოლის შედეგად აქვთ ერთფეროვანი, პოლიგონალური ფორმა. ცხოველური უჯრედები კი ამ მხრივ მეტად მრავალგვარია და შეიძლება ჰქონდეთ მრგვალი, ოვალური, თითისტარისებრი, პრიზმული, ვარსკვლავისებრი ფორმა (სურ. 1). (მრავალ ცხოველურ უჯრედთა ფორმის თავისებურება განისაზღვრება მათი ფუნქციით. მა-

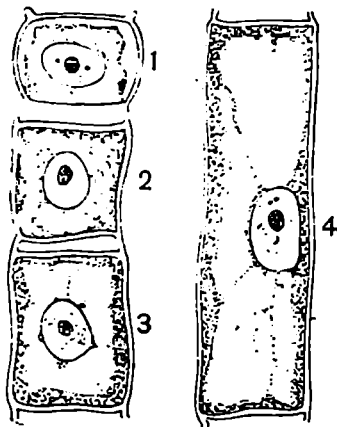
გალითად, მოძრავი ქსოვილის — სისხლის უჯრედები, რომელსაც ტროფიკული მნიშვნელობა აქვს, — მრგვალია და თავისუფლად შეწონილია თხევად პლაზმაში. ნერვულ უჯრედებს, პირიქით, აქვთ რთული ფორმა და აღჭურვილი არიან მორჩებით, რომლებიც გალიზიანებას დიდ მანძილზე გადასცემენ. გლუვი კუნთოვანი ქსოვილის უჯრედები წაგრძელებულია, თითისტარისებრი: მათი დაგრძელებისა და დამოკლების მონაცვლეობით ხორციელდება მექანიკური მუშაობა — მოძრაობა.



სურ. 1. ცხოველური ორგანიზმის სხვადასხვა უჯრედი:

- 1 — ნერვული; 2, 3, 4, — ეპითელური; 5 — შემაერთებელქსოვილოვანი, 6 — კვერცხუჯრედი; 7 — კუნთოვანი.

დაბოლოს, მცენარეული უჯრედები, როგორც წესი, ბევრად მსხვილია ცხოველურ უჯრედებზე, ვინაიდან მათი ციტოპლაზმა შეიცავს დიდი რაოდენობით უჯრედულ წვენს. წვენის შემცველი ვაკუოლები ავსე-



სურ. 2. უჯრედის წვენის წარმოშობა ხახვის ფესვის უჯრედებში:

1 — ახალგაზრდა უჯრედი, რომელშიც წვენი ჯერ არ არის; 2 — უჯრედი, რომელშიც ჩნდება წვენი; 3 და 4 — უჯრედები, რომელშიც დიდი რაოდენობითაა წვენი.

ბენ, თითქმის მთელ უჯრედს, ისე რომ ბირთვი თავსდება გარსთან ახლომდებარე ციტოპლაზმაში ან უჯრედის ცენტრში, რომელსაც

გარს აკრავს მცირე რაოდენობის ციტოპლაზმა (სურ. 2). ცხოველური უჯრედები არ შეიცავენ უჯრედის წვეს და ამიტომ მცენარეულ უჯრედებზე ბევრად მცირენი არიან. მიუხედავად ამისა მათ შორისაც ვხვდებით საკმაოდ მსხვილ უჯრედებს. მაგალითად, ძუძუმწოვრებში იმ უჯრედებთან ერთად, რომლებიც იზომებიან მხოლოდ რამოდენიმე მიკრონით, არსებობენ უჯრედები, რომელთა დიამეტრი რამოდენიმე ათეულ მიკრონს აღწევს. აღსანიშნავია, რომ ერთიდაიგივე ქსოვილის უჯრედების ზომა, როგორც წესი მუდმივია და არ არის დამოკიდებული სხეულის სიდიდეზე. ორგანოების სხვადასხვა სიდიდე შედეგია უჯრედების სხვადასხვა რაოდენობისა. †

უჯრედის წვენი აპრობებს არა მარტო მცენარეული უჯრედის სიდიდეს. გარემოდან წყლის შეწოვის შედეგად იგი ქმნის დიდ შიდაწნევას — ტ უ რ გ ო რ ს, რომელიც უზრუნველყოფს უჯრედის გარსის დაჭიმულობას. ამით არის განპირობებული მცენარეული უჯრედებისა და მათ მიერ შექმნილი შრეების დრეკადობა. ცხოველურ უჯრედებს უჯრედული წვენი არ გააჩნიათ, ისინი შიდაწნევას მოკლებულნი არიან, რის გამოც მათ მიერ შექმნილი ქსოვილები რბილია.

§ 3. პროტოპლაზმა

ქიმიური შედგენილობა. პროტოპლაზმა მეტად მოძრავი სისტემაა, მასში განუწყვეტლივ მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის გამო იგი მუდმივ ცვალებადია. მისი ქიმიური ანალიზი საკმაოდ რთულია, რადგან დაკავშირებულია ცოცხალი ნივთიერების ღრმა ცვლილებებთან და მის სიკვდილთან.

ქიმიური ანალიზით ირკვევა, რომ პროტოპლაზმა ყოველთვის შეიცავს ნ ა ხ შ ი რ ბ ა დ ს, ჟ ა ნ გ ბ ა დ ს, წ ყ ა ლ ბ ა დ ს, ა ზ ო ტ ს, გ ო გ ი რ დ ს, ფ ო ს ფ ო რ ს, ქ ლ ო რ ს, ნ ა ტ რ ი უ მ ს, კ ა ლ ც ი უ მ ს, კ ა ლ ი უ მ ს, რ კ ი ნ ა ს, მ ა გ ნ ი უ მ ს, ა ლ უ მ ი ნ ს. ამ ელემენტების გარდა შეიძლება შეგვხვდეს ს ქ ი ლ ე ნ ძ ი, ს ი ლ ი ც ი უ მ ი, ლ ი თ ი უ მ ი, ფ თ ო რ ი და სხვა.

ცოცხალ ნივთიერებაში ყველაზე მეტად გავრცელებულია: ნახშირბადი, ჟანგბადი, წყალბადი და აზოტი. ამ ელემენტების შემცველობა სხვადასხვა ცხოველს სხვადასხვა ორგანოსა და ქსოვილში ერთნაირი არ არის. ყველაზე მეტი რაოდენობით ისინი შეიცავენ ჟანგბადსა და ნახშირბადს. ჟანგბადის შემცველობა საშუალოდ 50—60 %, ხოლო ნახშირბადის — 30-დან 50 %-მდე. წყალბადის და აზოტის შემცველობა მერყეობს 10 %-ის ფარგლებში. დანარჩენი ელემენტების რაოდენობა, რომელსაც პროტოპლაზმა მუდმივად შეიცავს, იზომება მეთოდით,

მეასედი და ზოგჯერ უფრო ნაკლები პროცენტებით. აღნიშნული ელემენტები შედიან პროტოპლაზმის რთულ ორგანულ და ანორგანულ ნაერთთა შედგენილობაში. უჯრედში შედის მრავალი მნიშვნელოვანი ნაერთი, რომელიც შედგება შედარებით მცირე ზომის მოლეკულებისაგან, ხოლო თვისებები, რომლებიც აპირობებენ უჯრედის სიცოცხლეს, დაკავშირებულია მაკრომოლეკულებით¹ შექმნილ ნაერთებთან. ამ უკანასკნელს მიეკუთვნება ცილები და ნუკლეინის მკვებები. მართალია პროტოპლაზმაში ამ უკანასკნელთა შემცველობა გაცილებით ნაკლებია. ვიდრე წყლის, მაგრამ სწორედ ისინი განსაზღვრავენ ცოცხალი ნივთიერების აგებულებას და მის ფუნქციონებს. ცილის შესახებ ჯერ კიდევ ენგელსი წერდა:

„ყველგან, სადაც სიცოცხლეს ვხვდებით, იგი რაიმე ცილოვან სხეულთანაა დაკავშირებული, და ყველგან, სადაც მოიპოვება ცილოვანი სხეული, რომელიც დაშლის პროცესში არ იშუოვდება, იქ გამოუყლებლივ სიცოცხლის მოვლენებსაც ვხვდებით“².

ცილები — მეტად რთული ნაერთია. ცილის მოლეკულაში შემავალი ატომების დიდი რაოდენობა აპირობებს მის მაღალ მოლეკულურ მასას — 13.000 და მეტი. ჰემოგლობინს (ერითროციტების ძირითადი ნაწილი) აქვს 63000 მოლეკულური მასა. უჯრედის პროტოპლაზმა შეიცავს 10—20% ცილას.

ცილა თავისი ქიმიური შედგენილობით აზოტის, ნახშირბადის, ჟანგბადის და წყალბადის ნაერთია. ცილებისთვის დამახასიათებელია აზოტის შემცველობა, რომლის არსებობაც ცილოვან ნაერთებს ანსხვავებს ნახშირწყლებისა და ცხიმებისაგან. ჩანათვლილი ელემენტების გარდა, ცილები შეიცავენ გოგირდს, ხოლო ზოგი მათგანი — ფოსფორს. ცილების მშრალი ნივთიერების მეტი ნაწილია ნახშირბადი.

ცილოვანი ნაერთები მეტად მრავალნაირია და ერთმანეთისაგან განსხვავდება შედგენილობის სირთულით. ორგანიზმებში სხვადასხვა ცილას სხვადასხვა მნიშვნელობა აქვს.

არსებობს მარტივი ცილები — ოროტინი, მათ შორის ყველაზე მნიშვნელოვანია ალბუმინები (სისხლის შრატის ალბუმინები) და გლობულინები (სისხლის ფიბრინოგენი, კუნთის ცილა). მარტივ ცილებს ეკუთვნის აგრეთვე პროტეინოიდები (კოლაგენი, ქონდრინი, ოსეინი, კერატინი), რომლებიც საყრდენი ქსოვილების ძირითად მასალას წარმოადგენენ.

უჯრედის სიცოცხლისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვთ რთულ ცი-

¹ მოლეკულები, რომელთა მოლეკულური მასა 5000 ნაკლები არ არის.

² ფ. ენგელსი, ახტი-დიურიზმი, სახელგამი, 1952, გვ. 97.

ლებს — პროტეინებისა და არაცილოვანი ხასიათის ნივთიერებათა ნაერთს. მათ მიეკუთვნება, მაგალითად, პროტეინისა და ნუკლეინის მჟავას ნაერთი — ნუკლეოპროტეიდები (შედიან ბირთვების შედგენილობაში), პროტეინისა და ცხიმების ნაერთი — ლიპოპროტეიდები (აღმოჩენილია მიტოქონდრიებში, გოლჯის აპარატში), პროტეინებისა და ნახშირწყლების ნაერთი — გლიკოპროტეიდები (ლორწოვანი ნივთიერებანი). რთული ცილაა აგრეთვე ჰემოგლობინი, რომლის შედგენილობაშიც შედის რკინა.

საკმლის მომწებელი ფერმენტების გავლენით ცილები ადვილად იშლება უფრო მარტივ ნაერთებად. მარტივი ცილების დაშლის საბოლოო პროდუქტია ამინმჟავები. რთული ცილებისა კი — ამინმჟავები და მასში შემაჯავალი არაცილოვანი კომპონენტი. ცილების გახლეჩის დროს მიღებული ამინმჟავები ხმარდება ახალი ცილების შენებას. პროტოპლაზმის თავისებურება სწორედ იმაში მდგომარეობს, რომ მას უნარი აქვს საკვების ცილის ამინმჟავებიდან ააშენოს მისთვის დამახასიათებელი ცილები. ცილის მოლეკულის შედგენილობაში შედის სხვადასხვა ამინმჟავა. მათი რიცხვი დიდი არ არის (დაახლოებით 21). ამინმჟავების სხვადასხვა კომბინაცია მოლეკულაში განაპირობებს ცილების მრავალგვარობას, რომელიც დამახასიათებელია მათი სახეობისა თუ ქსოვილების სპეციფიკურობისათვის. ცილის მოლეკულა იმდენად დიდია, რომ მას მაკრომოლეკულას ან მიცელას უწოდებენ. დღეისათვის მისი სტრუქტურა საკმაოდ კარგად არის შესწავლილი. ცილოვანი მოლეკულის შემადგენელი ამინმჟავები ქმნიან ჯაჭვურ კავშირებს, რის გამოც მას ძაფისებრი ფორმა აქვს, ან ისე ერთდებიან, რომ სფეროს ფორმას იღებენ. ამიტომ არჩევენ ფიბრილარულ და გლობულარულ ცილებს. თუ ცილის მოლეკულაში საკმაოდ დიდი რაოდენობით შედის ამინმჟავები მათ პოლიპეპტიდს უწოდებენ. ცილის მიცელური სტრუქტურის შესწავლა დიდ პერსპექტივებს სახავს ცოცხალი ნივთიერების შემდგომი გამოკვლევისათვის.

ცილების სტრუქტურული თავისებურება აპირობებს მათ მნიშვნელოვან არამდგრადობას, ისინი ადვილად იცვლებიან როგორც ქიმიური, ისე ფიზიკური ზემოქმედების შედეგად. ამ დროს ხდება ხსნარის ამღვრევა და ცილის შედედება.

ცილების გარდა, პროტოპლაზმაში აღმოჩენილია ნახშირწყლები და ცხიმები.

ნახშირწყლები შედგება მხოლოდ სამი ელემენტისაგან; ნახშირბადის, წყალბადის და ჟანგბადისაგან. მათთვის დამახასიათებელია ის, რომ წყალბადი და ჟანგბადი იმავე თანაფარდობაში იმყოფება, როგორც წყალში — 2 : 1. მაშასადამე, ნახშირწყლები — ნახშირბადისა და წყლის ნაერთია, საიდანაც მათ თავისი სახელწოდება

მიიღეს, ნახშირწყლები იყოფა მარტივ და რთულ ნახშირწყლებად. რთული ნახშირწყლები იხლიჩებიან მარტივ, ეგრეთწოდებულ შაქრის ჯგუფებად ანუ მონოსაქარიდებად. ამ უქანასკნელთა საერთო ფორმულაა $C_n(H_2O)_n$, ამასთან; ბუნებრივ ნახშირწყლებში ნახშირბადის ატომების რიცხვი 5, 6 ან ამ რიცხვების ჯერადის ტოლია.

უჯრედის ნივთიერებათა ცვლაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს მარტივი ნახშირწყალი — გლუკოზა, ანუ ყურძნის შაქარი, რომელიც გვხვდება სისხლში და ქსოვილების წვენში. უფრო რთული ნახშირწყლები — პოლისაქარიდები — მარტივი შაქრების ჯგუფთა ნაერთებია, სადაც მათი რიცხვი ოთხს აღემატება და სადაც დაკარგულია წყლის მოლეკულები. მათი საერთო ფორმულაა $(C_6H_{10}O_5)_n$. პოლისაქარიდებს მიეკუთვნება ცხოველური სახამებელი გლიკოგენი. ეს ნახშირწყალი დიდი რაოდენობით მოიპოვება კუნთებში და ღვიძლში, მცირე რაოდენობით კი — თითქმის ყველა ქსოვილში. რთულ პოლისაქარიდებს ეკუთვნის აგრეთვე ცელულოზა, რომელიც მცენარეული უჯრედის პლაზმური მემბრანის გარეთა გარსს ქმნის.

მარტივი შაქრების აღმოჩენა ძნელია, მათი წყალში ადვილად ხსნადობის გამო, ისინი უჯრედში ქმნიან ჰემმარიტ ხსნარებს. რაც შეეხება გლიკოგენს, იგი წარმოადგენს კოლოიდს და ცოცხალ უჯრედში არის წვრილი გრანულების სახით, ისიც მხოლოდ უჯრედის სპეციალური დამუშავების შემდეგ.

ნახშირწყლები ორგანიზმის ენერგეტიკული მასალაა: მათი გახლეჩის შედეგად თავისუფლდება ენერგია, რომლის ხარჯზეც მიმდინარეობენ სასიცოცხლო პროცესები. უჯრედის პროტოპლაზმაში ნახშირწყლები 1%-ია.

ცხიმები იმავე ელემენტებისაგან შედგება, რითაც ნახშირწყლები: ნახშირბადის, ჟანგბადისა და წყალბადისაგან. მაგრამ ცხიმის მოლეკულაში ჟანგბადისა და წყალბადის რაოდენობრივი თანაფარდობა სხვაგვარია, ვიდრე ნახშირწყლების მოლეკულაში. ცხიმები თავისი აგებულებითა და თვისებებით ძალზე მრავალგვარია. ისინი წარმოადგენენ სამარაგო ენერგეტიკულ მასალას და მცირე რაოდენობით ბევრ უჯრედში მოიპოვებიან. ცხიმები ორგანიზმის სითბოს წყაროა.

ცხიმებთან ახლო დგანან ლიპიდები ანუ ცხიმისმაგვარი ნივთიერებანი, რომლებსაც უფრო რთული აგებულება აქვთ და, გარდა ზემოთ აღნიშნული ელემენტებისა, შეიცავენ აგრეთვე ან აზოტოვან ნაერთებს, ან ფოსფორის მჟავას.

ლიპიდები პროტოპლაზმის სტრუქტურული ნაწილია და არეგული-

ის მასში სხვადასხვა ნივთიერების შერჩევით შედგენადობას: პროტოპლაზმა შეიცავს 2—3% ლიპიდებს. ლიპიდები ცილებთან ერთად ქმნიან რთულ ქიმიურ ნაერთებს — ლიპოპროტეიდებს. ამ უკანასკნელში თვით ლიპიდები აღარ მოიპოვება და მათი აღმოჩენა შეიძლება მხოლოდ პროტოპლაზმის სრული დაშლის შემთხვევაში. განსხვავებით ხილული ცხიმებისაგან, რომელთა გამოვლენა ადვილია სპეციალური ჰისტოლოგიური საღებავებით, ცხიმები, რომლებიც ნაერთების სახით არსებობენ ამ მეთოდებით ვერ გამოვლინდება და ამიტომ მათ შენობულ ცხიმებს უწოდებენ. ზემოთ უკვე ითქვა, რომ ლიპოპროტეიდები შედიან უჯრედის ზოგიერთი მუდმივი ჩანართის შემადგენლობაში.

როგორი რთულიც არ უნდა იყოს ცხიმის აგებულება, ის იხსნება ეთერში, ბენზოლში, ქლოროფორმში, აცეტონსა და სხვა, ეგრეთწოდებულ ცხიმგამხსნელებში.

პროტოპლაზმის არაორგანულ ნაერთად პირველყოელისა ითვლება წყალი, მასში წყალი 75—85%-ია. წყალს უჯრედისათვის დიდი სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს: მისი მონაწილეობით უჯრედში ხორციელდება რთული ბიოქიმიური პროცესები.

წყალი პროტოპლაზმაში თავისუფალ და ბმულ მდგომარეობაშია. ნივთიერებათა ცვლის პროცესში მონაწილეობს თავისუფალი წყალი, რომელიც ერთმანეთზე მორეაგირე ნივთიერებათა გამხსნელს წარმოადგენს. ბმულ წყალს (მთელი წყლის 4,5%) აკავებს ცილის მოლეკულები, ის პროტოპლაზმის სტრუქტურაში შედის. აღნიშნული ფუნქციების გარდა, წყალს გამოაქვს უჯრედიდან სხვადასხვა ნივთიერება, თავისი დიდი თბოტევადობის გამო იგი ნთქავს სითბოს, რითაც უჯრედს იცავს ტემპერატურის მკვეთრი რყევებისაგან. წყლის შემცველობა სხვადასხვა ქსოვილში. მერყეობს, რაც დაკავშირებულია მათ მეტაბოლურ აქტივობასთან რა ორგანიზმის ასაკთან.

წყლის გარდა, უჯრედში არაორგანული ნივთიერებანი წარმოდგენილია მინერალური მარილების ან მათი ცილებთან, ნახშირწყლებთან და ლიპიდებთან ნაერთის სახით. არაორგანულ ნაერთებს დიდი მნიშვნელობა აქვს უჯრედის სიცოცხლისათვის: ისინი ხელს უწყობენ ტუტე-მარიანობის ნონასწორობას. არეგულირებენ ოსმოსურ წნევას, მიკულებზე აღსორბირებული მარილთა იონებს, განაპირობებენ პროტოპლაზმის ელექტრონუტებს. არაორგანული ნივთიერებანი არიან პიშმარტი ან კოლოიდური ხსნარების მდგომარეობაში: უკანასკნელ შემთხვევაში ისინი დაკავშირებულია ორგანულ ნაერთებთან. მარილების უმრავლესობა ქმნის ჰემმარტი ხსნარს.

ფიზიოლოგიური თანხები და აგებულება. ცოცხალი ნივთიერების შედგენილობაში შედის იგივე ქიმიური ელემენტები, რაც არაცოცხალ

ბუნებაში. ეს იმას ნიშნავს, რომ ცოცხალი ნივთიერების სპეციფიკურობა არ არის დაკავშირებული რაიმე განსაკუთრებულ არაცოცხალი მატერიისათვის უცხო ელემენტებთან. ცოცხალ ნივთიერებაში ასეთი ელემენტების არარსებობამ თავის დროზე აიძულა ცოცხალის განსაკუთრებული ნიშნები ეძებნათ პროტოპლაზმის აგებულებაში, რადგან ფიქრობდნენ, რომ სწორედ მასში იმალებოდა ცოცხალის საიდუმლოება.

წარსული საუკუნის 50-იან წლებში პროტოპლაზმას თვლიდნენ უსტრუქტურო წარმონაქმნად. 60—70-იან წლებიდან ჩნდება ცნობები, რომ მიკროსკოპში მოჩანს მისი სტრუქტურა. ზოგი მკვლევარი ამ სტრუქტურას აღწერდა ძაფისებურად, ზოგი — უჯრების, მარცვლების და სხვა წარმონაქმნების სახით. პროტოპლაზმის აღწერილი სტრუქტურების შესაბამისად ჩამოყალიბდა — ძაფისებრი, ფიჭასებრი, მარცვლისებრი და პროტოპლაზმის აგებულების სხვა თეორიები.

პროტოპლაზმის აგებულებაზე შეხედულებათა შეცვლა მჭიდროდ იყო დაკავშირებული მიკროსკოპული კვლევის ტექნიკის განვითარებასა და სრულყოფასთან. რაც უფრო იხვეწებოდა კვლევის მეთოდები, მით მეტი სტრუქტურული დეტალები ვლინდებოდა უჯრედში.

პროტოპლაზმის აგებულების ყველა თეორიას დღეს მხოლოდ ნატორიული მნიშვნელობა აქვს, მათი არსი საბოლოოდ მდგომარეობდა პროტოპლაზმაში ორგვარი ნივთიერების არსებობის აღიარებაში. ამ ნივთიერებიდან ერთ-ერთს სტრუქტურის გარკვეული ფორმა გააჩნდა (ძაფისებრი, ფიჭასებრი, მარცვლისებრი). მეორეს კი, პირიქით, უსტრუქტურო. სიცოცხლეს უკავშირებდნენ ერთ-ერთ მათგანს. აზრთა წინააღმდეგობა მხოლოდ იმაში მდგომარეობდა, თუ რომელი ნივთიერება ჩაეთვალით სიცოცხლის მატარებლად.

პროტოპლაზმის აგებულების ყველა გამოკვლევა უძღური იყო აუხსნა ცოცხალის არსი. ამავე დროს უჯრედის სუბმიკროსკოპული აგებულების კვლევის თანამედროვე მეთოდებმა გვიჩვენა იმ დროს აღწერილი პროტოპლაზმის სტრუქტურების — ფიბრილარულის, მარცვლისებრის, ბადისებრის არსებობის რეალობა.

ცოცხალი პროტოპლაზმის შესწავლამ ცხადყო, რომ იგი რთული კოლოიდური სისტემაა, რომელიც ადვილად იცვლება გარემო პირობების ცვალებადობისა და უჯრედის ფიზიოლოგიური მდგომარეობის მიხედვით.

იმისათვის, რომ კარგად გავიგოთ პროტოპლაზმის ძირითადი თვისებები, საჭიროა მოკლედ გავეცნოთ კოლოიდური სისტემის თავისებურებას.

არსებობს ჰემმარიტი ანუ მოლეკულური და კოლოიდური ხსნარები. კოლოიდურ ხსნარებს ჩვეულებრივ კოლოიდურ სისტემას უწოდებენ. ხსნარების თვისებებს განსაზღვრავენ არა მათი შემცველი ნივთიერების თვისებებებით, არამედ გამხსნელში არსებული ნაწილაკების სიდიდით.

მოლეკულური ანუ ჰემმარიტი ხსნარში ხსნადი ნივთიერება იმყოფება მოლეკულებისა და იონების სახით — ისეთი უწყველი ნაწილაკების სახით, რომლებიც ულტრამიკროსკოპითაც კი არ ისინჯებიან. მაშასადამე, ჰემმარიტი ხსნარი ოპტიკურად ცარიელი სისტემაა.

კოლოიდურ სისტემაში გახსნილი ნივთიერების ნაწილაკები მნიშვნელოვნად მსხვილია. ისინი წარმოადგენენ მოლეკულათა ჯგუფს, რომელიც ადვილად ისინჯება ულტრამიკროსკოპით კვლევის დროს. კოლოიდური ხსნარი ერთგვაროვანი არ არის, იგი ყოველთვის ორფაზიანი სისტემაა: შეწონილი ნაწილაკები ქმნიან დისპერსიულ ფაზას, ხოლო სითხე, რომელშიც ისინი არიან განაწილებული — დისპერსიულ არეს. კოლოიდურ მდგომარეობაში მყოფ ნივთიერებათა საერთო დამახასიათებელი თვისებაა ის, რომ, ჯერ ერთი, ისინი ვერ გადიან ნახევრად შეღწევად (კოლოიდურ) მემბრანებში, მაშინ, როდესაც ჰემმარიტი ხსნარები მთლიანად გადიან მასში, მეორე, დისპერგირებულ კოლოიდურ ნაწილაკებს აქვთ სინათლის გაბნევის დიდი უნარი, რის გამოც მათში გამავალი სინათლის სხივი ხილულია, ჰემმარიტი ხსნარში კი — უჩინარო.

ნაწილაკების ხასიათის მიხედვით კოლოიდური სისტემა ორი სახისაა: ემულსიები და სუსპენზიები. ემულსიებში დისპერსიული ფაზა წარმოდგენილია თხევადი ნაწილაკებით, სუსპენზიებში — მყარი ნაწილაკებით.

კოლოიდური ხსნარის შეწონილ ნაწილაკებს ეწოდებათ მიცელები. ისინი შეიძლება იყოს სხვადასხვა ფორმის და იზომება 0,0001-დან 0,1—მმკმდე. ხსნარში მიცელები თანაბრად ნაწილდება, რადგან აქვთ ერთსახელიანი ელექტრომუხტი და ურთიერთისაგან განიზიდებიან. სწორედ ამით აიხსნება კოლოიდური ხსნარის მდგომარეობა. მაგრამ ამა თუ იმ გარემო ფაქტორის ზეგავლენით (მაგალითად, ქიმიური ნივთიერების) კოლოიდური ხსნარის ნაწილაკების მუხტის ნეიტრალიზაციისას ნაწილაკები აღარ განიზიდებიან, უერთდებიან ერთმანეთს და ქმნიან დიდ გროვებს, რომელნიც ილექებიან ხსნარში ნალექის სახით. ხდება კოლოიდური სისტემის შეუქცევი დაყოფა და დისპერგირებული ნაწილაკების გამოყოფა. ამ მოვლენას ეწოდება კოაგულაცია (coagulatio — შედედება).

კოლოიდურ სისტემაში შეწონილი ნაწილაკების ნეიტრალიზაციის

გარდა ხდება სისტემის გამკვრივება: უფრო თხევადი მდგომარეობიდან — ზოლიდან (*solto* — გახსნა) უფრო მკვრივ — ჰელის (*geio* — გაყინვა) მდგომარეობაში გადასვლა. ამ პროცესს ელატინიზაცია ეწოდება. კოაგულაციისაგან განსხვავებით, ელატინიზაციის დროს არავითარი დროა ცვლილება იმ ნივთიერებებში, რომლებიც ქმნიან კოლოიდურ ხსნარს არ ხდება. ჰელი შეიძლება კვლავ გადავიდეს ზოლში, ელატინიზაციის შექცევად პროცესს ტიკსოტროპია ეწოდება.

კოაგულაცია და ელატინიზაცია — კოლოიდური სისტემების დამახასიათებელი მოვლენებია, რომელთაც უდიდესი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვთ და, როგორც შემდგომში ვნახავთ, უჯრედის ძირითად სასიცოცხლო პროცესებს განაპირობებენ.

პროტოპლაზმის კოლოიდური მდგომარეობის მეცნიერულმა შესწავლამ მნიშვნელოვნად გააღრმავა ჩვენი წარმოდგენა მის აგებულებაზე და ცვალებადობაზე უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში.

პროტოპლაზმა არ შეიძლება მიეკუთვნოს არც მყარ და არც თხევად სხეულებს. მასში შეთანაწყობილია სხვადასხვა კოლოიდური ფაზა, რომლებიც მეტად არამდგრად მდგომარეობაში იმყოფებიან და ადვილად იცვლებიან გარემო პირობების გავლენით. უჯრედის უნარი, შეინარჩუნოს თავისი რთული ფორმა და ციტოპლაზმის მნიშვნელოვანი დრეკადობა, ახასიათებს მას როგორც მყარ სხეულს. პირიქით, ციტოპლაზმაში შეიმჩნევა ნაწილაკთა ბროუნის მოძრაობა, და უჯრედის ჩხვლეტისას მისი გადმოღვრა მიუთითებს მის თხევად მდგომარეობაზე. ორივე ეს თავისებურება, რომელიც თითქოსდა ეწინააღმდეგება ჩვენს წარმოდგენას სხეულთა ფიზიკურ მდგომარეობაზე, ახსნას პოულობს პროტოპლაზმის კოლოიდურ თვისებებში, მასში თხევადი და მყარი კოლოიდური ფაზების შეთავსებაში. ამითვე აიხსნება პროტოპლაზმის აქტიური მოძრაობის უნარი, ერთი ფიზიკური მდგომარეობიდან მეორე ფიზიკურ მდგომარეობაში მისი ადვილად გადასვლა, ხან გათხევადება და ხან კვლავ გამკვრივება გარემო პირობების ცვალებადობისა და უჯრედის ფიზიოლოგიური მდგომარეობის შესაბამისად. ასეთ შემთხვევაში დიდი მნიშვნელობა აქვს პროტოპლაზმის მიერ წყლის შთანთქმისა და გამოყოფის თვისებას, რაც თავის მხრივ, მისი სიბლანტის ცვალებადობას განაპირობებს. ამასთან დაკავშირებულ პროტოპლაზმის გარდაქმნებს (ჰელის მდგომარეობიდან ზოლის მდგომარეობაში გადასვლა და პირიქით) ადგილი აქვს უჯრედის სხვადასხვა მდგომარეობის დროს: ამებოიდური მოძრაობისას, გაყოფისას, აგზნებისას, ნივთიერებათა ცვლის და სხვ. ამ ცვლილებათა გასაგებად, რომლებიც თან სდევს უჯრედის სიცოცხლისათვის მეტად მნიშვნელოვან ფიზი-

ოლოგიურ მოვლენებს, არსებითი მნიშვნელობა აქვს პროტოპლაზმის ნატიფი სტრუქტურის შესწავლას.

თანამედროვე ფიზიკის მიღწევებმა საშუალება მისცა მეცნიერებს ჩასწვდომოდნენ ისეთ სფეროს, რომელიც ჩვეულებრივი მიკროსკოპით მიუღწეველი იყო. რენტგენის სხივებისა და ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით შესწავლილია არა მარტო პროტოპლაზმის უნატიფესი სტრუქტურა, არამედ თვით მიცელების აგებულება.

პროტოპლაზმა ჰეტეროგენული კოლოიდური სისტემაა. ჩვეულებრივი კოლოიდებისაგან იგი არსებითად განსხვავდება იმით, რომ მისი შემადგენელი ცილებისა და ლიპიდების მაკრომოლეკულები განსაზღვრული ჯესით არიან შეკავშირებული და უჯრედის რთულ სტრუქტურულ საფუძველს წარმოადგენს. ამ კავშირშია სინტეზის, მაკრომოლეკულათა ჯაჭვის სიგრძის, მათი კოაგულაციის და აგრეგაციის ხარისხის ცვლილებებმა შეიძლება განიწვიოს ზოლის გარდაქმნა გელად და პირუტყუ. ასეთ ცვლილებებს იწვევს სხვადასხვა პირობები: პროტოპლაზმაში წყლის შემცველობის ცვლილება ან კლება, ტემპერატურის რყევა და სხვ. ასე, მაგალითად, პროტოპლაზმაში წყლის სიჭარბის დროს მაკრომოლეკულური კავშირები ირღვევა და პროტოპლაზმა თხევადდება. ისინი გააკვრივებიან დროს კი სოლელულათა შორის დარღვეული კავშირები კვლავ აღდგება. ცოცხალი ნივთიერების თავსცდურება მდგომარეობას მისი თვითშენების უნარში.

პროტოპლაზმის მაკრომოლეკულურ სტრუქტურას აქვს გადამწყვეტი მნიშვნელობა უჯრედშიდა ნივთიერებათა ცვლის პროცესებისა და უჯრედის ცხოველმქმედებისათვის, ეს პროცესები კი, თავის მხრივ, აპირობებენ პროტოპლაზმის სტრუქტურას. მაშასადამე, პროტოპლაზმის სტრუქტურასა და მის ფუნქციას — ნივთიერებათა ცვლას — შორის არსებობს მეტად მჭიდრო კავშირი. ნივთიერებათა ცვლის ცენტრში კი დგას ცილა. სწორედ ცილა განიცდის მრავალნაირ გარდაქმნას. თავის გარდაქმნეაში იგი იძირებს პროტოპლაზმის სხვა შემადგენელ ნაწილებს, განსაზღვრავს მის უნატიფეს სტრუქტურას და მის რთულ ცხოველმქმედებას. სასიცოცხლო პროცესები დაკავშირებულია ცილის მდგომარეობაზე. ჩვენი დღევანდელი წარმოდგენა ადასტურებს ფ. ენგელსის მიერ დიდი ხნის წინ გამოთქმულ აზრს: „სიცოცხლე არის ცილოვან ნივთიერებათა არსებობის ფორმა“¹.

ფიზიკური და ქიმიური კვლევის მეთოდების წარმატებებმა, განსაკუთრებით კი ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებამ მეცნიერებს შესაძლებლობა მისცა აღმოეჩინათ პროტოპლაზმის უნატიფესი სტრუქტურა, რომელიც ჩვეულებრივი მიკროსკოპით არ ჩანდა.

¹ ფ. ენგელსი. ბუნების დიალექტიკა, „სახელგამი“, 1954, გვ. 320.

ციტოპლაზმაში აღმოჩენილია ბადისებრი კომპონენტი — არხების, ბუშტუკებისა და ცისტერნების რთული სისტემა, რომელთა კედლებზე მემბრანებით არის შექმნილი. პირველად ეს ბადე აღწერა ე. პორტერმა, და მას ენდოპლაზმური რეტიკულუმი ანუ ენდოპლაზმური ბადე უწოდა. იგი განიხილება, როგორც ციტოპლაზმური ორგანოიდი. უკრედის სუბმიკროსკოპულმა გამოკვლევამ ცხადყო თუ რა მნიშვნელობა აქვს მემბრანულ წარმონაქმნებს უკრედის სტრუქტურული ორგანიზაციისათვის; დადგენილია, რომ მემბრანებს აქვთ მსგავსი აგებულება და შედგებიან ორი ცილოვანი მონოფენისაგან, თვითეულის სიგანე 20A უდრის, და ერთმანეთისაგან გამოყოფილი არიან ორმაგი ლიპოიდური შრით, რომლის სისქე 35A უდრის. ასეთ სამშრიან სტრუქტურას ელემენტარული მემბრანა ეწოდება.

უკრედის ორგანოიდები. ციტოპლაზმის სპეციალურად დიფერენცირებულ ნაწილებს, რომელნიც უკრედში განსაზღვრულ ფუნქციებს ასრულებენ ორგანოიდები ეწოდება. ისინი უკრედის მუდმივი შემადგენელი ნაწილებია. მათ ეკუთვნის უკრედის ცენტრი, მიტოქონდრიები, გოლჯის აპარატი, ენდოპლაზმური რეტიკულუმი, რიბოსომები, ლიზოსომები.

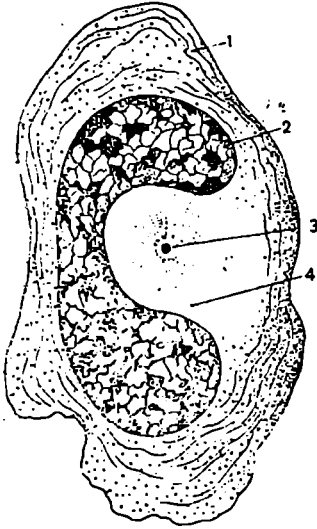
უკრედის ცენტრი, ანუ ცენტროსომა პირველად აღწერილ იქნა (1875) უკრედის გაყოფისას, სადაც იგი განსაკუთრებით ადვილად ვლინდება. ამის შემდეგ, მალე მისი არსებობა დადასტურდა გაუყოფელ უკრედშიც. ამჟამად უკრედის ცენტრი აღწერილია ყველა ცხოველურ და უმდაბლესი მცენარეების უკრედში; უმაღლეს მცენარეებში მისი აღმოჩენა ვერ მოხერხდა.

ამ ორგანოიდის ძირითადი ნაწილია ცენტრიოლები — მეტად მცირე სხეულაკები, რომელთა სიდიდე სინათლის მიკროსკოპის ხედვის ზღვარზეა, რის გამოც მათზე დაკვირვება *in vivo* მეტად გაძნელებულია. შესაძლებელი გახდა, აღმოეჩინათ თუ როგორ მიემართებიან ცენტრიოლები მოპირდაპირე პოლუსებისაკენ ცოცხალი ფიბრობლასტების მიტოზის დროს. ელექტრონული მიკროსკოპით დაკვირვებისას დადგენილ იქნა, რომ ცენტრიოლს აქვს ღრუ ცილინდრის ფორმა, რომლის დიამეტრი არ აღემატება 1500 Å, სიღრმე 3000 — 4000 Å. ცილინდრის კედელი შეიცავს წვრილ მილაკებს სიგანით 150 — 200 Å. ისინი ერთმანეთისა და ცილინდრის გრძელი ღერძის მიმართ პარალელურად არიან განლაგებულნი. როგორც ჩანს მათი რაოდენობა მუდმივია და უდრის 9 წყვილს. ცენტრიოლების ასეთი სტრუქტურა

აღწერილია სხვადასხვა ხერხემლიანთა უჯრედებში: ტრიტონის, ქათმის და თავის ჩანასახებში და სხვ.

ცენტრიოლებს ახასიათებთ დიდი სიმკვრივე. ხშირად ისინი წარმოადგენენ წყვილ წარმონაქმნს. ამ შემთხვევაში უჯრედის ცენტრს დიპლოსომას უწოდებენ.

უჯრედის გაყოფისას, ფიქსირებულ და შეღებილ პრეპარატებზე ცენტრიოლებს შორის მოჩანს გამკვრივებული ციტოპლაზმის ხიდაკი, იგი იღებება უფრო სუსტად, ვიდრე ცენტრიოლები და ეწოდება —



სურ. 3. სალამანდრას ლეიკოციტი:
1 — ციტოპლაზმა; 2 — ბირთვი;
3 — ცენტრიოლი; 4 — სხივური სფერო.

ცენტროდესმოზა. ელექტრონული მიკროსკოპით დაკვირვებამ ჯერ ვერ დაადასტურა მისი არსებობა. სადღეისოდ ჯერ კიდევ არ არის გადაწყვეტილი, ცენტროდესმოზა არტეფაქტია, თუ ვერ ხერხდება მისი აღმოჩენა ელექტრონული მიკროსკოპის თანამედროვე მეთოდებით, ცენტრიოლებს გარს ერტყმის ნათელი, ჩანართებისაგან თავისუფალი ციტოპლაზმის მცირე უბანი — ცენტროსფერო.

უჯრედის ცენტრის ასეთი აგებულება, გვხვდება, მაგალითად, ნაწლავის ეპითელის უჯრედებში, ნერვული სისტემის ემბრიონულ უჯრედებში, კუნთოვან უჯრედებში და სხვ. მაგრამ უჯრედის ცენტრის ფორმა შეიძლება იყოს უფრო რთულიც, როდესაც ცენტროსფეროს ირ-

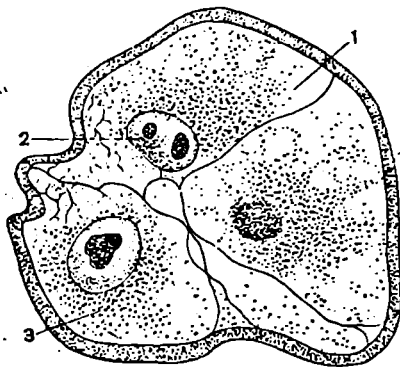
გვლივ ჩნდება — სხივური სფერო წვრილი ძაფების სახით, რომლებიც რადიალურად მიემართებიან ციტოპლაზმაში (სურ. 3). შემდგომი გართულება იმაში გამოიხატება, რომ ცენტროსფეროს ირგვლივ იქმნება სწორი კონცენტრული წრეები წარმოდგენილი უჯრედის ჩანართებით.

ცენტრიოლების მდებარეობა ყოველი ცალკეული ტიპის უჯრედისათვის მუდმივია. ჩვეულებრივ მათ ცენტრალური ადგილი უკავიათ. თუ ბირთვი მცირე ზომისაა, ცენტრიოლები მას პერიფერიისაკენ გადაანაცვლებს. მსხვილი ბირთვი მათი დაწოლის გამო იზნიჭება და ცერცვისებრ ფორმას ღებულობს. თუ უჯრედში ბირთვები დიდი რაოდენობით არის ამ ბირთვებით გარშემორტყმული ცენტრიოლები ინარჩუნებენ ცენტრალურ მდებარეობას. მაგრამ ზოგიერთ უჯრედში, განსაკუთრებ-

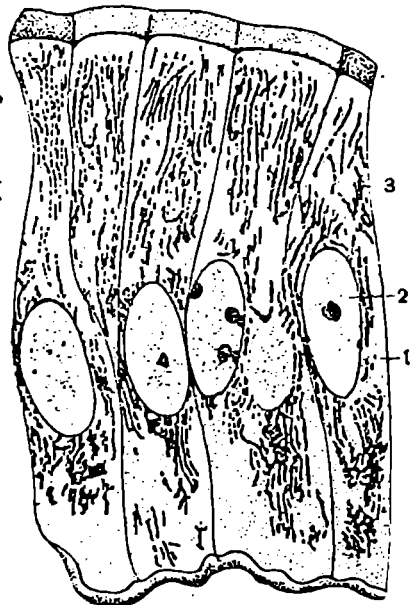
ბით ისეთებში, რომელთაც პოლარული აგებულება აქვთ (უჯრედები საწინააღმდეგო პოლუსებით), ცენტრიოლები განლაგდებიან ერთ-ერთი პოლუსის მახლობლად, ეს აღინიშნება ნაწლავის ეპითელურ უჯრედებში, სადაც ცენტრიოლები მდებარეობენ უჯრედის აპიკალური ნაწილის ცენტრში.

ცენტრიოლები მონაწილეობენ ბირთვის რთული გაყოფის პროცესში. ამ დროს უჯრედის ცენტრის აღმოჩენა მეტად ადვილია, რადგან სხივურობა ან ანლად იქმნება, ან უკვე არსებული მკვეთრად დიდდება.

მიტოქონდრიები (*mitos* — ძაფი, *chondrion* — მარცვალი) პირველად აღწერილი იყო განვითარებად სასქესო უჯრედებში, შემდეგ კი სულ ადვილად აღმოაჩინეს ყველა გამოკვლეულ ცოცხალ ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედში.



სურ. 4. ზღვის გოქის ბლასტომერები:
1 — ციტოპლაზმა; 2 — ბირთვი; 3 — მიტოქონდრიები.



სურ. 5. ვირთავას ნაწლავის ეპითელური უჯრედები:
1 — ციტოპლაზმა; 2 — ბირთვი; 3 — მიტოქონდრიები.

მიტოქონდრიებს — ციტოპლაზმის დამახასიათებელ კომპონენტებს — აქვთ წვრილი წარმონაქმნების სახე. თუ უჯრედი არ განიცდის რაიმე ზეგავლენას, მაშინ მიტოქონდრიები ჩხირისებრი ან მარცვლისებრი ფორმისანი არიან. (სურ. 4 და 5). ამ ორგანოიდების დიამეტრი მერყეობს 0,2-დან 2 მმკ-მდე; მაქსიმალური სიგრძის შემთხვევაში, მაგალითად, ზოგიერთ განივზოლიან კუნთში, მათი დიამეტრი — 8—10 მმკ აღწევს. მაგრამ მიტოქონდრიების ფორმა და სიდიდე ადვილად იცვლება უჯრედის ფიზიოლოგიური მდგომარეობის, შინაგანი თუ გარეგანი პირობების შესაბამისად. მიტოქონდრიების ცვლილებანი, როგო-

რაც არ უნდა იყოს მათი დამაზიანებელი აგენტი, საკმაოდ ერთფეროვანია: სხვადასხვა ფაქტორის ზემოქმედებისას მათი დამახასიათებელი რეაქცია გაჯირკვებაა.

მიტოქონდრიების რაოდენობა მეტად ცვალებადია. უპირველეს ყოვლისა, მათი რაოდენობა სხვადასხვა ქსოვილის უჯრედში სხვადასხვაა. განსაკუთრებით დიდია მათი რიცხვი ზურგის ტვინის მალაქტიურ მამოძრავებელ ნერვულ უჯრედებში, კუნთოვან ბოჭკოებში (ამასთან, იმ ფრინველის მკერდის კუნთში, რომელიც კარგად დაფრინავს, მათი რიცხვი მეტია, ვიდრე იმ ფრინველისასში, რომელიც ცუდად დაფრინავს). მიტოქონდრიების რაოდენობა დამოკიდებულია უჯრედის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაზე, ეს ნათლად ჩანს ჭირკვლებში: ნაჩვენებია პირდაპირი კავშირი მიტოქონდრიების რიცხვსა და თავის სანერწყვე ჭირკვლების სეკრეტორულ აქტიობას შორის. მკვეთრად იცვლება ამ ორგანოიდების რაოდენობა pH არის და ოსმოსური წნევის რყევის დროს.

მიტოქონდრიების განაწილება ციტოპლაზმაში მკვიდროდ არის დავშირებული უჯრედის ფუნქციასთან: შემწვო უჯრედებში ისინი განლაგდებიან გარეთა თავისუფალი ზედაპირის ახლოს, კუნთოვან ბოჭკოებში — კუმშვადი ელემენტების ახლოს და ა. შ. ზოგიერთ უჯრედში შეინიშნება მიტოქონდრიების მეტნაკლებად გარკვეული ორიენტაცია: მაგალითად, ცილინდრულ ეპითელურ უჯრედებში ისინი ლაგდებიან უჯრედის გრძელი ღერძის პარალელურად, ლეიკოციტებში — რადიალურად ცენტრიოლების მიმართ.

მიტოქონდრიების ფორმისა და რაოდენობის ცვალებადობა მიუთითებს მათ განსაკუთრებულ მგრძობიარობაზე გარემო პირობებისა და უჯრედის ფიზიოლოგიური მდგომარეობის მიმართ (სურ. 6).

ელექტრონული მიკროსკოპიის კვლევის უახლესი მეთოდების გამოყენებით დატკიცებულია მიტოქონდრიების რთული სტრუქტურა. მათში არჩევენ გარე და შიდა მემბრანებს, რომლებიც ერთმანეთსაგან დაცილებულია 60—80 Å-ით. გარე მემბრანა გლუვია, იგი გამოყოფს მიტოქონდრიას გარემოსაგან. შიდა მემბრანა ქმნის ნაოქებს — მიტოქონდრიულ ქედებს ანუ კრისტებს. მემბრანებს და ქედებს აქვთ შრიანი აგებულება: მათში არჩევენ ცილის ორიენტირებულ მოლეკულათა ორ შრეს და მათ შორის ლიპიდური მოლეკულების შრეს. კრისტებს შორის არსებული მთელი სივრცე დაკავებულია მიტოქონდრიის მეორე სტრუქტურული კომპონენტით — მატრიქსით, რომელიც უფრო თხევადია, ვიდრე მემბრანები და კრისტები (სურ. 6). მიტოქონდრიებში ორი ფაზის არსებობა — თხევადისა და მკვრივის — აადვილებს მის ლეფორმაციასა და გაჯირკვებას სხვადასხვა ფიზიოლოგიური ძვრებისა და ექსპერიმენტული ზემოქმედების დროს.

მიტოქონდრიების ზემოთ აღწერილი აგებულება გვხვდება არა მარტო ცხოველურ, არამედ წყალმცენარეებისა და უმაღლესი მცენარეების უჯრედებშიც. მაგრამ მათში კრისტების განლაგება შეიძლება სხვადასხვანაირი იყოს: უჯრედების უმრავლესობაში ისინი განლაგებული არიან მიტოქონდრიის გრძელი ღერძის პერპენდიკულარულად და ერთმანეთის პარალელურად (სურ. 6), მაგრამ ზოგიერთ უჯრედში — ღერძის პარალელურად. ზოგ შემთხვევაში კრისტები მარტივია, ზოგში — წარმოქმნიან რთულ ხლართებს. ცვალებადია, აგრეთვე, მათი რაოდენობაც, რაც, ალბათ, დაკავშირებულია უჯრედში ჟანგვითი პროცესების აქტივობასთან.



სურ. 6. მიტოქონდრიები. კულტურაში ვირჯილის ბოლო ნაწილის ღერძის ელემენტარული ნაკადობოვანი უჯრედები.
 1 — მიტოქონდრიული გარეთა მემბრანა; 2 — მიტოქონდრიული შიგნითა მემბრანა,
 3 — მიტოქონდრიის კრისტები; 4 — სიტოქოსოლის მატრიქსი.

მიკროქიმიური ანალიზი გვიჩვენებს, რომ მიტოქონდრიები შეიცავენ ცილებს, ლიპიდებს, მცირე რაოდენობით რიბონუკლეინის მჟავას. ბიოლოგიური დაჟანგვის ფერმენტებს — ციტოქრომოქსიდაზას, სუკ-

ცინოქსიდაზას და სხვ. ლიპიდების არსებობით აიხსნება მიტოქონდრი-
ების ძლიერი დეფორმაცია და დაშლა ცხიმგამხსნელებსა და მჟავებში.
მაგრამ ცხიმების ტიპური საღებავებით მიტოქონდრიები არ იღებება,
რადგან მათში შემავალი ლიპიდები დაკავშირებულია ცილებთან.

მიტოქონდრიების ფუნქციონალური მნიშვნელობა დიდი ხნის მან-
ძილზე არ იყო ცნობილი. პირველად მათ მიაწერდნენ აქტიურ მონაწი-
ლეობას უჯრედის სხვადასხვა სტრუქტურების წარმოქმნაში, შემდეგ
თვლიდნენ, რომ მათი მონაწილეობით ჯირკვლავან უჯრედებში გროვ-
დება ს ე კ რ ე ტ ე ბ ი, რომ ისინი მონაწილეობენ ნივთიერებათა
ცვლაში და ა. შ. დღეისათვის დადგენილია, რომ მიტოქონდრიები აქ-
ტიურ როლს ასრულებენ უჯრედის სუნთქვასა და მისთვის საჭირო
ენერგიით მომარაგებაში. მიტოქონდრიებში ნახშირწყლებისა და ცხი-
მების გახლეჩის პროცესს მათი დაშლის საბოლოო პროდუქტებამდე,
თან სდევს ა დ ე ნ ო ზ ი ნ ტ რ ი ფ ო ს ფ ო რ მ უ ა ვ ა ს (ატფ)
წარმოქმნა. ა ტ ფ. არის ნაერთი, რომელიც მდიდარია ენერგიით და
ამიტომ ეწოდება მ ა კ რ ო ე რ გ უ ლ ი ნ ა ე რ თ ი. ენერგიის მეტი
ნაწილი, რომელსაც ხარჯავს უჯრედი, წარმოიქმნება მიტოქონდრიებში.

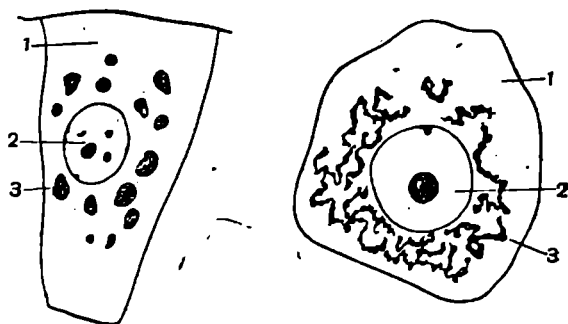
მიტოქონდრიების წარმოშობის საკითხი აქამდე არ არის გადაწყვე-
ტილი: ყველაზე დამაჯერებელი ჰიპოთეზა მიტოქონდრიების წარმოქ-
მნის შესახებ არის მათი დაყოფა და შემდგომი ზრდა.

გ ო ლ ჯ ი ს ა პ ა რ ა ტ ი ანუ კ ო მ პ ლ ე ქ ს ი აღმოჩენილია
1898 წ. იტალიელი მეცნიერის გ ო ლ ჯ ი ს მიერ. პირველად ეს ორგა-
ნოიდი აღწერილი იყო სპინალური განგლიების მგრძობიარე ნერვულ
უჯრედებში, სადაც იგი განსაკუთრებით კარგად არის განვითარებული,
შემდეგ კი ყველა ცხოველურ უჯრედში. მცენარეულ უჯრედებში გოლ-
ჯის აპარატის აღმოჩენა არ ხერხდებოდა, სანამ ელექტრონული მიკ-
როსკოპის საშუალებით არ დადგინდა მისი ნატიფი სტრუქტურა. მხო-
ლოდ ამის შემდეგ გახდა შესაძლებელი მსგავსი წარმონაქმნის აღწერა
მცენარეულ უჯრედში.

დიდხანს ბევრს ეკვი ეპარებოდა ამ ორგანოიდის არსებობაში,
ეგონათ, რომ ის ხელოვნური სტრუქტურაა, რომელიც წარმოიქმნება
უჯრედზე ქიმიური ნივთიერების ხანგრძლივი ზემოქმედების დროს.
ცოცხალ უჯრედში გოლჯის აპარატის არსებობა საფუძველს იძლევა,
რომ იგი მივიჩნიოთ უჯრედის მუდმივ წარმონაქმნად.

უჯრედის აზოტმჟავავერცხლით დამუშავებისას (იმპრეგნაცია).
დადგინდა გოლჯის აპარატის მრავალნაირი ფორმა, მაგრამ ერთი ტიპის
უჯრედში კი ის მუდამ ერთნაირია: ის ზოგჯერ წარმოადგენილია საკმაოდ
მსხვილი ბელტებით ან პირიქით, ციტოპლაზმაში გაფანტული გრანულე-
ბით. ზოგიერთ უჯრედში გოლჯის აპარატი აღმოჩენილი იყო ბირთვის

გარშემო, ძალზე დახლართული წვრილი ძაფების სახით (სურ. 7). ელექტრონული მიკროსკოპით გამოირკვა, რომ გოლჯის აპარატში აღწერილი ბადე ჩნდება უჯრედის აზოტმეჯავერცხლით დამუშავების შედეგად.



სურ. 7. უჯრედები გოლჯის აპარატის სხვადასხვა ფორმით:
1 — ციტოპლაზმა; 2 — ბირთვი, 3 — გოლჯის აპარატი.

გოლჯის აპარატის სტრუქტურის შესწავლამ ელექტრონული მიკროსკოპით ცხადყო, რომ იგი რთულია და სრულიად განსხვავდება უჯრედის სხვა კომპონენტების სტრუქტურისაგან. მასში არჩევენ სამ ძირითად კომპონენტს; პარკისებრ ღრუებს — ცისტერნებს, რომლებიც შედგება დაწყვილებული, პარალელური მემბრანებისაგან, წვრილი ბუშტუკების გროვებსა და მსხვილ ვაკუოლებს. გოლჯის აპარატის ყველა ეს ელემენტი შედგება გლუვი, დაახლოებით 60—70— \AA სისქის მემბრანებისაგან (სურ. 8). ბუშტუკები და ვაკუოლები ადვილად იცვლებიან და მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან ფორმის, სიდიდისა და რაოდენობის მიხედვით, ხოლო ზოგჯერ საერთოდ არ აღინიშნებიან. ამგვარად, გოლჯის აპარატის უფრო მუდმივი სტრუქტურა შედგება შებრტყელებული პარკების სისტემისაგან.

გოლჯის აპარატს — უჯრედში მეტნაკლებად მუდმივი მდებარეობა უკავია. ნერვულ უჯრედებში იგი ჩვეულებრივ ბირთვის ირგვლივაა განლაგებული, ნაწლავის ეპითელის პოლარულად დიფერენცირებულ უჯრედებში — ბირთვის ზემოთ, ჯირკვლოვან უჯრედებში — იმ ნაწილში, რომელიც მიქცეულია ჯირკვლის სანთურისაკენ.

გოლჯის აპარატის შედგენილობაში დიდი რაოდენობით შედის ლიპიდები, რომლებიც მჭიდროდ არიან დაკავშირებული ცილებთან. გოლჯის აპარატის ლიპოპროტეიდული ბუნება ირკვევა სპეციალური ცხიმის გამოსავლინებელი ჰისტოქიმიური მეთოდებით დამუშავებისას (გოგირდმეჯავა ნილოსის ცისფერი საღებავით), რისთვისაც აუცილებელია მას პროტეოლიტური ფერმენტების საშუალებით წინასწარ მოვა-

ცილოთ ცილები. სხვადასხვა უჯრედის გოლჯის აპარატში ცილებისა და ლიპიდების თანაფარდობა მერყეობს.



სურ. 8. გოლჯის აპარატი. ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია ნერვული უჯრედის ციტოპლაზმის ნაწილისა ვირთაგის ზარის ტონის კანონთან: 1 — მემბრანები; 2 — აკულოები; 3 — ბუბრუკები.

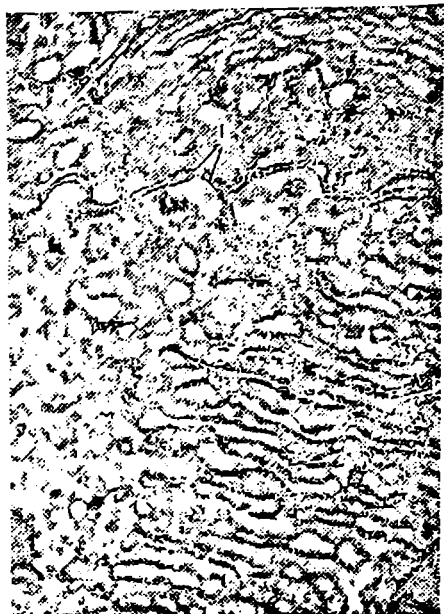
გოლჯის აპარატის ფუნქციონალური მნიშვნელობა დიდად კამათის საგანს წარმოადგენდა. ამ ორგანოდის შესწავლაში დიდი წვლილი მიუძღვის დ. ნ. ნასონოვს. მან პარველმა დაიღიანა რომელი აპარატის (ბოლი სეკრეტის წარმოქმნაში) გარეგნული უჯრედების ელექტრონულ-მიკროსკოპული და ავტორადიოგრაფიული შეიწვევით (იხ. გვ. 262) შეიძლებელი გახდა ცილების წარმოქმნის გრაფების თანმიმდევრობის დადგენა. ეს პროცესი იწყება გრანულ რულო ენდოპლაზმური რეტკულუმის ელემენტებში. საიდანაც სეკრეტორული პროდუქტი დაიბრუნდება გოლჯის აპარატის კონში. ამ სეკრეტი შეკრებიდა თა სეკრეტორული მწიფდება. ჩამოყალიბების სტადიაზე იყოფი სეკრეტი ჯერ აპარატის წირილ ბუბრუკებში იროვიება. შემდეგ მომწიფებისას იგი გადაინაცვლებს ცისტირ-

ნების პერიფერიულ ნაწილში, ცისტერნის პატარა უბნები რომელიც დიდი სეკრეტორული მწიფდება და წარმოქმნება სეკრეტორული გრანული. გრანულით გაჩის წარმოადგენლია გოლჯის აპარატის ცისტირნების მემბრანებით.

უჯრედის გაყოფისას გოლჯის აპარატის ტიპური აკულოები იყოფიან მონანს და გაყოფილ სტადიებში იგი სრულად შეუქმნიველი ხდება. მხოლოდ ამ პროცესის ბოლოს გოლჯის აპარატი კვლავ ჩნდება და საწყის ფორმას ღებულობს.

ენდოპლაზმური რეტკულუმი (ენდოპლაზმური ბაღე) წარმოადგენს ციტოპლაზმის ბადისებრ კომპონენტს, რომელიც, როგორც ზემოთ იყო მითითებული, შედგება მილაკებისა და ბუბრუკების სისტემისაგან, ხოლო ზოგიერთ შემთხვევაში — მემბრანებით შემოსაზღვრულ ცისტერნების განიერი ღრუებისაგან. ენდოპლაზმური

რეტიკულუმი ქმნის უჯრედშიდა უწყვეტ სტრუქტურას, რომელიც ბირთვის გარსიდან დაწყებული მთელ ციტოპლაზმაში ვრცელდება: ეს წარმონაქმნი, პირველად აღმოაჩინეს ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით ფიბრობლასტების ენდოპლაზმაში, საიდანაც მიიღო თავის სახელწოდება. შემდეგ ენდოპლაზმური რეტიკულუმი ნახეს ციტოპლაზმის პერიფერიულ ნაწილებშიც, სადაც იგი უფრო სუსტად არის განვითარებული, ვიდრე ენდოპლაზმაში. ამავე დროს იგი ნანახია ხერხემლიან და უხერხემლო ცხოველთა, მცენარეთა ყველა უჯრედში, საფუარი სოკოების, წყალმცენარეთა და ბაქტერიების ჩათვლით. გამონაკლისია მხოლოდ ქოქუშწოვართა ვირთროციტები.



ენდოპლაზმური რეტიკულუმის მემბრანები სამშრიანია და აგებულია ელემენტარული მემბრანების მსგავსად. არჩევენ ენდოპლაზმური რეტიკულუმის ორ ფორმას: გლუვსა და გრანულარულს. ეს უკანასკნელი ხასიათდება სუბმიკროსკოპული ნაწილაკების — რიბოსომების არსებობით, რომლებიც შედარებით ადინიშნება სანერწყვე და კუჭქვეშა ჯირკვლების, ცენტრალურ ნერვულ სისტემასა და სხვა უჯრედებში. რეტიკულუმის ეს ფორმა შეესატყვისება ციტოპლაზმის ბაზოფილურ უბნებს, რომლებსაც ზოგჯერ ერგასტოპლასმას (*ergosomam* — გამოძუშაეება) უწოდებენ, გლუვი ენდოპლაზმური რეტიკულუმი უფრო მეტად განვითარებულია იმ უჯრედებში, რომლებშიც ლიპიდებისა და ნახშირწყლების სინთეზი მიმდინარეობს.

სურ. 9. ენდოპლაზმური რეტიკულუმი, აქსოლოტლის ლეიძის უჯრედის რეტიკულუმის ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია: 1 — ორი მომიჯნავე უჯრედის პლაზმური მემბრანა; 2 — ენდოპლაზმური რეტიკულუმი.

ენდოპლაზმური რეტიკულუმის ფუნქციები საბოლოოდ არ არის გამოკვლეული. დადგენილია, რომ გრანულარულ ენდოპლაზმურ რე-

ტიკულუმთანა დაკავშირებული ცილის სინთეზი და მისი ტრანსპორტირება, მაშინ, როდესაც გლუვი რეტიკულუმი მონაწილეობს ლიპიდების ცვლაში, ლიპიდური სეკრეტის სინთეზში და აგრეთვე უჯრედებში გლიკოგენის დაგროვებასა და დაშლაში.

უჯრედის გაყოფის პროცესში რეტიკულუმი კარგავს თავის დამახასიათებელ სტრუქტურას და მომრგვალო ბუშტუკების გროვის სახით აღმოჩნდება უჯრედის პერიფერიულ ნაწილში. უჯრედის გაყოფის დამთავრებისას მისი სტრუქტურა კვლავ აღდგება. რეტიკულუმის მემბრანების წარმოშობის შესახებ აზრთა სხვადასხვაობაა. მათ წარმოშობას უკავშირებენ ბირთვის გარსსაც, მიტოქონდრიებსაც, რიბოსომებსაც. ყოველ შემთხვევაში ემბრიონალური განვითარების ადრეულ სტადიებში უჯრედის ციტოპლაზმაში ჰერ თავისუფალი რიბოსომები ჩნდება და მხოლოდ შემდეგ, როდესაც მთავრდება უჯრედის დიფერენცირება, ვხედავთ მემბრანებზე მიმაგრებულ რიბოსომებს, ე. ი. კარგად განვითარებულ ენდოპლაზმურ რეტიკულუმს.

რ ი ბ ო ს ო მ ე ბ ი — სუბმიკროსკოპული ნაწილაკებია, პირველად გამოვლინდნენ ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევის დროს.

რიბოსომები — ფართოდ გავრცელებული შიდაუჯრედული წარმონაქმნებია, რომლებიც დამახასიათებელია როგორც ბაქტერიების, ისე მაღალორგანიზებული ორგანიზმების ყველა უჯრედისათვის. ბიოლოგიურ ობიექტთა მრავალფეროვნების მიუხედავად რიბოსომების ფორმა და ქიმიური შედგენილობა ყოველთვის ერთნაირია; ისინი მეტნაკლებად მომრგვალო ფორმისაა, მათი დიამეტრი 150—200 Å უდრის. რიბოსომები შედგება ცილისა და რნმ-საგან. მათ ეკუთვნით აქტიური როლი უჯრედის ბიოსინთეზში. უჯრედში რიბოსომების რაოდენობასთან არის დაკავშირებული ციტოპლაზმის ბაზოფილია; ისინი განსაკუთრებით მრავლად მოიპოვება ნერვული უჯრედის ნისლის ნივთიერებაში, ჭირკვლოვანი უჯრედების ბაზალურ ნაწილში, ყოველ სწრაფმზარდ უჯრედში. რიბოსომები ან მიმაგრებულ მდგომარეობაში არიან, როგორც გრანულარულ ენდოპლაზმურ რეტიკულუმში, ან თავისუფლად არიან განლაგებული.

რიბოსომების წარმოშობა უჯრედში დაკავშირებულია რნმ-ას სინთეზთან: ცნობილია, რომ რიბოსომული რნმ წარმოიქმნება ბირთვაცში.

ლიზოსომები — სუბუჯრედული ნაწილაკებია, რომელთა სიდიდე მერყეობს 0,2—0,8 მმკ შორის. ლიზოსომები შეიცავენ ჰიდროლიტურ ფერმენტებს, რომლებიც მკავევ არეში განლენენ ბიოლოგიურ პროდუქტებს. ამ ნაწილაკების ფერმენტულმა აქტივობამ განსაზღვრა მათი სახელწოდება (*lysis* — გახსნა, *soma* — სხეული). ცოცხალ უჯრედში ლიზოსომების ფერმენტები მის შიგნით იმყოფებიან, რის გამოც

მხოლოდ იმ ნივთიერებაზე მოქმედებენ, რომელიც ლიზოსომის შიგნით მოხვდება. ლიზოსომების დაშლის შემთხვევაში, ფერმენტები გადადიან ციტოპლაზმაში და მთელ უჯრედს ინელებენ. მაგალითად, თუ მიკრობი მოხვდა ნეიტროფილში (ლეიკოციტების ერთ-ერთი ფორმა), ლიზოსომის შიგთავსი გადმოიღვრება, მოხდება მიკრობის მონელება, მაგრამ სულ მალე იღუპება თვით უჯრედიც. ამავე დროს, ლიზოსომთა ფერმენტების მოქმედება შეიძლება გრძელდებოდეს უჯრედიდან მათი გამოყოფის შემდეგაც. ვარაუდობენ, რომ ამგვარად მოქმედებენ ლიზოსომური ფერმენტები ძვლის ქსოვილის ოსტეოკლასტებით რეზორბციის დროს.

ორგანოიდებისა (მიტოქონდრიების, გოლჯის აპარატის, ენდოპლაზმური რეტიკულუმის) და თვით ციტოპლაზმის რთულ ულტრამიკროსკოპულ ორგანიზაციას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. ცოცხალი ნივთიერების ასეთი ორგანიზაცია, რომელიც წარმოდგენილია მემბრანებით შემოსაზღვრული არხებით, ბუშტუკებითა და ცისტერნებით, ხელს უწყობს ქიმიური რეაქციების დაჩქარებას, უჯრედს შიგნით მოლეკულების გადაადგილებას და სხვ.

სპეციალური წარმონაქმნები. ცხოველურ ორგანიზმში განსაკუთრებული ადგილი უკავია მალაღიფერენცირებულ ციტოპლაზმურ სტრუქტურებს, რომლებსაც მეტაპლაზმურ წარმონაქმნებს უწოდებენ, აღწერილი ორგანოიდებისაგან განსხვავებით მეტაპლაზმურ წარმონაქმნებს. არა აქვთ უნივერსალური მნიშვნელობა უჯრედის ნივთიერებათა ცვლის პროცესში, ისინი სპეციალურ ფუნქციებს ასრულებენ. თავისი აგებულებითა და მნიშვნელობით სპეციალური ორგანოიდები მეტად მრავალნაირია. მათ მიეკუთვნება ყველა სახის ფიბრილარული სტრუქტურები (*fibra* — ბოჭკო): ტონოფიბრილები, მიოფიბრილები და ნეიროფიბრილები.

ტონოფიბრილები — ძუძუმწოვართა მრავალწრიან ეპითელში საყრდენ ფუნქციას ასრულებენ. ისინი მდებარეობენ უჯრედის სხეულში და ქსოვილს მთლიანობასა და მექანიკურ თვისებებს ანიჭებენ.

მიოფიბრილები — კუმშვადი ძაფებია, რომლებიც კუნთოვანი უჯრედებისა და ბოჭკოების პროტოპლაზმაში გადიან, გლუვ კუნთებში მიოფიბრილები მთელ სიგრძეზე ერთგვარადაა. განივწრიან კუნთებში მათ რთული სტრუქტურა აქვთ და შედგებიან უბნებისაგან — დისკოებისაგან, რომელთა სინათლის გარდატეხის კოეფიციენტი სხვადასხვაა. ამის გამო ზოგი დისკო მუქია, ზოგი კი პირიქით, ნათელი. დისკოების სწორი მონაცვლეობის გამო, მიოფიბრილები და კუნთის ყველა ბოჭკო მთლიანად განივწრიანია.

ნეიროფიბრილები წვრილი. ფიბრილარული სტრუქტურ-

რებია, რომლებიც ნერვული უჯრედების სხეულში და მათ მორჩებში გადიან. ცოცხალ უჯრედში ნეიროფიბრილების აღმოჩენამდე ექვი შეპქონდათ არა მარტო მათ მნიშვნელობაში, არამედ მათ რეალურ არსებობაშიც.

არამულმივი ჩანართები. ორგანიზმების გარდა, ციტოპლაზმაში გვხვდება არამულმივი ჩანართებიც. ეს ნივთიერებანი მკიდრო კავშირშია უჯრედის ცხოველმოქმედებასთან. რის გამოც ისინი ხან მეტი, ხან ნაკლები რაოდენობით გვევლინებიან. ზოგჯერ კი საერთოდ არ ვლინდებიან. ორგანიზმისაგან განსხვავებით არამულმივი ჩანართები არ არიან პრეტოპლაზმის სპეციალიზირებული ნაწილები; უჯრედის გყოფის დროს ისინი ქრებიან ხოლო შემდეგ კვლავ გროვდებიან ახლად წარმოქმნილ უჯრედში.

ჩანართები შეიძლება იყოს ტროფული ე. ი. წარმოადგენდნენ უჯრედის მიერ ასიმილირებულ საკვებ ნივთიერების მარაგს; ექსკრეტები — ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები, რომლებიც უჯრედიდან უნდა გამოიდევნოს; სეკრეტები — ნივთიერებები, რომლებიც აუცილებელია ორგანიზმისათვის და, ბოლოს, პიგმენტები. თხევადი ჩანართები უჯრედში წვეთებს წარმოქმნიან, რომლებსაც ვაკუოლები ეწოდება. მკვრივი ჩანართები კი გვევლინება გრანულები სახით.

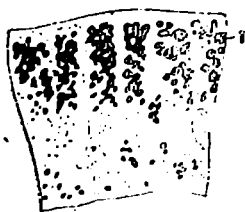
ტროფული ჩანართები შეიძლება იყოს ცილოვანი, ცხიმოვანი და ნახშირწყლოვანი.

ცილოვანი ჩანართები წარმოდგენილია კვერცხუჯრედებში. მათ მარცვლისებრი ან ჩხირისებრი ფორმა აქვთ, ზოგჯერ მეტად წვრილებია. ცილოვანი ჩანართები აუცილებელი მასალაა ჩანასახის განვითარებისათვის. სხეულის სხვა უჯრედებში ცილოვანი ჩანართები, როგორც წესი არ არსებობს.

ცხიმოვანი ჩანართები გვხვდება ყველა უჯრედში, თუმცა ზოგ მათგანში იგი მხოლოდ კვალის სახით ჩანს. ეს ჩანართები წარმოადგენენ სამარაგო ენერგეტიკულ მასალას.

ცხიმოვანი ჩანართები ციტოპლაზმაში გროვდება სხვადასხვა ზომის წვეთების სახით (სურ. 10). თუ მათი რაოდენობა დიდია, ისინი ერთდებიან ერთ დიდ ვაკუოლად, რომელიც ავსებს მთელ უჯრედს, ხოლო ბირთვის პერიფერიისაკენ გადაანაცვლებს. არსებობს აგრეთვე არასპეციალიზებული უჯრედები, რომელთაც აქვთ ცხიმის დაგროვების უნარი. ანეტი უჯრედები გვხვდება შემაერთებელ და რეტიკულურ ქსოვილებში და მათ ცხიმოვანი უჯრედები ეწოდება.

ზოგიერთი დავადების დროს ცხიმის დაგროვებას თან ახლავს ციტოპლაზმის დაშლა, და მამასადამე, მთელი უჯრედის დაშლაც, ეს კი მის არანორმალურ მდგომარეობაზე მიუთითებს და ცხიმოვანი გადაგვარება ეწოდება. ჩვეულებრივ ცხიმის დაგროვება ციტო-



სურ. 10 ბაყაყის ნაწლავის ეპითელის უჯრედები:
1 — ცხიმოვანი ჩანართები.



სურ. 11. ადამიანის ღვიძლის უჯრედები:
1 — გლიოგენის ბელტები.

პლასმასი არ იწვევს უჯრედის დაღუპვას. ცხიმის მოხმარების შემდეგ უჯრედი უბრუნდება თავის საწყის მდგომარეობას.

ნახშირწყლოვანი ჩანართები ცხოველურ უჯრედებში გვხვდება გლიოგენის სახით. ეს ნივთიერება კარგად იხსნება წყალში და ადვილად ვრცელდება დიფუზიის საშუალებით. ფიქსატორები მას ჩვეულებრივ გამოლექავენ სხვადასხვა ზომის მკვრივი ბელტების ზოგ შემთხვევაში კი მარცვლების სახით, რომლებიც გროვდება უჯრედის ერთ მხარეს. გლიოგენის აღმოჩენა ადვილად შეიძლება ღვიძლის უჯრედებში, სადაც იგი დიდი რაოდენობით მოიპოვება საკვების მიღების შემდეგ (სურ. 11). ღვიძლის უჯრედების დიფუზური გლიოგენი სუბმიკროსკოპული ნაწილაკებისაგან შედგება. ელექტრონული მიკროსკოპით დაკვირვებამ გვიჩვენა, რომ გლიოგენის დაგროვება დაკავშირებულია ენდოპლაზმურ ბადესთან: გლიოგენის რაოდენობის ხელოვნური შემცირებით ენდოპლაზმური ბადე იზრდება. ხოლო გააღიღებით — მცირდება. ვარაუდობენ, რომ ამ ბადის მემბრანებთან დაკავშირებულია ფერმენტები, რომლებიც მონაწილეობენ გლიოგენის სინთეზში. გლიოგენი ძალიან დიდი რაოდენობით მოიპოვება კუნთოვან ბოჭკოებში, სადაც ის ენერჯის ძირითადი წყაროა იმ სამუშაოს შესასრულებლად, რაც ამ ბოჭკოებს აკისრიათ. გლიოგენის რაოდენობა კუნთებში მნიშვნელოვნად მერყეობს იმისდა მიხედვით თუ როგორია კვება, მუშაობა და სხვ. გლიოგენი აღმოჩენილია აგრეთვე ნერვულ უჯრედებშიც, სადაც მისი დაგროვების შესაძლებლობას აქამდე უარყოფდნენ.

ექსკრეტები — ეს არის ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები, რომლებიც სასიცოცხლო პროცესებში აღარ მონაწილეობენ და ორგანიზმიდან უნდა გამოიღვენონ, როგორც მავნე ნივთიერებანი.

სეკრეტები — ჯირკვლავანი უჯრედების მოქმედების პროდუქტ-

ტები; წინააღმდეგ ექსკრეტებისა, ეს ნივთიერებანი აუცილებელია ორგანიზმისათვის. ისინი ჯერ გროვდებიან უჯრედში და მერე გამოიყოფიან გარეთ. უჯრედის პროდუქტების ამ კატეგორიას შეიძლება მიეკუთვნოს ფერმენტებიც.

პიგმენტურ ჩანართებს უწოდებენ შეფერილ ნივთიერებებს, რომელიც გროვდება უჯრედში და აპირობებს მის ფერს. არსებობს მრავალი სახეობის პიგმენტი. ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს მუქ-ყავისფერ და შავ პიგმენტებს, რომლებსაც მელანიები ეწოდება. ისინი უმთავრესად იმყოფებიან ეპითელურ და ზოგიერთ შემაერთებულქსოვილოვან ჯგუფებში. მელანიები წარმოდგენილია გრანულების სახით და ქიმიურად მეტად მდგრადია. რადგან ისინი ლოკალიზებულნი არიან ეპითელში, მუქ ფერს აძლევენ კანსა და თმას.

პიგმენტებს მიეკუთვნება სისხლის მღებავი ნივთიერება — ჰემოგლობინი, რომელიც შედგება ცილა — გლობინისა და მღებავი ნივთიერება — ჰემასაგან. ჰემოგლობინი, რკინის შემცველობის გამო უანებადთან ადვილად ქმნის არამდგრად ნაერთს, იგი უანებადით ამარაგებს ორგანიზმს.

ამგვარად, ჩანართები თავისთავად ციტოპლაზმის არამუდმივი წარმონაქმნებია, მათ უჯრედის ცხოველმოქმედებისათვის ძალზე დიდი მნიშვნელობა აქვთ.

§ 4. ბირთვი

ფორმა და ზომები. ბირთვი, როგორც უჯრედის შემადგენელი ნაწილი, ციტოპლაზმისაგან გარსით არის გამოყოფილი და აღმოჩენილია თითქმის ყველა ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედში. ზოგიერთ უღებულეს ორგანიზმში გამოცალკევებული ბირთვის აღმოჩენა ვერ მოხერხდა. ბაქტერიებისა და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების უჯრედებში აღწერილია ბირთვისეული ზონები, რომლებსაც ბირთვული მემბრანა არ გააჩნიათ. ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით ბირთვისეულ ზონებში აღმოჩენილია ქრომოსომული მასალა წვრილი ძაფების სახით (გვ. 58).

ყოველ ცხოველურ უჯრედს ჩვეულებრივ გააჩნია ერთი ბირთვი. მაგრამ არსებობს ისეთი უჯრედები, რომლებიც ორ (ღვიძლში, თირკმლებში) ან რამდენიმე ბირთვს შეიცავენ. უჯრედების უმრავლესობაში ბირთვს ცენტრალური ადგილი უკავია. მაგრამ ეს ყოველთვის ასე არ არის, ვინაიდან ხშირად ბირთვი პერიფერიისაკენ არის გადაანაცვლებული. ამ შემთხვევაში ამბობენ, რომ მას ექსცენტრული მდებარეობა უკავია. მაგრამ უჯრედების ყოველ გარკვეულ ტიპს ახასიათებს ბირთვის განსაზღვრული ლოკალიზაცია. მაგალითად, დიდი ლიმფოცი-

ტის (ლეიკოციტების ერთ-ერთი ფორმა) ბირთვის ექსცენტრული მდებარეობა აქვს, მაშინ, როდესაც მონოციტებში (ლეიკოციტების მეორე ფორმა) იგი ყოველთვის ცენტრშია მოთავსებული. უჯრედის რომელ ნაწილშიც არ უნდა მდებარეობდეს ბირთვი და როგორი სიდიდისაც არ უნდა იყოს იგი, მას ყოველთვის გარს აკრავს ციტოპლაზმა. მცირე ლიმფოციტებში, სადაც ციტოპლაზმის რაოდენობა შედარებით მცირეა და უჯრედის უმეტესი ნაწილი უკავია ბირთვის, იგი მაინც ყოველი მხრიდან შემოფარგლულია ციტოპლაზმის თხელი ფენით. იგივე ითქმის სპერმატოზოიდის თავის შესახებ: მისი მეტი ნაწილი უკავია ბირთვის, რომელსაც ირგვლივ ციტოპლაზმის თხელი შრე აკრავს.

ფორმის მიხედვით ბირთვი შეიძლება იყოს: მრგვალი, ოვალური, წაგრძელებული, ჩხირისებრი, წილაკოვანი. ჩვეულებრივ იგი უშუალოდ დაკავშირებული უჯრედის ფორმასთან: მომრგვალო, ოვალურ, კუბურ უჯრედებში ბირთვი მრგვალია; მაღალ, პრიზმულ და თითისტარისებრ უჯრედებში — ძალიან წაგრძელებული. ზოგ შემთხვევაში ბირთვის ცერცვისებრი ფორმა აქვს, რაც განპირობებულია მასზე უჯრედის ცენტრის დაწოლით, როდესაც ამ უკანასკნელს უჯრედში ცენტრალური ადგილი უკავია.

ბირთვის ფორმა შეიძლება იცვლებოდეს მექანიკური მიზეზების გამო. მაგალითად, უჯრედში გლიკოგენის დიდი რაოდენობით დაგროვებისას მისი ფორმა უსწორო ხდება. გლუვი კუნთის უჯრედის წაგრძელებული ბირთვი, უჯრედის შეკუმშვის დროს ბურღისებრად იგრძნობა, ძალზე მოკლდება და სქელდება, ხოლო შემდეგ კვლავ გრძელდება. ლეიკოციტების მოძრაობის დროს, დამკვირვებლის თვალწინ ბირთვი ხან მრგვალდება, ხან ოვალური ხდება.

ბირთვის ფორმა ჩვეულებრივ ნაკლებად რთული და მრავალფეროვანია, ვიდრე უჯრედების ფორმა. მაგალითად, ნერვულ უჯრედში, რომელიც თვითონ რთული ფორმისაა, ბირთვი მრგვალია. მაგრამ შეიძლება საწინააღმდეგო მაგალითების მოყვანაც, როდესაც ბირთვის ციტოპლაზმაში თავისუფალი მდებარეობა აქვს და არაერთარ მექანიკურ დაწოლას არ განიცდის, იგი ლეზულობს ძეხვისებურ, წილაკოვან ან კიდევ უფრო რთულ ფორმას. წილაკოვანი ბირთვი ახასიათებს ხერხემლიანთა ლეიკოციტებს. ამ უკანასკნელის ფორმის გართულება, როგორც ჩანს, დაკავშირებულია ციტოპლაზმასთან შეხების ზედაპირის გადიდებით, რაც განპირობებულია ლეიკოციტების ცხოველმოქმედების თავისებურებით.

ბირთვის ზომა განსაზღვრულ შეფარდებაშია ციტოპლაზმის მოცულობასთან. დიდ უჯრედებში, ჩვეულებრივ, ბირთვი უფრო მსკვილია, ვიდრე წვრილში. ეს არ ნიშნავს იმას, რომ ბირთვისა და უჯრედის ზომის თანაფარდობა ურყევ წესს წარმოადგენს. მაგრამ ყოველი გარ-

კვეული სახის უჯრედებში ბირთვისა და ციტოპლაზმის ძოცულობათა თანაფარდობა მეტნაკლებად მუდმივია. უჯრედის ცხოველმოქმედება განპირობებულია ბირთვისა და ციტოპლაზმის ურთიერთმოქმედებით, ამიტომ, როგორც ჩანს, მათი მეტნაკლებად მუდმივი თანაფარდობა აუცილებელია ნივთიერებათა ცვლის განსაზღვრული დონის შესანარჩუნებლად.

ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები და აგებულება. ამჟამად საკმაოდ კარგად არის დამუშავებული სხვადასხვა უჯრედიდან ბირთვის გამოყოფის მეთოდები. მაგრამ, მისი გამოცალკევებისა და გაწმენდის ყველა ხერხი დაკავშირებულია გარეცხვასთან, რის გამოც იგი კარგავს ზოგიერთ შემადგენელ ნაწილს, მათ შორის ცილებსაც.

ბირთვში აღმოჩენილია რთული შედგენილობის ცილები და ლიპიდები, რომლებიც წარმოქმნიან ლიპოპროტეიდულ ნაერთებს, ზოგიერთ ფერმენტი და სხვ. ბირთვის მთავარი შემადგენელი ნაწილი — რთული ცილოვანი ნაერთებია, რომლებსაც მკვებური თვისებები აქვთ. ამ ნივთიერებებს ეწოდება ბირთვისული ცილები — ნუკლეოპროტეიდები (*nucleus* — ბირთვი). მათი მკვებური თვისებები განისაზღვრება განსაკუთრებული ნივთიერების — ნუკლეინის მკვებების, შემცველობით: ნუკლეოპროტეიდების გახლეჩის დროს ცილოვანი ნივთიერება ადვილად სცილდება ნუკლეინის მკვებებს. ამ უკანასკნელთა რაოდენობრივი შეფარდება ცილებთან ბირთვში მუდმივი არ არის და ადვილად ცვალებადობს ამა თუ იმ პირობების ზეგავლენით.

ნუკლეინის მკვებები ცოცხალ ორგანიზმში არსებობენ დეზოქსირიბონუკლეინისა (დნმ) და რიბონუკლეინის (რნმ) მკვებათა სახით.

ორივე მკვებას შედგენილობაში შედის ნახშირწყლები — პენტოზები, აზოტოვანი ფუძეები — პურინები და პირიმიდინები, აგრეთვე ფოსფორმკვება, რომელიც მათ მკვებურ ხასიათს განსაზღვრავს. ნახშირწყლების ნაერთს ფოსფორის მკვებასთან და რომელიმე ზემოხსენებულ აზოტოვან ფუძესთან ნუკლეოტიდები ეწოდება. მრავალი ნუკლეოტიდის შეერთების შედეგად წარმოიქმნება ნუკლეინის მკვებას მოლეკულა, რომელიც წარმოადგენს გრძელ პოლინუკლეოტიდურ ჯაჭვს. რნმ და დნმ იმით განსხვავდება ერთმანეთისაგან, რომ რნმ-ას შედგენილობაში შედის ნახშირწყალი რიბოზა, ხოლო დნმ-ში — დეზოქსირიბოზა. ამის გარდა, ისინი არ შეიცავენ ერთნაირ პირიმიდინის ფუძეებს, მიუხედავად იმისა, რომ თავისი ქიმიური შედგენილობით ისინი უმნიშვნელოდ განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან, თვითოეული ნუკლეინის მკვება სპეციფიკურ რეაქციას ამჟღავნებს საღებავების მიმართ და ადვილად ვლინდება ჰისტოლოგიურ პრეპარატებში.

დნმ-ას მრლექულა შედგება ორი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვისაგან,

რომელიც ორმაგ სპირალს ქმნის. მისი მოლეკულური მასა მეტად დი-
და და რამოდენიმე მილიონს აღწევს. რ ნ მ-ას მოლეკულა შედგენი-
ლია ერთი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვისაგან. არსებობს რ ნ მ-ას სამი
ძირითადი ტიპი: რ ი ბ ო ს ო მ უ ლ ი, რომელიც უჯრედის რ ნ მ-ას
ძირითადი ნაწილია (80%), სატრანსპორტო ანუ ხ ს ნ ა დ ი
(15%) და საინფორმაციო (5%), რომლებიც ერთმანეთისაგან
განსხვავდებიან მოლეკულური მასით, მეტაბოლური აქტივობით და
თავისი მნიშვნელობით უჯრედის ბიოსინთეზში. რ ნ მ-ს ახასიათებს გა-
ნუწყვეტელი ინტენსიური განახლება. ამ მუშავს შეიცავს ციტოპლაზმა
და ბირთვი: იგი შედის ბირთვებისა და ქრომოსომების შედგენილობა-
ში, მცირე რაოდენობით აღმოჩენილია კარიოლიმფაში. დ ნ მ უმთავ-
რესად ლოკალიზებულია ბირთვში: იგი შედის ქრომატინის შედგენი-
ლობაში, ხოლო უჯრედის გაყოფისას ქრომოსომთა ძირითად ნაწილს
წარმოადგენს. დ ნ მ-ს, როგორც ჩანს გააჩნია სახეობრივი სპეციფი-
კა. ყოველ შემთხვევაში მისი შედგენილობა სხვადასხვა სახის ბაქტე-
რიებში სხვადასხვაა, ამავე დროს ახლო მდგომ სახეობებში ნაკლებ
განსხვავებულია, ვიდრე დაშორებულში. ყოველ შემთხვევაში, დეზო-
ქსირიბონუკლეინის მუშავს მეტი მნიშვნელობა აქვს სახეობრივ დიფე-
რენცირებისათვის, ვიდრე რიბონუკლეინის მუშავს.

დ ნ მ და რ ნ მ არსებობს ყველა ცხოველურ და მცენარეულ ორგა-
ნიზმში და, ისევე როგორც ცილები, უჯრედის დიდი ბიოლოგიური
მნიშვნელობის ნივთიერებებია. რ ნ მ მონაწილეობს ცილების რთულ
სინთეზში. დ ნ მ ძირითადი მემკვიდრეობითი მასალაა. სწორედ მასშია
მოცემული გენეტიკური ინფორმაცია ცილების თვისებების შესახებ,
რომელთა სინთეზი ციტოპლაზმის რიბოსომებში მიმდინარეობს. ბირ-
თვის დ ნ მ-იდან ციტოპლაზმაში ინფორმაციის გადაცემა ხორციელ-
დება ინფორმაციული რ ნ მ-ას მიერ. სატრანსპორტო რ ნ მ-ას მოლე-
კულებს ინფორმაცია გადააქვთ ცილის სინთეზის ადგილას, ე. ი. რი-
ბოსომებში.

ისევე როგორც ციტოპლაზმა, ბირთვიც რთული კოლოიდური
სისტემაა, რომელსაც ახასიათებს როგორც მყარი, ისე თხევადი სხეუ-
ლების თვისებები. ბირთვების შერწყმა მათი ურთიერთთან შეხების და
მათი შიგთავსის გადმოღვრა ჩხვლეტის დროს მიგვივითებს იმაზე,
რომ ბირთვის ნივთიერება თხევად მდგომარეობაშია. ამასთან, ბირთვი
ხშირად ინარჩუნებს თავის რთულ ფორმას უჯრედების აქტიური გადა-
ადგილების დროს (მაგალითად, მოძრავ ლეიკოციტებში). ბირთვს ახა-
სიათებს აგრეთვე დიდი ელასტიურობა. ეს თვისებები კი იმის მაჩვენე-
ბელია, რომ ბირთვი მყარი სხეულიცაა.

როგორც ყველა კოლოიდური სისტემა, ბირთვის ფიზიკური მდგო-
მარეობა არამდგრადია და ადვილად იცვლება გარემო პირობების და
უჯრედის ფიზიოლოგიური მდგომარეობის გავლენით.

მაგალითად, ბირთვის სტრუქტურა დიდად არის დამოკიდებული იმაზე, იმყოფება იგი გაყოფის პროცესში თუ გაყოფათა შორის პერიოდში. გაყოფისათვის მზადებისას ბირთვი ძაფისებრ სტრუქტურას იძენს. აღმოცენებული ძაფები ჯერ ძალიან წვრილია, თანდათან მსხვილდება და მოკლდება. იმის გამო, რომ ისინი ინტენსიურად იღებებიან მათ ქრომოსომები უწოდეს (*chroma* — საღებავი. *Soma* — სხეული). ქრომოსომების მიკროსკოპული აგებულების საფუძველია ნუკლეოპროტეიდების სპირალიზებული ძაფები. თვითველ ასეთ ძაფს, ქრომონემა ეწოდება. სპირალურად დახვეული ქრომოსომები კარგად ჩანს სინათლის მიკროსკოპში.

ქრომოსომები აქტიურ როლს ასრულებენ უჯრედის ცხოველმოქმედებაში: მისი გაყოფის პროცესში, დიფერენცირებისა და ფუნქციონირების პროცესში. ამის მიხედვით ქრომოსომები განიციდან რთულ გარდაქმნებს, რაც აპირობებს ბირთვის სტრუქტურულ ცვალებადობას.

ბირთვის მდგომარეობის ყოველ ცალკეულ პერიოდს უჯრედის ცხოველმოქმედებისათვის აქვს არსებითი მნიშვნელობა და ამიტომ საჭიროა მათი ცალ-ცალკე განხილვა.

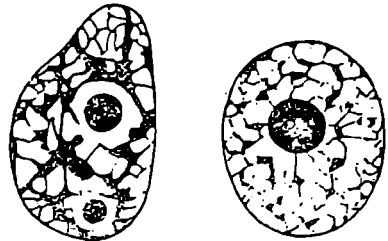
უჯრედის გაყოფათა შორის პერიოდს ინტერფაზა ეწოდება. ხოლო ბირთვს — ინტერფაზური ბირთვი. ასეთ ბირთვში ქრომოსომები მაქსიმალურად დესპირალიზებულია და სინათლის მიკროსკოპში არ ჩანს. ცოცხალ, შეუღებელ უჯრედზე მიკროსკოპით დაკვირვების დროს ბირთვში, არავითარი სტრუქტურა არ მოჩანს: იგი მკვეთრად გამოყოფილია მის ირგვლივ მდებარე ციტოპლაზმისაგან. ბირთვის შიგნით ოდნავ მოჩანს მხოლოდ წვრილი პრილა მარცვლები და ერთი, ორი და ზოგჯერ მეტი სხივის გარდატეხის დიდი უნარის მქონე სხეულაკი, რომლებსაც ბირთვაკები ეწოდება.

უჯრედების ფიქსირებულ და შეღებილ პრეპარატებზე, ინტერფაზურ ბირთვში შეიმჩნევა ქრომატინი (*chroma* — საღებავი), ბირთვაკები, ბირთვის წვენი — ნუკლეოლიმფა და გარსი.

ქრომატინი შეიცავს დნმ-ს და მასთან დაკავშირებულ ძირითად ცილებს — ჰისტონებს. ელექტრონულ მიკროფოტოსურათებში ქრომატინული ზონები წარმოდგენილია უწესრიგოდ განლაგებული წვრილი ძაფების სახით (დაახლოებით 100Å სისქის), რომლებსაც ხშირად ქრომოსომულ ძაფებს უწოდებენ. ეს ქრომოსომების დესპირალიზებული ელემენტებია. სინათლის მიკროსკოპით ინტერფაზული ბირთვის კვლევის დროს მოჩანს ქრომატინის წვრილმარცვლოვანი, ძაფისებური სტრუქტურა, მსხვილი გრანულები და ქრომატინის მკვირივი ბელტები. ქრომატინის სტრუქტურული სხვადასხვაობა დაკავშირებულია ქრომოსომების ელემენტების დესპირალიზაციის პროცესთან: ქრომატინის მასიური წარმონაქმნები წარმოადგენენ ქრომატინის დარ-

ჩენილ სპირალიზებულ უბნებს და შეიძლება მთელ ქრომოსომასაც გაშინ, როდესაც ქრომატინის ნაზი — გრანულარული და დიფუზური სტრუქტურები ქრომოსომთა დესპირალიზაციის ამა თუ იმ ხარისხს შეესატყვისება. სთვლიან, რომ ქრომატინის ეს სტრუქტურები ინტერფაზულ ბირთვში ქრომოსომის არსებობის ფორმაა. ასეთ ბირთვში მხოლოდ დესპირალიზებული ქრომოსომებია მეტაბოლურად აქტიური, მაშინ, როდესაც ქრომატინის კომპაქტური წარმონაქმნების ნივთიერებათა ცვლის დონე მეტად დაბალია. ინტერფაზულ ბირთვში ქრომოსომების დარჩენილი სპირალიზებული მასალის რაოდენობა სხვადასხვა უჯრედის ბირთვებში განსხვავებულია. სინათლის მიკროსკოპით კვლევისას ბირთვის გარეგნული სურათი უმთავრესად დამოკიდებულია ქრომატინის რაოდენობაზე და მის განაწილებაზე ბირთვში (სურ. 12). თუ ქრომატინი მცირე რაოდენობითაა, ბირთვი სუსტად იღებება, თუ დიდი რაოდენობითაა, მისი მარცვლები და ბელტები ერთმანეთს ერწყმის და ბირთვი ინტენსიურად იღებება. ასეთი კომპაქტური ბირთვის არსებობა შეიმჩნევა, მაგალითად, სპერმატოზოიდებში, მცირე ლიმფოციტებსა და სხვა მრავალ უჯრედში.

ბ ი რ თ ვ ა კ ე ბ ი — სხეულაკე-
ბია, რომლებიც გააჩნია თითქმის ყველა მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედს. თავისი კონსისტენციის გამო, რომელიც უფრო მკვრივია, ვიდრე მის ირგვლივ არსებული ბირთვის წვენი, და აგრეთვე სხივის მძლავრი გარდატეხის უნარის შედეგად ბირთვაკები ადვილად ისინჯება ცოცხალ უჯრედშიც. ფიქსირებულ პრეპარატებში ისინი განსაკუთრებით კარგად ჩანს მაშინ, როცა ქრომატინის რაოდენობა ბირთვში მცირეა.



სურ. 12. ქრომატინის განაწილება სხვადასხვა ბირთვში.

ბირთვაკების რიცხვი და ფორმა მეტად ცვალებადია და დამოკიდებულია უჯრედების რომელ სახეობასა და ორგანოს ეკუთვნიან ისინი, ან უჯრედის ფუნქციონალურ მდგომარეობაზე. მაგალითად, ძვლოვანი თევზების და ამფიბიების განვითარებად კვერცხუჯრედში — ოოციტებში — ბირთვაკების რაოდენობა ბევრად იზრდება ყვითრის წარმოქმნასთან დაკავშირებით, და შემდეგ ამ პროცესის დამთავრებისას კვლავ მცირდება. ამავე დროს, სხვადასხვა ცხოველის ოოციტებს ახასიათებს ბირთვაკების სხვადასხვა რიცხვი; ტრიტონებში მათ ასობით ითვლიან, ხოლო ზოგიერთ წურბელაში ისინი ზოგჯერ სულაც არ ჩანს.

ბირთვაკს ახასიათებს რთული, სუბმიკროსკოპული ორგანიზაცია;

მასში არჩევენ ნუკლეოლონემურ და ამორფულ ნაწილებს. ნუკლეოლონემა შექმნილია საკმაოდ მსხვილი კონებით, (დაახლოებით 1200Å), რომლებიც, თავის მხრივ, შედგება წვრილი ფიბრილებისა (40—50Å), და 150—200Å სიდიდის გრანულებისაგან (რიბოსომები). ბირთვაკის ამორფულ ნაწილს გრანულები არ გააჩნია და შედგება მჭიდროდ განლაგებული წვრილი ფიბრილებისაგან (50Å), იგი ბირთვაკში შეიძლება არსებობდეს გამოცალკევებული ზონის სახით, ან ქმნიდეს მკვირვ უბნებს ნუკლეოლონემის მიდამოში.

ბირთვაკის ქიმიური შედგენილობა რთულია. მის ძირითად მასას შეადგენს რნმ და ფუძე ცილები. ამ უკანასკნელთა განსაზღვრული ნაწილი დაკავშირებულია ლიბიდებთან, რომელიც სჭარბობს ბირთვაკის ზედაპირულ ნაწილებში. ამის გარდა, მის შემადგენლობაში აღმოჩენილია მცირე რაოდენობით დნმ და ზოგიერთი ფერმენტი: ტუტე ფოსფატაზა, მეტაფოსფატაზა და სხვა, აუცილებელი რნმ-ას სინთეზისათვის. ცილების, რიბონუკლეინის მყავას ფერმენტების შემცველობა სხვადასხვა ბირთვაკში სხვადასხვაა.

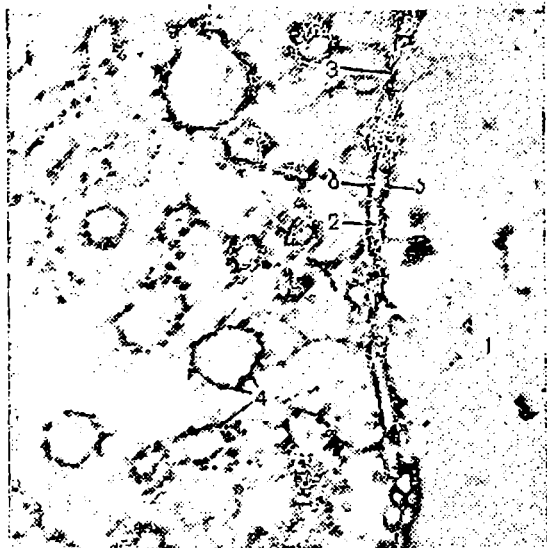
ბირთვაკების მნიშვნელობის საკითხი დიდი ხნის მანძილზე სადავო და ერთ-ერთი ყველაზე მეტად საიდუმლოებით მოცული საკითხი იყო ციტოლოგიაში. ბირთვაკების გაქრობა უჯრედის გაყოფის დროს, ხოლო ამ პროცესის დამთავრების შემდეგ მათი კვლავ გამოჩენა, მათი რაოდენობის მნიშვნელოვანი გაზრდა იმ უჯრედების ბირთვებში, რომლებიც ცილოვანი ნივთიერების აქტიურ სინთეზს აწარმოებენ, მიუთითებს იმაზე, თუ რა დიდი მნიშვნელობა აქვს ამ წარმონაქმნებს უჯრედის სიცოცხლისათვის. დღეისათვის დაგროვილია დიდი ფაქტობრივი მასალა, რომელიც უფლებას იძლევა ბირთვაკი განვიხილოთ, როგორც რიბოსომული რნმ-ის სინთეზის, და შეიძლება თვით რიბოსომების წარმოქმნის ადგილი. მზარდ და სეკრეტორულ უჯრედებში, და საერთოდ უჯრედებში, რომელნიც ცილების აქტიური სინთეზით ხასიათდებიან, რნმ-ის რაოდენობა ბირთვაკში იზრდება.

ბირთვაკების წარმოქმნა დაკავშირებულია ქრომოსომის განსაზღვრულ უბანთან, რომელსაც ბირთვაკის ორგანიზატორი ეწოდება. ყოველ ბირთვში ორი ქრომოსომა ბირთვაკის ორგანიზატორს შეიცავს.

ბირთვის ძირითადი მასაა ნუკლეოლიმფა; მასში განლაგებულია ბირთვაკები და ქრომატინის მარცვლები და ბელტები, რომლებიც კარგად მოჩანს ფიქსირებულ და შეღებილ პრეპარატებში, ნუკლეოლიმფა ცილოვანი ბუნებისაა, მასში აღმოჩენილია აგრეთვე რნმ.

გარსი ბირთვს გამოყოფს ციტოპლაზმისაგან. ელექტრონულ-მიკროსკოპულმა გამოკვლევამ გვიჩვენა, რომ ბირთვის გარსი შედგება

ორი მემბრანისაგან, რომელთა შორის გამყოფი სივრცეა. განსაზღვრული მონაკვეთების შემდეგ მემბრანები ერთდებიან და გარსში ჩნდება ფორები (სურ. 13). ფორებს დიდი ფუნქციონალური მნიშვნელობა აქვთ, ვინაიდან მათი მეშვეობით ხდება ნივთიერებათა შერჩევითი გადანაცვლება ბირთვიდან ციტოპლაზმაში და პირუკუ. სხვადასხვა უჯრედში ბირთვის გარსის ფორების რაოდენობა სხვადასხვაა. უჯრედის გაყოფის დროს, როდესაც ბირთვის გარსი ქრება, იგი, როგორც ამას ელექტრონული მიკროსკოპი გვიჩვენებს, იშლება წვრილ ვაკუოლებად, რომლებიც გვიანი ანატოზის დროს კვლავ ერთმანეთს შეერწყმიან.



სურ. 13. ბირთვის გარსი. კოლოს სანერწყვე ჯირკვლის უჯრედთა ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია:

1 — ბირთვი; 2 — ბირთვის გარსი; ა — ბირთვის შიგნითა და ბ — გარეთა მემბრანები; 3 — ბირთვის ფორები; 4 — ენდოპლაზმური რეტიკულუმის მემბრანები.

ბირთვის გარსი ცოცხალ უჯრედში ადვილად ზიანდება. ასეთი არამდგრადობის მიუხედავად, იგი შეუღწევადია, მაგალითად, საღებავებისათვის. ამ უკანასკნელთა დაგროვება ბირთვის შიგნით შეიმჩნევა მხოლოდ უჯრედის დეპრესიულ მდგომარეობაში გადასვლის შემთხვევაში.

ბირთვის მნიშვნელობა. ბირთვი ციტოპლაზმასთან მუდმივ ურთიერთმოქმედებაშია და მასთან ერთად მონაწილეობს უჯრედის ყველა სასიცოცხლო პროცესში. ცხოველურ ორგანიზმში მხოლოდ ზოგიერთ უჯრედს არ გააჩნია ბირთვი, მაგალითად, ძუძუმწოვართა ერითროციტებს, რომელთაც მაღალი სპეციალიზაციის გამო დაკარგული აქვთ უჯრედის სრულყოფილება, თუმცა ახალგაზრდა ერითროციტებს ბირთვი გააჩნია, და ისინი მას მხოლოდ განვითარების პროცესში კარგავენ.

უბირთვოდ უჯრედის ძირითადი სასიცოცხლო ფუნქციები წყდება; ბირთვს მოკლებული ამება ყლაპავს საკვებს, მაგრამ ვერ ინელებს მას და მალე კვდება. უბირთვოდ უჯრედების გაყოფა წყდება: ძუძუმწოვართა ერთროციტებს არ გააჩნიათ გაყოფის უნარი და მალე იღუპებიან. უბირთვო უჯრედები კარგავენ რეგენერაციის უნარს: მაგალითად, თუ ინფუზორიას (სტენტორს) რამდენიმე ნაწილად გავჭრით, მხოლოდ ის ნაწილი აღდგება მთლიანი ორგანიზმის სახით, რომელიც ბირთვის სულ უმნიშვნელო ნაწილს მაინც შეიცავს. ბირთვი ზეგავლენას ახდენს უჯრედის ზრდის ტემპზედაც. ი. ი. გერასიმოვი მა გაყოფის სტადიაში მყოფ უჯრედებზე იმოქმედა სიცივით და მიიღო ორმაგბირთვიანი უჯრედები, რომლებიც გაცილებით სწრაფად იზრდებოდნენ, ვიდრე ჩვეულებრივნი.

უამრავი ფაქტის მოტანა შეიძლება იმის დასამტკიცებლად, თუ რადიდი მნიშვნელობა აქვს ბირთვს უჯრედის ცხოველმოქმედებისათვის, მაგრამ ზემოთ მოყვანილი ფაქტებიც საკმარისია იმის დასადასტურებლად, რომ უჯრედში ნივთიერებათა ცვლა, რეგენერაცია და ზრდა შესაძლებელია მხოლოდ ბირთვისა და ციტოპლაზმის ურთიერთქმედებით.

§ 5. უჯრედის სასიცოცხლო ფუნქციები

ნივთიერებათა ცვლა. უჯრედის ძირითადი კომპონენტების მორფოლოგიური აგებულებისა და ფიზიკურ-ქიმიური თვისებების აღწერა ჯერ კიდევ არ იძლევა მასზე სრულ წარმოდგენას, როგორც ცოცხალ სისტემაზე, რომელიც ურთიერთკავშირშია გარემოსთან. იმისათვის, რომ სრული წარმოდგენა გვქონდეს უჯრედზე, საჭიროა გავეცნოთ არა მარტო მის აგებულებას, არამედ მის სასიცოცხლო ფუნქციებსაც, რომელიც დამახასიათებელია ყოველი ცოცხალისათვის.

ყოველი ფუნქცია, როგორი პრიმიტიულიც არ უნდა იყოს იგი, ვითარდება მატერიალურ საფუძველზე, რომელიც თავის მხრივ განისაზღვრება მის მიერ შესრულებული ფუნქციებით. ფორმა და ფუნქცია ერთიანია და განუყოფელი. ფუნქციის კვლევა ფორმის გარეშე, ისევე როგორც ფორმისა ფუნქციის გარეშე ცოცხალი ნივთიერების აგებულებაზე არაფერს იძლევა. ცხადია, რომ უჯრედის ძირითადი ფუნქციების — ნივთიერებათა ცვლის, მოძრაობის, გამრავლების, გალიზიანებადობის, შესწავლა ციტოლოგიის ისეთივე ამოცანაა, როგორც მისი აგებულების შესწავლა.

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ყველა ცოცხალი ნივთიერების ძირითადი თვისებაა, მისი განვითარების ყველა საფეხურზე, ნივთიერებათა ცვლა, ურომლისოდაც სიცოცხლე წარმოუდგენელია. ორგანიზ-

მის ცხოველმოქმედების ყოველი გამოვლინება დაკავშირებულია მასში ნივთიერებათა განუწყვეტელ შესვლასა, მის გადამუშავებასა და მისგან უკვე სხვა სახის ნივთიერებათა გამოყოფასთან.

უჯრედების გამრავლება, მოძრაობა, გალიზიანებადობა, ფორმათა წარმოქმნა და ზრდა, ერთი სიტყვით, ყველა მათი ფუნქციები, მთელი მათი ცხოველმოქმედება ნივთიერებათა ცვლას ემყარება.

რაც არ უნდა ავიღოთ, იქნება ეს უჯრედი თუ ცოცხალი ნივთიერების უჯრედამდელი ფორმა, ორივე შემთხვევაში ადგილი აქვს ცოცხალ ნივთიერებაში გარემოდან სხვადასხვა ნივთიერებათა განუწყვეტელ შესვლას, მის შეთვისებას, ხოლო შემდეგ წარმოქმნილ ნივთიერებათა დაშლას და დაშლის პროდუქტების გარეთ გამოყოფას. ნივთიერებათა მუდმივ წარმოქმნასა — ასიმილაციასა, და მისი 'დაშლის' — დისიმილაციის მთლიანობაში მდგომარეობს ცოცხალი ნივთიერების თვისობრივი თავისებურება, რაც განასხვავებს მას მკვდარი ბუნებისაგან.

ცხოველურ ორგანიზმში შესული საკვები ნივთიერებანი ნაწლავებში განიცდის დაშლას უფრო მარტივ ნაერთებად. ასე, მაგალითად, საკვების ცილები მომწებლებელი ფერმენტების მეშვეობით იხლიჩება ამინმჟავებად. ამინმჟავები შეიწოვება ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ეპითელური უჯრედების მიერ 'და ხვდება სისხლში, სისხლის მეშვეობით ვრცელდება მთელ ორგანიზმში. ქსოვილებში და უჯრედებში ამინმჟავათა სინთეზის შედეგად წარმოიქმნება ცილები, რომელთაც ახასიათებს მაღალი სპეციფიკურობა: ეს ცილები განსხვავებულია არა მარტო სხვადასხვა ცხოველში, არამედ ერთი და იმავე ორგანიზმის სხვადასხვა ქსოვილშიც. წარმოქმნილი ცილები ის მასალაა, რომლისგანაც შენდება ორგანიზმის უჯრედები.

ცილების მსგავს ცვლილებებს განიცდის აგრეთვე საკვების ცხიმებიც. ნაწლავში ისინი იხლიჩებიან გლიცერინად და ცხიმმჟავებად, რომელიც წარმოქმნიან საპნებს. ცხიმის გახლეჩის პროდუქტები ხვდება ჯერ ლიმფაში, ხოლო შემდეგ სისხლში, რომელიც მათ ორგანიზმის ყველა უჯრედს აწვდის. ცხიმებს მაღალი სპეციფიკურობა აქვთ. უჯრედებში მათ სინთეზს თან სდევს ღრმა გარდაქმნები, რის შედეგადაც უცხო წარმოშობის ცხიმებისაგან შენდება ცხიმი, რომელიც დამახასიათებელია არა მარტო აღებულ ცხოველისათვის, არამედ მის განსაზღვრულ ქსოვილებისთვისაც.

საკვებთან ერთად მიღებული ნახშირწყლები რთული პოლისაქარიდებია. ნაწლავებში ისინი იხლიჩებიან მარტივ ნაერთებად — მონოსაქარიდებად, რომლებიც შეიწოვება მისი ეპითელური საფარველით და ხვდება სისხლში. გლუკოზა, რომელსაც სისხლი მიიტანს უჯრედამდე,

ან უშუალოდ გამოიყენება მის მიერ, როგორც მაგალითად, ტვინის ქსოვილებში. ან სინთეზდება გლიკოგენად.

ცხიმებიც და ნახშირწყლებიც — უჯრედის აუცილებელი შემადგენელი ნაწილებია. ეს სამარაგო საკვები მასალაა, რომლის დაშლისას თავისუფლდება ენერგია, რომელიც საჭიროა ცოცხალი ნივთიერების შენების პროცესებისათვის და მისი სიცოცხლის შენარჩუნებისათვის. ცილოვანი ცვლა, რომელიც სიცოცხლის საფუძველია. მკიდროდაა დაკავშირებული ყველა იმ გარდაქმნასთან, რომელსაც ცხიმები და ნახშირწყლები განიცდიან.

ამგვარად, უჯრედის მიერ შეთვისებული საკვები ნივთიერებანი შეიძლება გამოიყენებულ იქნეს სხვადასხვა მიმართულებით: ერთი ნაწილი ხმარდება ცოცხალი ნივთიერების შენებას, მეორე ნაწილი გროვდება ენერჯის მარაგის (ცხიმი, გლიკოგენი) ან საკვები მასალის (კვერცხუჯრედების ყვითრი) სახით. დაბოლოს, ჯირკვლოვან უჯრედებში შეღწეული ნივთიერებანი გადაამუშავდება რომელიმე სპეციფიკურ სეკრეტად, რომელიც უჯრედიდან უნდა გარეთ გამოიყოს.

სხვადასხვა უჯრედის ციტოპლაზმაში ნივთიერებათა შეთვისება სხვადასხვანაირად მიმდინარეობს: ზოგი ნივთიერება ადვილად შეითვისება. ზოგი ძნელად. მეღავენდება სხვადასხვა უჯრედის პროტოპლაზმის შერჩევითი უნარი. ეს იმაში გამოიხატება, რომ ზოგი ქსოვილის უჯრედები უპირატესად ერთი სახის ნივთიერებებს შთანთქავენ, ხოლო სხვა ქსოვილის უჯრედები სხვა სახის ნივთიერებებს, მაგალითად, ცხიმები და ნახშირწყლები დიდი რაოდენობით შეითვისება ღვიძლის უჯრედების მიერ, ხოლო ნახშირწყლები გლიკოგენის სახით, კუნთოვან ქსოვილში გროვდება.

ორგანულ ნივთიერებათა დაშლის პროცესებს, რომლის დროსაც თავისუფლდება ცხოველმოქმედებისათვის საჭირო ენერგია, თან სდევს დაშლის პროდუქტების წარმოშობა. ნივთიერებათა ცვლის ეს საბოლოო პროდუქტები მავნეა ორგანიზმისათვის და გამოიყოფა სპეციალური გამომყოფი ორგანოების მეშვეობით.

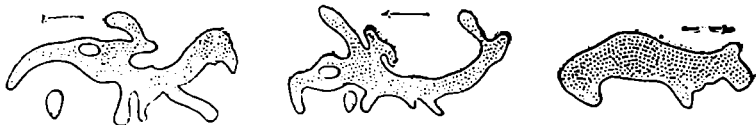
მცენარეებისაგან განსხვავებით, ცხოველები სინთეზს იწყებენ არა მინერალური ნივთიერებებიდან, არამედ უფრო მარტივი ორგანული ნაერთებიდან. ამ უკანასკნელთა სინთეზის პირველი ეტაპი მწვანე მცენარეებში მიმდინარეობს. ეს მცენარეები ქლოროფილის შემწეობით იყენებენ მზის სხივის კინეტიკურ ენერჯიას. მცენარეებს მზის ენერგია გადაჰყავთ პოტენციურ ენერჯიაში. ინახავენ მას სინთეზირებულ ორგანულ ნივთიერებებში. ეს უკანასკნელნი, ცოცხალი ბუნების საერთო ბალანსში ყველა ცხოველისა და უქლოროფილო მცენარის კვებისა და ენერჯის წყაროა.

ცოცხალი ნივთიერების მოძრაობა. ენერგია, რომელიც თავისუფლდება დისიმილაციის დროს, ნაწილობრივ ხმარდება თვით უჯრედში მიმდინარე ქიმიურ გარდაქმნებს, ნაწილი თავისუფლდება სითბოს სახით ან იხარჯება გარე მუშაობაზე, რომლის ერთ-ერთ გამოვლინებას მოძრაობა წარმოადგენს.

ცოცხალი ნივთიერების აქტიური მოძრაობანი დაკავშირებულია მის შინაგან თვისებებთან და არ შეიძლება მისი გაიგივება პასიურ გადაადგილებასთან. უკანასკნელი განპირობებულია სხვადასხვა მექანიკური მიზეზით და არ არის დაკავშირებული უჯრედის სასიცოცხლო თვისებებთან. პასიური მოძრაობის მაგალითია სისხლძარღვებში სისხლის უჯრედების გადაადგილება სისხლის ნაკადთან ერთად.

ცოცხალი ნივთიერების აქტიური მოძრაობის ყველაზე მარტივი ფორმა ამებოიდური მოძრაობაა. უფრო რთული მოძრაობა განპირობებულია უჯრედის სპეციალური წარმონაქმნების დიფერენცირებით, როგორც არის შოლტები, წამწამები უჯრედის ზედაპირზე ან უჯრედის შიგნით არსებული კუმშვადი ფიბრილები (კუნთოვანი უჯრედები და კუნთოვანი ბოჭკოები).

ამებოიდური მოძრაობა არ არის დაკავშირებული უჯრედის რომელიმე სპეციალურ სტრუქტურასთან, იგი ხორციელდება ცრუფეხების (ფსევდოპოდიების) წარმოშობით. ასეთი სახის მოძრაობა ახასიათებს ამებას. მოსვენებულ მდგომარეობაში ამებას მომრგვალო ფორმა აქვს და მასში მკაფიოდ მოსჩანს ერთმანეთისაგან განსხვავებული შიდა, მარცვლოვანი ენდოპლაზმა და გარე, ჰომოგენური ექტოპლაზმა. როგორც კი ამება აქტიურ მდგომარეობაში გადადის, მაშინვე მის ზედაპირზე წარმოიქმნება ფსევდოპოდიები (სურ. 14). პირველად ისინი ჰომოგენური ექტოპლაზმის პატარა წანაზარდებია. შემდეგ, ფსევდოპოდიების გადიდებასთან ერთად, მათში თანდათანობით გადაიღვრება მარცვლოვანი ენდოპლაზმაც. წარმოქმნილი წანაზარდი შეიძლება ისევე შეიზიდოს უჯრედის სხეულში, მაგრამ თუ იგი განაგრძობს ზრდას, მაშინ მასში გადადის მთელი ენდოპლაზმა და ამება იწყებს წინსვლით მოძრაობას, ე. ი. ერთი ადგილიდან მეორეზე გადაინაცვლებს. სხვადასხვა სახეობის ამების მოძრაობის სისწრაფე მერყეობს 0,5-დან—4,6 მკმ-მდე წამში. მასზე დიდ გავლენას ახდენს წყლის



სურ. 14. ამება მოძრაობის დროს.

ტემპერატურა და მასში გახსნილი უანგბადის რაოდენობა. ამებოიდურ-
რი მოძრაობის აუცილებელი პირობაა გარემოში კალციუმის არსე-
ბობა.

ამების ფსევდოპოლიების წარმოშობის გამოწვევა შეიძლება სხვა-
დასხვა მექანიკური და ქიმიური ზემოქმედებით. საკმარისია ამ ცხოველს
ოდნავ შეეხოს საკვების ნაწილაკები, რომ ამ გამლიზიანებლისავენ
მიქცეულ ზედაპირზე გაჩნდება ფსევდოპოლიები და დაიწყება ამების
სხეულის გადანაცვლება. იგივე აღინიშნება ქიმიური ნივთიერებების
ზემოქმედების დროს. ამება ამ დროს მოძრაობს ან გამლიზიანებლის
მიმართულებით ან საწინააღმდეგო მხარეს. ამების მოძრაობის მიმარ-
თულებას განსაზღვრავს როგორც მოქმედი ნივთიერების თვისებები,
ისე მისი კონცენტრაცია.

ამების მოძრაობითი რეაქცია, რომელიც გამოწვეულია მასზე
ზემოქმედებით, განპირობებულია მისი პროტოპლაზმის ადგილობრივი
გათხევადებით და შესქელებით, რაც აიხსნება პროტოპლაზმის, რო-
გორც კოლოიდური სისტემის სტრუქტურული თვისებებით. პროტოპ-
ლაზმის საფუძველს წარმოადგენს ცილოვანი მოლეკულების ბადე. ამ
მოლეკულათა შორის ურთიერთმოქმედი ძალები ადვილად იცვლება
და ამით აპირობებს პროტოპლაზმის გადასვლას ჰელის მდგომარეო-
ბიდან ზოლის მდგომარეობაში და პირუკუ. ამ დროს პროტოპლაზმაში
შექმნილი კონსისტენციის სხვადასხვაობა უჯრედის სხვადასხვა ნა-
წილში იწვევს პროტოპლაზმის გადაღვრას და ფსევდოპოლიების წარ-
მოშობას.

ამებოიდური მოძრაობის ფორმა შეინიშნება უმაღლეს ცხოველთა
უჯრედებშიც. ასეთი მოძრაობა გააჩნია ზოგიერთ ლეიკოციტს და შე-
მაერთებელი ქსოვილის ბევრ უჯრედს. ამებოიდური მოძრაობის შედე-
გად ლეიკოციტები გადიან სისხლძარღვთა კედლებში და მოგზაურო-
ბენ ქსოვილთა შორის. განსაკუთრებული აქტივობით მიემართებიან
ისინი ანთებითი კერებისაკენ, სადაც დიდი რაოდენობით გროვდება
ბაქტერიები. როგორც ჩანს, ბაქტერიების მიერ გამოყოფილი ნივთიე-
რებანი და აგრეთვე ქსოვილთა დაშლის პროდუქტები ის გამლიზიანე-
ბლებია, რომლისკენაც მიისწრაფვიან ლეიკოციტები.

ამებას, ლეიკოციტებსა და სხვა უჯრედებში აღმოცენებულ ფსევ-
დოპოლიებს მარტო მოძრაობა არ აკისრიათ. ფსევდოპოლიები გარემო-
დან იტაცებენ აგრეთვე სხვადასხვა ნაწილაკს. ამებისათვის ასეთი ნა-
წილაკებია საკვები ნივთიერებანი, რომელთაც იგი ინელებს და იყე-
ნებს, როგორც არსებობის წყაროს. ლეიკოციტები და შემაერთებელ-
ქსოვილოვანი უჯრედები ფსევდოპოლიებით იჭერენ ორგანიზმისათვის
მავნე და უცხო, გამოსაძევებელ ნაწილაკებს. უჯრედების ეს თვისება
შესწავლილი იყო ი. ი. მეჩნიკოვის მიერ, რომელმაც ამ მოვლე-

ნას ფ ა გ ო ც ი ტ ო ზ ი უწოდა, ხოლო თვით უჯრედებს ფ ა გ ო ც ი ტ ე ბ ი. ლეიკოციტები და ზოგიერთი შემაერთებულქსოვილოვანი უჯრედი, თავისი ფაგოციტური თვისებების გამო ათავისუფლებენ ორგანიზმის შიდა გარემოს მისთვის უცხო ელემენტებისაგან (იხ. § 23).

შ ო ლ ტ ე ბ ი თ ა და წ ა მ წ ა მ ე ბ ი თ მოძრაობა სრულდება უჯრედის სპეციალურად დიფერენცირებული გამონაზარდებით: თუ გამონაზარდების რაოდენობა მცირეა, სიგრძე კი დიდი, მათ შ ო ლ ტ ე ბ ი ეწოდება, ხოლო მრავალ, მოკლე გამონაზარდს, წ ა მ წ ა მ ე ბ ს უწოდებენ. შ ო ლ ტ ე ბ ი თ მოძრაობა ფართოდ არის გავრცელებული უმარტივესთა შორის; უმაღლეს ცხოველებში მამრობითი სასქესო უჯრედები მოძრაობენ შ ო ლ ტ ე ბ ი ს საშუალებით.

უჯრედის გადაადგილება ხდება შ ო ლ ტ ი ს ტ ა ლ ო ს ე ბ რ ი მოძრაობით. უმარტივესებს შ ო ლ ტ ი ჩვეულებრივ წინ აქვთ მიმართული და მოძრაობის დროს უჯრედს თან გაიყოლებს. სპერმატოზოიდებში პირიქით ხდება, შ ო ლ ტ ი უკან არის მოთავსებული და მისი ტალღისებრი რხევა აპირობებს უჯრედის წინსვლას. ზოგჯერ ასეთი მოძრაობა ადვილდება შ ო ლ ტ ი ს გასწვრივ პროტოპლაზმური მემბრანის წარმოქმნის გამო, რომელსაც მ ა უ ნ დ უ ლ ი რ ე ბ ე ლ ი მ ე მ ბ რ ა ნ ა ეწოდება.

მოძრაობა წამწამების საშუალებით — მ ო ც ი მ ც ი მ ე ა და შ ო ლ ტ ის ე ბ რ ი მოძრაობის მსგავსი. განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ უკანასკნელი სრულდება ერთი შ ო ლ ტ ი ს მეშვეობით, ხოლო მოციმციმე — წამწამთა მთელი სისტემის ერთობლივი მოძრაობით.

ბევრი უმარტივესის (ინფუზორიები) მთელი უჯრედის ზედაპირი დაფარულია წამწამებით, რომელთა მოძრაობით ხდება ცხოველის გადანაცვლება სივრცეში.

ხერხემლიანებს არ გააჩნიათ თავისუფალი, წამწამებით დაფარული უჯრედები, მაგრამ აქვთ ეპითელური უჯრედები, რომელთა გარეთა, თავისუფალი ზედაპირი დაფარულია წამწამებით. ასეთი წამწამოვანი ეპითელით არის ამოფენილი მრავალი ლულისებრი ორგანო (იხ. § 20).

წამწამისებრი და შ ო ლ ტ ის ე ბ რ ი მოძრაობა, ამებოიდურისაგან განსხვავებით, ყოველთვის რითმულია. ცნობილი არ არის როგორ რეგულირდება წამწამების მუშაობა. წამწამებისა და შ ო ლ ტ ე ბ ი ს მოძრაობას აპირობებს მათ შიგნით მოთავსებული უწყრილესი ს ა ა ც ე ბ ი ს რ თ უ ლ ი ს ის ტ ე მ ა. როგორც ელექტრონული მიკროსკოპით დაკვირვების შედეგად გამოირკვა, ყოველ წამწამში არსებობს 9 წყვილი ფიბრილა, რომელიც მოთავსებულია გარსის ქვეშ, და ორიც შეუწყვილებელი მის ცენტრში (სურ. 15). წამწამის გარსი შედგება სამი შრისაგან: ორი მუქი და მათ შორის მოთავსებული ერთი ნათელი შრისაგან. იგი გრძელდება უჯრედის პლაზმურ მემბრანაში. ასეთი სუბმიკროსკოპული ფიბ-



სურ. 15. წამწამების განივკვეთის ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია: 1 — ორმაგი პერიფერიული ფიბრილები; 2 — დაუწყველებელი ფიბრილები.

ნაქმნები — მიოფიბრილებით, რომლებიც მონაცვლეობით ხან იკუმშებიან, ხან ღუნდებიან. ამის გამო მათი მიმაგრების წერტილები ხან უახლოვდება ერთმანეთს, ხან შორდება, რაც აპირობებს ორგანიზმის ნაწილების გადაადგილებას.

კუმშვადი ელემენტები, რომლებიც კუნთოვან მოძრაობას იწვევენ, ისევე, როგორც შოლტები და წამწამები, წარმოადგენენ პროტოპლაზმის სპეციალურ წარმონაქმნებს, მაგრამ მოთავსებული არიან უჯრედის შიგნით. მიოფიბრილები დიფერენცირებულია უკვე ზოგიერთ ინფუზორიაში. პრიმიტიული ეპითელურ-კუნთოვანი უჯრედები გვხვდება ნაწლავლრუიანებში. კუნთოვანი უჯრედები — უმდაბლეს ჭიებში.

გალიზიანებადობა. ყოველი ორგანიზმი. მარტივია იგი თუ რთული, მჭიდრო ურთიერთდამოკიდებულებაშია მის გარემოსთან, აღიქვამს მის ცვლილებებს და პასუხობს მათ. გარემოს მიმართ გარკვეული რეაგირების უნარს გალიზიანებადობა ეწოდება, ფაქტორებს კი, რომლებიც იწვევენ გალიზიანებას — გამლიზიანებლები. მათ მიეკუთვნება სითბური, ქიმიური, სხივური, ელექტრონული და სხვა სახის ენერჯიათა რყევები.

გალიზიანებადობის გამოვლინება მრავალგვარია. ეს დამოკიდებულია ზემოქმედების ხასიათსა და თვით ორგანიზმის აგებულებაზე. რაც უფრო მაღალია ცხოველის ორგანიზაცია და სრულქმნილია მისი ნერვული სისტემა, მით რთულია მისი საპასუხო რეაქცია.

რილარული აგებულება ახასიათებს არა მარტო ცხოველურ წამწამებს, არამედ მცენარეულსაც, რომელშიც იგი პირველად იქნა დადგენილი.

მოძრაობის აქტიურობა დამოკიდებულია გარემო პირობებზე: ჰიდროქსილური იონების კონცენტრაციაზე, ტემპერატურაზე, ირგვლივ მდებარე სითხის კონსისტენციაზე და სხვ. სპერმიები მოძრაობენ მხოლოდ ოდნავ ტუტე არეში, მეავე არეში ისინი კარგავენ თავის აქტიურობას. ძუძუმწოვართა ეპითელიუმში წამწამების რხევა ტემპერატურის დაწვეასთან ერთად ნელდება.

კუნთოვანი მოძრაობა — მოძრაობის ყველაზე სრულყოფილი ფორმაა. იგი გამოწვეულია უჯრედებში არსებული სპეციალური წარმონაქმნების მიერ.

მცენარეებსა და უმარტივესებში, აგრეთვე უმაღლეს ცხოველთა ზოგიერთ უჯრედში საპასუხო რეაქცია შეიძლება ვლინდებოდეს მოძრაობაში გამლიზიანებლისავენ ან პირუკუ. ამას ეწოდება ტაქსისი ან ტროპიზმი.

ტაქსისი შეიძლება იყოს დადებითი ან უარყოფითი. იმის მიხედვით, თუ რა მიმართულებით სრულდება მოძრაობა გამლიზიანებლისავენ თუ პირუკუ. გამლიზიანებლების მრავალგვარობის მიხედვით არჩევენ სხვადასხვა სახის ტაქსისს. განსაკუთრებით ფართოდ არის გავრცელებული ქემოტაქსისი — თავისუფლად მცხოვრები ორგანიზმების ან ცალკეული უჯრედის აქტიური მოძრაობა ქიმიური ნივთიერების ზემოქმედების პასუხად. ხშირია ტიგმოტაქსისები — მყარ ნივთიერებასთან შეხების პასუხი. გვხვდება პელიოტაქსისები — მოძრაობითი რეაქცია სინათლეზე, გალვანოტაქსისები — მოძრაობა ელექტროდენის მიმართ, რეოტაქსისები, რომელსაც სითხის ნაკადი იწვევს.

ქემოტაქსისი ვლინდება, მაგალითად, გვიმრის სპერმატოზოიდების გადაადგილებით ვაშლის მუავისაკენ, რომელსაც მდებარეობითი სასქესო უჯრედი გამოყოფს. ამგვარი მოძრაობა შეინიშნება ზოგიერთ სხვა მცენარეშიც. დადებითი ქემოტაქსისი ახასიათებს ზოგიერთ ლეიკოციტებს ბაქტერიების მიერ გამოყოფილი ნივთიერებისა და აგრეთვე იმ პროდუქტების მიმართ, რომლებიც წარმოიქმნება უჯრედებისა და ქსოვილების დაშლის დროს.

ტიგმოტაქსისი შეიმჩნევა მექანიკური გალიზიანებისას. რეაქციის ეფექტი დამოკიდებულია გამლიზიანებლის სიძლიერეზე. მაგალითად, ნემსით ამების უხეში შეხება იწვევს ფსევდოპოდების შეკუმშვასა და ამების უძრავ მდგომარეობაში გადასვლას. ძლიერი მექანიკური გამლიზიანებლის ხანგრძლივი ზემოქმედებით ამება გადაინაცვლებს გამლიზიანებლის საწინააღმდეგო მიმართულებით. მყარი სხეულის ნაზი შეხება პირიქით, იწვევს ამების გადაადგილებას გამლიზიანებლისაკენ. ასეთსავე რეაქციას იძლევა ინფუზორიაც. დადებითი ტიგმოტაქსისი შეიმჩნევა თუ უმარტივესებს შევეხებით საკვები ნივთიერებებით.

რეოტაქსისი — არის მექანიკური ზემოქმედებით გამოწვეული რეაქციის სხვა ფორმა. იგი გამოიხატება უჯრედების მოძრაობით სითხის ნაკადის საწინააღმდეგო მიმართულებით, უფრო მაღალი წნევისაკენ, რეოტაქსისი ჩვეულებრივი მოვლენაა უმარტივესებისათვის; დადებითი რეოტაქსისი გააჩნიათ სპერმატოზოიდებს; ძუძუმწოვრებში ისინი აქტიურად მიემართებიან კვერცხსავალით ზევითკენ, ლორწოს ნაკადის საწინააღმდეგოდ, რომელიც საშვილოსნოსაკენ მიედინება.

ტაქსისების ეს მაგალითები ნათელყოფენ, თუ რა დიდი მნიშვნელობა ენიჭება მათ ორგანიზმის ცხოველმოქმედებისათვის. ტროპიზმებზე ჩვენ არ შევჩერდებით, რადგან იგი მცენარეებს ახასიათებს.

ტაქსისებისა და ტროპიზმების გარდა, გარე ზემოქმედებაზე უჯრედის საპასუხო რეაქცია გამოიხატება მის ნივთიერებათა ცვლის, ზრდის, გაყოფის ინტენსიობაში და სხვ. გარემოს ზემოქმედება უჯრედის სასიცოცხლო ფუნქციებზე სხვადასხვა გავლენას ახდენს და დამოკიდებულია იმაზე, თუ როგორია თვით გამლიზიანებელი, მისი ზემოქმედების ინტენსივობა და ხანგრძლივობა, ან რა სახისაა თვით უჯრედი.

სითბური გამლიზიანებლები უჯრედში ცვლიან ყველა სასიცოცხლო პროცესს, ამასთან ტემპერატურის აწევა, როგორც წესი, ააქტიურებს, ხოლო დაწევა, პირიქით, თრგუნავს ამ პროცესებს. მაგრამ ტემპერატურის აწევა ხელსაყრელია განსაზღვრულ წერტილამდე, რის შემდეგ იგი საწინააღმდეგო შედეგს იძლევა. იმ ტემპერატურას, რომლის დროსაც უჯრედის ცხოველმობა ყველაზე ინტენსიურად მიმდინარეობს, ოპტიმალური ეწოდება.

45°-ზე მაღალი ტემპერატურა თბილისისხლიან ცხოველებში იწვევს ცილის შეუქცევად შედეგებს და უჯრედის დაღუპვას სულ რამოდენიმე წუთში. მართალია, ცალკეულ შემთხვევებში უჯრედები ამაზე უფრო მაღალ ტემპერატურასაც ეგუებიან, მაგალითად, ზოგიერთი მიკრობის სპორებს 100°C და მეტი ტემპერატურის დროს შეუძლიათ იცოცხლონ რამოდენიმე საათის განმავლობაში.

სიცოცხლის ქვედა ტემპერატურული ზღვარი შეიძლება საკმაოდ დაბალი იყოს. მაგალითად, ბაყაყის სპერმატოზოიდები ცოცხლობენ რამოდენიმე ხნის განმავლობაში 0°C ბევრად უფრო დაბალ ტემპერატურის პირობებშიც. უჯრედის მიერ დაბალი ტემპერატურის ატანის უნარს ემყარება სპერმის ხანგრძლივი შენახვა და ტრანსპორტირება, რომელსაც იყენებენ ხელოვნური დათესვის პრაქტიკაში. არ კარგავენ თავის სასიცოცხლო თვისებებს ერთთროციტებიც, თუ მათ ყინავენ გლიცერინთან ერთად. გაღობის შემდეგ, გლიცერინის მოცილებისას, ერთთროციტების გამოყენება შეიძლება სისხლის გადასხმისთვის. ასკარიდებისა და სხვა პარაზიტული ჭიების კვერცხები დიდი ხნის განმავლობაში ცოცხლობენ -20°C-ის პირობებში.

მაგრამ ტემპერატურის ცვალებადობისადმი გამძლეობის ამ მაგალითების მიუხედავად, უჯრედების ნორმალური არსებობა შესაძლებელია მხოლოდ იქ, სადაც ტემპერატურა შედარებით მცირე საზღვრებში მერყეობს.

ქიმიური გამლიზიანებლები მოქმედებენ უჯრედზე როგორც უშუალოდ, ისე გარემო პირობების მეშვეობით: რა ნივთიერებაც არ უნდა მიუმატოთ უჯრედის გარემომცველ სითხეს, იგი აუცილებლად გამოიწვევს მისი ფიზიკური თვისებების (ოსმოსური წნევის, სიმკვრივის და სხვ.) შეცვლას. ქიმიური გამლიზიანებლების განსა-

ზღვრული კონცენტრაცია, უეჭველია, აცხოველებს უჯრედში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესებს, რაც, მაგალითად, ვლინდება მისი მოძრაობის გააქტიურებით, ზრდისა და გამრავლების გაძლიერებით. ამ შემთხვევაში თვალსაჩინოა ხელოვნური პართენოგენეზის მოვლენა, რომელიც იმაში მდგომარეობს, რომ ზოგიერთი მარილის, ცხიმოვანი მჟავასა და სხვა მრავალი ნივთიერების განსაზღვრული კონცენტრაციის გავლენით, შეიძლება გამოვიწვიოთ კვერცხუჯრედის განვითარება მის გაუნაყოფიერებლად. მაგრამ, მეორე მხრივ, აღებული იგივე ნივთიერებანი სხვა კონცენტრაციით არა მარტო აპირობებენ კვერცხუჯრედის განვითარებას, არამედ პირიქით, იწვევენ მის დაღუპვას. ამგვარად, ქიმიურ გამლიზიანებლებს შეუძლიათ, ერთი მხრივ, გააძლიერონ უჯრედის სასიცოცხლო პროცესები, მეორე მხრივ, დათრგუნონ ისინი. ამ შემთხვევაში არსებით როლს ასრულებს ნივთიერებათა კონცენტრაცია.

არის ნივთიერებები, რომელთა თუნდაც უმნიშვნელო კონცენტრაცია მკვეთრად არღვევს უჯრედის ფუნქციონალურ მდგომარეობას და იწვევს მის მორფოლოგიურ ცვლილებებს. ასეთი ნივთიერებები მიეკუთვნებიან შხამების კატეგორიას. მაგალითად, შეიძლება მოვიყვანოთ ანესთეზიურ ნივთიერებათა (ქლოროფორმი, ეთერი, მორფი და სხვ.) დამთრგუნველი მოქმედება უჯრედზე. თუ წყალს, რომელშიც იმყოფებიან უმარტივესნი (ამება ან ინფუზორია), ეთერი მივუმატეთ, ისინი შეწყვეტენ მოძრაობას. ასეთი გარინდება არ გაივლის მანამ, ვიდრე ამ ცხოველებს არ გადაიტანენ სუფთა წყალში. შხამიანი ნივთიერების დამადამბლავებელი უნარი უდევს საფუძვლად მედიცინაში ნარკოტიკების გამოყენებას. ნარკოტიკები იწვევს ნერვული უჯრედის დამბლას.

გ ა რ ე მ ო ს ო ს მ ო ს უ რ ი წ ნ ე ვ ა ის ფაქტორია, რომელიც დიდ გავლენას ახდენს უჯრედის მდგომარეობაზე. ასე, მაგალითად, ჰიპერტონულ ხსნარში, ე. ი. ციტოპლაზმის ხსნარზე უფრო კონცენტრულში, უჯრედი კარგავს წყალს და შეიჭმუხნება. ჰიპოტონურ ხსნარში, რომელსაც ნაკლები კონცენტრაცია აქვს, ვიდრე უჯრედის ხსნარს, უჯრედი ჯირჯვდება. ხერხემლიანებში განსაკუთრებულ მგრძნობიარობას იჩენს ოსმოსური წნევის შეცვლის მიმართ ერთთროციტები: ჰიპერტონულ ხსნარში წყლის დაკარგვის გამო ისინი ისე ძლიერ შეიჭმუხნებიან, რომ თუთის ნაყოფს ემსგავსებიან.

ს ხ ი ვ უ რ ი ე ნ ე რ გ ი ა ც ციტოპლაზმის გამლიზიანებელია. ამის ნათელი მაგალითია მწვანე მცენარეების მიერ ჰაერის ნახშირმჟავას ასიმილაცია, რაც მზის სინათლის მონაწილეობის გარეშე შეუძლებელია. ცხოველთა შორის მგრძნობელობა სინათლის მიმართ განსაკუთრებით მკვეთრად აქვთ გამოხატული უმარტივესებს. სიბნელეში მოძრავი ზოგიერთი ამება უეცარი და კაშკაშა განათებისას მოძრაობას წყვეტს.

რენტგენის სხივები განსაკუთრებულ ყურადღებას იმსახურებს. მათი მოქმედების ეფექტურობა დამოკიდებულია რაოდენობაზე: სუსტმა დოზებმა შეიძლება ვერ იმოქმედონ უჯრედის ცხოველ-მოქმედებაზე, მაშინ, როდესაც დიდი დოზა იწვევს ბირთვის დეფორმაციას, მკვეთრად არღვევს უჯრედის გაყოფას, იწვევს მის დაღუპვას. განსაკუთრებით მგრძობიარენი არიან რენტგენის მიმართ სასქესო უჯრედები: იმ დოზებით, რომლებიც არსებით გავლენას არ ახდენენ სასქესო ჯირკვლების ქსოვილებზე, სპერმატოზოიდები და კვერცხუჯრედები ზიანდება და იღუპება. რენტგენის სხივების შერჩევითი მოქმედება ვლინდება სხვა უჯრედების მიმართაც. სწორედ ამას ემყარება ავთვისებიანი სიმსივნეების მკურნალობა. რენტგენის განსაზღვრული დოზა აზიანებს სიმსივნის უჯრედებს, მაშინ როდესაც ნორმალური ქსოვილები დაუზიანებელი რჩება.

უჯრედები შერჩევით დამოკიდებულებას იჩენენ აგრეთვე რადიუმის სხივების მიმართ, რომელნიც, რენტგენის სხივების მსგავსად, ფართოდ გამოიყენება ავთვისებიან სიმსივნეებთან ბრძოლაში.

ულტრაიისფერი სხივები მოქმედებენ ციტოპლაზმაზე და ძლიერ გავლენას ახდენენ მის კოლოიდურ სტრუქტურაზე, რაც კარგად ჩანს კანის ზედაპირულად განლაგებულ უჯრედებზე დაკვირვებისას.

უჯრედების გამრავლება. გამრავლება ცოცხალი ნივთიერების ერთ-ერთი ძირითადი თვისებაა. სწორედ ამ თვისების გამო ხდება უჯრედების ახლად წარმოქმნა. დაბერებულ, დროგადასულ უჯრედებს მუდამ ახალი უჯრედები ენაცვლება. უჯრედების გამრავლებას არანაკლები მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის ზრდისათვის. ყველაზე უკეთ შესწავლილია უჯრედების გამრავლება გაყოფის გზით.

განასხვავებენ გაყოფის ორ სახეს: მარტივს ანუ პირდაპირს და რთულს ანუ არაპირდაპირს. ამ უკანასკნელის დროს უჯრედის გაყოფას თან სდევს ბირთვში მიმდინარე ღრმა ცვლილებები, რაც განსაზღვრავს ამ პროცესის ხასიათს.

პირდაპირი გაყოფა, რომელსაც ამიტოზი დაარქვენს (*a* — უარყოფა, *mitos* — ძაფი), მდგომარეობს ბირთვის ორ ნაწილად გადაზონრვაში: ამის შემდეგ თვით უჯრედიც ორად იყოფა.

პირდაპირი გაყოფის პროცესი პირველად აღწერილი იყო გასული საუკუნის შუა წლებში, სულ მალე უჯრედული თეორიის ჩამოყალიბების შემდეგ. იმ დროს უჯრედის პირდაპირი გაყოფა მიაჩნდათ მისი გამრავლების ერთადერთ ფორმად. მხოლოდ 70-იან წლებში, მიკროსკოპული ტექნიკის გაუმჯობესებასთან დაკავშირებით შესაძლებელი გახდა დაედგინათ, რომ გაყოფის პროცესი ბევრად უფრო რთულია, ვიდრე იგი წარმოიდგინეს ამ პროცესის პირველმა აღმწერლებმა. დად-

გენილი იყო, რომ ბირთვის გაყოფას წინ უსწრებს მისი სტრუქტურული ცვლილებანი, რაც იმაში გამოიხატება, რომ ბირთვში ჩნდება ინტენსიურად შეღებილი ქრომატინის ძაფები, რომლებიც შემდეგ ცალკეულ ქრომოსომის სახეს იღებენ.

ბირთვის რთული გაყოფის სურათი პირველად ი. დ. ჩისტიაკოვმა ნახა 1874 წ. ლიკობოლიუმის და შვიტის სპორების განვითარების დროს. მცენარეულ უჯრედში ეს პროცესი დაწვრილებით აღწერა ე. სტრასბურგერმა (1875 წ.), ხოლო ცხოველურ უჯრედში — პ. ი. პერეშეკოვმა (1879 წ.) და ვ. ფლემინგმა (1879 წ.). ამ მეცნიერთა დაკვირვებანი მალე სხვა მეცნიერებმაც დაადასტურეს, თანაც დადგინდა, რომ მიტოზური გაყოფა ერთნაირად ფართოდ არის გავრცელებული, როგორც ცხოველურ, ისე მცენარეთა სამყაროში.

არაპირდაპირ გაყოფას, მიტოზს ანუ კარიოკინეზს თან სდევს ბირთვში მიმდინარე ცვლილებები, რომლებიც უზრუნველყოფენ ბირთვული ნივთიერების თანაბარ განაწილებას ახლად წარმოქმნილ უჯრედებს შორის.

გაყოფისათვის მზადებისას, როგორც ზემოთ აღინიშნა, ბირთვში ჩნდება ქრომოსომები, რომელთა რიცხვი მუდმივია ორგანიზმის ყოველი ცალკეული სახეობისათვის. სომატურ უჯრედებში არსებობს ქრომოსომთა ორმაგი — დიპლოიდური კომპლექტი, რითაც ისინი განსხვავდებიან მომწიფებული სასქესო უჯრედებისაგან, სადაც ქრომოსომთა ერთმაგი — ჰაპლოიდური რიცხვია. დიპლოიდურ კომპლექტში ყველა ქრომოსომა დაწყვილებულია და ჰომოლოგიური, გარდა სასქესო ქრომოსომებისა: ამ შემთხვევაში წყვილიდან ერთი ქრომოსომა მამისეულია, მეორე — დედისეული. ბირთვის რთული გაყოფის დროს ყოველი შვილეული უჯრედი ღებულობს ქრომოსომთა დიპლოიდურ კომპლექტს.

ვინაიდან უჯრედის რთულ გაყოფას თან სდევს ბირთვში ძაფისებრი სტრუქტურების — ქრომოსომების წარმოქმნა და მათი გადანაცვლება უჯრედის ბოლუსებისაკენ, მთელ პროცესს უწოდებენ კარიოკინეზს (*karyon* — ბირთვი, *kinesis* — ცვლილება, მოძრაობა). ამ ტერმინში ასახულია რთული გაყოფის ერთ-ერთი ძირითადი თავისებურება — ბირთვის ელემენტების მოძრაობა. მაგრამ ამ პროცესს მიტოზსაც (*mitos* — ძაფი) უწოდებენ, რადგან გაყოფისათვის მზადებისას ბირთვში ჩნდება ქრომატინის ძაფები.

უჯრედში მიტოზისათვის მზადება ჯერ კიდევ ინტერფაზის დროს იწყება. გაყოფისათვის მოსამზადებელ პროცესებს შორის არსებული განსხვავების მიხედვით ინტერფაზა იყოფა სამ პერიოდად: 1) წინასინთეზური (პოსტიმიტოზური), რომელსაც G₁ — ასოთი აღნიშნავენ, ამ დროს უჯრედი იზრდება და ემზადება დნმ-ის სინთეზისათვის, რაც

მდგომარეობს ისეთი ნაერთების წარმოქმნაში, რომელიც დნმ-ას მოლეკულაში შედიან; ელექტრონული მიკროსკოპის მონაცემების მიხედვით, ამ პერიოდში ადგილი აქვს ცენტრიოლების გაორმაგებას; 2) დნმ-ას სინთეზის პერიოდი აღინიშნება ასოთი S, ამ დროს ხდება დნმ-ას მოლეკულის გაორმაგება და 3) პოსტსინთეზური (პრემიტოზური) პერიოდი — G₂, რომელიც ხასიათდება ცილების გაძლიერებული სინთეზით. ეს ცილები, როგორც ჩანს, მონაწილეობენ მიტოზური აპარატის წარმოქმნაში. ამის შემდეგ იწყება უჯრედის მიტოზური გაყოფა.

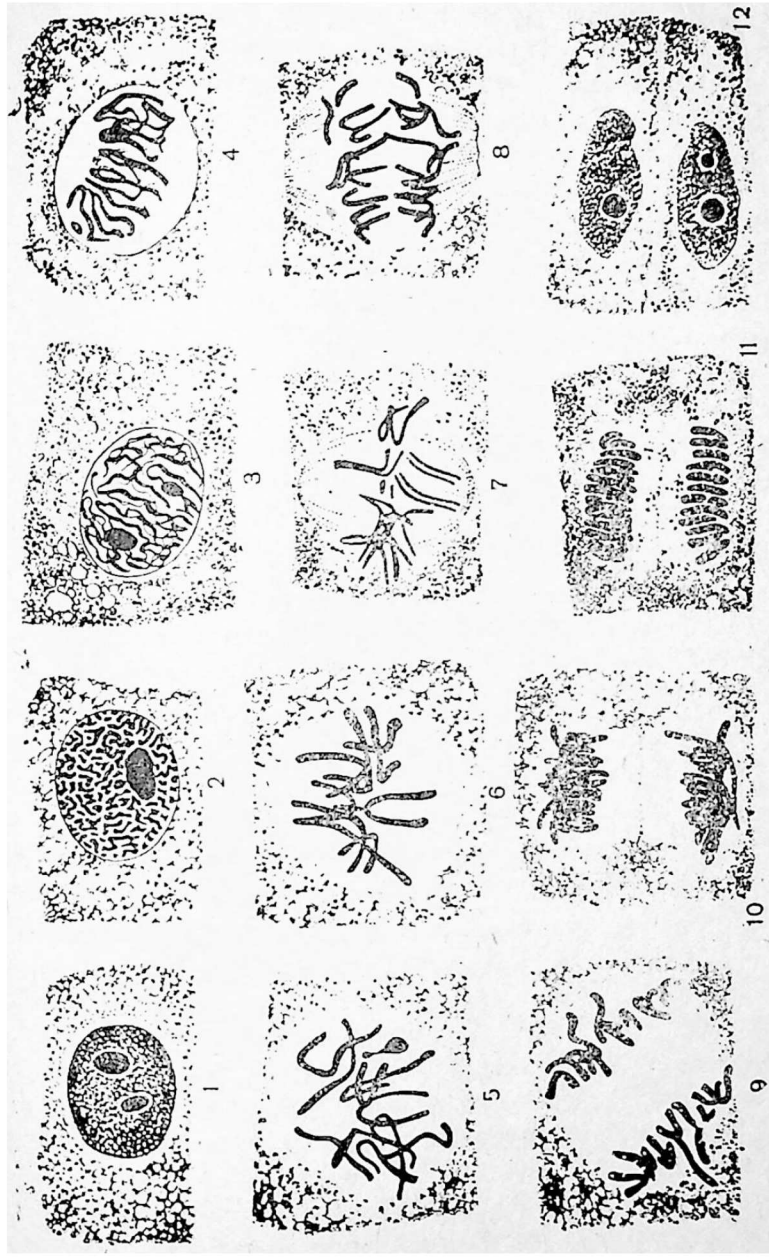
მიტოზს თან სდევს თანდათანობითი ცვლილებები, რომელიც ეხება როგორც ბირთვის, ისე ციტოპლაზმას. გაყოფისას უჯრედი გაივლის ოთხ თანმიმდევრულ სტადიას: პროფაზას, მეტაფაზას, ანაფაზას და ტელოფაზას. ყოველი მათგანი ხასიათდება ბირთვისა და ციტოპლაზმის გარკვეული მდგომარეობით.

პროფაზა იწყება ცვლილებებით ბირთვში. გაყოფის წინ ბირთვი იჯირკვება. მასში შესამჩნევად მატულობს ქრომატინის რაოდენობა, რომლის ბელტები და მარცვლები, წვრილი, გრძელი, ხვეული ძაფების სახით ნაწილდება ბირთვში, ეს ძაფები ქმნის გორგლისმაგვარ რთულ ფიგურას (სურ. 16, 2, 3). ქრომატინის ძაფები სპირალიზაციის შედეგად მსხვილდება და მოკლდება და პროფაზის დამთავრებისას ისინი კარგად ჩანს ცალკეული წარმონაქმნების — ქრომოსომების (*chroma* — საღებავი, *soma* — სხეული) სახით. თითოეული ქრომოსომა ამ დროისთვის შედგენა ორი, ერთმანეთის გასწვრივ განლაგებული ქრომატიდისაგან: ისინი ურთიერთის პარალელურია და მჭიდროდ ეხებიან ერთმანეთს. ქრომოსომები გადაადგილდებიან ცენტრიდან ბირთვის გარსისკენ, რომელიც პროფაზის დამთავრებისას ქრება, რის გამოც ქრომოსომები პირდაპირ ციტოპლაზმაში აღმოჩნდებიან. ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით გამოირკვა, რომ მიტოზური გაყოფის პროცესში ბირთვის გარსი კი არ იხსნება, არამედ ცალკე ნაწილებად იშლება. ამ ნაწილაკების კიდებები ერთდებიან და წარმოქმნიან ბუმბუტუებს, რომლებიც მთელ ციტოპლაზმაშია გაბნეული.

პროფაზაში არჩევენ ჯერ მკვირივი გორგლის სტადიას (სურ. 16, 2), როცა ქრომატინის ძაფები წვრილია და ძლიერ დახლართული, შემდეგ ფაზარი გორგლის სტადიას, როცა ძაფები მსხვილდება და მოკლდება (სურ. 16, 3).

ქრომატინის ძაფების გარდაქმნასთან ერთად ბირთვაკი მცირდება და პროფაზის დასრულებისას ქრება. მისი ლოკალიზაციის ადგილას ქრომოსომაში რჩება წვრილი ძაფი.

არსებით ცვლილებას განიცდის უჯრედის ცენტრიც. მისი მონაწილეობით ყალიბდება გაყოფის თითისტარა. მას აქრომა-



სურ. 16. ხაზვის ფესვის უჯრედების კოიოკინეზული გაყოფა: 1 — ბიოზე უჯრედის გაყოფათა ქორის პერიოდში; 2 და 3 — პროფაზა; 4 — გოლასკლა მეტაფაზაში; 5 და 6 — მეტაფაზა; 7 — გოლასკლა ანაფაზაში; 8 და 9 — ანაფაზა; 10 და 11 — ტელოფაზა; 12 — ახლად წარმოქმნილი უჯრედები.

ტი უ ლ ი ფ ი გ უ რ ა ეწოდება, ვინაიდან შეღებვის უნარი არ გააჩნია.

პროფაზის დაწყებისთანავე შვილეული ცენტრიოლები სცილდება ერთმანეთს და გადაინაცვლებს უჯრედის ორივე პოლუსისაკენ. ცენტრიოლების ირგვლივ იქმნება სხივურობა, რომელიც წვრილი ძაფების კონების სახით ერთდება მიტოზურ თითისტარად. მიტოზებს, რომლებსაც აქვთ უჯრედის ცენტრის მონაწილეობით შექმნილი თითისტარა, ასტრალური ან ამფიასტრალური ეწოდება, მისგან განსხვავდება ანასტრალური. პირველი ახასიათებს ცხოველებს და ზოგიერთ უმდაბლეს მცენარეებს, მეორე — უმაღლეს მცენარეებს.

ბირთვის გარსის გაქრობით და აქრომატინული თითისტარას წარმოქმნით მთავრდება მიტოზის პირველი ფაზა — პროფაზა. ამ პერიოდში ციტოპლაზმის ცვლილება გამოიხატება მისი სიბლანტის მატებაში და ზედაპირული დაჭიმულობის გაზრდაში, უჯრედი ცდილობს სფეროსებრი ფორმა მიიღოს.

მეტაფაზა ხასიათდება იმით, რომ ქრომოსომები გადაინაცვლებენ უჯრედის ცენტრში, ლაგდებიან მეტნაკლებად ერთ სიბრტყეში — თითისტარას შუა ადგილას და ქმნიან მეტაფაზურ ანუ ეკვატორულ ფირფიტას.

გრძელი ქრომოსომების უმეტესობა იღუნება სარქვის მსგავსად და მოღუნული ადგილით ემაგრება თითისტარას, ხოლო მისი თავისუფალი ბოლოები მიმართულია უჯრედის პერიფერიისაკენ. ამგვარი მდებარეობის გამო, ქრომოსომები, თუ მათ ერთ-ერთი პოლუსიდან შევხედავთ, ქმნიან ვარსკვლავის მსგავს ფიგურას, ეს არის დედისეული ვარსკვლავის სტადია (სურ. 16, 5, 6).

მეტაფაზის დასასრულს ხდება ადრე წარმოქმნილი ქრომატიდების ურთიერთდაცილება, რის შედეგადაც ქრომოსომთა რიცხვი ორჯერ იზრდება; ამგვარად, ქრომოსომების რიცხვის გაორმაგება ხდება აღნიშნულ სტადიაზე ბევრად ადრე, ჯერ კიდევ მიტოზის დაწყებამდე, მაგრამ მათი ორმაგი რიცხვი განსაკუთრებით მკაფიოდ მხოლოდ მეტაფაზაში ვლინდება.

ანაფაზა (სურ. 16, 7, 8, 9) იმით ხასიათდება, რომ გამოცალკევებული ქრომატიდები გადაინაცვლებენ უჯრედის პოლუსებისაკენ. ამ მომენტიდან ქრომატიდებს ეწოდება შვილეული ქრომოსომები. მათი დაცილება იწყება მოღუნული ადგილიდან, უკეთ რომ ვთქვათ, თითისტარასთან მიმავრების წერტილებში. გრძელ ქრომოსომებში ეს ადგილი შუაშია, მაგრამ შეიძლება მან ერთ-ერთი ბოლოსკენაც გადაინაცვლოს. ამის შედეგად, ეკვატორული ფირფიტა თითქოსდა ორ თანაბარ ნაწილად იყოფა. ვინაიდან ქრომოსომთა საწყისი მდებარეობა უცვლელი რჩება, ამიტომ თითოეული პოლუსისაკენ მიემართე-

ბა მათი ორი ერთნაირი ჯგუფი, რომლებსაც შვილეული ვარსკვლავები ეწოდებათ.

ტელოფაზა გაყოფის უკანასკნელი სტადიაა (სურ. 16, 10, 11), როდესაც ქრომოსომები აღწევენ პოლუსებს, სადაც ქრომატინის ძაფების გარდაქმნის მთელი პროცესი შებრუნებით ვითარდება. ქრომოსომები იწელება, ძალიან წვრილდება და კვლავ წარმოიქმნება გორგლისებრი ფიგურა, რომელიც ჯერ ფაშარია, შემდეგ კი მკვრივდება. ბირთვში კვლავ მოჩანს ქრომატინის მარცვლები და ბელტები. აქრომატული ფიგურა ქრება, წარმოიქმნება ახალი ბირთვების გარსები, კვლავ ჩნდება ბირთვაკები. ინტერფაზული ბირთვის აღდგენისას ხდება ბირთვაკული მასალის კონდენსაცია, რომელსაც გამოიმუშავენ ქრომოსომები — ბირთვაკის ორგანიზატორები, რომლებიც მდებარეობენ შვილეულ ქრომოსომთა იდენტურ უბანში. ციტოპლაზმა გადაიზონრება და წარმოიქმნება ორი უჯრედი (სურ. 16, 12).

გაყოფის შედეგად წარმოქმნილი უჯრედის ცენტრი აგებულობით მსგავსია უჯრედული ცენტრისა, რომელიც მას ჰქონდა გაყოფის პროცესის დაწყებამდე. მიტოქონდრიები და გოლჯის აპარატი ნაწილდება აგრეთვე შვილეულ უჯრედებს შორის. თუ გოლჯის აპარატი რთული ფორმისაა, მაშინ გაყოფის წინ მისი ტიპური აგებულება ძნელად გასარჩევი ხდება და მხოლოდ ახლად წარმოქმნილ უჯრედებში აღდგება თავისი პირვანდელი სახით.

როგორც ზემოთ აღინიშნა, უჯრედების რთული გაყოფის პროცესს თან სდევს ცვლილებები ციტოპლაზმაშიც. ეს პირველ ყოვლისა უჯრედის ფორმის გამარტივებით გამოიხატება: მისი წანაზარდები ქრება და უჯრედი მრგვალდება. ასეთ უჯრედში ნივთიერებათა ცვლა ქვეითდება, რაც გარეგნულად იმაში გამოიხატება, რომ უკვე პროფაზის დროს მასში ქრება ჩანართები და სპეციალური სტრუქტურები როგორცაა, მაგალითად, ფიბრილები. უჯრედი თითქოს თავისუფლდება ყველაფრისაგან, რამაც შეიძლება ხელი შეუშალოს მისი გაყოფის რთულ პროცესს.

უჯრედის გაყოფის მექანიზმს საფუძველად უდევს ციტოპლაზმის ერთი ფიზიკური მდგომარეობიდან მეორეში გადასვლის უნარი. ციტოპლაზმაში ერთდროულად ორი კოლოიდური ფაზაა შეთავსებული. ზედაპირული შრე გელის მდგომარეობაშია, ხოლო შიდა ნაწილი — ზოლის მდგომარეობაში. გაყოფის დროს ზედაპირული შრე კიდევ უფრო მეტად მკვრივდება და განსაკუთრებული ინტენსიობით იკუმშება უჯრედის შუა ადგილას. ამის შედეგად წარმოიქმნება შემკვრივებული ეკვატორული სარტყელი, რომელიც თავისი დრეკადობის გამო იკუმშება და აწევბა შიგნითა უფრო თხევად პლაზმას. ექსპერიმენტული კვლევის საფუძველზე ვარაუდობენ, რომ ციტოპლაზმის ზედაპირული კორტიკა-

ლური შრის შეკუმშვა დაკავშირებულია კუმშვადი ცილის არსებობასთან. მართალია ასეთი ცილა ნაპოვნი იყო უჯრედის გაყოფისას, მაგრამ გაყოფის შექანიზმის საკითხი ჯერაც გარკვეული არ არის.

უჯრედის დამრგვალების მომენტიდან იწყება პერიფერიული ციტოპლაზმის ელასტიანიზაცია. ანათაზაში და უფრო მეტად კი ტელოფაზაში უჯრედი იწელება, მის შუა ნაწილში ჩნდება ღარი, რომელიც თანდათან ღრმავდება და უჯრედს გადაზონრავს.

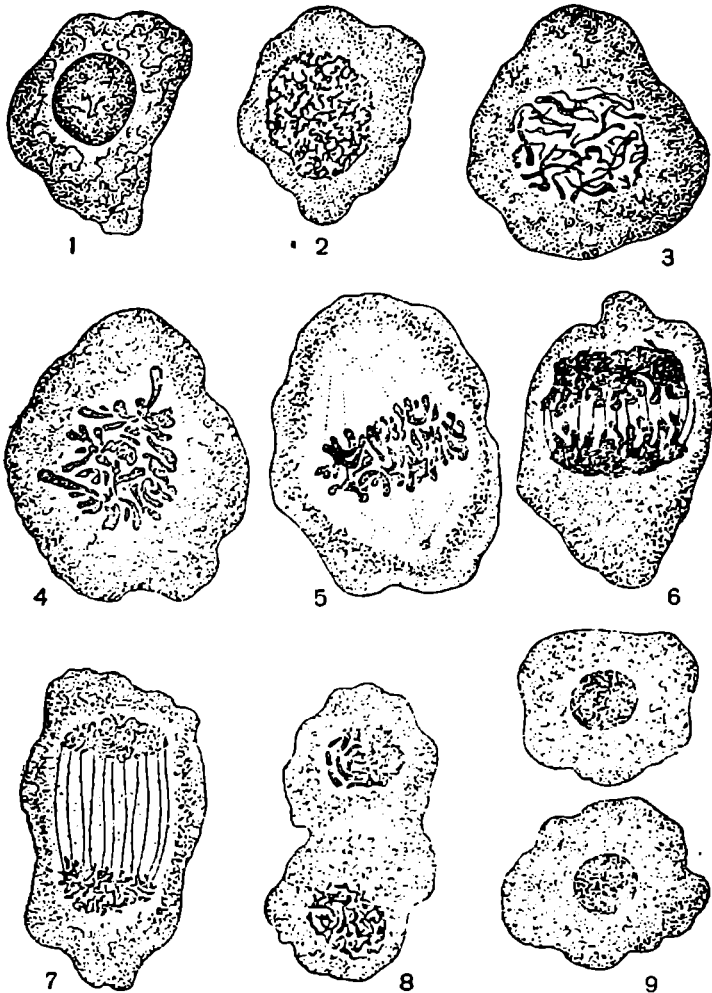
ყველა მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედში მიტოზი ერთმანეთის მსგავსი სქემით მიმდინარეობს. ის უმნიშვნელო გადახრები, რომლებიც ცალკეულ შემთხვევებში შეინიშნება, ეხება მხოლოდ დეტალებსა და საერთო სურათს არ ცვლის (შეადარეთ სურ. 16 და 17).

პირდაპირი (მარტივი) გაყოფა, ანუ ამიტოზი განსხვავდება კარიოკინეზისაგან. მით რომ აქ ქრომოსომები და აქრომატული თითისტარა არ წარმოიშობა. ბირთვის შუა ნაწილში ჩნდება ღარი, რომლის ჩაღრმავებისას ბირთვი იყოფა ორ ნაწილად. არავითარი მორფოლოგიურ-სტრუქტურული ცვლილებები მასში არ შეინიშნება. ხშირად ბირთვის ამიტოზური გაყოფა ხდება ციტოპლაზმის გაყოფის გარეშე. ასეთ შემთხვევაში მიიღება ორბირთვიანი უჯრედები, ხოლო ბირთვის განმეორებითი გაყოფისას — მრავალბირთვიანებიც, რომლებიც ზოგჯერ დიდ ზომას აღწევენ. !

ამიტოზის ბიოლოგიური მნიშვნელობა დიდხანს საკამათო საკითხს წარმოადგენდა. მიტოზური გაყოფის აღმოჩენის შემდეგ ამიტოზის არსებობას საერთოდ უარყოფდნენ. შემდეგ საკმაოდ ფართოდ გავრცელდა აზრი, რომ ამიტოზი უჯრედის დეგენერაციულ მდგომარეობას მოჰყვამობს, რომ უჯრედს დაკარგული აქვს იმ რთული გარდაქმნების უნარი, რომელიც თან სდევს კარიოკინეზს. მაგრამ შემდეგში დადასტურდა, რომ პირდაპირი გაყოფა არსებობს ისევე, როგორც არაპირდაპირი გაყოფა და იგი საკმაოდ ფართოდ არის გავრცელებული. განსაკუთრებით ხშირად ამიტოზი აღინიშნება რეგენერაციის დროს და ახასიათებს ზოგიერთი ქსოვილის უჯრედებს მათი განვითარების პროცესში (ხრტილოვანს, კუნთოვანს და სხვ.).

უჯრედის გაყოფის პროცესს არსებითი მნიშვნელობა აქვს ზრდის, ემბრიოგენეზის, რეგენერაციის, სასქესო უჯრედების წარმოქმნისა და სხვა მოვლენებისათვის. იმ პირობების შესწავლას, რომლებიც მოქმედებენ გაყოფაზე, უდიდესი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს, რადგან იგი საშუალებას იძლევა გამოვავლინოთ ამ პროცესის მართვის გზები.

უჯრედის გაყოფის ტემპს არეგულირებს ნივთიერებათა ცვლა. ყველა პირობა, რომელიც კი აძლიერებს ან ასუსტებს მის ინტენსიობას, მოქმედებს გაყოფის პროცესზე.



სურ. 17. ადამიანის ექვსკვირიანი ნაყოფის ქორიონის უჯრედთა კაროკინეზური გაყოფა. 1, 2, 3 — პროფაზა; 4 და 5 — მეტაფაზა; 6 და 7 — ანაფაზა; 8 — ტელოფაზა; 9 — ახლად წარმოქმნილი უჯრედები.

უჯრედის გაყოფაზე მოქმედ გარე ფაქტორებიდან ყველაზე დიდი მნიშვნელობა აქვს სითბოს. ტემპერატურა, რომლის პირობებშიც ხდება უჯრედის გაყოფა საკმაოდ ფართო ფარგლებში მერყეობს. მაგრამ არსებობს გარკვეული ტემპერატურული ოპტიუმუმი, რომლის დროსაც გაყოფა ყველაზე ინტენსიურად მიმდინარეობს. ოპტიუმუმის ზემოთ და ქვემოთ თუმიცა უჯრედების გაყოფა კვლავაც მიმდინარეობს, მაგრამ

უფრო ნელი ტემპით, განსაკუთრებით მკვეთრად მოქმედებს ტემპერატურის დაწვევა. საკმარისია ტემპერატურა ოპტიმალურთან შედარებით 10°-ით დაიწიოს, რომ უჯრედის გაყოფა 2—3-ჯერ შენეულდება.

უჯრედის გაყოფა შესაძლებელია მხოლოდ ჟანგბადის განსაზღვრული რაოდენობის პირობებში. მისი უკმარისობის დროს ამ პროცესის სიჩქარე შესამჩნევად კლებულობს.

გაყოფის დროს უჯრედი მეტად მგრძობიარეა გარემოს რეაქციის მიმართ: ამ უკანასკნელის უმნიშვნელო ცვლილებაც კი არღვევს მის მიტოზურ აქტიობას.

აქ ჩამოთვლილი საერთო მიზეზების გარდა, რომლებიც გავლენას ახდენენ გაყოფის პროცესზე, არსებობს კიდევ უფრო სპეციფიკური მიზეზები, რომლებიც, როგორც ჩანს, მოქმედებენ უშუალოდ თვით უჯრედის გაყოფის მექანიზმზე. ასეთებს მიეკუთვნება ისეთ ნივთიერებათა მოქმედება, რომელიც ცვლიან ციტოპლაზმის სიბლანტეს. სიბლანტის ზრდა, რომელიც შეინიშნება ნარკოტიკების სუსტი დოზებით მოქმედებისას, მნიშვნელოვნად ამცირებს გაყოფის ტემპს.

დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს უჯრედების გაყოფის ამაჩქარებელ ნივთიერებებს. მათ ეკუთვნის, მაგალითად, ემბრიონთა ქსოვილებისა და ორგანოების გამონაწერი ექსტრაქტი, რომელიც დიდი რაოდენობით რიბონუკლეინის მჟავას შეიცავს. ამ წვენის გამააქტივებელ მოქმედებაზეა დაფუძნებული მისი გამოყენება საკვებ არედ ორგანიზმის გარეთ ქსოვილთა კულტივირების დროს.

უჯრედების გაყოფათა სიხშირის მნიშვნელოვანი ზრდა აღინიშნება განსაკუთრებული ნივთიერების — ტ რ ე ფ ე ნ ე ბ ი ს (*trophe* — კვება) გამოყენების დროს, რომლებიც ლეიკოციტების დაშლისას წარმოიქმნება. ამ ნივთიერებათა გამააქტივებელი მოქმედება გაირკვა ორგანიზმის გარეთ ქსოვილების კულტივირების დროს. აღმოჩნდა, რომ ტრეფონები, ისევე, როგორც ემბრიონული წვენი, შეიძლება გამოყენებულ იქნეს საკვებ არედ მზარდი ქსოვილებისათვის. ტრეფონების მასტიმულირებელი მოქმედება უჯრედების გაყოფაზე მედიცინაში გამოყენებულია, როგორც ჭრილობის შეხორცების დამაჩქარებელი საშუალება.

უდიდესი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს იმ ნივთიერებათა შესწავლას, რომლებიც თრგუნავენ უჯრედების გაყოფის პროცესს, ავთვისებიანი სიმსივნეების ერთ-ერთი ძირითადი თვისებაა მათი უჯრედების ძალიან დიდი მიტოზური აქტივობა. მისი რენტგენისა და რადიუმის სხივებით შეკავება სიმსივნის ზრდას ანელებს. ამ სხივების უმნიშვნელო დოზებით დასხივება, არ ახდენს ორგანიზმისა და მისი ცალკეული ორგანოების საერთო მდგომარეობაზე რაიმე მავნე გავლენას, იგი მხოლოდ აფერხებს ავთვისებიანი უჯრედების გამრავლებას.

§ 6. ემბრიოლოგიის საგანი და მეთოდები; მოკლე ისტორიული მონაცემები

საგანი და მეთოდები. ემბრიოლოგია (*embryo* — ჩანასახი, *logos* — მოძღვრება) არის მეცნიერება ჩანასახის განვითარების შესახებ. მაგრამ ასეთი განსაზღვრა მთლიანად არ ასახავს ამ მეცნიერების შინაარსს, ვინაიდან იგი სწავლობს განვითარებას არა მარტო ჩანასახიდან პერიოდში, უფრო სწორი იქნება განვსაზღვროთ იგი, როგორც მეცნიერება ორგანიზმის ინდივიდუალური განვითარების კანონზომიერებათა შესახებ.

ემბრიოლოგიური კვლევის დროს იყენებენ მთელ რიგ მეთოდებს: აღწერითს, შედარებით-მორფოლოგიურს და ექსპერიმენტულს.

აღწერითი მეთოდი მდგომარეობს, იმ ცვლილებების შესწავლაში, რომელთაც ადგილი აქვთ ინდივიდის განვითარების დროს. ამ ცვლილებების აღწერა შედარებით-მორფოლოგიური და ექსპერიმენტული მეთოდების აღმოცენების აუცილებელი წინამძღვარი იყო.

შედარებითი მორფოლოგიური მეთოდი გულისხმობს სხვადასხვა ცხოველის ემბრიონული სტადიების ურთიერთშედარებას. მისი მეშვეობით ადგენენ სხვადასხვა სახეობის ცხოველთა განვითარების ეტაპების ურთიერთმსგავსებას, რაც მნიშვნელოვნად აფართოებს აღწერითი მეთოდის მნიშვნელობას.

ექსპერიმენტული მეთოდი სწავლობენ ინდივიდის განვითარებას ხელოვნურად შეცვლილ პირობებში ანდა მის ნაწილებს შორის ტიპური თანათარღობის დარღვევისას. ეს უკანასკნელი ხორციელდება ჩანასახის ორგანოთა ნერგების მათთვის უჩვეულო უბნებში გადანერგვით (ტრანსპლანტაციით). ექსპერიმენტული კვლევა ფართოდ შესაძლებლობას იძლევა ადამიანის საკეთილდღეოდ ფორმალარმოქმნითი პროცესების მიზანმიმართული ცვლილებებისათვის.

იმის მიხედვით, თუ შესწავლის რა მეთოდები გამოიყენება, ემბრიოლოგიას ყოფენ აღწერით, შედარებით-მორფოლოგიურ და ექსპერიმენტულ ემბრიოლოგად. მაგრამ ასეთი დაყოფა უმართებულოა,

რადგან უკანასკნელი წლების მიღწევები ცხადყოფენ, რომ მხოლოდ ყველა ჩამოთვლილი მეთოდების შეთავსებით შეიძლება განვითარების რთული სურათის გამოკვლევა.

ისტორიული მონაცემები. რთული ორგანიზმის წარმოქმნა თითქოსდა მარტივი აგებულების კვერცხუჯრედებიდან ბიოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე საინტერესო და რთული საკითხია. როგორ მიმდინარეობს ორგანიზმის განვითარება? ეს საკითხი, დაისვა დიდი ხნით ადრე ჩვენს ერამდე. ძველი საბერძნეთის უდიდეს ბუნებისმეტყველს არისტოტელეს (IV საუკ. ჩვენს ერამდე) ეკუთვნის შესანიშნავი ნაშრომი „ცხოველთა წარმოშობის შესახებ“. მაგრამ ორგანიზმის განვითარების საკითხი მთელი თავისი სიგრძე-სიგანით, დაისვა მხოლოდ XVII საუკუნის მეორე ნახევარში, როდესაც მიკროსკოპულმა კვლევამ გარკვეულ წარმატებებს მიაღწია.

განვითარების არსში ღრმად ჩაწვდომის პირველივე ცდებმა წარმოშვეს მოსაზრება, თითქოს ჩანასახი თავიდანვე წარმოდგენილია სასქესო უჯრედში. რთული ორგანიზმის აღმოცენება კვერცხის არადიფერენცირებული მასიდან შეუძლებლად მიაჩნდათ. ის აზრი, რომ განვითარება წარმოადგენს მხოლოდ წინასწარ არსებული ორგანიზმის ზრდას საფუძვლად დაედო პრეფორმაციის თეორიას.

მაგრამ ასეთ შეხედულებასთან ერთად არსებობდა სხვა წარმოდგენაც, რომლის თანახმად ორგანიზმის განვითარება მდგომარეობს არაორგანიზებული ჩანასახოვანი მასალიდან მის თანმიმდევრულ ახლად წარმოქმნაში. ასეთი წარმოდგენა საფუძვლად უდევს ეპიგენეზის თეორიას.

XVIII საუკუნის ბოლოს და XIX საუკუნის დასაწყისში კამათი განვითარების არსის შესახებ ფაქტიურად ერთი საკითხის ირგვლივ მიმდინარეობდა, შეიცავს სასქესო უჯრედი უკვე მზა ორგანიზმს თუ ეს უჯრედი წარმოადგენს არაორგანიზებულ მასას და განვითარება ორგანიზმის ახლად წარმოქმნაში მდგომარეობს. გაბატონებული აღმოჩნდა პრეფორმაციის თეორია.

იმის აღიარება, რომ სასქესო უჯრედში წინასწარ მოცემულია მთლიანი ჩანასახი, სავსებით ეთანხმებოდა იმ დროში გავრცელებულ წარმოდგენას პირველქმნილის უცვლელობის შესახებ.

პრეფორმაციის თეორიის მომხრეთათვის საკამათო მხოლოდ ისღა იყო, რომელ სასქესო უჯრედშია მოთავსებული მზა ჩანასახი: კვერცხუჯრედში თუ სპერმატოზოიდში? ამ საკითხით დაინტერესებული იყვნენ იმ დროის უდიდესი მკვლევარები. ამ ხანგრძლივმა კამათმა არაძც თუ არ გააღრმავა ცოდნა, არამედ პირიქით, შეაფერხა ქეშმარიტად მეცნიერული ემბრიოლოგიის განვითარება.

განვითარების არსის რთული ამოცანის ამოხსნას ცდილობდნენ უმთავრესად განყენებული მსჯელობის გზით. დაკვირვებებს ჩანასახის განვითარებაზე დიდ ყურადღებას არ უთმობდნენ. დაკვირვების გზით მიღებულ ფაქტებს უგულვებელყოფდნენ. რადგან ისინი არ ადასტურებდნენ სასქესო უჯრედში წინასწარ მოცემული ჩანასახის არსებობას, რაც პრეფორმისმის თეორიის ძირითად და ერთადერთ დებულებას წარმოადგენდა.

ამის გამო პეტერბურგის მეცნიერებათა აკადემიის წევრის. კასპარ ფრიდრიხ ვოლფის შრომები არ სცნეს. ახალგაზრდა მეცნიერმა თავის წიგნში „განვითარების თეორია“ (1759) გამოთქვა აზრი, რომ ორგანოები ვითარდება კვერცხის არაორგანიზებული მასიდან ახლად წარმოქმნის გზით. უფრო გვიან (1769) „რუსეთის მეცნიერთა აკადემიის შრომებში“ დაიბეჭდა ვოლფის გამოკვლევები ნაწლავის ფორმირების შესახებ. ამ შრომებში ვოლფმა უფრო გარკვევით უჩვენა, რომ ორგანოების განვითარება ხდება თანდათანობით. ჭერ ჩნდება შრეები, შემდეგ მათგან რთული ორგანოები ვითარდება. შეგროვილი ფაქტების საფუძველზე, ვოლფი კატეგორიულად უარყოფდა პრეფორმაციის თეორიას.

ვოლფის ემბრიოლოგიური გამოკვლევები ემყარებოდა კონკრეტულ მასალას განვითარების შესახებ. და სწორედ ამავნა მათი ღირსება. მაგრამ ვოლფის დაკვირვებანი ეხებოდა განვითარების ცალკეულ სტადიებს და მხოლოდ ზოგიერთ ორგანოს. ამიტომ არ იძლეოდა ემბრიოგენეზის მთლიან სურათს.

ვოლფის დიდი დამსახურება იმაში მდგომარეობდა, რომ მან აჩვენა პრეფორმისტების შეხედულებათა უსუსურობა და უაზრობა სასქესო უჯრედებში მზა ორგანიზმის არსებობის შესახებ. დაიწყო ვოლფის ნაშრომების ყოველმხრივი გაკრიტიკება, თუმცა მისი დაკვირვებებით მიღებული ფაქტები ვერაფერს უარყო:

თუმცა, ვოლფი უარყოფდა კვერცხში რაიმე სტრუქტურის არსებობას, მან განვითარების არსი მაინც ვერ ახსნა. თავისი დროის შესაბამისად იგი აღიარებდა არამატერიალური ძალის არსებობას, რომელიც აპირობებს განვითარების საწყისს.

მთელმა XVIII საუკუნემ განვითარების ამ ორი თეორიის ურთიერთბრძოლაში გაიარა. პრეფორმისტულ წარმოდგენათა აშკარა გამარჯვება აფერხებდა იმ პროგრესული საწყისის განვითარებას. რომელსაც ეპიგენეზის თეორია შეიცავდა. დავროვილმა ფაქტობრივმა მასალამ ვერ ჰპოვა სათანადო აღიარება. რადგან მეცნიერების თეორიული დონე მეტად დაბალი იყო.

ცხოველის სრული ინდივიდუალური განვითარება, ანუ ონტოგენეზი (*ontas* — არსება, *genesis* — წარმოშობა). კვერცხუჯრედიდან



კ. მ. ბერი (1792—1876).

დაწყებული, პირველად კარლ ბერმა აღწერა (1792—1876): მან განაგრძო ვოლფის დაკვირვებები ქათმის ჩანასახზე და დაადასტურა თავისი წინამორბედის ზოგიერთი დასკვნა.

თავისი გამოკვლევების საფუძველზე ბერმა დაასკვნა, რომ განვითარება მდგომარეობს შედარებით მარტივი სტრუქტურების თანდათანობით გართულებაში. ამავე დროს იგი დარწმუნდა, რომ ვოლფი ცდებოდა, როცა კვერცხუჯრედს უსტრუქტუროდ თვლიდა. კვერცხს თავიდანვე გარკვეული აგებულება აქვს და ეს აგებულება ისევე განსხვავებულია სხვადასხვა ცხოველების კვერცხში, როგორც თვით ეს ცხოველები განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. მაგრამ ამასთან

ერთად ბერს კვერცხში მზა ორგანიზმის ან მისი ორგანოების არსებობა დაუშვებლად მიაჩნდა.

ბერის დიდი დამსახურება იმაში მდგომარეობს, რომ მან აღმოაჩინა ძუძუმწოვრებისა და ადამიანის კვერცხი. მანამდე კვერცხუჯრედად მიაჩნდათ გრააფის ბუშტუკი — საკმაოდ დიდი ზომის, სითხით გავსებული წარმონაქმნი, რომლის კედელშიც კვერცხი იმყოფება.

ზოგიერთი ხერხემლიანის განვითარების ერთმანეთთან შედარების დროს ბერმა ყურადღება მიაქცია იმას, რომ მათი ჩანასახები უფრო ჰგავნან ერთმანეთს, ვიდრე სრულსაკოვანი ცხოველები. ამავე დროს მან აღმოაჩინა, რომ რაც უფრო ადრეული ემბრიონალური სტადიებია შედარებული, მით უფრო დიდია მსგავსება. ბერის მიერ აღმოჩენილი კანონზომიერება ცნობილია, როგორც ჩანასახოვანი მსგავსების მოვლენა.

უნდა აღინიშნოს, რომ კ. ბერი ამ მოვლენას მნიშვნელობას არ აღევდოდა. იგი ცხოველთა ძირითადი ტიპების დამოუკიდებლობის თეორიის მომხრე იყო და ჩანასახოვანი მსგავსება მას ნიშანთა გაჩენის თანამიმდევრობის განმსაზღვრელ კანონზომიერებად მიაჩნდა. თუმცა

კ. ბერი ევოლუციონისტი არ იყო, მისმა აღმოჩენებმა შემდგომში არც თუ ისე მცირე როლი შეასრულა დარვინიზმის დასაბუთებაში.

ბერის მომდევნო პერიოდში ემბრიოლოგია კვლავ აღწერილობით მეცნიერებად რჩებოდა. იგი ახალი მონაცემებით მდიდრდებოდა და მისი კვლევის სფეროში სულ ახალ-ახალი ცხოველები შედიოდნენ, განსაკუთრებით კი ხერხემლიანები. თანდათან გროვდებოდა დიდი ფაქტობრივი მასალა, მაგრამ ობიექტის შერჩევა შემთხვევითი იყო და არავითარი წარმმართველი იდეა. რომელსაც შეეძლო ამ დაქსაქსული მონაცემების გაერთიანება, არ არსებობდა. მხოლოდ ამით შეიძლება აიხსნას ის მცირე ინტერესი ემბრიოლოგიისადმი, რომელიც მოიცავს დროის შუალედს კ. ბერის შრომებიდან ჩ. დარვინის ევოლუციური თეორიის ჩამოყალიბებამდე. ამ პერიოდის მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობდა, რომ სხვადასხვა ცხოველის ემბრიოგენეზის დაწვრილებით აღწერა სულ უფრო ადასტურებდა შეზღუდულების სისწორეს, რომ განვითარება არის უფრო მარტივი სტრუქტურების თანდათანობითი გართულება.

ემბრიოლოგიისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა ჰქონდა ჩ. დარვინის თეორიას: განვითარების მისმა წარმმართველმა იდეამ აიძულა მკვლევარები სხვანაირად მიდგომოდნენ ცნობილ ფაქტებს და ახლებურად შეეფასებინათ ისინი. თვით დარვინი დიდ მნიშვნელობას ანიჭებდა სხვადასხვა ცხოველის ჩანასახების მსგავსებას და თვლიდა მას ცხოველთა სამყაროს წარმოშობის ერთიანობის ერთ-ერთ დამამტკიცებელ საბუთად.

სხვადასხვა ცხოველის განვითარების შედარებითი შესწავლა იძლეოდა ჩანასახთა მსგავსების სულ ახალ ფაქტებს, რაც ადასტურებდა ცხოველთა ცალკეულ სახეობათა შორის ნათესაურ კავშირს და მათ საერთო წარმოშობას. ემბრიოლოგიამ, რომელიც შედარებით-აღწერილობით მეცნიერებად იქცა, მკვლევარებს ხელთ მისცა ევოლუციური მოძღვრების დამამტკიცებელი საბუთები.

შედარებითი და ევოლუციური ემბრიოლოგიის აღმოცენებასა და განვითარებაში უდიდესი ღვაწლი მიუძღვის დიდ რუს მეცნიერებს ა. თ. კოვალევსკის (1840—1901) და ი. ი. მეჩნიკოვს (1845—1916).



ა. ო. კვალევსკი (1847-1901)

ა. ო. კვალევსკის შრომებს გადამწყვეტი მნიშვნელობა ჰქონდა ცხოველთა ზოგიერთ ჯგუფს შორის ნათესაური კავშირის დადგენისათვის. ამ მხრივ განსაკუთრებით დიდი როლი შეასრულა მისმა კლასიკურმა შრომებმა ლანცეტას (ამფიოქსუსის) და გარსიანთა შესახებ. კვალევსკიმ შეისწავლა ამ ცხოველთა განვითარების ადრეული სტადიები და დაადგინა, რომ ისინი ხერხემლიანებს ენათესაებიან და ქორდიანთა ერთ ტიპს ეკუთვნიან. მეცნიერთა მიერ მოპოვებული ფაქტებით პირველად დადგინდა უხერხემლო და ხერხემლიან ცხოველებს შორის პირდაპირი კავშირი, რომლებიც მანამდე თითქოს გადაულახავი უფსკრულით იყვნენ გათიშულნი.

ი. ი. მეჩნიკოვმა და ა. ო. კვალევსკიმ ხერხემლიანთა და განსაკუთრებით ნაკლებშესწავლილ უხერხემლოთა ემბრიონული სტადიების კვლევისას დაადგინეს, რომ - თითქმის ყველა მრავალუჯრედიანთა განვითარება გაივლის სამი ჩანასახოვანი ფურცლის სტადიას. ეს ჩანასახოვანი ფურცლები ცხოველებში ერთმანეთის მსგავსია არა მარტო წარმოქმნის წესის, არამედ იმ წარმონაქმნების მიხედვითაც, რომელსაც თვითველი მათგანი იძლევა, ი. ი. მეჩნიკოვმა და ა. ო. კვალევსკიმ თავიანთი შესანიშნავი ნაშრომით, დაადგინეს რა ცხოველთა თითქმის ყველა ტიპის განვითარების მსგავსება, დაადასტურეს ცხოველთა მთელი სამყაროს წარმოშობის ერთიანობა და უჩვენეს ცხოველთა ტიპების დამოუკიდებელი განვითარების შესახებ არსებულ შეხედულებათა სრული უსაფუძვლობა.

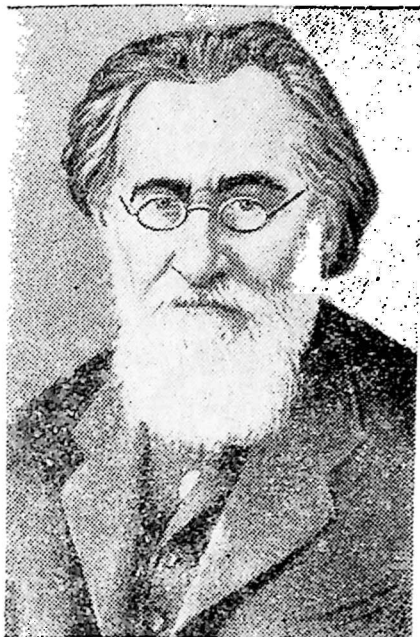
შედარებითი ემბრიოლოგიის მიღწევებმა ცხადყვეს ცხოველთა სამყაროს სისტემის გადასინჯვის აუცილებლობა. შედარებითი ანატომიისა და პალეონტოლოგიის მონაცემებზე აგებული ეს სისტემა საკმაოდ ზუსტი არ აღმოჩნდა, ვინაიდან მოზრდილი ფორმების შესწავლისას ბევრი მსგავსება, რომელიც მხოლოდ ადრეულ სტადიებში მქლავნდება,

შეუმჩნეველი რჩებოდა. აუცილებელი გახდა ზოოლოგიური ტიპების დახასიათებისას ემბრიოლოგიური მონაცემების გათვალისწინება.

ჩანსახოვანი მსგავსების მოვლენამ, რომელიც საფუძვლად დაედო დარვინის თეორიას, წამოაყენა საკითხი, რომ ონტოგენეზურ და ფილოგენეზურ ანუ ისტორიულ განვითარებას შორის არის მჭიდრო კავშირი.

ჯერ კიდევ დარვინამდელ პერიოდში ყურადღება მიექცა იმას, რომ უმაღლეს ცხოველებისა და მათი შორეული. უფრო დაბალი ორგანიზაციის მქონე წინაპრების ჩანსახებს შორის არის მსგავსება. მაგალითად, ი. ჰეკელმა (1811) ემბრიონის განვითარებაში აღნიშნა სტადიები, რომლებიც სისტემატიკურად უფრო დაბალ მდგომ-სხვადასხვა სრულასაკოვან ცხოველების მსგავსნი იყვნენ. უფრო გვიან, სხვადასხვა ცხოველის ჩანსახოვანი სტადიების მსგავსება, როგორც უკვე ითქვა, აღნიშნა კ. მ. ბერმა, მაგრამ იგი კატეგორიულად უარყოფდა ემბრიონებისა და ამავე ცხოველების სრულასაკოვანი ფორმების მსგავსების შესაძლებლობას.

ემბრიონული განვითარებისა და ევოლუციის. ურთიერთკავშირის საკითხი მკაფიოდ პირველად ფ. მიულერმა დააყენა. დარვინის ევოლუციური თეორიის დამამტკიცებელი ფაქტების ძიებისას მან დაწვრილებით შეისწავლა კიბოსნაირთა ლარვული სტადიების განვითარება. მიულერმა აღმოაჩინა ზოგიერთი ლარვული სტადიის მსგავსება ამომწყდარ კიბოსნაირებთან, და დაასკვნა, რომ ემბრიონალური განვითარების დროს შეიმჩნევა ხანგრძლივი ისტორიული განვითარების მოკლე გამეორება. ეს აზრი მთლიანად გაიზიარა ჰეკელმა, განამტკიცა ახალი მონაცემებით, უფრო ფართოდ განაზოგადა ძირითადი ბიოგენეტიკური კანონის სახით. ზოგადად ამ კანონის აზრი შემდეგშია: ორგანიზმი, თავის ინდივიდუალურ განვითარებაში (ონტოგენეზში) მოკლედ იმეორებს თავისი სახეობის ისტორიას (ფილოგენეზს).



ი. ი. მეჩნიკოვი (1845—1916).

ბიოგენეტიკური კანონი განსაკუთრებით ფართოდ გავრცელდა მორფოლოგია შორის, რომელნიც მას ყოველგვარი კრიტიკის გარეშე ღებულობდნენ. ისინი კი კანონს იყენებდნენ ცხოველთა სამყაროს საგვარტომო ხის აგებნისა და ორგანოთა წარმოშობის შესწავლისას. მაგრამ ფართოდ გაშლილმა ემბრიოლოგიურმა კვლევამ, ბიოგენეტიკურ კანონში მრავალი გამოჩვეული გაამკაცვანა. აღმოჩენილი იყო ფაქტები, რომლებიც ეწინააღმდეგებოდნენ იმ უნივერსალობას, რომელსაც ასე კატეგორიულად შიარქვდნენ ამ კანონს ე. ჰეკელი და ფ. მიულერი.

შეტარებით-ემბრიოლოგიური დაკვირვებებით დადგინდა, რომ ცხოველთა ონტოგენეზში მრავალი ორგანოს ჩასახვა არ ემთხვევა იმ სტადიებს, რომლებშიც ისინი გაჩნდნენ სახეობის ფილოგენეზური განვითარების დროს. ამის მაგალითია ტვინისა და ზოგიერთი სხვა ორგანოს წარმოქმნა უმალეს ხერხემლიანებში: ისინი ონტოგენეზში უფრო ადრე ვითარდებიან. ვიდრე აღმოცენდნენ ფილოგენეზში აღმოაჩინეს აგრეთვე ხერხემა ორგანოთა ხერხების მდებარეობაში. მაგალითად, ხერხემლიანებში გულიდან და ყელიდან წინა კიდურების დაშორებამ გამოიწვია კისრის წარმოქმნა ამგვარ მაგალითს მიეკუთვნება აგრეთვე განვითარების დროს ისეთი გამარტივებანი და შეკვეცები. რომლებიც განვითარებულა მთელი რიგი სტადიების გამოვარდნით. ეს გადახრებები და ცვლილებები ზოგჯერ იმდენად დიდია და ისე ცვლის განვითარების ზოგად სურათს. რომ საბოლოოდ ჩანასახის არც ერთი სტადია აღარ იჩენს სრულ მსგავსებას იმ უმდაბლეს ცხოველებთან. რომლის შესაბამისიც უნდა ყოფილიყო. ასე მაგალითად, ის სტადია, როდესაც ადამიანის ჩანასახს ლაყუჩები უჩნდება. სრულიად არ შეესაბამება ფეხვის აგებულებას, რომლისგანაც მიღებული აქვს აღნიშნული ნიშან-თვისება.

გადახრები ორგანოთა ჩასახვის დროისა და ადგილმდებარეობის თვალსაზრისით, აგრეთვე მათ განვითარებაში მომხდარი დარღვევები, რომელიც გამოწვეულია საარსებო პირობების მუდმივი ცვალებადობითა და მათთან შეგუებით, იმდენად ფართოდაა გავრცელებული. რომ ონტოგენეზში ისტორიული განვითარების მსვლელობის უცვლელი განმეორების დაშვებაც კი ძნელია.

მართალია, ბიოგენეტიკური კანონი დარკინიზმისათვის ბრძოლაში ერთგვარ იარაღს წარმოადგენდა, მაგრამ იგი მაინც ეწინააღმდეგებოდა ევოლუციური მოძღვრების ძირითად ღებულებას, სახელდობრ, იმას, რომ ორგანიზმების ფორმათწარმოქმნა დამოკიდებულია იმ გარემოზე, რომელშიც მიმდინარეობს მათი განვითარება. ეს კანონი ცალმხრივად ამტკიცებდა, რომ ორგანიზმის განვითარება განისაზღვრება მხოლოდ იმით, რაც მას წინაპრებისაგან გადაეცა. ამიტომ ბიოგენეტიკური კანონის პეკელისული ფორმულირება სასტიკად გააკრიტიკეს დიდი ფაქტობრივი მასალის საფუძველზე. ამ კანონის გამოყენების შესაძლებლობა

იქნებოდნენ შეზღუდული იყო, რომ პირვანდელი ფორმით იგი მიუღებელი აღმოჩნდა.

ონტოგენეზის და ფილოგენეზის თანაფარდობის საკითხი ასლებურად დააყენა ა. ნ. სევერცოვმა (1866—1936). ემბრიონული ცელილებების გამოკვლევის დროს, იგი იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ ახლად წარმოქმნა ემბრიოგენეზში არ შეიძლება განვიხილოთ როგორც მხოლოდ ჩანასახის დროებითი შეგუება მის საარსებო პირობებთან მათ შეუძლიათ აგრეთვე გამოიწვიონ სრულსაკოვანი ფორმის ძირეული გარდაქმნები. ონტოგენეზი ა. ნ. სევერცოვის მიხედვით, მართოდენ ფილოგენეზის ანარეკლი კი არ არის, არამედ ეტაპია. როდესაც შეიძლება აღმოცენდეს ახალი თვისებები, რომელსაც სრულსაკოვან მდგომარეობაშიც შეინარჩუნებს. ფილოგენეზური მნიშვნელობის განვითარების თავისებურებებს ა. ნ. სევერცოვმა ფილეშტრეოგენეზი უწოდა.

ონტოგენეზისა და ფილოგენეზის ურთიერთდამოკიდებულების შესწავლა რთულია და იგი დასრულებულად ვერ ჩაითვლება.

ჩ. დარვინის თეორიის გამოქვეყნების მომენტიდან ემბრიოლოგთა ყურადღება ევოლუციური საკითხების გადაწყვეტამ მიიპყრა: შაგრაჩ XIX საუკუნის დასასრულს კვლავ იჩინა თავი განვითარების პროცესის არსში ჩაწვდომის სწრაფვამ. ამასთან დაკავშირებით იწყება ექსპერიმენტული მეთოდის გამოყენება და ემბრიოლოგიის განვითარება ორი გზით მიდის: შედარებით-ემბრიოლოგიური და ექსპერიმენტული მიმართულებით.

სასქესო უჯრედები

სასქესო უჯრედების მორფოლოგია. ცხოველთა და მცენარეთა უმრავლესობა მრავლდება სქესობრივად. სპეციალურად დიდერენცირებული სასქესო უჯრედების: მამრობითი — სპერმატოზოიდის (*sperma* — თესლი, *zoo* — ცხოველი, *eidos* — სახე) და მდელოზოიდით — კერცხუჯრედის მონაწილეობით. ისინი მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ეს უჯრედები ვითარდება სასქესო ჭირკვლებში და სპეციალიზაციამდე განიცდის მთელ რიგ რთულ გარდაქმნებს, რის შედეგადაც განსხვავდება ორგანიზმის სხვა დანარჩენი უჯრედებისაგან.

სპერმატოზოიდი (თესლი, სპერმიუმი, სათესლე ძაფი) თავისებურად შეცვლილი, ძალიან პატარა და მოძრავი უჯრედი. სხვა უჯრედების მსგავსად სპერმატოზოიდი შეიცავს ბირთვისა

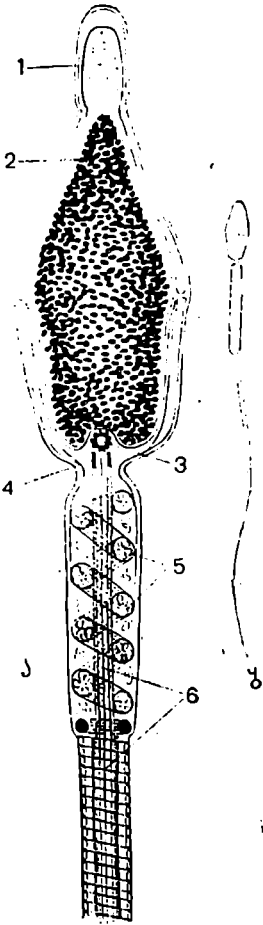
და ციტოპლაზმას მისი დამახასიათებელი ორგანოიდებით. ციტოპლაზმის სპეციალური დიფერენცირება აპრობებს მის მოძრაობის უნარს

ცხოველთა ყოველ სახეობას სპერმატოზოიდის გარკვეული ფორმა ახასიათებს. უფრო სშირია შოლტისებრი ფორმა. მხოლოდ კიბოსნაირებს, ბევრ მრგვალ ჭიას და ზოგიერთ ცხოველებს გააჩნია ბუშტისებრი ან სხვა მეტად თავისებური ფორმის სპერმატოზოიდები.

მიუხედავად ფორმის დიდი მრავალგვარობისა, ყველა სპერმატოზოიდში არჩევენ თავს, ყელს, კუდს.

თავი სპერმატოზოიდის წინა ნაწილია. იგი ყოველთვის უფრო მსხვილია და შეიცავს ციტოპლაზმის თხელი შრით გარშემორტყმულ ბირთვს. მომწიფებულ სპერმატოზოიდის ბირთვს კრისტალისებრი აგებულება აქვს, რომელიც, როგორც რენტგენოგრაფიულმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა. დეზოქსირიბოზუკლეოპროტეიდის მოლეკულების პარალელური განლაგებით არის განპირობებული. ბირთვი მეტად კონპაქტურია. რის გამოც იგი ინტენსიურად იღებება ბირთვის ფუძე საღებავებით. ბირთვის წინ იმყოფება აკროსომა (*akros* — ზედა; *soma* — სხეული) — პატარა მკვრივი გრანულა, რომელიც მოთავსებულია ვაკუოლში. აკროსომა ქმნის სპერმატოზოიდის თავის წინა ნაწილს (სურ. 18)

ვარაუდობენ, რომ იგი შეიცავს ენზიმებს, რომლებიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ განაყოფიერების დროს მიმდინარე ფიზიკო-ქიმიურ რეაქციებში. აკროსომა და ბირთვის წინა ნაწილი დაფარულია თხელი მემბრანით — ქუდაკით (ჩ ა ჩ ი თ); ძუძუმწოვართა სპერმატოზოიდში იგი წარმოადგენს ერთიან წარმონაქმნს.

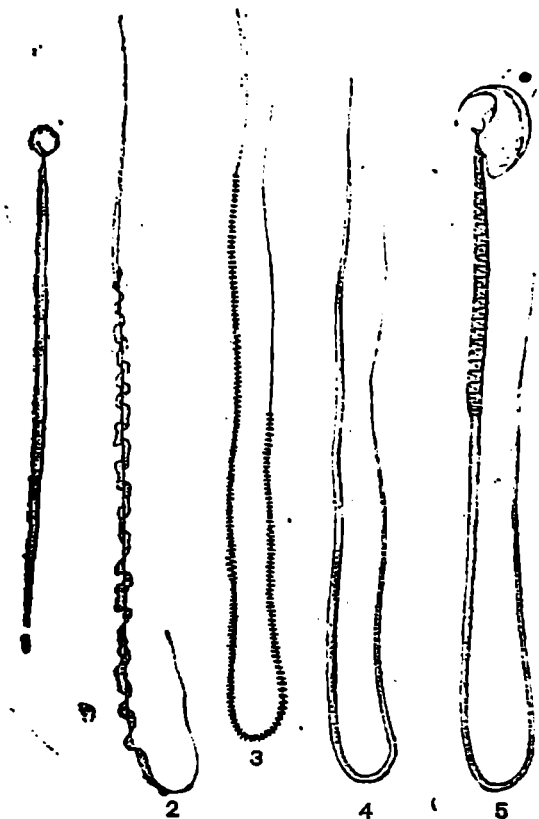


სურ. 18. ძუძუმწოვრის სპერმატოზოიდი: ა — აგებულების სქემა; ბ — საერთო ხედი; 1 — აკროსომა, 2 — ბირთვი; 3 — პროქსიმალური ცენტრიოლი; 4 — დისტალური ცენტრიოლი; 5 — მიტოქონდრიული სპირალი; 6 — ლერძითი ძაფი.

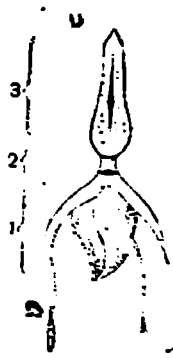
ყელი — მცირე მონაკვეთია, რომელიც სპერმატოზოიდის თავს აკავშირებს კუდის შუა ნაწილთან. იგი შეიცავს ორ ცენტრიოლს.

კუდი შედგება სამი ნაწილისაგან: შუა, მთავარი და ბოლო ძაფისაგან. შუა ნაწილი შეიცავს ფიბრილების კონას, რაც ქმნის ღერძით ძაფს (ღერძითი კონა). ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით დადგენილია, რომ ეს კონა შედგება 9 წყვილი პერი-

ფერიული და ორი ცენტრალური ფიბრილისაგან. ე. ი. აქვს ჯგებულება, რომელიც ტიპურია წამწაშების ფიბრილური სტრუქტურისათვის. შუა ნაწილის ღერძითი ფიბრილების კონა გარშემოწვეულია ციტოპლაზმით, რომელიც მიტოქონდრიების დიდ რაოდენობას შეიცავს.



სურ. 19. ხერხემლიანთა სპერმატოზოიდები: ა — ქარიყლაპის; ბ — სალამანდრის; გ — მტრედის; დ — იქედნის; 3 — მინდვრის თავვის.



სურ. 20. ბუშტუკისებრი სპერმატოზოიდი (სქემა): 1 — თავი; 2 — ყელი; 3 — კუდის ნაწილი.

მიტოქონდრიები ღერძითი ძაფის ირგვლივ სპირალურად არიან განლაგებულნი. კუდის მთავარი ნაწილი შეიცავს იმავე ღერძითი ფიბრილების კონას, რომელიც გარშემორტყმულია ციტოპლაზმური ბოკოვანი მემბრანით. ბოლო ძაფი შედგება ძლიერ გაწვრილებული, პლაზმური მემბრანით დაფარული ღერძითი კონისაგან.

ღერძითი კონა, რომელიც კუდის ყველა ნაწილში გაივლის, წარმოადგენს მის კუმშვად ელემენტს. ჩვეულებრივ, კუდი ძლიერ წაგრძელებულია და სიგრძით ბევრად აღემატება თავს.

სპერმატოზოიდების მრავალგვარობა გამოიხატება მათი თავის, კუდის, ყელის ფორმასა და ზომაში, კუდის ციტოპლაზმის თავისებურ დიფერენცირებაში და ბოლოს მათ საერთო ზომაში (სურ. 19).

არაშოლტისებრ სპერმატოზოიდებს ზოგჯერ აქვთ ვარსკვლავისებრი ფორმა. შუა ნაწილში თავისებურო გამოიხატება, ზოგჯერ კი მოკლე წანაზარდებით აღჭურვილი ბუშტისებური ფორმა. მეტად თავისებურია ათფეხა კიბოების სპერმატოზოიდები, რომელთაც კუდის ნაწილში განსაკუთრებული კაფსულა გააჩნიათ (სურ. 20). წანაზარდების მეშვეობით სპერმიუმი თანდათან მიიწევეს კვერცხუჯრედისაკენ და ემაგრება მას. ამის შემდეგ კაფსულა თითქოსდა ფეთქდება, რაც აპირობებს სპერმატოზოიდის შეღწევას კვერცხში. მიუხედავად იმისა, რომ ასეთი სპერმატოზოიდი შოლტისებრისაგან მკვეთრად განსხვავდება, მათი ცალკეული ნაწილები სავსებით შეესაბამება ერთმანეთს.

სხვადასხვა ცხოველის სპერმატოზოიდის სიგრძე სხვადასხვანაირია, ისინი ძირითადად მცირე ზომის უჯრედებია. ცხოველების და მათი სპერმატოზოიდების ზომებს შორის არაერთგვაროვანი შესაბამისობა არ აღინიშნება. მაგალითად, ზღვის გოჭის სპერმატოზოიდის სიგრძე — 100 მმკ, ხარის — 65 მმკ, ბელურის — 200 მმკ და ნიანგის — 20 მმკ. ადამიანის სპერმატოზოიდის სიგრძე უდრის 53 მმკ.

სასქესო სადინარებში გავლისას სპერმატოზოიდები ხვდება სითხეში, რომელსაც დამატებითი ჯირკვლები გამოყოფენ. ამ სითხეს სპერმატოზოიდებთან ერთად ეწოდება სპერმა. სპერმატოზოიდების გარდა უჯრედოვანი ელემენტებიდან სპერმა შეიცავს ლეიკოციტებს და მცირე რაოდენობით ეპითელიურ უჯრედებს. უკანასკნელნი ჩამოიფცქვნიებიან სასქესო გზების კედლებიდან.

სპერმატოზოიდების რაოდენობა ცხოველებში იზომება მილიონობით. ადამიანის სპერმის 1 სმ³ შეიცავს 60 მილიონ სპერმატოზოიდს

სპერმატოზოიდის ერთ-ერთი ძირითადი თვისებაა მოძრაობის უნარი. ამაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს კუდის მთავარი ნაწილი. გარეგანი დათესვის შემთხვევაში (იხ. § 9, „განაყოფიერება“) სპერმატოზოიდის წინსვლითი მოძრაობა სრულდება სპირალისებურად. შინაგანი დათესვისას კი ცხოველების სპერმატოზოიდები მდებარეობით სასქესო სადინარებში მოძრაობენ სწორხაზოვნად. სპერმატოზოიდების მოძრაობის სიჩქარე საკმაოდ მაღალია, მაგრამ სხვადასხვა ცხოველის სპერმატოზოიდისათვის განსხვავებული.

მამრობითი სასქესო უჯრედების მოძრაობის აქტივობა მოითხოვს დიდი რაოდენობით ენერჯის ხარჯვას, რომელიც წარმოიქმნება იმ

ფერმენტების მონაწილეობით, რომელიც იმყოფება კუდის შუა ნაწილის მიტოქონდრიებში. ენერგიის წყარო შეიძლება იყოს ენდოგენური და ეგზოგენური წარმოშობის. მაგალითად, ზღვის ზღარბის სპერმატოზოიდები ენერგიას იღებენ მასში შემავალი ფოსფოლიპიდების (ცხიმის ნაერთი ფოსფორმეფავასთან და აზოტოვან ფუძეებთან) ქანგვისას. ძუძუმწოვართა სპერმატოზოიდები ენერგიას ღებულობენ აგრეთვე გარემოში არსებული პროდუქტების ანაერობული გლიკოლიზის (ანაერობული დაშლა გლუკოზის, ფრუქტოზის და სხვ.) შედეგად. შინაგანი დათესვლის სხვადასხვა ცხოველის სპერმატოზოიდებს ქანგვითი ცვლისა და გლიკოლიზის ურთიერთშეთარდება სხვადასხვა აქვთ.

სპერმატოზოიდის უმოძრაობა ყოველთვის არ არის მისი სიცოცხლისუნარიანობის დაკარგვის მაჩვენებელი. მამრობით სასქესო ჯირკვლებში დიდი რაოდენობით სპერმატოზოიდების დაგროვებისა და ქანგბადის ნაკლებობის შედეგად მათში ნივთიერებათა ცვლა იმდენაო ფერხდება, რომ ისინი კარგავენ მოძრაობის უნარს. მაგრამ სიცოცხლისუნარიანობას ინარჩუნებენ. მამრობითი სასქესო გზების დამატებითი ჯირკვლების გამონაყოფით სპერმის განზავებისას მათში ნივთიერებათა ცვლა უმჯობესდება და ისინი ისევ იწყებენ აქტიურ მოძრაობას. სპერმატოზოიდები დიდ აქტიურობას იჩენენ იმ გარემოში, რომელშიც განაყოფიერება ხდება. ისინი განსაკუთრებით მგრძნობიარენი არიან გარემო რეაქციისა და ტემპერატურის მიმართ: ყველაზე ხელსაყრელია ნეიტრალური არე და 30—35° ტემპერატურა (თბილისის ხლიანებისათვის).

თუ სპერმატოზოიდებს ორგანიზმის გარეთ შევინახავთ, გარემო პირობების ხელოვნურად შეცვლით მათში შეიძლება ნივთიერებათა ცვლის გააქტივება ან შენელება და ამით მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობის რეგულირება. სპერმატოზოიდის სიცოცხლის მნიშვნელოვნად განახგრძლივება შეიძლება ნივთიერებათა ცვლის დაქვეითებით. ამათგანსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს მეცხოველეობის პრაქტიკაში. ხელოვნური დათესვლის ღონისძიებათა ჩატარებისას, როდესაც მუშაობის პირობების მიხედვით სპერმის შენახვა თვეობით უხდებათ. ე. ი. ისეთი ვადით, რომელიც აღემატება მდებრობით სასქესო გზებში სპერმატოზოიდების სიცოცხლის ხანგრძლივობას. სხვადასხვა ცხოველებში ეს ვადები სხვადასხვაა, ზოგიერთი თევზის სპერმატოზოიდები აქტიურ მდგომარეობაში იღუპება რამდენიმე წუთში. წაშშიც კი. უმაღლესი ხერხემლიანების სპერმატოზოიდები ინახება შედარებით დიდ ხანს: ღორის — 22—30 საათს, ცხერისა — 36 საათს. ბოცვერის დაახლოებით — 30 საათს. ქალის საშოში სპერმატოზოიდები აქტიუობას ინარჩუნებენ 2,5 საათს, საშვილოსნოში 48 საათს. ღამურებისა და მწერების სპერმატოზოიდები თავის აქტიუობას ვატილებით დიდხანს ინარჩუნებენ. ღამურების კოპულაცია წარმოებს შემოდგომით, მაშინ, რო-

დესაც განაყოფიერება მხოლოდ გაზაფხულზე იწყება. მრავალ მდებარე მწერს გააჩნია თესლმიმღები, რომელშიც სპერმატოზოიდი შეიძლება ხანგრძლივად რინახებოდეს, მაგალითად, ფუტკრებში — რამდენიმე წლის განმავლობაში.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ (იხ. § 5), ძუძუმწოვართა სპერმატოზოიდს ახასიათებს რეოტაქსისი, რაც გამოიხატება კვერცხსავალში სპერმატოზოიდის გადანაცვლებით საშვილოსნოსაკენ, ლორწოს ნაკადის საწინააღმდეგოდ კვერცხუჯრედის მიმართულებით. ქემოტაქსისი დადგენილია მხოლოდ მცენარეთა სპერმატოზოიდებში.

კვერცხიანუ კვერცხუჯრედი — სპეციალურად დიფერენცირებული უჯრედია, რომელსაც გააჩნია განაყოფიერების და შემდგომი განვითარების უნარი. სპერმატოზოიდებისაგან განსხვავებით კვერცხს ერთგვაროვანი ფორმა ახასიათებს: ცხოველების უმრავლესობას იგი მრგვალი აქვს, უფრო იშვიათად ოვალური ან წაგრძელებული (მრავალ მწერს), ბირთვი ჩვეულებრივ იმეორებს კვერცხუჯრედის ფორმას და გამოირჩევა თავისი მკვეთრად გამოხატული სტრუქტურით. კვერცხი შეიცავს დიდი რაოდენობით ციტოპლაზმას. რომელიც გარდა ყველა უჯრედისათვის დამახასიათებელი ორგანოიდებისა, შეიცავს განსაკუთრებულ ცილოვან ჩანართს — ყვითრს. ამ უკანასკნელს დიდი მნიშვნელობა აქვს ჩანასახის განვითარებისას.

კვერცხუჯრედებში ყვითრის რაოდენობა ხან მეტია, ხან ნაკლები. ზოგიერთი ცხოველის კვერცხს ყვითრი საერთოდ არა აქვს. ამის შესაბამისად, კვერცხუჯრედის ზომა დიდად მერყეობს. მაგალითად, წყალხმელეთა ცხოველების, ქვეწარმავლებისა და ფრინველების კვერცხუჯრედში ყვითრის მასალის დიდი რაოდენობა აპირობებს მათი კვერცხების დიდ ზომას. მაშინ, როცა ძუძუმწოვართა უმრავლესობის კვერცხები ყვითრს სრულიად მოკლებულია და ამიტომ მიკროსკოპული ზომისანი არიან, მაგრამ რა მცირე ზომისაც არ უნდა იყოს კვერცხუჯრედი, იგი მაინც უფრო დიდია იმავე სახეობის ცხოველთა სპერმატოზოიდებზე. ეს განსხვავება განპირობებულია იმით, რომ კვერცხუჯრედში დიდი რაოდენობით არის ციტოპლაზმა. კვერცხი, თავისი სიდიდისა და ყვითრის დიდი რაოდენობის გამო თითქმის ყოველთვის მოკლებულია მოძრაობის უნარს. მოძრაობის უნარი გააჩნიათ მხოლოდ ნაწლავლურ-იანების და ღრუბელების კვერცხებს.

კვერცხის აგებულება განისაზღვრება მასში ყვითრის შემცველობით. ყვითრის რაოდენობისა და მისი ციტოპლაზმაში განაწილების მიხედვით არჩევენ: 1) უყვითრო — ალეციტალურ კვერცხებს. რომელშიც ყვითრის მარცვლები არ ჩანს. 2) ყვითრით ღარიბი კვერცხები. მათ ციტოპლაზმაში ყვითრი თანაბრადაა განაწილებული — ჰომოლეციტალური ან იზოლეციტალური კვერცხები. 3) კვერცხები, რომელშიც ყვითრი საშუალო (ამფიბიები) ან

დიდი რაოდენობითაა (ფრინველები, ქვეწარმავლები) და ციტოპლაზმაში პოლარულადაა განლაგებული, — ტ ე ლ ო ლ ე ც ი ტ ა ლ უ რ ი კვერცხები, 4) კვერცხები, რომელთაც ცენტრში დიდი რაოდენობით ყვითრი აქვთ — ც ე ნ ტ რ ო ლ ე ც ი ტ ა ლ უ რ ი.

კვერცხუჯრედში ყვითრის დიდი რაოდენობა მის პოლარულობას განაპირობებს, ვინაიდან ყვითრი თავისი სიმძიმის გამო უფრო ხშირად უჯრედის ქვემო ნაწილში მდებარეობს (გამონაკლისია ცენტროლ-ციტალური კვერცხები). პოლარობა ძალიან მკვეთრადაა გამოხატული წყალხმელეთა ცხოველების კვერცხებში; განსაკუთრებით ისეთ სახეობებში, რომლებსაც ძლიერ პიგმენტირებული კვერცხუჯრედები ახასიათებთ. ასეთ კვერცხებში ქვემო-ნაწილი, სადაც თავმოყრილია ყვითრის ძირითადი ნაწილი, ღია ფერისაა, მაშინ, როდესაც ზედა პიგმენტირებული ნახევარი — მუქია. პოლარობა შეიძლება განისაზღვროს სხვა ნიშნებითაც, მაგალითად: მიმმართველი სხეულაკების წარმოქმნის ადგილით, მიკროპილეს მდებარეობით. სპერმატოზოიდის შესასვლელად ადგილით (როცა მიკროპილე არ არის) და ა. შ.

კვერცხის ზემო ნაწილს, რომელიც ყვითრით ღარიბია ან სრულიად უყვითროა, ეწოდება ა ნ ი მ ა ლ უ რ ი, ხოლო ქვემო ნაწილს, სადაც თავმოყრილია ყვითრის ძირითადი მასა, ეწოდება ვ ე გ ე ტ ა ტ ი უ რ ი. ანიმალური და ვეგეტატიური პოლუსის შემაერთებელ წარმოსაჯვართ ხაზს კვერცხის ღერძი ეწოდება.

კვერცხუჯრედებისათვის დამახასიათებელი თავისებურებაა კვერცხის სპეციალური გარსების არსებობა. ეს უკანასკნელი ხელს უწყობს კვერცხს შეინარჩუნოს თავისი ფორმა და აღნაგობა, განსაკუთრებით მაშინ, როცა კვერცხი დიდი ზომისაა. გარსები იცავენ კვერცხს გამზობისაგან, რაც მეტად მნიშვნელოვანია იმ კვერცხებისათვის, რომლებიც ხმელეთზე ვითარდებიან. გარსები იცავენ კვერცხს მექანიკური და სხვა მრავალი გარემო პირობების ზემოქმედებისაგან. სხვადასხვა ცხოველის კვერცხების გარსები თავისი მრავალგვარობით ერთმანეთისაგან დიდად განსხვავდება. მიუხედავად ამისა, მათ სამ ძირითად სახეობად ყოფენ: პირველად, მეორეულ და მესამეულ გარსებად.

პირველადი გარსი წარმოიქმნება თვით კვერცხის მიერ და წარმოადგენს მის ზედაპირულ გამკვრივებულ შრეს. პირველად გარსს ჩვეულებრივ ყვითრის გარსს უწოდებენ. იგი წარმოიქმნება განაყოფიერებამდე ოოგენეზში. ელექტრონული მიკროსკოპის მონაცემებით, ყვითრის გარსი სამშრიანია.

მეორეული გარსები ვითარდებიან კვერცხის მკვებავი უჯრედების ხარჯზე. ამის მაგალითია მწერების კვერცხების მკვირივი გარსი, რომელიც გაყდენთილია ქიტინის მსგავსი ნივთიერებით. ბევრი ცხოველის კვერცხის პირველად და მეორეულ გარსს გააჩნია

ერთი ან რამოდენიმე მიკროპილე; რომლის საშუალებითაც სპერმატოზოიდი შეაღწევს კვერცხში.

მესამეული გარსები საიმედოდ იცავენ კვერცხს, ხოლო ზოგი მათგანი განვითარებადი ჩანასახის საკვებია. ეს გარსები წარმოქმნება კვერცხსავალში კვერცხის გავლისას, მაშასადამე, ისინი უხდა განვითარდეს როგორც სასქესო გზების ჭირკვლების მიერ გამოყოფილი პროდუქტები. ასეთ გარსებს მიეკუთვნება ფრინველების კვერცხების ცილა და ნაჭუჭი და წყალხმელეთა ცხოველების ლაბისებური გარსი.

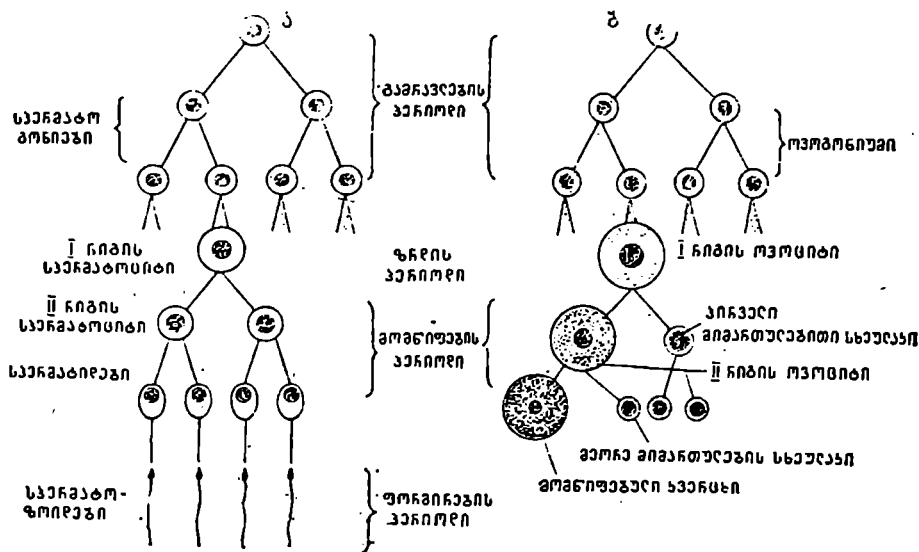
კვერცხუჯრედები მეტად მგრძობიარენი არიან გარემო პირობებისადმი: ტემპერატურის რყევის, ქიმიური შედგენილობის შეცვლის, რენტგენის და ულტრაიისფერი სხივებისა და სხვათა მიმართ. ტემპერატურის შედარებით მცირე აწევის დროს, რასაც ცხოველი ჩვეულებრივ უმტკივნეულოდ იტანს, კვერცხუჯრედები იღუპება. იგივე აღინიშნება რენტგენის სხივების ზემოქმედებისას: დასხივების დოზები, რომლებიც საკვერცხის ქსოვილებისათვის მარტო ამგზნებია, კვერცხუჯრედებისათვის სასიკვდილოა. ამავე დროს შემჩნეულია, რომ რაც უფრო ახალგაზრდაა სასქესო უჯრედები, მით უფრო მგრძობიარენი არიან და ახივების მიმართ.

სასქესო უჯრედების განვითარება. სასქესო უჯრედების განვითარება სასქესო ჭირკვლებში ხდება. სპერმატოზოიდები ვითარდებიან სათესლეებში, კვერცხუჯრედები კი — საკვერცხეებში.

სპერმატოზოიდების განვითარების ციკლს სპერმატოგენეზი ეწოდება. (*sperma* — თესლი, *genesis* — განვითარება), ხოლო კვერცხუჯრედის განვითარებას — ოვოგენეზი. (*ovum* — კვერცხი). სასქესო უჯრედის განვითარება რთული პროცესია, რომელიც მთავრდება მათი მზადყოფნით განაყოფიერებისა და ჩანასახის შემდგომი განვითარებისათვის.) სასქესო უჯრედების მზადყოფნა განაყოფიერებისათვის მდგომარეობს არა მარტო აგებულების სპეციფიკური თავისებურებების შექმნაში: ამ დროს არსებითი მნიშვნელობა აქვს ბირთვული ნივთიერების რედუქციას, სახელდობრ, ქრომოსომების რაოდენობის შემცირებას ჰაპლოიდურ რიცხვამდე. ეს ხდება გაყოფის პროცესში, რომელსაც მეიოზი ეწოდება. მთელ პროცესს, დაწყებულს ბირთვის ცვლილებით ზრდის პერიოდში, დამთავრებულს ბირთვული ნივთიერების შემცირებული რაოდენობის მქონე უჯრედების წარმოქმნით მეიოზისი (*meiosis* — შემცირება, რედუქცია) ეწოდება.

სპერმატოგენეზი იწყება პირველადი სასქესო უჯრედით — სპერმატოგონიით და ოთხ პერიოდად იყოფა: 1. გამრავლება, 2. ზრდა; 3. მომწიფება და 4. ფორმირება ანუ სპერმიოგენეზი (სურ. 21, ა).

სპერმატოგონიები ჩვეულებრივი უჯრედებია, შედარებით მსხვილი ბირთვით, რომლის ქრომატინი, საკმაოდ ინტენსიურად შეღებილი, მსხვილი ბელტების სახით თანაბრად არის განაწილებული. გარდავლები სპერიოლში სპერმატოგონიები ინტენსიურად იყო-



სურ. 21. სპერმატოგენეზი (ა) და ოოგენეზი (ბ).

ფიან მიტოზურად, რის შედეგადაც მათი რაოდენობა მნიშვნელოვნად იზრდება. სპერმატოგონიების გაყოფათა რიცხვი სხვადასხვა ცხოველში სხვადასხვაა. თუ რამდენად მუდმივია იგი ყოველი ცალკეული სახეობისათვის, ძნელი დასადგენია, რადგან, ერთი პირველადი უჯრედის თაობათა აღრიცხვა ყოველთვის არ არის შესაძლებელი. ეს მაშინ არის ადვილი, როცა ერთი სპერმატოზოიდის მიერ წარმოქმნილი უჯრედები ერთ ცალკეულ ცისტაში ვითარდება, როგორც მაგალითად, ზოგიერთ ძვლოვან თევზში. სპერმატოგონიების გარსი ადვილად შეღწევადია და მათი საშუალებით შესული საკვები ნივთიერებანი აუცილებელ ენერჯის წყაროს წარმოადგენს უჯრედების ინტენსიური გაყოფისათვის.

რიგი თანმიმდევრული მიტოზური გაყოფის შემდეგ იწყება ზრდი სპერიოდი, რომლის დროსაც სასქესო უჯრედების გაყოფა აღარ ხდება. შეწოვილი საკვები ნივთიერების ასიმილაცია ხორციელდება ციტოპლაზმის მიერ, რაც აპირობებს უჯრედების ინტენსიურ ზრდას. სასქესო უჯრედები იქცევიან პირველი რიგის სპერმატოციტებად. ამ უკანასკნელთა ზრდის დროს მათ ბირთვებში ადვილი

აქვს რთულ ცვლილებებს, რაც მდგომარეობს მეიოზისათვის მზადებაში, ეს უკანასკნელი კი მომდევნო პერიოდში ხორციელდება.

ბირთვის ნივთიერების შემცირებისათვის მზადების მექანიზმი განვიხილოთ ასკარიდის მამრობითი სასქესო უჯრედების მაგალითზე. ისინი შეიცავენ ოთხ-ოთხ ქრომოსომას, ე. ი. ორ-ორ წყვილ ჰომოლოგიურ ქრომოსომებს. ზრდის პერიოდში პირველი რიგის სპერმატოციტის ბირთვში, ჰომოლოგიური ქრომოსომები წყვილ-წყვილად ლაგდება და ერთმანეთს მჭიდროდ ეკვრის. თითოეული ქრომოსომა, მიტოზური გაყოფის პროფაზის მსგავსად, შედგება უკვე ორი სპირალური ძაფისაგან — ქრომატიდისაგან. ამის შედეგად წარმოიქმნება ოთხ-ოთხი ქრომატიდისაგან შემდგარი ჯგუფები. ამ ჯგუფებს ტეტრალები (*tetra* — ოთხი) ეწოდება. რადგან თითოეული ტეტრალა წარმოიქმნა ჰომოლოგიური ქრომოსომების წყვილ-წყვილად დაწყობის შედეგად, ქრომოსომების თავდაპირველ რაოდენობასთან შედარებით, ტეტრალების რაოდენობა ორჯერ მცირდება და ასკარიდების შემთხვევაში მათი რიცხვი იქნება ორი. ტეტრალების წარმოქმნა მთავრდება ზრდის პერიოდის დასრულებისას (სურ. 22).

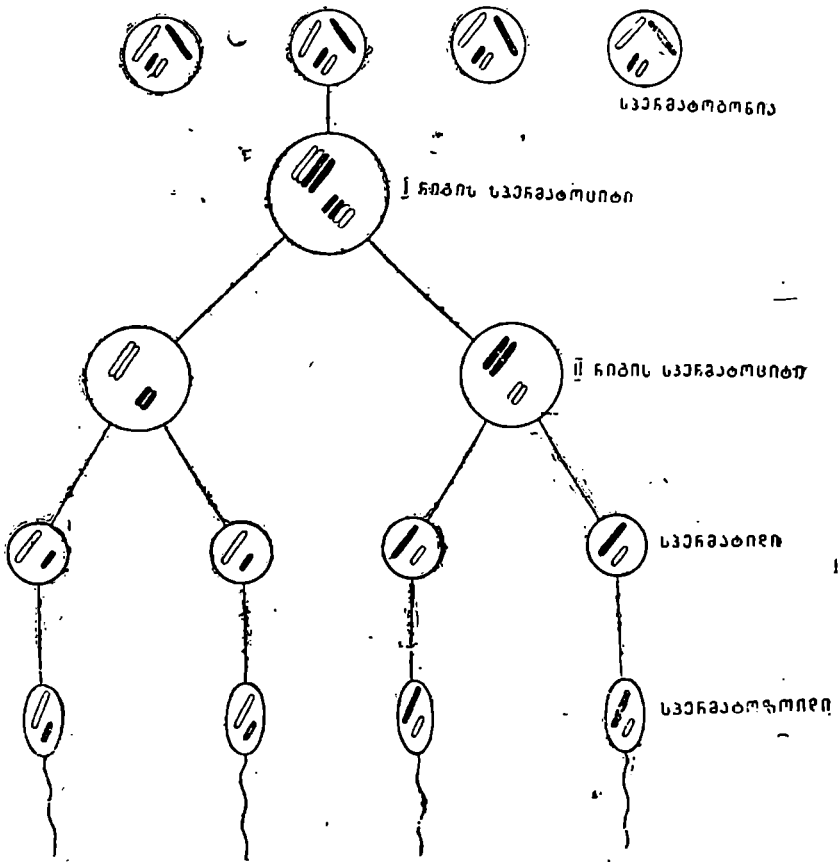
ცხოველებში, რომელთა სქესობრივ ცხოვრებას ახასიათებს სეზონური ციკლი, მამრობითი სასქესო უჯრედის ზრდის პერიოდსა და მომწიფების პერიოდს შორის აღინიშნება პაუზა, მაშინ, როდესაც დანარჩენ ცხოველებში მამრობითი სასქესო უჯრედების მომწიფება იწყება მისი ზრდის დამთავრებისთანავე.

მომწიფების პერიოდის ხასიათდება უჯრედის ორჯერადი გაყოფით. პირველი გაყოფის დროს თითოეული ტეტრალიდან შეიღულ უჯრედში გადაინაცვლებს წყვილი ქრომატიდა, ე. ი. ქრომატიდები, რომლებიც ქმნიან ჰომოლოგიურ ქრომოსომებს. ამის შედეგად წარმოქმნილი უჯრედები შეიცავენ უკვე არა ტეტრალებს, არამედ დაწყვილებულ ჯგუფებს. ამ პირველ გაყოფას რედუქციული გაყოფა ეწოდება, ხოლო წარმოქმნილ შვილულ უჯრედებს — მეორე რიგის სპერმატოციტები. მომწიფების მეორე გაყოფისას ახლად წარმოქმნილ უჯრედში გადადის თითოეული ჰომოლოგიური ქრომოსომის ქრომატიდები. ასეთ გაყოფას ეკვაციური გაყოფა ეწოდება, ხოლო ამ დროს წარმოშობილ უჯრედებს კი სპერმატიდები. აღნიშნულ გაყოფათა თანმიმდევრობა სხვადასხვანაირია. ჯერ შეიძლება ეკვაციური გაყოფა მოხდეს, მერე — რედუქციული. მაგრამ ორივე შემთხვევაში მომწიფების გაყოფათა შედეგად ყოველი წარმოქმნილი უჯრედი ქრომოსომათა ორჯერ ნაკლებ რაოდენობას შეიცავს. ასკარიდაში მათი რაოდენობა ორის ტოლია.

ამგვარად, მეიოზის დროს ქრომოსომათა რიცხვი ორჯერ მცირდება ამის გამო, რომ მომწიფების ერთ-ერთი, სახელდობრ, რედუქციული

გაყოფის დროს უჯრედის სხეულის გაყოფას თან სდევს წყვილ-წყვილად განლაგებულ ჰომოლოგიურ ქრომოსომთა გათიშვა. მეიოზის დროს ქრომოსომთა მხოლოდ ერთ გაორმაგებას თან სდევს უჯრედის ორი, ერთი მეორის მომდევნო, გაყოფა, მაშინ, როდესაც მიტოზის დროს უჯრედის ყოველ გაყოფას წინ უძღვის ქრომოსომთა რიცხვის გაორკეცება.

მომწიფების პერიოდის შემდეგ იწყება განვითარების უკანასკნელი



სურ. 22. მეიოზის სქემა.

პერიოდი — ფორმირების პერიოდი (სპერმოგენეზი), რომელშიც სპერმატიდა სპერმატოზოიდის რთულ ფორმასღებულობს.

მომწიფების მეორე გაყოფის შედეგად წარმოქმნილი სპერმატიდა ტიპური მრგვალი უჯრედია: მისი ბირთვის სტრუქტურა კარგად არის გამოხატული, ციტოპლაზმა შეიცავს ყველა ორგანოიდს, რომლებიც

ჩამოყალიბებულ სპერმატოზოიდში მეტად შეცვლილია. სპერმატიდა შედარებით მცირე ზომის უჯრედია, ვინაიდან იგი წარმოიქმნა I რივის სპერმატოციტის ორჯერადი გაყოფის შედეგად და მისი ზრდა შეწყდა მომწიფების პერიოდის დაწყებამდე. მიუხედავად ამისა, სპერმატიდაში ციტოპლაზმის შედარებითი რაოდენობა მეტია, ვიდრე მისგან წარმოქმნილ სპერმატოზოიდში.

სპერმატოზოიდის ჩამოყალიბება იწყება ბირთვის გადანაცვლებით უჯრედის იმ ნაწილში, რომელიც შემდეგ მის წინა ბოლოდ იქცევა. ბირთვის წვეწვანის გამოყოფის გამო ბირთვი თანდათან მკვრივდება და იღებს სპერმატოზოიდისათვის დამახასიათებელ თავის ფორმას. ამავე დროს ორივე ცენტრიოლი გამოდის გარშემო მდებარე გამკვრივებული სფეროდან და იკავებს უჯრედში ბირთვის მიმართ მოპირდაპირე მხარეს. ამავე დროს ცენტრიოლები ისე ლაგდება უჯრედის გრძელი ღერძის მიმართულებით, რომ ერთი მათგანი ბირთვის მოშორებით თავსდება, მეორე—კი ახლოს. პირველიდან გამოიზრდება შოლტი, რომელიც გამოდის უჯრედიდან და იქცევა კუდის ღერძის ძაფად, მეორე კი განაყოფიერების დროს ხვდება ზიგოტაში და მონაწილეობს მის გაყოფაში. ცენტრიოლებით შემოსაზღვრული ციტოპლაზმის უბანი წარმოქმნის ყელს. ცენტრიოლების გვერდით მდებარე გოლჯის აპარატი გადაინაცვლებს უჯრედის წინა ნაწილში და მონაწილეობს აკროსომის წარმოქმნაში. სპერმატიდის ორგანოიდების გარდაქმნის პარალელურად, ციტოპლაზმა სულ უფრო და უფრო სცილდება ბირთვს და ღერძულ ძაფზე ჩამოკრდება. ბირთვი მკვრივდება და კომპაქტური ხდება. ყველა ამ გარდაქმნების შედეგად ყალიბდება შოლტისებრი სპერმატოზოიდი. მათი ფორმის მრავალგვარობა გამოწვეულია სპერმატიდებიდან ფორმირების პროცესის თავისებურებით.

ოვოგენეზი იწყება პირველადი სასქესო უჯრედიდან — ოვოგონიდან და იყოფა სამ პერიოდად: 1. გამრავლება, 2. ზრდა და 3. მომწიფება (სურ. 21, ბ).

გამრავლების პერიოდში ადგილი აქვს ოვოგონიების მიტოზურ გაყოფას, რაც იწვევს უჯრედთა რაოდენობის მნიშვნელოვან ზრდას. ოვოგონიების გაყოფათა რიცხვი იმდენივეა, რაც სპერმატოგონიების გაყოფის რიცხვი. სპერმატოგონიების მსგავსად ოვოგონიები ადვილად შედწევადი არიან საკვები ნივთიერებებისათვის.

რამდენიმე ერთიმეორის მომდევნო მიტოზური გაყოფის შემდეგ უჯრედები გადადიან ზრდის პერიოდში, რომლის დროსაც ოვოგონიები იქცევა I რივის ოვოციტად. ეს უკანასკნელი, ისევე, როგორც ოვოგონიუმი, საკვები ნივთიერებებისათვის ადვილად შედწევადი: ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევისას ოვოციტების გარსში (წყალხმელეთა ცხოველებსა და ძუძუმწოვრებში), ნაპოვნია მიკ-

როსაოებო, რომლებიც მნიშვნელოვნად აღიდეგენ ამ უჯრედების შემწოვ ზედაპირს.

ოვოგენეზის პროცესში ოვოციტის ციტოპლაზმასა და ბირთვებში იზრდება რნმ-ას რაოდენობა.

მდედრობითი სასქესო უჯრედის განვითარებაში აღინიშნება ორი პერიოდი — მცირე და დიდი ზრდის პერიოდი. ზრდის მცირე პერიოდში ოვოციტი იზრდება ციტოპლაზმის გადიდების ხარჯზე, ბირთვის მოცულობა ამ დროს უმნიშვნელოდ იცვლება. დიდი ზრდის პერიოდში, უჯრედში შეღწეული საკვები ნივთიერებანი ხმარდება განსაკუთრებული ცილის — ყვითრის წარმოქმნას, რომელიც გროვდება მარცვლების ან ფირფიტების სახით. ზოგიერთ ცხოველში იგი დიდი რაოდენობით წარმოიქმნება, რის გამოც კვერცხი მნიშვნელოვნად დიდდება; ზოგიერთში კი მცირე რაოდენობით გროვდება და კვერცხის ზოლი დიდი ზრდის პერიოდში არსებითად უცვლელი რჩება. ყვითრის დაგროვებასთან დაკავშირებით, მდედრობითი სასქესო უჯრედის ზრდის პერიოდი გაცილებით ხანგრძლივია, ვიდრე მამრობითისა.

რთული ცვლილებები, რომელთაც ადგილი აქვთ I რიგის ოვოციტის ბირთვში და რომლებიც მსგავსია I რიგის სპერმატოციტების ბირთვში მიმდინარე ცვლილებების, იწვევს ტეტრადების წარმოქმნას.

მომწიფების პერიოდში ხდება ორი გაყოფა: რედუქციული და ეკვაიური, მაგრამ მდედრობით მწკრივში ამ გაყოფათა შედეგად I რიგის ერთი ოვოციტიდან წარმოიქმნება არა ოთხი სასქესო უჯრედი, როგორც მამრობით მწკრივში, არამედ მხოლოდ ერთი. ამის მიზეზია უჯრედის ციტოპლაზმის არათანაბარი განაწილება. პირველი გაყოფისას, როდესაც ტეტრადები წყვილ-წყვილად ლაგდება, ერთ უჯრედში გადადის ციტოპლაზმის მეტად უმნიშვნელო ნაწილი, მეორეში კი — თითქმის მთელი ციტოპლაზმა. წარმოქმნილ მცირე ზომის უჯრედს ეწოდება პირველი მიმმართველი, ანუ პოლარული სხეულაკი (პოლოციტი): იგი, თავის მხრივ, შემდეგში ორ უჯრედად იყოფა, რომლებიც აღარ ვითარდებიან. მომწიფების პირველი გაყოფის შედეგად წარმოქმნილი მეორე უჯრედი ძალიან დიდია. მას მეორე რიგის ოვოციტი ეწოდება. მომწიფების მეორე გაყოფისას იგი კვლავ იძლევა მცირე ზომის უჯრედს — მეორე მიმმართველს, ანუ პოლარულ სხეულაკს და ძალიან დიდ უჯრედს, რომელიც ქრომოსომთა რედუქციურებულ რიცხვს შეიცავს და უკვე მომწიფებულ კვერცხუჯრედს წარმოადგენს, მას ჩვეულებრივად კვერცხს უწოდებენ. ამგვარად, მომწიფების გაყოფათა შედეგად მიიღება სამი პატარა ზომის უჯრედი და ერთი დიდი ზომის — მომწიფებული კვერცხი. მიმმართველი სხეულაკების წარმოქმნა იწვევს ბირთვული ნივთიერების შემცირებას.

მდედრობითი სასქესო უჯრედის განვითარებაში ფორმირების პერიოდი არ აღინიშნება, როგორც ეს მამრობით მწკრივში გვხვდება. სამაგიეროდ, მდედრობითი სასქესო უჯრედი იძენს სპეციფიკურ თავისებურებებს, რომლებიც განაყოფიერებისათვის მისი მზადყოფნის მაჩვენებელია. ეს, უპირველეს ყოვლისა, გამოიხატება I რიგის ოვოციტის ზრდაში, როდესაც მნიშვნელოვნად მატულობს ციტოპლაზმა და გროვდება ყვითრი, შემდეგ კი გარსების წარმოქმნაში. ზოგიერთი ცხოველის კვერცხებში პირველადი გარსი ვითარდება ძალიან ადრე, მაშინ, როდესაც ოვოციტის ზრდა ჯერ კიდევ არ დამთავრებულა. ზოგჯერ იგი დიდ სისქეს აღწევს. ასეთ შემთხვევებში მას აქვს არხი მიკროპილე, რომლითაც სპერმატოზოიდი შეაღწევს კვერცხში. ასეთივე არხი წარმოიშობა მეორეულ გარსებშიც, თუ ისინი ყალიბდება კვერცხის განვითარების დამთავრებამდე. ოვოგენეზი მთავრდება გარსების წარმოქმნით.

თუ სპერმატოგენეზს ოვოგენეზს შევადარებთ, დავინახავთ, რომ სპერმატოზოიდები ბევრად მეტი რაოდენობით მწიფდება, ვიდრე კვერცხუჯრედები. ამის მიზეზი კი მარტო ის არ არის, რომ მდედრობით მწკრივში მომწიფების ორჯერადი გაყოფის შემდეგ მხოლოდ ერთი უჯრედი მწიფდება, მამრობითში კი ოთხივე. საქმე იმაშია, რომ მდედრობითი სასქესო უჯრედების განვითარების მთელი პროცესი გაცილებით ხანგრძლივია, ვიდრე მამრობითი უჯრედებისა. ჯერ ერთი იმიტომ, რომ ოვოგონიების გამრავლება ნაკლები ინტენსივობით მიმდინარეობს, ვიდრე სპერმატოგონიების და მეორეც იმის გამო, რომ მდედრობით მწკრივში უჯრედების ზრდის პერიოდი დიდი ხანგრძლივობით ხასიათდება მაშინაც კი, როდესაც მათში ყვითრი არ წარმოიქმნება.

სპერმატოგონიებისა და ოვოგონიების განვითარების შედეგად მიიღება მომწიფებული სასქესო უჯრედები — მამრობითი და მდედრობითი გამეტები, ქრომოსომათა ჰაპლოიდური რიცხვით.

§ 8. სასქესო ჯირკვლების აგებულება

სათესლეები. სასქესო ჯირკვლები, სათესლე მამრში და საკვერცხე მდედროში სასქესო ორგანოების ყველაზე მნიშვნელოვანი ნაწილებია. მათში მუშაობდა არა მარტო სასქესო პროდუქტები, არამედ სასქესო ჰორმონებიც.

თავისი აგებულებით სათესლეები მეტად მრავალნაირია, ჩვენ გავიცნობთ სათესლეების აგებულებას ძუძუმწოვართა მაგალითზე.

გარედან სათესლე დაფარულია გარსებით. მისი შიდა ნაწილი მკვრივი შემაერთებელქსოვილოვანი ტიხარებით დაყოფილია წილაკებად. თითოეული წილაკი ამოვსებულია ძლიერ კლაკნილი სათეს-

ლე მილაკით, კლაცნილ მილაკებს შორის ფაშარი შემაერთებული ქსოვილია. აქ ჩვენ განვიხილავთ მხოლოდ სათესლე მილაკებს, რომელშიც ხდება სასქესო უჯრედების განვითარება.

კლაცნილი სათესლე მილაკი წარმოადგენს ცილინდრულ მილს, რომლის კედლები შექმნილია ეპითელური, ეგრეთ წოდებული, სერ-



სურ. 23. ვირთაგვას კლაცნილი მილაკის განივი კრილი:

1 — სპერმატოგონია; 2 — სერტოლის უჯრედის ბირთვი; 3 — I რივის სპერმატოციტი; 4 — სპერმატიდა; 5 — სპერმატოზოიდი; 6 — სპერმატიდა გარდაქმნის პროცესში.

ტოლის უჯრედებით. მილაკის ღრუ ამოვსებულია განვითარების სხვადასხვა სტადიაში მყოფი სასქესო უჯრედებით. სერტოლის უჯრედის ბირთვის შემცველი ბოლო დაკავშირებულია შემაერთებელქსოვილოვან შრესთან, რომელიც გარს ეხვევა მილაკს. ზეორე ბოლო კი,

რომელიც ციტობლაზმის მეტ ნაწილს შეიცავს, თითოეულია ძილაკის სანათურისაკენ და ქმნის სინციტიალურ საფუძველს, რომელშიც განლაგებულია განვითარების პროცესში მყოფი სასქესო უჯრედები. სასქესო უჯრედები სათესლე მილაკში რამდენიმე შრედაა განლაგებული ისე, რომ მილაკს აქვს მრავალშრიანი კედლის მქონე ლულის სახე (სურ. 23). ეს იმით აიხსნება, რომ ერთი წყება სასქესო უჯრედების განვითარების დასრულებამდე იწყებს განვითარებას მეორე წყება. პირველი წყების უჯრედები შორდებიან მილაკის კედლს და სანათურისაკენ გადაინაცვლებენ. მილაკის განივ ჰრილზე შეიძლება დავინახოთ სასქესო უჯრედების თაობების თანმიმდევრული განლაგება, დაწყებული მილაკის გარე ზედაპირთან მდებარე სპერმატოგონიებიდან სანათურში მყოფ ჩამოყალიბებულ სპერმატოზოიდებამდე.

მაგრამ ეს სურათი იმით რთულდება, რომ სპერმატოგენეზის პროცესი ტალღისებურად მიმდინარეობს მილაკის გასწვრივ. ამას აპირობებს მამრობითი სასქესო უჯრედის განვითარების ცალკეული სტადიის სხვადასხვა ხანგრძლივობა. იმ უბანზე, სადაც სპერმატიდების ხანგრძლივი და რთული გარდაქმნა ხდება, სპერმატოზოიდებუ მილაკის სანათურში არ არის, ხოლო მისი კედლის გარეთა შრეში სპერმატოგონიები და I რიგის სპერმატოციტები აღინიშნება. მილაკის მეორე უბანზე, სადაც სპერმატიდების გარდაქმნა დამთავრებულია, სანათურში უკვე მზა სპერმატოზოიდები მოიპოვება. I რიგის სპერმატოციტები მომწიფების სწრაფ გაყოფას განიცდიან და ჯერ II რიგის სპერმატოციტებად გადაიქმნებიან, ხოლო შემდეგ — სპერმატიდებად. მილაკის კედლის სულ გარეთა შრეებში სპერმატოგონიები იმყოფება.

ბევრი უხერხემლოს სათესლე ბრმა პარკის ფორმისაა, რომელსაც ბოლოში გამომტანი სადინარი აქვს. ასეთ სათესლეებში სასქესო უჯრედები თავისი განვითარების პერიოდების მიხედვით ლაგდება ზონებად. გამომტანი სადინარიდან უფრო დაშორებულ ნაწილში სპერმატოგონიები იმყოფება, უფრო ახლოს კი განვითარების მომდევნო სტადიებში მყოფი უჯრედები თვით სპერმატოზოიდებამდე.

ხერხემლიანთა უმრავლესობის გამრავლება დაკავშირებულია წლის გარკვეულ სეზონთან. მათი სათესლეები ფუნქციონირებს განსაზღვრული დროის განმავლობაში, რაც გამრავლების პერიოდით ისაზღვრება. ადამიანსა და ზოგიერთ ხერხემლიან ცხოველში (ძაღვი, ზღვის გოჭი, ვირთაგვა და სხვა) სპერმატოზოიდების განვითარება უწყვეტლევ მიმდინარეობს.

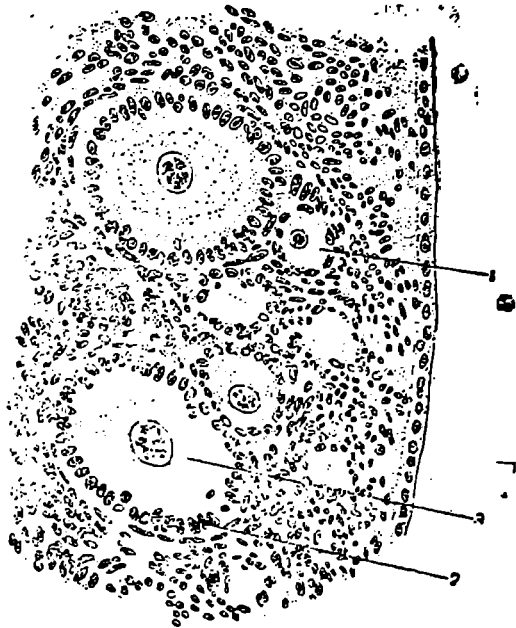
სათესლის ნორმალური ფუნქციონირება ადვილად ირღვევა შიმშილის, ავტამინოზის და ორგანიზმის შხამებით მოწამვლის დროს. რეტენის სხივების ზეგავლენით კი სპერმატოგენეზი სრულიად წყდება.

საკვერცხეები. საკვერცხეების აგებულება მჭიდროდაა დაკავშირებული კვერცხუჯრედების კვებასთან, ამიტომ მისი სტრუქტურის

განხილვისას საჭიროა შევჩერდეთ იმ ხერხებზე, რომლებიც უზარუხველ-
ყოფს ამ პროცესს.

ზოგიერთ ცხოველში კვერცხის კვება ოსმოსური გზით ხდება, მაგ-
რამ ცხოველთა უმრავლესობაში, იგი განსაკუთრებული უჯრედების
მეშვეობით სრულდება, ამის შესაბამისად არსებობს კვერცხის კვების
ორი ძირითადი საშუალება: სოლიტარული და ალიმენტარ-
ული. ეს უკანასკ-

ნელი, თავის მხრივ, იყოფა ნუტრიმენ-
ტულ და ფოლიკუ-
ლურ კვებად. ნუტ-
რიმენტული კვე-
ბის შემთხვევაში მკვე-
ბავი უჯრედები საბო-
ლოოდ შთაინტქმებიან
კვერცხუჯრედის მიერ.
ფოლიკულური
კვებისას სპეციალური
ფოლიკულური უჯრე-
დები ცალკეული ოვო-
ციტების ან მთელი
საკვერცხეების ირგვ-
ლივ ქმნიან ეპითე-
ლურ საფარველს. ზო-
გიერთ ცხოველში, მა-
გალითად, მწერებში
ფოლიკულური უჯრე-
დები მთლიანად კი არ
შემოეკვრიან ოვოციტს,



სურ. 24. შინაური-კურდღლის საკვერცხის ქერ-
ქოვანი ნივთიერების მიღამო:
1 — პირველადი ფოლიკული; 2 — ფოლიკულური
ეპითელი; 3 — ოვოციტის ციტოპლაზმა.

არამედ ეხებიან მხოლოდ მისი ზედაპირის გარკვეულ უბანს: წარმოიქ-
მნება ფოლიკულური დერაკი, რომლის საშუალებითაც ოვო-
ციტი დედის ორგანიზმიდან საკვებ ნივთიერებებს ღებულობს.

ფოლიკულური საფარველი განსაკუთრებით რთულ განვითარებას
აღწევს ძუძუმწოვრებსა და ადამიანში (სურ. 24). ქალის საკვერცხე შედ-
გება შემაერთებელქსლოვილოვანი ფუძის — სტრომისაგან, რომელ-
შიც აღინიშნება შიგნითა ტვინოვანი ნაწილი და ზედაპირუ-
ლად მდებარე ქერქოვანი შრე. ჯირკვალის გარედან მთლიანად
დაფარულია ერთშრიანი ჩანასახოვანი ეპითელიუმით. საკვერ-
ცხის განვითარების პროცესში მის ქერქოვან ნივთიერებაში სასქესო
უჯრედები ლაგდება ჯგუფებად, რომელთაც მფლიუგერის პარ-

კები ეწოდებათ. ყოველი ასეთი პარკი შექმნილია ბრტყელი ფოლიკულური უჯრედებით და შეიცავს რამოდენიმე ოვოგენიუმს, რომელნიც ჯერ კიდევ განაგრძობენ გაყოფას. გოგონას დაბადების დროისათვის ოვოგონიუმების გამრავლება წყდება. ისინი იწყებენ ზრდას და ოვოციტებად იქცევიან. ოვოციტები სცილდება პარკებს და თავისუფლად ლაგდება საკვერცხის სტრომაში. აქ ყოველი ოვოციტი იფარება ბრტყელი ფოლიკულარული უჯრედებით, რის შედეგად წარმოიქმნება პირველადი (პრიმორდიული) ფოლიკული. ჩვეულებრივ პირველადი ფოლიკულები ბუდეებად ლაგდება ჯირკვლის ზედაპირულ უბნებში.

ბევრ ცხოველში მდებარებითი სასქესო უჯრედების გამრავლება მთელი სიცოცხლის მანძილზე მიმდინარეობს, მაშინ როდესაც ძუძუმწოვართა უმრავლესობაში ეს მხოლოდ ჩანასახოვან პერიოდში ხდება, ხოლო პოსტემბრიონალურ პერიოდში ისინი იწყებენ განვითარებას. ამავე დროს კვერცხებად გარდაიქმნება ოვოციტების მხოლოდ უმნიშვნელო ნაწილი, დანარჩენები ილუპება მომწიფების სტადიამდე. ახალშობილ გოგონას საკვერცხეში 50 ათასიდან 100 ათასამდე ოვოციტი აქვს. აქედან მომწიფდება დაახლოებით მხოლოდ 500. ზოგ ძუძუმწოვრებში ჩანასახოვანი ეპითელიდან ოვოგონიუმების ახლად წარმოქმნა შესაძლებელია დაბადების შემდეგაც, თავგებასა და ვირთაგვებში კი მთელი სიცოცხლის მანძილზე.

ქალის სქესობრივი სიმწიფის პერიოდში ხდება პირველადი ფოლიკულების განვითარება და მათი გარდაქმნა გრავის ბუშტუკებად. განვითარება იწყება ფოლიკულური უჯრედების ცვლილებით, რომლებიც იყოფა და ბრტყელი ფორმის ნაცვლად იღებს ჯერ კუბურ, ხოლო შემდეგ მაღალპრიზმულ ფორმას. ამ უჯრედების გამრავლების შედეგად ერთმრიანი ეპითელი ხდება მრავალშრიანი. ამ დროს ოვოციტს გარედან ფარავს პრიალაგარსი და ზრდის პერიოდში გადასვლის გამო მისი მოცულობა ძალზე დიდდება. ოვოციტს მის გარშემო მდებარე ფოლიკულურ ეპითელიუმთან ერთად ეწოდება ფოლიკული (ამ სახელწოდებას იგი ინარჩუნებს ფოლიკულის სრულ მომწიფებამდე, ანუ გრავის ბუშტუკად გარდაქმნამდე). ფოლიკულური ეპითელი იწყებს ზრდას, ამავე დროს მისი უჯრედების ნაწილი განიცდის დაშლას, რის შედეგადაც ჩნდება სითხით ამოვსებული ნაპრალეები, სითხის რაოდენობა მატულობს და პირველად პატარა ნაპრალეები ერთიანდება ერთ დიდ ღრუდ. კომპაქტური ფოლიკული გადაიქცევა გრავის ბუშტუკად, რომელიც ჩვეულებრივ დიდ ზომას აღწევს.

გრავის ბუშტუკის კედელი უჯრედების რამდენიმე შრისაგან შედგება. კვერცხის შემცველ მიდამოში მისი კედელი სქელდება და ქმნის ბუშტუკის ღრუსაგან მიქცეულ შვერილს, რომელსაც კვერცხ-

ზ ი დ ი ბ ო რ ც ვ ი ეწოდება. (ფერადი ტაბ. I). გრაფის ბუშტუკი გარედან დაფარულია შემეგრთებელქსოვილოვანი გარსით — თ ე კ ი თ. ფოლიკულები რამდენადმე ჩაძირულია საკვერცხის ქერქოვანი ნივთიერების სიღრმეში, ხოლო სრულიად მომწიფებული გრაფის ბუშტუკი საკვერცხის ზედაპირს აღწევს. კვერცხმზიდი ბორცვი, ჩვეულებრივ ჩანასახოვან ეპითელისკენაა მიმართული. გრაფის ბუშტუკი თავისი დიდი ზომის გამო ამობურცულია საკვერცხის ზედაპირზე, ისე, რომ მისი დანახვა შეუიარაღებელი თვალითაც შეიძლება. მექანიკური მიზნის გამო ბუშტუკის კედელი ძლიერ თხელდება და სკდება. კვერცხუჭრედი გარშემორტყმული ფფოლიკულური უჯრედების შრით, რომელიც მის ს ხ ი ვ ო ს ა ნ გ ვ ი რ გ ვ ი ნ ს ქმნის, გადმოვარდება საკვერცხიდან მუცლის ღრუში, აქედან აიტაცება კვერცხსავალის ძაბრით და ლორწოს ნაკადით გადაინაცვლებს საშვილოსნოსაკენ. განაყოფიერება ხდება კვერცხსავალში.

სასქესო ციკლი. კვერცხუჭრედის გამოვარდნას გრაფის ბუშტუკიდან და საკვერცხიდან მუცლის ღრუში ეწოდება ო ვ უ ლ ა ც ი ა. გრაფის ბუშტუკის ადგილას, თუ განაყოფიერება მოხდა, ვითარდება ახალი ორგანო — ო რ ს უ ლ ო ბ ი ს ყ ვ ი თ ე ლ ი ს ხ ე უ ლ ი. თუ განაყოფიერება არ მოხდა, მაშინ ვითარდება გაცილებით ნაკლები ზომის ც რ უ ყ ვ ი თ ე ლ ი ს ხ ე უ ლ ი. ყვითელი სხეულის განვითარება იწყება ფოლიკულური უჯრედების გამრავლებით. უჯრედებს შორის, გარემომცველი შემეგრთებელი ქსოვილიდან ჩაიზრდება სისხლის კაპილარები, რომლებიც განვითარებად ორგანოს შიგნით ხშირ ბადეს ქმნის. ფოლიკულური უჯრედების ციტოპლაზმაში პიგმენტ ლ უ ტ ე ი ნ ი ს არსებობა აპირობებს მათ. ყვითლად შეფერვას, ამიტომ მიიღო ამ ორგანომ ყვითელი სხეულის სახელწოდება. ნამდვილი ყვითელი სხეული ორსულობის მთელ პერიოდში რჩება, მაშინ როდესად ცრუ ყვითელი სხეული საკმაოდ სწრაფად განიწოვება. ყვითელი სხეული დროებითი ჭირკვალაია, რომლის ჰორმონი აფერხებს ოვულაციას.

გრაფის ბუშტუკის მომწიფება, და ოვულაცია ადამიანში რიგრიგობით ხდება, ხან ერთ, ხან მეორე საკვერცხეში.

ციკლური ცვლილებები საკვერცხეში, ე. ი. გრაფის ბუშტუკის მომწიფება, ოვულაცია და ყვითელი სხეულის წარმოქმნა, მჭიდრო კავშირშია საშვილოსნოს კედლებში მიმდინარე ცვლილებებთან. ყვითელი სხეულის ჰორმონის გავლენით საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსი ძლიერ სქელდება. ამით იგი ემზადება განაყოფიერებული კვერცხუჭრედის მიღებისა და ნაყოფის გამოკვებისათვის ორსულობის დროს. ორსულობის პირველ ნახევარში ყვითელი სხეულის ამოცლა იწყებს ჩანასახის დაღუპვას.

თუ განაყოფიერება არ მოხდა, მაშინ ყვითელი სხეული განიცდის უკუგანვითარებას, გასქელებული ლორწოვანი გარსი სცილდება საშვილოსნოს, სისხლგამტარი ძარღვები სკდება და იწყება მეტნაკლებად უზვი სისხლის დენა. ამ სისხლდენას მენსტრუალური (*menstruums* — ყოველთვიური) ეწოდება. სისხლის დენა, რომლის დროსაც საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსის დაშლილი ნაწილები გარეთ გამოიტანება, ემთხვევა საკვერცხეში ყვითელი სხეულის სრულ ატროფიას.

მენსტრუაციის შეწყვეტის შემდეგ, საშვილოსნოს კედლებში რეგენერაციული პროცესები იწყება, რაც ემთხვევა საკვერცხეში ახალი გრააფის ბუშტუკის განვითარების დაწყებას.

სქესობრივი მომწიფების შემდეგ, გრააფის ბუშტუკების მომწიფების პროცესს რეგულარული ხასიათი ეძლევა. ადამიანში ოვულაცია ხდება პერიოდულად — 28 დღეში ერთხელ. შუალედში, მენსტრუაციებს შორის, ყოველი ოვულაციის დროს, როგორც წესი ერთი გრააფის ბუშტუკი სკდება.

45—50 წლის ქალებში გრააფის ბუშტუკის რეგულარული მომწიფება ირღვევა, და ბოლოს სულაც წყდება. ამასთან ერთად საშვილოსნოში ირღვევა ციკლური ცვლილებები და მენსტრუაციებიც წყდება.

კვერცხუჯრედების მომწიფების ნორმალური მიმდინარეობა ირღვევა არანორმალური კვების, ორგანიზმის ნარკოტიკებით მოწამვლისა და აგრეთვე სხვადასხვა ინფექციური დაავადების დროს.

ოვულაციას ცხოველებში თან სდევს მძუნაობა, ამ დროს სკდება ერთი გრააფის ბუშტუკი, ხოლო იმ ცხოველებში, რომლებიც მრავალ შვილს შობენ — რამოდენიმე გრააფის ბუშტუკი. ყოველ ბუშტუკში შეიძლება რამოდენიმე კვერცხი მომწიფდეს.

§ 9. განაყოფიერება

სასქესო უჯრედების მზადყოფნა განაყოფიერებლად. ყველა უმადლეს ცხოველთა გამრავლება სქესობრივი გზით ხდება და უძრავლეს შემთხვევაში დაკავშირებულია განაყოფიერებასთან.

განაყოფიერება მდგომარეობს ორი სასქესო უჯრედის — მამრობითისა და მდედრობითის ურთიერთშერწყმაში. განაყოფიერების შედეგად მიიღება ახალი უჯრედი — ზიგოტა, რომელიც თვისობრივად განსხვავდება ხასქესო უჯრედებისაგან და დედისეული და მამისეული მემკვიდრეობითობის მატარებელია. ზიგოტა იწყებს დაყოფას და იქცევა მრავალუჯრედოვან ჩანასახად.

ორმაგ მემკვიდრეობითობას, რომელიც განაყოფიერების შედეგად ჩნდება, უდიდესი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს: იგი ზრდის ორ-

განიზმის შეგუების უნარს საარსებო პირობებისადმი და მეტ სიცოცხლისუნარიანობას ანიჭებს მას.

როგორც წესი, მდებრობით და მამრობით სასქესო უჯრედებს მომწიფების დამთავრების შემდეგ აღარ გააჩნიათ შემდგომი დაყოფისა და განვითარების უნარი.¹ თუ განაყოფიერება არ მოხდა, სპერმატოზოიდი საკმაოდ სწრაფად კარგავს აქტივობას და სიცოცხლისუნარიანობას; კვერცხუჯრედიც მალე ილუპება ბირთვის შეტად მცირე ზომისა და ციტოპლაზმის დიდ რაოდენობას შორის-მკვეთრი შეუსაბამობის გამო-~~მომწიფებ~~ განაყოფიერებისათვის და განვითარებისათვის უნდა მოხდეს სასქესო უჯრედების სწრაფი შეხვედრა.

იმის მიხედვით თუ, სად ხდება სასქესო უჯრედების შერწყმა, დედის ორგანიზმში თუ მის გარეთ, ანსხვავებენ განაყოფიერების ორ ტიპს: გარეგანსა და შინაგანს. გარეგანი განაყოფიერების შემთხვევაში სასქესო უჯრედების შერწყმა ხდება ზღვის ან მტკნარ წყალში, ამგვარად ასეთ განაყოფიერება ახასიათებს წყლის ცხოველებს, და ხმელეთის იმ ცხოველებს, რომლებიც განვითარების პერიოდში საცხოვრებლად წყალში გადადიან. მაგალითად, ზოგიერთი წყალხმელეთა. შინაგანი განაყოფიერების დროს სპერმატოზოიდი უერთდება კვერცხს ტენიან მდებრობით სასქესო გზებში. პირველ შემთხვევაში ჩანასახის განვითარება მუდამ წყალში მიმდინარეობს, მეორეში — დედის ორგანიზმის მიხედვით ან მის გარეთ. ეს უკანასკნელი კვერცხისმდებელ ფორმებს ახასიათებს; შეიძინევა აგრეთვე ზოგიერთ წყალში მცხოვრებ უხერხემლო და ხერხემლიან ცხოველებშიც.

ერთ-ერთი ძირითადი პირობა, რომელიც უზრუნველყოფს განაყოფიერებას არის სასქესო უჯრედების შერწყმისათვის მზადყოფნა ანუ, როგორც იტყვიან, სასქესო უჯრედების სიმწიფე. სპერმატოზოიდები განაყოფიერების უნარს იძენენ მომწიფებისა და ფორმირების პროცესის ზრული დამთავრების შემდეგ, ინარჩუნებენ მას სხვადასხვა დროის განმავლობაში იმის მიხედვით, თუ რა სახეობას ეკუთვნიან და როგორ პირობებში იმყოფებიან. კვერცხუჯრედის მზადყოფნა სპერმატოზოიდთან შერწყმისათვის განისაზღვრება მიმმართველი სხეულაკების გამოყოფით. ზოგიერთ ცხოველში, მაგალითად, ზღვის ზღარბში, ბევრ ნაწლავლრუიანებში სპერმატოზოიდის შეჭრა კვერცხში ხდება ორივე მიმმართველი-სხეულაკის გამოყოფის შემდეგ. ასკარიდებში, ღრუბელებში, ზოგიერთ ჭიაში მიმმართველი სხეულაკების გამოყოფა ხდება სპერმატოზოიდის კვერცხში შეჭრის შემდეგ. მაგრამ არიან ცხოველები, რომელთა განაყოფიერება ხდება მაშინ, როდესაც კვერცხუჯრედი იმყოფება მომწიფების პირველი გაყოფის სტადიაში (ზოგიერთი ასცი-

¹ გამონაკლისია ქალწულბერივი განვითარება (იხ. გვ. 114).

დია, ჰია) ანდა მეორე გაყოფის სტადიაში (ხერხემლიანები, ძალის, მელის, ცხენის გარდა).

კვერცხის შეერთებას სპერმატოზოიდთან უზრუნველყოფენ საკმაოდ რთული საშუალებანი, რომელნიც ეკუთვნიან, როგორც ამ უჯრედის აგებულებას, ისე მათ ფიზიოლოგიურ თვისებებს. სასქესო უჯრედების უშუალო დაახლოებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს შაბ მინერ გამოყოფილ ნივთიერებებს: ფერტილიზინებს, რომელსაც გამოყოფს კვერცხუჯრედები და ანტიფერტილიზინებს, რომელსაც გამოყოფს სპერმატოზოიდები. ამ ნივთიერებათა დახმარებით ხდება აგლუტინაცია — სპერმატოზოიდების ურთიერთთან შეწყება და კვერცხის ზედაპირზე მათი მიმაგრება. კვერცხის ფერტილიზინები, როგორც წესი, რეაგირებენ იმავე სახეობის ცხოველთა სპერმატოზოიდების ანტიფერტილიზინებზე, რაც უზრუნველყოფს განაყოფიერების სპეციფიკურობას.

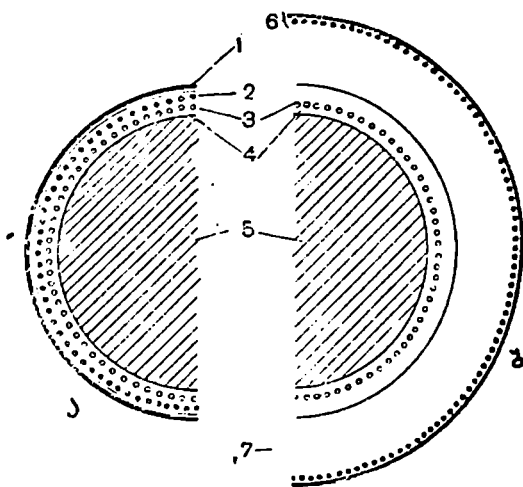
ცხოველთა უმრავლესობის კვერცხუჯრედი დაფარულია გარსებით ან გარშემორტყმულია ფოლიკულური უჯრედებით. ამიტომაც სპერმატოზოიდებმა კვერცხუჯრედში შესაღწევად, კვერცხის ზედაპირზე მიმაგრების შემდეგ, უნდა გაიაროს მის ყველა გარსში. მკვირივარსიან კვერცხებს, მაგალითად, მწერების კვერცხებს, როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, სპერმატოზოიდის გავლისათვის გააჩნია სპეციალური არხი მიკროპილე. ლაბისებურ გარსებში ხდება მათი ადგილობრივი გახსნა ენზიმებით, რომლებიც უმთავრესად აკროსომაში წარმოიშობა. ძუძუმწოვართა სპერმატოზოიდებში წარმოიქმნება ფერმენტი — გიალურონიდაზა, რომელიც ხსნის სხივოსანი გვირგვინის უჯრედების შემწებ ნივთიერებას, და ამით აადვილებს სპერმატოზოიდების წინსვლას. ზოგიერთი სახეობის ცხოველის კვერცხის გამონაყოფი — შესაძლებელია ეს ფერტილიზინები იყოს — იწვევს ცვლილებებს აკროსომაში, ეგრეთ წოდებულ აკროსომაულ რეაქციას. ამ დროს ირღვევა ვაკუოლი, რომელშიც იმყოფება აკროსომა და მისი ცენტრალური ნაწილიდან წარმოიქმნება წვრილი, მკვრივი ძაფი, რომელსაც აკროსომაული ეწოდება. იგი ადვილად გაივლის კვერცხის გარსებში. აკროსომული ძაფისა და კვერცხუჯრედის პლაზმური მემბრანის შეხების ადგილას წარმოიქმნება ციტოპლაზმის გამონაზარდი — განაყოფიერების ბორცვი, რომლის საშუალებითაც სპერმატოზოიდი კვერცხის შიგნით შეიზიდება.

განაყოფიერების წარმატება განისაზღვრება არა მარტო სასქესო უჯრედებისათვის დამახასიათებელი საშუალებების არსებობით, არამედ იგი დამოკიდებულია გარემო პირობებზედაც, განსაკუთრებით გარეგანი განაყოფიერების დროს (თევზებში, წყალხმელეთა ცხოველებში და სხვ.).

განაყოფიერების აუცილებელი პირობაა მარილებისა (NaCl , KCl , CaCl_2 , MgCl_2 და სხვ.) და ჰიდროქსილის იონების განსაზღვრული კონცენტრაციის მქონე თხევადი გარემოს არსებობა. მყავე გარემოში განაყოფიერება არ ხდება. მეორეს მხრივ, ძლიერი ტუტე რეაქციის დროს, თუმცა სასქესო უჯრედები შეერწყმიან ერთმანეთს, ზიგრტის განვითარება არ ხდება. გარემოს უნდა ჰქონდეს სუსტი ტუტე რეაქცია.

სპერმატოზოიდთან შეხებისას კვერცხი მეტად სწრაფად რეაგირებს, რაც გამოიხატება მთელ რიგ მნიშვნელოვან ცვლილებებში.

განაყოფიერებას ჩვეულებრივ აღწერენ ზღვის ზღარბის განაყოფიერების მაგალითზე, რადგან ამ ცხოველში ეს პროცესი საკმაოდ კარგად არის შესწავლილი.



სურ. 25. კორტიკალური გრანულების განლაგების სქემა ზღვის ზღარბის კვერცხში: ა — გაუნაყოფიერებელი კვერცხი; ბ — განაყოფიერებული კვერცხი; 1 — საყვითრე გარსი; 2 — კორტიკალური გრანულები; 3 — პიგმენტური გრანულები; 4 — შიგნითა პროტოპლაზმური შრე; 5 — ყვითრი; 6 — განაყოფიერების გარსი; 7 — პერივიტელინური სივრცე.

ზღვის ზღარბის კვერცხი დაფარულია ლაბისებური გარსით, რომლის ქვეშ მდებარეობს ყვითრის გარსი, მის ქვეშ კი, ციტოპლაზმის ზედაპირულ ფენაში — კორტიკალური გრანულების შრე (სურ. 25). სპერმატოზოიდი შეაღწევს კვერცხის ლაბისებურ გარსში, რის შედეგადაც კვერცხის ზედაპირულ შრეში იწყება ცვლილებები, რომელსაც კორტიკალური რეაქცია ს უწოდებენ. ეს უკანასკნელი მდგომარეობს კორტიკალური გრანულების დაშლაში — მათი შიგთავსი გადმოიღვრება და შეუერთდება ყვითრის გარსს, რის შედეგადაც წარმოიქმნება განაყოფიერების გარსი. კორტიკალური რეაქცია იწ-

ყება სპერმატოზოიდისა და კვერცხის შეხების ადგილიდან და სწრაფად ვრცელდება კვერცხის მთელ ზედაპირზე. პირველად განაყოფიერების გარსი მჭიდროდ არის მიკრული კვერცხის ზედაპირზე, შემდეგ სცილდება მას და მათ შორის ჩნდება პერიციტელინური სივრცე, რომელიც ამოვსებულია სითხით. განაყოფიერების გარსი იცავს კვერცხს ზედმეტი სპერმატოზოიდების შეჭრისაგან. განაყოფიერების გარსის წარმოქმნის ხელშემშლელი ფაქტორებია; მაგალითად, შარდოვანას არსებობა გარემოში, კალციუმის არ არსებობა და სხვ., რაც ხელს უწყობს რამდენიმე სპერმატოზოიდის შეღწევას კვერცხუჯრედში.

ეს პროცესები; რომლებიც მიმდინარეობს კვერცხში მისი სპერმატოზოიდთან შეხებისას და რომელთა შედეგად იწყება განვითარება, წარმოადგენენ განაყოფიერების პირველ ფაზას და ეწოდება კვერცხის აქტივაცია.

— კვერცხუჯრედში შედის სპერმატოზოიდის თავი ყელთან ერთად. ციტოპლაზმური კუდი ჩვეულებრივ გარეე რჩება, ხოლო თუ შეაღწია კვერცხში, ციტოპლაზმაში იხსნება. ზოგიერთი ცხოველის, მაგალითად, მრლუსუხუბის კვერცხუჯრედში, როგორც წესი, სპერმატოზოიდი მთლიანად შედის.

კვერცხის შიგნით სპერმატოზოიდის თავი მდებარეობითი ბირთვისა-კენ მიემართება ჯერ თავისი წინა ნაწილით, შემდეგ სპერმატოზოიდი შეტრიალდება მისკენ ყელით, რომელშიც ჩნდება უჯრედის ცენტრის სხივები. კვერცხის შიგნით სპერმატოზოიდის გადანაცვლებასთან ერთად მისი ბირთვი ძლიერ იცვლება: იგი თანდათან ჯირკვდება და დიდდება, მისი ქრომატინი ფაშარი ხდება, კომპაქტური ბირთვი იქცევა მკვეთრად გამოხატული სტრუქტურის მქონე ტიპურ ბირთვად ქრომოსომების ჰალოიდური კომპლექტით. ასეთ ბირთვს უწოდებენ მამრობით პრონუკლეუსს, ხოლო მის შესაბამისად კვერცხუჯრედის ბირთვს — მდედრობით პრონუკლეუსს. მამრობითი და მდედრობითი პრონუკლეუსები შეერწყმიან ერთმანეთს, რის შედეგადაც წარმოიქმნება დაყოფის ბირთვი, რომელიც მიტოზურ გაყოფას იწყებს. იმ შემთხვევაში, როცა განაყოფიერება მიმმართველი სხეულაკების გამოყოფამდე ხდება, მამრობითი პრონუკლეუსის გადანაცვლება მდედრობითისაკენ და მისი ცვლილებები იწყება უფრო გვიან, მომწიფების გაყოფათა დამთავრების შემდეგ. სპერმატოზოიდისა და კვერცხუჯრედის ბირთვების შერწყმით და ზიგოტას ბირთვის წარმოქმნით მთავრდება განაყოფიერების პროცესი.

განაყოფიერების პროცესში, კვერცხში ერთი — სპერმატოზოიდა შეღწევას ეწოდება მონოსპერმია, რამდენიმეს კი — პოლისპერმია. იმ ცხოველების კვერცხში, რომელიც დიდი რაოდენობით ყვითრს შეიცავს, მაგალითად, ფრინველებისა და ქვეწარმავლების,

რამდენიმე სპერმატოზოიდი შედის, ე. ი. ადგილი აქვს პოლისპერმიას, მაგრამ განაყოფიერებაში მხოლოდ ერთი სპერმატოზოიდი მონაწილეობს.

განაყოფიერებას თან სდევს კვერცხის ფიზიკური და ფიზიოლოგიური თვისებების არსებითი ცვლილებები: იზრდება ციტოპლაზმის სიბლანტე და მისი შეღწევადობა, მკვეთრად იცვლება ამინმეყავათა ცვლა, იზრდება ციტოპლაზმის ფერმენტთა აქტივობა. ყველა ეს ცვლილება მიუთითებს იმაზე, რომ განაყოფიერება იწვევს ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერებას, რომელიც სქესობრივ უჯრედში მის განაყოფიერებამდე გაცილებით უფრო დაბალ დონეზე იყო.

წინათ ფიქრობდნენ, თითქოს განაყოფიერების შემდეგ სუნთქვა მკვეთრად ძლიერდება, ეს აზრი ნაწილობრივ სწორი არ გამოდგა, ვინაიდან განაყოფიერება ერთნაირ გავლენას არ ახდენს სუნთქვაზე: ზოგერთ კვერცხში (ასციდიებში) იგი აძლიერებს სუნთქვას, ზოგში (*Chaetopterus*), პირიქით, ასუსტებს. ბაყაყებში, საერთოდ, ვერ აღმოაჩინეს გაუნაყოფიერებელ და განაყოფიერებულ კვერცხებს შორის არსებით განსხვავება ჟანგბადის მოხმარებაში. ამ საკითხის შესწავლამ მთელ რიგ ზღვის უხერხემლოთა მაგალითზე უჩვენა, რომ განაყოფიერების არაერთნაირი გავლენა სუნთქვაზე განპირობებულია თვით გაუნაყოფიერებელი კვერცხების სუნთქვის დიდი სხვადასხვაობით. განაყოფიერების შემდეგ ჟანგბადის მოხმარება, კვერცხის მოცულობის ერთეულზე თითქმის ერთი და იგივეა. როგორც ჩანს, იმ შემთხვევაში როცა კვერცხი მცირე რაოდენობის ჟანგბადს ხმარობს, განაყოფიერების შემდეგ მისი მოთხოვნილება იზრდება, ხოლო ბევრი ჟანგბადის მოხმარების შემთხვევაში — მცირდება. მაშასადამე, განაყოფიერება შეიძლება განხილულ იქნეს, როგორც სუნთქვის მარეგულირებელი პროცესი.

აღამიანში განაყოფიერება შინაგანია. იგი კვერცხსავალში ხდება. სპერმატოზოიდები ხვდებიან რა საშვილოსნოს სუსტ ტუტე არეში, მოძრავნი ხდებიან და მისი ღრუდან აქტიურად გადაინაცვლებენ კვერცხსავალში ლორწოს ნაკადის საწინააღმდეგო მიმართულებით. მაგრამ ყველა სპერმატოზოიდი კვერცხსავალს ვერ აღწევს, მათი უმეტესი ნაწილი გზაში იღუპება და იშლება.

კვერცხსავალში მოხვედრილი სპერმატოზოიდები ეწებებიან კვერცხუჯრედის გარეთა გარსს. მათ მიერ გამოყოფილ ნივთიერებათა გავლენით კვერცხის ირგვლივი პრიალა გარსი იხსნება. იმ ადგილას, სადაც ეს პროცესი უფრო სწრაფად მიმდინარეობს, სპერმატოზოიდები ეხებიან უშუალოდ კვერცხის ზედაპირს და ერთი მათგანი შეაღწევს კვერცხში. ამის შემდეგ კვერცხის ზედაპირულ შრეში ცვლილებების შედეგად სხვა სპერმატოზოიდების შეჭრა შეუძლებელია.

ხელოვნური დათესვლა. განაყოფიერების პროცესის ექსპერიმენტულ გამოკვლევას ხელოვნური დათესვის მეთოდების შემუშავება მოჰყვა. დათესვისა და განაყოფიერების ერთმანეთში არევა უმართებულოა. განაყოფიერება მდგომარეობს სასქესო უჯრედების შეერთებაში, მაშინ, როდესაც დათესვა არის კვერცხუჯრედისა და სპერმატოზოიდის ურთიერთ კონტაქტის უზრუნველყოფის პროცესი.

ხელოვნურ დათესვლას საფუძველი ჩაეყარა ჯერ კიდევ XVII საუკუნეში, როდესაც ამ მიმართულებით ჩაატარეს პირველი ცდები ჯერცივისსხლიანებზე (ბაყაყი, გომბეშო), შემდეგ კი — თბილისსხლიანებზე.

ამჟამად, ხელოვნური დათესვის მეთოდს საბჭოთა კავშირის მეცხოველეები იყენებენ. ეს მეთოდი სრულფასოვანი მწარმოებლების სპერმის ფართოდ და რაციონალურად გამოყენების საშუალებას იძლევა, რასაც უდიდესი სახალხო-სამეურნეო მნიშვნელობა აქვს. ხელოვნური განმზავებლების მეთოდის დამუშავების წყალობით შესაძლებელი გახდა ერთი მწარმოებლის სპერმით ასი და ათასი მდედრის დათესვა. ტრანსპორტირების სიადვილე საშუალებას იძლევა ძვირფასი მწარმოებლების სპერმა გამოვიყენოთ ფრიად დაშორებულ რაიონებშიც. ამ საქმეში წარმატება დამოკიდებულია სტერილური სპერმის მიღებაზე და მისი შენახვის ისეთ წესზე, რომელიც სპერმატოზოიდების ცხოველყოფილობას არ აქვეითებენ.

ხელოვნური დათესვის ფართო გამოყენება მეცხოველეობაში პირველად მ. ფ. ივანოვიმა შემოიღო.

პართენოგენეზი. ზოგ ორგანიზმს ახასიათებს სასქესო გამრავლების თავისებური ფორმა, რომელსაც ქალწულებრივი გამრავლება ანუ პართენოგენეზი ეწოდება. აქ კვერცხუჯრედი ვითარდება განაყოფიერების გარეშე. პართენოგენეზი პირველად აღწერილი იქნა მლილებში 1762 წ. და მხოლოდ მე-19 საუკუნეში იქნა დადგენილი მცენარეებისა და ცხოველების ბევრ სხვა სახეობაში. ცხოველთა შორის გამრავლების ეს წესი განსაკუთრებით ფართოდ არის გავრცელებული მწერებში, როტატორებში, ზოგიერთ კიბონაირში.

უმეტეს შემთხვევაში პართენოგენეზი და ჩვეულებრივი გამრავლება განაყოფიერებით ერთმანეთს ენაცვლება, რის გამოც მას პერიოდული პართენოგენეზი ეწოდება. ასე, მაგალითად, მლილებში ზაფხულის განმავლობაში მამრები არ ვითარდებიან, მდედრები კი დებენ კვერცხებს, რომლიდანაც განაყოფიერების გარეშე ვითარდება სრულიად ნორმალური მდედრობითი ინდივიდი. მამრები ვითარდება მხოლოდ შემოდგომით და ამ დროს პართენოგენეზური განვითარება ორსქესიანი გამრავლებით იცვლება.

ფუტკრებში პართენოგენეზურად მხოლოდ ინდივიდთა ნაწილი ვი-

თარღება. დედა ფუტკარი დებს გაუნაყოფიერებელ და განაყოფიერებულ კვერცხებს. პირველიდან ვითარდება მამრები, მეორიდან — მდედრობითი ინდივიდები: დედა და მუშა ფუტკრები. ეს უკანასკნელი დედა ფუტკრისაგან იმით განსხვავდება, რომ აქვთ განუვითარებელი სასქესო სისტემა. ასეთ ნაწილობრივ პართენოგენეზს ფ ა კ უ ლ ტ ა - ტ უ რ ი ეწოდება.

ბევრ უხერხემლო ცხოველში — მლილებში, პეპლებში, კიბოსნაირებში — პართენოგენეზური განვითარების შემდეგ მიიღება ინდივიდები, რომელთა უჯრედები ქრომოსომების დიპლოიდურ რიცხვს შეიცავენ. ეს იმით აიხსნება, რომ პირველი მიმმართველი სხეულაკის ბირთვი, რომელიც მომწიფების პირველი გაყოფის დროს გამოიყოფა, რამოდენიმე ხნის მერე ბრუნდება ისევ ოვოციტში და უერთდება მის ბირთვს, რაც შეეხება ფუტკრებს, პართენოგენეზურად განვითარებული მამრის უჯრედები შეიცავენ ბირთვებს ქრომოსომთა ჰაპლოიდური რიცხვით.

ხერხემლიანებში პართენოგენეზი იშვიათად გვხვდება. არის ცნობები იმის შესახებ, რომ ბუნებრივ პირობებში პართენოგენეზური განვითარება ახასიათებს ზუთხისებრ თევზებსა და ინდაურებს. ინდაურის კვერცხების დიდი პროცენტი იწყებს პართენოგენეზურ განვითარებას, მაგრამ ცოტა აღწევს გამოჩეკამდე. საინტერესოა ის, რომ პართენოგენეზურად განვითარებული ინდივიდები მხოლოდ მამრობითი სქესისანი არიან.

პართენოგენეზის აღმოჩენის შემდეგ სცადეს ხელოვნური სტიმულაციით გამოეწვიათ იმ ცხოველების კვერცხების განვითარება, რომელნიც ნორმალურად ვითარდებიან განაყოფიერების შემდეგ. ეს ცდები, რომელიც ჩაატარეს ჯერ კიდევ XVIII საუკუნეში, უშედეგო აღმოჩნდა. ხ ე ლ ო ვ ნ უ რ ი პ ა რ თ ე ნ ო გ ე ნ ე ზ ი პირველად მიიღო რუსმა მეცნიერმა ა. ა. ტ ი ხ ო მ ი რ ო ვ მ ა 1887 წელს. მან აბრეშუმის ჭიის გაუნაყოფიერებელი კვერცხების განვითარება გამოიწვია ჯავრისის ხახუნით ან სუსტი გოგირდმჟავას ზემოქმედებით. მაგრამ შემდეგი გამოკვლევებით გამოიჩვენა, რომ აბრეშუმის ჭიას ზოგჯერ ბუნებრივ პირობებშიც ახასიათებს გაუნაყოფიერებელი კვერცხების არასრული განვითარება. შესაძლებელია ა. ა. ტიხომიროვის ცდებში ისეთი კვერცხები იყოს აღებული, რომელნიც ჩვეულებრივ პირობებშიც გაუნაყოფიერებლად განვითარდებოდნენ.

ტიხომიროვის ცდების შემდეგ მალე ხელოვნური პართენოგენეზი გამოაწვიეს ისეთ ცხოველებში, რომელთაც ჩვეულებრივ ქალწულებრივი განვითარება არ ახასიათებს (ზღვის ზღარბი, წყალხმელეთა ცხოველები და სხვ.). პირველად ჩატარებულ ცდებში, კვერცხის განვითარების ხელოვნური აქტივაციის დროს იღებდნენ დაყოფის მხოლოდ საწყის სტადიებს, რის შემდეგაც ჩანასახი ილუპებოდა. მხოლოდ ხე-

ლოვნური პართენოგენეზის მეთოდების გულმოდგინედ დამუშავების შემდეგ მიიღეს დადებითი შედეგები. კვერცხზე ზემოქმედების სხვადასხვა საშუალებათა კომბინირებით — ფიზიკურით (სითბური, ელექტრული), თუ ქიმიურით (ორგანული მკავები, ცხიმის გამხსნელები, სისხლის შრატის და მრავალი სხვა), და აგრეთვე განსაზღვრული დროის მონაკვეთში მათი ზემოქმედებით შესაძლებელი გახდა ბევრ ცხოველში სრული და ნორმალური პართენოგენეზური განვითარების მიღება.

აბრეშუმის ჭიის მიმართ ხელოვნური პართენოგენეზის მეთოდის განოყენებაში დიდ წარმატებას მიაღწია საბჭოთა მეცნიერმა ბ. ლ. ასტაუროვმა.

განაყოფიერებელ კვერცხებზე მასტიმულირებელი აგენტების მოქმედება მათში ისეთსავე შედეგებს იწვევს, როგორც განაყოფიერებულებში: ცვლილება კორტიკალურ შრეში და განაყოფიერების გარისის წარმოქმნა.

ხელოვნური განაყოფიერების სფეროში მუშაობამ მნიშვნელოვან დაზუსტება განაყოფიერების პროცესის რიგი საკითხები. ის დებულება, რომ მდებარეობითი და მამრობითი უჯრედების ბირთვების შერწყმა ბიპოლი განვითარებისათვის — მცდარი აღმოჩნდა. სტიმულს განვითარების დაწყებისათვის წარმოადგენს კვერცხის ფიზიოლოგიური ცვლილებანი, როგორც საპასუხო რეაქცია გამოწვეული სპერმატოზოიდთან კონტაქტით. მამრობითი ბირთვი, რომელსაც დიდი მნიშვნელობა აქვს მემკვიდრეობით მოვლენებში, კვერცხის განვითარების დაწყებისთვის აუცილებელი არ არის.

§ 10. დაყოფა

დაყოფის ტიპები. ზიგოტის მრავალჯერად გაყოფას, რომელიც იწყება განაყოფიერების შემდეგ, დაყოფა ეწოდება. მას მოსდევს მრავალუჯრედოვანი ჩანასახის განვითარება.

განაყოფიერებისთანავე ზიგოტა იყოფა ორ უჯრედად, ესენი თავის მხრივ კვლავ იყოფიან; აღმოცენებული ოთხი უჯრედი იყოფა რვად და ა. შ. დაყოფა იმდენად სწრაფად ხდება, რომ უჯრედები ვერ ასწრებენ ზრდას და სულ უფრო და უფრო წვრილდებიან. ვინაიდან დაყოფის დროს უჯრედთა რიცხობრივ ზრდას თან სდევს მათი ზომის შემცირება, ჩანასახის საერთო მოცულობა თითქმის არ იცვლება.

დაყოფის შემდეგ წარმოქმნილ უჯრედებს ბლასტომერები ეწოდება. ხოლო გადაზონერას, რომელიც მათ ერთმანეთისაგან თიშავს — დაყოფის ღარები. დაყოფის ღარების მიმართულება შეიძლება სხვადასხვა იყოს და ამის შესაბამისად აქვთ სახელწოდებაც.

მერიდიანული ღარები, როდესაც ისინი ანიმალური პოლუსიდან ვეგეტატორისკენ მიიმართებიან; ეკვატორული თუ ზიგოტას განივი მიმართულებით კვეთენ; განედური, თუ ეკვატორის პარალელური არიან, და ტანგენციური, როდესაც ზიგოტას ზედაპირის პარალელურად მიიმართებიან.

დაყოფის ღარების მიმართულება განისაზღვრება დაყოფის თითისტარას მდებარეობით. თითისტარა ჩვეულებრივ მდებარეობს უჯრედის იმ ნაწილში, რომელიც თითქმის არ შეიცავს ჩანართებს და, ამავდროულად თავისუფალ პლანზმას შეტი განფენილობა აქვს. ეს მოვლენა საყოველთაო არ არის, მაგრამ ვინაიდან საკმაოდ ხშირია, იგი დაყოფის წესად მიიჩნევა. პირველი წესი ასახავს ბლასტომერში თითისტარის ადგილმდებარეობას, მეორე — მის მიმართულებას. ამ ორ წესს უნდა დავამატოთ მესამეც: დაყოფის ღარების გავლის სისწრაფე ყოველთვის უჯრედში ყვითრის რაოდენობის უკუპროპორციულია.

სხვადასხვა მრავალუჯრედიანში დაყოფა სხვადასხვანაირად მიმდინარეობს. ეს დამოკიდებულია კვერცხუჯრედის აგებულების თავისებურებაზე; პირველყოფლისა — მასში ყვითრის რაოდენობასა და მის განაწილებაზე. თუ კვერცხუჯრედში ყვითრი არ არის, ცოტა ან საშუალო რაოდენობით არის, დაყოფას განიცდის მთელი განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი. რაც უფრო მეტია მასში ყვითრი, მით მეტად ფერხდება დაყოფის ღარების გავლება. ყვითრის მნიშვნელოვანი რაოდენობის დროს, ზიგოტის მხოლოდ ის ნაწილი იყოფა, რომელიც ყვითრისაგან თავისუფალია. იმისდა მიხედვით, დაყოფას მთელი ზიგოტა განიცდის თუ მხოლოდ მისი ნაწილი, ანსხვაგვებენ სრულ და არასრულ დაყოფას. ამის შესაბამისად არჩევენ: პოლობლასტურ კვერცხებს სრული დაყოფით და მერობლასტურს — ნაწილობრივი დაყოფით.

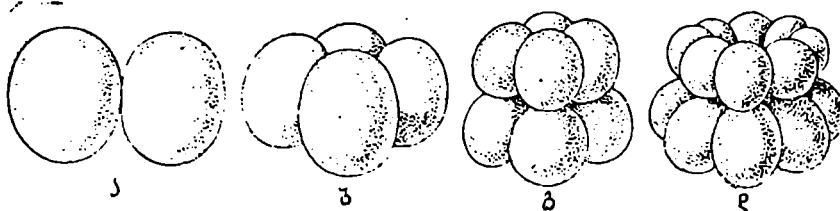
სრული დაყოფა შეიძლება იყოს თანაბარი და არათანაბარი. ესეც განპირობებულია კვერცხუჯრედში ყვითრის რაოდენობით და მისი განაწილებით. თუ ყვითრი ცოტაა და იგი მთელ კვერცხუჯრედშია განაწილებული, დაყოფის ღარები მთელი უჯრედის გასწვრივ ერთნაირი სისწრაფით გაივლიან და ყოფენ მას ერთნაირი ზომის ბლასტომერებად. თუ ყვითრი კვერცხუჯრედში არათანაბრად არის განაწილებული, მაშინ ის ნაწილი, სადაც იგი მეტია, უფრო ნელა იყოფა, ვიდრე ყვითრით ღარიბი ნაწილი. ამის შედეგად მიიღება არათანაბარი ზომის ბლასტომერები: მცირენი — ანიმალურ ნახევარსფეროში და მსხვილი — ვეგეტატურში. პირველ მათგანს მიკრომერებს უწოდებენ, მეორეს კი — მაკრომერებს. ასეთ შემთხვევაში დაყოფა თუმცა სრულია, მაგრამ უკვე არათანაბარი.

დაყოფის პირველი ღარი ანიმალურ ნახევარსფეროში ჩნდება და

კვერცხის ღერძის გადაკვეთით მიიმართება ვეგეტატიურისაკენ. წარმოიქმნება ორი, თითქმის თანაბარი ზომის ბლასტომერი. მეორე ღერძი მერიდიანულია. მაგრამ პირველის მიმართ პერპენდიკულარული. ავი ორ პირველ ბლასტომერს ოთხად ყოფს.

სრული თანაბარი დაყოფა ახასიათებს ლანცეტას. მისი კვერცხი ჰომოლეციტალურ ტიპს მიეკუთვნება: იგი შეიცავს მთელ უჯრედში თანაბრად განაწილებულ მცირე რაოდენობით ყვითრს.

უმრავლესი ცხოველის კვერცხუჯრედის მსგავსად ლანცეტას კვერცხუჯრედი პოლუსების მიმართულებით ოდნავ შებრტყელებულია. ასეთი ფორმის გამო მას მეტი განფენილობა აქვს ჰორიზონტალურ



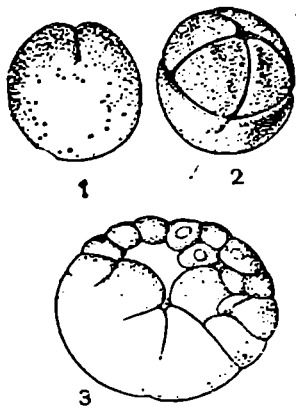
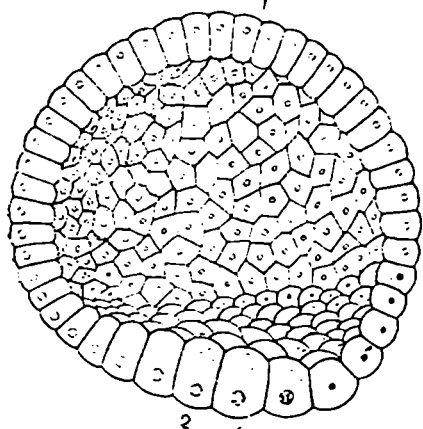
სურ. 26. ლანცეტას კვერცხის დაყოფა:

ა — ორი ბლასტომერის სტადია; ბ — ოთხი ბლასტომერის სტადია; გ — რვა ბლასტომერის სტადია; დ — თექვსმეტი ბლასტომერის სტადია.

ლურ სიბრტყეში და დაყოფის წესის თანახმად, პირველი თითისტარა ჰორიზონტალურად თავსდება, ხოლო დაყოფის ღარი ვერტიკალურად გაივლის (სურ. 26, ა). ყოველ წარმოქმნილ ბლასტომერში ციტოპლაზმის მეტი განფენილობა ჰორიზონტალურ სიბრტყეში რჩება, ამიტომ დაყოფის მეორე ღარი ისევ მერიდიანულად გაივლის (სურ. 26, ბ). მეორე დაყოფის შემდეგ ბლასტომერებში ციტოპლაზმის მეტი განფენილობის მიმართულება იცვლება, ამის შესაბამისად დაყოფის თითისტარა ვერტიკალურად თავსდება და მესამე ღარი ეკვატორულ სიბრტყეში გაივლის. ახლა უკვე ოთხი ზედა (ანიმალური) ბლასტომერი გამოეყოფა ოთხ ქვედა (ვეგეტატიურ) ბლასტომერს (სურ. 26, გ). მეოთხე დაყოფა ისევ მერიდიანულია, ამის შემდეგ განივი (ეკვატორული და განედური) და ვარსკვლავი (მერიდიანული) დაყოფა ერთიმეორეს კანონზომიერად სცვლის. ბლასტომერის რაოდენობა ორმაგდება შემდეგი თანაფარდობით: პირველი ორი ბლასტომერი იყოფა 4-ად, შემდეგ მიიღება 8, 16, 32, 64, 128 დი ა. შ. ბლასტომერი. ორივე ნახევარსფეროს ბლასტომერები ინარჩუნებენ თითქმის თანაბარ ზომას (სურ. 26, დ).

დაყოფის შედეგად ვითარდება მრავალუჯრედიანი, ღრუს შემცველი, სფეროს ფორმის ჩანასახი, რომელსაც ბლასტულა ეწოდება (სურ. 27). მასში არჩევენ დიდი რაოდენობა წვრილი უჯრედებით

წარმოდგენილ კედელს — ბლასტოდერმას და ღრუს — ბლასტოცელს (სხეულის პირველადი ღრუ). ბლასტულის ანიმალურ ნაწილს ბლასტულის სახურავს უწოდებენ, ვეგეტატიურს კი — ბლასტულის ფსკერს. სრული და თანაბარი დაყოფა ლანცეტაში ყოველთვის მთავრდება ბლასტულის წარმოქმნით, რომლის კედელი წარმოდგენილია უჯრედების ერთი შრით, ხოლო ღრუ ცენტრშია მოთავსებული. ასეთ ბლასტულას ცელობლასტულა ეწოდება სრული არათანაბარი დაყოფა ახასიათებს წყალხმელეთა ცხოველებს, რომელთა კვერცხები მიეკუთვნება ტელოლეციტარულ ტიპს, ყვითრის საშუალო რაოდენობით (სურ. 28). ყვითრითელ კვერცხშია განაწილებული, მაგრამ მისი უმეტესი ნაწილი ყოველთვის ვეგე-



სურ. 27. ლანცეტას გვიანი ბლასტულის განიკვეთი:
1 — ანიმალური პოლუსი; 2 — ვეგეტატიური პოლუსი.

სურ. 28. ბაყაყის კვერცხის დაყოფა:
1 — დაყოფის პირველი ღარის გაჩენა;
2 — ანიმალური ნახევრის დაყოფა ოთხ ბლასტომერად; 3 — ბლასტულის განიკვეთი.

ტატიურ ნახევარშია თავმოყრილი და ყვითრის მარცვლებიც უფრო მსხვილია. პოლარული დიფერენცირება მკვეთრადაა გამოხატული. პირველი ორი დაყოფის ღარი გაივლის მერიდიანულად. ისინი სწრაფად ყოფენ ანიმალურ ნაწილს, ვეგეტატიურს კი — უფრო ნელა. მესამე ღარი გაივლის ეკვატორული სიბრტყის პარალელურად და ბლასტომერებს ყოფს განივად. იგი თავსდება ანიმალური პოლუსის ახლოს. ეს იმიტომ ხდება, რომ დაყოფის თითისტარა გადაინაცვლებს ვეგეტატიური ნახევარსფეროდან, სადაც თავმოყრილია ყვითრის ქირითადი ნაწილი, ანიმალურისაკენ. ზედა ბლასტომერები უფრო მცირე ზომისანი არიან

ვიდრე ქვედა. შემდგომი დაყოფის დროს ანიმალური ბლასტომერები ვეგეტატიურთან შედარებით ბევრად სწრაფად იყოფიან, ამიტომ მათ ზომში განსხვავება სულ უფრო მკვეთრი ხდება.

არასრული დაყოფა ხასიათდება კვერცხის მხოლოდ იმ ნაწილის დაყოფით, რომელიც ყვითრს არ შეიცავს, ხოლო ყვითრის შემცველი ნაწილი არ იყოფა. ამ ტიპით ვითარდებიან ტელოლეციტარული (ძვლოვანი თევზების, ფრინველების, ქვეწარმავლების) და ცენტროლეციტარული (მწერების) კვერცხები. ამ კვერცხების აგებულების თავისებურებათა შესაბამისად არჩევენ დისკოიდურ და ზედაპირულ დაყოფას.

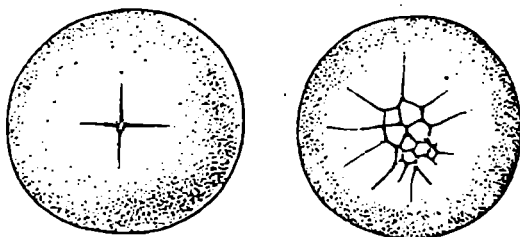
დისკოიდური დაყოფა ახასიათებს ძვლოვან თევზებს, ფრინველებს, ქვეწარმავლებს. ამ ცხოველების კვერცხები მდიდარია ყვითრით, რომლის დიდი რაოდენობა განაპირობებს კვერცხის დიდ ზომას. უყვითრო ციტოპლაზმა, პატარა ნაწილის სახით, მდებარეობს კვერცხის ზემო ნაწილში და ეწოდება ჩანასახოვანი დისკო. ვინაიდან დაყოფას მხოლოდ ეს ჩანასახოვანი დისკო განიცდის, მას უწოდებს დისკოიდური დაყოფა (სურ. 29).

ჩანასახოვანი დისკოს სისქე მეტად უმნიშვნელოა, იგი ყვითრზეა გართხმული და მისი განლაგება კვერცხის ზედაპირის პარალელურ სიბრტყეს ემთხვევა. ამიტომ პირველი სამი ან ოთხი დაყოფისას თითისტარები ჰორიზონტალურად ლაგდება, ხოლო დაყოფის ღარები — ვერტიკალურად. ამის შედეგად ჩნდება უჯრედების ერთი შრე (სურ. 30). რამდენიმე დაყოფის შემდეგ უჯრედების სიმალლე მატულობს, რის გამოც დაყოფის თითისტარები მათში ვერტიკალურად ლაგდება, ხოლო დაყოფის ღარები — კვერცხის ზედაპირის პარალელურად. ამასთან დაკავშირებით ჩანასახოვან დისკოში ჩნდება ზედაპირული უჯრედები და ყვითრზე მდებარე უჯრედები. მომდევნო დაყოფები მიმდინარეობს სხვადასხვა მიმართულებით და ჩანასახოვანი დისკო უჯრედების რამდენიმე რიგისაგან შემდგარ ფირფიტად გადაიქცევა. დისკოსა და ყვითრს შორის ჩნდება პატარა ნაპრალის მაგვარი ღრუ, რომელსაც ბლასტოცელს უთანაბრებენ.

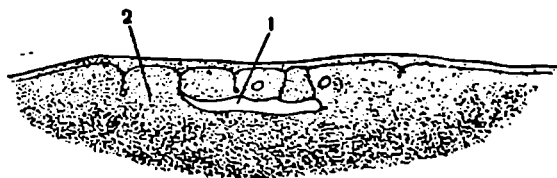
ზედაპირული დაყოფა ახასიათებს ცენტროლეციტალურ კვერცხებს, რომლის შუაში დიდი რაოდენობით ყვითრია. ასეთ კვერცხებში ციტოპლაზმა განლაგებულია უჯრედის პერიფერიაზე და ცენტრში ბირთვის ახლოს. ყვითრის მასაში გადის წვრილი ციტოპლაზმური ხარისხები, რომლებიც აკავშირებს პერიფერიულ და ბირთვთან მდებარე ციტოპლაზმას.

დაყოფა იწყება ბირთვის დაყოფით და ციტოპლაზმის გამოცალკევებით ახლად წარმოქმნილი ბირთვების ირგვლივ. ბირთვების რიცხვი იზრდება. ციტოპლაზმით გარშემორტყმულნი ისინი თანდათან გადა-

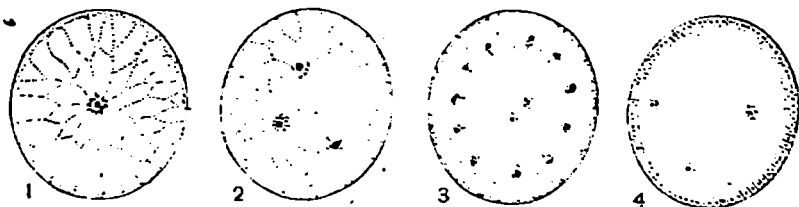
ინაცვლებენ კვერცხუჯრედის პერიფერიისაკენ. როგორც კი ბირთვები მოხვდება მის ზედაპირულ შრეში, კვერცხუჯრედი ბირთვების რიცხვის შესაბამისად დაიყოფა ბლასტომერებად (სურ. 31). ამგვარად, დაყოფის შედეგად, ციტოპლაზმის მთელი ცენტრალური ნაწილი განაინაცვლებს ზედაპირისაკენ და შეერწყმება პერიფერიულ ციტოპლაზმას. წარმოიქმნება ერთიანი ბლასტოდერმა, რომლისგანაც ვითარდება ჩანასახი. ზედაპირული დაყოფა, როგორც წესი აქსიალებს მხოლოდ ფეხსახსრიანი ცხოველების კვერცხებს.



სურ. 29. ქათმის კვერცხის დისკოს დაყოფა (ხელი ზემოდან).



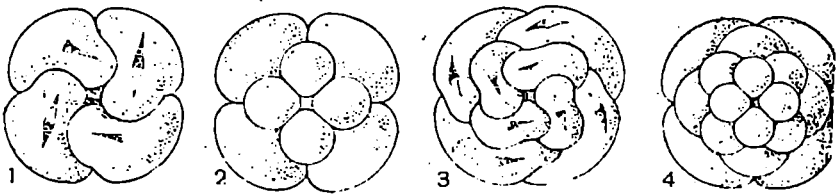
სურ. 30. დაყოფის პროცესში მყოფი ქათმის კვერცხის მიდამო:
1 — დაყოფის ღრე; 2 — დისკოს პერიფერიული ნაწილი.



სურ. 31. კვერცხის ზედაპირული დაყოფა:
1 — კვერცხი დაყოფამდე; 2 და 3 — ბირთვის დაყოფა; 3 — ბლასტოდერმის წარმოქმნა (პერიბლასტულა).

დაყოფის ფორმების განხილვა გვიჩვენებს, თუ რამდენად რთულდება ეს პროცესი კვერცხუჯრედში ყვითრის რაოდენობის ზრდასთან დაკავშირებით და ზოგორ თანდათანობით იცვლება უმდაბლეს ქორდიანთა სრული და თანაბარი დაყოფა ნაწილობრივი დაყოფით ქვეწარმავლებსა და ფრინველებში.

დაყოფის ხასიათზე დიდ გავლენას ახდენს არა მარტო ყვიდრის შემცველობა და განაწილება კვერცხუჯრედში, არამედ ისეთი ფაქტორებიც, როგორცაა ციტოპლაზმის თვისებები, რაც განსაზღვრავს ბლასტომერების განლაგებას ურთიერთის მიმართ, ამ ნიშნის მიხედვით არჩევენ აგრეთვე დაყოფის რამდენიმე ტიპს: რადიალურს, სპირალურს და ორმხრივ სიმეტრიულს (ბილატერალურს).



სურ. 32. სპირალური დაყოფის პირველი სტადიები (სქემა):

1—4 ბლასტომერიდან 8 ბლასტომერზე გადასვლა (უჯრედებში მოჩანს გაყოფის თითისტარები); 2—8 ბლასტომერის სტადია; 3—8 ბლასტომერიდან 16 ბლასტომერზე გადასვლა; 4—16 ბლასტომერის სტადია.

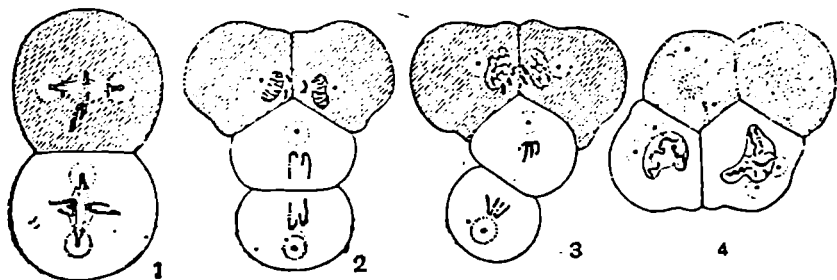
რადიალური დაყოფა ხასიათდება მით, რომ ყოველი ზედა ბლასტომერი თავსდება ზუსტად ქვედა ბლასტომერის ზემოთ, ამის შედეგად მიიღება სფეროს რადიუსების შესაბამისი რიგები (სურ. 26). ბლასტომერების ამგვარი განლაგება გამოწვეულია იმით, რომ დაყოფის თითისტარები მონაცვლეობით იკავებენ ხან ვერტიკალურ მიმართულებას, ხან ჰორიზონტალურს. ამის შესაბამისად ბლასტომერები გამოიყოფა ხან ზევით და ქვევით, ხან მარჯვნივ და მარცხნივ. რადიალური დაყოფა დამახასიათებელია ნაწლავდრუიანების, ეკალკანიანებისა და აგრეთვე ბევრ ქორდიანებისათვის.

სპირალური დაყოფა ახასიათებს ჭიების და მოლუსკების უმრავლესობას. მათი კვერცხების ანიმალური ნაწილის ბლასტომერების ციტოპლაზმა ყოველი დაყოფის წინ გადაინაცვლებს განზე, რის გამოც დაყოფის თითისტარას მიმართულება ვერტიკალურის ნაცვლადა გადაიხრება დაახლოებით 45° კუთხით. ამის შედეგად, ზედა ბლასტომერები ქვედა ბლასტომერების თავზე კი არ განლაგდება, როგორც რადიალური დაყოფის დროს ხდება, არამედ განლაგდება მათ შორის (სურ. 32). ამავე დროს ყველა ანიმალური ბლასტომერის ციტოპლაზმა ერთი გაყოფის დროს გადაინაცვლებს მარჯვნივ, მომდევნო გაყოფისას

კი—მარცხნივ. თუ დაყოფის თითისტარების მიმართულების ხაზს გაგრძელებულად წარმოვიდგენთ, მაშინ იგი სპირალური აღმოჩნდება.

ბილატერალური დაყოფა ხასიათდება იმით, რომ ზიგოტის დაყოფისას მასზე შეიძლება მხოლოდ ერთი სიბრტყის გავლება. რომლის ორივე მხარეზე ლაგდება ერთმანეთის შესაბამისი ბლასტომერები. ამ ტიპის დაყოფა ახასიათებს მრგვალი ჭიებისა და ასციდების კვერცხებს (სურ. 33).

ბლასტულა და მორულა. როგორც ზემოთ იყო ნათქვამი, დაყოფის პროცესი მთავრდება ბლასტულის ჩამოყალიბებით. ზოგიერთ ცხოველში დაყოფის შედეგად წარმოიქმნება მორულა, რომელიც ბლასტულისაგან განსხვავებით წარმოადგენს მთლიან სფეროს, რომელსაც შიგნით ღრუ არ გააჩნია.



სურ. 33. ასკარიდას კვერცხის დაყოფა:

1—2 ბლასტომერის სტადია; 2, 3, და 4—4 ბლასტომერის სტადია (ბლასტომერების თანმიმდევრული გადანაცვლება).

ბლასტულის ამა თუ იმ ფორმის წარმოქმნა დამოკიდებულია ციტოპლაზმის თვისებებზე. თუ იგი საკმარის ბლანტია, მაშინ ბლასტომერები ინარჩუნებენ მრგვალ ფორმას და მხოლოდ ერთმანეთის შეხებას ადგილას ოდნავ ბრტყელდებიან. ამის შედეგად, უკვე 4 და 8 ბლასტომერის სტადიაზე მათ შორის ჩნდება ნაპრალი, რომელიც დაყოფის პროცესში იზრდება, ივსება სითხით და ბლასტოცელად იქცევა. ციტოპლაზმის მცირე სიბლანტის შემთხვევაში ბლასტომერები არ მრგვალდებიან და ისე მჭიდროდ ლაგდებიან ერთმანეთთან, რომ მათ შორის ნაპრალი არ რჩება და ღრუც არ წარმოიქმნება.

მრავალ სახელმძღვანელოში მორულას ისეთ სტადიას უწოდებენ, რომელიც აუცილებლად წინ უსწრებს ბლასტულას. პ. პ. ივანოვის შეხედულებით კი მორულა და ბლასტულა სტადიებია, რომლებიც სხვადასხვა ცხოველებში წარმოიქმნება ბლასტომერების ციტოპლაზმის თვისობრივი განსხვავების გამო.

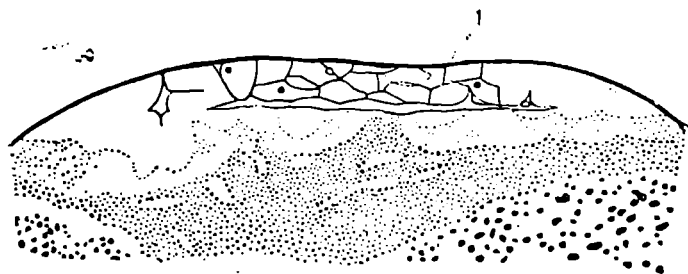
ბლასტულები თავისი აგებულებით მეტად განსხვავებულნი არიან,

რაც დამოკიდებულია დაყოფის ტიპზე, რომლის შედეგადაც ისინი წარმოიქმნება. განასხვავებენ ცელობლასტულას, ამფიბლასტულას, სტერობლასტულას, დისკობლასტულას და პერიბლასტულას.

ცელობლასტულა — ბლასტულაა დიდი ბლასტოცელით და თანაბარი სისქის, ერთშრიანი კედლით (სურ. 27). იგი წარმოიქმნება სრული, თანაბარი დაყოფის დროს (მაგალითად, ლანცეტაში).

ამფიბლასტულა ცელობლასტულისაგან იმით განსხვავდება, რომ მისი კედელი უჯრედების რამოდენიმე შრისაგან შედგება და ანიმალურ ნაწილში უფრო თხელია, ვიდრე ვეგეტატიურში, მისი ბლასტოცელი გადანაცვლებულია ანიმალური პოლუსისაკენ (სურ. 28). ამფიბლასტულა წარმოიქმნება სრული, მაგრამ არათანაბარი დაყოფის შედეგად (მაგალითად, ამფიბიებში).

სტერობლასტულა შედგება დიდი ზომის ბლასტომერებისაგან, რომლებიც მის კედელში ერთ რიგად არიან განლაგებული. ბლასტულის ღრუში ბლასტომერების ღრმად შეჭრის გამო, ღრუ მნიშვნელოვნად მცირდება და ზოგჯერ სრულიად ქრება. სტერობლასტულა ახასიათებს ზოგიერთ ფეხსახსრიანებს.



სურ. 34. ბატის კვერცხის დაყოფა (ჭრილში):
1. — დაყოფის ღრუ.

დისკობლასტულა წარმოიქმნება დისკოიდური დაყოფისას. დაყოფის ღრუ ვიწრო ნაპრალის სახით იმყოფება ჩანასახოვან დისკოსა და ყვითრს შორის (სურ. 34). დისკობლასტულა აქვთ ძვლოვან თევზებს, ქვეწარმავლებსა და ფრინველებს.

პერიბლასტულას ფაქტიურად ღრუ არ გააჩნია, რადგან იგი მთლიანად ყვითრით არის ამოვსებული. მისი ბლასტოდერმა შედგება უჯრედების ერთი შრისაგან, რომელიც გარს ერტყმის ყვითრს (სურ. 31, 4). პერიბლასტულა გვხვდება ზოგიერთ მწერებში.

გარემოს გავლენა დაყოფაზე. თითოეული ორგანიზმის განვითარება მჭიდროდ არის დაკავშირებული გარემო პირობებთან, რომელშიც იგი ყალიბდებოდა ხანგრძლივი ფილოგენეზის პროცესში. ორგანიზმი გარემოს უმნიშვნელო ცვლილებებს ეგუება, მაგრამ ხდება

ტიური განვითარებისაგან გადახრა, ხოლო გარემოს მკვეთრი ცვლა ლებები კი მის დაღუპვას იწვევს.

განვითარების ძირითად პირობებს განეკუთვნება: 1. იმ სითხის თვისებები, რომელშიც ის ვითარდება (ქიმიური შედგენილობა, ოსმოსური წნევა), 2. გარემოს ტემპერატურა და 3. გარემოში ქანგბადის შემცველობა.

გარემო პირობების ნორმიდან მცირე გადახრა გავლენას ახდენს დაყოფის ტემპსა და ხასიათზე, უფრო მკვეთრი გადახრისას დაყოფა ირღვევა ან სრულიად წყდება.

მარილების ხსნართა მოქმედება განვითარების ადრეულ სტადიებში ჩვეულებრივ იწვევს დაყოფის ფორმის შეცვლას. მაგალითად, ჰიპერტონულ ხსნარში ციტოპლაზმა კარგავს წყალს, რაც მის სიბლანტეს ზრდის. ამ შემთხვევაში დაყოფის ღარებს იმდენად დიდი წინააღმდეგობა ხვდება, რომ ბლასტომერების დაყოფა ფერხდება. კვერცხის სრული დაყოფა ამგვარ არეში, თავისი ფორმით, არასრულს უახლოვდება. დიდი მნიშვნელობა აქვს წყალში გახსნილ მარილთა შედგენილობას: კალციუმის იონების უკმარისობის შემთხვევაში ბლასტომერები სცილდება ერთმანეთს.

ტემპერატურის აწვევისას აღინიშნება დაყოფის აჩქარება, მისი დაწყება კი იწვევს დაყოფისა და მთელი განვითარების შენელებას. მაგრამ მინც არსებობს გარკვეული საზღვრები, რომლის ფარგლებშიც დაყოფა ხორციელდება: ცივისსხლიანი ცხოველებისათვის საზღვრები გაცილებით ფართოა, ვიდრე თბილისსხლიანებისათვის. ტემპერატურის გავლენა მქლავნდება ადგილობრივ ზემოქმედებაშიც: ჩანასახის ის ნაწილები, რომლებიც უფრო მაღალი ტემპერატურის პირობებში ხვდებიან, უფრო სწრაფად ვითარდება.

დაყოფის სტადიაში მყოფი კვერცხები ერთობ მგრძნობიარენი არიან გარემოს ქანგბადის მიმართ. უქანგბადოდ დაყოფა არ ხდება. მართალია, ამფიბიებისა და კალმახის კვერცხებს ანაერობულ პირობებშიც შეუძლიათ დაყოფა, მაგრამ ისინი მხოლოდ ბლასტულის სტადიამდე აღწევენ. ასეთ გარემოში შემდგომი განვითარება შეუძლებელი ხდება. ამ დროს ჩვეულებრივ აღინიშნება სიმახინჯეები, რომელიც საბოლოოდ ჩანასახის დაღუპვას იწვევს, ნორმალური განვითარების ასეთი დარღვევა ხშირია წყალხმელეთა ცხოველების კვერცხების ზელოვნურ პირობებში დაყოფის დროს (მაგალითად, აკვარიუმში კვერცხების დიდი რაოდენობის თავმოყრის შემთხვევაში), სუნთქვისათვის ქანგბადის უკმარისობის დროს (მაგალითად, როდესაც წყალსატენი იყინება თევზების მთელი ქვირითი იღუპება.).

გადახრები, რომელიც შეინიშნება ჩანასახის უჩვეულო პირობებში, განვითარების დროს დამოკიდებულია ამ პირობების ხასიათზე,

თვით ჩანასახის სახეობრივ განვითარებასა და ბოლოს იმ სტადიაზე, რომელშიც ხდება ზემოქმედება.

დაყოფის დროს ჩანასახი ნაკლებ მგრძნობიარეა გარემოს ცვლილებების მიმართ. იმავე ფაქტორების ზემოქმედება ბევრად უფრო მკვეთრ დარღვევებს იწვევს განვითარების გვიან სტადიაში, როდესაც მასალის მორფოლოგიური დიფერენცირება იწყება. განვითარების უფრო გვიან სტადიაში მგრძნობელობის მატება ქანგბადის შემცველობისა და შხამიანი აირების მიმართ, როგორც ჩანს, გამოწვეულია განვითარების პროცესთან დაკავშირებული სუნთქვის თანდათანობითი გაძლიერებით.

დაყოფის უმნიშვნელო აჩქარება ან შენელება არ იწვევს ჩანასახის განვითარებაში რაიმე დარღვევას, ამიტომ ფაქტორები, რომლებიც იწვევს ამ პროცესის ტემპის შეცვლას, შეიძლება გამოყენებულ იქნას ადამიანის სასარგებლოდ.

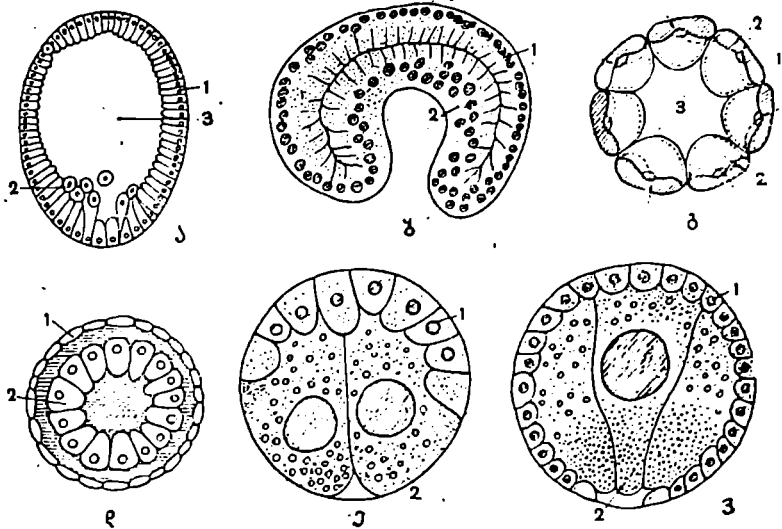
§ 11. გასტრულაცია

გასტრულაციის სახეები. დაყოფის შემდეგ, რომელიც მორულის ან ბლასტულის წარმოქმნით მთავრდება, უჯრედული მასალის გადაადგილების გამო ერთშირიანი ჩანასახი იქცევა ორშირიანად — გასტრულად. მისი ჩამოყალიბების პროცესს გასტრულაცია ეწოდება; ხოლო ამ დროს წარმოქმნილ შრეებს — ჩანასახოვანი ფურცლები. გარეთა ფურცელს ექტოდერმა ეწოდება (*ectos* — გარეთ, *derma* — კანი), შიდას კი — ენტოდერმა (*entos* — შიგნით). ხერხემლიან ცხოველებში, გასტრულაციის პროცესში წარმოიქმნება. მესამე, შუა ჩანასახოვანი ფურცელიც — მეზოდერმა (*mesos* — შუა).

გასტრულაციის დროს გრძელდება ის ცვლილებები, რომელიც ბლასტულისა ან მორულის სტადიაში დაიწყო, ამიტომ ბლასტულის სხვადასხვა ტიპს შეესაბამება გასტრულაციის სხვადასხვა ტიპი. მაგრამ ბლასტულების სხვადასხვაობის მიუხედავად. გასტრულაში გადასვლა ოთხი ძირითადი წესით ხორციელდება: ჩაზნექვით (ინვაგინაციით), იმიგრაციით, განშრევებით (დელამინაციით) და გარშემოზრდით (ეპიბოლით).

ჩაზნექვას (ინვაგინაციას) ცელობლასტულეში ვხვდებით. ეს გასტრულაციის ყველაზე მარტივი წესია და ბლასტულის ვეგეტატიური ნაწილის ბლასტოცელში ჩაზნექვით გამოიხატება (სურ. 35, ბ). პირველად გაჩენილი უმნიშვნელო ჩაზნექილობა სულ უფრო ღრმავდება, სანამ ანიმალური ნახევარსფეროს შიდა მხარეს არ მიაღწევს.

ჩანასახი ორშრიანი ხდება: მისი კედელი შედგება გარე ფურცლისაგან, — ექტოდერმისაგან და შიდა — ენტოდერმისაგან. ვეგეტატიური ნახევარსფეროს ჩაზნექვის გამო ბლასტოცელი თანდათან ქრება, მაგ., რამ წარმოიშევა ახალი ღრუ — პირველადი ნაწლავის ღრუ,



სურ. 35. გასტრულაციის სახეები:

ა — ერთპოლუსიანი იმიგრაცია; ბ — ჩაზნექვა; გ, დ — განშრევა; ე, ვ — გარშემოზრდა; 1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — დაყოფის ღრუ (ბლასტოცელი).

ანუ გასტროცელი. იგი გარემოს უკავშირდება ხვრელით — პირველადი პირით, ანუ ბლასტოპორით. ბლასტოპორის კიდეებს ტუჩები ეწოდება. ანსხვავებენ ბლასტოპორის ზედა ანუ ზურგის ტუჩს, ქვედა, ანუ მუცლის ტუჩს და ორგვერდით ტუჩს.

იმიგრაცია მდგომარეობს ცალკეული უჯრედის გადანაცვლებაში ბლასტულის კედლიდან ბლასტოცელში, სადაც წარმოიქმნება შიდა ფურცელი — ენტოდერმა. უჯრედების მიგრაცია შეიძლება მოხდეს მხოლოდ, ერთი პოლუსიდან, მაშინ მას უნიპოლარული ეწოდება, ან ბლასტულის მთელი ზედაპირიდან, ამ შემთხვევაში მას მულტიპოლარული ეწოდებენ. პირველი გვხვდება პიდრომედუზებში, მეორე — ნარკომედუზებში და ზოგიერთ ღრუბელაში.

მიგრაციის ღროს უჯრედები შეიძლება ისე დალაგდნენ, რომ თავიდანვე შიდა ფურცელი წარმოქმნან, ანდა მთელი ღრუ ამოავსონ უჯრედთა მასით, რომლიდანაც ბოლოს შიდა შრე წარმოიქმნება. უკანასკნელ შემთხვევაში გასტროცელი უფრო გვიან ჩნდება. უნიპოლარული

იმიგრაციის დროს ბლასტოპორის მდგომარეობა ისაზღვრება უჯრედების მიგრაციის ადგილით. მულტიპოლარული მიგრაციის დროს კი მისი დადგენა არ ხერხდება.

განსრევება (დელამინაცია) მდგომარეობს ბლასტულის კედლის გახლეჩაში. შიგნით მოქცეული უჯრედები ენტოდერმას ქმნიან, გარეთა კი — ექტოდერმას (სურ. 35, გ, დ). შიგნითა ჩანასახოვანი ფურცლის ასეთი წესით წარმოქმნა აღინიშნება ბევრ უხერხემლო ცხოველში და უმაღლეს ხერხემლიანებში.

გარშემოზრდა (ეპიბოლია) გამოიხატება იმაში, რომ წვრილი, ანიმალური უჯრედები ინტენსიურად იყოფა და გარშემოზრდება უფრო მსხვილ ვეგეტატიურ უჯრედებს (სურ. 35 ე, ვ), რომლებიც ყვითრით დატვირთვის გამო თითქმის უძრავნი არიან. პირველნი იშლევიან ექტოდერმულ შრეს, მეორენი — ენტოდერმულს.

გასტრულაციის ყველა აღწერილი ტიპი ცალ-ცალკე იშვიათად გვხვდება. ჩვეულებრივ ისინი კომბინირებულია. მაგალითად, ძალიან ხშირად გარშემოზრდასთან ერთად ხდება ჩაზნექვა, განსრევებასთან ერთად — იმიგრაცია და სხვ.

გასტრულაციის დროს წარმოქმნილი ენტოდერმა მთლიანად ავსებს დაყოფის ღრუს და თანდათანობით აძევებს მას. ამ პროცესის დამთავრებისას ბლასტოცელი რჩება მხოლოდ ვიწრო ნაპრალის სახით ექტოდერმასა და ენტოდერმას შორის. ეს უკანასკნელი მონაწილეობს ფორმირების პროცესში მყოფი პირველადი ნაწლავის კედლის შენებაში. გასტრულაციის ბოლოს ბლასტოპორი რჩება მცირე ხერხელის სახით. მისი ბედი სხვადასხვაა: იგი ან დეფინიტურ (საბოლოო) პირად იქცევა ან ანალურ ხერხელად. ზოგიერთ ცხოველში იგი ორივე ფუნქციას ერთად ასრულებს. თუ ბლასტოპორი ანალურ ხერხელად იქცა, მაშინ პირი მეორეულად ვითარდება ჩანასახის სხეულის წინა მხარეზე. ბლასტოპორის ბედის მიხედვით ცხოველები იყოფიან პირველად პირიანებად და მეორეულ პირიანებად. პირველს მიეკუთვნება ჭიები, მოლუსკები, ფეხსახსრიანები, მეორეს — ეკალქანიანები და ქორდიანები.

მეზოდერმის წარმოქმნა. განვითარების პროცესში მესამე, შუა ჩანასახოვანი ფურცელი — მეზოდერმა ვითარდება. ბევრ უხერხემლო ცხოველში მეზოდერმა ორი უჯრედიდან — ტელობლასტებისაგან წარმოიქმნება, რომელთა გამოყოფა უკვე დაყოფის სტადიაში ხდება. გასტრულაციის პროცესში, ენტოდერმის გადანაცვლებასთან ერთად ტელობლასტები ხედებიან ბლასტოცელში და ექტო- და ენტოდერმას შორის თავსდებიან. ტელობლასტები აქტიურად იყოფა და ამ დროს აღმოცენებული უჯრედები ხარისხების სახით ჩაიზრდებიან გარეთა და

შიგნითა ჩანასახოვან ფურცლებს შორის. მეზოდერმის წარმოქმნის ასეთ წესს ტეობლასტური ეწოდება.

ეკალკანიანებსა და ლანცეტაში მეზოდერმა წარმოიქმნება გასტრულაციის დამთავრების შემდეგ და შიგნითა ჩანასახოვანი ფურცლიდან გამოცალკევდება. ამ შემთხვევაში მეზოდერმა ჩანასახება ენტოდერმაში პირველადი ნაწლავის ორივე მხარეს ჯიბისებრი გამონაზარდების სახით, რის გამოც მეზოდერმას, ადრე აღმოცენებული პირველადი ფურცლებისაგან — ექტო- და ენტოდერმისაგან განსხვავებით, მეორადი ჩანასახოვანი ფურცელი უწოდეს. მეზოდერმული გამონაზარდების ღრუ წარმოადგენს სხეულის მეორადი ღრუს (ცელომის) ჩანასახს. მეზოდერმის წარმოქმნის ამგვარ წესს ენტეროცელური ეწოდება.

ხერხემლიან ცხოველებში გასტრულაციის პროცესში მეზოდერმა ექტო- და ენტოდერმასთან ერთად წარმოიქმნება: იგი ჩაიზრდება ამ ფურცლებს შორის მთლიანი უჯრედული ფირფიტის სახით. ხერხემლიანებისათვის დამახასიათებელ ამგვარ წესს სპეციალური სახელწოდება არა აქვს.

მეზოდერმის წარმოქმნის განსხვავებული წესები ემთხვევა ცხოველების პირველად- და მეორეულპირიანებად დაყოფას. პირველებში მეზოდერმა ჩანასახება ტეობლასტური წესით, მეორეებში — ენტეროცელურად და ისე, როგორც ხერხემლიანებში. მეზოდერმის წარმოქმნის აღწერილი წესები მეტად ცვალებადია. მაგრამ ყოველი მათგანი ზემოთ აღნიშნული ცხოველების ამა თუ იმ ჯგუფისათვის უცვლელი და დამახასიათებელია.

ჩანასახოვანი ფურცლების დიფერენცირება. გასტრულაციის დროს წარმოქმნილი ჩანასახოვანი ფურცლები შედგება უჯრედული მასალისაგან, რომელიც მონაწილეობს ორგანოების გარკვეული სისტემების განვითარებაში. ჩანასახოვანი ფურცლები, თავისი აღნაგობით, ერთიმეორისაგან განსხვავდება. მიუხედავად იმისა, აქვს კვერცხს ყვითრი თუ არა. ენტოდერმული უჯრედები ყოველთვის უფრო მსჭვებელია და უსწორმასწორო, ვიდრე ექტოდერმული. ენტოდერმა გამოირჩევა თვისებებით, რომელიც ახასიათებს მას, როგორც მომავალი ტროფული (*trophie* — კვება) მნიშვნელობის ნერგს. ექტოდერმა გასტრულაციის პროცესში რჩება ზედაპირულად და ვინაიდან ესაზღვრება გარემოს, თავდაპირველად მას დამცველობითი მნიშვნელობა აქვს. ენტოდერმისაგან განსხვავებით იგი შედგება უფრო ერთგვაროვანი ფორმის, წესიერად განლაგებული უჯრედებისაგან.)

ჩანასახოვანი ფურცლების წარმოქმნასთან ერთად ირღვევა უჯრედის გაყოფის სინქრონულობა, გაყოფის ტემპები სხვადასხვა ხდება და მათი მიმართულება იცვლება. ყველაფერი ეს, გარეთა და შიგნითა ფუ-

რცლებს შორის იწვევს შესამჩნევ სხვაობას და ჩანასახოვანი მასალა არაერთგვაროვანი ხდება. პროცესს, რომლის შედეგად პირველადი ერთგვაროვანი მასალა არაერთგვაროვნად იქცევა დ ი ფ ე რ ე ნ ც ი რ ე ბ ა . ეწოდება.

სხვადასხვა ცხოველის გასტრულაციის პროცესის შესწავლისას აღმოჩნდა, რომ თითოეული ჩანასახოვანი ფურცლის ბედი ყველა მრავალუჯრედოვან ორგანიზმში, როგორც წესი, ერთნაირია. [სახელდობრ, ექტოდერმიდან ვითარდება ცხოველის საფარველი ჭირკვლებით, თმითა და კანის სხვა წარმონაქმნებით, ნერვული სისტემა და გრძნობათა ორგანოები. ენტოდერმიდან ყველა ცხოველში ყალიბდება ნაწლავის ტრაქტის შუა ნაწილის ეპითელური საფარველი, ღვიძლი და საკმლის მომწელებელი ჭირკვლები, ხოლო ქორდიანებში — სასუნთქი ორგანოების ეპითელიც. მეზოდერმიდან ვითარდება ჩონჩხის მუსკულატურა, შინაგან ორგანოთა და სისხლძარღვთა კუნთები, შემეერთებელი, ძვლოვანი და ხრტილოვანი ქსოვილები, სისხლი, თირკმლების ეპითელი, სხეულის ღრუთა ეპითელური საფარველი; სასქესო სისტემის ქსოვილთა ნაწილი. ნერვული სისტემის, ღვიძლის, საკმლის მომწელებელი ჭირკვლებისა და ნაწლავების ეპითელური საფარველის გარდა, ყველა შინაგანი ორგანო მეზოდერმული წარმოშობისაა.

თავდაპირველი წარმოდგენა ფურცლებიდან ორგანოების თანდათანობითი ჩამოყალიბების შესახებ აღმოცენდა ემბრიოლოგიის განვითარების განთიადზე. ჯერ კიდევ კ. ფ. ვოლფმა, წიწილის განვითარების შესწავლისას უჭრადღება მიაქცია იმას, რომ კვერცხი არ შეიცავს ორგანოებს და მათ ნერგებს; მან აღნიშნა, რომ არსებობს ნერგების განვითარების ადრეული, უფრო ზოგადი სტადია ფურცლების სახით, რომლებიდანაც შემდგომში თანდათანობით გამოიყოფა გარკვეული ორგანოები. იგი განსაკუთრებულ მნიშვნელობას ანიჭებდა ნერვულ და ნაწლავის ფურცლებს. კ. ფ. ვოლფის მიმდევრების — ხ. პანდერასა და კ. მ. ბერიის ნაშრომებმა ხელი შეუწყო ცნობების დაზუსტებას ფურცლების შესახებ, რომელთაც ჩანასახოვანი ეწოდა. კ. მ. ბერი ანსხვავებდა პირველად ფურცლებს: ანიმალურს და ვეგეტატიურს. უფრო გვიან მათგან გამოიყო მეორადი ფურცლები, რომლებსაც კ. მ. ბერი უკავშირებდა განსაზღვრული ორგანოების განვითარებას.

მოდღვრებამ ჩანასახოვანი ფურცლების შესახებ უდიდესი როლი შეასრულა ცხოველთა განვითარების შესწავლასა და მათი ფილოგენეზური კავშირების დადგენაში. ამის დამადასტურებელია ა. ო. კოვალევსკის შრომები. იგი ფართო შედარებითი გამოკვლევების საფუძველზე მოვიდა მეტად მნიშვნელოვან დასკვნამდე, რომ ორშრიან სტადიას გადის თითქმის ყველა მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი. უფრო

მეტიც, მან დაამტკიცა ჩანასახოვანი ფურცლების მსგავსება არა მარტო მათი წარმოშობის, არამედ იმ წარმოებულების თვალსაზრისითაც, რომელთაც ისინი იძლევიან. ა. თ. კოვალევსკის ეს გამოკვლევები ემბრიოლოგიის ფუნდამენტალური შენაძენი იყო. მან გარკვეულობა შეიტანა ცხოველების, განსაკუთრებით კი უხერხემლოთა განვითარების ადრეული სტადიების გაგებაში, ა. თ. კოვალევსკის ნაშრომებმა ფასდაუდებელი როლი შეასრულეს ევოლუციისა და ცხოველთა მთელი სამყაროს ერთიანობის დამტკიცების საქმეში.

ემბრიონული პროცესის თანამედროვე კვლევის მეთოდებით დადგინდა, რომ ჩანასახოვან ფურცლებს არა აქვთ პრიმიტიული ორგანოს მნიშვნელობა და არ იმეორებენ ფილოგენეზური განვითარების ამა თუ იმ სტადიას. ისინი უნდა განვიხილოთ, როგორც მომავალი ორგანოების გარკვეული კომპლექსის მასალა, რომელიც იმყოფება განვითარების ერთ დონეზე და მორფოლოგიურად მსგავსია. ჩანასახოვანი ფურცლების წარმოქმნის პროცესი ნიშნავს ორგანოების განვითარების გარკვეულ სტადიას, რომელსაც ცხოველთა უმრავლესობა გაივლის.

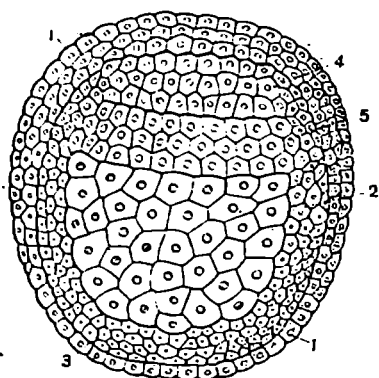
თუმცა ჩანასახოვანი ფურცლების ჩამოყალიბება ნიშნავს მორფოლოგიური დიფერენცირების მხოლოდ დასაწყისს, მათი წარმოქმნის პროცესი მეტად რთულად მიმდინარეობს. ვინაიდან გასტრულაციის ძირითადი მომენტები სხვადასხვა ცხოველში ძალზე შეცვლილია (კვერცხუჭრედის აგებულების თავისებურებისა და მათი გაყოფის ხასიათის გამო), ჩვენ განვიხილოთ ჩანასახოვანი ფურცლების წარმოქმნის პროცესი, მათი შემდგომი დიფერენცირება და ღერძითი ორგანოების ჩასახვა ქორდიანთა ტიპის ცალკეული წარმომადგენლების მაგალითზე.

§ 12. ლანცეტის ბანანიტარება

განაყოფიერება და დაყოფა. ლანცეტას განაყოფიერება გარეგანია. სასქესო პროდუქტებს გამოყოფს წყალში დღე-ღამის განსაზღვრულ დროს (დღის ბოლოს). სპერმატოზოიდი შედის კვერცხში მომწიფების პირველი დაყოფის დამთავრების შემდეგ, მეორე დაყოფა კვერცხის ციტოპლაზმაში მაშრობითი ბირთვის გადაადგილების დროს ხდება.

კვერცხი ჰომოლეციტურია. სრული და თანაბარი დაყოფა მთავრდება ცელობლასტულის წარმოქმნით, რომლის კედელი შედგება თითქმის თანაბარი სიმაღლის უჯრედების ერთი შრისაგან, ღრუ კი ცენტრში იმყოფება. მერვე დაყოფაზე გადასვლისას (128 ბლასტომერის სტადიის შემდეგ) დაყოფა არათანაბარი ხდება, რის გამოც

სხვადასხვა ზომის უჯრედები წარმოიქმნება. ბლასტულის კედელში ერთმანეთისაგან განსხვავებული უბნები ჩნდება: ზოგი მათგანი უფრო წვრილი, ზოგი კი, პირიქით, უფრო მსხვილი უჯრედებისაგან შედგება: ამავე დროს ხდება ვეგეტატიური ნახევარსფეროს შებრტყელება და ბურთისებრი ბლასტულა გუმბათის ფორმას ღებულობს. შებრტყელებულ ვეგეტატიურ ნაწილს ბლასტულის ფსკერს უწოდებენ, ზედა ანიმალური კი მისი სახურავია.



სურ. 36. ლანცეტას გვიანი ბლასტულა (ვეგეტატიური ნახევარსფეროს მხრიდან); 1 — ექტოდერმა; 2 — ბლასტულის ენტოდერმული ძირი; 3 — მეზოდერმული ნერგვი; 4 — ნერვული ფორფიტის ნერგვი; 5 — ქორდის მასალა.

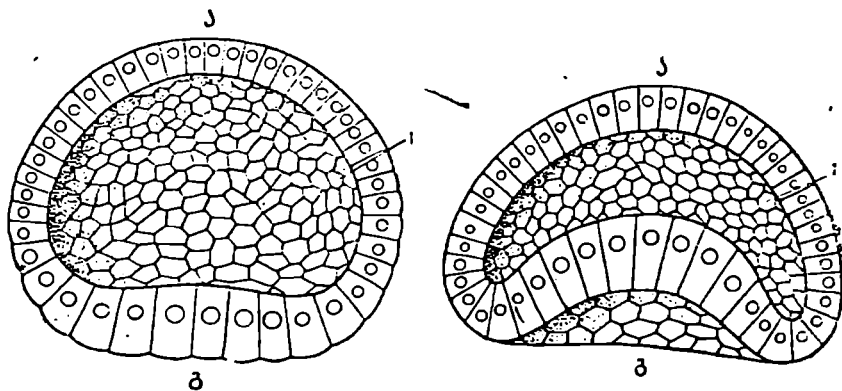
ფსკერი მსხვილი უჯრედებისაგან არის შექმნილი, იგი მომავალი ნაწლავის ენტოდერმაა (სურ. 36, 2). სახურავს შეადგენენ უფრო წვრილი უჯრედები — მომავალი ექტოდერმა. ფსკერსა და სახურავს შორის ნახევარწრედ განლაგებული უჯრედები მეზოდერმად იქცევიან. მომავალი მეზოდერმის უჯრედები ინტენსიურად იყოფა და თავისი მცირე ზომით მკვეთრად განირჩევა მეზობელი, მსხვილი, ენტოდერმული უჯრედებისაგან, რომლებიც დაყოფის შედეგებულ ტემპს ინარჩუნებენ. ენტოდერმის ზემოთ, თუ ბლასტულას ვეგეტატიური ნახევარსფეროს მხრიდან შეეხედავთ,

გამოჩნდება უჯრედების რამდენიმე რიგი. ბლასტულის ფსკერთან ახლომდებარე უჯრედებიდან ვითარდება ქორდა (სურ. 36, 5), ხოლო უჯრედები, რომლებიც ქორდის მასალის ზემოთ მდებარეობს, მომავალი ნერვული ფორფიტის ექტოდერმაა (სურ. 36, 4). ბლასტულის დანარჩენ დიდ ნაწილს წარმოადგენენ უჯრედები, რომელნიც ცხოველის საფარველად ვითარდებიან (სურ. 36, 1).

ბლასტულის სტადიაში უჯრედებს შორის არსებული სხვაობა შეინიშნება ჯერ კიდევ დაყოფის დაწყებამდე განაყოფიერებული კვერცხის ციტოპლაზმაში, რომელიც განაწილდება მომავალი ნერგების უჯრედებში.

გასტრულაცია. გასტრულაცია ჩაზნექვით ხდება (სურ. 37). ყვეთრის უმნიშვნელო რაოდენობის გამო, ბლასტულის ვეგეტატიურ ნაწილს შეუძლია აქტიურად გადაინაცვლოს ბლასტოცელში. გასტრუ-

ლაციის დაწყებისთანავე ბლასტულის ფსკერი ბრტყელდება და ბლასტულის ფსკერისა და მომავალი ქორდის მასალის საზღვარზე ჩნდება ლარი, საიდანაც ჩაზნექვის პროცესი იწყება. ფსკერის ჩაზნექვასთან ერთად, ლარიც იზრდება, მაგრამ, ვინაიდან მასალის გადაადგილება კონცენტრულად მიმდინარეობს, ლარი ხდება რკალისებრი, შემდეგ იხშობა და შემოსაზღვრავს ბლასტოპორის ხერვლს.



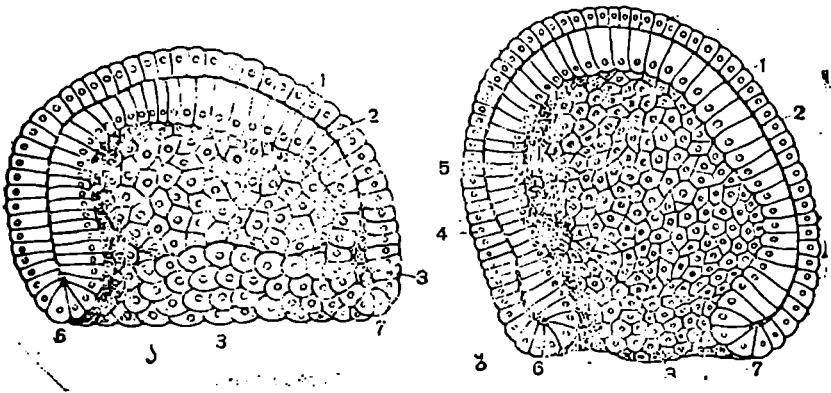
სურ. 37. ლანცეტას გასტრულაციის ორი ადრეული სტადია:

ა — ანიმალური პოლუსი; ბ — ვეგეტატიური პოლუსი; 1 — ბლასტოცელი.

ბლასტულის ფსკერის ჩაზნექვისას ჩანასახი ისე შეტრიალდება, რომ ბლასტოპორი შეიცვლის მდებარეობას და აღმოჩნდება გვერდით და არა ქვემოთ.

შიგნით მოხვედრილი უჯრედები თანდათან გამოაძევენ ბლასტოცელს, რომელიც რჩება ნაპრალის სახით მხოლოდ იმ მიდამოებში, სადაც გარეთა ფურცელი გადაკეცვით შიგნითა ფურცელში გადადის. მასალის აქტიურად ჩაზნექვის გამო, ბლასტულის მთელი ვეგეტატიური ნაწილი შიგნით აღმოჩნდება და ჩანასახი ორშრიანი ხდება, ხოლო ბლასტულა გასტრულად იქცევა. ჩანასახის შიგნით წარმოიქმნება ახალი ღრუ — გასტროცელი ანუ პირველადი ნაწლავის ღრუ, რომელიც ბლასტოპორის მეშვეობით უკავშირდება გარე სამყაროს. პირველადი ნაწლავის კედელი შექმნილია შიდაჩანასახოვანი ფურცლით — ენტოდერმით. მაგრამ ეს უკანასკნელი არ არის ერთგვაროვანი და, ნაწლავის მასალისა და მისი წარმოებულების (საკუთრივ ენტოდერმის) გარდა, შეიცავს ქორდისა და მეზოდერმის მასალას. ხერხემლიანებისაგან განსხვავებით, ლანცეტაში გასტრულაციის დასაწყისში ქორდა ენტოდერმისთან ერთად წარმოადგენს ერთიან ნერგს. ქორდის მასალის გამოცალკეება დამოუკიდებელ ნერგად შემდეგ ხდება.

ჩანასახის ზედაპირიდან მის შიგნით უჯრედების გადანაცვლებასთან ერთად ქორდის ნერგი გრძელდება. ეს ნერგი არის პირველადი ნაწლავის კედლის ზედა ნაწილი და თავსდება შუა დორზალური ხაზის გასწვრივ, მომავალი ნერვული სისტემის მასალის ქვემოთ (სურ. 38). ამგვარად, ჩანასახის შიგნით წარმოიქმნება ქორდის, მეზოდერმისა და ენტოდერმის ერთიანი ნერგი.

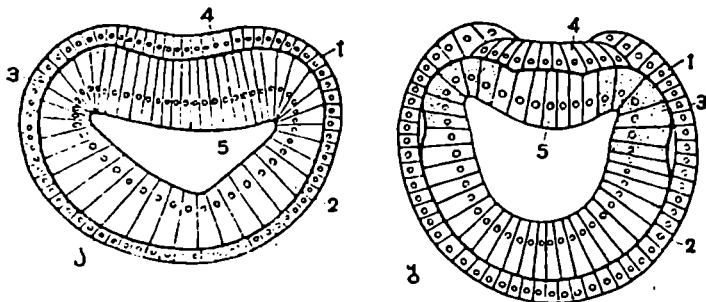


სურ. 38. ლანცეტას გასტრულა ადრეულ (ა) და უფრო გვიანდელ (ბ) სტადიაზე: 1 — კანის ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 4 — ნერვული ფირფიტა; 5 — ქორდის მასალა; 6 — ბლასტოპორის ზურგის და 7 — მუცლის ტუჩი; 8 — ბლასტოცელის ნაშთი.

გვიან გასტრულაში ნერგების მდებარეობა ყველაზე უკეთ ჩანასახის განიკვეთზე მოჩანს (სურ. 39). მის გარე კედელს არაერთგვაროვანი შედგენილობის ექტოდერმა ქმნის. დორზალურ ნაწილში ექტოდერმა შემსხვილებულია და მაღალი ცილინდრული უჯრედებისაგან შედგება (სურ. 39, 4). ეს არის ნერვული სისტემის ნერგი, რომელიც ჯერ კიდევ ზედაპირულად მდებარეობს და ქმნის ე. წ. მედულარულ ანუ ნერვულ ფირფიტას. დანარჩენი ექტოდერმა შედგება წვრილი უჯრედებისაგან და ცხოველის საფარველის ნერგია (სურ. 39, 1). შიდა ჩანასახოვან ფურცელში ნერვული ფირფიტის ქვემოთ იმყოფება ქორდის ნერგი (სურ. 39, 5), რომლის ორივე მხარეს განლაგებულია მეზოდერმის მასალა ორი ხარისხის სახით. მუცლის არეში მდებარე ენტოდერმა პირველადი ნაწლავის ფუძეს ქმნის, ხოლო ქორდისა და მეზოდერმის ნერგები მის სახურავს წარმოადგენს.

ამგვარად, მომავალი შინაგანი ორგანოების მასალა, რომელიც იმყოფება ბლასტულის ზედაპირზე, გასტრულაციის პროცესში გადაინაცვლებს ჩანასახის შიგნით და ლაგდება მომავალი ორგანოების შე-

საბამის მიდამოებში, ხოლო ნერვული სისტემის ნერგი ჯერ კიდევ ზედაპირზე მდებარეობს. იგი ჩანასახის შიგნით იძირება გასტრულაციის მომდევნო სტადიაში.



სურ. 39. ლანცეტას გასტრულის განივი კრილი:

ა — გვიანი გასტრულა; ბ — გასტრულა ნეირულაში გადასვლისას; 1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმის მასალა; 4 — ნერვული ფირფიტა; 5 — ქორდის მასალა.

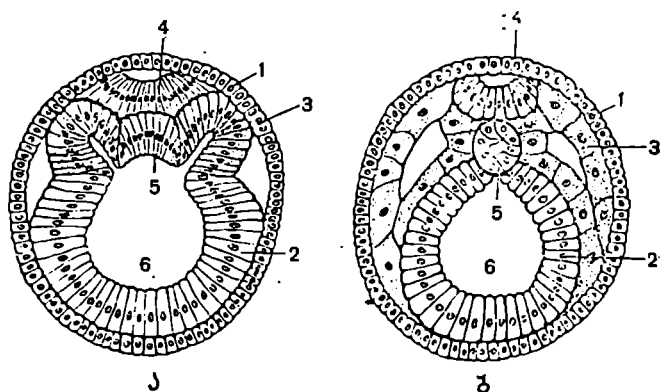
ღერძული ორგანოების ჩასახვა. გასტრულაციის დამთავრების შემდეგ იწყება ჩანასახის განვითარების შემდგომი ეტაპი — ჩანასახოვანი ფურცლების დიფერენცირება და ორგანოთა ჩასახვა. ჩვენ აქ შემოვიფარგლებით მხოლოდ ადრეული სტადიების აღწერით, როდესაც იქმნება ქორდიანთა ტიპისათვის დამახასიათებელი ღერძული ორგანოების კომპლექსი.

ქორდიან ცხოველებს აქვთ წაგრძელებული, ორმხრივ სიმეტრიული სხეული. მუცლის მხარეზე მის ერთ ბოლოში მოთავსებულია პირის, ხოლო მეორე ბოლოში — ანალური ზვრელი. ჩანასახის ზურგის მხარეზე მდებარეობს ნერვული მილი, ხოლო მის ქვეშ — ქორდის სახით წარმოდგენილია ღერძული ჩონჩხი. ქორდისა და ნერვული ლულის გვერდებზე განლაგებულია გასწვრივად სეგმენტირებული სხეულის მუსკულატურა, ამ ორგანოების ქვეშ მდებარეობს სხეულის ღრუ ნაწლავებით, სასუნთქი აპარატით და სხვა შინაგანი ორგანოებით. ზურგის ორგანოების კომპლექსი (ნერვული მილი, ქორდა და ღერძული მუსკულატურა), რომელსაც ჩვეულებრივ ღერძულს უწოდებენ, სწორედ ქორდიანთა ტიპს ახასიათებს.

სტადიას, რომელშიც ღერძული ორგანოების ჩასახვა მიმდინარეობს, ნეირულა ეწოდება. გარეგნულად იგი ხასიათდება ნერვული სისტემის ნერგის ცვლილებით. ეს ცვლილებები იწყება ნერვული ფირფიტის კიდევზე ექტოდერმის წამოზრდით. წარმოქმნილი ნერვული ნაოჭები ერთმანეთის მიმართულებით იზრდება და ერთმანეთს უერთდება, ფირფიტა კი იძირება და ძლიერ იზნიჭება.

ამის შედეგად, ჯერ ღარი წარმოიშობა, ხოლო შემდეგ ნერვული ლულა, რომელიც ჩანასახის წინა და უკანა ნაწილში რამოდენიმე ხნის განმავლობაში ღიად რჩება. მაგრამ ძალიან მალე სხეულის უკანა ნაწილში ექტოდერმა გადაეზრდება ბლასტოპორსა და ნერვული მილის ხვრელს და ისე დაფარავს მათ, რომ ნერვული ლულა დაკავშირებული რჩება ნაწლავის ღრუსთან. მათ შემაერთებელ ღარს ნერვულ-ნაწლავის არხი ეწოდება.

ნერვული ლულის ჩამოყალიბებასთან ერთად ადგილი აქვს არსებით ცვლილებებს შიდა ჩანასახოვან ფურცლებში — მას თანდათანობით გამოეყოფა მომავალ შინაგან ორგანოთა მასალა. ეს ცვლილებანი ადვილად შესამჩნევია ჩანასახის განივკვეთზე (სურ. 40), სადაც ჩანს, რომ ქორდის ჩანასახი ამოიზნიჭება, გამოიყოფა საერთო ფირფიტიდან და იტყევა დამოუკიდებელ ბაგირაკად ერთი მთლიანი ცილინდრის სახით.



სურ. 40. სხვადასხვა ასაკის ლანცეტას ნეიროლის განივი კრილი (ა, ბ):
 1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 4 — ნერვული ღარი;
 5 — ქორდა; 6 — გასტროცელი.

ქორდის წარმოქმნასთან ერთად მიმდინარეობს მეზოდერმის გამოცალკეება. ეს პროცესი იწყება შიდა ფურცლის ორივე მხარეზე ჰიბისებრი წანაზარდების წარმოქმნით. ზრდის პროცესში ისინი თანდათანობით გამოეყოფიან ენტოდერმას და ორი ღრუს შემცველი ბაგირაკის სახით თავსდება ჩანასახის მთელ სიგრძეზე. ქორდისა და მეზოდერმის გამოყოფის შემდეგ ენტოდერმის კიდებები ზურგის მხარეზე თანდათანობით ერთმანეთს უახლოვდება და ბოლოს ერთდება, რის შედეგადაც იქმნება დახშული ნაწლავის მილი.

მეზოდერმის გამოცალკეებასთან ერთად მიმდინარეობს მისი სეგმენტაცია: ბაგირაკები იყოფა განივად, პირველად სეგმენტებად ანუ სომიტებად. სეგმენტაცია იწყება ჩანასახის თავის

ნაწილში და ვრცელდება კუდის ნაწილში. წარმოქმნილი სომიტები სიმეტრიულად ლაგდება ქორდის ნერვული მილისა და ნაწლავის ორივე მხარეს.

სომიტების დიფერენცირება ლანცეტაში უფრო სხვანაირად ჰიმენარეობს, ვიდრე ხერხემლიანებში. ეს განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ ხერხემლიანებში სეგმენტებად იყოფა მეზოდერმული ბაგირაკების მხოლოდ ზურგის ნაწილი, მაშინ, როდესაც ლანცეტაში ისინი მთლიანად სეგმენტებად ნაწილდებიან. ეს უკანასკნელნი მალე იყოფიან ზურგის ნაწილად — ს ო მ ი ტ ე ბ ა დ და მუცლის ნაწილად — ს პ ლ ა ნ ხ ო ტ ო მ ა დ. სომიტები, რომლიდანაც სხეულის მუსკულატურა ვითარდება, ერთმანეთისაგან განკერძოებული რჩება, სპლანხნოტომები კი უერთდება ერთმანეთს და ქმნის მარცხენა და მარჯვენა ღრუს, რომლებიც შემდეგ ერთდება ნაწლავის მილის ქვეშ ერთ საერთო ს ხ ე უ ლ ი ს მ ე ო რ ე უ ლ ღ რ უ დ.

ჩანასახი იზრდება. კუდის წარმოქმნასთან დაკავშირებით ნერვ-ნაწლავის არხი ქრება. ნაწლავის მილის თავის ნაწილში ჩნდება პ ი რ ი ს ხ ვ რ ე ლ ი, ხოლო ბოლოში, კუდის ქვეშ — ანალური ხვრელი, რომელიც დახშული ბლასტოპორის ადგილას ცხოველის სხეულის კედლის მეორედ გარღვევის გზით წარმოიქმნება. ამის შემდეგ ჩანასახი თავისუფლად მოცურავე ლარვის სტადიაში გადადის.

ლანცეტას ლარვობის პერიოდი სამ თვემდე გრძელდება. ამ ხნის განმავლობაში მთავრდება, როგორც ორგანოების განვითარება, ისე ქსოვილების დიფერენცირება და ლარვა თანდათანობით სრულსაკონვან ცხოველად იქცევა.

§ 13. ამფიბიების განვითარება

გამრავლება. წყალხმელეთა ცხოველების განვითარებას გავეცნოთ ბაყაყის და ტრიტონის მაგალითზე.

თითქმის ყველა სახეობის ბაყაყი ქვირითს წყალში ყრის და განაყოფიერებაც იქვე ხდება. სხვადასხვა სახეობის მდედრის მიერ დაყრილი ქვირითის უჯრედების რიცხვი სხვადასხვაა. მაგალითად, ყველასათვის კარგად ცნობილია, ბალახის ბაყაყის ქვირითი 1000-დან 4000-მდე კვერცხუჯრედს შეიცავს, ტბორის მწვანე ბაყაყისა—2000—3000, ტბისა—5000-დან 10.000-მდე და ა. შ. კვერცხის გამჭვირვალე ლაბისებრი გარსი ჭირვდება და მთელი ნაყარი მოცულობაში ძალიან მატულობს, სპერმატოზოიდი კვერცხში მის გაჭირვებამდე შედის.

ტრიტონი თითო-თითო კვერცხს დებს წყლის მცენარეთა ფოთლებზე. თითოეული კვერცხი გარშემოკრულია მკვრივი მესამეული გარსით — ს ა კ ვ ე რ ც ხ ე კ ა პ ს უ ლ ი თ. ტრიტონს შინაგანი განაყოფი-

ერება ახასიათებს. მამრი წყალში ყრის განსაკუთრებულ კაპსულებს— სპერმატოფორებს, რომლებიც სპერმატოზოიდებს შეიცავს. ამ სპერმატოფორებს მდებრი ტრიტონი კლოაკით შიგ შეიტაცებს. მდებრის მიერ დაღებული კვერცხების საერთო რაოდენობა შედარებით მცირეა.

დაყოფა. ლანცეტას კვერცხუჯრედთან შედარებით ამფიბიების კვერცხუჯრედი ბევრად უფრო მეტ ყვითრს შეიცავს, რომლის ძირითადი ნაწილი მოთავსებულია კვერცხის ვეგეტატიურ ნახევარსფეროში. ამის გამო კვერცხი, როგორც აღვნიშნეთ იყოფა სრულად, მაგრამ არათანაბრად. პირველივე გაყოფისთანავე დაყოფის თითისტარა გადაინაცვლებს უჯრედის ანიმალურ ნაწილში და წარმოქმნილი ზედა ბლასტომერები ყოველთვის უფრო მცირე ზომისანი არიან ვიდრე ქვედა, ვეგეტატიური ბლასტომერები.

მეექვსე გაყოფამდე დაყოფა, ასე თუ ისე, სინქრონულად მიმდინარეობს, თუმცა ვეგეტატიურ ნაწილში იგი მნიშვნელოვნად შენელებულია. მეშვიდე დაყოფიდან კი ჩანასახის ორივე ნაწილი დაყოფას უკვე დამოუკიდებლად იწყებს. ამასთან ერთად, ჩნდება ტანგენციალური დარები, რის გამოც უჯრედების ნაწილი შიგნით მოექცევა და წარმოქმნილი ბლასტულის კედელი მრავალშრიანი ხდება.

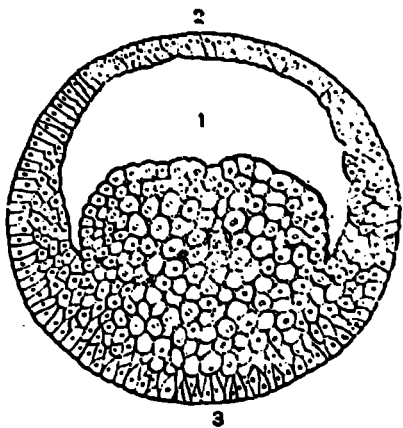
ამფიბიებში დაყოფა მთავრდება ამფიბლასტულის წარმოქმნით, რომელიც განსხვავდება ლანცეტას ცელობლასტულისაგან: ჯერ ერთი, მისი ბლასტოცელი ანიმალური პოლუსისაკენ არის გადანაცვლებული, მეორეც ის, რომ კედელი მრავალშრიანია (სურ. 41). ამფობლასტულაში არჩევენ სახურავს, რომელიც ანიმალურ ნახევარს შეესაბამება, და ბევრად უფრო მასიურ ფსკერს, რომელიც მთელ ვეგეტატიურ ნაწილს მოიცავს.

გასტრულაცია. გასტრულაციის პროცესი ამფიბიებში დიდად განიჩევა ლანცეტას ზემოთ აღწერილი გასტრულაციის პროცესისაგან. კვერცხის თავისებური აღნაგობა აპირობებს არათანაბარი დაყოფის ტიპს და ამფიბლასტურის წარმოქმნას. არ შეიძლება ყველაფერი ეს გავლენას არ ახდენდეს გასტრულაციის მსვლელობაზე. ყვითრით დამცირებულ ვეგეტატიურ ნაწილს არ შესწევს უნარი ისე აქტიურად გადაინაცვლოს ბლასტოცელში, როგორც ლანცეტაში. ამიტომ ვეგეტატიური მასალის ჩაზნექვასთან ერთად, რაც ამფიბიებში მეტად უმნიშვნელოა, მათი მთელი პიგმენტირებული ანიმალური ნახევარი იჭიმება და გადაეზრდება ხოლმე ვეგეტატიურ ნახევარს.

ნერგების მასალის გადანაცვლება, რაც თან სდევს წყალხმელეთა ცხოველების გასტრულაციას, ზუსტად არის შესწავლილი კვლევის

თანამედროვე მეოთხედით: განვითარებადი ჩანსახის კინოგადადლებით და მარკირებით.

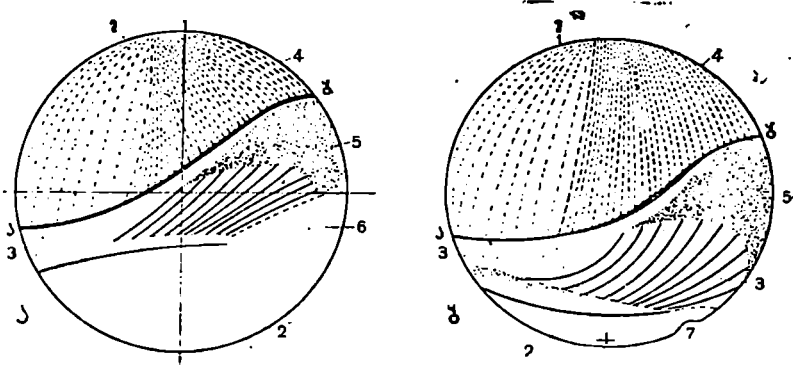
მარკირების მეოთხედი უყრდნობა უჯრედის თვისებას, რომელიც იმაში მდგომარეობს, რომ ცოცხალი უჯრედები ვიტალური საღებავებით (ნეიტრალური წითელით, ნილოსის ლურჯით) შეღებვისას უჯრედული მასალის ყოველნაირად გადანაცვლების დროს ხანგრძლივად ინარჩუნებენ საღებავს. ბლასტულის კედლის განსაზღვრული უბნის შეღებვის შემდეგ დაკვირვებამ იმაზე, თუ რომელ ჩანსახოვან ფურცელში აღმოჩნდა შეღებილი მიდამო, შესაძლებელი გახდა დაედგინათ ექტო-, ენტო- და მეზოდერმის მასალის საზღვრები და ამ უკანასკნელში კი ქორდის უბნის გარჩევა. ბლასტულის კედლის სხვადასხვა უბნის შეღებილი უჯრედები გასტრულაციის დროს გადანაცვლებენ და ამ პროცესის დამთავრებისას გასტრულაში იკავებენ განსაზღვრულ ადგილებს, რომლებიც სხვადასხვა ორგანოს წარმოქმნიან შეესაბამება. ეს იმას ნიშნავს, რომ ბლასტულაში მომავალი ორგანოების მასალებს განსაზღვრული მდებარეობა უკავია ანუ, სხვანაირად რომ ვთქვათ, ბლასტულის სხვადასხვა უბანი შეესაბამება მომავალი ორგანოს შესატყვის ნერგს. მაგრამ ეს ისე არ უნდა გავიგოთ, თითქოს ნერგის სპეციფიკურობა ბლასტულის კედელშივე იყოს წინასწარ განსაზღვრული. ზემოთ უკვე აღვნიშნეთ, რომ ბლასტულის მიდამოები, რომლებიც მომავალ ორგანოებს შეესაბამება, მორფოლოგიურად ჯერ არ არის გამოყოფილი, მაგრამ, როგორც ჩანს, თვისობრივად განსხვავებულია. მასალების ბედი ბლასტულაში წინასწარ სულაც არ არის განსაზღვრული (იხ. § 18).



სურ. 41. ტრიტონის ბლასტულის კრილი:
1 — ბლასტოცელი; 2 — სასურავი;
3 — ბლასტულის ძირი.

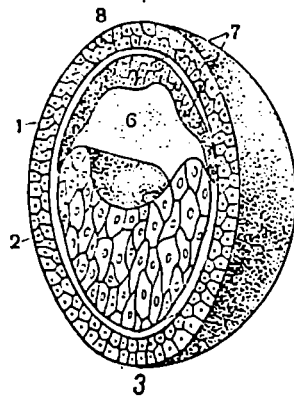
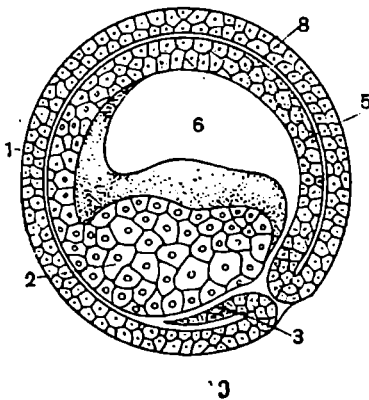
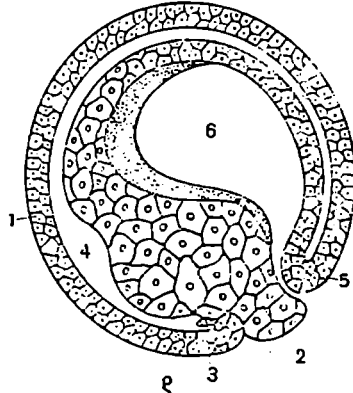
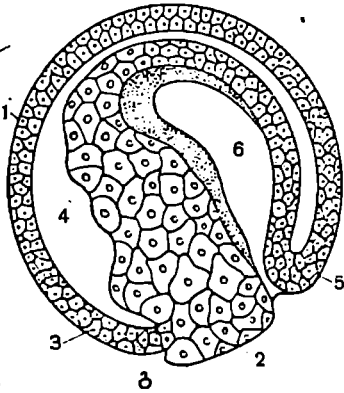
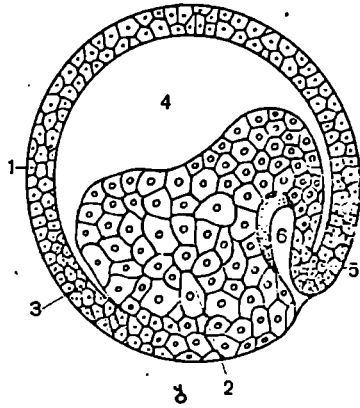
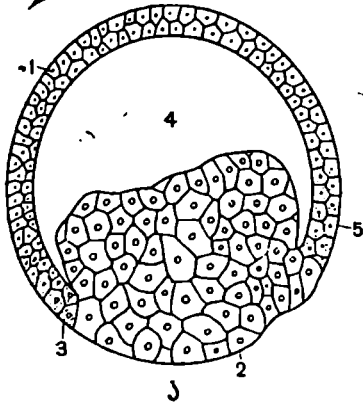
ვიტალური შეღებვის მეთოდმა შესაძლებელი გახდა საკმარისად დადგენილიყო ამფიბიების ბლასტულაში მომავალი ორგანოების მასალის ადგილმდებარეობა. 42 სურათზე წარმოდგენილია მათი განლაგების სქემა ტრიტონის ბლასტულაში. ამ უკანასკნელის სახურავი ე. ი. შისი ანიმალური ნაწილი შეესაბამება მომავალ ექტოდერმას, რომელიც შეიცავს ნერვული სისტემისა და ცხოველის კანის საფარველის ნერგებს. ამ ხაზი გამოყოფს იმ მასალას, რომელიც გასტრულაციის

რულაციის პროცესში ჩანასახის შიგნით გადაინაცვლებს. ამ ხაზის ქვემოთ, თუ ბლასტულას გვერდიდან შევხედავთ (როცა ანიმალური პოლუსი ზევით არის, ხოლო ვეგეტატიური — ქვევით), მდებარეობს მეზოდერმისა და ქორდის საერთო ნერგი (სურ. 42, 3, 5), რომელსაც სანაპირო ზონას უწოდებენ. ქორდის მასალა სამკუთხედის სახით იმყოფება ამ ნერგის დორსალური ნაწილის ცენტრში. ბლასტულის ძირი ენტოდერმის ნერგს წარმოადგენს (სურ. 42, 2). იმის გამო, რომ ჩანასახის მომავალი ღერძი მეტნაკლებად ემთხვევა კვერცხის ღერძს, რომელიც ანიმალური პოლუსიდან ვეგეტატიურისაკენ მიემართება, 42 სურათზე წარმოდგენილი ბლასტულის მარჯვენა ნახევარი შეესაბამება ჩანასახის ზურგის ნაწილს, ხოლო მარცხენა — მუცლისას.



სურ. 42. მომავალ ორგანოთა მასალების განლაგების სქემა კულიან ამფიბიებში ბლასტულის სტადიაში (ა) და ადრეულ გასტრულაში (ბ).
 1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 4 — ნერველი სისტემა; 5 — ქორდა; 6 — პრექორდალური ფირფიტა; 7 — ღარის გაჩენის მიდამო; ab — ხაზი, რომელიც გამოპყოფს ზედაპირზე დარჩენილ მასალას შიგნით გადაინაცვლებული მასალისაგან.

ამფიბიების გასტრულაცია (სურ. 43) იწყება უმნიშვნელო ჩაზნექვით ნამგლისებრი ღარის სახით, რომელიც ჩნდება იმ მასალის მიდამოში, რომელიც ბლასტულის პიგმენტირებული და არაპიგმენტირებული ნაწილის ზღვარზე, ქორდის ფირფიტის მიდამოს ქვემოთ მდებარეობს. მაგრამ ბლასტულის მოძრაობა ჯერ კიდევ ღარის გაჩენამდე იწყება, სახელდობრ, ბლასტულის ანიმალური ნაწილი ვეგეტატიურს გადაეზრდება და ეს უკანასკნელი ჩანასახის შიგნით შეიზნიჭება. ამ მოძრაობათა შედეგად ენტოდერმალური მასალის მიდამოს ზედაპირი ძლიერ მცირდება და მასსა და სანაპირო ზონას შორის არსებული საზღვარი გადაინაცვლებს ვეგეტატიური პოლუსისაკენ. ეს განსაკუთრებით კარგად მოჩანს იმ ამფიბიების ჩანასახებზე, რომელთა ანიმალური



სურ. 43. კუდიანი ამფიბიის ვასტრულის პრილი:

ა — განვითარების თანმიმდევრული სტადიები; 1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 4 — ბლასტოცელი; 5 — ქორის მასალა; 6 — პირველადი ნაწლავის ღრუ; 7 — პირველადი ნაწლავის სახურავი; 8 — ბლასტოცელის ნაშთი.

ნახევარი ძლიერ პიგმენტირებულია, ხოლო ვეგეტატიური — ნათელი.

ნამგლისებრი ღარის გაჩენა მოასწავებს უჯრედული მასალის გადანაცვლების დაწყებას ზედაპირიდან ჩანასახის შიგნით. ჯერ ის მცირე უბანი ამოიკეცება, რომელიც ქორდის ფირფიტის ქვემოთ მდებარეობს. ჩანასახის შიგნით მოძრაობისას იგი წინ უსწრებს ქორდის ფირფიტას, რის გამოც მას ქორდის წინა ფირფიტას უწოდებენ. იგი მონაწილეობს საკმლის მომწელებელი მილის წინა ნაწილის წარმოქმნაში. ქორდისწინა ფირფიტას მოსდევს ქორდის და მეზოლერმის

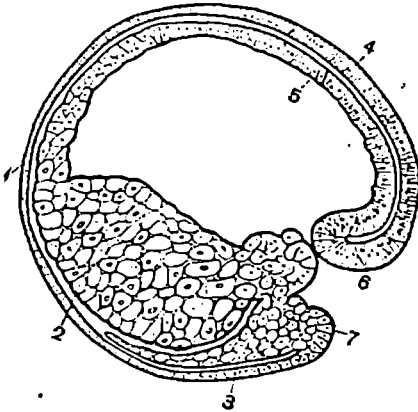


ურ. 44. გასტრულაცია და ყვითრის საცობის ჩაზრდა ბაყაყში (გარეგანი ხელი):
1—5 — თანმიმდევრული სტადიები.

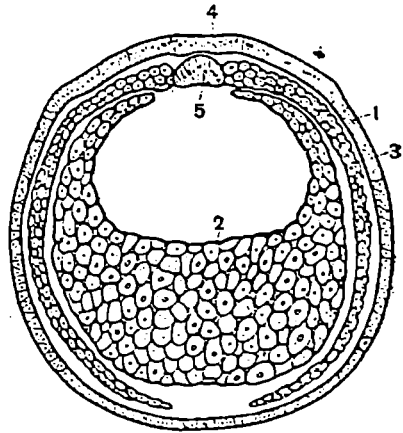
მასალის შეკვეცა. შიგნით გადანაცვლების შემდეგ ქორდის ნერგი ჩანასახის გასწვრივ ძალზე გრძელდება და ზურგის მხარეზე თავსდება. მომავალი მეზოლერმის შეკვეცა იწყება იმ ნაწილში, რომელიც ქორდის ნერგს ესაზღვრება, შემდეგ მოძრაობაში ჩაერთვება დანარჩენი მეზოლერმაც.

ჩანასახის შიგნით მასალის გადანაცვლებასთან ერთად ნამგლისებრი ღარი გრძელდება. ვინაიდან მასალის მოძრაობა ღარისაკენ კონცენტრულად ხდება, ღარი მრგვალდება და ჯერ ნალისებურ, შემდეგ კი დახშული რგოლის ფორმას იღებს, ასე წარმოიქმნება ბლასტოპორი. მის კიდეს, რომელიც ღარის წარმოქმნის ადგილს შეესაბამება, ზურგის ტუჩი ეწოდება. ეს უკანასკნელი ადრე ჩნდება და ბლასტოპორის ჩანასახს წარმოადგენს (სურ. 44). რგოლის დახშობის ადგილი, რომელიც ღარის გაჩენის ადგილის მოპირდაპირე მხარეზეა, ქმნის ბლასტოპორის მუცლის ტუჩს. გვერდებზე მდებარეობს გვერდითი ტუჩები. მაშასადამე, ქორდის ნერგი ამოიკეცება ბლასტოპორის ზურგის ტუჩს; მეზოლერმის გადანაცვლება იწყება გვერდითი ტუჩების მიდამოში, შემდეგ კი ვრცელდება უკანა მიმართულებით და მთავრდება მუცლის ტუჩის მიდამოში. ბლასტოპორის დახშობის მომენტისათვის ენტოდერმა მთლიანად ჩაძირულია ბლასტულის შიგნით და ხერედიდან ამოჩრდილია მხოლოდ მისი ნაწილი, რომელსაც ყვითრის საცობს უწოდებენ.

ენტოდერმული ველის ჩაძირვასა და სანაპირო ზონის შიგნით ამოკეცვასთან ერთად ჩანასახის ანიმალური ნაწილი ე. ი. მომავალი ექტოდერმა ძლიერ გაიჭიმება და გადაეფარება ჩანასახის იმ ნაწილს. რომელიც გასტრულაციის პროცესში შიგნით აღმოჩნდა. აღწერილი პროცესის ერთდროულად ნერვული სისტემის მასალაც ძალზე იჭიმება და გასტრულაციის ბოლოს თავსდება ქორდის ზემოთ, ჩანასახის გასწვრივ ზურგის მხარეზე (სურ. 45), ე. ი. იმავე მდებარეობას იღებს, როგორც ეს ლანცეტაში გვქონდა.



სურ. 45. ტრიტონის გასტრულის მედიალური კრილი:
1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 4 — ნერვული ფირფიტა; 5 — ქორდა; 6 — ბლასტოპორის ზურგისა და 7 — მუცლის ტუჩი.



სურ. 46. ტრიტონის გასტრულის განივი კრილი:
1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 4 — ნერვული ფირფიტა; 5 — ქორდა.

უმნიშვნელო ჩაზნექვა გასტრულაციის დასაწყისში წარმოადგენს პირველადი ნაწლავის ღრუს ჩანასახს. ბლასტულების ღრუს შიგნით მასალების მოძრაობასთან ერთად აღნიშნული ღრუ ფართოვდება, ხოლო ბლასტოცელი მცირდება და გასტრულაციის ბოლოს ნაპრალის სახით რჩება.

ბლასტოპორთან მასალის კონცენტრაციასა და ბლასტულის ანიმალური ნაწილის ვეგეტატიურზე გადაზრდის შედეგად, ბლასტოპორის ხერელი მცირდება, ხოლო ყვითრის საცობის შიგნით ჩაძირვის შედეგ ვიწრო ნაპრალის სახით რჩება.

მარკირების მეთოდით გასტრულაციის დაწვრილებითმა შესწავლამ გვიჩვენა, რომ მოძრაობას ჩანასახის შიგნით არა მარტო ქორდის მასალა განაგრძობს, არამედ რთულ გადანაცვლებას განიცდის აგრეთვე მეზოდერმული ჩანასახი, რომელიც ამფიბიებში, ლანცეტებისაგან განსხვავებით, ჯერ კიდევ გასტრულაციის პროცესში გამოეყოფა ენტო-

დერმას და ჩაზრდას დამოუკიდებლად აწარმოებს. ჩანასახის შიგნით ნოხვედრისას, მეზოდერმა თავისი თავისუფალი კედლებით შეიჭრება ექტო- და ენდოდერმას შორის და მოძრაობს არა მარტო წინ, არამედ ზევითაც. ასეთი მოძრაობის შედეგად იგი ზურგის მხარეს ორივე მხრიდან მიეზრდება ქორდას (სურ. 46). ამ დროს ენტოდერმას, მეზოდერმისაგან მოწყვეტის გამო, აქვს ღარის სახე, რომელიც ჩანასახის ზურგის მხრისაკენ ღიაა. როგორც 46 სურათზე ჩანს, პირველად ნაწლავის სასურავის შედგენილობაში შედის ქორდის ჩანასახი, ხოლო ფსკერი წარმოდგენილია ენტოდერმული მასალით. მეზოდერმის ფრთების კიდეები ჩაიზრდება რა ექტოდერმისა და პირველადი ნაწლავის კედელს შორის, საბოლოოდ შეეზრდება ერთმანეთს და ჩანასახი სამშრიანი ხდება.

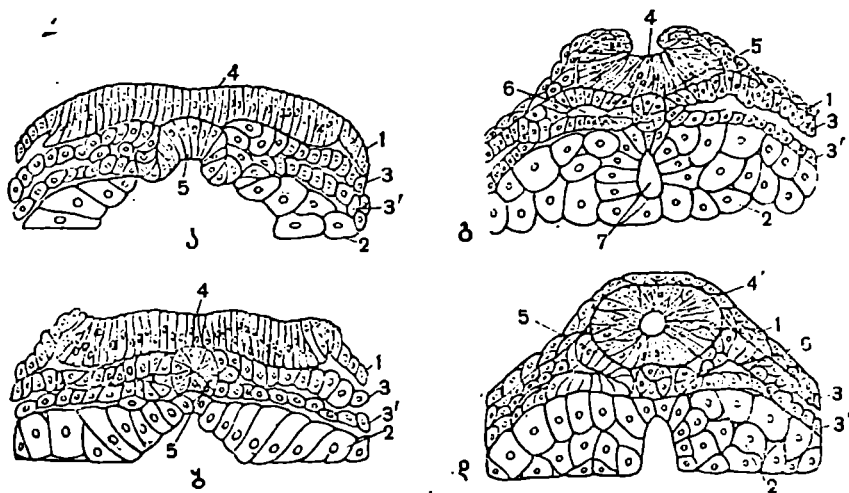
ამ პროცესით მთავრდება გასტრულაცია: შინაგან ორგანოთა ნერგები აღმოჩნდება ჩანასახის შიგნით და მხოლოდ ნერვული სისტემის მასალა დროებით დარჩება გარეთ.

ამგვარად, ლანცეტაში ჩაზნექვის პროცესს მოჰყვება ენტო-, მეზოდერმისა და ქორდის მასალის გადანაცვლება ჩანასახის შიგნით. ამფიბიების ჩანასახის ენტოდერმულ მიდამოში ყვითრის დიდი რაოდენობა იწვევს მისგან მეზოდერმის ადრე მოწყვეტას. ამიტომ ჩაზნექვის პროცესი ამფიბიებში აპირობებს მხოლოდ ენტოდერმული მასალის გადანაცვლებას; ბლასტულის შიგნით ქორდის მეზოდერმული მიდამოს გადანაცვლება ხორციელდება შემოკეცვისა და გარშემოზრდის გაცილებით რთული პროცესებით.

ამფიბიის გასტრულაციის ექსპერიმენტულმა შესწავლამ შუქი მოჰფინა ამ პროცესის არსს. აღმოჩნდა, რომ მას საფუძვლად უდევს მასალათა გადანაცვლება, რომლის თვისობრივი დიფერენცირება ადრე იწყება, ვინაიდან ბლასტულის, ბლასტომერების და თვით კვერცხის მასალაც კი უკვე არაერთგვაროვანია. გასტრულაციის პროცესი განაგრძობს მასალის იმ შეუმჩნეველ დიფერენცირებას, რომელიც დაიწყო უფრო ადრეულ სტადიებში. განვითარებადი ჩანასახის გარემო პირობების ხელოვნურად შეცვლით. შეიძლება დამტკიცდეს, რომ უკვე ბლასტულაში მომავალ ექტო-, ენტოდერმულ უჯრედოვან მასალებს შორის არსებობს თვისობრივი განსხვავება, ეს გამოიხატება იმაში, რომ უჯრედების რეაქცია ზოგიერთი მარილხსნარის მიმართ ერთნაირი არ არის. მაგალითად, თუ ბაყაყის ბლასტულას ლითიუმის მარილების შემცველ ხსნარში მოვათავსებთ, ენტოდერმა არ შეიზნიქება. გარეთ დარჩენილი ენტოდერმა ექტოდერმის შემცირების ხარჯზე ინტენსიურად იზრდება. ეს იმის მაჩვენებელია, რომ ლითიუმის მარილების ხსნარები ხელშემწყობი გარემოა ენტოდერმული უჯრედებისათვის, მაშინ, როდესაც ექტოდერმაზე დამთრგუნველად მოქმედებენ. ამგვარ-

რად, ამ ორი ფურცლის უჯრედთა თვისებები ერთმანეთისაგან განსხვავდება. ენტოდერმული უჯრედების გადანაცვლება დაყოფის ღრუში გამოწვეულია იმით, რომ მათ განვითარებისათვის ესაჭიროებათ ისეთი გარემო, რომელიც არსებობს ბლასტოცელის სითხეში, მაშინ, როდესაც ექტოდერმული უჯრედები, რომლებიც სხვა პირობებს მოითხოვენ, რჩებიან ზედაპირზე.

ექტოდერმისა და ენტოდერმის განმასხვავებელი ნიშნები აღმოცენდება არა ენტოგენეზში, არამედ ხანგრძლივი ისტორიული განვითარების პროცესში, როდესაც თანამედროვე ცხოველების შორეულ წინაპრებში იწყებოდა ჩანასახოვანი ფურცლების დიფერენცირება. ექტოდერმული უჯრედები, როგორც ზედაპირული, შეეგუენ არსებობის ერთ გარკვეულ პირობებს, ხოლო ენტოდერმული — მეორეს.



სურ. 47. ტრიტონის ჩანასახის ზურგის მხარის განივი კრილი:

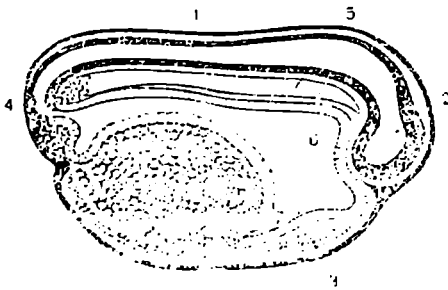
ა — დ — განვითარების სხვადასხვა სტადიები; 1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმის პარიენტალური ფურცელი; 3' — მეზოდერმის ვისცერალური ფურცელი; 4 — ნერვული სისტემის მასალა; 4' — ნერვული ლულა; 5 — ქორდა; 6 — სომიტის ღრუ; 7 — ნაწლავი.

ლითიუმის მარილების ხსნარი წარმოადგენს არა ენტოდერმის განვითარების განმსაზღვრელ ფაქტორს, არამედ ისეთ ხელშემწყობ არეს მისი უჯრედების განვითარებისათვის, რომელსაც ეს უკანასკნელი ფილოგენეზის პროცესში შეეგუენ.

მარკირებისა და აგრეთვე კინოგადაღების მეთოდებმა გვიჩვენა, რომ გარეგნულად ორგანოთა ჩამოუყალიბებელ ნერგებს ბლასტულაში შეესაბამება გარკვეული უბნები. შეიძლება თუ არა აქედან დავასკვნათ, რომ ორგანოთა ნერგები ბლასტულაში პრეფორმირებულია? ე. ი. ნიშნავს თუ არა ეს იმას, რომ ზურგის ექტოდერმის უბანი შეი-

ძლება განვითარდეს მხოლოდ ნერვულ სისტემად, ხოლო მუცლის მიდამოს ექტოდერმა — მხოლოდ ცხოველის კანის საფარველად? ჩანასახოვანი განვითარების ექსპერიმენტული შესწავლით გამოირკვა, რომ ბლასტულაში არავითარი წინასწარი განსაზღვრა ნერვების არსისა არ აღინიშნება (იხ. § 18).

ღერძული ორგანოების ჩასახვა. გასტრულაციის დამთავრებისას ამფიბიის ნერვული სისტემის მასალა თავსდება ჩანასახის ზურგის ნაწილში ნერვული ფირფიტის სახით, რომლის მსხვილი და მაღალი უჯრედები მკვეთრად განსხვავდება მათ ირგვლივ მდებარე საფარველი ექტოდერმის ბევრად უფრო წვრილი უჯრედებისაგან. ნერვული ფირფიტის კიდეები აიწევა და წარმოქმნის გარედან კარგად გამოხატულ ნერვულ ნაოჭებს. თვით ფირფიტა გაიზნიქება და გადაიქცევა ღარად, რომელიც ჩანასახის მთელი სხეულის გასწვრივ მიიმართება (სურ. 47). შემდგომი განვითარების პროცესში ნაოჭები შეიზრდება და განგლიოზურ ფირფიტად იქცევა. ხოლო გაზნიქილი ნერვული ფირფიტის ღარის კიდეები უკავშირდება ერთმანეთს და წარმოქმნის ნერვულ მილს. განგლიოზურ ფირფიტას და ნერვულ მილს ზედ გადაეზრდება ექტოდერმა და ისინი ჩანასახის შიგნით ჩაიძირება. ნაოჭების შეზრდა ჭერ მომავალი კისრის მიდამოში ხდება, შემდეგ გრძელდება როგორც წინა, ისე უკანა მიმართულებით. უკუღო ამფიბიებში; ისევე, როგორც ლანცეტაში, ნერვული ნაოჭების შეზრდისას სხეულის უკანა ნაწილში ექტოდერმა გადაეზრდება ბლასტოპორს და ხურავს მას. ამის შედეგად, ნერვული მილი ნერვ-ნაწლავის არხით უკავშირდება ნაწლავს (სურ. 48). კუდიან ამფიბიებში ექტოდერმული ნაოჭების შეზრდა იმგვარად ხდება, რომ ბლასტოპორი ღიად რჩება და ნერვ-ნაწლავის არხი არ წარმოიქმნება.



სურ. 48. ბაყაყის ჩანასახის გასწვრივი კრილი: 1—ნერვული ლულა; 2—თავის ტვინი; 3—მეზოდერმა; 4—ნერვ-ნაწლავის არხი; 5—ჭორა; 6—წინა ნაწლავი, 7—ღვიძლის ნერვი.

ნერვული მილის წარმოქმნასთან ერთად იცვლება ჩანასახის შიდა ნაწილები. ყველაზე არსებითი ცვლილებები კი მეზოდერმის მასალაში ხდება.

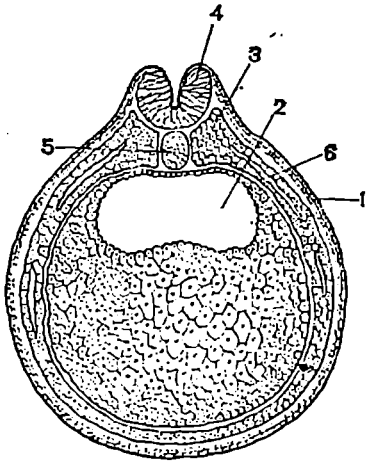
მთლიანი მეზოდერმული ნერგი, რომელიც ჭორდის ორივე მხრის გასწვრივ არის მოთავსებული, იყოფა ზურგის და მუცლის ნაწილებად. ზურგის მეზოდერმა უფრო მასიურია, ვიდრე

მუცლის მეზოდერმა და იშლება სეგმენტებად — სომიტებად. ეს პროცესი იწყება ჩანასახის წინა ნაწილში და ვრცელდება უკან.

მუცლის მეზოდერმა სეგმენტაციას არ განიცდის. ინარჩუნებს კავშირს ზურგის მეზოდერმასთან და ორი გვერდითი მეზოდერმული ფირფიტის სახით თავსდება ნაწლავის ორივე მხარეს.

სომიტების განვითარების პროცესში მასში გამოცალკევდება უბნები,

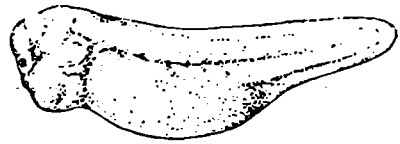
რომლებიც დიფერენცირდება სხვადასხვა ქსოვილად. სომიტის შუა ნაწილიდან — მიოტომიდან (სურ. 49) ვითარდება ჩონჩხის მუსკულატურა: გარეთა და შიგნითა ნაწილებიდან — ემბრიონული შემაერთებელი ქსოვილი — მეზენქიმა. ეს მე-



სურ. 49. ბაყაყის ჩანასახის განვითარების

ქროლი:

- 1 — ელექტროდერმა; 2 — ნაწლავი; 3 — სომიტი; 4 — ნერვული ღარი; 5 — ქორდა; 6 — კელომი;



სურ. 50. ბაყაყის თავკომბალა გამოჩენის სტადიაში;

ზენქიმა, რომელიც სომიტის გარე ნაწილიდან წარმოსდგა, — დერმატომი — ექტოდერმას ქვემოდან ამოეფინება და კანის შემაერთებელი ქსოვილად ვითარდება. სომიტის შიდა ნაწილის მეზენქიმური უჯრედები თავსდება ქორდის, ნერვული მილისა და ენტოდერმის შორის და ქმნის სკლეროტომს, რომლისგანაც ვითარდება დერმული ჩონჩხი და შემაერთებელი ქსოვილის მნიშვნელოვანი ნაწილი.

ცვლილებები ხდება აგრეთვე გვერდით მეზოდერმულ ფირფიტებში. პირველად ისინი მკვრივი წარმონაქმნებია, შემდეგ, დიფერენცირების პროცესში, მათში ნაპრალისებრი ღრუები ჩნდება და თითოეული გვერდითი ფირფიტა პარკად იქცევა. პარკის შიდა კედელს შიგნეულობის ანუ ვისცერალური ფურცელი ეწოდება, გარეთას კი — კედლისამყოლი, ანუ პარაიტალური. პირველი მიეზარდება ნაწლავს, მეორე — სხეულის კედელს, შიდა მხრიდან. ამ ფურცლებს შორის წარმოქმნილი ნაპრალეები წარმოადგენენ

სხეულის მეორეულ ღრუს — ცელომის ნერგს. გვერდითი ფირფიტების შემდგომი განვითარების პროცესში მეზოდერმის კედლები მუცლის ნაწილში ისე შეეზრდებიან ერთმანეთს, რომ პარიეტალური ფურცელი უერთდება პარიეტალურს, ვისცერალური კი ვისცერალურს. ამის შედეგად სხეულის მარჯვენა და მარცხენა ნაპრალისებრი ღრუები ერთდებიან ერთ ცელომურ ღრუდ. ზურგის მხარეზე, ნაწლავის ზევით, გვერდითი ფირფიტები იზრდება ერთმანეთის მიმართულებით, მაგრამ ერთმანეთს არ უერთდება. წარმოიქმნება ორმაგი ტიხარი — ზურგის მეზენტერიუმი, რომლის მეშვეობითაც ნაწლავი ჩამოეკიდება ზურგის კედელთან.

მეზოდერმის დიფერენცირების პარალელურად ყალიბდება ნაწლავიც, პირველადი ნაწლავის გვერდითი კედლების კიდევები ზურგის მხარეზე ერთმანეთს შეეზრდება და დასაწყისში ღია ენტოდერმული ღარი ნაწლავის მიღად გადაიქცევა (სურ. 49, 2). პირი წარმოიქმნება სხეულის წინა ნაწილში თავის ნაწლავის გარღვევის ადგილას. ანალური ხვრელი უკუდო ამფიბიებში ვითარდება ბლასტოპორის შეზრდის ადგილის ქვემოთ. კუდიანებში ნერვ-ნაწლავის არხის უქონლობის გამო, მთელი ბლასტოპორი ანალურ ხვრელად გადაიქცევა.

ჩანასახი ნერვული ნაოჭების დასშობამდე ინარჩუნებს მომრგვალო ფორმას, მაგრამ ნერვული მილის ჩაძირვასთან ერთად მისი გარეგნული ფორმა იცვლება: სხეული გრძელდება და, ტვინოვანი ბუშტების წარმოქმნის გამო, თავი ტანისაგან გამოცალკევდება (სურ. 50). ამავე დროს სხეულის უკანა ნაწილში ჩანასახეა კუდი. იგი ჩნდება ბლასტოპორის მიდამოში პატარა ნერგის სახით, რომელსაც კუდის კვირტი ეწოდება და რომელიც სწრაფად იწყებს ზრდას. ჩამოყალიბებულ კუდს აქვს ნერვული მილი და ქორდა გვერდებზე განლაგებული სომიტებით. კუდის სწრაფი ზრდა აპირობებს ჩანასახის სხეულის მნიშვნელოვან დაგრძელებას.

50-ე სურათზე გამოსახულ სტადიაში თავკომბალა გამოდის თავისი გარსებიდან. მაგრამ პირი მას ჯერ კიდევ არ გააჩნია. თავკომბალა ემაგრება წყალში მყოფ სხვადასხვა საგნებს თავის ქვედა მხარეზე განლაგებული მისაწოვრებით. პირის ღრუს წარმოქმნის შემდეგ იგი დამოუკიდებლად იწყებს კვებას და ძალიან მოძრავი ხდება.

ბაყაყს, ისევე როგორც კუდიან ამფიბიებს, ჩანასახოვანი განვითარების პერიოდი ხანმოკლე აქვს. მიუხედავად იმისა, რომ თავკომბალა შედარებით ადრეულ სტადიაში იჩეკება, მას უკვე საკმაოდ კარგად განვითარებული ორგანოები გააჩნია, რაც მას თავისუფლად ცხოვრების საშუალებას აძლევს.

ორგანოგენეზი. გამოჩეკამდე ცოტა ადრე თავკომბალას ტვინის

წინა ნაწილში გამოცალკევდება სამი პირველადი ტვინოვანი ბუშტი: წინა, შუა და უკანა. წინა სატვინე ბუშტი, ინტენსიური ზრდის გამო, გასცდება ქორდის წინა ბოლოს და გადმოეკიდება მასზე. წარმოიქმნება ნადრეკი, რომელიც საზღვრავს მიჯნას წინა და შუა ბუშტს შორის, უკანა ბუშტი კი თანდათანობით ვიწროვდება და იქცევა ზურგის ტვინის ლულად.



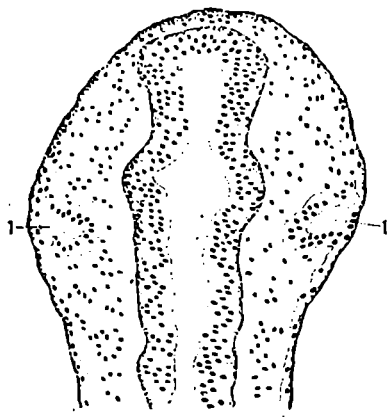
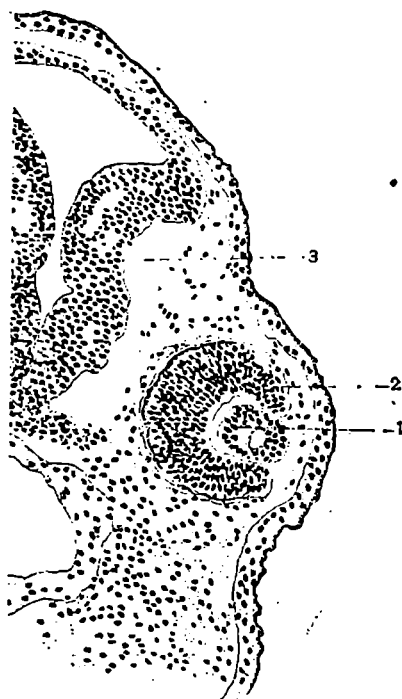
სურ. 51. თვალის განვითარება ბაყაყში:
1 — ბროლის ჩასახვა; 2 — თვალის თასი; 3 — თავის ტვინი.

ჩანასახს ძალიან ადრე უჩნდება თვალის ნერგი თვალის ბუშტების სახით, რომლებიც შუამდებარე ტვინის წყვილ გამობერილობას წარმოადგენს. ისინი ამოეზრდებიან საფარველ ექტოდერმას. მისკენ მიქცეული ბუშტის ნაწილი ჩაიზნიჭება და ორკედლიან თვალის თასად გადაიქცევა (სურ. 51). თასის შიდა, უფრო სქელი კედელი წარმოადგენს თვალის შუქშემგარძნებ ნაწილს — ბადურის ჩანასახს, ხოლო გარეგანი, თხელი ნაწილი — პიგმენტური

გარსისას. ბუშტის ჩაზნექვასთან ერთად, მის მფარავ ექტოდერმაში წარმოიქმნება გასქელებული ადგილი.

ეს არის თვალის შუქმტეხი ნაწილის — ბროლის — ნერგი, რომელიც თანდათან მოსცილდება ექტოდერმას და ღრუ ბუშტის სახით თავსდება თვალის თასის ღრმულში (სურ. 52).

ჯერ კიდევ ნერვული ნოჰების შეზრდის პროცესის დამთავრებამდე უკანა ტვინის ორსავე მხარეს ექტოდერმაში ჩნდება გასქელება — სასმენი პლაკოდების ნერგები. ისინი გამოეყოფიან ექტოდერმას სასმენი ბუშტუკების სახით (სურ.



სურ. 52. თვალის განვითარება ბაყაყში: 1 — ბროლი; 2 — თვალის თასი; 3 — თავის ტვინი.

სურ. 53. სასმენი პლაკოდების განვითარება (1) ბაყაყში.

53), რომლიდანაც ვითარდება შიდა ყური. ყოველი ბუშტუკის ირგვლივ თავს იყრის მეზენქიმური უჯრედები; ისინი განიცდიან გაზრტილებას და ქმნიან სმენის ორგანოს ჩონჩხს — სასმენი კაპსულას.

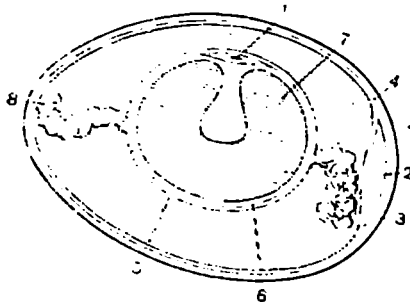
ამავე დროს ტვინის წინა ნაწილში ჩნდება ყნოსვის ორგანოს ნერგი, ექტოდერმული გასქელების სახით. ჩანასახოვანი განვითარების ბოლოს ყალიბდება ლაყუჩები.

ამგვარად, გარსებიდან გამოჩეკისას, ახალგაზრდა თავკომბალას საკმაოდ კარგად აქვს განვითარებული ნერვული სისტემა და გრძნობათა ორგანოები. მისი ნაწლავი წარმოადგენს უმარყუჟო სწორ მილს, სადაც მუცლის კედლის უჯრედები სავსეა ყვითრით, თავკომბალას

გაანია ლაყუჩები, მაგრამ არა აქვს არც კიდურები და არც ფილტვე-
ბი. ისინი ჩნდება მეტამორფოზის პროცესში — ლარვის მოზრდილ ფო-
რმად რთული გარდაქმნის დროს. მეტამორფოზის პროცესში ჯერ
ჩნდება უკანა კიდურები, შემდეგ — წინა, ჰრება კული და ლაყუჩები,
ჩნდება ფილტვები.

§ 14. ფრინველების განვითარება

კვერცხის აგებულება. ფრინველების ჩანასახთა განვითარება
გარეგანია, მაგრამ, ლანცეტასა და ამფიბიებისაგან განსხვავებით, მათი
განვითარება წყალში თავისუფლად კი არ ხდება, არამედ



სურ. 54. ქათმის კვერცხის გასწვრივი ზრილი:
1 — კვერცხუჯრედის ბირთვი; 2 — საჭაერო
კამერა; 3 — ნაჭუჭი; 4 — ნაჭუჭქვეშა
გარსი; 5 — ცილის სახლდარი; 6 — ყვითრის
გარსი; 7 — ყვითრა; 8 — ქალახი.

კვერცხის დამცველი მკვრივი
გარსის — ნ ა ჭ უ ჭ ი ს — შიგ-
ნით. ნაჭუჭი გარემოსაგან იზო-
ლაციას უკეთებს ჩანასახსა და
იმ საკვებ ნივთიერებათა მთელ
მარაგსაც. რომელიც აუცილე-
ბელია ემბრიონალური განვი-
თარებისა და ახალგაზრდა ორ-
განიზმის ჩამოყალიბებისათვის.

ფრინველის კვერცხუჯრედს
ყოველდღიურ ცხოვრებაში
კვერცხის გულს უწოდებენ. იგი
გაყოფილია ორ ნაწილად — უყ-
ვითრო და გაცილებით უფრო
დიდ, ყვითრის მასალით დატ-

ვირთულ ნაწილად. ყვითრის დაგროვება მკვეთრად ცვლის ხასიათს და
მთელ განვითარებას ართულებს.

ფრინველთა კვერცხუჯრედს მთელი კვერცხის მფარავ ნაჭუჭის გა-
რდა გაანია გარსები, რომელთაც მიეკუთვნება ნაჭუჭქვეშა გარსი და
ცილა (სურ. 54). ნ ა ჭ უ ჭ ქ ვ ე შ ა გ ა რ ს ი შედგება ორი თხელი,
ერთმანეთთან მჭიდროდ მიკრული აპკისაგან. კვერცხის ბლაგვ ბოლო-
ზე ისინი ერთმანეთს ცილდებიან და მათ შორის იქმნება პატარა. ჰაე-
რით სავსე სივრცე. ეს არის საჭაერო კამერა, საიდანაც ჩანასახი უანგ-
ბადს ღებულობს. კამერაში უანგბადის შევსება ხდება ნაჭუჭში არსე-
ბული წვრილი მილაკების მეშვეობით. ამავე მილაკებით გამოიყოფა
კამერაში დაგროვილი ნახშირორჟანგი, რომელიც ჩანასახის განვითა-
რების დროს ნივთიერებათა ცვლის შედეგად წარმოიქმნება.

ცილას განვითარების ადრეულ სტადიებზე დაცვის ფუნქცია

ეკისრება, იგი ყვეთრსა და განვითარებად ჩანასახს იცავს ნაჭუჭთან შეხებისგან. ამასთან, ცილა არის ჩანასახისათვის სითხის წყარო, ხოლო განვითარების მეორე ნახევარში მისი საკვები.

კვერცხუჯრედს კვერცხში ერთ დონეზე აჩერებს უფრო მკვრივი ცილოვანი ზონარები — ქალაზები, რომლებიც კვერცხის გულის ორი მოპირდაპირე პოლუსიდან მიემართება ნაჭუჭქვეშა გარსისაკენ. ქალაზების წყალობით კვერცხუჯრედს შეუძლია იტრიალოს თავისი სიგრძივი ლერძის ირგვლივ, ისე რომ შუა მდებარეობა არ შეიცვალოს.

კვერცხის გარსების არსებობა განვითარებისათვის ყველა საჭირო პირობას ვერ უზრუნველყოფს. ისინი ჩანასახს იცავენ მექანიკური ზემოქმედებისა და გამოშრობისაგან, მაგრამ ტენიან გარემოს არ ქმნიან.

შეგუების მნიშვნელოვან საშუალებას, რომელიც ხმელეთზე განვითარების პირობებში ჩნდება კვერცხში, წარმოადგენს ე. წ. ჩანასახგარეშე ორგანოების წარმოქმნა. მათ პირველ რიგში მიეკუთვნება ამნიონის (*amnion*—ჩანასახის ირგვლივი ბუშტი) ანუ წყლოვანი გარსი, იგი ქმნის სითხით სავსე ამნიონის ღრუს, რომელშიც იმყოფება განვითარებადი ჩანასახი. ამნიონთან ერთად წარმოიქმნება კიდევ ორი გარსი: სეროზული და სისხლძარღვოვანი — ალანტიოსი. ეს უკანასკნელი ფრინველების ჩანასახში სუნთქვისა და გამოყოფის ორგანოს წარმოადგენს.

ჩანასახის განვითარებისას ამნიონის არსებობის ან არარსებობის მიხედვით მთელი ცხოველები იყოფა *Anamnia* და *Amniota*. პირველების კვერცხები ვითარდება წყალში, მეორეების კი — ხმელეთზე. რიგი ამნიოტებისა, მაგალითად, ნიანგი და ზოგიერთი კუ ყოველთვის წყალში ცხოვრობს, მაგრამ მათი კვერცხები ვითარდება ხმელეთზე.

ჩანასახგარეშე ორგანოების წარმოქმნა დიდად ცვლის ემბრიონალური განვითარების საერთო სურათს. ეს გასაგებიც არის, რადგან ჩანასახოვან მასალაში მიმდინარე პროცესებს თან სდევს ჩანასახგარეთა ნაწილების განვითარება.

განაყოფიერება ფრინველებში კვერცხსავალის ზემო ნაწილში ხდება, საკვერცხიდან კვერცხის გამოსვლისთანავე. აქვე იწყება დაყოფა, რომელიც არასრული დისკოიდური ტიპით ხდება. კვერცხუჯრედი, რომელმაც უკვე დაიწყო განვითარება, კვერცხსავალში გადანაცვლებისას იფარება ცილის რამდენიმე შრით. კვერცხსავალის ქვედა, საგრძნობლად გაფართოებულ ნაწილში ცილა იფარება ჯერ ორი, თხელი ნაჭუჭქვეშა გარსით, ხოლო შემდეგ ნაჭუჭით.

რადგან ფრინველების უმრავლესობას განვითარება კვერცხსავალში ეწყება, მათი კვერცხი დადებისას უკვე დაყოფის ერთ-ერთ სტადიაშია (მაგ., მტრედის) ან გასტრულაციის სტადიაში (ქათამი). ამ უკანასკნელ

შემთხვევაში ჩანასახოვანი დისკო ორშირიანი ხდება. მისი გარეთა შრე ექტოდერმა — შედგება მაღალი უჯრედებისაგან, ხოლო შიდა — ენტოდერმა — წარმოდგენილია ყვითრზე გართხმული, ფაშარად განლაგებული უჯრედებით.

გასტრულაციის პირველი ფაზა. კვერცხის მკვეთრ გაყოფას ჩანასახოვან უყვითრო ნაწილად და ჩანასახგარეთა ყვითრის მასად, თან სდევს გასტრულაციის პროცესის შეცვლა.

ფრინველებში ენტოდერმა წარმოიქმნება არა ჩაზნექვით, როგორც ეს ლანცეტასა და ამფიბიებში ხდება, არამედ დისკოს შიდა შრის გამოყოფით. ე. ი. დელამინაციის გზით. ამ დროს უმნიშვნელო, მაგრამ მაინც განსაზღვრულ როლს ასრულებს გარე შრის უჯრედების შიგნით გადანაცვლება. ენტოდერმის გამოცალკეება სხვა ჩანასახოვანი უჯრედებისაგან ძალიან ადრე ხდება, რაც ახასიათებს მერობლასტური კვერცხების განვითარებას.

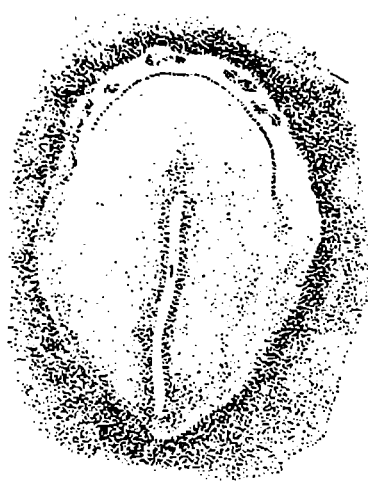
ჯერ კიდევ კრუხის დაჯდომამდე კვერცხის ჩანასახოვან დისკოში ჩანს მისი გაყოფა ცენტრალურ ნათელ ველად — *area pellucida* და მის ირგვლივ მყოფ მუქ ველად — *area opaca*. პირველის მიდამოში ენტოდერმული უჯრედები თავისუფლად არიან განლაგებული ექტოდერმის ქვეშ, მეორეში ისინი ქმნიან ყვითრზე მიკრულ მჭიდრო შრეებს.

გარე და შიდა ჩანასახოვანი ფურცლის წარმოქმნით ფრინველებში მთავრდება გასტრულაციის პირველი ფაზა.

გასტრულაციის მეორე ფაზა. კვერცხსავალში დაწყებული ქათმების კვერცხების განვითარება გრძელდება ან კრუხის ქვეშ ან ინკუბატორში 37°C ტემპერატურის და განსაზღვრული ტენიანობის პირობებში. უკვე 12 საათის შემდეგ ჩანასახოვან დისკოში აღინიშნება მნიშვნელოვანი ცვლილებები: *area pellucida*-ს ცენტრში საკმაოდ ნათლად გამოიყოფა შესქელება — ჩანასახოვანი ფარი, საიდანაც ჩანასახი ვითარდება. მას გარს ერტყმის ჩანასახგარეთა ბლასტოდერმა, რომელიც შედგება *area opaca*-სა და *area pellucida*-ს პერიფერიული ნაწილისაგან. ჩანასახგარეთა ბლასტოდერმა სწრაფად იზრდება ყვითრის ზედაპირზე და ისე შემოეზრდება მას, რომ ყვითრი საბოლოოდ ყვითრის პარკში მოექცევა. მუქი ველის გარეთა კიდე შემოზრდის კიდევ ეწოდება.

პირველი დღე-ღამის განმავლობაში ჩანასახოვან ფარში ნათლად მოჩანს ზოლი, რომელსაც პირველადი ზოლი ეწოდება (სურ. 55). იგი წარმოიქმნება უჯრედოვანი მასალის შესქელების შედეგად, რომელიც იწყება კრუხად ჯდომის პირველივე საათებიდან და განპირობებულია უჯრედების აქტიური გადანაცვლებით ჩანასახოვანი ფარის მიდამოში. უჯრედების მოძრაობას პირველადი ზოლის სწრაფი

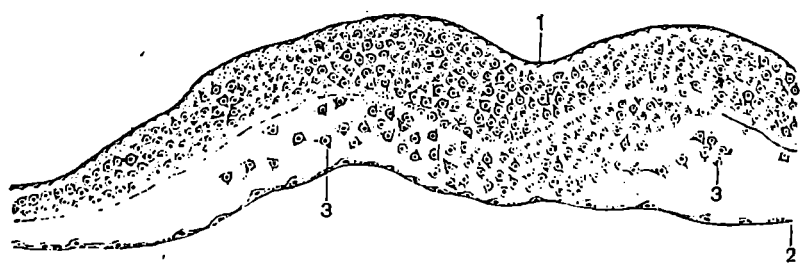
დაგრძელება მოსდევს. ერთდროულად იჭიმება მთელი ჩანასახოვანი ფარი და მსხლისებრ ფორმას იღებს. პირველადი ზოლის წინა ნაწილში ჩნდება გამსხვილება, რომელსაც პენზენის კვანძი ეწოდება.



სურ. 55. ქათმის ჩანასახი:
1 — პირველადი ზოლი.

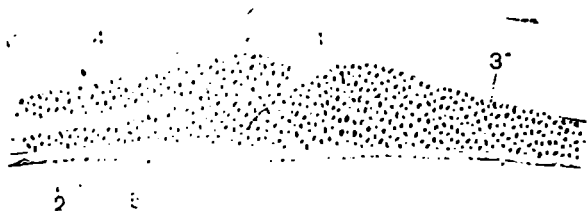
მარკირების მეთოდით დადგენილია უჯრედების გადანაცვლების მიმართულება და შედგენილია ჩანასახოვან ფარში პირველადი ზოლის წარმოქმნის სტადიაში მომავალი ორგანოების ნერგების მასალათა განაწილების რუკა. ნაჩვენებია, რომ პირველადი ზოლი არის მასალა, რომლიდანაც მეზოდერმა ვითარდება. პენზენის კვანძის წინ მოთავსებულია ქორდის ფირფიტის მასალა, მას გარს ერტყემის მომავალი ნერვული ფირფიტის ექტოდერმა. ჩანასახოვანი ფარის დანარჩენი ექტოდერმა ვითარდება კანის საფარველად. იგი გადადის ჩანასახგარეთა ექტოდერმაში.

მასალის მოძრაობა არ განისაზღვრება პირველადი ზოლისა და პენზენის კვანძის წარმოქმნით. ზოლის უჯრედები იწყებენ ჩანასახის შიგნით მიგრირებას, რის შედეგადაც პირველადი ზოლის შუა ნაწილში ჩნდება გასწვრივ მდებარე ჩაღრმავება — პირველადი ღარი. მის წინა ნაწილში, პენზენის კვანძის მიდამოში, აღმოცენდება ფოსო, რომელსაც თავის ანუ პირველად ფოსოს უწოდებენ (სურ. 56).



სურ. 56. ქათმის ჩანასახის განივი კრილი პირველადი ღარის სტადიაზე:
1 — პირველადი ღარი; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა.

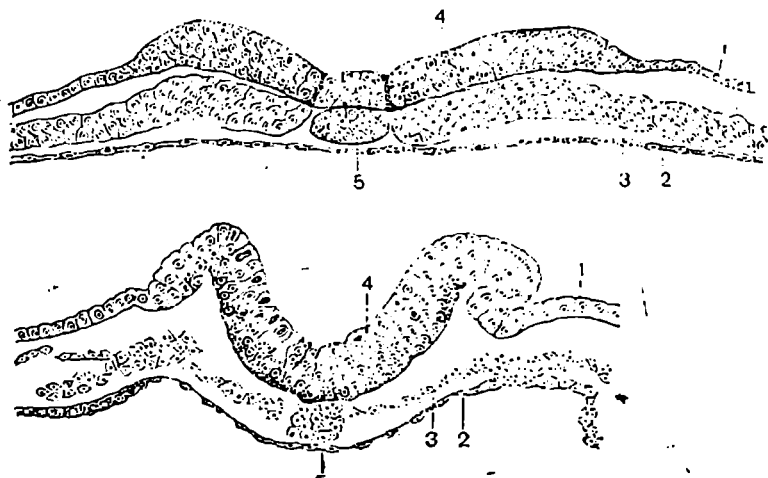
პირველადი ფოსოს წინა კიდის ადგილას იწყება მასალის გადაადგილება ჩანასახის შიგნით. გასტრულაციის პროცესში ჯერ გადაინაცვლებს ქორდის მასალა, რომელიც ამოეკეცება ფოსოს კიდეს და მკვრივი ზონარის სახით მიიწევეს ექტოდერმასა და ენტოდერმას შორის და თავის ანუ ქორდული გამონაზარდის სახელწოდებას ატარებს (სურ. 57). მოხვდება თუ არა შიგნით, ქორდული გამონაზარდი მნიშვნელოვნად გრძელდება, მასთან ერთად გრძელდება მის ზემოთ მოთავსებული ნერვული ფირფიტის ექტოდერმაც. შეკვეცის ადგილზე თავის გამონაზარდი ენტოდერმას ეხება, მაგრამ მასთან არ არის დაკავშირე-



სურ. 57. ქათმის ჩანასახის სივრცითი კრილი:

1 — პირველადი ფოსო; 2 — ენტოდერმა; 3 — პირველადი ზოლი; 4 — ნერვული ფირფიტის მასალა; 5 — ქორდის გამონაზარდი.

ბული და წინ მოძრაობის გამო სრულიად სცილდება მას. ამავე დროს პირველადი ზოლის მასალა ამოეკეცება ქვემოთ პირველადი ღარის კიდევებს და ჩანასახის შიგნით მიიწევეს წინ ექტოდერმასა და ენტოდერ-



სურ. 58. ქათმის ჩანასახის განივი კრილი ღია ნერვული ფირფიტის სტადიაზე: 1 — ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 4 — ნერვული ფირფიტა; 5 — ქორდა.

მას შორის. ასე წარმოიქმნება მეზოდერმა, რომელიც გადაადგილების შედეგად აღმოჩნდება ქორღული გამონაზარდის ორივე მხარეზე. მეზოდერმული ფრთების თავისუფალი ბოლოები სცილდება ჩანასახოვანი ფარის მიდამოს და გადადის ჩანასახგარეთა მეზოდერმაში.

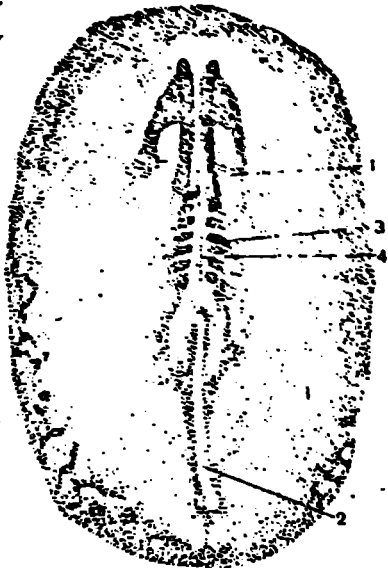
ამით გასტრულაცია მთავრდება — წარმოიშვა სამი ჩანასახოვანი ფურცელი. ისევე, როგორც ამფიბიებში, ქორდისა და მეზოდერმის მასალები აქტიურად გადაინაცვლებენ შიგნით და ლაგდებიან ჩანასახის სხეულის გასწვრივ, ზურგის მხარეზე, ნერვული ფირფიტის ექტოდერმის ქვეშ (სურ. 58). პირველადი ფოსოს წინა კიდე, თავისი მნიშვნელობით შეესაბამება ამფიბიების ბლასტოპორის დორზალურ ტუჩს, რადგან სწორედ ამ ადგილას მომავალი ქორღული ფირფიტა გადაინაცვლებს ჩანასახის შიგნით. პირველადი ღარის კიდეები, სადაც ამოიკეცება მეზოდერმული მასალა, წარმოადგენს ბლასტოპორის გვერდით ტუჩებს. მაგრამ თუ ამფიბიებში, გასტრულაციის პროცესში, სამივე ჩანასახოვანი ფურცელი ერთდროულად ჩნდება, ფრინველებში გასტრულაცია იყოფა შემდეგ თანმიმდევრულ პროცესებად: ენტოდერმის ადრეული წარმოქმნა (მაგალითად, ქათმებში, კვერცხის დადებამდე), პირველადი ზოლისა და ჰენზენის კვანძის ჩამოყალიბება და, ბოლოს, ქორდისა და მეზოდერმის მასალის გადაინაცვლება, რაც ფრინველებში ენტოდერმის ადრეული გამოცალკევების გამო მისგან დამოუკიდებლად მიმდინარეობს.

ღერძული ორგანოების ჩანასახა. გასტრულაციის პროცესების დამთავრების შემდეგ ფრინველებში, ისევე, როგორც ამფიბიებში, ნერვული სისტემის მასალა ჯერ კიდევ ზედაპირზე რჩება და ფირფიტის სახით ქორდის ზემოთ მდებარეობს. დანარჩენ ექტოდერმასთან შედარებით ნერვული ფირფიტა ბევრად უფრო სქელია და შედგება მაღალი პრიზმული უჯრედებისაგან.

ნერვული ფირფიტის კიდეებზე ჩნდება ნერვული ნაოჭები, რომლებიც ვითარდება სხეულის წინა ბოლოდან უკანისაკენ. ისევე, როგორც ამფიბიებში, ეს ნაოჭები ერთმანეთის მიმართულებით იზრდება, ხოლო ნერვული ფირფიტა ძლიერ იღუწება და იქცევა ღარად (სურ. 59). მისი კიდეები თანდათან შეერთდება და წარმოიქმნება ნერვული მილი, რომელიც ნაოჭების ექტოდერმული კიდეების შეზრდის გამო იძირება ჩანასახის შიგნით. ნერვულ მილში ყალიბდება ნერვული სისტემის არხი, რომელიც მნიშვნელოვნად ფართოვდება წინა ნაწილში, იქ, სადაც თავის ტვინი ვითარდება.

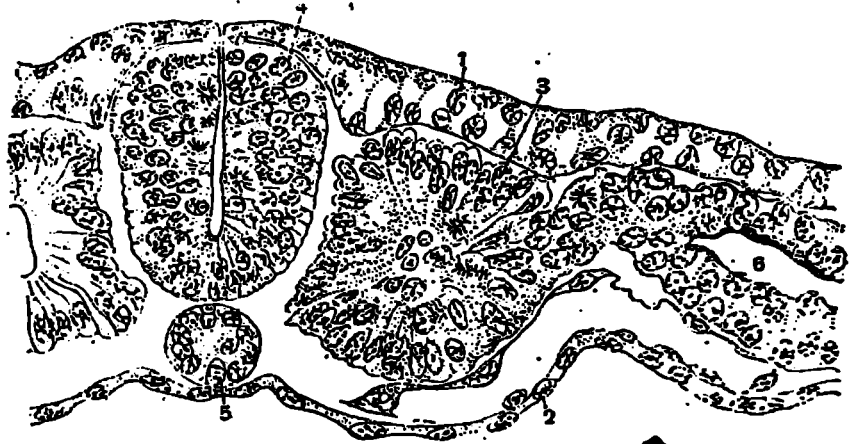
იმ დროს, როცა ჩანასახის ზედაპირზე მიმდინარე ცელოლაქს, ნერვული მილის ჩამოყალიბება მოსდევს, მის შიგნით იწყება მეზოდერმის დიფერენცირება. ზურვის მეზოდერმა იყოფა სამი ტიპად (სურ. 60.6). გვერდითი ფორვოტები, ისევე როგორც ამჟამად ში. სევერტაციას, არ განიცდის ისინი იზონიებიან შიგნულბინ (ვისცერალურ) და კვლასა-ყოლ (პარიეტალურ) ფურცლებად. ფურცლებს შიგნით განჩნლი ღრუ წარმოადგენს ცელომის ნერვს (სურ. 60.6). ნერვული მილის ჩამოყალიბების და მეზოდერმის დიფერენცირების პარალელურად ენტოდერმული ფირფიტა თითქოს შეიზნჩება ჩანასახის შიგნით და ნაოქის სახით სხეულის მთელ სიგრძეზე განლაგდება.

ამგვარად, ღერძულ ორგანოთა ნერგების ურთიერთგანლაგება, ნერვული მილის ჩამოყალიბება და მეზოდერმის დიფერენცირება ლანცეტაში, ამფიბიებსა



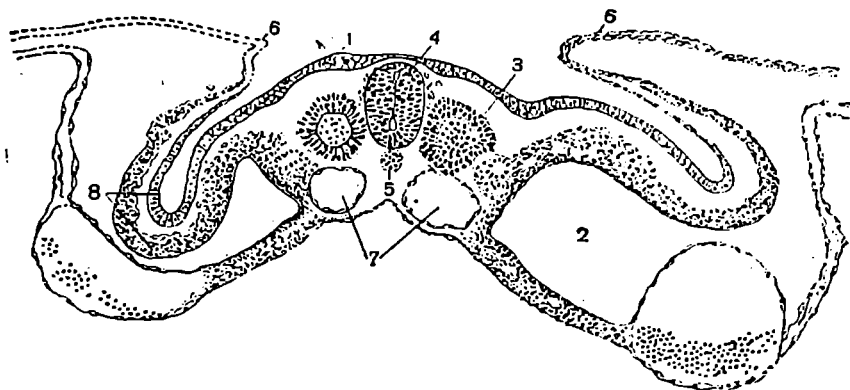
სურ. 59. ქათმის ორი დღის ჩანასახი: 1—ნერვული ღარი; 2—პარველადი ღარი; 3—სომიტები; 4—ქორდა.

ამგვარად, ღერძულ ორგანოთა ნერგების ურთიერთგანლაგება, ნერვული მილის ჩამოყალიბება და მეზოდერმის დიფერენცირება ლანცეტაში, ამფიბიებსა



სურ. 60. ქათმის ჩანასახის განივი კრილი ნერვული მილის წარმოქმნის სტადიაში: 1—მეტოდერმა; 2—ენტოდერმა; 3—სომიტი; 4—ნერვული მილი; 5—ქორდა; 6—ცელომი.

და ფრინველებში ერთმანეთის მსგავსად მიმდინარეობს. განსხვავებაა ენტოდერმის წარმოქმნის წესსა და ნაწლავის ჩამოყალიბებაში. ეს აიხსნება დისკოიდური განვითარების თავისებურებით, რომლის დროსაც ღერძული ორგანოების ჩასახვა ხდება მაშინ, როცა ყველა ჩანასახოვანი მასალა, მათ შორის ენტოდერმაც, ჯერ ყვითრზეა გართხმული. ნაწლავის მილი წარმოიქმნება უფრო გვიან, ჩანასახის სხეულის ყვითრისაგან გამოყოფის შემდეგ, და დაკავშირებულია იმ ცვლილებებთან, რომელთაც ადგილი აქვს ჩანასახგარეთა მასალაში.

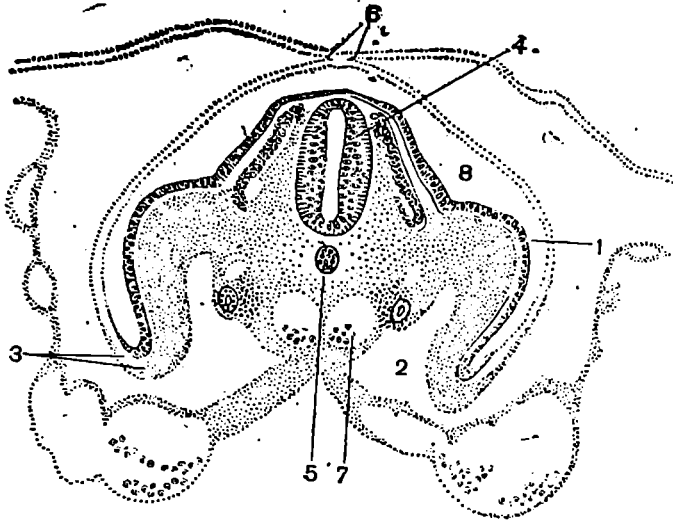


სურ. 61. ქათმის ჩანასახის განივი კრილი ჯდომის შესამე დღეს:
 1 — ექტოდერმა; 2 — ცელომი; 3 — სომიტი; 4 — ნერვული მილი; 5 — ქორდა;
 6 — ამნიონის ნაოჭები; 7 — სისხლგამტარო ძარღვები; 8 — სხეულის ნაოჭი.

ჩანასახგარეთა ნაწილების წარმოქმნა. ჩანასახის სხეულის გამოცალკევება ყვითრისაგან. ფარში მიმდინარე პროცესების პარალელურად ზრდას განაგრძობს დისკოს ჩანასახგარეთა ნაწილიც, რომელიც შედგება აგრეთვე ექტოდერმის, ენტოდერმისა და მეზოდერმისაგან და ფარის იმავე დასახელების ფურცლების უშუალო გაგრძელებას წარმოადგენს. ჩანასახგარეთა მეზოდერმის ზრდისას იგი დაყოფილი რჩება პარიეტალურ და ვისცერალურ ფურცლებად. ჩანასახგარეთა ენტოდერმა და მეზოდერმის ვისცერალური ფურცელი შემოეზრდება ყვითრს და ქმნის ყვითრის პარაკის კედელს.

ყვითრის პარაკის წარმოქმნასთან ერთად ჩანასახთან ახლო მდებარე ჩანასახგარეთა მასალიდან ვითარდება გარსების ძალიან რთული სისტემა, რომელსაც, სწორი იქნება, ჩანასახგარეთა ორგანოები ვუწოდოთ. მათი წარმოქმნის დაწყებასთანაა დაკავშირებული ყვითრისაგან ჩანასახის სხეულის გამოყოფა. ნერვული მილის და ქორდის ჩამოყალიბებასთან დაკავშირებით, ჩანასახი იწყებს აწევას ჩანასახოვანი დისკოს ზემოთ, მისი სხეულის ირგვლივ ჩნდება ნაოჭი, რომელიც

ამნიონის ნაოჭების შეერთებამდე უკანა ნაწლავის მუცლის კიდეზე ჩნდება პარკისმაგვარი გამონაზარდი. ეს არის საშარდე პარკის ნერგი, რომელსაც ალანტოისი ეწოდება (allantoides — ძეხვისმაგვარი).



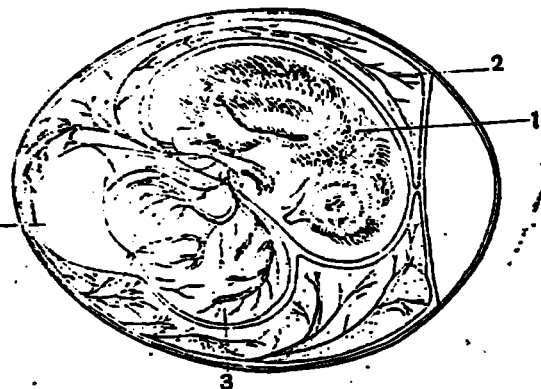
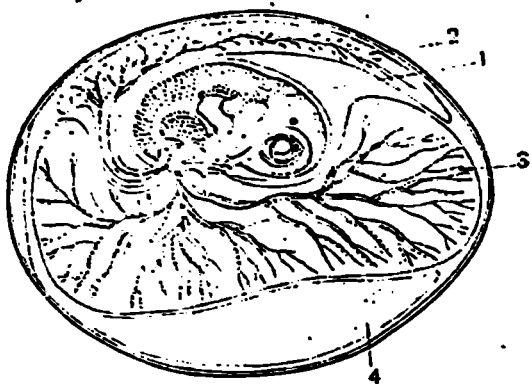
სურ. 62. ქათმის ჩანასახის განივი ჰორიზონტალური კვეთის მესამე დღის ბოლოს: 1 — ექტოდერმა; 2 — ცელომი; 3 — სხეულის ნაოჭი; 4 — ნერვული მილი; 5 — ქორდა; 6 — ამნიონის ნაოჭი; 7 — სისხლგამტარი ძარღვი; 8 — ამნიონის ღრუ.

ალანტოისი ჩნდება უმნიშვნელო გასქელების სახით ნაწლავის ერთ მხარეზე. იგი ჰიპლარით გამოდის და ძალიან სწრაფად ჩაიზრდება ამნიონისა და სეროზულ გარსებს შორის კვერცხის იმ ნაწილში, სადაც მოთავსებულია ჩანასახი. ჩანასახის ერთი მხრიდან მეორეზე გადასვლის შედეგად ალანტოისი ბოლოს და ბოლოს შემოეხვევა ამნიონსა და ყვითრის პარკს, უფრო მოგვიანებით კი — ცილასაც და შეაღწევს სეროზულ გარსსა და ყვითრის პარკს შორის (სურ. 63). ალანტოისის ის ნაწილი, რომელიც ჩანასახის სხეულში რჩება, შემდეგში ვითარდება საშარდე ბუშტად.

ალანტოისთან ერთად ჩანასახის სხეულიდან გამოიზრდება ეგრეთ წოდებული ჰიპლარის სისხლძარღვები. ალანტოისის მეზოდერმულ ფურცელში, რომელიც შეეზრდება სეროზული გარსის მეზოდერმას, ვითარდება კაპილარების ხშირი ბადე. იგი განსაკუთრებით განვითარებულია ალანტოისის იმ ნაწილში, რომელიც თავსდება კვერცხის ბლაგვ ბოლოზე, საპაერო კამერასთან ახლოს, იქ სადაც აირცვლა მიმდინარეობს.

სისხლძარღვები, რომლებიც ვითარდება საყვითრე პარკის კედელში ხელს უწყობს ყვითრის მოხმარებას. ამის გარდა, ადრეულ სტადიაში

ისინი ჩანასახის სუნთქვის ფუნქციას ასრულებენ. ალანტოისის განვითარების შემდეგ კი ამ ფუნქციას უყვევ ალანტოისის სისხლძარღვები ახორციელებენ. ფრინველებში ალანტოისი აგრეთვე ჩანასახის გამოყოფის მნიშვნელოვანი ორგანოა. მასში გროვდება აზოტოვანი ცელის პროდუქტები, რომლებიც ჩანასახის ნაჭუჭში განვითარების გამო გარეთ ვერ გამოიყოფა. გარეთ გამოსაყოფი ნივთიერებანი სისხლიდან ალანტოისის ღრუში მისი სისხლძარღვებით სვლებიან.



ამგვარად, ჭიპლარში გაივლის ყვითრის სადინარი და ალანტოისი ჭიპლარის სისხლძარღვებით. ჩანასახის განვითარებასთან ერთად ყვითრი თანდათან შეითვისება. ყვითრის პარკი მცირდება და ბოლოს მისი ნარჩენები ჭიპის ხვრელით შეიზიდება ჩანასახის შიგნით. სეროზული

ში გაივლის ყვითრის სადინარი და ალანტოისი ჭიპლარის სისხლძარღვებით. ჩანასახის განვითარებასთან ერთად ყვითრი თანდათან შეითვისება. ყვითრის პარკი მცირდება და ბოლოს მისი ნარჩენები ჭიპის ხვრელით შეიზიდება ჩანასახის შიგნით. სეროზული

სურ. 63. ქათმის ჩანასახის განვითარება: 1 — ჩანასახი; 2 — ალანტოისი; 3 — ყვითრის პარკის სისხლგამტარი ძარღვების ველი; 4 — ცილა.

გარსი და ალანტოისი განიცდიან რელუქციას, ამოშრება ამნიონიც. წიწილა საჰაერო კამერიდან შეისუნთქავს ჰაერს და გამოტეხს ნაჭუჭს.

§ 15. ძუძუმწოვრების განვითარება

ცოცხლად შობა. ცხოველების წყლიდან ხმელეთზე გადმოსვლასთან ერთად შეიცვალა გარემო პირობებიც და ჩანასახმა განვითარება დაიწყო ან კვერცხში, როგორც ფრინველებში და ქვეწარმავლებში, ან სპეციალურ ორგანოში — ს ა შ ვ ი ლ ს ნ ო შ ი, როგორც უმრავლეს ძუძუმწოვრებშია. პირველ შემთხვევაში განვითარებისთვის აუცილებელ საკვებ ნივთიერებათა მთელ მარაგს კვერცხის ცილა და ყვითრი შეიცავს. მეორე შემთხვევაში ჩანასახის საკვები წყაროა ის 11. 5. მანუილოვა

ნივთიერებები, რასაც იგი დედის ორგანიზმიდან ღებულობს. ამასთან დაკავშირებით ძუძუმწოვართა დიდი უმრავლესობის კვერცხუჯრედმა ევოლუციის პროცესში მეორედ დაკარგა ყვითრი და ძალიან პატარა ზომისა გახდა.

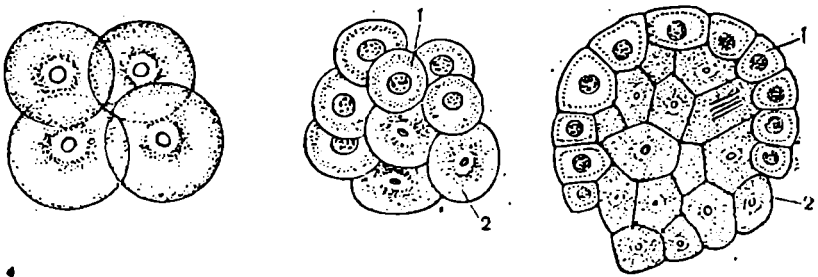
დედის საკვებ ნივთიერებათა ხარჯზე განვითარება აპირობებს ჩანასახის მკიდრო კონტაქტს დედის ორგანიზმთან და ცოცხლად შობას. მაგრამ უნდა აღინიშნოს, რომ ეს უკანასკნელი ახასიათებს აგრეთვე უმდაბლეს ხერხემლიანების ზოგიერთ წარმომადგენელს, მაგალითად, თევზებს, ამფიბიებს და სხვ. ოღონდ ძუძუმწოვრებისგან განსხვავებით, რომელთა ჩანასახების ნივთიერებათა ცვლა დედის სისხლის მეშვეობით ხორციელდება, უმდაბლეს ხერხემლიანებში ჩანასახის ურთიერთობა დედის სხეულთან ბევრად უფრო მარტივია. მღვდრის სასქესო გზებია უმთავრესად ჩანასახის ჩასახვის ადგილი, რომლის განვითარება ძირითადად კვერცხის ყვითრის ხარჯზე ხორციელდება, რის გამოც შენარჩუნებულია კვერცხის დიდი ზომები.

ძუძუმწოვრები წარმოდგენენ ცხოველთა ფართო ჯგუფს, რომელთა ემბრიონული განვითარება ხასიათდება დიდი მრავალფეროვნებით. ამჟამად მცხოვრებ ძუძუმწოვრებს შორის შეიძლება ვნახოთ თანდათანობით გადასვლა კვერცხმდები ფორმებიდან, რომელთა განვითარება კვერცხის საკვები მარაგის ხარჯზე ხდება, ისეთ ფორმებად, როგორცაა პრიმატები, რომელთა კვერცხებს ყვითრი მთლიანად დაუკარგავთ და ჩანასახები დედის ორგანიზმთან რთულ ურთიერთკავშირში არიან.

კვერცხისმდებელ ძუძუმწოვართა განვითარება. კვერცხისმდებელ ძუძუმწოვრებს მიეკუთვნება იქედნე და იხვნისკარტა. იქედნე, ჩვეულებრივ, თავის ჩანთაში ერთ კვერცხს ატარებს, იხვნისკარტა რამდენიმე კვერცხს ღებს ბუდეში. ამ ცხოველების კვერცხები ყვითრის შეიცავენ, რის გამოც ისინი უფრო დიდი ზომისანი არიან, ვიდრე სხვა უმრავლეს ძუძუმწოვართა კვერცხები. კვერცხებში ყვითრის არსებობა აპირობებს დაყოფის დისკოიდურ ტიპს. კვერცხიდან გამოჩეკილი მოდგმა იკვებება დედის კანის ჭირკვლების სეკრეტით.

ჩანთოსან ძუძუმწოვართა განვითარება. საშვილოსნოს შიგნით განვითარება, რომელსაც ახასიათებს დედის ორგანიზმთან ჩანასახის ურთიერთობის მარტივი ფორმა, პირველად აღმოჩენილი იყო ჩანთოსნებში. ამ ცხოველების კვერცხუჯრედ შეიცავს ყვითრის უმნიშვნელო რაოდენობას, რის გამოც იგი ბევრად პატარაა კვერცხმდებლების კვერცხუჯრედზე. განაყოფიერების შემდეგ კვერცხს გარს ერთყმის ცილოვანი და თხელი ნაჭუჭოვანი გარსები. დაყოფის დაწყებისთანავე ყვითრი გამოძევდება კვერცხუჯრედიდან და რჩება მომრგვალო წარმონაქმნის სახით. კვერცხუჯრედი მთლიანად იყოფა, მაგრამ

ამ დროს ვლინდება არასრული დაყოფის შედეგად შემორჩენილი ზოგიერთი ნიშანი: პირველი სამი ღარი მერიდიანულია, რაც ახასიათებს მხოლოდ დაყოფის დისკოიდურ ტიპს. წარმოშობილი ბლასტომერები შემოეზრდებიან ყვითრს და ქმნიან ბუშტუკის კედელს, რომელიც შეიცავს ცილასთან შერეულ გათხევადებულ ყვითრს. მაგრამ ჩანთოსნებში ყვითრის რაოდენობის სიმცირის გამო ყვითრის ენტოდერმა არ წარმოიქმნება. ბუშტუკის კედლის მცირე უბანზე ჩნდება ჩანასახოვანი ფარი, რომლის მიდამოში ვითარდება ჩანასახი. მისი კვება ხორციელდება საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსის ჯირკვლების მიერ გამოყოფილ საკვებ ნივთიერებათა შეწოვით. ჩანთოსანთა ახლადშობილნი მცირე ზომისანი არიან, და თავის განვითარებას დედის ჩანთაში ამთავრებენ.



სურ. 64. ღამურას კვერცხის დაყოფის პირველი სტადიები:
1 — ჩანასახგარეთა და 2 — ჩანასახოვანი ბლასტომერები.

პლაცენტარულ ძუძუმწოვართა განვითარება. დედის ორგანიზმთან ჩანასახის რთული ურთიერთობა მყარდება პლაცენტარულ ძუძუმწოვრებში. მათი კვერცხუჯრედები პრაქტიკულად მოკლებულია ყვითრს და მთლიანად იყოფა. მაგრამ ბლასტომერთა რიცხობრივ ზრდაში სწორი თანმიმდევრობა არ შეინიშნება. ასეთი დარღვევა შეპირობებულია ჩანასახოვან და ჩანასახგარეთა ბლასტომერების აღრეული გამოყოფით. ზოგიერთ ძუძუმწოვარში დაყოფის პირველივე სტადიებიდან აღინიშნება უფრო მსხვილი მუქი ჩანასახოვანი და ნათელი ჩანასახგარეთა ბლასტომერები (სურ. 64). ფრინველთა განვითარების პროცესში მასალის ასეთ გამოყოფას ადგილი აქვს მხოლოდ დაყოფის დამთავრებისას. ჩანასახოვანი და ჩანასახგარეთა ბლასტომერების გაყოფა დამოუკიდებლად მიმდინარეობს, რის გამოც დაყოფის სინქრონულობა ირღვევა, სწორედ ამით არის გამოწვეული ის, რომ ძუძუმწოვრებში ბლასტომერების საერთო რიცხვის ზრდა გამოიხატება შემდეგი რიცხვებით: 1, 2, 3, 5, 9 ან 1, 2, 4, 7, 10, და არა ორჯერადით, როგორც ეს სრული თანაბარი დაყოფის დროს ხდება (მაგალითად, ლანცეტაში).

დაყოფის შედეგად წარმოიქმნება ბლასტოდერმული ანუ ჩანასახოვანი ბუშტუკი, რომელშიც ჩანასახგარეთა ბლასტომერები თავსდებიან ჩანასახოვანის ირგვლივ. ბუშტუკი შეესაბამება ბლასტულას, მაგრამ თავისი აღნაგობით მისგან განსხვავდება. ამ სტადიაზე ჩანასახი შეიჭრება საშვილოსნოს კედელში.

ვინაიდან ჩანასახი საკვებ ნივთიერებებს დედისაგან ღებულობს, დიდი მნიშვნელობა აქვს მასთან კონტაქტის ადრე დამყარებას. ეს კონტაქტი სწორედ ჩანასახგარეთა ნაწილების მონაწილეობით ხორციელდება, რომლებიც გამოიყო ჯერ კიდევ დაყოფის სტადიაში. სწორედ ჩანასახოვანი მასალის არაჩანასახოვანიდან ადრეულ გამოყოფაში მდგომარეობს ძუძუმწოვართა განვითარების ერთ-ერთი თავისებურება.

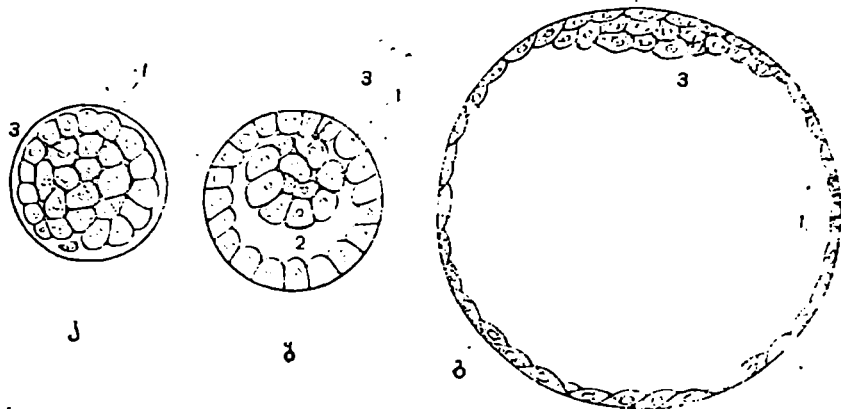
უჯრედთა ის შრე, რომელიც ბლასტომერული ბუშტუკის ჩანასახგარეთა ნაწილს წარმოადგენს, ჯერ მონაწილეობს ჩანასახის საშვილოსნოს ლორწოვან გარსზე მიმაგრებაში, ხოლო შემდეგ მის კვებაში. ამ უჯრედულ შრეს ტროფობლასტი ეწოდება. მისი ზემოქმედებით საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსი თანდათანობით ირღვევა და ჩანასახი მის კედელში ეფლობა. განვითარების პირველ სტადიებში ჩანასახის საკვებია საშვილოსნოს კედლის უჯრედთა დაშლის პროდუქტები და მისი ჩირკვლების გამონაყოფი.

მოგვიანებით თავს იჩენს თავისებურებაწი, რომლებიც ძუძუმწოვართა ცალკეულ პლანცენტალურ წარმომადგენლებს ახასიათებს და რომლებიც, როგორც აღინიშნა, თავისი ემბრიონული განვითარებით დიდად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ჩვენ აქ შემოვიფარგლებით ბოცვერის გასტრულაციისა და ღერძული ორგანოების ჩანასახის აღწერით. ბოცვერის განვითარებაში ნათლად ჩანს განვითარების მერობლასტური ტიპის ნიშნები, რომლებიც მან მემკვიდრეობით მიიღო ქვეწარმავლებისაგან. ამავე დროს ვლინდება ის თავისებურებანი, რომელიც ახასიათებს ძუძუმწოვართა განვითარებას.

გასტრულაცია. საშვილოსნოს კედლის ლორწოვან გარსში ჩაფლობის შემდეგ ბოცვერის ბლასტოდერმული ბუშტუკი ძლიერ დიდდება. ეს ხდება იმ ჩანასახგარეთა ნაწილის ზრდის გამო, რომელიც ბუშტუკის კედელს ქმნის. ამ სტადიაში ჩანასახოვანი უჯრედები მჭიდრო გროვის სახით მიკრულია ბუშტუკის კედლის პატარა უბანზე და მას ჩანასახოვან კვანძს უწოდებენ (სურ. 65). ბლასტოდერმული ბუშტუკის ზრდასთან ერთად კვანძში უჯრედების განლაგების ხასიათი იცვლება. ისინი წესიერად ნაწილდებიან ბუშტუკის კედელზე, გაერთხმებიან და მჭიდროდ ეკვრიან მას. ამასთან, კვანძი ბრტყელდება და ფირფიტის ფორმას ღებულობს. ჩანასახოვანი ფურცლებისა და ჩანასახის სხეულის ჩამოყალიბების ყველა მომდევნო

პროცესი, ფრინველების ჩანასახოვანი დისკოს მსგავსად, ამ ფირფიტაში მიმდინარეობს.

უპირველეს ყოვლისა ხდება ფირფიტის უჯრედოვანი მასალის გაზღუეჩა და ორი ფურცლის წარმოქმნა: გარეთა — ექტოდერმის, რომელიც უფრო მაღალი და მსხვილი უჯრედებისაგან შედგება და შიგნითა — ენტოდერმისა, რომელიც წარმოდგენილია პატარა და ბრტყელი უჯრედებით. ჩანასახოვანი უჯრედების წარმოქმნის შემდეგ ფირფიტის შუა ნაწილში მკაფიოდ გამოიყოფა ჩანასახოვანი ფარეჩ, რომელიც სავსებით შეესატყვისება ფრინველების ფარს. ისევე, რო-



სურ. 65. შინაური კურდღლის კვერცხის განვითარების ადრეული სტადიები (ა, ბ, გ):
1 — ტროფობლასტი; 2 — დაყოფის ღრუ; 3 — ჩანასახოვანი კვანძი.

გორც ფრინველებში, მის შუა ნაწილში ჩნდება პირველადი ზოლი ჰენზენის კვანძით, შემდეგ თავის ფოსო და პირველადი ღარი, რასაც მოჰყვება ქორდისა და მეზოდერმის მასალის გადანაცვლება ჩანასახის შიგნით. ქორდის ზემოთ მოთავსებული ექტოდერმა წარმოადგენს ნერვული სისტემის ნერგს.

ამგვარად, ჩანასახოვანი ფურცლების წარმოქმნა და გასტრულაციის მთელი პროცესი ძუძუმწოვრებში მიმდინარეობს იმ წესით, რომელიც დამახასიათებელია მერობლასტური კვერცხებისათვის, თუმცა ძუძუმწოვართა კვერცხი პოლობლასტურ ტიპს ეკუთვნის.

ღერძითი ორგანოების ჩასახვა და ჩანასახგარეთა ნაწილების წარმოქმნა. ქორდის ზემოთ მდებარე ნერვული ფირფიტა გადაიქცევა ნერვულ მილად. მეზოდერმა დიფერენცირდება სომიტებად და გვერდით ფირფიტებად. მეზოდერმის პარიეტალურ და ვისცერალურ ფურცლებს შორის წარმოქმნილი ღრუ ცელომის ჩანასახია, რომელიც ეპზოცელომად გადაიქცევა. ისე, როგორც ფრინვე-

ლებში, ენტოდერმიდან ყალიბდება ნაწლავის მილი, რაც ყვითრის პარკისაგან ჩანასახის სხეულის გამოყოფასთან ერთად მიმდინარეობს.

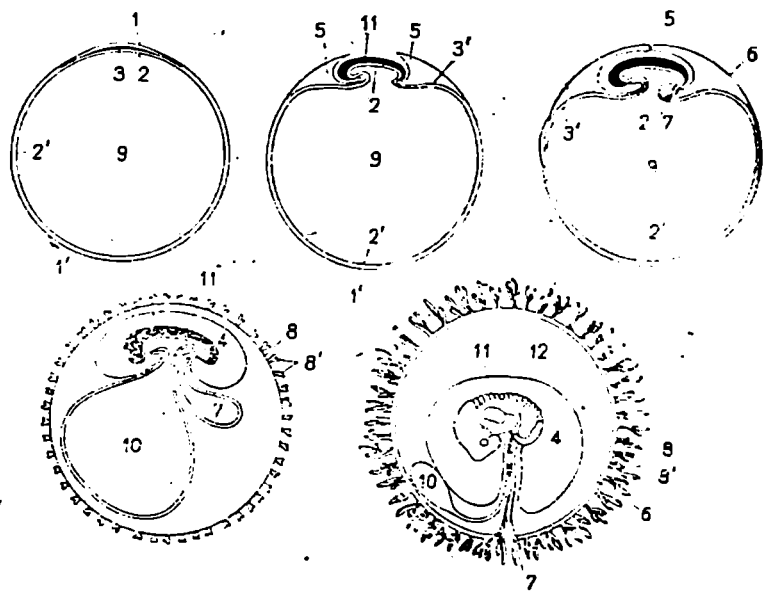
ჩანასახოვან ფარში მიმდინარე ცვლილებებთან ერთად, რის შედეგადაც ორგანოების ჩანასახები წარმოიქმნება, იწყება ჩანასახგარეთა ნაწილების — ამნიონისა და ალანტოისის განვითარება.

ღერძითი ორგანოების ჩასახვის სტადიაში ჩანასახი მთლიანად დაფარულია ტროფობლასტით. ტროფობლასტის ის ნაწილი, რომელიც ფარის ზემოთ მდებარეობს, ცოტახანს არსებობს. ჩანასახოვანი გარსების წარმოქმნის წინ იგი განიწოვება და ქრება. ამის შედეგად, ფარის ექტოდერმის კიდეები შეეზრდებიან ტროფობლასტის დარჩენილ ნაწილს. წარმოიქმნება მთლიანი, ექტოდერმული შრე, რომელშიც ჩანასახოვანი ექტოდერმა გადადის ტროფობლასტის ექტოდერმაში. ამავე დროს იწყება ენტოდერმის ზრდა: იგი გამოდის ჩანასახოვანი დისკოს მიდამოებიდან, შიდა მხრიდან შემოეზრდება ტროფობლასტს და წარმოქმნის სითხით სავსე ენტოდერმულ პარკს. ბლასტოდერმული ბუშტუკის კედელი ამჯერად შედგება ტროფობლასტისა და ჩანასახგარეთა ენტოდერმისაგან. წარმოქმნილ პარკს ეწოდება ყ ვ ი თ რ ი ს პ ა რ კ ი ი მ ო რგანოს ანალოგიურად, რომელიც ქვეწარმავლებისა და ფრინველების ემბრიონებს გააჩნია. რაც შეეხება ძუძუმწოვრებს, მათი საყვითრე პარკი ყვითრს არ შეიცავს და თუმცა იგი კვერცხისმდებ წინაპრებისაგან — ქვეწარმავლებისაგან მხოლოდ მემკვიდრეობით მიღებული წარმონაქმნია, მაინც დიდ როლს ასრულებს ძუძუმწოვართა ჩანასახის განვითარების ადრეულ სტადიებში. ჩანასახგარეთა მეზოდერმაში, რომელიც ტროფობლასტსა და ყვითრის პარკის ენტოდერმას შორის ჩაიზრდება, ვითარდება სისხლძარღვები. ყვითრის პარკის სისხლძარღვები ტროფობლასტის მეშვეობით დაკავშირებულია საშვილოსნოს ლორწოვან გარსთან და მათი საშუალებით ხორციელდება ჩანასახის კვება და სუნთქვა. გარდა ამისა, სისხლის წარმოქმნა იწყება საყვითრე პარკის კედელში, ხოლო შემდეგ ჩანასახის სხეულში მიმდინარეობს.

ფარის ზემოთ მდებარე ტროფობლასტის ნაწილის რედუქციის შემდეგ ჩანასახის სხეული, რომელიც გართხმულია ყვითრის პარკზე ისე, როგორც ქათმის ჩანასახი ყვითრზე, მაშინვე იწყებს გაყოფას; ჩნდება ტანისა და ამნიონის ნაოჭები (სურ. 65,5). ტანის ნაოჭის გაღრმავებასთან ერთად, ჩანასახის სხეული სულ უფრო და უფრო იწევს ყვითრის პარკის ზემოთ და სცილდება მას. ამ დროს ენტოდერმა, რომელიც ფრინველების ენტოდერმის მსგავსად ჩანასახის ქვეშაა მოთავსებული, შეიზრდება მის შიგნით და ქმნის ჯიბისმაგვარ ნაოჭს. ეს უკანასკნელი პარკისაგან თანდათანობით გამოყოფის პროცესში იქცევა ნ ა წ ლ ა -

ვის შილად, რომელიც საყვითრე სადინარით უერთდება ყვითრის პარკს.

ფრინველებში ამნიონური და ტანის ნაოჭების განვითარებას თან სდევს ჩანასახგარეთა ექტო- და მეზოდერმის ზრდა. ძუძუმწოვრებში ეს პროცესი სხვანაირად მიმდინარეობს. ამნიონის წარმოქმნის მომენტისათვის ჩანასახგარეთა ექტოდერმა უკვე წარმოდგენილია ტროფობლასტით. ამიტომ ამნიონის ნაოჭების განვითარებისას მხოლოდ ჩანასახგარეთა მეზოდერმა იზრდება.



სურ. 66. ჩანასახგარეთა წარმონაქმნების განვითარება ძუძუმწოვართა ჩანასახებში (სქემა):

1 — ექტოდერმა; 1' — ჩანასახგარეთა ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 2' — ჩანასახგარეთა ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმა; 3' — ჩანასახგარეთა მეზოდერმა; 4 — ამნიონის ღრუ; 5 — ამნიონის ნაოჭები; 6 — სეროზა; 7 — ალანტოისი; 8 — ქორიონი; 8' — ქორიონის ხაოები; 9 — ჩანასახოვანი ბუშტის ღრუ, რომელიც ყვითრის პარკის ღრულ გარდაიქმნება; 10 — ყვითრის პარკი; 11 — ჩანასახი; 12 — ქორიონსა და ამნიონს შორისი სივრცე.

ნაოჭების ერთმანეთთან შეზრდით წარმოიქმნება ამნიონის ღრუ, რომელშიც აღმოჩნდება ჩანასახი (სურ. 66, 4), და გარსი, რომელიც ფრინველების სეროზულ გარსს შეესაბამება. იგი გარს ეხვევა ჩანასახის შემცველ ამნიონს და ყვითრის პარკს (სურ. 66, 6). ამნიონის ღრუს წარმოქმნით ჩანასახის სხეული ჩანასახგარეთა ნაწილებს მხოლოდ კიბლარით უკავშირდება.

ფრინველებისაგან განსხვავებით, ძუძუმწოვრებში ღიდი მნიშვნელობა ენიჭება სეროზულ გარსს. განვითარების საწყის სტადიებში

ტროფობლასტის გლუვ ზედაპირზე ჩნდება მის მიერ წარმოქმნილი წანაზარდები — კორცული ხაოები, შემდეგ მათში ჩაიზრდება სეროზული გარსის ჩანასახგარეთა მეზოდერმა და ალანტოისის სისხლძარღვები; პირველადი ხაო იქცევა მეორეულ ხაოდ. წარმოქმნილ ხაობიან გარსს უწოდეს ქორიონი. მისი საშუალებით ხდება საკვებ ნივთიერებათა შეწოვა და ჩანასახისათვის მიწოდება. ქორიონზე განვითარებული ხაოები ზრდიან მის შემწოვ ზედაპირს, რაც დაკავშირებულია ჩანასახის ზრდასთან, რომელიც თავისი განვითარებისათვის სულ უფრო მეტ საკვებ ნივთიერებებს მოითხოვს. იქ, სადაც ქორიონი მჭიდროდ უკავშირდება საშვილოსნოს ლორწოვან გარსს, წარმოიშობა მომყოლი ანუ პლაცენტა. ამ მეტად მნიშვნელოვანი ორგანოს მეშვეობით ხდება ნივთიერებათა ცვლა ჩანასახსა და დედის ორგანიზმს შორის.

ამნიონის ღრუს წარმოქმნასთან ერთად ვითარდება ალანტოისი; იგი ჩნდება ნაწლავის უკანა ნაწილის მუცლის კედელზე მცირე გამონაზარდის სახით. ძუძუმწოვრებში ალანტოისი ისე ძლიერ არ ვითარდება, როგორც ფრინველებში. ნაწლავიდან გამოსვლისას იგი თავსდება ყვითლის პარკის მეზობლად და ქორიონისკენ იზრდება. ალანტოისი შეიცავს ჰიპლარის სისხლძარღვებს, რომლებიც ჩაიზრდებიან ქორიონში და ამგვარად ჩაირთვებიან დედის ორგანიზმის სისხლის მიმოქცევაში. ამ მომენტიდან ჩანასახის ნივთიერებათა ცვლა ჰიპლარის სისხლძარღვებით ხდება.

ვინაიდან ჩანასახის კვება დედის ორგანიზმის ხარჯზე ხდება, ზოგიერთი ჩანასახგარეთა ორგანოების მნიშვნელობა ძუძუმწოვრებში განსხვავდება ფრინველების და ქვეწარმავლების ასეთივე ორგანოებისაგან. განსაკუთრებით დიდ მნიშვნელობას იძენს ქორიონი. ალანტოისი ძუძუმწოვრებში მხოლოდ ჰიპლარის სისხლძარღვებს ატარებს, მაშინ, როდესაც ფრინველებში იგი ჩანასახის სუნთქვისა და გამოყოფის მნიშვნელოვანი ორგანოა. ამნიონის მნიშვნელობა არ იცვლება. ძუძუმწოვრებში იგი ძლიერ იზრდება და იმდენად დიდდება, რომ ზურგის ნაწილში ქორიონს უახლოვდება, ხოლო მუცლის არეში ჰიპლარს აღწევს. ამნიონის კედლის ზედაწოლის გამო ალანტოისის და საყვითრე პარკის ღრუ ვიწროვდება. საყვითრე პარკი, როგორც უკვე აღინიშნა, მხოლოდ ადრეულ სტადიებში ასრულებს განსაზღვრულ როლს ჩანასახის კვებასა და სუნთქვაში, ამიტომ იგი საკმაოდ მალე განიცდის რედუქციას. ჰიპლარის ძირითად ნაწილს ჩანასახის სისხლძარღვები შეადგენენ, რომელთათვისაც იგი წარმოადგენს გამტარს დედის ორგანიზმისაკენ. განვითარების უფრო გვიან სტადიებში ამნიონი კიდევ უფრო იზრდება და ჩანასახი მასში ჰიპლარით ჩამოკიდებული აღმოჩნდება. ამნიონის ღრუ შიგნითა მხრიდან ამოფენილია

ეპითელით, რომელიც ფარავს ჭიბლარს და ჩანასახის კანის ეპითელში გადადის. მთელი ჩანასახოვანი ბუშტუკი, ე. ი. ჩანასახი და მისი ჩანასახარეთა ორგანოები, დაფარულია ქორიონით.

მიუხედავად იმისა, რომ ძუძუმწოვართა კვერცხუჯრედი ყვითრს არ შეიცავს და ჩანასახის კვება მხოლოდ დედის ორგანიზმის ხარჯზე მიმდინარეობს, ძუძუმწოვართა განვითარების უფრო გვიან სტადიებშიც ვლინდება მერობლასტური კვერცხების მქონე ცხოველების განვითარების ნიშნები.

პლაცენტის ტიპები. ძუძუმწოვრებისათვის დამახასიათებელია ცოცხლადშობა. გამონაკლისს წარმოადგენს კვერცხისმდებლები (იქენდენე და იხენისკარტა).

დედის ორგანიზმის ხარჯზე ნაყოფის კვების დროს ჩანასახის მთელი ნივთიერებათა ცვლა ხორციელდება სპეციალური ორგანოს — პლაცენტის ანუ მომყოლის მეშვეობით, რომელიც ვითარდება ორი წყაროს: საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსისა და ქორიონის ბუსუსების ხარჯზე. სხვადასხვა სახეობის ძუძუმწოვართა პლაცენტები თავისი აგებულებით განსხვავდება ერთმანეთისაგან. პლაცენტის სტრუქტურის გართულება ხდება ჩანასახსა და დედის ორგანიზმს შორის სულ უფრო მჭიდრო კავშირის დამყარების პარალელურად. პლაცენტა უმალეს განვითარებას აღწევს პრიმატებსა და ადამიანში. რაც შეეხება დანარჩენ ძუძუმწოვრებს, მათ შორის შეიმჩნევა ჩანასახისა და დედის ორგანიზმს შორის ურთიერთდამოკიდებულების ფორმების თანდათანობითი გართულება, ისეთი უმარტივესი ფორმებიდან, რო- დესაც პლაცენტა საერთოდ არ წარმოიქმნება. ეს ურთიერთდამოკიდებულება ყველაზე მარტივია ჩანთოსნებში. ამ ცხოველების ჩანასახოვანი ბუშტუკი თავისი ზედაპირით უბრალოდ ეხება საშვილოსნოს ლორწოვან გარსს. აქ არ არსებობს ის სპეციალური ორგანო, რომლის ხარჯზეც იწარმოებდა ჩანასახისათვის საკვებ ნივთიერებათა მიწოდება. ამიტომ ჩანთოსნები მიეკუთვნება აპლაცენტარულ ცხოველებს. ყველა დანარჩენ ძუძუმწოვრებში ჩანასახს და დედის ორგანიზმს შორის მყარდება მჭიდრო კავშირი და წარმოიქმნება პლაცენტა. თავისი სირთულის მიხედვით პლაცენტები იყოფა: ეპითელურქორიალურ, დესმოქორიალურ, ენდოთელიოქორიალურ და ჰემოქორიალურ პლაცენტად.

ეპითელურქორიალური პლაცენტა ანუ ნახევრადპლაცენტა, ყველაზე მარტივი სტრუქტურისაა. ასეთი პლაცენტა აქვს ღორს, ცხენს, აქლემს და ზოგიერთ სხვა ძუძუმწოვარს. მისი წარმოქმნისას, ქორიონის ზედაპირზე პატარა ბორცვების სახით ჩნდება ხაოები. ისინი თითქოს ეფლობიან საშვილოსნოს ლორწოვანი

გარსის სათანადო ჩაღრმავებებში ისე, რომ არ იწვევენ მისი ქსოვილების დაშლას. მშობიარობისას ხაოები გამოდიან ამ ჩაღრმავებებიდან ისე, რომ საშვილოსნოს კედელი არავითარ რღვევას არ განიცდის. მშობიარობა უმტკივნეულოდ და სისხლის დენის გარეშე მიმდინარეობს.

დესმოქორიალური ანუ შემაერთებელქსოვილოვანი პლაცენტა ახასიათებს მცობხნელებს. ამ შემთხვევაში ჩანასახის ქორიონსა და საშვილოსნოს კედელს შორის უფრო მჭიდრო კავშირი მყარდება. ქორიონის ხაოებთან შეხების ადგილას საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსის ეპითელი ირღვევა. ქორიონის დატოტვილი ხაოები საშვილოსნოს შემაერთებელ ქსოვილში ეფლობა და ამ გზით დედის სისხლგამტარ ძარღვებს უახლოვდება.

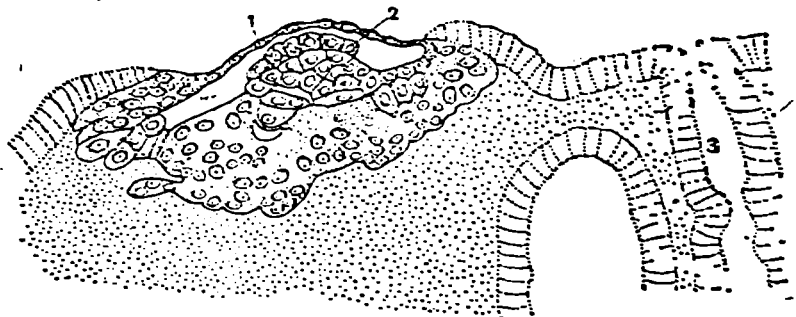
ენდოთელიოქორიალური პლაცენტა ნასიათდება არა მარტო საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსის ეპითელის დაშლით, არამედ შემაერთებელი ქსოვილის დაშლითაც. ქორიონის ხაოები ამ შემთხვევაში სისხლგამტარ ძარღვებს ეხება და დედის სისხლისაგან გამოყოფილია მხოლოდ თხელი ენდოთელური კედლით. ასეთი პლაცენტა აქვთ მტაცებლებს.

ჰემოქორიალური პლაცენტა ახასიათებს შწერიჭამიებს, მღრღნელებს, ყველა პრიმატს და ადამიანს. ნაყოფსა და დედის ორგანიზმს შორის კონტაქტის დამყარებისას საშვილოსნოში ღრმა ცვლილებები ხდება: ნაწილობრივ იშლება შემაერთებელი ქსოვილი და სისხლძარღვების კედლებიც კი, ქსოვილების დაშლის ადგილას ჩნდება დიდი ღრუები, ამოვსებული სისხლძარღვებიდან გადმოღვრილი სისხლით. ქორიონის ხაოებს რეცხავს სისხლი, საიდანაც ისინი საკვებ ნივთიერებებს იწოვენ. ხაოებსა და საშვილოსნოს სისხლძარღვებს შორის უშუალო კავშირი არ არსებობს და ნივთიერებათა ცვლა მთლიანად ხაოების ძალზე გათხელებული კედლის საშუალებით ხდება. ჩანასახსა და დედის ორგანიზმს შორის მჭიდრო კონტაქტის არსებობის გამო, მშობიარობას თან სდევს საშვილოსნოს კედლის მნიშვნელოვანი ნაწილის მოცილება და უხვი სისხლდენა.

მშობიარობის დროს, როცა ნაყოფი გაივლის საშვილოსნოს ყელს, მისი გარსები იშლება და ამნიონის სითხე გარეთ გადმოიღვრება. მშობიარობის შემდეგ გამოიყოფა პლაცენტა და სისხლის დენა, რომელიც თავდაპირველად უხვი იყო, თანდათან წყდება. საშვილოსნოში იწყება ლორწოვანი გარსის ეპითელის რეგენერაცია. საკვერცხეში თანდათან განახლდება გრააფის ბუშტუკის მომწიფება, ხდება ოვულაცია და მენსტრუალური ციკლის აღდგენა.

§ 18. ადამიანის ჩანასახის განვითარება

ადრეული სტადიები. ქალის კვერცხუჯრედი უყვითროა. საკვერცხიდან გამოვარდნის დროისათვის მას გარედან სამი გარსი აქვს: ყვითრისა, რომელიც ციტოპლაზმის ზედაპირულ შრეს წარმოადგენს, პრილა (zona pellucida), რომელიც ოვოციტის გარშემო ფოლიკულური ეპითელის განვითარებისას ჩნდება, და უჯრედული (corona radiata — სხივოსანი გვირგვინი), რომელიც შექმნილია ფოლიკულური უჯრედებით. საკვერცხიდან გამომავარდნისას კვერცხუჯრედი პირველსავე დღე-ღამეში ხვდება კვერცხსავალში, რომლის ზემო ნაწილში, როგორც ჩანს, ხდება განაყოფიერება.



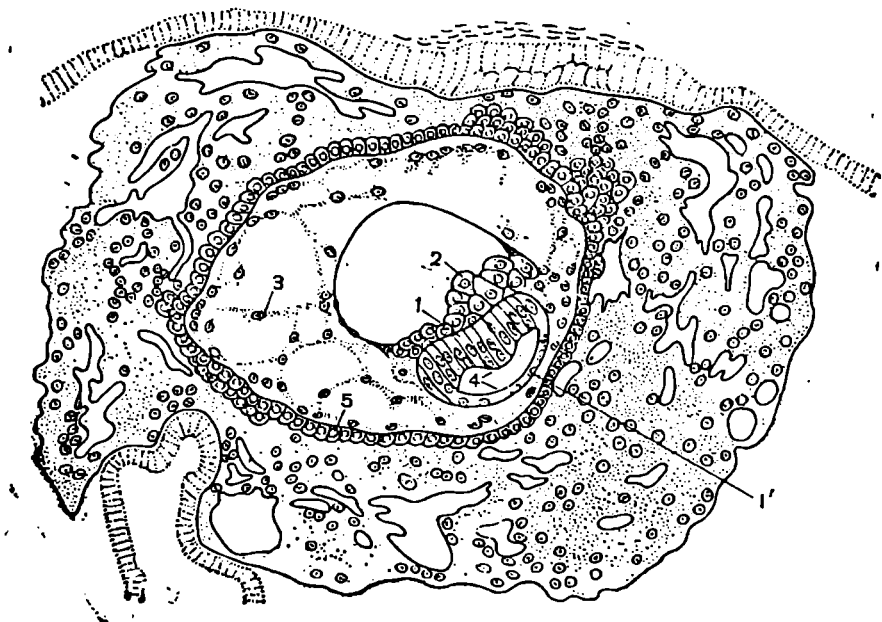
სურ. 67. 7,5 დღიანი ადამიანის ჩანასახის ჩანასახოვანი ბუშტუკის განაკვეთი საშვილოსნოს ლორწოვან გარსში შეჭრის სტადიაზე:
1 — ამნიონის ღრე; 2 — ენტოდერმა; 3 — საშვილოსნოს ჯირკვლები:

ადამიანის ჩანასახის განვითარების ადრეული სტადიების შესწავლა ძალიან რთულია, ვინაიდან მკვლევართა განკარგულებაში ჩანასახის ერთეული ეგზემპლარი თუ ხვდება.

ადამიანის კვერცხუჯრედის დაყოფაზე დაკვირვება აწარმოებს ორგანიზმგარეშე, ოპერაციის დროს ამოკვეთილ საკვერცხეთა კვერცხებზე.

ადამიანის კვერცხუჯრედის დაყოფა სრულია, მაგრამ მკვეთრად გამოხატული ასინქრონულობით, რაც გამოწვეულია მსხვილი მუჭი და წვრილი ნათელი ბლასტომერების ადრეული გამოყოფით. წვრილი ბლასტომერები გარშემოებრდებიან მსხვილ ბლასტომერებს და წარმოქმნიან ტროფობლასტს. ჩანასახის იმპლანტაცია საშვილოსნოს ლორწოვან გარსში ხდება მე-7 დღე-ღამეს, როდესაც ჩანასახი იწყობება ბლასტოდერმული ბუშტუკის სტადიაში. ბუშტუკის ღრუ სავსეა სითხით, მის კედელს ქმნის ტროფობლასტი, რომლის შიგნითა ზედაპირ-

რის მცირე უბანზე აღინიშნება უჯრედების გროვა, ბოცვერის, ზემოთ აღწერილი ჩანასახოვანი კვანძის მსგავსად. ჩანასახოვანი ბუშტუკის იმპლანტაციის დროისათვის კვანძში უკვე არსებობს ენტოდერმული უჯრედების შრე, განლაგებული იმ ნაწილში, რომელიც მოქცეულია ბუშტუკის ღრუსაკენ. ენტოდერმის წარმოქმნა ხდება უჯრედების შრის გამოცალკეებით ჩანასახოვანი კვანძიდან, რომლის გარეთა შრე, ექტოდერმას წარმოადგენს (სურ. 67). ჩანასახის განვითარების ჯერ კიდევ ძალიან ადრეულ სტადიაში ექტოდერმაში ჩნდება ვიწრო ნაპრალი — ამნიონის ღრუს ნერგი.



სურ. 68. 11 დღიანი ადამიანის ჩანასახის ჩანასახოვანი ბუშტუკის განაკვეთი (ჩანასახი მთლიანად საშვილოსნოს ლორწვევა გარსში მდებარეობს):
 1 — ჩანასახის ექტოდერმა; 1' — ამნიონის ექტოდერმა; 2 — ენტოდერმა; 3 — მეზოდერმული სტრომა; 4 — ამნიონის ღრუ; 5 — ტროფობლასტი.

მომდევნო დღეებში ტროფობლასტი ინტენსიურად იზრდება და ქმნის ნაყოფის ბუშტის კედელს. მის სითხით სავსე ღრუში უკვე არსებობს ჩანასახგარეთა მეზოდერმის უჯრედები. ამნიონის ბუშტუკის გვერდით ჩნდება მეორე ბუშტუკი, რომელიც ენტოდერმისაგან წარმოიქმნა. ეს არის საყვითრე პარკი, რომელიც სავსებით შეესაბამება ფრინველებისას, თუმცა იგი ყვითრს არ შეიცავს. ორივე ბუშტუკი მჭიდროდ უკავშირდება ერთმანეთს (სურ. 68).

ადამიანის განვითარებისათვის დამახასიათებელია სამივე ჩანასახგარეთა ფურცლის ადრეული წარმოქმნა. ჯერ კიდევ ჩანასახის სხეუ-

ლის ჩამოყალიბებამდე არსებობს: ჩანასახგარეთა 'ექტოდერმა, რომელიც ქმნის ამნიონის ბუშტუკის კედელს, საყვითრე პარკის კედლის ჩანასახგარეთა ენტოდერმა და ჩანასახგარეთა მეზოდერმა ნაყოფის ბუშტუკის ღრუში. ამნიონის და საყვითრე ბუშტუკების ერთმანეთთან შეხების ადგილას. ჩნდება შეშხვილება — ჩ ა ნ ა ს ა ხ ო ვ ა ნ ი ფ ა რ ი. მაღალი ცილინდრული უჯრედები ამნიონური ბუშტუკის ძირში ქმნიან ჩანასახის ექტოდერმას, ხოლო მის ქვეშ მოთავსებული უჯრედები მის ექტოდერმას.

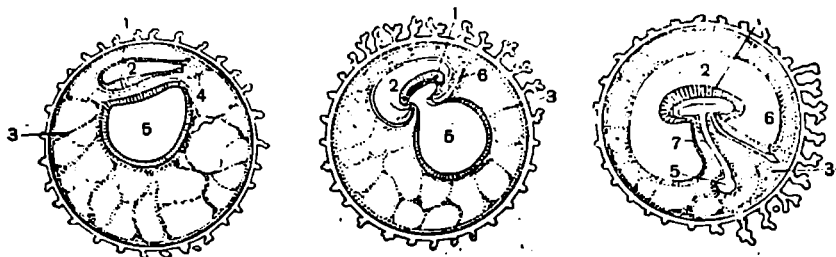
11 დღიანი ჩანასახის ამნიონის ღრუ ჯერ კიდევ საკმაოდ ვიწროა (სურ. 68). მას სიდიდით მნიშვნელოვნად აღემატება სწრაფად მზარდი საყვითრე პარკი. ამ დროისათვის იზრდება ჩანასახგარეთა მეზოდერმაც, რომელიც ქმნის შრეს ტროფობლასტის შიგნითა მხრიდან და ამნიონური ბუშტუკისა და საყვითრე პარკის ირგვლივ. მჭიდრო მეზოდერმული ბაგირაკი, ეგრეთ წოდებული ამნიონის ყუნწი, აკავშირებს ამნიონის ბუშტუკებს. ტროფობლასტთან.

აღამიანის 15 დღიანი ჩანასახის ჩანასახოვანი ფარის გარეთა ფურცელში იწყება უჯრედების აქტიური გადანაცვლება, რომლის შედეგად ჩნდება ზოლისებრი გამსხვილება კვანძით წინ, რომელიც ანალოგიურია ფრინველებისა და ბოცვერების ზემოთ განხილული პირველადი ზოლისა და ჰენზენის კვანძის. ისევე, როგორც ფრინველებსა და ბოცვერებში, აქაც ყალიბდება პირველადი ღარის და პირველადი ფოსო. ამ უკანასკნელის კიდეს, რომელიც ბლასტოპორის დორზალურ ტუჩს შეესაბამება, ამოეკეცება ქორდის მასალა და ჩანასახში მიიწევს წინ ექტო- და ენტოდერმას შორის. წარმოქმნის პროტესში მყოფ ქორდული წანაზარდის ორივე მხარეს მოთავსდება მეზოდერმა. იგი გადაინაცვლებს შიგნით პირველადი ღარის კიდით ე. ი. ბლასტოპორის გვერდითი ტუჩების მიდამოში. ქორდული წანაზარდების ზემოთ მდებარე ექტოდერმა წარმოადგენს ნერვული ფირფიტის მასალას.

ამგვარად, უჯრედული მასალის გადაადგილების შედეგად, გასტრულაციის პროტესში ღერძითი ორგანოების ნერგების კომპლექსის წარმოქმნა ხდება, ისევე როგორც ეს აღწერილი იყო ქორდიანებში.

ჩანასახგარეთა ნაწილების წარმოქმნა. ისევე, როგორც ფრინველებსა და ბოცვერებში, აღამიანის ჩანასახის განვითარების საწყისი სტადიები მიმდინარეობს ჩანასახოვან ფარში, რომელიც გართხმულია საყვითრე პარკზე. ჩანასახის გარეგნულ ფორმის შეცვლასთან ერთად იწყება მისი მოცილება ჩანასახგარეთა ნაწილებისაგან. ეს იწყება ჯერ თავის ნაწილში, სადაც ჩნდება ტანის ნაოჭი, შემდეგ თანდათანობით ვრცელდება ჩანასახოვან ფარზე და მალეა სწევს მას (სურ. 69).

ბოცვერისაგან განსხვავებით, ამნიონის წარმოქმნა ადამიანში ხდება ჩანასახოვანი კვანძის გარეთა შრის უჯრედთა გათიშვით, ამნიონის ნაოჭების წარმოქმნის გარეშე. ე. ი. უფრო მარტივი და სწრაფი ხერხით.



სურ. 69. სქემატური განაკვეთი ადამიანის ჩანასახისა გარსებით: 1 — ექტოდერმა; 2 — ამნიონი; 3 — მეზოდერმა; 4 — ამნიოლური ნაზარდი; 5 — ყვითრის პარკი; 6 — ალანტოისი; 7 — ყვითრის სადინარი:

ტანის ნაოჭის ზრდასთან ერთად ენტოდერმა, რომელიც უშუალოდ ფარის ქვეშ მდებარეობს, შეიზიდება ჩანასახის შიგნით. პირველად მას ღარის სახე აქვს, მაგრამ ტანის ნაოჭების ჩაღრმავებასთან ერთად მისი კიდეები თითქმის მთელ სიგრძეზე შეეზრდება ერთმანეთს და ქმნის ნაწლავის მილს. ეს უკანასკნელი სადინარის საშუალებით უკავშირდება ყვითრის პარკს. სადინარი დასაწყისში საკმაოდ ფართოა, მაგრამ თანდათან ვიწროვდება და რჩება საყვითრე არხის სახით, რომელსაც ხშირად საყვითრე დეროანსაყვითრე სადინარს უწოდებენ. ყვითრის პარკის გამოყოფა და ღეროს წარმოქმნა პირველი თვის დასასრულს ხდება. თვით პარკი ამ დროისთვის, სწრაფად მზარდ ჩანასახის ტანთან შედარებით, პატარაა. მეექვსე კვირისათვის, როდესაც მიაღწევს უდიდეს მოცულობას, ყვითრის პარკი იწყებს შემცირებას და ქორიონსა და ამნიონის კედლებს შორის მცირე ბუშტუკის სახით რჩება; მესამე თვეზე იგი სრულ რედუქციას განიცდის.

ჯერ კიდევ ჩანასახგარეთა ნაწილებისაგან სხეულის გამოცალკევების დაწყებამდე ხდება ალანტოისის ჩასახვა. იგი ჩნდება პატარა გამონაზარდის სახით ყვითრის პარკის კედელზე. უკანა ნაწილში. ეს გამონაზარდი შეიჭრება ამნიონის ღეროში, რომელიც თავის მხრივ ალანტოისის უკვე მზა მეზოდერმული ნაწილია. მისი წარმოშობა ადამიანის ჩანასახში ალანტოისის ჩასახვამდე აიხსნება დედის ორგანიზმთან სისხლძარღვთა კავშირების აღრეული დამყარების აუცილებლობით. ისევე, როგორც ყველა ძუძუმწოვრებში, ადამიანის ჩანასახში ალანტოისი ძლიერ გრძელდება და რჩება ვიწრო არხის სახით, რომელიც ქორიონისკენ იზრდება. ალანტოისი ამნიონის ღეროში შე-

კრის შემდეგ ჯერ იზრდება ყვითრის პარკისაგან განზე, შემდეგ კი მზარდი ამნიონის კედლების ზედაწოლის გამო თანდათანობით გადაინაცლებს თავისი პირვანდელი მდებარეობიდან ჩანასახის მუცლის მხარეზე და უახლოვდება საყვითრე სადინარს (სურ. 69). ეს უკანასკნელი ალანტოისთან და ჰიპლარის სისხლძარღვებთან ერთად გაივლის ჰიპლარის ბაგირაკით.

ყვითრის პარკისა და ალანტოისის რედუქციის შემდეგ ჰიპლარის ბაგირაკში შედის მხოლოდ ჰიპლარის არტერიები და ვენები, რომლებიც ჩანასახისა და დედის სისხლძარღვთა სისტემებს ერთმანეთთან აკავშირებენ.

ამნიონი განსაკუთრებით იზრდება მეორე თვეში და იმდენად დიდდება, რომ მისი კედელი მიეზრდება ქორიონს შიგნითა მხრიდან. ამის შემდეგ ჩანასახოვანი ბუშტუკის კედელი ქორიონისა და ამნიონისაგან შედგება. ამნიონი ფარავს ჰიპლარს და მისი გამოსვლის ადგილიდან ჩანასახის კანში გადადის. საზღვრავს ამნიონის ეპითელსა და ჩანასახის საფარველის ეპითელს შორის უწოდებენ კანისეულ ჰიპს.

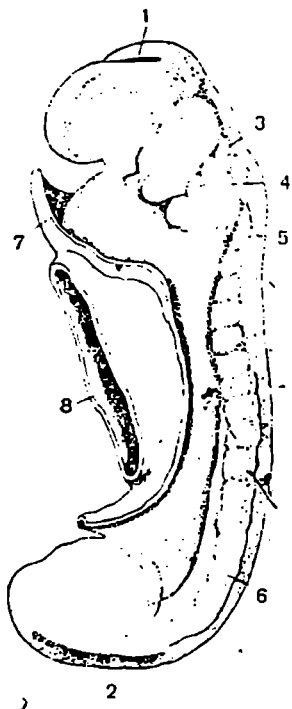
მნიშვნელოვან ცვლილებებს განიცდის ტროფობლასტი. მეორე კვირის ბოლოს ჩამოყალიბებას იწყებს ტროფობლასტის ეპითელით შექმნილი ხაოები. მათ პირველადი ხაოები ეწოდება. დიფერენცირების პროცესში ნათლად გამოირჩევა შიგნითა უჯრედული აგებულების შრე და გარეთა შრე, რომელსაც უჯრედული აგებულება არ აქვს. მესამე კვირის დასაწყისში პირველად ხაოებში ჩაიზრდება მეზოდერმა, რომელიც ქმნის ხაოების შემაერთებელქსოვილოვან საფარველს, თვით ხაოები კი დაფარულია ტროფობლასტის ეპითელით. ჩანასახიდან გამოზრდილი სისხლძარღვები შეაღწევენ ხაოებში და, ამგვარად, მესამე კვირის ბოლოს პირველადი ხაოების ადგილზე ჩნდება მეორეული ხაოები. ხაოები შეიჭრება საშვილოსნოს კედელში, არღვევს მის ლორწოვან გარსსა და სისხლძარღვების კედელს და უშუალო კავშირს ამყარებს დედის სისხლთან.

ჩანასახის გარეგანი ფორმის ცვლილება. ჩანასახის სხეულის გამოცალკევებასთან ერთად მასში გრძელდება ფორმათწარმოქმნითი პროცესები. 70-ე სურ. გამოსახულია 25 დღიანი ჩანასახი. პირველი თვის დასასრულს მისი ნერვული მილი საესებით იხშობა და მთავრდება მეზოდერმის სეგმენტაცია (სურ. 71). სატვინებუშტუკების განვითარების გამო გამოიყოფა თავი, იგი ძალიან იზრდება და ტანთან შედარებით არაპროპორციულად დიდი ხდება. მესამე კვირის ბოლოსა და მეოთხე კვირის დასაწყისში ჩნდება თვალისა და ყურის ნერვები, ხალხლო მეოთხე კვირას წარმოიქმნება პირის ხვრელი,

რომელიც იხსნება წინა ნაწლავში, კისრის ნაწილში წარმოიქმნება სა-
ლაყუჩე ნაპარაკები.

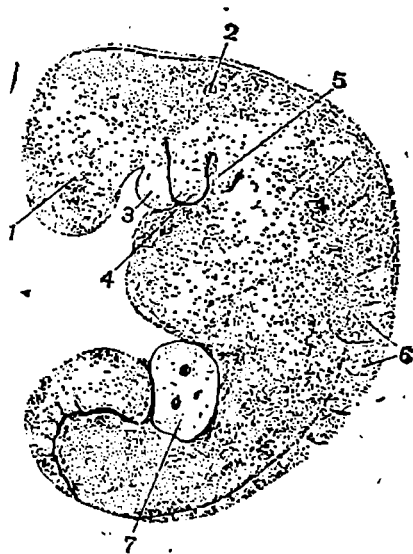
სახის ნაწილები განსაკუთრებული ინტენსიობით ყალიბ-
დება მეორე თვის განმავლობაში და უკვე მეორე კვირაზე კარგად
არის გამოხატული. წარმოიქმნება თვალის ღრმელები, ჩნდება ქუთუ-
თობები და ტუჩები. ცხვირი ჯერ კიდევ ფართოა და გაბრტყეულ-

ბული. მნიშვნელოვნად ვითარდება
კიდურების ნერგები. მეხუთე
კვირის ბოლოს მათ აქვთ ნიჩბი-
სებრი ფორმის გამონაზარდების სა-



სურ. 70. ადამიანის 25-დღი-
ანი ჩანასახი (ზედი გვერ-
დიდან):

1—წინა ნევროპორი
(ხერული, წარმოქმნილი
ნერვული ნოკების შეერ-
თების ადგილას); 2—
უკანა ნევროპორი; 3—სას-
მენი პლაკოდა; 4—ხახის
მე-2 რკალი; 5—პირვე-
ლი სომიტი; 6—მე-14 სო-
მიტი; 7—ამნიონის კე-
დელი; 8—ყვითრის პარ-
კის კედელი.



სურ. 71. ადამიანის 31-დღიანი
ჩანასახი:

1—თვალის ნერვი; 2—სასმენი ბუშ-
ტუკი; 3—ყბის წანაზარდი; 4—პიო-
იდური რკალი; 5—ხახის მე-3 რკალი;
6—სომიტები; 7—კიბლარი.

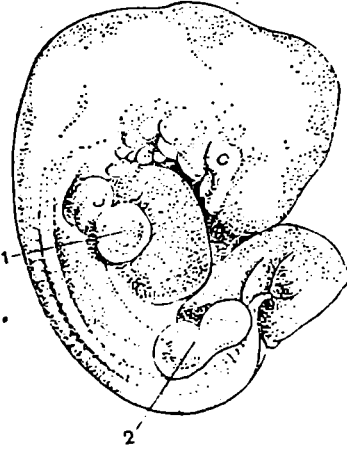
ხე (სურ. 72), ხოლო მეექვსე-მეშვიდე კვირას მასში იწყება თითების ჩამოყალიბება. მეორე თვის ბოლოსათვის ინტენსიურად ვითარდება შინაგანი ორგანოებიც.

აღამიანის ჩანასახისათვის დამახასიათებელი გარეგანი ფორმა სწორედ განვითარების მეორე თვეზე ჩნდება. მომდევნო თვეებში ჩანასახი ინტენსიურად იზრდება, მისი ფორმა კი ნაკლებად იცვლება.

§ 17. პირღაპირი და არაპირღაპირი (ლარვული) განვითარება

განვითარების პერიოდები. ინდივიდუალური განვითარების მთელი სირთულისა და მრავალგვარობის გამო, შესწავლის გაადვილების მიზნით მას ყოფენ შემდეგ პერიოდებად: წინაჩანასახოვანი პერიოდი, ჩანასახოვანი ანუ ემბრიონული პერიოდი, ჩანასახის შემდგომი ანუ პოსტემბრიონული პერიოდი და მოზრდილი მდგომარეობა. ამგვარი დაყოფა პირობითია, რადგან აღნიშნულ პერიოდებს შორის

ზღვარის გავლება ყოველთვის ადვილი არ არის. გარდა ამისა, ერთი რომელიმე პერიოდისათვის დამახასიათებელი კანონზომიერებანი აღინიშნება მეორე პერიოდშიც.



წინაჩანასახოვანი პერიოდი ხასიათდება სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბებით და მთავრდება უჯრედების მოშლადებით განაყოფიერების შემდგომი ან პანთენოგენეზური განვითარებისათვის.

ემბრიონული პერიოდი მოიცავს გარსებში მიმდინარე განვითარებას და ხასიათდება ფორმათწარმოქმნითი პროცესების მეტად ინტენსიური მიმდინარეობით, რის გამოც შედარებით მოკლე ვადაში იქმნება რთულად

სურ. 72. 4,5 — 5 კვირიანი აღამიანის ჩანასახი:
1 — ზემო კილურების ნერგი; 2 — ქვემო კილურების ნერგი.

აგებული მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი.

პოსტემბრიონული პერიოდი იწყება ჩანასახის გარსებიდან გამოსვლის მომენტიდან. განვითარება აქ ნაკლები ინტენსიობით მიმდინარეობს, ვიდრე წინა პერიოდში; ადგილი აქვს გაძლიერებულ ზრდას. პოსტემბრიონულ, ისევე, როგორც ემბრიონულ პერიოდში ორგანოებისა და ორგანოთა სისტემის ცვლილებებს 12. ნ. მანუილოვა

საფუძვლად უდევს მათი ერთმანეთთან და მთელი ორგანიზმის არსებობის პირობებთან ურთიერთკავშირების ერთი და იგივე კანონზომიერებანი. ემბრიონულ პერიოდთან შედარებით, აქ დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ცენტრალური ნერვული სისტემის მარეგულირებელ მოქმედებას. აღმოცენდება ფორმათწარმოქმნითი პროცესების ჰუმორალური რეგულაცია, პერიოდი მთავრდება სრულსაკოვანი ორგანიზმის ჩამოყალიბებით.

მრავალ ცხოველში ემბრიონული პერიოდი მთავრდება ახალგაზრდა ინდივიდის წარმოშობით, რომელიც ძირითადად მშობლების მსგავსია. გარსებიდან გამოსვლის შემდეგ იგი იზრდება და მასში ორგანოთა დიფერენცირება გრძელდება. ასეთ განვითარებას პირდაპირი ეწოდება. იგი უპირისპირდება არაპირდაპირს, რომლის დროსაც გარსებიდან გამოიჩეკება ლარვა, თავისი აგებულებით და ფორმით მნიშვნელოვნად განსხვავებული სრულსაკოვანი ცხოველისაგან. სანამ ლარვა მიიღებდეს მისი მშობლებისათვის დამახასიათებელ თავისებურებებს, მან უნდა განიცადოს მთელი რიგი ცვლილებები, ზოგჯერ მეტად რთული, რომელსაც თან სდევს ორგანოთა მნიშვნელოვანი გარდაქმნები. ლარვის ასეთ გარდაქმნას მეტამორფოზი ეწოდება.

ლარვები და მათი მნიშვნელობა. განვითარების ლარვეული სტადია ძალიან ხშირად გვხვდება, განსაკუთრებით უხერხემლოებში. ბევრ ნაწლავღრუიანში, ჭიებში, მოლუსკებში, მწერებსა და სხვა ცხოველებში შედარებით მოკლე ემბრიონული პერიოდის შემდეგ გარსებიდან გამოდის დამოუკიდებელი არსებობის უნარის მქონე ლარვა. ასეთი ცხოველების კვერცხები პატარაა და ახალი ინდივიდის განვითარებისა და ჩამოყალიბებისათვის საჭირო საკვებ ნივთიერებათა საკმარის მარაგს არ შეიცავს. ამიტომაც ემბრიონული პერიოდი მთავრდება ისეთი ორგანიზმის წარმოქმნით, რომლის განვითარების დონე უზრუნველყოფს მხოლოდ მის დამოუკიდებელ არსებობას.

ლარვული ფორმები აღინიშნება ქორდიანთა შორის და აგრეთვე უმდაბლეს ხერხემლიანებში. ლანცეტას ყვითრით ლარები კვერცხი მეტად სწრაფად ვითარდება და მეორე დღე-ღამის ბოლოს მთავრდება ლარვის ჩამოყალიბებით, რომელსაც გააჩნია პირი, ლაყუჩის ნაპრალი და ანალური ხვრელი. მრავალი თევზი (ჰანოიდები, ძვლოვანები, ორგვარადმსუნთქავები), უკულო და კუდიანი ამფიბიები აგრეთვე გადიან თავისუფალი ლარვების სტადიას. ამ ცხოველების კვერცხები, ლანცეტას კვერცხებისაგან განსხვავებით, მდიდარია ყვითრით და ხანდახან მნიშვნელოვან სიდიდეს აღწევენ. მაგრამ საკვებ ნივთიერებათა

მარაგი კვერცხში არ არის საკმარისი ინდივიდის სრული განვითარებისა და ჩამოყალიბებისათვის. ლარვის დამოუკიდებელი კვების უნარი უზრუნველყოფს ცხოველის შემდგომ განვითარებას.

ორგანიზმის შენებისათვის აუცილებელი მასალის, საკვების მოპოვებაში მდგომარეობს სწორედ ლარვული ფორმის არსებობის ძირითადი მნიშვნელობა. ამასთან ერთად, თავისუფლად მცხოვრები ლარვები ხელს უწყობენ სახეობის გავრცელებას, რასაც განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა ენიჭება მოზრდილი ცხოველების მკვდარე ცხოვრების ნირის შემთხვევაში. ეს ენება, მაგალითად, ასცილიებს, რომელთა ლარვა სრულსაკოვან ცხოველებთან შედარებით უფრო კარგად არის განვითარებული, ცოტახანს ცოცხლობს და არც კი იკვებება. მაშასადამე, მის ერთადერთ დანიშნულებას წარმოადგენს სახეობის გავრცელების უზრუნველყოფა.

არსებობენ ისეთი ცხოველები, რომელთა ლარვები თავისუფლად არ ცხოვრობენ. ასეთი განვითარება დამახასიათებელია ზოგიერთი ფორმისათვის, რომელიც პარაზიტობს როგორც სრულსაკოვან, ისე ლარვულ მდგომარეობაში, ანდა მხოლოდ ლარვულ პერიოდში. როგორც პირველ, ისე მეორე შემთხვევაში ლარვის პარაზიტიზმი უზრუნველყოფს განვითარებადი ორგანიზმის კვებას:

ლარვული პერიოდის ხანგრძლივობა მეტად განსხვავებულია და დამოკიდებულია მთელ რიგ მიზეზებზე. დიდი მნიშვნელობა აქვს ლარვის აღნაგობის სირთულეს, მისი განვითარების პირობებს, ყვითრის რაოდენობას კვერცხში და სხვ. ასე, მაგალითად, ყვითრის დიდი მარაგის დროს გარსებიდან იჩეკება უფრო განვითარებული ლარვა და მისი არსებობაც შესაბამისად ხანმოკლეა.

განვითარების ტიპის მიხედვით იცვლება ჩანასახოვანი და ჩანასახშემდგომი პერიოდების შეფარდებითი ხანგრძლივობა. კვერცხში საკვებ ნივთიერებათა მცირე მარაგი ჩვეულებრივ აპირობებს გარსებიდან ლარვის სწრაფ გამოჩეკას. სრულსაკოვანი ცხოველის ორგანოთა ჩამოყალიბება ამ შემთხვევაში უმთავრესად ლარვულ პერიოდზე მოდის, მაგალითად, ლანცეტას ემბრიონული განვითარება გრძელდება მხოლოდ ორ დღე-ღამეს და უფრო ნაკლებსაც. ხოლო ლარვული — სამ თვემდე.

მეტამორფოზი. გარეგნულად და შინაგანი აგებულებით ლარვები მეტად მრავალგვარია, რადგან გააჩნიათ თავისებურებები, რომელნიც უზრუნველყოფენ მათ არსებობას სხვადასხვა პირობებში. არსებობს მეტად პრიმიტიული ფორმები: ასეთს ეკუთვნიან პარაზიტული ლარვები. მაგალითად, ფირფიტლაყუჩიანი მოლუსკების ლარვას აქვს სუსტად განვითარებული ნაწლავი; ღვიძლის ორპირას ლარვის ერთ-ერთ ფორმას ნაწლავი სულაც არ გააჩნია და სხვ. მაგრამ ბევრ ცხოვე-

ლში ლარვის აგებულება რთულდება სპეციალური ორგანოების წარმოქმნით, როგორცაა, მაგალითად, უკუდო ამფიბიების თავკომბალას მისაწოვრები; ზოგიერთი პეპლის ლარვის სააბრეშუმო ჯირკვლები და სხვა. ასეთი ლარვული ორგანოები დროებითია — პ რ ო ვ ი ზ ო რ უ ლ ი. მ ე ტ ა მ ო რ ფ ო ზ ი ს დროს ისინი განიცდიან რეზორბაციას (განიწოვებიან).

ზოგჯერ მეტამორფოზს თან სდევს ლარვის მთელი ორგანიზმის რთული გარდაქმნა მისი ორგანოებისა და ქსოვილების რეზორბაციით; სხვა შემთხვევაში ლარვული ორგანოები რჩება და მხოლოდ უმნიშვნელო ცვლილებებს განიცდის. გარდაქმნათა ამ ორ უკიდურეს ფორმათა შორის აღსებობს შუალედური ფორმებიც, რომლებსაც ახასიათებს ლარვული ორგანოებისა და ქსოვილების გარდაქმნის პროცესის მეტნაქლები სირთულე.

ლარვის თანდათანობით გარდაქმნა მოზრდილ ფორმად, მისი ორგანოების მკვეთრი ცვლილებების გარეშე, ახასიათებს პრიმიტიულ უხერხემლო ცხოველებს: ღრუბელებს, ნაწლავღრუიანებს, წამწამიან ჭიებს და სხვ. შეიძლება ითქვას, რომ მათი ლარვული სტადია მეტამორფოზის განსაკუთრებული ფორმების გარეშე მიმდინარეობს.

მაგრამ იმავე უხერხემლოებში ფართოდ არის გავრცელებული რთული გარდაქმნაც. მაგალითად, უმაღლესი მწერების უმრავლესობაში მეტამორფოზს თან სდევს ლარვის ქსოვილებისა და ორგანოების მნიშვნელოვანი ნაწილის დაშლა. დაუშლელი რჩება მხოლოდ ნერვული სისტემის და სასქესო ორგანოების ნერვები. ასეთი მეტამორფოზი, რომლისთვისაც საშუადისი იწყება ლარვული ცხოვრების ბოლოს, ჭ უ პ რ ი ს სტადიაში განსაკუთრებული გარსების დაცვით მიმდინარეობს. ბევრი ლარვის სააბრეშუმო ჯირკვალი გამოყოფს სეკრეტს, რომლისგანაც აბრეშუმის პარკი კეთდება. პარკის შიგნით ვითარდება სრულიად ჩამოყალიბებული სქესობრივად მომწიფებული მწერი.

თავკომბალას ბაყაყად გადაქცევას თან სდევს ორგანიზმის რთული გარდაქმნა: კული ქრება, ლაყუჩები რედუქციას განიცდის და ცხოველი სუნთქვას იწყებს ფილტვებით, იცვლება მთელი საჭმლის მომხელბელი ტრაქტი.

პირდაპირი განვითარება. არალარვული ანუ პირდაპირი განვითარება ხასიათდება გარსებიდან ახალგაზრდა ინდივიდის გამოსვლით. მართალია, მისი განვითარება გამოჩეკის შემდეგაც გრძელდება, მაგრამ სრულასაკოვანი ცხოველის ორგანოთა წარმოშობა მაინც ძირითადად ემბრიონულ პერიოდში მიმდინარეობს. ამის გამო, პირდაპირ განვითარებას საფუძვლად უდევს ან საკვების დიდი მარაგი კვერცხში და ჩანასახის დამცველი საშუალებების არსებობა, ან განვითარ-

რება დედის ორგანიზმში, რომლის ხარჯზეც ხორციელდება ჩანასახის კვება. ემბრიონული პერიოდი პირდაპირი განვითარების დროს უფრო ხანგრძლივია.

პირდაპირი განვითარება გავრცელებულია როგორც უხერხემლო, ისე ხერხემლიან ცხოველებში. უხერხემლოთა შორის იგი განსაკუთრებით მკვეთრად გამოხატულია თავფეხიან მოლუსკებში, რომლებიც გამოირჩევიან მეტად რთული ორგანიზაციით. ამ ცხოველთა განვითარებისათვის საჭიროა საკვებ ნივთიერებათა დიდი მარაგი, რომელიც სწორედ მათ დიდ კვერცხში მოიპოვება. ნაუტილუსის კვერცხის დიამეტრი 5 სმ-ია მაშინ, როდესაც არაპირდაპირი განვითარების მქონე მოლუსკების კვერცხი იზომება მხოლოდ რამდენიმე მილიმეტრით.

ხერხემლიანთა შორის არალარვეული განვითარება გვხვდება თევზებში, (სელახიები), ზოგიერთ ამფიბიაში, მაგრამ უფრო სრულყოფილი ფორმით იგი გამოხატულია ქვეწარმავლებში, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში. ამ ცხოველთა ორგანიზაციის გართულება მოითხოვს ხანგრძლივ განვითარებას ორგანიზმის ჩამოსაყალიბებლად. ქვეწარმავლებსა და ფრინველებში ეს იწვევს განსაკუთრებით დიდი ზომის კვერცხუჯრედების წარმოქმნას. მაგალითად, ქათმის კვერცხუჯრედის დიამეტრი 3,5 სმ, ხოლო სირაქლემისა — 12—15 სმ. ჩანასახის განვითარებას იცავს გამძლე გარსები: ნაჭუჭები — ფრინველებში, პერგამენტული — ქვეწარმავლებში. ძუძუმწოვრების კვერცხი მიკროსკოპული სიდიდისაა, რადგან ევოლუციის პროცესში მან ყვითრი მეორედ დაკარგა. ხანგრძლივ ემბრიონულ განვითარებას და მის მნიშვნელოვან გართულებას უზრუნველყოფს ჩანასახის საკვები ნივთიერებებით მომარაგების ძალზე სრულყოფილი ფორმა დედის ორგანიზმის ხარჯზე, რომლის შიგნითაც ჩანასახი ვითარდება.

§ 18. განვითარების ადრეული სტადიების ექსპერიმენტული გამოკვლევა

ნეოპრეფორმიზმისა და ნეოეპიგენეზის თეორიები. მე-19 საუკუნის დამლევს სხვადასხვა ცხოველის ჩანასახის განვითარების შესახებ ფაქტობრივი მონაცემების დაგროვებასთან დაკავშირებით კვლავ წამოყენებულ იქნა საკითხი განვითარების არსის შესახებ, განახლდა დისკუსია პრეფორმიზმისა და ეპიგენეზის მიმდევართა შორის.

ერთის მხრივ, მიკროსკოპული ტექნიკის მიღწევებმა დაადასტურა ადრე გამოთქმული აზრი კვერცხუჯრედში გარკვეული სტრუქტურის არსებობის შესახებ, მეორე მხრივ, ფაქტობრივი მასალა უარყოფდა არა მარტო მთლიანი ორგანიზმის წინასწარ არსებობას კვერცხში, არამედ მისი ცალკეული ორგანოების არსებობასაც, ე. ი. უკუაგდებდა

პრეფორმიზმის თეორიას. განვითარების შესახებ ახლად შექმნილი თეორიები გარკვევით გამოხატავდნენ ძველ იდეებს, რის გამოც მათ ნეოპრეფორმიზმი და ნეოეპიგენეზი უწოდეს.

ნეოპრეფორმიზმი განსაკუთრებით შკვეთრად აისახა ა. ვეისმანის შეხედულებებში ბირთვის არათანაბარმემკვიდრეობითი გაყოფის შესახებ. მისი აზრით ბირთვული ნივთიერება შედგება უწვრილესი, თვისობრივად არატოლფასოვანი ნაწილაკებისაგან — დეტერმინანტებისაგან (განმსაზღვრელებისაგან). ორგანიზმის ყველა დეტერმინანტს მარტო სასქესო უჯრედები ფლობენ, სომატურ უჯრედებში კი ხვდება მხოლოდ ზოგიერთი მათგანი, სხვადასხვა უჯრედში — სხვადასხვა.

განვითარების დროს, რომელიც სასქესო უჯრედის დაყოფით იწყება, დეტერმინანტები იმგვარად ნაწილდება, რომ ბლასტომერების მცირე ნაწილი — მომავალი სასქესო უჯრედები — ღებულობენ დეტერმინანტების მთელ კომპლექსს, მაშინ, როდესაც ბლასტომერთა უმრავლესობაში ხვდება დეტერმინანტების მხოლოდ ნაწილი და ისიც თვისობრივად არაერთგვაროვანი. ასეთი შეხედულების თანახმად ჩანასახოვანი განვითარების პროცესი წინასწარ განსაზღვრულია სასქესო უჯრედის ბირთვში, ხოლო განვითარებადი ორგანიზმის დიფერენცირება განპირობებულია უჯრედებში არატოლფასოვანი ბირთვული ნივთიერების განაწილებით.

ვეისმანის თეორიასთან ერთად აღმოცენდა თავისი არსით სრულიად საწინააღმდეგო ბიოგენეზის ეპიგენეზური თეორია, რომელიც წამოაყენა გერმანელმა მეცნიერმა ო. ჰერტიცმა. იგი თვლიდა, რომ ჩანასახის განვითარება იწყება უსტრუქტურო კვერცხიდან და დიფერენცირება განისაზღვრება იმ პირობებით, რომელშიც ჩანასახის ცალკე ნაწილი ხვდება. ყოველ ახალ სტადიაში ჩანასახის ნაწილებსა და გარემოს შორის ურთიერთგავლენა იცვლება. აღმოცენდება ახალი თანათარობა და სწორედ ეს საზღვრავს დიფერენცირების გზას. ჰერტიცი უარყოფდა კვერცხში რაიმე სტრუქტურის არსებობას, მან ვერ შეძლო განვითარების პროცესის არსის ახსნა, გაუგებარი რჩებოდა უსტრუქტურო კვერცხში როგორ ხდებოდა პირველად განვითარების ბიძგის მომცემი ნაწილების აღმოცენება, ამის ასახსნელად უკვე არამატერიალურ „სასიცოცხლო ძალას“ იშველიებდა.

ვეისმანის მეტაფიზიკური წარმოდგენები დეტერმინანტების განაწილების შესახებ და ჰერტიცის ვიტალისტური კონცეფციები ვერ ხსნიდნენ განვითარების პროცესს. ამავ დროს, აუცილებლობა მოითხოვდა გარკვეულიყო ემბრიონული პროცესის არსი, და შექმნილიყო ინდივიდუალური განვითარების თეორია. თუ ფორმის ცვლილე-

ბებს, რომელიც თან ახლავს განვითარებას, საკმაოდ სრულად იკვლევდნენ, ამოუხსნელი რჩებოდა მისი მიზეზები. ვეისმანი და ჰერტვიგი ამ პრობლემის გადაწყვეტას ცდილობდნენ გონებაკერეტიით წარმოდგენებით, რაც მოითხოვდა ფაქტობრივი მონაცემებით დასაბუთებას. აუცილებელი გახდა ემბრიონულ პროცესებში ექსპერიმენტული ჩაბრუნება.

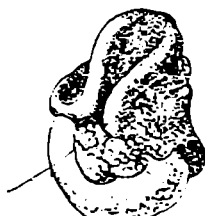
ექსპერიმენტულმა მეთოდმა, რომელიც ემბრიოლოგიაში მე-19 საუკუნის დამლევს შემოიჭრა, სწრაფად მიიზიდა მკვლევართა ყურადღება. იგი საფუძვლად დაედო ახალი მიმართულების ჩამოყალიბებას, რომელსაც მისმა ფუძემდებელმა ვილჰელმ რუმ განვიტარებების მექანიკა უწოდა. ექსპერიმენტული გამოკვლევა, როგორც წარმოედგინათ, ფართო პერსპექტივებს სახავდა განვითარების არსში ჩაწვდომისათვის.

განვითარების რთული პროცესის გაგებას ცდილობდნენ მხოლოდ იმ საკითხის გადაწყვეტით, თუ სად უნდა ეძიონ მისი მიზეზები: თვით ორგანიზმში, თუ მის გარეთ. პირველ შემთხვევაში განვითარება იქნებოდა ავტონომიური (თვითღირფერენცირება), მეორე შემთხვევაში—დამოკიდებული.

ექსპერიმენტები დაყოფის პროცესში მყოფ კვერცხზე.



ა



ბ

სურ. 73. ბაყაყის ნახევრიანი ჩანასახები:

ა — ჩანასახის გვერდითი ნაწილი;

ბ — ჩანასახის წინა ნაწილი.

პირველი ცდა, რის საფუძველზეც დაასკვნეს, რომ განვითარება ავტონომიურია, ჩაატარა ვილჰელმ რუმ დაყოფის პროცესში მყოფ ბაყაყის კვერცხზე. იგი გახურებული ნემსით აზიანებდა პირველი ორი ბლასტომერიდან ერთ-ერთს. დარჩენილი

ბლასტომერიდან ვითარდებოდა ჩანასახის მხოლოდ ნახევარი (სურ. 73). ასეთივე ნაწილობრივი განვითარება იქნა აღმოჩენილი ზოგჯერ თი სხვა ცხოველის დაყოფის პროცესში მყოფ კვერცხებზე ჩატარებული ცდების დროსაც. დეფექტური ჩანასახები მიღებული იყო ასციდიების, მოლუსკების, ცხენის ასკარიდის, ქსენოფორების და სხვათა ბლასტომერების იზოლაციისას.

განვითარების დარღვევას ბლასტომერების ანდა კვერცხის თუნდაც ცალკეული ნაწილების იზოლაციის დროს რუ ხსნიდა კვერცხში მომავალი ორგანიზმის ნაწილების წინასწარი განსაზღვრულობით. კვერცხი

თითქოს ორგანოთა ნერგების მოზაიკას წარმოადგენდა, მოზაიკის ნაწილის ამოცლა იწვევდა განსაზღვრული ორგანოების განუვითარებლობას. ასეთი გაგება რუმ საფუძვლად დაუდო მის მიერ შექმნილ მოზაიკური განვითარების თეორიას, რომელიც სავსებით შეესაბამებოდა ვეისმანის შეხედულებებს.

მაგრამ გაჩნდა ამ თეორიის საწინააღმდეგო ფაქტები. პირველყოვლისა უარყოფილ იქნა რუს ცდები ბაყაყის კვერცხებზე. აღმოჩნდა, რომ ბლასტომერების სრული გაყოფისას ან ყოველი მათგანი ვითარდება მთლიან ჩანასახში ანდა ერთ-ერთი. რუს მიერ მიღებული არასრული განვითარება, გაპირობებული იყო ცდის დაყენებით: მომწვარი ნაწილი მექანიკურად აფერხებდა დაუზიანებელი ნაწილის განვითარებას.

მოზაიკური განვითარების თეორიას კიდევ უფრო მეტად ეწინააღმდეგებოდა იმ ცდების შედეგები, რომელიც დაყენებული იყო ზღვის ზღარბის, მედუზების, ლანცეტას და ზოგიერთი ხერხემლიანის კვერცხის ბლასტომერთა სრული გამოცალკევებით. მაგალითად, ზღვის ზღარბში სრულფასოვანი ჩანასახი ვითარდებოდა ოთხუჯრედიანი სტადიის ყოველი ბლასტომერიდან, ხოლო მედუზაში—თექვსმეტუჯრედიანი სტადიის ბლასტომერებიდანაც კი. ჩანასახის სრულფასოვანი განვითარება 16 ბლასტომერის სტადიის ერთ-ერთი ბლასტომერის ბირთვიდან მიიღეს ხერხემლიანებშიც. ტრიტონის განაყოფიერებული კვერცხის ძუის მარყუჭით გადაკვანძისას იმგვარად, რომ ორივე ნახევარი ნაწილობრივ შეერთებული რჩებოდა და ბირთვი ხვდებოდა კვერცხის ერთ-ერთ ნახევარში; დაყოფა მოხდა მხოლოდ ბირთვიან ნაწილში. მისი 16 ბლასტომერამდე დაყოფის შემდეგ, ერთ-ერთი ბლასტომერის ბირთვი გადაჰქონდათ უბირთვო ნახევარში, რის შემდეგაც მათ მთლიანად აცილებდნენ ერთმანეთს. თითოეული ნაწილიდან ვითარდებოდა სრულფასოვანი ჩანასახი.

ამ ექსპერიმენტულმა მონაცემებმა ისე, როგორც ზოგიერთმა სპეციალურად დაყენებულმა ცდამ, არა თუ დაადასტურა ვეისმანის წარმოდგენები გაყოფის დროს უჯრედებს შორის ბირთვული ნივთიერების არატოლფასოვანი განაწილების შესახებ, არამედ, პირიქით, აჩვენა პირველადი დაყოფის ბირთვების თანაბარმემკვიდრეობითობა.

იმ ექსპერიმენტული მონაცემების სხვადასხვაობა, რომლებიც მიღებული იყო ადრეული სტადიების კვლევისას თითქოს აიხსნა თვისობრივად მკვეთრად განსხვავებული კვერცხების ორი ჯგუფის არსებობით. კვერცხებს, რომელთა ნაწილებს შეუძლიათ მთლიანად ჩანასახის მოცემა, რეგულაციური უწოდეს. იმ კვერცხებს კი, სადაც რომელიმე ნაწილის იზოლაცია იწვევდა დეფექტურ განვითარებას—მოზაიკური. რეგულაციური კვერცხების თვისებები, თით-

ქოს ადასტურებდნენ იმას, რომ განვითარება დამოკიდებულია იმ პირობებზე, რომელშიც იგი მიმდინარეობს. ამის საწინააღმდეგოდ მოზაიკური კვერცხების განვითარება ავტონომიურად მიმდინარეობდა. ამგვარად, პირველის თვისებები პასუხობდა განვითარების ეპიგენეზურ პრინციპს, ხოლო მეორისა — პრეფორმაციულს.

კვერცხების დაყოფა რეგულაციურსა და მოზაიკურზე პირობითია. თუ ერთიც და მეორეც ტიპურად ვითარდება, ბლასტომერის ბედი პირველსავე ეტაპზე გადაწყვეტილია: ჩანასახის მთლიან სისტემაში მყოფი ბლასტომერები ვითარდებიან მხოლოდ გარკვეული მიმართულებით. როგორც მოზაიკური, ისე რეგულაციური კვერცხების განვითარებას საფუძველად უდევს ორგანიზაციის თანდათანობითი გართულება. მაგრამ მოლუსკებში, ასციდიებსა და სხვა მოზაიკური კვერცხის მქონე ცხოველებში აღგილი აქვს ბლასტომერების და აგრეთვე კვერცხის მასალის ადრეულ დიფერენცირებას. ამის შედეგად, ბლასტომერების გაყოფისას მათგან ვითარდება მხოლოდ ის, რასაც ისინი იძლევიან, როგორც ჩანასახის ნაწილები, ე. ი. იზოლირებული ნაწილის განვითარება მიმდინარეობს სხვა ნაწილებისაგან დამოუკიდებლად. რეგულაციურ კვერცხებში, — მეღუზის, ზღვის ზღარბის, ამფიბიების და სხვა ცხოველების მასალათა დიფერენცირება, მოზაიკურ კვერცხებთან შედარებით გადაწყვეტილია უფრო გვიან სტადიებზე. რეგულაციური კვერცხების ბლასტომერების იზოლირების შემთხვევაში მათგან შეიძლება განვითარდეს სრულფასოვანი ჩანასახები. მაშასადამე, რეგულაციური კვერცხების განვითარების მიმართულება შეიძლება იცვლებოდეს და ბლასტომერების ბედი დამოკიდებულია იმაზე, ერთად არიან ისინი თუ გაყოფილი, ე. ი. მათ ბედს განსაზღვრავს მათი ურთიერთდამოკიდებულება. ზემოთქმულიდან ჩანს, რომ ექსპერიმენტული კვლევის განსხვავებული შედეგები ბლასტომერის გაყოფითა და იზოლაციით სხვადასხვა ცხოველში იმაზე მიუთითებს, რომ ზოგიერთ მათგანში ნაწილებს შორის ურთიერთდამოკიდებულების განვითარება ერთი და იგივე სტადიებზე გამოხატულია უკეთ, ვიდრე სხვა წარმომადგენლებში.

მოძღვრება ორგანიზაციული ცენტრის შესახებ. განვითარების პროცესში ორგანიზმის ნაწილების ურთიერთმოქმედებას დიდი მნიშვნელობა აქვს დაყოფაზე უფრო გვიანი სტადიების დროსაც. ამფიბიების, ფრინველებისა და სხვა ცხოველების ბლასტულაში მომავალ ორგანოთა ნერგების განაწილება, დადგენილი ცოცხალი უჯრედების მარკირების მეთოდით, მიუთითებს იმაზე, რომ მათი განვითარების მიმართულება უკვე განსაზღვრულია ბლასტულის სტადიაში. მაგრამ მრავალმა ექსპერიმენტულმა კვლევამ, რაც მდგომარეობდა განვითარებადი ჩანასახის ნაწილთა გადანერგვაში ახალ, მათთვის უჩ-

ვეულო პირობებში, აჩვენა, რომ ბლასტულის და უფრო გვიანი სტადიის ჩანასახთა ნაწილების ბედი შეიძლება შეიცვალოს ისე, როგორც ამას მათი ურთიერთკავშირი განსაზღვრავს. შედარებით მოკლე დროში დაგროვდა დიდი ექსპერიმენტული მასალა, რომელიც ადასტურებდა, რომ ფორმათწარმოქმნითი კავშირები ფართოდ არის გავრცელებული განვითარებადი ჩანასახის ნაწილებს შორის და მათ დიდი მნიშვნელობა აქვთ განვითარების განსაზღვრისათვის.

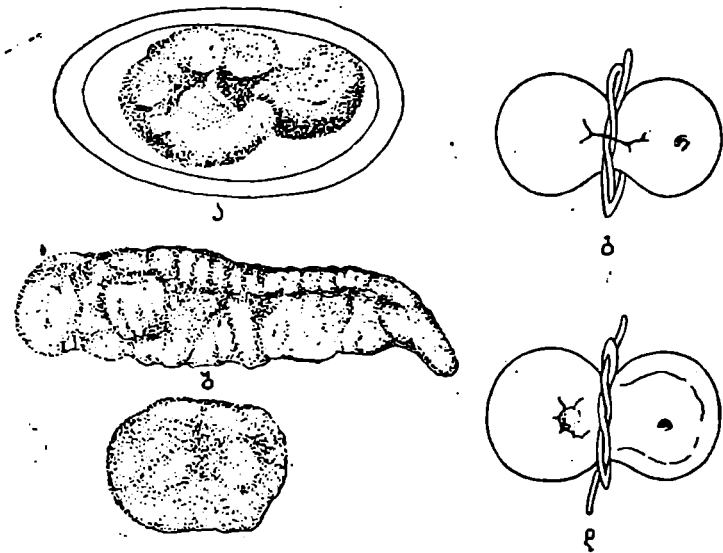
გერმანელმა მეცნიერმა გ. შპემანმა პირველად დაადგინა, რომ ამ ფიზიკურ ნერვული სისტემის ჩასახვა დაკავშირებულია ქორდა-მეზოდერმის მასალასთან, რომელიც ჩანასახის შიგნით გადანაცვლებისას — მოთავსდება დორზალური ექტოდერმის ქვეშ და, თავის მხრივ, ნერვულ სისტემად ვითარდება.

ერთ-ერთი ცდა, რომელმაც ნათელყო ფორმათწარმოქმნითი კავშირი ნერვული და ქორდა მეზოდერმის განვითარებას შორის, მდგომარეობდა იმაში, რომ გასტრულის სტადიაში აწარმოებდნენ მუცლისა და ზურგის ექტოდერმის შენაცვლებულ გადანერგვას. ეს ოპერაციები ტარდებოდა სხვადასხვა სახეობის ამფიბიაზე, რომელთა კვერცხები გამოირჩეოდა თავისი პიგმენტაციით. ეს იძლეოდა საშუალებას ადვილად ედენებინათ თვალყური გადანერგილი ნაწილისათვის — ტრანსპლანტატისათვის, რომელიც ახალ ადგილზე კარგად მოჩანდა. მაგალითად, ჩვეულებრივი ტრიტონის მუცლის ექტოდერმის უბანი გადაჰქონდათ ქუდიანი ტრიტონის გასტრულის (უფრო ღია ფერისა) იმ ადგილას, სადაც წინასწარ ამოკვეთილი იყო იმავე ზომის დორსალური ექტოდერმის ნაწილი. ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ, ინერგებოდა ჩვეულებრივი ტრიტონის ამოკვეთილ მუცლის ექტოდერმის ადგილას. ადრეული გასტრულის სტადიაში. ასეთი გაცვლა-გამოცვლის შედეგად, როდესაც თითქმის მთელი ქორდა-მეზოდერმული მასალა ჯერ კიდევ ზედაპირზეა, ტრანსპლანტატები ვითარდებიან თავისი ახალი გარემოს შესაბამისად: ჩვეულებრივი ტრიტონის მუცლის ექტოდერმა ნერვული მილის შემადგენლობაში შედის, ქუდიანი ტრიტონის დორსალური ექტოდერმა კი დიფერენცირდება საფარველ ეპითელად.

ასეთი ცდის დროს, მხოლოდ უფრო გვიანი გასტრულის სტადიაზე ტრანსპლანტატების ბედი სხვადასხვანაირი აღმოჩნდა: მუცლის ექტოდერმა, ისევე, როგორც წინა ცდაში, ახალ ადგილზე ნერვული მილის შემადგენლობაში შედიოდა. რაც შეეხება დორსალურ ექტოდერმას, მიუხედავად იმისა, რომ იგი მუცლის არეში მდებარეობდა, მაინც ნერვული მილის უბნად ვითარდებოდა. ამ დამატებით ნერვულ მილს მეორეული ნერვული მილი ეწოდა. ნერვული მილი ვითარდებოდა მისთვის უცხო ადგილას მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ გადა-

ნერგვას ახდენდნენ მას შემდეგ, როცა ქორდა-მეზოდერმა დორსალური ექტოდერმის ქვეშ მოექცევიან. როგორც ჩანს, ნერვული სისტემის ჩასახვა შესაძლებელია მხოლოდ ქორდა-მეზოდერმისა და დორსალური ექტოდერმის მასალათა შორის ურთიერთმოქმედების დამყარების შემდეგ, როგორც ეს ტიპური განვითარების დროს ხდება; და მისი კონტაქტის დროს მუცლის ექტოდერმასთან, რომელიც ექსპერიმენტულ პირობებში კანის საფარველად ვითარდება.

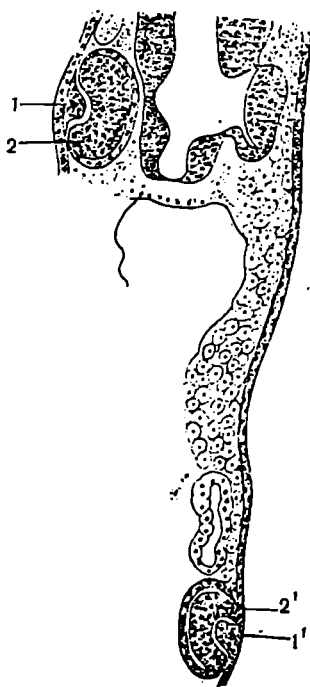
კიდევ უფრო დამაჯერებელი აღმოჩნდა მუცლის არეში ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ნაწილის გადანერგვის ცდები. აქ ხდება არა მარტო ტრანსპლანტატის დიფერენცირება ქორდად და მეზოდერმად, არამედ აპირობებს მის ზემოდან მდებარე საფარველის ექტოდერმიდან დამატებითი ნერვული ფირფიტის განვითარებას. ქორდა-მეზოდერმული ნერვის ნაწილის უცხო ადგილას გადანერგვის შედეგად ვითარდება დამატებითი კომპლექსი, რომელიც აგებულია, როგორც ტრანსპლანტატის, ისე პატრონის ქსოვილებისაგან.



სურ. 74. ტრიტონის კვერცხის გადაზონრვის ცდა დაყოფის პირველი ღარის ორი სხედასხვა მდებარეობის შემთხვევაში:

ა — კვერცხის გარსის შიგნით მოთავსებული ტუუპები, რომლებიც წარმოიქმნება მედიალურ სიბრტყეში კვერცხის გადაზონრვის შემდეგ; ბ — ჩანასახი, რომელიც წარმოიქმნება კვერცხის ანიმალური ნახევრიდან მისი ფრონტალურ სიბრტყეში გადაზონრვის შემდეგ; მის ქვეშ — ვეგეტატორი ნახევრიდან განვითარებული უფორმო მასა; გ და დ — კვერცხის გადაზონრვის სქემები (გ — ფრონტალურ და დ — მედიალურ სიბრტყეში).

აქ მოტანილი მონაცემები, რომლებიც მსგავს გამოკვლევათა მხოლოდ მცირე ნაწილს წარმოადგენს, მიუთითებს იმაზე, თუ რა მნიშვნელობა აქვს ქორდა-მეზოდერმის ფორმათწარმოქმნელ თვისებას ნერვული სისტემის განვითარებისათვის. გასაგები ხდება ბაყაყის ბლასტომერების იზოლაციის და ტრიტონის კვერცხის გადაზონრვის ცდების განსხვავებული შედეგები. ამ ბოლო ცდაში ტრიტონის კვერცხს, დაყოფამდე, ძაფის მარყუჟის გადაჭერით ორად ყოფდნენ (სურ. 74). ორივე ნაწილი იწყებდა დაყოფას და შემდეგში ან ორივე ან რომელიმე მათგანი სრულყოფილ ჩანასახად ვითარდებოდა. ორი ჩანასახი ვითარდებოდა მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ კვერცხი იყოფოდა მარცხენა და მარჯვენა ნახევრად და თითოეული მათგანი შეიცავდა ქორდა-მეზოდერმული მასალის ნაწილს. კვერცხის ზურგისა და მუცლის ნახევრებად



სურ. 75. ბაყაყის ჩანასახის გასწვრივი კრილი გვერდში გადაიერგილი თვალის ფიალით.

1—ბროლის ნერვი, 2—თავის ადგილზე განლაგებული თვალის ფიალის ნერვი; 1'—ბროლის ჩანასახა მუცლის ეპითელიდან და 2'—ჩანასახის გვერდში გადაიერგილი თვალის ფილა.

გაყოფისას ჩანასახი ვითარდება მხოლოდ პირველიდან, რადგან მხოლოდ ის შეიცავს ქორდა-მეზოდერმულ ნერვს. ქორდა-მეზოდერმული ნერვის მასალას, რომელიც განსაზღვრავს ცენტრალური ნერვული სისტემის ჩასახვას, შექმანმა ორ განიხაციული ცენტრი უწოდა.

ფორმათწარმოქმნითი გავლენის არსებობა დადგინდა აგრეთვე სხვა ორგანოების განვითარების დროსაც. პირველად ეს ნაჩვენები იყო თვალის განვითარების მაგალითზე. აღმოჩნდა, რომ შესწავლილი ცხოველების უმრავლესობას თუ თვალის ნერვი ამოცლილი აქვს საფარველ ექტოდერმასთან კონტაქტამდე, ბროლი არ უვითარდება. მუცლის ექტოდერმის ქვეშ თვალის ნერვის გადანერგვის ცდებით გამოირკვა, რომ ბროლი შეიძლება განვითარდეს ექტოდერმიდან, რომელიც ნორმალური განვითარების დროს კანის ეპითელს იძლევა (სურ. 75). საფარველი ეპითელიდან ბროლის წარმოქმნა ხდება განვითარების მხოლოდ გარკვეულ სტადიაზე. ასაკთან ერთად დიფერენცირების პროცესში საფარველი ეპითელი კარგავს ბროლის წარმოქმნის უნარს.

თვალის განვითარებისას ფორმათწარმოქმნითი გავლენა არ არის ცალმხრივი. ბროლი, რომლის ჩასახვა, როგორც ვნახეთ, თვალის ნერვთანაა დაკავშირებული, თავის მხრივ, ტვინზე მოქმედებს. ბროლის ეპითელის უშამდებარე ტვინის კედელში გადანერგვის დროს უკანასკნელში აღინიშნება ბადურის ელემენტების დიფერენცირება.

ფორმათწარმოქმნის პროცესში ნაწილთა ამგვარი ურთიერთკავშირები მქალაქდება სემნის ორგანოს განვითარების დროს. სასმენი ბუშტუკის განვითარება — შიგნითა ყურის ჩასახვა — ხდება ექტოდერმის მოგრობო ტვინთან ურთიერთმოქმედების შედეგად. სასმენი ბუშტუკი, თავის მხრივ, სასმენი კაპსულის წარმოქმნას განაპირობებს. იგი იზიდავს მის გარშემო მყოფ მეზენქიმურ უჯრედებს, რომლებიც შემდეგ ხრტილდება და გარდაიქმნება სასმენ კაპსულად — სასმენი ორგანოს ჩონჩხად. სასმენი ბუშტუკის გარშემო მეზენქიმური უჯრედების თავმოყრა ხდება იმ შემთხვევაში, თუ იგი მისთვის უცხო მიდამოში გადაიწერება. მაგრამ ამ დროს სასმენი კაპსულა ყველგან არ წარმოიქმნება. როდესაც ბუშტუკი უკუდო ამფიბიების კიდურებს შორის გადანერგეს, სრულიად მოულოდნელი შედეგი იქნა მიღებული: სასმენი კაპსულის ნაცვლად აქ მეხუთე კიდური განვითარდა. ეს იმის მაჩვენებელია, რომ ტრანსპლანტატურ სასმენ ბუშტუკს აქვს უცხო მეზენქიმის მიზიდვის უნარი, რომელიც სხეულის სხვადასხვა ნაწილში თვისობრივად განსხვავებულია.

ამფიბიებზე დეტალურად შესწავლილი ფორმათწარმოქმნელი კავშირები, აღმოაჩინეს აგრეთვე ფრინველების, თევზების და სხვა ცხოველების განვითარებისას. მაგალითად, ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ ფრინველთა პირველადი ფოსოს წინა ნაწილი, რომელიც წყალხმელეთა ცხოველების ბლასტოპორის დორსალურ ტუჩს შეესაბამება, ბლასტოდერმაში გადანერგვისას იწვევს ნერვული ნაოჭების განვითარებას უჩვეულო ადგილას. ამგვარად, ფრინველებისა და ამფიბიების ჩანასახში ამ მიდამოების მსგავსება, ექსპერიმენტულადაც დასტურდება. მსგავსი შედეგებია აგრეთვე მიღებული თევზების, ფრინველებისა და სხვა ცხოველთა თვალის ბროლის, სასმენ ბუშტუკისა და სხვა ორგანოთა ნერვებზე ჩატარებული ცდებით.

ჩანასახის ნაწილების ურთიერთმოქმედებას, რომლის შედეგადაც განისაზღვრება ორგანოთა განვითარება, ინდუქცია ეწოდება, ხოლო თვით ნაწილებს, რომლებიც განაპირობებენ განვითარებას — ინდუქტორებს. ქორდა-მეზოდერმას განიხილავენ როგორც ინდუქტორს, რომელიც წარმართავს მთელი დანარჩენი მასალის განვითარებას, რის გამოც მას პირველადი ორგანიზატორი დაარქვეს. თვალის, სასმენი ბუშტუკისა და სხვა ორგანოების ნერვებს კი — მეორეული ორგანიზატორები. დიფერენცირების მიზეზს ხე-

დავდნენ ორგანიზატორის განმსაზღვრელ ზემოქმედებაში მისდამი პასიურად დაქვემდებარებულ მასალაზე.

ცდებმა, რომლებმაც გამოავლინა ჩანასახის ნაწილთა ურთიერთ-ქმედება, გამოიწვია დიდი ინტერესი და დიდი ხნით მიიპყრო მკვლევართა ყურადღება. ბუნებრივია, რომ აღეძრათ სურვილი ჩასწვდომოდნენ ინდუქციური პროცესის ბუნებას. ცდებმა უჩვენა, რომ გათბობით, სპირტით ან სხვა საშუალებით მოკლული ორგანიზატორი თუ გადაინერგა ადრეული გასტრულის ბლასტოცელში, იგი ამ შემთხვევაშიც ინარჩუნებს ექტოდერმიდან ნერვული სისტემის ინდუქციის უნარს. დაასკვნეს, რომ ინდუქცია წარმოადგენს ქიმიურ პროცესს, სადაც აქტიური საწყისი ეკუთვნის ინდუქციის უნარის მქონე ნივთიერებას. ასეთი ნივთიერების არსებობა ჭეშმარიტად მიაჩნდათ მას შემდეგ, რაც ნაჩვენები იყო; რომ უხერხემლო და ხერხემლიანი ზრდასრული ცხოველების ბევრ ქსოვილს, განსაკუთრებით მათი სიკვდილის შემდეგ, შესწევს უნარი გამოიწვიოს ექტოდერმაში ნეირალური წარმონაქმნის განვითარება. მაგრამ ორგანოებიდან ნერვული სისტემის ინდუქციისათვის სპეციფიკური ნივთიერების გამოყოფის ცდა უშედეგო აღმოჩნდა. ამ სისტემის დიფერენცირება მუცლის ექტოდერმიდან შეიძლება გამოწვეულ იქნას ძალიან ბევრი, ერთმანეთისაგან დიდად განსხვავებული ნივთიერებებით, — არაორგანულითაც კი. გამოითქვა მოსაზრება ნერვული სისტემის ინდუქციაში ნუკლეოპროტეიდების წამყვანი როლის შესახებ, მაგრამ ამ უკანასკნელთა თვისებების კვლევის შედეგები ურთიერთსაწინააღმდეგო აღმოჩნდა: ერთი მხრივ, მონაცემები მიუთითებდა იმაზე, რომ ქსოვილთა ინდუქციური უნარი დაკავშირებულია რ ნ მ-ას მაღალ შემცველობასთან, მეორე მხრივ, აღმოჩნდა, რომ რიბონუკლეაზა (რ ნ მ-ას მაპიდროლიზებელი ფერმენტი), ზოგიერთ წყალხმელეთა ცხოველში ორგანიზატორის ინდუქციური მოქმედების ინაქტივაციას იწვევს. მაშასადამე, ყველა ამფიბიას რ ნ მ უშუალოდ არ მონაწილეობს ნეირალური წარმონაქმნის ინდუქციაში. ინდუქციის პროცესებში ცილის მნიშვნელობაც არ იყო გადაწყვეტილი. ამგვარად, ინდუქციური მასალის ქიმიური თვისებები გაურკვეველი რჩებოდა და ამ საკითხის გადაწყვეტა ბევრად რთული აღმოჩნდა, ვიდრე ეგონათ.

ორგანიზატორის თვისებებისა და მისი მოქმედების ქიმიური ბუნების მრავალრიცხოვანმა ექსპერიმენტულმა შესწავლამ მკვლევარები იმ დასკვნამდე მიიყვანა, რომ თვით ექტოდერმა შეიცავს ფარულ მდგომარეობაში ნერვული სისტემის წარმოქმნის რაღაც ფაქტორებს. ეს ფაქტორები ვლინდება მხოლოდ ექტოდერმის სხვადასხვა და ამავე დროს არა სპეციფიკური აგენტებით დამუშავების შემდეგ. ნერვული სისტემის ინდუქციის პროცესს ადარებენ ხელოვნური პართენო-

გენეზის მოვლენას: ორივე შემთხვევაში სპეციფიკური ბიოლოგიურ-რეაქცია შეიძლება გამოწვეულ იქნეს სხვადასხვა ქიმიური და ფიზიკური აგენტების ზემოქმედებით.

სწორი არ აღმოჩნდა წარმოდგენა იმის შესახებ, რომ მხოლოდ ორგანიზატორს გააჩნია ფორმათწარმოქმნის აქტიურობა. ექტოდერმა, რომელმაც განიცადა მრავალნაირი ცვლილება, არ წარმოადგენს იმ მასალას, რომელიც პასიურად ექვემდებარება ზემოქმედებას. რიბონუკლეაზით და სხვა ნივთიერებებით ინდუქციის დამთრგუნველი ცდების არაერთგვაროვანი შედეგები შეიძლება აიხსნას იმით, რომ მათ ზემოქმედებას განიცდიან აგრეთვე ექტოდერმის უჯრედებიც: ერთ შემთხვევაში ადგილი აქვს მათ სტიმულაციას ნერვული სისტემის გასავითარებლად, სხვა შემთხვევაში ზღბა მათი ინაქტივაცია.

სხვადასხვა წყაროებიდან, სახელდობრ, ლვიძლიდან. თიმუსიდან და სხვ. მიღებული რიბონუკლეოპროტეიდების ინდუქციის უნარის დასადგენად ჩატარებული ცდების შედეგები ბუნდოვანი აღმოჩნდა, რამაც აუცილებელი გახადა რ ნ მ-ას და ცილოვან ნივთიერებათა ცვლის შესწავლა მთლიან, განვითარებად კვერცხში.

ჰისტოქიმიური და რადიოგრაფიული მეთოდით კვლევისას გამოვლინდა, რომ რ ნ მ-ას და ცილის სინთეზის აქტივობა განსხვავებულია ამფიბიების განვითარებადი ჩანასახის სხვადასხვა ნაწილში. ნაჩვენებები იყო. რომ გასტრულის სტადიაში რ ნ მ-ის სინთეზი დორზალურ ნაწილში უფრო ინტენსიურია. ვიძრე ვენტრალურში. ასეთივე დორზო-ვენტრალური გრადიენტი აღმოჩენილი იყო ცილის სინთეზის შემთხვევაშიც. უფრო გვიან, ადრეული ნეირულის სტადიაში. აღნიშნული ბიოქიმიური აქტივობის გრადიენტის გარდა, კარგადაა გამოხატული წინა-უკანა გრადიენტი, რომლის შესაბამისად მიმართულია ნერვული სისტემის განვითარება ჩანასახის თავიდან კულისაკენ.

მსგავსი შედეგები რ ნ მ-სა და ცილების გრადიენტული განაწილების შესახებ მიღებულია აგრეთვე სხვა ხერხემლიანთა კვერცხის განვითარების პროცესშიც. ქათმის ჩანასახში შეინიშნება ბაზოფილის მატება. რომელიც გამოწვეულია რ ნ მ-ს რაოდენობის ზრდით ჰენზენის კვანძის უკრედთა ციტოპლაზმაში. ხოლო განვითარების უფრო გვიან სტადიებში — იმ ადგილას. სადაც ქორდა-მეზოდერმის კონტაქტია ექტოდერმასთან და რომელიც ვითარდება ნერვულ სისტემაში. რ ნ მ-ას სინთეზის გაძლიერება მედულარულ ფორფიტაში და მის ქვეშ მდებარე მეზოდერმაში აღინიშნება აგრეთვე ძუძუმწოვართა განვითარებისას.

ამგვარად, განვითარების ადრეულ სტადიებში გამოვლენილ რ ნ მ-სა და ცილის განაწილების გრადიენტებს შეესაბამება განვითარებადი ჩანასახის ნაწილების განსხვავებული მორფოგენეტიკური აქტივობა. ეს

მონაცემები შეესაბამება ამერიკელი მეცნიერის ჩ. ჩაილდის ფიზიოლოგიურ გრადიენტთა თეორიას, ფიზიოლოგიური გრადიენტი ნიშნავს ფიზიოლოგიური აქტივობის (ცვლის პროცესების ინტენსივობის) გარკვეულ განაწილებას. ცხოველის სხეულის ან მისი ორგანოების გასწვრივ, ხოლო განვითარების ადრეულ სტადიებში — ჩანასახის რომელიმე ლერძის მიმართულებით. ფიზიოლოგიური აქტივობის განსაზღვრულ დონესთან დაკავშირებულია ფორმათწარმოქმნის ესა თუ ის პროცესი. ამავე დროს სხეულში ფიზიოლოგიური აქტივობის ყველაზე მაღალი დონე დომინირებს და განსაზღვრავს ფორმათწარმოქმნას იმ მიდამოში, სადაც ფიზიოლოგიური აქტივობა უფრო დაბალ დონეზეა. ჩაილდის ფიზიოლოგიური გრადიენტის თეორია პირველად დაასაბუთეს მოზრდილ უხერხემლო ცხოველებზე დაყენებული ცდებით. უფრო გვიან, ფიზიოლოგიური აქტივობის გრადიენტული განაწილება ნაჩვენებები იყო აგრეთვე ჩანასახებზეც. ჩაილდის წარმოდგენების თანახმად, გარემო პირობების გავლენით, კვერცხის და ჩანასახის ცალკეულ ნაწილებში ჩნდება განსხვავება ცვლის პროცესების ინტენსივობის მიხედვით, რომელიც ქვეითდება ჩანასახის ერთ-ერთი ლერძის მიმართულებით. ფიზიოლოგიური აქტივობის დონის განსხვავებათა საფუძველზე შემდგომში თავს იჩენს თვისობრივი განსხვავებანი და ხორციელდება მორფოლოგიური დიფერენცირება.

იმ დიდ ექსპერიმენტულ მასალას, რომელიც დაგროვდა ხერხემლიანთა განვითარებადი კვერცხების ჰისტოლოგიური და ბიოქიმიური კვლევისას და რომელიც მიუთითებდა რ ნ მ -სა და ცილების სინთეზის ცვლილებებზე მორფოლოგიური დიფერენცირების პროცესში, არაფერი ახალი არ მოუტანია ინდუქციური პროცესების ბუნების დადგენაში.

მიღებულმა შედეგებმა უჩვენა, რომ ინდუქციის პროცესი არ შეიძლება განხილულ იქნეს, როგორც ორგანიზატორის ცალმხრივი მოქმედება. მცდარი იყო ორგანიზატორის, როგორც ფორმათწარმოქმნითი აქტივობის მატარებლის, მკვეთრი დაპირისპირება მარეაგირებელ მასალასთან, რომელსაც განიხილავდნენ, როგორც ჩანასახის აბსოლუტურად პასიურ ნაწილს. მოვლენათა ამგვარი გაგების შედეგად, მთელი განვითარება გამოიყურებოდა მექანიკურად, როგორც ორგანიზატორთა ცალმხრივი მოქმედების თანმიმდევრული ჯაჭვი. ყურადღების გარეშე რჩებოდა ისტორიული წარსული, როდესაც განვითარებადი ორგანიზმის თავისებურება ყალიბდებოდა გარემო პირობებთან ურთიერთობაში.

თავისთავად სრულიად უმართებულოა საკითხის ასე დაყენება: განვითარება დამოკიდებულია მხოლოდ იმ ფაქტორებზე, რომელიც მოცემულია თვით ორგანიზმში, თუ მხოლოდ გარემო პირობებზე?

განვითარება არის ორგანიზმისა - და გარემო პირობების ურთიერთ-მოქმედების შედეგი. ხანგრძლივი ისტორიული წარსულის მანძილზე ურთიერთმოქმედების პროცესში ჩამოყალიბდა ის ფორმათწარმოქმნელი კავშირები, რომელთაც ჩვენ ამჟამად ექსპერიმენტების საშუალებით ვავლენთ.

ექსპერიმენტული ემბრიოლოგიით მიღებულ, თუნდაც არასწორად განმარტებულ, მონაცემებს მაინც დიდი ღირებულება აქვთ. ექსპერიმენტების შედეგებმა, რომლებმაც გვიჩვენა, რომ ნერვის წარმოქმნას წინ უსწრებს ჩანასახის ნაწილთა ურთიერთქმედების პროცესი, რომელშიც მონაწილეობს არა მარტო განსაზღვრული ნერვის მასალა, არამედ ის მასალაც, რომელიც მასში არ შედის, მნიშვნელოვნად გააფართოვა ჩვენი წარმოდგენები განვითარების ფაქტორებსა და მათ ისტორიულ განპირობებულობაზე. ფორმათწარმოქმნითი კავშირების დადგენას დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანოგენეზებისა და მათი ცვალებადობის შესწავლისათვის, იგი სახავეს ევოლუციური პროცესის კვლევის ახალ გზებს.

ექსპერიმენტულ ემბრიოლოგიაში შედარებით-ევოლუციური მიმართულების დასაბუთებაში დიდი ღვაწლი მიუძღვის დ. პ. ფილატოვს. იგი ფართოდ იყენებდა განვითარების ფორმათწარმოქმნელი კავშირების შედარებითი კვლევის მონაცემებს და გამოავლინა კავშირების დიდი ცვალებადობა და მათი შეგუებითი მნიშვნელობა ორგანიზმისათვის.

საბჭოთა ბიოლოგები აკავშირებენ განვითარებადი ორგანიზმის ნაწილთა ურთიერთქმედების პრობლემას ორგანიზმის ისტორიული ჩამოყალიბების პრობლემასთან, მისი არსებობის პირობებთან ერთიანობაში, და განვითარების ექსპერიმენტულ შესწავლას სწორ საფუძველს უქმნიან.

მეცნიერების წინაშე დგას რთული და საპატიო ამოცანა — მოინახოს ემბრიონული განვითარების მართვის საშუალებანი ახალი ცხოველური ფორმების შექმნის მიზნით. კ. ა. ტიმირიაზევის მიერ ნაწინასწარმეტყველები ამგვარი მართვის შესაძლებლობა მეცნიარებში დამტკიცდა ი. ვ. მიჩურინის შრომებით. აქტიური ჩარევა ორგანიზმის განვითარებაში და მონახვა იმ სტადიებისა, რომლებზე ზემოქმედებითაც შესაძლებელია განვითარების წარმართვა ადამიანისათვის საჭირო მიმართულებით — ახალი ეტაპია ემბრიოლოგიაში, რომელმაც შეცვალა ონტოგენეზის კანონზომიერებათა პასიური შესწავლის ეტაპი.

§19. ქსოვილების ცნება

ჩანასახის განვითარების აღწერიდან გამომდინარეობს; რომ აღრეულ ემბრიონულ სტადიებში უჯრედოვანი მასალა ფიზიოლოგიურად ერთგვაროვანია და მისი პირველი ცვლილებები იწყება გასტრულაციის პროცესში, ჩანასახოვანი ფურცლების ჩამოყალიბების დროს. მასალის არაერთგვაროვნება უფრო მკვეთრი ხდება ორგანოთა ნერგების გაყოფისას, რომლებიც ორგანიზმში გარკვეული ფუნქციის შესრულების შესაბამისად ვითარდებიან. ამასთან იცვლება არა მარტო უჯრედების ფორმა და მათი განლაგება, არამედ ჩნდება უფრო ღრმა პისტოლოგიური განსხვავებები, რომლებიც მასალის შემდგომ ბედს განსაზღვრავს. ორგანიზმში პისტოლოგიურ სტრუქტურათა წარმოქმნის პროცესი, რომელიც დაკავშირებულია ორგანოთა განვითარებასთან, მათ ცხოველმქმედებასთან, მდებარეობასა და გარემოსთან, ხანგრძლივი ფილოგენეზით არის შეპირობებული.

გარკვეულ მორფოლოგიურ თავისებურებათა განვითარებას, რაც სპეციფიკური ფუნქციების შესრულებისა ან შესრულებისათვის მზადყოფნის მაჩვენებელია, დიფერენცირება ეწოდება. დიფერენცირების შედეგად აღმოცენებულმა პისტოლოგიურმა სისტემებმა ქსოვილთა სახელწოდება მიიღო. ქსოვილი შედგება არაუჯრედული ნივთიერებისა და უჯრედებისაგან, რომელთაც აქვთ წარმოშობის ერთიანობის საფუძველზე აღმოცენებული მსგავსი სტრუქტურა და საერთო ფუნქციონალური მოქმედება. ქსოვილები წარმოადგენენ პისტოლოგიური ელემენტების კომპლექსს და ხასიათდებიან ისეთი თვისებებით, რომლებიც არ გააჩნია უჯრედთა უბრალო გროვას.

ემბრიოგენეზში დაწყებული ქსოვილების განვითარება გრძელდება სრულსაკოვან ორგანიზმშიც; არ წყდება უჯრედებისა და არაუჯრედოვანი წარმონაქმნების დიფერენცირების პროცესი. ამის გამო, ქსოვილთა სისტემაში ყოველთვის არის სხვადასხვა სიმწიფის ელემენტები: სუსტად დიფერენცირებული უჯრედები, რომლებსაც ჯერ კიდევ შემორჩენილი აქვთ გამრავლებისა და შემდგომი დიფერენცირების უნა-

რი, და უჯრედები, რომლებმაც დაკარგეს ეს უნარი და გარკვეული ფუნქციის შესრულებას შეეგუენ. ამ უკანასკნელთ სპეციალიზებული უჯრედები ეწოდება; ისინი ქსოვილში ძირითად ფუნქციას ასრულებენ და ამ პროცესში თანდათან ბერდებიან და ილუპებიან. მაგრამ სპეციალიზებული უჯრედების სიცოცხლის ხანგრძლივობა ფრიად განსხვავებულია. ზოგიერთ ქსოვილში, როგორცაა მაგალითად, ნერვული ქსოვილი, ბევრი მათგანი იმდენსავე ხანს ცოცხლობს, რამდენსაც თვით ორგანიზმი. ამავე დროს, ისეთი სპეციალიზებული უჯრედები, როგორც ადამიანის ერთროციტებია, საშუალოდ 3—4 თვეს ცოცხლობენ. ეპითელური და შემავრთებელი ქსოვილის სპეციალიზებული უჯრედების არსებობაც ხანგრძლივი არ არის. ამ ქსოვილებში უჯრედების განახლება ორგანიზმის მთელი სიცოცხლის მანძილზე ხდება იმის გამო, რომ მათში არსებობს სუსტად დიფერენცირებულ ელემენტთა კერები.

უჯრედთა სპეციალიზაციასთან დაკავშირებული დიფერენცირების შესწავლა ჰისტოლოგიის ძირითადი და მეტად საინტერესო, მაგრამ ამჟამად ნაკლებად დამუშავებული ამოცანაა, რომელსაც დიდი თეორიული და პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს.

ჰისტოლოგიური სტრუქტურების მთელი მრავალფეროვნება, რომელიც განაპირობებს ცხოველთა ორგანიზმის მრავალმხრივ ცხოველმოქმედებას, იყოფა ოთხ ჯგუფად:

1. ეპითელური ანუ მოსაზღვრე ქსოვილი.
2. შიდა არის ქსოვილები, რომელშიც შედის. სისხლი. ლიმფა, საკუთრივშემავრთებელი ქსოვილი, ხრტილოვანი და ძვლოვანი ქსოვილები.
3. კუნთოვანი ქსოვილი.
4. ნერვული ქსოვილი.

§ 20. ეპითელური ანუ მოსაზღვრე ქსოვილი

ზოგადი დახასიათება. ეპითელი — მოსაზღვრე ქსოვილია. მელიც გარედან ფარავს ორგანიზმის მთელ ზედაპირს და, რომლითაც გამოფენილია შინაგანი ორგანოების ღრუები.

ეპითელის მოსაზღვრე მდებარეობა აპირობებს მის მეტად მნიშვნელოვან ფუნქციებს: ორგანიზმის დაცვას გარემოს მავნე ზემოქმედებრიდან და ორგანიზმსა და გარემოს შორის ნივთიერებათა ცვლის უზრუნველყოფას. მაგალითად, კანის ზედაპირის გარქოვანებული შრეები, რომლებიც დიდი გამძლეობით ხასიათდებიან, იცავენ დაზიანებისაგან ქსოვილების უფრო ღრმად მდებარე შრეებს.

საკმლის მომწელებელი ტრაქტის შიგნითა ზედაპირის ამომფენი ეპითელი იცავს მის კედელს საკმლის მომწელებელი წველების მოწელებითი ზემოქმედებისაგან. ამავე დროს ნაწლავების ეპითელს აქვს სხვა, ტ რ ო პ ი კ უ ლ ი ფუნქცია: მისი მეშვეობით ხდება მოწელებული საკმლის შეწოვა.

ზოგიერთი ეპითელური უჯრედი გამოყოფს ორგანიზმის ცხოველმომწელებისათვის აუცილებელ ნივთიერებებს. ამ ნივთიერებებს სეკრეტებს უწოდებენ, ხოლო მათ გამოყოფილ უჯრედებს ჯირკვლოვანი ანუ სეკრეტორული უჯრედები ეწოდება. ამგვარად, შეიძლება აღინიშნოს ეპითელური ქსოვილის კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი ფუნქცია, სახელობრ, ს ე კ რ ე ტ ო რ უ ლ ი ფუნქცია.

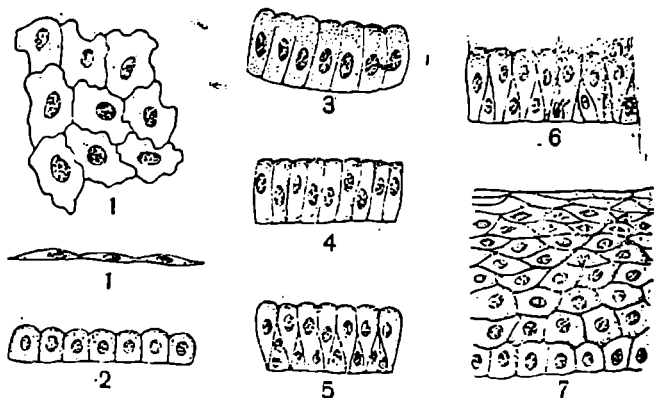
თირკმლის მილაკების ამომფენი ეპითელის ჯირკვლოვანი უჯრედების საშუალებით ხდება ნივთიერებათა ცვლის. მათვე პროდუქტების გამოყოფა, რაც ეპითელური ქსოვილის გ ა მ ო მ ყ ო ფ ი ფუნქციის საგალითია.

ეპითელის მოსაზღვრე მდებარეობა და მისი ფუნქციონალური მნიშვნელობა განსაზღვრავს ამ ქსოვილის აღნაგობის თავისებურებას. ეპითელი ერთშრიანია თუ მრავალშრიანი, იგი ყოველთვის ქმნის მთლიან ფენას. რომელიც შედგება მჭიდროდ განლაგებული უჯრედებისაგან, მკვეთრად გამოხატული საზღვრებით. უჯრედებს შორის იმყოფება ძალიან მცირე რაოდენობის არაუჯრედოვანი, შორისული (ბირითადი) ნივთიერება. ორგანიზმს გარეშე კულტივირების დროს ეპითელი იზრდება მხოლოდ მთლიანი ფენის ან მჭიდრო, უჯრედოვანი ბაგირაკების სახით. ეპითელის მალალი სპეციალიზაციის მიუხედავად, მასში ყოველთვის არსებობს ცალკეული უჯრედები, ან მისი ჯგუფები თუ შრეები, რომლებსაც შენარჩუნებული აქვს გაყოფის უნარი. ასეთი უჯრედოვანი ელემენტების არსებობა აპირობებს ეპითელური ქსოვილის რეგენერაციის დიდ უნარს. ეს თავისება ძალიან მნიშვნელოვანია იმ ქსოვილებისათვის, რომლებიც ორგანიზმში თავისი ზედაპირული მდებარეობის გამო შეიძლება ადვილად დაზიანდეს.

ეპითელი ყოველთვის შემაერთებელ ქსოვილზე მდებარეობს და მისგან გამოიწეულია თხელი, უსტრუქტურო ფირფიტით — ბ ა ზ ა ლ უ რ ი მ ე მ ბ რ ა ნ ი თ. ზოგ შემთხვევაში იგი მნიშვნელოვან სისქეს აღწევს და ამ ორ ქსოვილს შორის, რომელთა ხარჯზეც თვითონ განვითარდა, მჭიდრო კავშირს უზრუნველყოფს. ეპითელისათვის ბაზალურ მემბრანას მეტად არსებითი მნიშვნელობა აქვს: ეპითელი მოკლებულია სისხლძარღვებს, მასში საკვები ნივთიერებანი შემაერთებელი ქსოვილიდან ამ მემბრანის. გავლით შეაღწევენ.

ეპითელური უჯრედი ყოველთვის პ ო ლ ა რ უ ლ ი ა. მოსაზღვრე მდებარეობის გამო მასში მკვეთრად მოჩანს გარეთა ა პ ი კ ა ლ უ რ ი

და შიგნითა ბაზალური ნაწილი. უჯრედის ყველა წარმონაქმნი ლაგდება განსაზღვრული თანმიმდევრობით, უჯრედის ღერძის გასწვრივ, ე. ი. აბიკალური ნაწილიდან ბაზალურისაკენ. მომრგვალო და ოვალური ფორმის ბირთვის ყოველთვის ბაზალური მდებარეობა უკავია. ციტოპლაზმა შეიცავს ყველა ორგანოიდს.



სურ. 76. ეპითელის სხვადასხვა ტიპი:

1 — ერთშირიანი ბრტყელი ეპითელი (ხედი ზევიდან და ქვერიდან); 2 — დაბალი პრიზმული ეპითელი; 3 — მაღალი პრიზმული ეპითელი; 4 — წამწამოვანი; 5 — მრავალრიგოვანი; 6 — მრავალრიგოვანი წამწამოვანი; 7 — მრავალშირიანი ბრტყელი.

კლასიფიკაცია. ფორმის მიხედვით ეპითელური უჯრედები შეიძლება იყოს ბრტყელი, დაბალი პრიზმული (კუბური) და მაღალი პრიზმული (ცილინდრული). ისინი ლაგდებიან ერთ ან რამოდენიმე შრედამის შესაბამისად არჩევენ, ეპითელს ერთშირიანსა და მრავალშირიანს.

ერთშირიანი ეპითელი გამოირჩევა მისი შემადგენელი უჯრედების დიდი მრავალფეროვნებით. იგი იყოფა ბრტყელ, დაბალ პრიზმულ (კუბურ), მაღალ პრიზმულ (ცილინდრულ) და მრავალრიგოვან ეპითელად. ერთშირიანი ეპითელისთვის, იქნება ის ერთრიგოვანი თუ მრავალრიგოვანი, დამახასიათებელია ის, რომ ყველა უჯრედის ბაზალური ბოლოები ყოველთვის ბაზალურ მემბრანას ეხება.

ბრტყელი ეპითელი შედგება გაბრტყელებული უჯრედებისაგან, რომელთაც ზოგჯერ არასწორი მრავალკუთხოვანი ფორმა აქვთ (სურ. 76, 1). იგი ამოჭფენს ზოგიერთი შინაგანი ორგანოს გარსებს. ფილტვების ალვეოლების შიგნითა ზედაპირს და სხეულის ღრუს.

დაბალპრიზმული ეპითელის უჯრედების სიმძლვე დაახლოებით მათ სიგანეს უდრის (სურ. 76, 2). იგი ამოჭფენს მრავალი ჭირკვლის გამომტან სადინარებს, თირკმლების მილაკებს.

მაღალპრიზმული ეპითელი შედგება მაღალი უჯრედებისაგან, რომლებსაც ოთხ-ეჭვსწახნაგოვანი პრიზმის ფორმა აქვს (სურ. 76,3). ამ სახის ეპითელი ამოჭვენს ნაწლავებს, კუჭსა და ზოგიერთ სხვა ორგანოს.



სურ. 77. კანის მრავალშრიანი ვარქოვანებული ეპითელი (ეპიდერმისი):

- 1 — წინააღსოვანი ზონა; 2 — წარკვლოვანი ზონა; 3 — პრიზმული უჯრედი; 4 — რქოვანი ზონა; 5 — ბაზალური მემბრანა; 6 — შემაერთებელი ქსოვილი.

ფორმის მიხედვით, რომლებიც მის ზედაპირულ შრეს ქმნიან, მას მრავალშრიან ბრტყელ ეპითელს უწოდებენ. იგი ქმნის კანის ზედა

მრავალწახნაგოვანი ეპითელი შედგება სხვადასხვა ფორმისა და სიმაღლის უჯრედებისაგან. ამის გამო მხოლოდ ნაწილი უჯრედებისა, რომელთაც პრიზმული ფორმა აქვთ, აღწევს თავისუფალ ზედაპირს, დანარჩენი — თითისტარასებრი ან კონუსისებრი ფორმის უჯრედები — მათ შორის მდებარეობენ. ასეთ ეპითელში ბირთვები სხვადასხვა კონფიგურაციაზე განლაგებული, რაც მრავალრიგოვან შთაბეჭდილებას ქმნის (სურ. 76,5). ადამიანის სხეულში მრავალრიგოვანი ეპითელით დაფარულია ბევრი ორგანოს ზედაპირი, მაგალითად, სასუნთქი ვზეები, მამაკაცის სასქესო აპარატის გამომტანი სადინარები.

ერთშრიანი ეპითელის მრავალგვარობას კიდევ უფრო მეტად ზრდის უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე წამწამების არსებობა.

წამწამოვანი ეპითელი (სურ. 76,4) ამოჭვენს ზურვის ტვინის ცენტრალურ არხს, სასუნთქ გზებს, საშვილოსნოს ლორწოვან გარსს და ა. შ.

მრავალშრიანი ეპითელი ფრიალ მნიშვნელოვან სისქეს აღწევს. იმ უჯრედთა

შრეს, პირის ღრუს, ხახის, საშოს ლორწოვანი გარსის საფარველს (სურ. 76, 7).

ეპითელის ზემომოყვანილი კლასიფიკაცია ემყარება მხოლოდ და მხოლოდ მორფოლოგიურ ნიშნებს და სრულიად არ ასახავს მათ ფიზიოლოგიურ თვისებებს. ამავე დროს, ეპითელის ფუნქციები, როგორც აღინიშნა, მეტად მრავალფეროვანია. ამის მიხედვით ასხვავებენ ეპითელის შემდეგ სახეებს: კანის; ნაწლავის; წამწამოვანს ანუ მოციმციმეს; ცელომურსა და ჭირკველოვანს.

ჩანასახოვანი განვითარების პროცესში ეპითელი წარმოიქმნება სამი ჩანასახოვანი ფურცლისაგან: ხერხემლიან ცხოველებში ექტოდერმიდან ვითარდება კანის, სასუნთქი გზების, საჭმლის მომწელებელი მილის წინა ნაწილის, შარდის გამომყოფი სადინარების და მათი ჭირკველების ეპითელი. ენტოდერმული წარმოშობისაა საჭმლის მომწელებელი მილის დიდი ნაწილის ეპითელი და საჭმლის მომწელებელი აპარატის ყველა ჭირკვლის ეპითელი. მეზოდერმიდან ვითარდება მეზოთელი, სასქესო ჭირკვლების ფოლიკულური უჯრედები და საშვილოსნოს ეპითელი.

კანის ეპითელი. კანის ეპითელი თავისი აღნაგობით მეტად მრავალფეროვანია. მისთვის დამახასიათებელია თითოეული უჯრედის მკვეთრად გამოხატული დამოკიდებულება მთლიანი ფენის მიმართ: ფენის გარეშე უჯრედებს არსებობა არ შეუძლიათ და კვების ოპტიმალურ პირობებშიც კი იღუპებიან.

ხერხემლიანებში კანის ეპითელი მრავალშრიანია, უხერხემლოებში კი ერთშრიანი. პირველ შემთხვევაში დაცვითი ფუნქცია ხორციელდება უჯრედების სქელი ფენის წარმოქმნით, მეორეში — ციტოპლაზმის სპეციალური დიფერენცირებით, რის შედეგადაც წარმოიქმნება კუტიკულა — მკვრივი სტრუქტურა უჯრედების თავისუფალ ზედაპირზე.

მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელი ყველაზე უფრო სპეციალიზებულია ძუძუმწოვართა და ადამიანის კანის საფარველში, სადაც იგი ფრიად მნიშვნელოვან სისქეს აღწევს.

კანი შედგება ორი ძირითადი ნაწილისაგან: შემაერთებელქსოვილოვანისაგან, რომელსაც საკუთრივ კანი ანუ ღერმა ეწოდება, და ეპითელურისაგან, რომელსაც ეპიდერმისი ჰქვია. ჩვენ აქ განვიხილავთ მხოლოდ ეპიდერმულ ნაწილს, რომელიც დაცვით ფუნქციას ასრულებს.

ეპიდერმისი შედგება სამი ზონისაგან. ყველაზე უფრო ღრმად მდებარეობს შემაერთებელქსოვილთან მოსაზღვრე ჩანასახოვანი ზონა. იგი გადადის მარცვლოვანი და პრიალა უჯრედების ზონაში. კანის ზედაპირთან ახლოს მდებარეობს გარქოვანებული, მკვდარი უჯრედ-

ბის ზონა (სურ. 77) კანის ეპითელი, მის ქვეშ მდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან მჭიდროდ დაკავშირებულია ბაზალური მემბრანით, რომელიც მკვრივი წარმონაქმნია და შეზრდილია, ერთი მხრივ, შემაერთებელ ქსოვილთან და, მეორე მხრივ — ეპიდერმისის ღრმა შრესთან.

ჩანასახოვანი ზონა შედგება რამოდენიმე შრისაგან. მისი ღრმა შრე, რომელსაც ბაზალურს უწოდებენ, შედგება მაღალი პრიზმული უჯრედებისაგან. დანარჩენი უჯრედები უსწორო ფორმისაა; მათი წანაზარდები, ეკლებივით ესობა ქვემოთ მდებარე შრეში, მათ ეკლიან უჯრედებს უწოდებენ. მარცვლოვანი შრის მიმართულებით აღნიშნული უჯრედები თანდათან ბრტყელდება. მაღალ, ბაზალურ უჯრედებში ბირთვები ოვალურია, ეკლიანი უჯრედების ღრმა შრეებში ისინი მომრგვალოა, ხოლო უფრო ზედაპირულ შრეებში ისევ ოვალურ ფორმას იღებენ, მაგრამ მათი გრძელი ღერძი ჰორიზონტალურად მდებარეობს.

გამრავლების უნარს ინარჩუნებენ მხოლოდ ბაზალური უჯრედები, რომლებშიც ღროდადრო აღინიშნება მიტოზი. ეპითელის სიცოცხლისათვის ამ უჯრედებს ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვთ: მათ ხარჯზე ხდება იმ უჯრედების შევსება, რომლებიც განუწყვეტლივ იქერცლებიან ეპითელის ზედაპირული შრეებიდან.

ეპიდერმისის შიდა ზედაპირი შემაერთებელი ქსოვილის საზღვარზე უსწორმასწორო ხდება იმის გამო, რომ აქ მასში შეიჭრება შემაერთებელი ქსოვილი ღრმა წანაზარდების — დვრილების სახით. მასში ჯდებიან ნერვები და სისხლძარღვები. დვრილების წარმოშობის გამო დიდდება ეპითელის შეხების ზედაპირი ღრმად მდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან და, მამსადაამე, უმჯობესდება ეპითელის მომარაგება საკვები ნივთიერებებით.

უჯრედებს შორის არსებობს უჯრედშორისი ნაკრალები, რომელთა მეშვეობითაც საკვები ნივთიერება შეაღწევს ეპითელში. უჯრედებს შორის კავშირი, მაგალითად, კანის ეპითელში, რომელიც ადამიანში მრავალი შრისაგან შედგება, მყარდება სპეციალური საყრდენი სტრუქტურების საშუალებით. მათ მიეკუთვნება დესმოსომა (*desmos* — კავშირი, *soma* — სხეული) — მომრგვალო ან ოვალური წარმონაქმნი, რომელიც აღმოცენდება ორი, ერთმანეთის მეზობლად მდებარე უჯრედის პლაზმური მემბრანის გასქელების შედეგად (სურ. 78). დესმოსომის წარმოშობის ადგილას. პლაზმური მემბრანის უბნები ახლო ეხება ერთმანეთს. დესმოსომები ის ადგილია, სადაც ხდება სპეციალური უჯრედშიდა საყრდენი სტრუქტურების ტონოფიბრილები ს მიმაგრება. ეს უკანასკნელნი, ელექტრონული მიკროსკოპის მონაცემების მიხედვით, შედგებიან უწვრილესი ცილოვანი ძაფებისაგან. ციტოპლაზმის პერიფერიულ ნაწილში ისინი ერთდებიან კო-

ნებად, რომლებიც ემაგრება დესმოსომებს. როგორც ციტოპლაზმის ჩონჩხოვანი სტრუქტურები, ტონოფიბრილები ზრდიან უჯრედის მექანიკურ გამძლეობას.



სურ. 78. დესმოსომა კანის მრავალშრიანი ეპითელის ორ ეპითელურ უჯრედს შორის. კანის მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელის ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია: 1 — დესმოსომა; 2 — კონტაქტში მყოფი უჯრედების პლაზმატური მემბრანები; 3 — ტონოფიბრილები.

მარცვლოვანი ზონა, რომელიც ჩანასახოვან ზონას მოსდევს, შედგება 3—4 რიგი გაბრტყელებული უჯრედებისაგან. მარცვლოვანი უჯრედები გადადიან პრიალა უჯრედებში, რომელნიც აგრეთვე 2—4 რიგად არიან დალაგებული და ქმნიან პრიალა შრეს. საზღვრები პრიალა უჯრედებს შორის ძნელი გასარჩევია. მათი ბირთვები სუსტად იღებება და პრეპარატებში თითქმის არ ჩანს. მარცვლოვანი უჯრედების ციტოპლაზმაში ჩნდება კერატოჰიალინის წვრილი მარცვლები, რომელნიც პრიალა შრის უჯრედებში ერთდებიან და ჰომოგენურ მასას ქმნიან. კერატოჰიალინის გამოჩენა ნიშნავს იმ ცვლილებების დაწყებას, რომელსაც მოჰყვება ეპიდერმისის გარეთა შრეების გარქოვანება და რქოვანი ნივთიერების — კერატინის წარმოქმნა.

რქოვანი ზონა შედგება მრავალრიცხოვანი, მჭიდროდ განლაგებული რქოვანი ნივთიერების ფენებისაგან. ამ უკანასკნელის წარმოქმნის მექანიზმი ჯერ გაურკვეველია, გარქოვანებას ჩვეულებრივ აღწერენ, როგორც ციტოპლაზმის თანდათანობით გადაგვარებას, რომელიც მარცვლოვან უჯრედებში იწყება, გრძელდება პრიალაში და მთავრდება ზედა რქოვანი შრის წარმოქმნით. ეს უკანასკნელი შედგება მკვდარი ქერცლების სახით განლაგებული უჯრედებისაგან, რომლებიც თანდათან კარგავენ კავშირს ერთმანეთთან და ადვილად იქერცლებიან.

მაგრამ უკანასკნელ ხანებში გამოქვეყნებული შრომები ეწინააღმდეგება გარქოვანების ასეთ აღწერას. ისინი ადასტურებენ ადრე გამოთქმულ მოსაზრებას, რომლის თანახმად რქოვანი ნივთიერების წარმოქმნა ხდება აპოკრინული სეკრეციის მსგავსად, რომლის დროსაც სეკრე-

ტთან ერთად გამოიყოფა უჯრედის ნაწილიც. ამ დროს წარმოქმნილი რქოვანი ნივთიერების ფირფიტები ლაგდებიან უჯრედებზე და თითქო მათ ანაბექდს წარმოადგენენ. თვით უჯრედები გარქოვანების დროს ცოცხალი რჩება და იღუპება გარკვეული ხნის ფუნქციონირების შემდეგ.

იმ დამკვიდრებული წარმოდგენის საწინააღმდეგოდ, რომელიც გარქოვანების პროცესს ციტოპლაზმის გადაგვარების პროცესად მიიჩნევს, წამოყენებულ იქნა ზოგიერთი არაპირდაპირი ფაქტი. მაგალითად, ეკლიან უჯრედებში მიტოზის ზუსტად აღრიცხვამ ნათელპყო აშკარა შეუსაბამობა ახლად წარმოქმნილი უჯრედების რიცხვსა და იმ უჯრედების რაოდენობას შორის, რომელიც უნდა დაღუპულიყო გამოყოფილი რქოვანი ნივთიერების წარმოსაქმნელად.

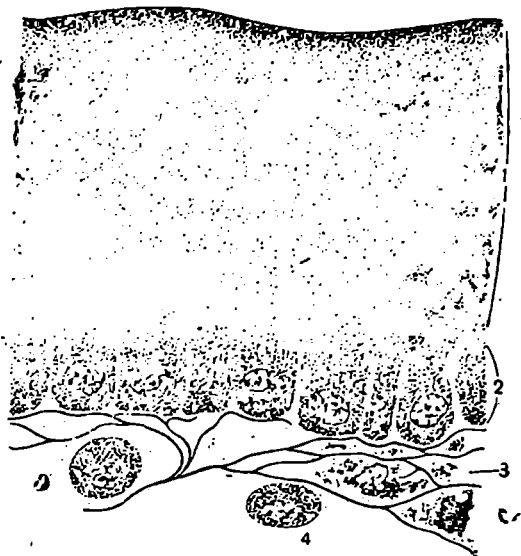
უჯრედთა გარქოვანების პროცესის ნორმალური მსვლელობა დიდად არის დამოკიდებული გარემო ფაქტორებზე, განსაკუთრებით საკვების ვიტამინურ შედგენილობაზე. საკვებში A — ვიტამინის ნაკლებობისას გარქოვანების პროცესი ფერხდება, თუმცა ჩანასახოვანი ზონის უჯრედები განაგრძობენ გამრავლებას.

რქოვან შრეს, რომელშიც აქერცლილი ქერცლი და კანის ცხიმოვანი ჯირკვლების გამონაყოფი ერთმანეთში ირევა, დიდი დაცვითი მნიშვნელობა აქვს. ხასიათდება რა ძლიერი დრეკადობით, დაბალი სითბოგამტარობით და წყლის სუსტი შეღწევადობით, რქოვანი შრე ორგანიზმს იცავს სითბოს დაკარგვისა და ჰარბი აორთქლებისაგან. გარდა ამისა, რქოვან შრეს აქვს მუავე რეაქცია, ამიტომ იგი წარმოადგენს არახელსაყრელ არეს მიკრობების გამრავლებისათვის. კანში მიკრობების შეჭრა შესაძლებელია მხოლოდ თმის ამოსვლის ადგილას. ამავე დროს რქოვანი შრე განვლადია ზოგიერთი აირისათვის (გოგირდწყალბადი და სხვ.) და მძიმე ლითონთა მარილებისათვის.

კანის ფერი განპირობებულია პ ი გ მ ე ნ ტ ი თ, რომელიც ეპიდერმისის ჩანასახოვან ზონაში მოიპოვება; გარქოვანებული შრეები მას არ შეიცავენ. კანის ფერი ადვილად იცვლება, რაც აიხსნება პიგმენტთა რაოდენობის მერყეობით. მათი რაოდენობა იზრდება მზის სხივების ზემოქმედებით, როცა კანი მუქდება და მზის ნამწვი წარმოიშობა. სწორედ ამაში მდგომარეობს ორგანიზმის დაცვითი რეაქცია: პიგმენტი ნთქავს სინათლის ენერგიას და ამით იცავს კანის შრეებს მოკლელტალდიანი სხივების ძლიერი ზეგავლენისაგან.

ყველა უხერხემლოთა კანის საფარველის ერთ შ რ ი ა ნ ი ე პ ი თ ე ლ ი დაცვით ფუნქციას ასრულებს უჯრედთა აპიკალურ ზედაპირზე მკვრივი კ უ ტ ი კ უ ლ ი ს წარმოქმნის წყალობით. კუტიკულა ინარჩუნებს კავშირს ეპითელურ უჯრედებთან (სურ. 79). მიუხედავად ამისა, რომ მას უჯრედოვანი აგებულება არ გააჩნია, ცხოველებში, რო-

მელნიც შესწავლილი იყო ელექტრონული მიკროსკოპით, იგი არა-პომოგენური აღმოჩნდა. მასში ნახეს სუბმიკროსკოპული სტრუქტურა, რომელშიც 150 მმკ-ის სისქის ცილოვან-ჭიტინოვანი მეტ-ნაკლებად მკვრივი, ფირფიტები მონაცვლეობენ.



სურ. 79. ცხვირქოსანი ხოქოს ლარვის კანის ჯავშნის ერთშიანი ეპითელის ვერტიკალური ჭრილი: 1 — ქიტინი; 2 — ეპითელი; 3 — შემაერთებული ქსოვილი; 4 — სისხლის უჯრედები.

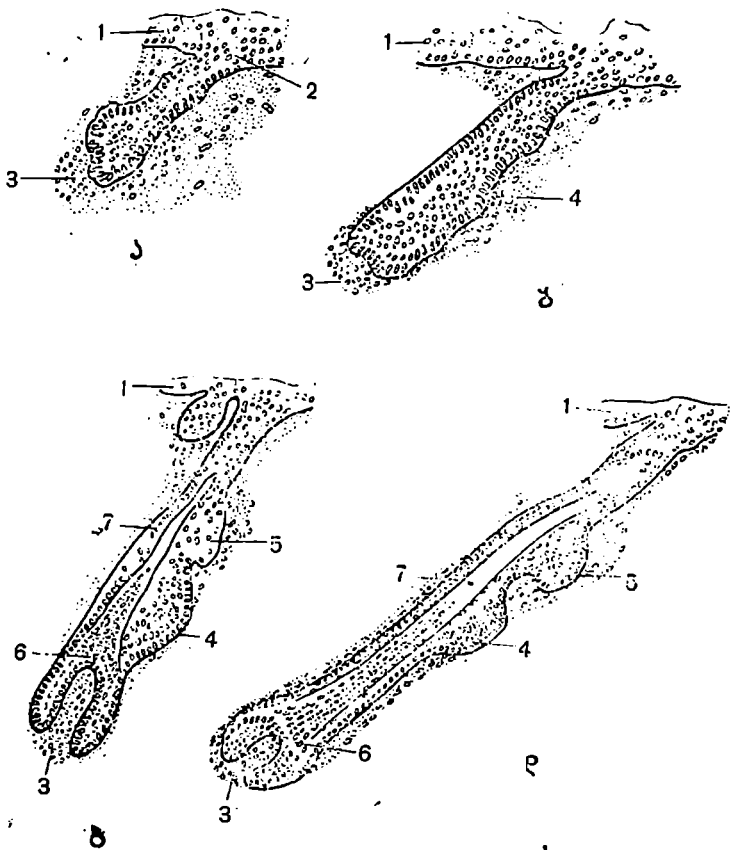
კუტიკულა განსაკუთრებით კარგად აქვთ განვითარებული ფეხსახსრიანებს, სადაც იგი საყრდენ ფუნქციასაც ასრულებს; მაგალითად, მწერების ქიტინის ჯავშანი ეპითელური წარმოშობის ჩონჩხს წარმოადგენს.

კუტიკულისა და ქიტინის ჯავშნის განვითარების დროს ეპითელური უჯრედები ინარჩუნებენ თავის სასიცოცხლო თვისებებს: მათ დაზიანებული კანის საფარველის აღდგენისა და კანის ცვლის შემდეგ ჯავშნის ახლად წარმოქმნის უნარი გააჩნიათ.

განსაკუთრებით მკვეთრად მკვლავნდება კუტიკულის წარმომქმნელი ეპითელის მთლიანობა. მას დაცევითი თვისებები მხოლოდ მაშინ გააჩნია, როცა იგი მთლიან ფენას წარმოადგენს; საკმარისია მისი უმნიშვნელო დაზიანება და იგი კარგავს დამცველი ორგანოს მნიშვნელობას.

კანის ეპითელის რქოვანი წარმონაქმნები. კანის ეპითელს ეკუთვნის სხვადასხვა რქოვანი წარმონაქმნი: ქერცილი, ბუმბული და თმა, რომელნიც ცხოველის საერთო საფარველს შეადგენენ. ქვეწარ-

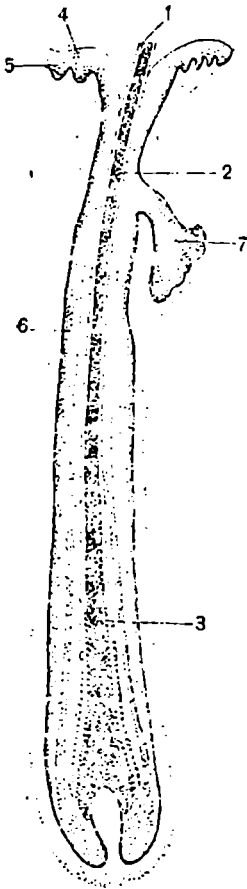
მავალთა ქერცილი იცავს სხეულს მექანიკური დაზიანებისაგან; ფრინველების ბუმბული და ძუძუმწოვართა თმა, ამცირებს თბოგაცემას. საერთო რქოვანი საფარველის გარდა, არსებობს ადგილობრივი რქოვანი წარმონაქმნებიც: ნისკარტი, ბრჭყალები, ფრჩხილები და სხვ. რქოვან წარმონაქმნებზე გარკვეული წარმოდგენის შესაქმნელად, გავეცნოთ ადამიანის თმისა და ფრჩხილების აგებულებას.



სურ. 80. ადამიანის ჩანასახის თმის განვითარების თანმიმდევრული სტადიები (ა — დ): 1 — ეპიდერმისი; 2 — თმის არხის უჯრედები; 3 — თმის დვრილი; 4 — თმის სარეცლის ჩანასახი; 5 — ცხიმის ჭირკელის ჩანასახი; 6 — თმის ბოლქვი; 7 — ფესვის გარეთა ბული.

თმა ჩანასახში იწარმოება ეპიდერმული შემსხვილების სახით, რომელიც ზრდისას კანის ღრმა შრეებს აღწევს, თავდაპირველად, თმის წერტილს აქვს წაგრძელებული ეპითელური ცილინდრის სახე, რომ-

მელიც სიღრმეში კანის ზედაპირის მიმართ ირიბად ჩაიზრდება (სურ. 80). შემდეგ ამ ცილინდრის ქვემო ნაწილში თავს იყრის მეზენქიმა, რომელიც თანდათან შეიჭრება მის ძირში და წარმოქმნის თმის დვრილის ნერგს. დვრილში ჩაზრდილი სისხლძარღვები კვებავენ თმას.



სურ. 81. თმის ფესვის სი-
გრძობის კრილი:
1 — კუტიკულა; 2 — ქერ-
ქლოვანი ნივთიერება; 3 —
ტვინოვანი ნივთიერება;
4 და 5 — ეპიდერმისის
რქოვანი და ჩანასახოვანი
ზონები; 6 — ფესვის გარე-
თა ბუდე; 7 — ცხიმის ჯირ-
კვალი.

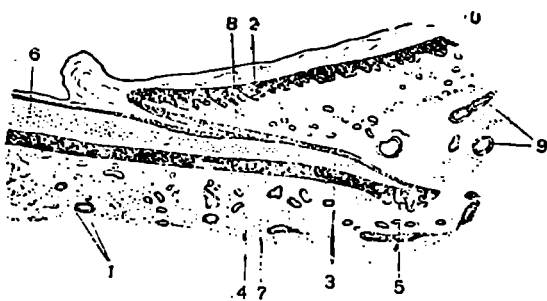
თმის იმ ნაწილს, რომელიც კანის ზემოთ იმყოფება, ღერო ეწოდება, კანში მდებარე ნაწილს კი — ფესვი. ფესვის ქვედა ნაწილი თმის დვრილით, გაგანიერებულია და თმის ბოლქვის ქმნის. ამგვარად, თმის ღერო თანდათან გადადის ფესვში, თმის ფესვი კი — ბოლქვში. ბოლქვის მიდამოში განვითარებული თმის ფესვი შედგება ცოცხალი უჯრედებისაგან, რომლებიც შორდებიან რა ბოლქვს, თანდათან რქოვანდებიან.

თმის გარეთა ნაწილი — ღერო — შექმნილია გარქოვანებული უჯრედებით. მისი ძირითადი მასა — ქერქოვანი ნივთიერებაა, რომელიც შედგება ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებული რქოვანი ქერცლები-ბისაგან. ქერცლებში შეიმჩნევა უჯრედთა ბირთვების ნაშთები. თმის ფერის მიმცემი პიგმენტი იმყოფება, როგორც თვით ქერცლში, ისე მათ შორისაც. ღეროს გარეთა შრეს წარმოადგენს თხელი კუტიკულა; იგი არ შეიცავს არც ბირთვებს, არც პიგმენტებს (სურ. 81).

თმის ფესვი მთლიანად მოთავსებულია თმის ჩანთაში, რომელიც შექმნილია ეპითელითა და შემაერთებული ქსოვილით. ჩანთის ეპითელი კანის ეპითელის გაგრძელებაა, უკანასკნელი. ჩაიზნევა სიღრმეში და თმის ფესვს თითქოს სარეცელს უქმნის. ამ ჩაზნეკვით არის განპირობებული ჩანთის შრეების ურთიერთგანლაგება: თმის კუტიკულას უშუალოდ ეხება ეპიდერმისის ზედაპირული გარქოვანებული შრეები, ეპიდერმისის ჩანასახოვანი ზონა კი გარეთ არის მოქცეული. ეს განსაკუთრებით მკვეთრად ჩანს თმის იმ ნაწილში, რომელიც კანის ზედაპირთან ახლოს იმყოფება. აქ ჩანთის ეპითელს

ეპიდერმისის აგებულება აქვს. ჩანთის ღრმა ნაწილებში სურათი რთულდება იმით, რომ ჩანთის ეპითელი იყოფა შიგნითა და გარეთა ქარქაშად, თითოეული მათგანი, თავის მხრივ, რამდენიმე შრისაგან შედგება.

ბოლქვის მიმართულებით, მის სიახლოვეს თმის ფესვისა და მისი ჩანთის ყველა ელემენტში შეინიშნება უჯრედთა ბირთვები. ბოლქვის ძირში შრეებს შორის საზღვრები ქრება და წარმოიქმნება გამრავლების პროცესში მყოფი უჯრედების მთლიანი მასა, რის ხარჯზეც ხორციელდება თმის ზრდა.



სურ. 82. ადამიანის ფრჩხილის ძირის სივრცის კრილი:

- 1 — ფრჩხილის სარეცლის სისხლგამტარი ძარღვები;
- 2 — ეპიდერმისი; 3 — ფრჩხილის მორგვის ეპითელი;
- 4 — ფრჩხილის სარეცლის ჩანასახოვანი შრე; 5 — ფრჩხილის მატრიცი; 6 — ფრჩხილის ფირფიტა; 7 — ფრჩხილის სარეცელი; 8 — ფრჩხილის მორგვი;
- 9 — მორგვის არტერიები; 10 — კანის რქოვანი შრე.

თმის პერიოდული ცვლა, როგორც ჩანს გამოწვეულია ბოლქვის უჯრედებში ნივთიერებათა ცვლის დარღვევით, რის შედეგადაც ისინი წყვეტენ გამრავლებას და გარქოვანებას განიცდიან. რედუცირებული ბოლქვი გამოეყოფა გადაგვარებულ დვრილს. ახალი თმა წარმოიქმნება თმის ჩანთის ძირში, იგი იზრდება და საბოლოოდ განდევნის ძველ თმის ნარჩენებს.

ფ რ ჩ ხ ი ლ ი — ეპიდერმისის რქოვანი შრის ნაწილია, რომელსაც განსაკუთრებული აგებულება აქვს. ფრჩხილი შედგება ფრჩხილის ფირფიტისა, ფრჩხილის სარეცელის, ფრჩხილის ნაოჭების, ფრჩხილის ძირისა და მატრიცისაგან.

ფრჩხილის სარეცელი (სურ. 82) წარმოდგენილია შემაერთებელი ქსოვილით და ეპიდერმისის ჩანასახოვანი შრით. მასზე მოთავსებულია ფრჩხილის ფირფიტა. რომელიც წარმოადგენს ფრჩხილის სარეცელის ჩანასახოვანი შრის ეპიდერმისის რქოვან ნაწილს. კანის ეპითელისაგან განსხვავებით გარქოვანებულ ნაწილსა და ჩანასახოვან ზონას შორის გარდამავალი შრეები არ აღინიშნება. ფრჩხილის სარეცელის კიდევებს ზევიდან ფარავს კანის ნაოჭები — **ფ რ ჩ ხ ი ლ ი ს ლ ი ჯ ა კ ე ბ ი**. ლილვაკებსა და სარეცელს შორის მოთავსებულია ნაპრალი, რომელიც განსაკუთრებით ღრმაა **ფ რ ჩ ხ ი ლ ი ს ფ ე ს ვ ი ს** მიდამოში, ე. ი.

ფრჩხილის ფირფიტის იმ ნაწილში, რომელიც შეკრილია ამ ნაპრალში. ფრჩხილის სარეცლის ეპითელის იმ უბანს, რომელიც ფრჩხილის ფესვის ქვეშაა მოქცეული, მატრიცა ეწოდება. ამ ნაწილში, ისევე, როგორც კანში, ეპითელის ყველა შრე აღინიშნება. მატრიცა ფესვის ზრდის ადგილია. მასში ხდება რქოვანი ნივთიერების წარმოქმნა, იგი ენაცვლება ფრჩხილის ფირფიტის ძველ უბნებს, რომლებსაც ფრჩხილის კიდისაკენ გასწევს.

ფრჩხილის ფირფიტის რქოვანი ნივთიერების განუწყვეტლივი წარმოქმნა აპირობებს ფრჩხილის განახლებას, რაც ადამიანში დაახლოებით 200 დღის მანძილზე ხდება.

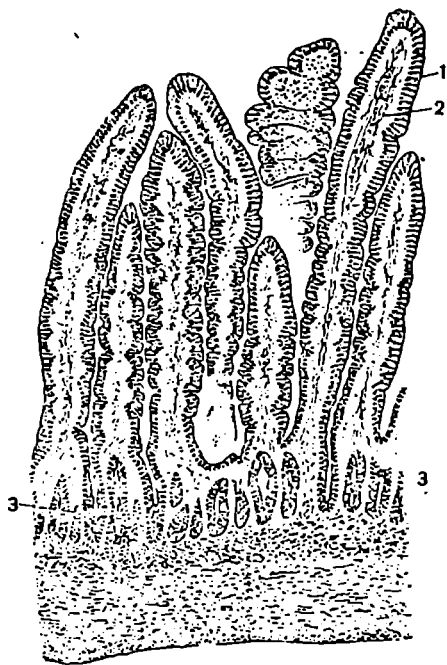
ნაწლავის ეპითელი. ნაწლავის ეპითელით ამოფენილია ნაწლავებისა და კუჭის შიგნითა ზედაპირი ე. ი. ორგანოები, რომლებიც საკმლის მოწმობას ემსახურებიან. ეპითელი, მონაწილეობს საკვებ ნივთიერებათა შეწოვაში და ამავე დროს წარმოადგენს ბარიერს სხეულის შიგნით იმ ბაქტერიების შეჭრის წინააღმდეგ, რომლებიც საკმლის მომწმობებელ ტრაქტში იმყოფებიან. გარდა ამისა, იგი იცავს ნაწლავის კედელს საკმლის მომწმობებელი ფერმენტების თვითმომწმობებელი მოქმედებისაგან. ნაწლავის ეპითელის ფუნქციები განაპირობებენ მის პისტოლოგიური აგებულების თავისებურებას, რაც მას მკვეთრად განსხვავებს მხოლოდ დაცვითი მნიშვნელობის მქონე ეპითელისაგან.



სურ. 83. ჯაგრისისებრი უაითანი, ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელის უჯრედის ნაწილის ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია:
 1 — მიკროხაობები; 2 — ჯაგრისისებრი უაითანი; 3 — წვრილი ნაწლავის სანათური.

პირველ ყოვლისა, ნაწლავის ეპითელი ყოველთვის ერთშრიანია და უმეტესად მაღალპრიზმული. მის უჯრედებს განსაკუთრებით მკვეთრად გამოხატული პოლარობა ახასიათებს: ბირთვის ბაზალური მდებარეობა

რობა უკავია, მის ზემოთ ორგანოიდები განსაზღვრული თანმიმდევრობით განლაგდებიან. უჯრედების საზღვრები საკმაოდ მკვეთრად არის გამოხატული იმ ნაპრალების არსებობის გამო, რომლებიც უჯრედებს ერთმანეთისაგან გამოყოფენ. ნაპრალებით მიმოიქცევა ქსოვილოვანი სითხე.



სურ. 84. წვრილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ვერტიკალური კრილი: 1 — ხაოს ეპითელი; 2 — ხაოს შემაერთებული ქსოვილი; 3 — კრიბტები.

წვრილი ნაწლავის ეპითელური უჯრედების აპიკალური ზედაპირი დიფერენცირებულია ე. წ. ჯაგრისებრი ყაითანის სახით. (სურ. 83). ყაითანი, რომლის სისქეა 0,5 მმკ, შედგება მრგობრივი პლაზმური მემბრანის თითისებრი წანაზარდებისაგან. მიკროხაოების არსებობას დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან ადიდებს უჯრედების შემწვავ ზედაპირს. ერთ უჯრედზე შეიძლება მოდიოდეს 3000-მდე მიკროხაო, ხოლო ნაწლავის ზედაპირის 1 მმ²-ზე — 200 მილიონამდე.

საკმლის მომწელებელი ტრაქტის განუწყვეტელი მოძრაობა (პერისტალტიკა) და ეპითელის ინტენსიური მუშაობა იწვევს უჯრედების სწრაფ ცვეთას, რომელიც ცვივა ნაწლავის ღრუში. ამ უჯრედების გროვები ქმნის ნაწლავის წვენი მკვირვილს, რომელიც შეიცავს ფერმენტებს.

როგორც ყველა ეპითელში, ნაწლავის ეპითელშიც მოიპოვება ნაკლებად დიფერენცირებული უჯრედები, რომლებსაც შერჩენილი აქვთ გამრავლების უნარი. ისინი მდებარეობენ ნაწლავის კედლის ჩაღრმავებაში, ეგრეთ წოდებულ კრიბტებში (სურ. 84). გაყოფის შედეგად წარმოქმნილი ახალგაზრდა უჯრედები ენაცვლებიან მკვდარ, ჩამოცვნილ უჯრედებს. ნაწლავის ეპითელის ყველა უჯრედის განახლება ხდება 30—36 საათის განმავლობაში.

ნაწლავის ეპითელის ბაზალური მემბრანა სუსტადაა განვითარებული და ქვეშედებარე ქსოვილთან მჭიდრო კავშირი არ აქვს.

წამწამოვანი ანუ მოციმციმე ეპითელი. ადამიანის მრავალი ღრუს ლორწოვანი გარსი — სასუნთქი გზების, საშვილოსნოს, კვერცხსავალისა და სხვ. ამოფენილია წამწამოვანი ანუ მოციმციმე ეპითელით. მისი უჯრედების აპიკალურ მხარეზე მოთავსებულია უნატიფესი პლაზმური წანაზარდები — წამწამები ან შოლტები. ამ წანაზარდთა სუბმიკროსკოპულ აგებულებას საფუძვლად უდევს ჩვენს მიერ ზემოთ განხილული ფიბრილების სისტემა, რომელიც ახასიათებს უმარტივესთა წამწამებს და სპერმატოზოიდის შოლტებს (იხ. § 5).



სურ. 85. წამწამოვანი ეპითელის ტალღისებრი მოძრაობის სქემა.

წამწამებს აქვთ შეკუმშვის უნარი. იმის გამო, რომ შეკუმშვას რითმული ხასიათი აქვს და ყოველთვის ერთი მიმართულებით ვრცელდება, მოძრაობა ტალღისებურია (სურ. 85). ეპითელის მთლიანობის დარღვევისას მოძრაობა უწესრიგო ხდება. წამწამების მოძრაობა შესაძლებელია მხოლოდ თხევად არეში, სადაც ისინი იწვევენ სითხის უწყვეტ ნაკადს ერთი მიმართულებით. სითხის ეს ნაკადი წამწამების უწესრიგოდ ამოძრავებისთანავე ირღვევა.

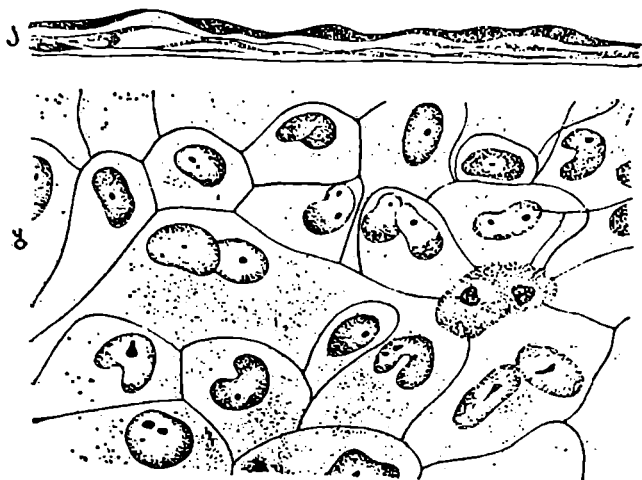
მოციმციმე ეპითელის მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ ლორწოს ამოძრავებით აპრობებს სხვადასხვა ნაწილაკების გადაადგილებას. მაგალითად, ლორწოს მოძრაობა კვერცხსავალში იწვევს კვერცხუჯრედის გადანაცვლებას საშვილოსნოსაკენ, სასულეში ლორწოსთან ერთად გადანაცვლებს და გარეთ გამოიყოფა მტვერი, რომელიც ჰაერთან ერთად ჩაისუნთქება.

ხერხემლიან ცხოველებში წამწამოვანია პრიზმული ეპითელის უჯრედები, მათ შორის მრავალრიგოვანიც. უხერხემლოებში კი — ბრტყელი ეპითელის უჯრედები.

ცელომის ეპითელი. ყველა ზემოთ განხილული ეპითელის სახეები ერთმანეთისაგან მიჯნავენ გარე და შიდა გარემოს და ვითარდებიან ექტო- და ენტოდერმისაგან. ცელომის ეპითელი მეზოდერმული წარმოშობისაა და ამიტომ მას მეზოთელი ეწოდება. იგი გამოპყოფს სხეულის მეორად ღრუს — ცელომს, რომელიც გარემოს არ ესაზღვრება. ეს ხსნის მეზოთელის ზოგიერთ თავისებურებას, რომელიც მას ტიპური ეპითელისაგან ასხვავებს.

მორფოლოგიურად მეზოთელი წარმოადგენს მთლიან ფენას და

შედგება ბრტყელი, მეტად უსწორმასწორო ფორმის უჯრედებისაგან (სურ. 86). ქვეშმდებარე შემაერთებელ ქსოვილთან იგი დაკავშირებულია ბაზალური მემბრანით.



სურ. 86. ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელი (მეზოთელი)
 შინაური კურდღლის პერიტონეუმიდან:
 ა — ვერტიკალური ქრილი; ბ — ხედი ზემოდან.

მეზოთელი არ შეიძლება ტიპურ ეპითელად ჩაითვალოს. ჯერ ერთი, მის უჯრედებში სუსტად არის გამოხატული პოლარობა, რაც განპირობებულია შიდა არეში უჯრედთა მდებარეობით: მათი ზედაპირები იმყოფება სხეულის ღრუს ამომავებ სეროზულ სითხესა და მის მსგავს ქსოვილოვან სითხეს შორის, რომელსაც შეიცავს შემაერთებელი ქსოვილი. მეორეც ის, რომ მეზოთელში ადვილად ირღვევა ურთიერთ-კავშირი უჯრედებს შორის, რაც ეპითელს საერთოდ არ ახასიათებს. მეზოთელის მცირე გალიზიანების დროსაც კი უჯრედები ეკუმშება და გამოვარდება საერთო ფენიდან, მაგრამ ეს არამც თუ აფერხებს მეზოთელის ცხოველმყოფელებას, არამედ აქვს დიდი დადებითი მნიშვნელობა: მისი დაზიანებული უბნების საშუალებით სხეულის ღრუში ხვდება შემაერთებელი ქსოვილის სუსტად დიფერენცირებული უჯრედები და უჯრედები — ფაგოციტები. მათი მონაწილეობით იწმინდება გალიზიანების კერა და იწყება დაზიანებული ადგილების აღდგენა. ამგვარად, მეზოთელსაც დაცვითი მნიშვნელობა აქვს, მაგრამ ეს ხორციელდება მისი მთლიანობის დარღვევით, ე. ი. ისეთი გზით, რომელიც

ეწინააღმდეგება ტიპური ეპითელის მიერ დაცვითი ფუნქციის უზრუნველყოფას.

მეზოთელის გალიზიანებისას გამოვარდნილი უჯრედები იღუპება დაღუპვის წინ ისინი მრგვალდებიან და ემსგავსებიან შემაერთებული ქსოვილის ლიმფოიდურ ელემენტებს. ეს გარემოება საფუძვლად დაედო საქმაოდ გავრცელებულ თეორიას, რომლის თანახმად ცელომის საფარველი შემაერთებული ქსოვილებისაგანაა წარმოქმნილი; მაგრამ ექსპერიმენტული გამოკვლევებით დადგენილი იქნა, რომ ეს შეხედულება მცდარია. მეზოთელის აღდგენა მხოლოდ მისი უჯრედების გამრავლებით ხდება. ისე, რომ მეზოთელი არასოდეს არ ვითარდება სხვა ქსოვილისაგან და სხვა ქსოვილებად არ გარდაიქმნება. ეს კი მის მაღალ სპეციალიზაციას ადასტურებს.

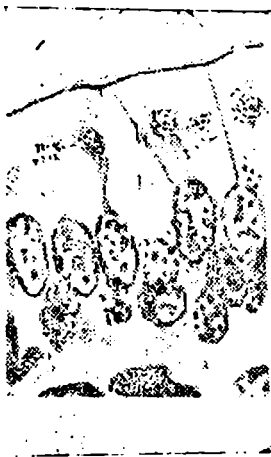
მეზოთელს, რომელიც ამოჰყვანს სხეულის მეორად ღრუს და ფარავს მთელ რიგ შინაგან ორგანოებს, შენარჩუნებული აქვს საფარველის მნიშვნელობა და აგებულების თავისებურებები, რომლებიც ტიპურია ეპითელური ქსოვილისათვის. მაგრამ ვინაიდან ევოლუციის პროცესში მოხვდა ორგანიზმის შიდა გარემოს პირობებში, მეზოთელმა თითქმის დაკარგა საზღვროვან მდებარეობასთან დაკავშირებული ფიზიოლოგიური ერთიანობა, რომელიც ძუძუმწოვართა შორეული წინაპრების მეზოთელს ახასიათებდა. ამ ქსოვილის შედარებითი შესწავლით გამოირკვა, რომ უმდაბლეს ხერხემლიანებში იგი უფრო მეტად გავს საზღვროვან ქსოვილს, ვიდრე უმაღლეს ხერხემლიანებში.

ჯირკვლოვანი ეპითელი. სპეციალიზებულ ეპითელს, რომლის უჯრედები იმუშაებენ და გამოყოფენ სხვადასხვა ნივთიერებებს, ჯირკვლოვანი ეპითელი ეწოდება. თუ გამოყოფილი ნივთიერებები ორგანიზმისათვის აუცილებელია. მათ სეკრეტები ეწოდებათ, თუ მავნეა და მოსაცილებელია — ექსკრეტები. სეკრეტებს მიეკუთვნება საჭმლის მომნელებელი წვენები, ღორწო, ნაღველი, ცხიმოვანი წარმონაქმნები, ჰორმონები და სხვა მრავალი: ექსკრეტებია — ოფლი, შარდი.

ჯირკვლოვანი ეპითელი სპეციალური ორგანოების — ჯირკვლები — შიდგენილობაში შედის. თუ მათში გამომუშავებული სეკრეტი გამოიყოფა სპეციალური სადინარებით სხეულის ზედაპირზე ან ღრუში, სეკრეტის გარეგანი ეწოდება. მაგრამ ხერხემლიანებს აქვთ ჯირკვლები, რომლებსაც სადინარები არ გააჩნიათ და გამომუშავებული ნივთიერებას — ჰორმონებს — გამოყოფენ სისხლში, ლიმფაში ან ზურგის ტვინის სითხეში. ასეთ სეკრეტისას — შინაგანი სეკრეტია ეწოდება; ხოლო ჯირკვლებს — ენდოკრინული ჯირკვლები. ამ უკანასკნელს ჩვეულებრივ მაკროსკოპულ ანატომიაში განიხილავენ და ამიტომ ჩვენ აქ დავკმაყოფილებით მხოლოდ გარეგანი სეკრეტის ჯირკვლების აგებულების მოკლე აღწერით.

ჯირკვლები შეიძლება მხოლოდ ერთი უჯრედისაგან შედგებოდეს, მაშინ მათ ერთუჯრედოვანებს უწოდებენ, უმრავლეს შემთხვევაში კი ისინი წარმოადგენენ რთულ მრავალუჯრედოვან წარმონაქმნს.

სეკრეტორული უჯრედები შეიცავენ ჩვეულებრივ ორგანოიდებს, განსაკუთრებით ტიპურია მათთვის გოლჯის აპარატის ძლიერი განვითარება. ბირთვები მდიდარია ქრომატინით, მათში კარგად არის გამოხატული ბირთვაკები. სეკრეტორული უჯრედების უმრავლესობას ახასიათებს ბირთვისა და ორგანოიდების პოლარული მდებარეობა. ელექტრონულ-მიკროსკოპიულმა გამოკვლევამ აჩვენა, რომ ცილის სეკრეტორულ უჯრედებში ძლიერ არის განვითარებული ენდოპლაზმური რეტიკულუმის გრანულარული კომპონენტი, ხოლო იმ უჯრედებში, რომლებიც ლიპიდურ სეკრეტს გამოყოფენ, კარგად არის გამოხატული გლუვი ენდოპლაზმური ბადე. უჯრედების სეკრეტორული ზედაპირი იზრდება მიკროხაოების წარმოქმნის შედეგად.



სურ. 87. ფილისებრი უჯრედი (1) *Ambystoma*-ს ნაწლავიდან.

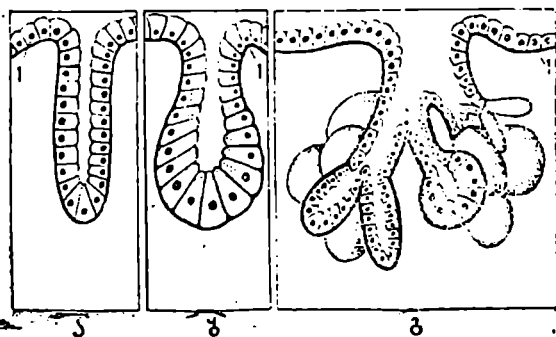
ერთუჯრედიან ჯირკვლებს ეკუთვნის, მაგალითად, ნაწლავის ეპითელის ფილისებრი უჯრედები (სურ. 87). ეს სახეშეცვლილი ეპითელური უჯრედებია, რომლის ზედაპირზე მიკროხაოებია. სეკრეტის დაგროვებისას უჯრედები ფილის ფორმას იღებენ, ვინაიდან სეკრეტის წვეთები გროვდება უჯრედის აპიკალური ნაწილის ციტოპლაზმაში და ჰიმავს მას; ბირთვი და ციტოპლაზმა გადაინაცვლებს შევიწროებულ ბაზალურ ნაწილში. უჯრედის სეკრეტორული გრანულებით გავსებასთან ერთად მიკროხაოები მოკლდება და ქრება. ნაწლავის სანათურში ლორწოს გამოყოფის შემდეგ სეკრეტის გამოყოფის პროცესი თავიდან იწყება.

ფილისებრი უჯრედები განსაკუთრებით ბევრია მსხვილი ნაწლავის კედელში. მათ მიერ გამოყოფილი ლორწო ასველებს ნაწლავის შიგნითა ზედაპირს, რაც აადვილებს მასში მოუნელებელი ნაწილაკების მოძრაობას და აწებებს მათ ფეკალურ მასად. უხერხემლო ცხოველებში ერთუჯრედოვანი ჯირკვლები უფრო ფართოდ არის გავრცელებული, ვიდრე ხერხემლიანებში.

მრავალუჯრედიანი ჯირკვლები ზოგჯერ მეტად მნიშვნელოვან ზომას და ფრიად რთულ აღნაგობას აღწევენ. მათ შედგე-

ნილობაში სხვა ქსოვილებიც შედის, მაგრამ სეკრეციის უნარი მარტო ეპითელს გააჩნია. ამ ორგანოებში ასხვავებენ სეკრეტორულ ანუ ჭირკვლოვან ნაწილს, რომელიც ამოფენილია ჭირკვლოვანი ეპითელით, და გამომტან სადინარს, რომლის შიდა ზედაპირი დაფარულია არასეკრეტორული ეპითელური უჯრედებით.

მრავალუჯრედიანი ჭირკვლების აგებულება მნიშვნელოვნად რთულდება გამომტანი სადინარის დატოტვით. ამ შემთხვევაში ისინი შედგებიან თითქოს რამდენიმე ერთმანეთთან საერთო სადინარით დაკავშირებული ჭირკვლისაგან. ამის მიხედვით, ჭირკვლებს ყოფენ მარტივ ჭირკვლებად, სადაც გამომტანი სადინარი დაუტოტველად ბოლოვდება სეკრეტორული ნაწილით (სურ. 88 ა, ბ), და რთულ ჭირკვლებად, რომელთაც დატოტვილი გამომტანი სადინარი აქვთ (სურ. 88, გ).



სურ. 88. სხვადასხვაგვარი ჭირკვლების აგებულება: ა — მარტივი ლულისებრი ჭირკვალი; ბ — მარტივი ალვეოლარული ჭირკვალი; გ — რთული ალვეოლარული ჭირკვალი; 1 — ეპითელი.

მარტივი ჭირკვლები შეიძლება იყოს ლულისებრი, წაგრძელებულ-ჭირკვლოვანი უბნით (მაგალითად, ადაპინის კუჭის ძირის ჭირკვლები, საოფლე ჭირკვლები), ალვეოლური, სადაც ამ უბანს ზუსტუკის ფორმა აქვს (წოგერთი კანის ჭირკვლები, განსაკუთრებით უხერხემლოებში), და ბოლოს, ლულისებრ-ალვეოლური. თუ ჭირკვლოვანი უბანი წარმოდგენილია წაგრძელებული ბუსტუკით (პირის ღრუს, ხორხის, საყლაპავი მილის ლორწოვანი ჭირკვლები და სხვა).

რთული ჭირკვლების სეკრეტორულ ნაწილს ისეთივე ფორმა აქვს, როგორც მარტივს, ამიტომ არჩევენ რთულ ლულისებრ ჭირკვლებს (მაგალითად, საცრემლე ჭირკვლები) და რთულ ალვეოლურ (ცხიმის) ჭირკვლებს.

ულექტრონულმიკროსკოპიულმა კვლევამ აჩვენა, რომ სეკრეტის წარმოქმნა იწყება გრანულარული ენდოპლაზმური ბადის მილაკებში, საიდანაც იგი გადაინაცვლებს გოლჯის აპარატში. აქ ხდება სეკრეტის პროდუქტის გასქელება, მისი საბოლოო მომწიფება და სეკრეტორული გრანულების წარმოქმნა. მწიფე სეკრეტორული გრანულები გროვდება უჯრედის აპიკალურ ნაწილში. ამრიგად, კვლევის თანამედროვე მეთოდებით დადასტურდა დ. ნ. ნასონოვის და სხვათა მიერ ადრე გამოთქმული მოსაზრება, რომ სეკრეტორული გრანულების ჩამოყალიბება ხდება გოლჯის აპარატის ზონაში.

დაგროვილი სეკრეტის გამოყოფა სხვადასხვა უჯრედში სხვადასხვანაირად მიმდინარეობს: ზოგ უჯრედში ამ პროცესს თან სდევს მთელი უჯრედის ან მისი ნაწილის დაშლა, ზოგში კი არავითარი დაზიანება არ ხდება. ამის შესაბამისად ჯირკვლები იყოფა სამ ჯგუფად: მეროკრინულ, აპოკრინულ და პოლოკრინულ ჯირკვლებად.

მეროკრინულ ჯირკვლებში დაგროვილი სეკრეტი გარეთ გამოიყოფა უჯრედის ციტოპლაზმის დაუშლელად და მისი წარმოქმნის პროცესი თავიდან იწყება. მეროკრინულ ჯირკვლებს ადამიანის ორგანიზმში მიეკუთვნება, მაგალითად, კუჭის ძირის ჯირკვლები.

აპოკრინულ ჯირკვლებში სეკრეტთან ერთად გამოიყოფა უჯრედის აპიკალური ნაწილიც, ხდება მისი ნაწილობრივი დაშლა. სეკრეტწარმოქმნის პროცესის გამეორებისას უჯრედები ბრტყელდება და დროებით წყდება მათი სეკრეტწარმოქმნელი მოქმედება. ჯირკვლების აპოკრინულ ტიპს ეკუთვნის სანერწყვე ჯირკვლები და საოფლე ჯირკვლების ნაწილი.

პოლოკრინულ ჯირკვლებში დაგროვილი სეკრეტი ავსებს მთელ უჯრედს, მისი ბირთვი და ციტოპლაზმა იშლება და სეკრეტის შემადგენლობაში შედის. დაშლის პროცესი მოიცავს მხოლოდ ზედაპირულ უჯრედებს. მათ ენაცვლება უფრო ღრმა შრეების ახალი უჯრედები, რადგან შემაერთებელი ქსოვილის მახლობლად ეპითელს შენარჩუნებული აქვს ნაკლებად დიფერენცირებული ელემენტები. ამგვარად, თუ მეროკრინულ და აპოკრინულ ჯირკვლებში სეკრეტორული ციკლი უჯრედში მრავალჯერ მეორდება, პოლოკრინული ჯირკვლის უჯრედის სეკრეტია მხოლოდ ერთხელ ხდება. ადამიანში პოლოკრინული ჯირკვლების ტიპს მიეკუთვნება ცხიმოვანი ჯირკვლები.

დაბოლოს. არსებობენ ჯირკვლები, მაგალითად, სარძევე, სადაც სეკრეტის გამოყოფა ორი ტიპის შიხედვით ხდება: აპოკრინულით და მეროკრინულით.

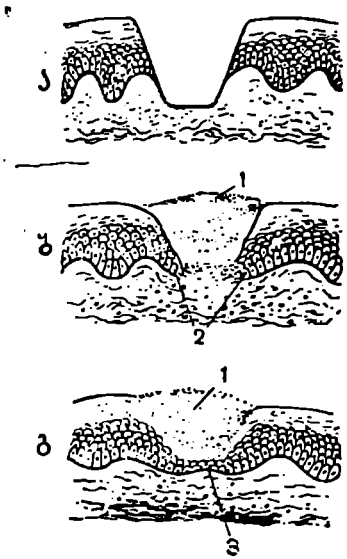
ეპითელის რეგენერაცია. როგორც ზემოთ აღინიშნა, ეპითელი მისი სტრუქტურული თავისებურებისა და ფუნქციონალური მნიშვნელობისაგან დამოუკიდებლად შეიცავს უჯრედებს, რომლებსაც გამ-

რავლების უნარი შენარჩუნებული აქვთ. ასეთი უჯრედების არსებობა აპირობებს რეგენერაციის დიდ უნარს, რომელიც ძირითადად ერთნაირია ყველა სახის ეპითელში. აქ გავარჩიოთ რეგენერაცია კანის კრილობის შენორცებისას.

კანის მსუბუქი კრილობის დროს ზიანდება არა მარტო მისი ეპითელი, არამედ კანის შემაერთებელქსოვილოვანი ნაწილიც (სურ. 89). კრილობის შენორცების პროცესი იწყება სისხლის შედედებით, რომელიც ჩვეულებრივ უხვად მოდის გადაჭრილი სისხლძარღვებიდან. დაზიანებულ ადგილზე წარმოიშობა სისხლის კოლტი, რომელიც ღია კრილობას თითქოს გარემოსაგან გამოყოფს. სისხლის ძარღვები იხშობა და სისხლის დენა წყდება. ყველა პროცესი, რომელიც კრილობას ახორცებს, კოლტის ქვეშ მიმდინარეობს.

კრილობასთან ახლოს მდებარე ეპიდერმული უჯრედები კვდება. რეგენერაციის პროცესი იწყება კრილობაში ეპითელური უჯრედების აქტიური გადმონაცვლებით, რომლებიც თავსდებიან სისხლის კოლტსა და შემაერთებელ ქსოვილს შორის. ამავე

დროს გადაცოცებული უჯრედები იმდენად ბრტყელდება, რომ კრილობა იფარება თხელი აკკით. უჯრედების გაყოფა იწყება უფრო გვიან და მხოლოდ ეპითელის იმ ნაწილებში, რომლებიც რამდენადმე დაშორებულია დაზიანებული ადგილიდან. ამის შედეგად, ჯერ წარმოიქმნება ერთშირიანი ეპითელი, ხოლო შემდეგ მრავალშირიანი, რომელიც თანდათან კანის ტიპურ ეპიდერმისად გადაიქცევა. შემაერთებელი ქსოვილის საზღვარზე წარმოიშობა ბაზალური მემბრანა. რეგენერაციული პროცესები კანის ეპიდერმულ ნაწილში მჭიდროდაა დაკავშირებული იმ ცვლილე-



სურ. 89. კანის ეპითელის რეგენერაციის სქემა:
 ა — კანის დაზიანებული მიდამო; ბ და გ — ეპითელის რეგენერაციის თანმიმდევრული სტადიები; 1 — ფიბრინის კოლტი; 2 — ჩანასახოვანი შრის უჯრედების გადანაცვლება; 3 — ეპითელური ფენის წარმოქმნა ფიბრინის კოლტის ქვეშ.

ბებთან, რომლებიც შემაერთებელ ქსოვილში მიმდინარეობს, და რომელიც აგრეთვე აღდგენას განიცდის. აღმოჩნდა, რომ ეპითელს ზრდა მხოლოდ ახალგაზრდა შემაერთებელ ქსოვილზე შეუძლია. თუ რეგენერაციული პროცესები შემაერთებელ ქსოვილში უფრო ინტენსიურად მიმდინარეობს, ვიდრე ეპითელური საფარველის წაზრდა, კრილობა არ იხურება და ღიად რჩება. ამიტომ, როცა კრილობის ზედაპირი ღილია, აუცილებელია ეპითელური უჯრედების ინტენსიური გამრავლება და მათი აქტიური გადაცოცება კრილობაზე.

§ 21. შიდა გარემოს ქსოვილების საერთო დახასიათება

შიდა გარემოს ქსოვილების დიდი და მრავალფეროვანი ჯგუფი აერთიანებს ისეთ მრავალგვაროვან ქსოვილებს, როგორიც არის საკუთრივ შემაერთებელი ქსოვილი, ხრტილოვანი და ძვლოვანი ქსოვილები. ამავე ჯგუფს განეკუთვნება სისხლი და ღიმფა. თითქოსდა, რა არის საერთო თხევად სისხლსა და მყარ ძვალს შორის? მაგრამ თუ გავითვალისწინებთ ამ ქსოვილების წარმოშობის ისტორიას, მათ ფუნქციებს და მორფოლოგიურ თავისებურებებს, ადვილად შეიძლება დავრწმუნდეთ, რომ ისინი მართლაც ერთიან ჯგუფს წარმოადგენენ.

უპირველეს ყოვლისა ყველა ჩამოთვლილ ქსოვილს განვითარების საერთო წყარო აქვს. ეს არის — მეზენქიმა, რომელიც გამოიყოფა კომპაქტური მეზოდერმული ნერგიდან, უმთავრესად მეზოდერმული სეგმენტებიდან. მეზენქიმა შედგება უჯრედებისაგან, რომელთა მორჩები უშუალოდ ეხება ერთმანეთს და ამით აპირობებენ მის ბადისებრ აგებულებას. სინათლის მიკროსკოპში მორჩების საზღვრები არ მოჩანს, ამიტომ მეზენქიმას ზოგიერთი ქსოვილის მსგავსად განიხილავდნენ როგორც სინტიციუმს, სადაც უჯრედები ერთმანეთს მორჩებით უკავშირდება. მეზენქიმის ბადისებრი აგებულებით განისაზღვრება შიდა გარემოს ყველა ქსოვილის ერთი საერთო დამახასიათებელი თავისებურება — უჯრედების ისეთი განლაგება, რომელიც გამორიცხავს მთლიანი ფენის წარმოშობის შესაძლებლობას. ამ ჯგუფის ქსოვილთა მეორე თავისებურებაა ის, რომ მათში დიდი რაოდენობითაა შუალედური ნივთიერებები (ძირითადი, უჯრედშორისი ნივთიერება). მასში უჯრედების თავისუფალი მდებარეობა აპირობებს ამ უჯრედების პოლარობას.

კომპაქტური ემბრიონალური ნერგიდან გამოსახლებული მეზენქიმა ავსებს ჩანასახოვან ფურცლებს შორის არსებულ სივრცეს და თავისი წარმოშობის მომენტიდან წარმოადგენს იმ არეს, რომლის მეშვეობითაც ხორციელდება ნივთიერებათა ცვლა. თავის ერთგვაროვნობას მეზენქიმა ჩანასახში ღიდხანს არ ინარჩუნებს და მალე მისგან გა-

მოიყოფა უბნები, რომლებიც ქსოვილებისა და ორგანოების ერთმანეთთან დამაკავშირებელ მასალას იძლევა. ამგვარად, მეზენქიმის ტროფულ ფუნქციას ემატება საყრდენი (მექანიკური) ფუნქცია. ამ ორი ფუნქციის მიხედვით ასხვავებენ შემაერთებული ქსოვილის ყველა სახეს. სისხლს ტროფული ფუნქცია აქვს, ხრტილი და ძვალი კი საყრდენ ფუნქციას ასრულებს. მეზენქიმის დანარჩენ წარმონაქმნებში, ე. ი. შემაერთებული ქსოვილების დანარჩენ სახეებში, ხან ერთის, ხან მეორის მეტ-ნაკლები სიჭარბით, შეთავსებულია ეს ორივე ფუნქცია.

სხვადასხვა შემაერთებული ქსოვილის ფუნქციონალური თავისებურებანი მკიდროდაა დაკავშირებული მათ ჰისტოლოგიურ აგებულებასთან. იგი გავლენას ახდენს უჯრედების ფორმაზეც, შუალედური ნივთიერების სტრუქტურაზე, უჯრედული და მექანიკური ელემენტების ურთიერთფარდობაზე. უჯრედული ელემენტები კარგადაა განვითარებული ტროფიკული მნიშვნელობის ქსოვილებში — სისხლსა და ლიმფაში, მექანიკური ელემენტები კი — მექანიკური ფუნქციის მქონე ქსოვილებში — მყესოვან, ხრტილოვან და ძვლოვან ქსოვილებში. საკუთრივ შემაერთებულ ქსოვილში უჯრედული და ბოჭკოვანი ელემენტების თანაფარდობა იცვლება ამა თუ იმ ფუნქციის სიჭარბესთან დაკავშირებით: ტროფიკული მნიშვნელობის ფაშარი შემაერთებული ქსოვილი გამორჩევა თავისი სხვადასხვაგვარი უჯრედოვანი ელემენტების დიდი რაოდენობით. მკვრივი შემაერთებული ქსოვილი, როგორცაა კანის საფუძველი, პირიქით, მდიდარია ბოჭკოებით.

§ 22. სისხლი და ლიმფა

მნიშვნელობა. სისხლი, როგორც ტროფიკული მნიშვნელობის ქსოვილი, შეიცავს თხევად შუალედურ ნივთიერებას — პლაზმას და მასში თავისუფლად შეწონილ ფორმიან ელემენტებს — სისხლის უჯრედებს: ერითროციტებს, ლეიკოციტებს და სისხლის ფიფიციტებს. სისხლის წითელი ფერი განპირობებულია ერითროციტების ჰემოგლობინით. უჯრედების ცენტრიფუგურებით დალექვისას რჩება გამჭვირვალე, მკრთალი ყვითელი, თხევადი პლაზმა. სისხლის საერთო რაოდენობა სრულასაკოვან ადამიანის სხეულში უდრის 4—7 ლიტრს, რაც სხეულის საერთო წონის 7,0—7,5% შეადგენს.

სისხლის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ იმყოფება მუდმივ მოძრაობაში, ამიტომ იგი ყველა ქსოვილს აწვდის საკვებ ნივთიერებას და ჟანგბადს, მეორეც ის, რომ გამოაქვს დაშლის პროდუქტები. ამგვარად, სისხლი წარმოადგენს იმ არეს, რომელიც უზრუნველყოფს შინაგან ცვლას და სასიცოცხლო პროცესის ნორმალურ

მიმდინარეობას. მაგრამ ტროფიკული ფუნქციის გარდა, სისხლს აქვს უდიდესი დაცვითი მნიშვნელობა. ლეიკოციტების ზოგიერთ ფორმას აქვს უნარი შთანთქმას და მოინელოს უცხო სხეულები — მავნე ბაქტერიები, მკვდარი უჯრედები, რითაც იგი წმენდს ორგანიზმის შინაგან არეს. სისხლში ანტიტოქსიკურ ნივთიერებათა წარმოქმნას უდიდესი მნიშვნელობა აქვს ინფექციების წინააღმდეგ ბრძოლაში.

სისხლის პლაზმა. ქიმიური ანალიზი გვიჩვენებს, რომ პლაზმა შეიცავს 90% წყალს. 10% კი მოდის მშრალ ნივთიერებაზე, აქედან 7% ცილებია, ხოლო 3% სხვა ორგანული და არაორგანული ნაერთი: ცხიმოვანი ნივთიერებანი, გლუკოზა, შინაგანი სეკრეციის ჰორმონების გამონაყოფი (ჰორმონები), ფერმენტები, მინერალური მარილები და დაშლის პროდუქტები.

პლაზმის დამახასიათებელ თავისებურებას წარმოადგენს — შედედების უნარი, რომელიც განპირობებულია მასში ცილის — ფიბრინოგენის არსებობით. ცნობილია, რომ სისხლძარღვების გაჭრის შემდეგ გამოდენილი სისხლი კოლტს ქმნის. ეს იმის გამო ხდება, რომ პლაზმის ხსნადი ცილა — ფიბრინოგენი, გადადის უხსნად ცილაში — ფიბრინში. ეს უკანასკნელი გამოილექება წვრილი ძაფების სახით. ფიბრინოგენის უხსნად მდგომარეობაში გადასვლისათვის აუცილებელია კალციუმის იონებისა და განსაკუთრებული ნივთიერების — თრომბინის მონაწილეობა, რომელიც ფერმენტის მსგავსად მოქმედებს.

თრომბინი საცირკულაციო სისხლში არ არის; მისი არსებობა გამოიწვევდა სისხლის შედედებას სისხლძარღვებში. სისხლში პროთრომბინია, რომელიც ფერმენტი თრომბოპლასტინის ზემოქმედებით თრომბინში გადადის. თრომბოპლასტინი კი წარმოიქმნება სისხლის უჯრედოვანი ელემენტებისა და ქსოვილების დაშლისას, რაც აუცილებლად თან სდევს სისხლძარღვების დაზიანებას.

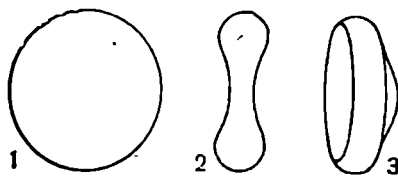
ამგვარად, სისხლის შედედებისათვის აუცილებელია მასში ვიბრინოგენის, კალციუმის იონების და პროთრომბინის არსებობა. ვიბრინოგენის გადაქცევა ფიბრინად ხდება მხოლოდ პროთრომბინის თრომბინად გარდაქმნის შემთხვევაში.

წარმოშობილი ფიბრინის კოლტი ახშობს დაზიანებულ სისხლძარღვებს და სისხლის დენა წყდება; მძიმე დაავადება — ჰემოფილია — გამოწვეულია სისხლის შედედების უუნარობით. ამ დაავადების დროს სულ უმნიშვნელო ჰრილობამაც კი შეიძლება წარმოშვას სისხლის დენით სიკვდილის საშიშროება.

პლაზმიდან ფიბრინოგენის გამოვარდნის შემდეგ რჩება გამჟღავნებულ თხევადი პლაზმა, რომელიც მოკლებულია შედედების უნარს. ვერითროციტები. ვერითროციტები (eritros — წითელი, cytos

უჯრედი) მთელ ორგანიზმს აწვდის ჟანგბადს, რაც აუცილებელია ქანგვითი პროცესებისათვის, ხოლო ის ნახშირორჟანგი, რომელსაც ნთქავს ქსოვილთა კაპილარები, ფილტვებში გადააქვს (ფერადი ტაბ. II, 1). ჟანგბადის გადატანა ხდება სუნთქვის ფერმენტის — ჰემოგლობინის მეშვეობით, რომელიც ერითროციტის ძირითადი შემადგენელი ნაწილია და საესებით განსაზღვრავს მის მნიშვნელობას.

ქუქუმწოვართა ერითროციტი იმდენად სპეციალიზებული უჯრედია (სპეციალური ფუნქციის შესასრულებლად განკუთვნილი), რომ ბირთვისაც კი არ შეიცავს. ეს უკანასკნელი გამოიღვენება ერითროციტიდან მისი მომწიფების დროს. უმდაბლეს ხერხემლიანებში ერითროციტი მოზრდილ მდგომარეობაშიც.



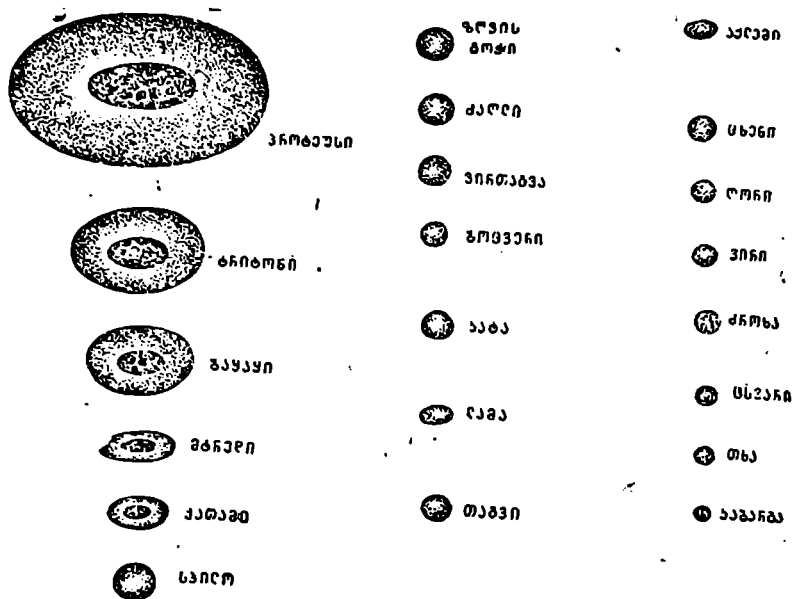
სურ. 90. ადამიანის ერითროციტის ფორმა: 1 — ხელი ზემოდან; 2 და 3 — გვერდითა ხელი.

ბირთვიანია, მაგრამ მას განოყოფის უნარი არ გააჩნია.

ქუქუმწოვართა ერითროციტები, აქლემისა და ლამას ერითროციტების გარდა, მომრგვალო ფორმისაა. ადამიანის ერითროციტს კი ორმხრივ ჩაზნექილი დისკის სახე აქვს (სურ. 90). ერითროციტის ასეთი ფორმა ერთნახევარზე მეტად აღიღებს მის ზედაპირს. მაგრამ ერითროციტების ფორმა მეტად ცვალებადია. სისხლის კალაპოტში გვხვდება ერთმხრივ ჩაზნექილი ან სრულიად ბრტყელი უჯრედებიც. თავისი ელასტიურობის გამო ერითროციტებს შეუძლიათ მნიშვნელოვნად დაგრძელება: უწვრილეს კაპილარებში გავლისას, რომელთა სანათური ნაკლებია ერითროციტის დიამეტრზე, ისინი მნიშვნელოვან დეფორმაციას განიცდიან. უმდაბლეს ხერხემლიანებში ერითროციტი ოვალურია, ზოგჯერ კი ორმხრივ ამოზნექილი.

ერითროციტები სხვადასხვა ზომისანი არიან: პროტეუხის ერითროციტის დიდი დიამეტრი უდრის 58 მმკ, ქათმისა — 12 მმკ. ქუქუმწორთა რებში ეს უჯრედები მეტად წვრილია და მათი ზომაც ნაკლებ მერყივია, ვიდრე უდაბლეს ხერხემლიანებში: სპილოს ერითროციტის დიამეტრი — 8 — 10 მმკ, თხის — 4 მმკ, ცხვრის — 4,3 მმკ (სურ. 91), ადამიანის ერითროციტის დიამეტრი უდრის 7,5 მმკ, ხოლო მისი ზედაპირი — 125 მმკ², ამ უჯრედების რიცხვი 1 მმ³ სისხლში მამაკაცისთვის ნორმაა 5 — 5,5 მლნ., ქალისათვის — 4 — 5,5 მლნ. სულ ადამიანის ორგანიზმში საშუალოდ ითვლება 25 ტრილიონი ერითროციტი საერთო ზედაპირით — 3200 მ². ეს უზრუნველყოფს სისხლში 800 გრ.

ჰემოგლობინის შემცველობას (რაოდენობა, რომელიც უზრუნველყოფს ორგანიზმს ჟანგბადის მომარაგებით).



სურ. 91. სხვადასხვა ცხოველის ერითროციტები.

ერითროციტების რიცხვი მუდმივი არ არის და მნიშვნელოვნად მერყეობს, რაც სხვადასხვა მიზეზით არის გამოწვეული: კლიმატური პირობებით, ორგანიზმის ფიზიკური მდგომარეობით, ასაკით. მთებში, ასვლის დროს, სადაც ჟანგბადის რაოდენობა მცირდება, ერითროციტების რიცხვი იზრდება. იგივე ხდება ფიზიკური ვარჯიშის დროს, ახალდაბადებულების ერითროციტების რიცხვი 1 მმ³ სისხლში 6—7, მლნ-ს აღწევს. შემდგომში იგი მცირდება და 10—11 წლისათვის ნორმამდე დავა. სიბერეში მამაკაცების სისხლში ერითროციტების რიცხვი კვლავ იზრდება, რაც მათში ჰემოგლობინის შემცირებით არის გამოწვეული.

ქიმიური ანალიზი გვიჩვენებს, რომ ერითროციტები შეიცავენ 60% წყალს, ხოლო 95% მშრალი ნივთიერებისა ჰემოგლობინზე მოდის. მაშასადამე, თვით უჯრედის სხეულის მშრალი ნარჩენი 5% შეადგენს, რაც მთელი ერითროციტის წონის დაახლოებით 2,5%. ჰემოგლობინისაგან განთავისუფლებულ ციტოპლაზმას სტრომა ეწოდება. ერითროციტები მთელი თავისი არსებობის მანძილზე განაგრძობენ,

დიფერენცირებას, რაც გამოიხატება ჰემოგლობინის რაოდენობის ზრდაში და სტრომის შეფარდებით შემცირებაში.

იმის გამო, რომ ერითროციტებში ციტოპლაზმა ცოტაა და ამავდროს ბირთვის არ შეიცავს, ძუძუმწოვრების უჯრედები მეტად არამდგრადია და გარემო პირობების ცვალებადობისადმი ფრიალ მგრძობიარე.

განსაკუთრებით ძლიერ რეაგირებენ ისინი ოსმოსური წნევის ცვალებადობაზე. იზოტონურ ხსნარებში (0,9% მარილის ხსნარი ადამიანისათვის) ისინი უცვლელნი რჩებიან. ხსნარის კონცენტრაციის უმნიშვნელო მომატებისას ერითროციტები კარგავენ წყალს, იკუმხნებიან, იღებენ დაკბილულ ზედაპირიან უსწორმასწორო ფორმას. 0,9%, ნაკლები კონცენტრაციის მარილხსნარში კი, პირიქით, ერითროციტები ჭირჭვდებიან. ასეთი ხსნარების ხანგრძლივი მოქმედებისას ანდა მათი ძლიერი განზავებისას გაჭირვებული ერითროციტები სკდება და ჰემოგლობინი თავისუფლდება, ე. ი. ხდება ჰემოლიზი. სისხლი, რომელიც თავისუფალ ჰემოგლობინს შეიცავს, იღებს განსაკუთრებულ სახეს, რომელსაც **ლაქურ სისხლს** უწოდებენ.

ჰემოლიზი მარტო ჰიპოტონურ ხსნარებში როდი ხდება, ასეთსავე გავლენას ახდენს სხვა მრავალი ფაქტორიც (ქლოროფორმი, სპირტი, გაყინვა და შემდგომი გაღობა). ერითროციტების ჰემოლიზური თვისებები მეტად ცვალებადია და ერთი ორგანიზმის ფარგლებშიც კი იგი შეიძლება მკვეთრად იცვლებოდეს ფიზიოლოგიური მდგომარეობისა და სხვადასხვა პათოლოგიური მიზეზების გამო.

ჰემოგლობინი — ძალიან რთული ცილოვანი წარმონაქმნია, რომლის შედგენილობაში შედის რკინა. იგი ადვილად უერთდება ჟანგბადს და იძლევა მეტად არამდგრად ნერთს — **ოქსიჰემოგლობინს**. ოქსიჰემოგლობინი ერითროციტებში წარმოიქმნება სისხლის ფილტვების კაპილარებში გავლისას. სისხლის ნაკადთან ერთად ერითროციტები მთელ სხეულში ვრცელდება და ქსოვილებში ჟანგბადის სუსტი პარციალური წნევის გამო ოქსიჰემოგლობინი აღდგება ჰემოგლობინად და ჟანგბადად. გათავისუფლებული ჟანგბადი დიფუზიით აღწევს უჯრედებს და ხმარდება ჟანგვით პროცესებს. ფილტვებში სისხლი ბრუნდება ერითროციტებით, რომლებიც კვლავ მხოლოდ ჰემოგლობინს შეიცავენ.

სიცოცხლის ხანგრძლივობა ისეთი მაღალსპეციალიზირებული უჯრედისა, როგორც ერითროციტია, მეტად მცირეა. ამჟამად, ნიშნული ატომების მეთოდის გამოყენებამ გვიჩვენა, რომ ადამიანის ერითროციტი ცოცხლობს საშუალოდ 3—4 თვის განმავლობაში.

ლეიკოციტები. ლეიკოციტებს (*leucos* — თეთრი), ერითროციტებისაგან განსხვავებით აქვთ ბირთვი და ამებოიდური მოძრაობის

უნარი. ისინი მეტად მრავალფეროვანნი არიან, როგორც მორფოლო-
გიური ნიშნებით, ისე ფიზიოლოგიური ფუნქციების მიხედვით.

ადამიანის მიმომქცევი სისხლის 1 მმ³ ლეიკოციტების რაოდენობა
6—8 ათასს უდრის, ე. ი. ერთი ლეიკოციტი მოდის 600—700 ერთ-
როციტზე. მაგრამ ლეიკოციტების რაოდენობა ძლიერ მერყეობს,
სხვადასხვა ფაქტორის გავლენით. მაგალითად, საქმლის მიღება და
ფიზიკური მუშაობა იწვევს მისი რაოდენობის გადიდებას, ამიტომ ლე-
იკოციტების რაოდენობის ცვლილება 3—10 ათასის ფარგლებში სის-
ხლის 1მმ³ ნორმალურად ითვლება. მათი რიცხვის კიდევ უფრო გა-
დიდებას მიჰყავს ისეთ მდგომარეობამდე, რომელსაც ლეიკოცი-
ტოზი ეწოდება. იმის გამო, რომ ლეიკოციტოზი თავს იჩენს სხვა-
დასხვა დაავადების დროსაც, ასხევეებენ ფიზიოლოგიურ და
პათოლოგიურ ლეიკოციტოზს. უკანასკნელი ბევრად უფრო
მდგრადია, განსაკუთრებით ზოგიერთი დაავადების დროს და კლინი-
კაში მას დიდი დიაგნოსტიკური მნიშვნელობა აქვს. ლეიკოციტების
რაოდენობის შემცირებას სისხლში ლეიკოპენია ეწოდება; ის
აღინიშნება, მაგალითად, დიდი დოზით იონიზირებული დასხივების
შემთხვევაში.

ლეიკოციტების რაოდენობის მერყეობა სისხლში განპირობებულია,
მათი გამოსვლით გარემომცველ ქსოვილებში და კვლავ სისხლში
დაბრუნებით.

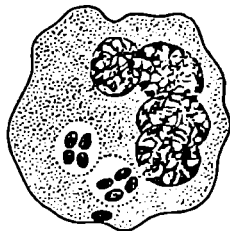
ლეიკოციტები ორ დიდ ჯგუფად იყოფა: გრანულოციტებად ანუ
მარცვლოვან ლეიკოციტებად და აგრანულოციტებად—ანუ არამარცვ-
ლოვან ლეიკოციტებად.

გრანულოციტებს ახასიათებს: 1. არასწორი ფორმის ბირ-
ოები, რომლებიც ჩვეულებრივ წილაკოვანია, 2. ამებოიდური მოძ-
რაობის უნარი, 3. მალალი სპეციალიზაცია, ე. ი. განსაზღვრული ფუნ-
ქციის შესრულებისადმი შეგუება, და 4. გაყოფის უნარის უქონლობა.
ყველა გრანულოციტის პლანმა შეიცავს მარცვლოვანებს, რომელიც
სპეციფიკურად იღებება და თითქმის მთელ უჯრედს ავსებს. იმის მი-
ხედვით, ოუ რა ნივთიერებით იღებება მარცვლოვანება, გრანულოცი-
ტები სამ ჯგუფად იყოფა: ნეიტროფილებად, ეოზინოფილებად და
ბაზოფილებად.

ნეიტროფილები ანუ სპეციალური ლეიკოციტები
ზრდასრულ ადამიანში ყველა ლეიკოციტის 50—60% შეადგენს; ახ-
ლად დაბადებულში ისინი ნაკლებია — დაახლოებით 50%-დღე, ესენია
პატარა, მომრგვალო უჯრედები. მათი დიამეტრი 9 მმკ უდრის (ფერა-
დი ტაბ. II,2). მათი მარცვლოვანება წვრილია, ოდნავ შესამჩნევია.
სუსტად იღებება მყავე და ფუძე საღებავებით, ე. ი. თითქოს ნეიტრა-
ლური რეაქციის მქონეა, რის გამოც მათ ნეიტროფილები ეწოდება.

ციტოპლაზმის პერიფერიული ნაწილები მარცვლოვანებას არ შეიცავენ. ნეიტროფილებში კარგად არის განვითარებული ცენტროსფერო, რომლის შუაში ორი ცენტრიოლი იმყოფება. ცენტროსფეროს უჯრედში ცენტრალური მდებარეობა უკავია, რის გამოც ბირთვი პერიფერიისაკენ არის გადანაცვლებული.

ნეიტროფილების განვითარების პროცესში იცვლება მისი ბირთვის ფორმა: ახალგაზრდა უჯრედებში იგი სეგმენტირებული არ არის, მაგრამ სპეციალიზაციასთან ერთად იღრიკება და ნაწევრდება ნაწილაკებად, რომელთა რიცხვი 3—5 და ხან მეტ რიცხვსაც აღწევს. რაც უფრო მეტი ხნისაა უჯრედი, მით უფრო სეგმენტირებულია მისი ბირთვი. ბირთვების ფორმის შეცვლის მიხედვით არჩევენ ნეიტროფილებს: ახალგაზრდას, ჩხირბირთვიანებს, სეგმენტირებულს. სისხლმბადი ორგანოებიდან სისხლის კალაპოტში გადასული ნეიტროფი-



სურ. 92. ნეიტროფილის შთანთქმული მიკრობები.

ლი განაგრძობს დიფერენცირებას, ამიტომ მიმომქცევ სისხლში შეიძლება აღმოვაჩინოთ უჯრედები, სადაც ბირთვები წარმოდგენილია სხვადასხვა რაოდენობის წილაკით. წილაკები ერთმანეთს უკავშირდება ძალიან წვრილი ხიდაკებით, რომელიც ყოველთვის არა ჩანს. ამის გამო ნეიტროფილს ერთ დროს მრავალბირთვიან უჯრედად თვლიდნენ.

ნეიტროფილების მარცვლოვანება წარმოდგენილია ლიზოსომების გროვებით, რომლებიც შეიცავენ ჰიდროლიტურ ფერმენტებს და გამოირჩევიან ჰეავე ფოსფატაზის განსაკუთრებულად მაღალი შემცველობით. ლიზოსომებთან არის დაკავშირებული ნეიტროფილების ფაგოციტური მოქმედება (უცხო სხეულის შთანთქმის უნარი). აქტიურად გადაინაცვლებენ რა ფსევდოპოდების საშუალებით, ნეიტროფილები გამოდიან სისხლსარღვებიდან და გროვებიან ანთებით კერებში, ე. ი. ქსოვილების დაზლისა და ბაქტერიების თავმოყრის ადგილებში. ბაქტერიასთან შეხვედრისას ნეიტროფილი შთანთქავს მას (სურ. 92); და ბაქტერია, ლიზოსომების ფერმენტების ზეგავლენით, იხსნება. ამის შედეგად, მოკლე ხანში თვით ნეიტროფილიც იღუბება. ამგვარად ასახელებიან რა ანთებით კერებს, ამ უჯრედებს ორგანიზმისათვის დიდი დაცვითი მნიშვნელობა აქვთ.

უჯრედთა მერ ორგანიზმში მოხვედრილი უცხო სხეულის შთანთქმის უნარს ჰირველად სერიოზული ყურადღება მიაქცია ე. ი. მეჩენიკოვმა, რომელმაც ამ უჯრედებს ფაგოციტები (*phagos* — შთანთქმელი და *cytos* — უჯრედი) უწოდა, ე. ი. შთანთქმელი-

ბი. ნეიტროფილები ეკუთვნიან მცირე ფაგოციტებს და მ ი კ რ ო -
ფ ა გ ე ბ ი ეწოდება.

ხერხემლიანთა ლეიკოციტების სხვადასხვა ფორმიდან ნეიტროფი-
ლები გამოირჩევიან თავისი მრავალგვარობით. ეს ძირითადად მარცხ-
ლოვანობის ხასიათს ეხება. ზოგს ზგი წვრილი აქვს (ადამიანს), ზოგს
მსხვილი (ქვეწარმავლებს) და ზოგს კი სულაც არ გააჩნია.

ეოზინოფილები თავისი ზომით რამდენადმე სჭარბობენ ნე-
იტროფილებს; მათი დიამეტრი უდრის 10—12 მმკ (ფერადი ტაბ. II,
3). ამ უჯრედების რაოდენობა სისხლში უმნიშვნელოა; ადამიანში ისინი
შეადგენენ მთელი ლეიკოციტების მხოლოდ 3—5%. მათი ციტოპ-
ლაზმის მარცვლოვანება მსხვილია, იღებება მკავე საღებავებით, ეოზი-
ნის ხმალების დროს მეწაბრულ ფერს იღებს. ბირთვი წილაკოვანია და
ეჭსენტრული მდებარეობა აქვს. უჯრედი* მოძრაობენ ამებოიდურ
რად. ძაჯრამ ბაქტერიებს არ შთანთქავენ.

მათი ფუნქციონალური მნიშვნელობა ჯერ გაურკვეველი რჩება,
თუმცა დადგენილია, რომ ზოგიერთი დაავადების დროს (პელმინთო-
ზი, ქუნთრუში), მათი რაოდენობა იცვლება.

ბაზოფილები თავისი ზომით ახლო დგანან ნეიტროფილებთან,
მათი დიამეტრი უდრის 8—10 მმკ (ფერ. ტაბ. II, 4). სისხლში ეს უჯ-
რედები უფრო მცირე რაოდენობითაა, ვიდრე ეოზინოფილები: ადა-
მიანში მათი რიცხვი ლეიკოციტების მხოლოდ 0,5—1% თუ შეადგენს.

ბაზოფილების ციტოპლაზმის მარცვლოვანება მეტად მსხვილია და
ინტენსიურად იღებება ფუჟე საღებავებით. ბირთვის უჯრედში ცენ-
ტრალური ადგილი უკავია, სუსტად, იღებება და ამიტომ მკვეთრ
კონტრასტს ქმნის ციტოპლაზმის მუქად შეღებილ მარცვლოვანებას-
თან.

ბაზოფილების ფუნქციური მნიშვნელობა კიდევ უფრო გაურკვე-
ველია ვიდრე ეოზინოფილებისა. ზოგიერთ ხერხემლიანში, მაგალითად,
თევზებში, ისინი საერთოდ არ გვხვდებიან.

უმარცვლო ლეიკოციტები ანუ აგრანულოციტე-
ბი იყოფიან ლიმფოციტებად და მონოციტებად. ამ ორი ფორმის ერთ-
ჯგუფში გაერთიანება გამოწვეულია უმთავრესად იმით, რომ მათი
ციტოპლაზმა მოკლებულია სპეციფიკურ მარცვლოვანებას. გარდა
ამისა, ერთიც და მეორეც ნაკლებად სპეციალიზებულია მარცვლოვან
ლეიკოციტებთან შედარებით. ეს განსაკუთრებით მონოციტებს ეხება,
რომლებსაც გაყოფის უნარიც კი შენარჩუნებული აქვთ.

ლიმფოციტებს მკვეთრად გამოხატული ბაზოფილური ცი-
ტოპლაზმა აქვთ და მათი ბირთვები ინტენსიურად იღებება (ფერადი
ტაბ. II, 5—7), ადამიანებში მათი სიდიდე მერყეობს 7—12 მმკ დია-

მეტრის. ფარგლებში. ამის მიხედვით არჩევენ მცირე, საშუალო და დიდ ლიმფოციტებს.

მცირე და საშუალო ლიმფოციტების ბირთვი მრგვალია და იმდენად ინტენსიურად იღებება, რომ შეუძლებელი ხდება მისი და ბიროვანების სტრუქტურის დანახვა. ციტოპლაზმის შეფარდებითი რაოდენობა მცირეა: იგი ბირთვს გარს ეკვრის ვიწრო სარტყლის სახით და მცირე ლიმფოციტებში ძლივს შეიმჩნევა.

დიდ ლიმფოციტებს გააჩნიათ ბირთვი, რომელიც უფრო სუსტად იღებება. ზოგჯერ იგი ცერცვის ფორმისაა და შედრეკილია იმ მხრიდან, სადაც უჯრედის ცენტრი იმყოფება.

ადამიანის სისხლში (15—16 წლიდან) ლიმფოციტები მთელი ლეიკოციტების 25—35% შეადგენენ. ხოლო ახალშობილებსა და ემბრიონებში ისინი კარბად არიან წარმოდგენილი: მათი რაოდენობა 60% აღწევს.

გალიზიანებისას, მაგალითად, ანთებითი პროცესის დროს ლიმფოციტები გამოდიან სისხლძარღვებიდან შემაერთებულ ქსოვილში. ნეიტროფილებთან შედარებით ისინი უფრო ნელა მოძრაობენ, ამიტომ უფრო გვიან იყრიან თავს ანთებით კერაში. აქ ლიმფოციტების ზომა იზრდება და ისინი გადაიქცევიან მსხვილ ფაგოციტებად — მიკროფაგებად. მკვდარი უჯრედების ნარჩენებისა და უცხო სხეულების შთანთქმით ისინი წმენდენ ანთებით ადგილს. ამგვარად, ნეიტროფილებთან ერთად ლიმფოციტები ორგანიზმში დაცვით ფუნქციას ასრულებენ.

მონოციტები — სისხლის ყველაზე უფრო მსხვილი უჯრედები; მათი დიამეტრია 12-დან 20 მმკ-მდე (ფერადი ტაბ. II, 8). ადამიანის სისხლში ისინი მთელი ლეიკოციტის 5—8% შეადგენენ.

მონოციტების ციტოპლაზმა სუსტი ბაზოფილურია: მისი რაოდენობა ბირთვის ოდენობის მიმართ უფრო მეტია, ვიდრე ლიმფოციტებში. მონოციტების ბირთვები ლიმფოციტებთან შედარებით უფრო სუსტად იღებება, ამიტომ მათში კარგად ჩანს ბადისებრი სტრუქტურა და ბიროვანები.

მონოციტები -- არასპეციალიზებული მოძრავი უჯრედებია. ანთებითი პროცესების დროს ისინი სისხლძარღვების კედლების გავლით ეამოსახლებებიან ხოლმე შემაერთებულ ქსოვილში, სადაც გადაიქცევიან აქტიურ მიკროფაგებად, წვრილი უცხო სხეულებისა და ნეკროზული (*necros* — მკვდარი) ნარჩენების შთანთქმელებად.

სისხლის უჯრედული ელემენტების შედარებითმა გამოკვლევამ გვიჩვენა, რომ ლიმფოციტები და მონოციტები ნაკლებად მრავალგვარია, ვიდრე გრანულოციტები, და რომ ისინი ყველა ხერხემლიანში არასპეციალიზებულ უჯრედებს წარმოადგენენ.

სისხლის შედგენილობა ძალიან ზუსტად და სწორად ასახავს ნივთიერებათა ცვლის მდგომარეობას. ამ უკანასკნელის ნორმიდან უმნიშვნელო გადახრაც კი, ორგანიზმის ავადმყოფური მდგომარეობის, დროს დაუყოვნებლივ იწვევს სისხლის მორფოფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური თვისებების ცვლილებებს.

დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს სისხლის ანალიზს ორგანიზმის მდგომარეობის გასაზღვრისათვის. სისხლის ანალიზის მონაცემები, სხვა კლინიკურ მაჩვენებლებთან ერთად, არსებით როლს ასრულებენ დაავადებათა დიაგნოსტიკაში. სისხლის ანალიზის დროს განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ლეიკოციტთა სხვადასხვა ფორმების ფარდობით რაოდენობას, რომელსაც ლეიკოციტური ფორმულა ეწოდება. ჯანმრთელი ადამიანის ლეიკოციტური ფორმულა ასეთია:

ბაზოფილები	— 0,5 — 1%
ეოზინოფილები	— 3 — 5%
ნეიტროფილები	— 50—60%
ლიმფოციტები	— 25—35%
მონოციტები	— 5 — 8%

შინაური ცხოველების სისხლში, ისევე როგორც ადამიანის სისხლში, ბაზოფილები ძალიან ცოტაა, ეოზინოფილების რაოდენობა მერყეობს 2-დან 6%-მდე. მონოციტების მერყეობაც უმნიშვნელოა.



სურ. 93. სისხლის ფირფიტები.

მკვეთრი განსხვავება მქონეა ნეიტროფილებისა და ლიმფოციტების რაოდენობაში. ასე, მაგალითად, ძაღლისა და ცხენის სისხლში, ისევე როგორც ადამიანის სისხლში ნეიტროფილები ჭარბობენ მაშინ, როდესაც ძროხის, ცხვრის, ღორისა და ზოგი სხვა ცხოველის სისხლში უფრო დიდ პროცენტს ლიმფოციტები შეადგენენ.

სისხლის ფირფიტები. სისხლის ფირფიტები უსწორმასწორო პატარა სხეულებია (სურ. 93 და ფერ. ტაბ. II, 9). მათი რაოდენობა დიდ ფარგლებში მერყეობს: 1 კუბურ მილიმეტრ სისხლში არის 200 ათასიდან 400 ათასამდე სისხლის ფირფიტები. ბევრი ფიქრობს, რომ ისინი უჯრედებს არ წარმოადგენენ, მაგრამ მათი წარმოშობის საკითხი ჯერ მთლად ნათელი არ არის.

სისხლის ფირფიტების ფორმის არამდგრადობა და მათი რაოდენ-

ნობის მკვეთრი მერყეობა გამოწვეულია მათი მაღალი მგრძნობიარობით გარემო პირობების ცვალებადობისადმი.

სისხლის წარმოქმნა. სისხლის ფორმიანი ელემენტების სიცოცხლე ხანმოკლეა. უჯრედების ნაწილი ყოველდღიურად იღუპება და ახლით იცვლება. შეიძლება მივიჩნიოთ, რომ ადამიანის სისხლის კალპოტში ყოველდღიურად საშუალოდ მთელი ერითროციტების $1/120$ ნაწილი იღუპება, ისე, რომ მათი სრული განახლება დაახლოებით ოთხი თვის მანძილზე ხდება. ასევე ყოველდღიურად მეტ-ნაკლებად მცირდება ლეიკოციტთა რაოდენობაც. ლეიკოციტების არსებობის ხანგრძლივობის დადგენა ძალიან ძნელია, მით უფრო, რომ მათი რაოდენობა მნიშვნელოვნად მერყეობს. სისხლძარღვებიდან შემაერთებელ ქსოვილში გამოსახლებისას ლეიკოციტები ცოცხლობენ სხვადასხვა დროის განმავლობაში, იმის მიხედვით, თუ რა პირობებში ზვლებიან ისინი. ასე. მაგალითად, ანთებით კერაში ისინი სწრაფად იღუპებიან, მაშინ, როდესაც სხვა პირობებში მათ შეიძლება 12—15 დღე იცოცხლონ.

თუ ჯანმრთელობა ნორმალურია, მოქმედი უჯრედების რაოდენობა უმნიშვნელოდ იცვლება. რადგან განუწყვეტლივ მიმდინარეობს წყობიდან გამოსული უჯრედების ახლით შევსება. დაღუპული ერითროციტებისა და ლეიკოციტების შენაცვლება ხდება სისხლმზადი პროცესის შედეგად. ეს პროცესი ორგანიზმის მთელი სიცოცხლის მანძილზე მიმდინარეობს, მაგრამ სისხლის წარმოქმნა სრულსაკოვან ორგანიზმში, როდესაც ადგილი აქვს სისხლის ფორმიანი ელემენტების ყოველდღიურ შევსებას. არსებითად განსხვავდება ემბრიონული სისხლის წარმოქმნისაგან. როდესაც სისხლი ვითარდება, როგორც ქსოვილი.

ემბრიონული სისხლის წარმოქმნა ხასიათდება იმით, რომ სისხლის განვითარებასთან ერთად ყალიბდება სისხლძარღვოვანი სისტემაც: სისხლის წარმოქმნის პროცესი იწყება ყვითლის პარკის კედელში, ხოლო უფრო გვიან. თვით ჩანასახის სხეულში (ფერ. ტაბ. III). იმ უბნებში, სადაც სისხლის წარმოქმნა იწყება, მეზენქიმის უჯრედები ჩკუფდებიან, კარგავენ ტიპურ, მორჩებიან ფორმას და მრგვალებიან. ასეთ გროვებს სისხლის კუნძულები ეწოდება.

სისხლის კუნძულებში, უჯრედებს შორის თანდათან გროვდება ქსოვილური სითხე, რომელიც აშორებს მათ ერთმანეთისაგან. უჯრედების ნაწილი, განლაგებულს კუნძულების პერიფერიაზე, ბრტყელდება და იქცევა მომავალი სისხლძარღვის კედლის ჩანასახად, რომლის შიგნით წარმოიქმნება ღრუ: მეორე ნაწილი კი რჩება ამ ღრუში და გადაიქცევა სისხლის პირველად უჯრედებად — ჰემოციტობლასტებად (*haema* — სისხლი, *cytos* — უჯრედი, *blas-*

(ოს — ჩანასახი). ჰემოციტობლასტებს ახასიათებს ციტოპლაზმის მკვეთრი ბაზოფილია და ამებოიდური მოძრაობის უნარი. ისინი მიტოზურად იყოფიან, რის გამოც მათი რაოდენობა იზრდება. კუნძულების, რიცხვი სწრაფად მატულობს და ისინი იღებენ მოკლე მილების სახეს, ეს უკანასკნელი საბოლოოდ ერთდებიან სისხლძარღვთა საერთო სისტემად.

ემბრიონული სისხლის წარმოქმნის დროს სისხლის ფორმირების ელემენტების განვითარება იწყება ერითროციტების წარმოქმნით, რაც ხდება ყვითლის პარკის კედლის ძარღვებში. ლეიკოციტების განვითარება კი მიმდინარეობს უფრო გვიან პერიოდში, როდესაც სისხლის წარმოქმნის ფუნქცია ღვიძლზე გადადის.

ერითროციტების წარმოქმნა ჰემოციტობლასტებში ჰემოგლობინის დავროვებით იწყება. ამ პროცესს ადგილი აქვს ჰემოციტობლასტების მხოლოდ ერთ ნაწილში მათში, როდესაც დანარჩენი ჰემოციტობლასტები გაყოფის გზით მრავლდება და რჩება არადიფერენცირებულ მდგომარეობაში. ჰემოგლობინის დაგროვების გამო ციტოპლაზმა კარგავს მკვეთრ ბაზოფილიას და თანდათანობით ოქსიფილური ხდება, ასეთ უჯრედს პირველადი ერითრობლასტი ეწოდება. იგი რამოდენიმე საათს ინარჩუნებს გაყოფის უნარს და განაგრძობს გამრავლებას. მაგრამ ციტოპლაზმაში ჰემოგლობინის რაოდენობა სულ უფრო და უფრო მატულობს, ბირთვი იშლება და ერითრობლასტი პირველადი ერითროციტად გადაიქცევა. ეს არის დიდი, მეტად ცვალებადი უჯრედის უჯრედი, რომელიც ბირთვის ნარჩენებს შეიცავს, ასეთი სახით პირველადი ერითროციტები იწყებენ ფუნქციონირებას ემბრიონულ სისხლში.

პირველადი ერითროციტების წარმოქმნა მთავრდება ჩანასახის განვითარების ადრეულ სტადიებში; ისინი ფუნქციონირებენ ხანმოკლე დროის მანძილზე და ჩანასახოვანი პერიოდის მეორე ნახევარში ადამიანის სისხლში აღარ აღინიშნებიან.

ჭერ კიდევ პირველადი ერითროციტების დალუპვამდე ყვითლის პარკის ძარღვებში ჰემოციტობლასტებიდან იწყება მეორეული ერითრობლასტების წარმოქმნა, რომლებიც გარდაიქმნება მეორეულ ერითროციტებად. ამ უკანასკნელთა განვითარების პროცესი უფრო ნელა მიმდინარეობს, ისინი პირველად ერითროციტებზე უფრო მკირე ზომისანი არიან და გარეგნულად ნაკლებად განსხვავდებიან სრულსაკოვანი ორგანიზმის ერითროციტებისაგან.

ყვითლის პარკის ატროფიის შემდეგ სისხლის წარმოქმნა ხდება ღვიძლში, სადაც ეს პროცესი სისხლძარღვების გარეშე სრულდება, ერითროციტების წარმოშობის წყაროს აქაც ჰემოციტობლასტები წარმოადგენენ. ემბრიონული პერიოდის დასასრულს საბოლოო სისხლ-

წარმოქმნელ ადგილად გადაიქცევა ძვლის წითელი ტვინი, რომელშიც სისხლის უჯრედების განვითარება აგრეთვე სისხლძარღვების გარეშე მიმდინარეობს.

ლეიკოციტების განვითარება ემბრიონულ პერიოდში იწყება გრანულოციტების წარმოქმნით, ჯერ ლეიქში, ხოლო შემდეგ — ძვლის ტვინში. ამასთან, ჰემოციტობლასტის ციტოპლაზმა ნაკლებ ბაზოფილური ხდება, მასში მარცვლოვნება ჩნდება, ბირთვი იღებს უსწორმასწორო ფორმას.

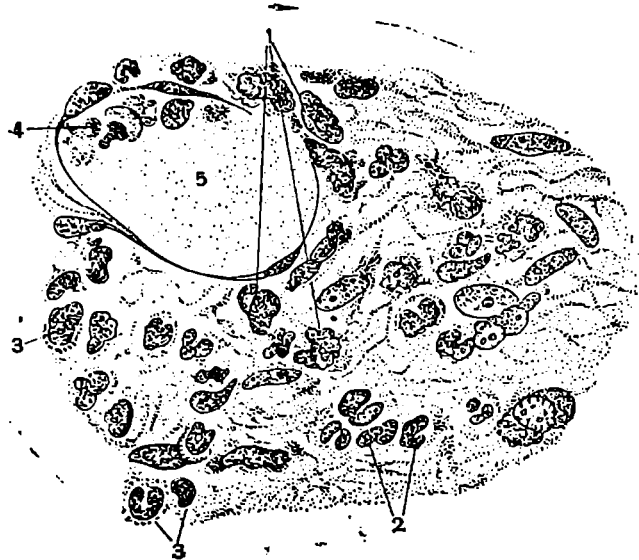
სისხლის წარმოქმნა ზრდასრული ძუძუნეულებსა და ადამიანის ორგანიზმში გაცილებით ნელა მიმდინარეობს, ვიდრე ემბრიონში (უერ. ტაბ. IV). ერთროციტები და გრანულოციტები ვითარდება ძვლის წითელ ტვინში. ლიმფოციტები კი — ლიმფური კვანძების ლიმფოიდურ ქსოვილში.

ჰემოციტობლასტების გაყოფის დროს წარმოშობილი უჯრედები სასიათდება უფრო პატარა ზომით. ციტოპლაზმის მეტად მკვეთრად გამოხატული ბაზოფილით. რაც განპირობებულია რიბოსომების სიმრავლით და უძრავობით. ასეთ უჯრედებს ერთრობლასტებს უწოდებენ. ისინი მრავლდებიან და აგროვებენ ჰემოგლობინს. ამ უკანასკნელის გამოჩენასთან ერთად რიბოსომების რიცხვი კლებულობს. ციტოპლაზმა თანდათანობით კარგავს ბაზოფილიას და იღებება უკვე არა მარტო ფუფე, არამედ მკვეთრად სავლავებულთა. შეღებვის ასეთი უნარის გამო ერთრობლასტებს პოლიქრომატოფილური ეწოდება.

მოდერნული პოლიქრომატოფილური ერთრობლასტების პლაზმაში ჰემოგლობინის დაგროვება გრძელდება და იგი უფრო თქსიფილური ხდება. პოლიქრომატოფილების ნაწილი განაგრძობს გაყოფას უფრო მომწრო ზომის უჯრედების წარმოშობით. იმ უჯრედებს, რომლებიც თავისი ზომით დაახლოებით მომწიფებული ერთროციტების ტოლია და საკმარის რაოდენობით ჰემოგლობინს შეიცავენ, ნორმობლასტები ეწოდება. უჯრედების მეორე ნაწილი რჩება, როგორც მარაგი ნორმობლასტების მომდევნო თაობათა წარმოსაქმნელად. ნორმობლასტები რამდენიმე ხანს კიდევ განაგრძობენ გაყოფას, მაგრამ შემდეგ კარგავენ ამ უნარს: მათი ბირთვები მკვეთრად დნმ-ის შემცირებით და ნორმობლასტები გადაიქცევიან უჯრედებად, რომლებიც საბოლოოდ კარგავენ ბირთვს და გარდაიქმნებიან უბირთვო ერთროციტებად.

სისხლის უჯრედები გამუდმებით იყოფა. ამიტომ, მიუხედავად იმისა, რომ მათი ნაწილი განაგრძობს ლიმფოციტებას და სპეციალიზაციას, უჯრედების რაოდენობა ყოველ სტადიაში მაინც მცირდება. ზრდასრული ორგანიზმის ძვლის წითელ ტვინში, (მისი ნორმალური

მდგომარეობის დროს) განვითარებადი უჯრედების დიდი ნაწილი იმყოფება მოლიფერენცირე ერითრობლასტების სტადიაში. ძირითად რეზერვს, საიდანაც ხდება სისხლის ძარღვებში ერითროციტების ყოველდღიური დანაკლისის შევსება, ნორმობლასტები ეწოდება. სისხლში უჯრედების მნიშვნელოვანი დანაკლისის დროს მათი წარმოქმნა ძვლის წითელ ტვინში ხდება ჰემოციტობლასტების გამრავლების ხარჯზე, რომლებიც თავის მხრივ, ვითარდება ძვალტვინოვან ღრუებში არსებული რეტიკულარული ქსოვილიდან.



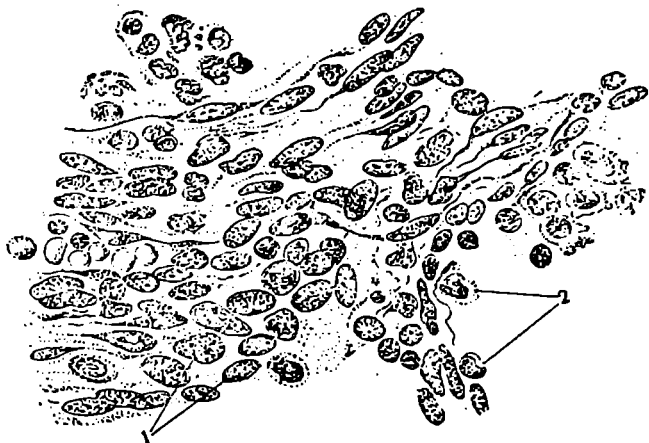
სურ. 94. გრანულოციტების კუნძული ადამიანის ჩანასახის ძვლის წითელ ტვინში: 1 — ჰემოციტობლასტი; 2 — ნეიტროფილი; 3 — ოქსიფილური მიელოციტი; 4 — ერითროციტი; 5 — სისხლის ძარღვი.

ამგვარად, ემბრიონში ერითროციტების განვითარება ბევრად უფრო მოკლე ვაზით მიდის. ასაკის მატებასთან ერთად სისხლის წარმოქმნის პროცესი სულ უფრო ნელა მიმდინარეობს და უფრო სპეციალიზებულ უჯრედებს იძლევა (ჰემოგლობინის რაოდენობის ზრდა), ვიდრე ჩანასახში. ასეთივე მოკლე გზა აქვს ლეიკოციტების ოჯედაბირველ განვითარებას. ზრდასრულ ორგანიზმში ჰემოციტობლასტი მარააღია ემბრიონული ჰემოციტობლასტიდან წარმოიქმნება, მაგრამ ატყობითად განსხვავდება მისგან, ვინაიდან იგი იძენს სისხლის სულ უფრო სრულყოფილი უჯრედული ელემენტების წარმოქმნის უნარს.

გრანულოციტების განვითარებაც, მოზრდილ ორგანიზმში, ძვლის წითელ ტვინში ხდება. მათი წარმოშობის წყარო ჰემოციტობლასტი

ტობლასტები. გრანულოციტებში განვითარებულ ჰემოციტობ-
 ლასტებს, მიელოციტებს უწოდებენ. ისინი დიფერენცირდებიან
 სამი მიმართულებით, მომწიფებული გრანულოციტების სამი ფორმის
 შესაბამისად და ეწოდებათ: სპეციალური, ოქსოფილური
 და ბაზოფილური მიელოციტები.

მიელოციტების განვითარების საწყის სტადიას პრომიელოცი-
 ტები ჰქვია, ხოლო უფრო გვიანდელს—მეტამიელოციტები.
 ეს უკანასკნელი დიფერენცირებისას მომწიფებულ გრანულოციტებად
 გადაიქცევიან.



სურ. 95. ადამიანის ჩანასახის ლიმფური პარკის კველი:
 1— მეზენქიმური უჯრედი; 2— ლიმფოციტები.

მიელოციტები იყოფიან, მათი რაოდენობა იზრდება. გამრავლებას-
 თან ერთად ხდება მათი ციტოპლაზმის სპეციალური დიფერენცირება,
 რომელსაც საბოლოოდ მოსდევს მარცვლოვანების წარმოქმნა, რაც
 სპეციფიკურია გრანულოციტის სამი ფორმიდან მხოლოდ ერთი მათ-
 განისათვის. გრანულოციტთა რეზერვი ოვლის წითელ ტვინში წარ-
 მოდგენილია. შედარებით დიფერენცირებული მიელოციტებით, რომ-
 ლებიც ჯერ კიდევ მრავლდება და ნაწილობრივ უკვე ახალგაზრდა
 ლეიკოციტების სტადიაში არის გადასული (სურ. 94).

ლიმფოციტების განვითარება ადამიანსა და ძუძუმწოვრებში
 ლოკალიზებულია განსაზღვრულ მიდამოებში—ლიმფურ კვანძებში,
 (სურ. 95). ლიმფური კვანძები, ემბრიონში ლიმფური პარკებიდან ვი-
 თარდება. სხვა ხერხემლიანებში, ლიმფოციტების წარმოქმნა შემ-
 ერთებელ ქსოვილში გაბნეულ კერებში ხდება. ლიმფოციტების წარ-
 მოქმნა გაცილებით გვიან იწყება, ვიდრე ერთროციტებისა და გრა-
 ნულოციტების წარმოქმნა.

ლიმფოციტები ვითარდება ჰემოციტობლასტებიდან. რომლებიც იყოფა და საწყისს აძლევს საშუალო და დიდ ლიმფოციტებს: მცირე ლიმფოციტები კი მათი გაყოფის შედეგად წარმოიქმნებიან. სისხლში ცირკულირებს მხოლოდ საშუალო და წვრილი ლიმფოციტები; დიდები კი რჩებიან ლიმფურ კვანძებში. სადაც საშუალო ლიმფოციტებთან ერთად ქმნიან რეზერვს სისხლში არსებული ლიმფოციტების წარმოსაქმნელად.

მონოციტები ვითარდება როგორც ძელის წიფელი ტვინის ჰემოციტობლასტებისაგან, ისე შემავრთებელი ქსოვილის უჯრედებისაგან.

ძელის ტვინში ვითარდება გიგანტური უჯრედები — მეგაკარიოციტები. მოზრდილ ორგანიზმში ისინი ხშირად ელენთაშიც გვხვდება. ეს უჯრედები წარმოიშობა ჰემოციტობლასტებისაგან, რომელთა ბირთვები იყოფა ციტოპლაზმის გაყოფის გარეშე. როგორც ჩანს მეგაკარიოციტებს გამრავლების უნარი არა აქვთ. ეს უჯრედები ადვილად იშლება; თვლიან, რომ მათგან განაყოფილი ციტოპლაზმის პატარა ნაგლეჯები სისხლის ფირფიტებს წარმოადგენენ.

მიუხედავად სისხლწარმოქმნელი კერების განიჯვისა, სისხლის ყველა უჯრედოვანი ელემენტი ვითარდება ჰემოციტობლასტებიდან, რომლებიც წარმოდგებიან მეზენქიმიდან. ეს უკანასკნელი არის ის წყარო, საიდანაც წარმოიქმნება, როგორც სისხლის ელემენტები, ისე შემავრთებელი ქსოვილის ყველა უჯრედი.

სისხლის ყველა ფორმიანი ელემენტის წარმოშობა ჰემოციტობლასტიდან საყოველთაოდ აღიარებულია. მაგრამ არსებობს აზრთა სხვადასხვაობა სისხლის სხვადასხვა ფორმიანი ელემენტების პირველადი ჰემოციტობლასტების გენეტიკური ნათესაობაზე. არსებობს სისხლწარმოქმნის რამოდენიმე თეორია, რომელთა შორის ყველაზე გავრცელებულია უნიტარული და დუალისტური:

უნიტარული თეორია სისხლის ყველა უჯრედული ელემენტის საწყისად თვლის ერთიან უჯრედს — ჰემოციტობლასტს. მისი სხვადასხვა მიმართულებით დიფერენცირება განისაზღვრება ქსოვილებში არსებული პირობებით.

დუალისტური თეორია ამტკიცებს, რომ სისხლის მარცვლოვანი და არამარცვლოვანი უჯრედული ელემენტები ვითარდება ორი, სხვადასხვა საწყისი ფორმიდან: ლიმფობლასტიდან და მიელობლასტიდან (ჰემოციტობლასტების წარმოებულები), რომელთა ურთიერთგარდაქმნა გამოირიცხებულია.

აზრთა სხვადასხვაობა პირველადი სისხლის უჯრედების გენეტიკური ნათესაობის საკითხის ირგვლივ აიხსნება იმით, რომ სხვადასხვა თეორიების მომხრეების პეტისმეტად კატეგორიულად უპირისპირ-

რებენ ერთმანეთს სისხლის ფორმიანი ელემენტების არამდგრადობა-სა და მათ დეტერმინირებას. ა. ა. ზავარზინის ასეთი დაპირობირება მცდარად მიიჩნია. იგი, სისხლის უჯრედული ელემენტების აბსოლუტურ დეტერმინაციას თუ აბსოლუტურ ლაბილურობას სრულიად უარყოფს და თვლის, რომ გარემომცველი პირობების გარკვეული ცვლილებების შემთხვევაში ამ ელემენტების გარდაქმნა შესაძლებელია.

ლიმფა. ლიმფა შედგება თხევადი პლაზმისაგან, რომელიც თავისი შედგენილობით უახლოვდება სისხლის პლაზმას, და მასში შეწონილი უჯრედებისაგან, უმთავრესად, უმარცვლო ლეიკოციტებისაგან, რომელთა შორის ქარბობს დიდი და სუსტალიმფოციტები და მონოციტები. ისევე როგორც სისხლი, ლიმფა ნაძრავთა ქსოვილში, რომლებიც ლიმფურ სისტემას ქმნიან, მისი კაპილარები ბრზად ბოლოვდებიან შემაერთებელ ქსოვილში. კაპილარის კედლის გავლით ქსოვილური სითხე ქსოვილებიდან ლიმფურ ძარღვებში ხვდება, ხოლო შემდეგ — სხეულის მსხვილ ვენებში.

ლიმფის გამდიდრება უჯრედოვანი ელემენტებით ხდება ლიმფურ ავანძებში, რომელნიც ჩვეულებრივ ჯგუფურად არიან განლაგებული მსხვილი ძარღვების გაყოლებით.

§ 23. საკუთრივ შემაერთებული ქსოვილი

მნიშვნელობა. უმაღლეს ცხოველთა ორგანიზმში საკუთრივ შემაერთებელ ქსოვილს მნიშვნელოვანი მოცულობა უჭირავს. იგი ახლავს ყველა სისხლძარღვს კაპილარების ჩათვლით, ყოველთვის ამოფენილია ეპითელური ქსოვილით, ავსებს ორგანოში ორგანოთა და ქსოვილებს შორის არსებულ სივრცეებს. შემაერთებული ქსოვილი წარმოადგენს გარემოს, რომლის მეშვეობითაც ხორციელდება ნივთიერებათა შინაგანი ცვლა. სისხლთან ერთად იგი წარმოადგენს ტროფული და დამცველი მნიშვნელობის ერთიან სისტემას, ორგანოთა გარსებში ეს ქსოვილი იძენს აგრეთვე მექანიკურ ფუნქციასაც.

ქსოვილის ჰისტოლოგიური სტრუქტურა მჭიდროდ არის დაკავშირებული იმასთან, თუ რომელი ფუნქციაა უფრო გაბატონებული მასში. უპირატესად ტროფული მნიშვნელობის ქსოვილებში ძალიან ბევრი უჯრედებია. მაშინ, როდესაც შუალედურ ნივთიერებაში მექანიკური ელემენტები სუსტად არის განვითარებული, და, პირიქით, საყრდენი მნიშვნელობის შემაერთებელ ქსოვილში ძლიერ განვითარებულია მექანიკური წარმონაქმნები, ხოლო უჯრედთა რაოდენობა შედარებით ნაკლებია. ამის შესაბამისად, ანსხვავებენ საკუთრივ შემაერთებული ქსოვილის რამოდენიმე სახეს: რეტიკულარულ ქსოვილს, რომელშიც უჯრედები ქარბობენ, ფაშარ, ანუ გაუფორ-

მებელ შემაერთებელ ქსოვილს; რომელშიც უჩრდდული ელემენტები და მექანიკური წარმონაქმნები დაახლოებით თანაბრად არის განვითარებული, დაბლოს, მკვრივ, ანუ გაფორმებულ, შემაერთებელ ქსოვილს, რომელიც შედგება უპირატესად მექანიკური წარმონაქმნებისაგან.

მექანიკური ელემენტები, რომლებიც უზრუნველყოფენ შემაერთებელი ქსოვილის სიმტკიცეს, მეტად მრავალგვარია და განვითარებულია მხოლოდ და მხოლოდ შუალედურ ნივთიერებაში. ამიტომ ამ უქანსკნელის სტრუქტურა, მასში სხვადასხვა ბოჭკოების არსებობა და მათი განლაგება (ორიენტირებული თუ უწესრიგო) მნიშვნელოვნად განსაზღვრავს ქსოვილის აგებულებას.

შემაერთებელი ქსოვილის უჩრდდული შედგენილობა მეტად მრავალფეროვანია. ეს ენება, როგორც უჩრდდების რაოდენობას, ისე მათ ზასიათს, რაც განსაკუთრებით თავს იჩენს ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილში, რომლის მაგალითზე მიზანშეწონილია მათი გაცნობა.

შუალედური ნივთიერება. ხერხემლიანთა შემაერთებელი ქსოვილის შუალედური ნივთიერება შედგება დიდი რაოდენობა სხვადასხვა ბოჭკოებისა და ძირითადი ამორფული ნივთიერებისაგან.

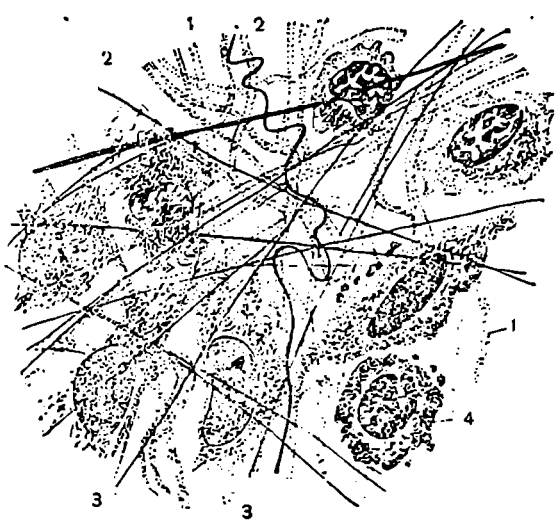
ბოჭკოებს აქვს მექანიკური დანიშნულება, რომელიც უზრუნველყოფს ქსოვილის იარკვეულ სიმაგრეს და ელასტიკურობას. გარეგნულად, ფიზიკო-ქიმიური თვისებებითა და ფიზიოლოგიური მნიშვნელობით ანსხვავებენ ბოჭკოების სამ სახეს: კოლაგენურს, ელასტიკურს და რეტიკულურს.

კოლაგენურ ბოჭკოებს ახასიათებს დიდი გამძლეობა გაჭიმვის და გაწყვეტისადმი და წარმოადგენენ შემაერთებელი ქსოვილის მექანიკურ საფუძველს. კოლაგენური ბოჭკოები არ იტოტება; მკვრივ შემაერთებელ ქსოვილში ისინი ერთდებიან სწორ კონებად, ფაშარში — ლაგდებიან სხვადასხვა მიმართულებით. ახალ და ცოცხალ პრეპარატებში ისინი, როგორც წესი, არ ჩანან, რადგან მათ სინათლის სუსტი გარდატეხის უნარი აქვთ (სურ. 96, 1). ელექტრონულმა მიკროსკოპმა ფიბრილებში, რომლისგანაც შედგება კოლაგენური ბოჭკოები, აღმოაჩინა დამახასიათებელი ღერძული პერიოდულობა, რომელიც განპირობებულია ქიმიური თვისებებით განსხვავებული უბნების სწორი მონაცვლეობით (სურ. 97). ქსოვილის გამოხარშვის დროს ბოჭკოები ჭერ ჭირჯვდება, ხოლო შემდეგ იხსნება და წებოდ იქცევა. ამაზეა დამყარებული სადურგლო წებოს მიღება ცხოველთა ტყავისა და სხეულის სხვა ნაწილებისაგან, რომლებიც მდიდარია კოლაგენური ბოჭკოებით.

ელასტიკური ბოჭკოები კოლაგენური ბოჭკოებისაგან განსხვავებით ნაკლებად მტკიცეა, სამაგიეროდ ძალიან დრეკადია და

ადვილად იჭიმება; ამის გამო, შემაერთებელ ქსოვილს ისინი ზამბარისებრ თვისებას ანიჭებს. ელასტიკური ბოჭკოები წვრილია, დატოტვილი და ძლიერ შექმტეხი, რის გამოც ცოცხალ პრეპარატებში კარგად მოჩანს პრიალა ძაფების სახით (სურ. 96, 2 და 104). მათში რაიმე სტრუქტურა არ იხილება და ერთგვაროვან წარმონაქმნებს წარმოადგენენ. ელასტიკური ბოჭკოების დიდი რაოდენობით დაგროვებისას ისინი მათთვის დამახასიათებელ ყვითელ ფერს ღებულობენ.

რეტოკულური ბოჭკოები მარტივი მეთოდებით დამუშავებისას ცუდად ვლინდება. ისინი კარგად ჩანან შემაერთებელი ქსოვილის

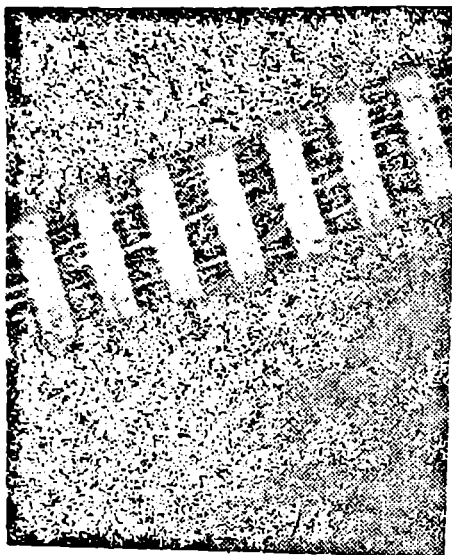


სურ. 96. ვირთავას ფაზარი შემაერთებელი ქსოვილი:
 1 — კოლაგენური ბოჭკოები; 2 — ელასტიკური ბოჭკოები;
 3 — ფიბროციტები; 4 — ჰისტოციტი.

ვერცხლის მარილებით დამუშავების შემთხვევაში, რის გამოც, მათ ხშირად აგრეთვე იწოდებენ უწოდებენ. ეს ბოჭკოები ძალიან წვრილია, მოკლე, დიდი რაოდენობით დაგროვების დროს ქმნის ნაზ და ხშირ ბადეს, რის გამოც მიიღო თავისი სახელწოდება (*reticulum* — ბადე). განსაკუთრებულ განვითარებას ისინი აღწევენ შენაერთებელ ქსოვილში, რომელიც მდიდარია უჯრედებით და, როგორც ჩანს, ქმნიან იმ მექანიკურ საფუძველს, რომელზედაც უჯრედების განაცვლება ხდება.

ძირითადი ამორფული ნივთიერება, რომელშიც განლაგებულია შემაერთებელი ქსოვილის ბოჭკოები, ერთგვაროვნად გამოიყურება. მაგრამ ინტენსიური შეღებვის დროს აღმოჩნდება, რომ

იგი შედგება მეტად თხელი ფირფიტებისაგან, რომელთა შორის გადის ბოჭკოები. ქსოვილში ამორფული ნივთიერების რაოდენობა სხვადასხვაა. რაც უფრო მდიდარია ქსოვილი უჯრედული ელემენტებით, მით მცირეა ამორფული ნივთიერება.



სურ. 97. კოლაგენური ფიბრილა.
ვირთავას მყესის ელემენტარული
მიკროფოტოგრაფია.

ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი. (ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი ხასიათდება მრავალრიცხოვანი უწყსრიგოდ განლაგებული ელასტიკური და კოლაგენური ბოჭკოებით, რომლებიც ლაგდებიან სხვადასხვა მიმართულებით. მათაა და ამორფულ ნივთიერების ფირფიტებს შორის მოთავსებული უჯრედები: ფიბრობლასტები, ჰისტიოციტები, ადვენციური უჯრედები, ნაკლებ მუდმივი ცხიმოვანი, პიგმენტური, პლაზმური უჯრედები და სხვადასხვა სახის ლეიოციტი. (სურ. 98)) ქსოვილის უჯრედული შედგენილობა ცვალებადია, რაც განპირობებულია,

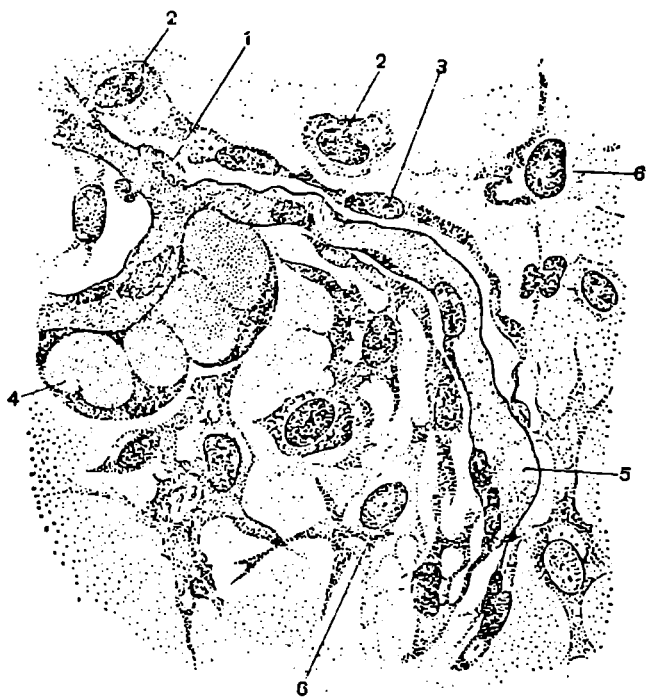
რადგან, ჯერ ერთი, უჯრედების სხვადასხვაგვარი წარმოშობით, რომელთა ნაწილი ვითარდება შემაერთებელი ქსოვილიდან, ხოლო ნაწილი კი სისხლძარღვთა კალაპოტიდან არის მოხვედრილი; მეორე, უჯრედების განუწყვეტელი განვითარებით, რის გამოც ისინი დიფერენცირების სხვადასხვა სტადიაში იმყოფებიან; მესამე, ანთებით კერებში უჯრედების შედგენილობის რაოდენობრივი ცვლილებით, რასაც ადგილი აქვს, მაგალითად, ქსოვილის უმნიშვნელო გაღიზიანების დროსაც კი.

ფიბრობლასტი (*fibra* — ბოჭკო, *blastos* — ჩანასახი) — შემაერთებელი ქსოვილის ძირითადი უჯრედული ფორმა და მის ყველა სახეობაში გვხვდება, ეს არის დიდი, წაგრძელებული უჯრედი, გრძელი ზორჩებით და სუსტად გამოხატული კონტურებით (სურ. 98, რ).

ფიბრობლასტში მკვეთრად არის მოხაზული ბიროვის ირგვლივ ინდებარე შიგნითა მარცვლოვანი ენდოპლაზმა.) პერიფერიული ექტოპლაზმა: პონოგენურია და საღებავებით ძალზე სუსტად

იღებება; პრეპარატებში იგი ცუდად ჩანს და, საერთოდ, მისი დანახვა, შეიძლება მხოლოდ სპეციალური დამუშავების შემდეგ. ენდო- და ექტოპლაზმის ფარდობითი რაოდენობა სხვადასხვა უჯრედში სხვადასხვაა, რაც უმთავრესად განისაზღვრება ფიბრობლასტის ასაკით, აგრეთვე ცხოველის ფუნქციონალური მდგომარეობით და მისი სახეობით.

ფიბრობლასტის ბირთვის, ჩვეულებრივ, სწორი ოვალური ფორმა.



სურ. 98. კაპლარის ირგვლივ მდებარე ფაშარი შემავრთებელი ქოვილი შინაური კურდღლის კანქვეშა ქსოვილიდან:

- 1 — ენდოთელი; 2 — ჰისტოციტები; 3 — ადვენციტიური უჯრედი,
- 4 — ცხიმოვანი უჯრედი; 5 — კაპილარი; 6 — ფიბრობლასტები.

აქვს, ხანდახან იგი ოდნავ შეზნეჟილია) ქრომატინი მასში ცოტაა და იგი სუსტად იღებება. (ბირთვში ყოველთვის კარგად ჩანს რამდენიმე წერილი ბირთვაკი. ციტოპლაზმაში, ბირთვის ახლოს ნათლად მოჩანს უჯრედული ცენტრი.

ფიბრობლასტებს გაყოფის უნარი შენარჩუნებული აქვთ, თუმცა მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობა განსაზღვრულია) დიფერენცირებასთან ერთად, რაც ექტოპლაზმის გადიდებაში გამოიხატება, უჯრედი

თანდათან ბერდება და წყვეტს გამრავლებას. ასეთ სპეციალიზებულ მდგომარეობაში, მას ფიბროციტი ეწოდება. ეს არის ფიბრობლასტის განვითარების საბოლოო სტადია, რომლისთვისაც ტიპურია ექტოპლაზმის ძლიერი განვითარება.

წორმალურ პირობებში ფიბრობლასტები მონაწილეობენ შემაერთებული ქსოვილის შუალედური ნივთიერების წარმოქმნაში პათოლოგიურ შემთხვევებში, მაგალითად, ჭრილობების დროს, ისინი ქმნიან ნაწიბურთვან ქსოვილს. თუ ორგანიზმში უცხო სხეული შეიჭრა, ფიბრობლასტები თავს იყრიან მის გარშემო და მონაწილეობენ ქსოვილებისაგან უცხო სხეულის იზოლაციაში.

(ჰისტოციტი აგრეთვე შემაერთებული ქსოვილის მუდმივი უჩრედული ფორმაა (სურ. 96, 4 და სურ. 98, 2)) იგი ადვილად გამოირჩევა ფიბრობლასტისაგან, როგორც გარეგნულად, ისე ფიზიოლოგიური მნიშვნელობით.

(ჰისტოციტს მკვეთრად გამოხატული კონტურები აქვს. მისი დამახასიათებელი თავისებურებაა ფორმის ცვალებადობა: იგი ხან წავრტყლებული უჩრედია, ხან კი — უსწორმასწორო, პატარა, მომრგვალო მორჩებით. მისი ციტოპლაზმა უფრო ინტენსიურად იღებება, ვიდრე ფიბრობლასტისა. ამით არის გამოწვეული უჩრედის მკვეთრი კონტურირება. ბირთვის აქვს უსწორმასწორო ფორმა, შეიცავს ერთ ან რამდენიმე ბირთვაკს, ციტოპლაზმაში ადვილად ნახულობენ ორგანოიდებს: უჩრედულ ცენტრს, მიტოქონდრიებს, გოლჯის აპარატს.)

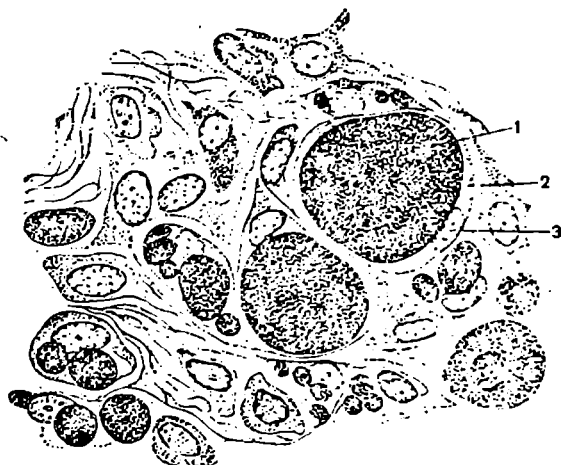
თავისი ფორმის ცვალებადობისა და ფიზიოლოგიური თვისებების მრავალგვარობის გამო ჰისტოციტებმა ბევრი სხვადასხვა სახელწოდება მიიღეს, პოლიბლასტების, ცთომილი უჩრედების მოსვენებულ მდგომარეობაში, ნეფროფაგოციტების და სხვ. ყველა ეს სახელწოდება ეკუთვნის ერთსა და იმავე ფორმას, რომელიც ძალიან ცვალებადობს იმ პირობების მიხედვით, რომელშიც იმყოფება.

ორგანიზმში ანთებითი პროცესის დროს, ჰისტოციტები შემაერთებული ქსოვილის მეზობელი უბნებიდან აქტიურად გადაინაცვლებენ ანთებითი კერისაკენ. სწორედ იმ თვისების გამო, რომ ისინი გარკვეულ პირობებში მფრავ უჩრედებად გადაიქცევიან, მათ უწოდეს ცთომილი უჩრედები მოსვენებულ მდგომარეობაში. ანთებით კერაში ჰისტოციტების ზომა იზრდება. ისინი იძენენ მკვდარი უჩრედებისა და ქსოვილთა ნაწილების შთანთქმის უნარს. აქ ისინი იქცევიან მაკროფაგებად, რომლებიც არ განიჩნევიან სისხლის უჩრედული ელემენტებიდან განვითარებული მაკროფაგებისაგან.

ჰისტოციტების ფრიად მნიშვნელოვანი თვისებაა გარემომცველ არეში მოხვედრილი უცხო სხეულების შთანთქმის უნარი. კერძოდ, ორგანიზმში საღებავის შეყვანისას, იგი, რამდენიმე ხნის შემდეგ გროვდება ჰისტოციტების ციტოპლაზმაში, ქსოვილოვანი სითხე კი

მისგან გაწმენდილია. უცხო სხეულების შთანქმით, ჰისტოციტებზე უვნებელყოფენ ორგანიზმის შინაგან გარემოს. ამიტომ ისინი შეიძლება გამოიყოს უჯრედებად ჩაითვალოს. ამ თვისების გამო, მათ ჩეფროფაგოციტებსაც (*nephros* — თირკმელი) უწოდებენ ხოლმე. როგორც შემაერთებული ქსოვილის დაცვით ელემენტებს, ჰისტოციტებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ შინაგან ცვლაში.

ჰისტოციტები შეიძლება განვითარდნენ რეტეკულარული ქსოვილიდან და აგრეთვე სისხლიდან. მოხვედრილი ლიმფოციტებიდან და; მონოციტებიდან. ასეთი ნაირგვარი წარმომავლობის გამო მათი ფორმაც იაღიან განსხვავებულია და ამიტომ მათ ხშირად პოლიბლასტებსაც უწოდებენ.



სურ. 99. ცხიმოვანი უჯრედების წარმოქმნა ვირთაგვას ფაზარ შემაერთებელ ქსოვილში:
1 — ცხიმი; 2 — ციტოპლაზმა; 3 — ბირთვი.

ფიბრობლასტების მსგავსად, ჰისტოციტები შემაერთებელ ქსოვილში განვითარების სხვადასხვა სტადიაში იმყოფება — უფრო ახალგაზრდა (ჰისტოციტები ჩასიათდება შედარებით მცირე ზომით და ამასთანავე, შენარჩუნებული აქვს მიტოზური გაყოფის უნარი.)

(ადვენციტიური უჯრედები ჩვეულებრივ ძალიან წაგრძელებულია, აქვს წვრილი, მაგრამ მოკლე მორჩები (სურ. 99. 3) და ბირთვი, რომელიც ინტენსიურად იღებება) ბირთვის შედარებით მცირე ზომის გამო, ისინი ადვილად გამოირჩევიან ფიბრობლასტებისაგან, რომელთაც ფორმით გვანან. ადვენციტიური უჯრედები მოთავსებულია კაპილარების გასწვრივ, სისხლძარღვთა ენდოთელიუმის მახლობლად.

ადვენციტიური უჯრედები ახალგაზრდა ფიბრობლასტებთან და

რტიკულური ქსოვილის ელემენტებთან ერთად (იხ. ქვემოთ) შემაერთებული ქსოვილის ნაკლებად დიფერენცირებული უჯრედებია, რომლებსაც პირობების შესაბამისად, შეუძლიათ სხვადასხვა მიმართულებით განვითარება. ეს უჯრედები სხვადასხვა უჯრედული ფორმები წარმოშობის წყაროა — საკუთრივ შემაერთებული ქსოვილის, რესების, ხრტილისა თუ სხვა უჯრედებისა.

(ცხიმოვანი უჯრედები არ წარმოადგენს სპეციალიზებულ უჯრედებს და განიხილება, როგორც შემაერთებული ქსოვილის ნაკლებ დიფერენცირებული უჯრედების ერთგვარი ფუნქციონალური მდგომარეობა.) გაძლიერებული კვების დროს ცხიმი შეიძლება დაგროვდეს ადვენციტიური უჯრედების, პისტოციტებისა თუ სხვა უჯრედების ციტოპლაზმაში. იგი ციტოპლაზმაში ჩნდება წვრილი წვეთების სახით, რომლებიც თანდათან იკავებენ უჯრედის ცენტრალურ ნაწილს და ბირთვისა და ციტოპლაზმას უჯრედის კედლისაკენ გადაადგილებენ (აურ. 99).

(ცხიმის რაოდენობა უჯრედებში ცვალებადია. იგი მცირდება შიმშილობის დროს, რადგან მოიხმარება ორგანიზმის მიერ და მატულობს გაძლიერებული კვების დროს.) ამ შემთხვევაში ცხიმის მარაგი უჯრედში იმდენად დიდია, რომ იგი იღებს ცხიმოვანი წვეთის სახეს, რომელიც ციტოპლაზმის ოხელი შრით არის გარშემორტყმული. ასეთი, ძლიერ შეცვლილი უჯრედები ქმნიან საკმაოდ დიდი ზომის ცხიმოვან წილაკებს. ცხიმოვანი უბნები ორგანიზმში ფართოდ არის გავრცელებული და გვხვდება კანქვეშა წებურებულ ქსოვილში, ბაღეჭონში, ჯორჯალში და სხვა ადგილებში. მათი ძირითადი მნიშვნელობა საკვები მასალის მარაგის შენახვაში მდგომარეობს. ცხოველებს, რომლებსაც ზამთრის ძილქვეს ახასიათებთ, გააჩნიათ განსაკუთრებული ცხიმოვანი სხეულები, რომელთა ხარჯზეც ისინი იკვებებიან ზამთარში.

კანის შემაერთებულ ქსოვილოვან ნაწილში ცხიმოვანი წილაკები ქმნიან ჩანაფენს, რომელსაც ცხიმოვან ბაღეჭრას უწოდებენ. იგი ამცირებს ორგანიზმის სითბოს გაცემას. გარდა ამისა, ცხიმოვან ბაღეჭრას, როგორც რბილჩანაფენს, აქვს მექანიკური მნიშვნელობაც, განსაკუთრებით ისეთ ადგილებში. სადაც ძლიერ ხახუნსა და წნევას განიცდის (ხელის გული, ტერფის ძირი).

(პიგმენტური უჯრედები უმაღლეს ხერხემლიანებსა და ადამიანში გვხვდება მხოლოდ კანის ზოგიერთ უბანში — ანალურ მინდამოში, ძუძუს კერტებში: დიდი რაოდენობით არის იგი თვალის ფერად და სისხლძარღვოვან გარსში.)

(პლაზმური უჯრედები მომრგვალო, ზოგჯერ მრავალკუთხედიანი ფორმისაა. ბირთვის უჯრედში ექსცენტრული მდებარეობა,

უკავია, მასში შეიმჩნევა ქრომატინის მსხვილი ბელტები. შეღებილ პრეპარატებში მკვეთრად მელანდება ციტოპლაზმის ბაზოფილია. სინათლის მიკროსკოპის ამ მონაცემებს შეესაბამება ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევის შედეგებში, სახელდობრ, პლაზმური უჯრედების ციტოპლაზმაში კარგად განვითარებული, გრანულარული, ენდოპლაზმური რეტიკულუმის არსებობა, რაც მოწმობს იმას, რომ უჯრედში ცილის აქტიური სინთეზი მიმდინარეობს. დადგენილია, რომ პლაზმური უჯრედები გამოყოფენ ცილას უ—გლობულინს; ამ ცილის გაძლიერებული წარმოქმნა პლაზმური უჯრედების მიერ, წარმოადგენს ორგანიზმის დაცვით რეაქციას მასში მოხვედრილი უცხო ცილის საპასუხოდ.

(აღწერილი უჯრედების გარდა, ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილში გვხვდება ლეიკოციტები, რომლებიც გამოსახლბულნი არიან სისხლიდან სისხლძარღვების კედლების გავლით. აქ ყველაზე წშირად ლიმფოციტები და ნეიტროფილები გვხვდება. ეს უჯრედები განსაკუთრებით ბევრია ანთებად კერებში.)

შემაერთებელი ქსოვილის ყველა სახეობა და მათ შორის ფაშარიც მეზენქიმიდან ვითარდება. სისხლწარმოქმნის დაწყებისას, მეზენქიმის ნაწილიდან ყალიბდება სისხლის კუნძულები — ეს არის სისხლძარღვების სისტემის ჩანასახი: აქ მეზენქიმური უჯრედები კარგავს თავის მორჩებს, მრგვალდება და სისხლის უჯრედებად ვითარდება. მეზენქიმის იმ ნაწილიდან, რომელიც ჯერ კიდევ ინარჩუნებს ბადისებრ აგებულებას, ვითარდება სხვადასხვაგვარი უჯრედული ელემენტებითა და ბოჭკოვანი სტრუქტურებით მდიდარი შემაერთებელი ქსოვილი.

ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის განვითარების ადგილებში აღინიშნება ბირთვის მიტოზური გაყოფა და მეზენქიმური უბნების გადიდება. უჯრედებს შორის გროვდება ქსოვილური სითხე. იმ უჯრედებთან, ერთად, რომელთა მორჩები კონტაქტში რჩება, ქსოვილურ სითხეში ჩნდება თავისუფალი, მოძრავი უჯრედები, რომლებიც დიფერენცირდება ჰისტოციტებად. მეზენქიმა განაგრძობს რაზრდას, უფრო ფაშარი ხდება. მის შუალედურ ნივთიერებაში ჩნდება წვრილი ბოჭკოები, რომლებიც არ იღებება და გამოვლინდება მხოლოდ აზოტბუნჯავა ვერცხლის მარილებით დამუშავების შემდეგ. ეს პრეკოლაგენური ბოჭკოები ერთდება უფრო მსხვილ კონებად და გარდაიქმნება ტიპურ კოლაგენურ ბოჭკოებად, რომლებიც მოვერცხლის დროს აღარ შავდება.

კოლაგენური ბოჭკოების კონათა შორის ჩნდება ელასტიკური ბოჭკოები და მეზენქიმის შუალედური ნივთიერება თანდათანობით გადაიქცევა შემაერთებელი ქსოვილის შუალედურ ნივთიერებად.

შუალედური ნივთიერების დიფერენცირებასთან ერთად მეზენქიმური უჯრედები, ჯერ კიდევ ერთმანეთთან მორჩებით დაკავშირებულნი, სცილდება ერთმანეთს, მათი მორჩები გრძელდება და ფიბრობლასტებად გადაიქცევა.

შემაერთებელი ქსოვილის შუალედური ნივთიერების წარმოქმნაში აქტიური როლი ეკუთვნის ფიბრობლასტებს: მათ განუწყვეტლივ გამოეყოფა ექტოპლაზმა, რომელიც ამორფული ნივთიერების ფირფიტებად იქცევა. უკანასკნელში ჩნდება ფიბრილური სტრუქტურები, რომლებიც შემდეგ დიფერენცირდებიან კოლაგენურ და ელასტიკურ ბოჭკოებად. ექვს გარეშეა, რომ ფიბრობლასტის კონტურების ბუნდოვანება გამოწვეულია იმით, რომ მისი ექტოპლაზმური ნაწილი თანდათანობით, მკვეთრი საზღვრების გარეშე, გადადის ამორფული ნივთიერების ფირფიტებში.



სურ. 100. რეტაკულური შემაერთებელი ქსოვილი კატის ჯორჯლის ლიმფური კვანძიდან:
1 — რეტაკულური ბოჭკოები; 2 — ბირთვის შემცველი ციტოპლაზმური უბნები.

შუალედური ნივთიერების წარმოქმნა ხდება არა მარტო ფიბრობლასტების მონაწილეობით, არამედ მისი არაუჯრედოვანი ნივთიერების დიფერენცირების შედეგადაც.

რეტაკულური ქსოვილი. რეტაკულურ ქსოვილს, ისევე, როგორც მეზენქიმას, აქვს ბადისებრი აგებულება და სანამ ელექტრონული მიკროსკოპით გამოიკვლევდნენ, მას სინციტიუმს აკუთვნებდნენ. რეტაკულური ქსოვილის ციტოპლაზმურ უბნებში იმყოფება ბირთვე-

ბი, ხოლო სივრცეებს ამ ქსოვილში ავსებს ქსოვილური სითხე. ციტობლაზმა გამსჭვალულია რეტკულური ბოჭკოებით, რომელნიც ქმნიან ქსოვილის საყრდენ ჩონჩხს. ბირთვი მომრგვალო-ოვალურია და ბირთვის საღებავებით სუსტად იღებება (სურ. 100). ბირთვის შემცველ ციტობლაზმის უბნებს გარკვეულ პირობებში შეუძლიათ გამოცალკევდნენ და გადაიქცნენ თავისუფალ რეტკულურ უჯრედებად.

რეტკულური ქსოვილი შედის ღვიძლის, ლორწოვანი გარსების სტრუქტურებში. ყველაზე მეტი რაოდენობით იგი არის სისხლწარმოქმნელ ორგანოებში: ძვლის წითელ ტვინში, ღიმფურ კვანძებში, ელენთაში. აქ, იგი ის ელემენტია, რომლიდანაც ვითარდება სისხლის უჯრედები. უკანასკნელთა წარმოშობა იწყება ბირთვიანი ციტობლაზმური უბნების გამოყოფით და ჰემოციტობლასტების წარმოქმნით. ექვნი კი, პირობების შესაბამისად დიფერენცირდებიან ან ერითროციტებად, ან გრანულოციტებად.

რეტკულური ქსოვილიდან უჯრედების წარმოქმნა შეიძლება მოხდეს ანთებითი რეაქციების დროს, როდესაც გამოყოფილი რეტკულური უბნები გარდაიქმნება მაკროფაგებად, რომლებიც თავის მხრივ, არ გამოირჩევიან ჰისტოციტებიდან განვითარებული მაკროფაგებისაგან. ჭრილობის შეხორცებისა და ნაწიბუროვანი ქსოვილის განვითარების დროს, გამოცალკევებული უჯრედები გარდაიქმნება ფიბრობლასტებად. რეტკულური ქსოვილის უნარი, წარმოქმნას უჯრედები, რომელთაც გარემო პირობების მიხედვით შეუძლიათ გადაიქცნენ შემაერთებული ქსოვილის სხვადასხვა უჯრედად, იმისი მანკენე-შეილია, რომ იგი სუსტად დიფერენცირებული ქსოვილია.

რეტკულური ქსოვილის ყველა ამ თვისებას უნდა დავამატოთ კიდევ ერთი, სახელდობრ, ციტობლაზმაში მყარი ნაწილაკების, მაგალითად, ტუჩის, ვერცხლის, საღებავების ნაწილაკების დაჯროვების უნარი და ჰისტოციტების მსგავსად, ისეთ უჯრედებად გარდაქმნა, რომლებიც ორგანიზმის შიდა გარემოში არსებულ მავნე ნივთიერებებს ჩთქავენ. ასეთივე თვისება აქვს თირკმლების, თირკმელზედა ჯირკვლისა და ბევრ სხვა ჯირკვლების კაპილარების ენდოთელს. შემაერთებული ქსოვილის ყველა ელემენტს, რომელსაც საერთო დაცვითი მნიშვნელობა აქვს, აერთიანებენ ერთიან აპარატად და მას რეტკულოენდოთელურ სისტემას უწოდებენ. იგი ორგანიზმში მძლავრ დაცვით ფუნქციას ასრულებს.

როგორც ზემოთ აღინიშნა, შემაერთებული ქსოვილისა და სისხლის ფაგოციტური ფუნქცია აღმოაჩინა ი. ი. მეჩნიკოვმა. ეს აღლევს უფლებას ზოგიერთ მეცნიერს გამოიყენოს ი. ი. მეჩნიკოვისავე,

ტერმინოლოგია. რომელმაც ორგანიზმის დამცველი უჯრედები მაკროფაგულ სისტემაში გააერთიანა.

სისხლი და ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი როგორც ერთიანი სისტემა. სისხლი და ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი, რომ ერთიანი სისტემაა. ეს განსაკუთრებით ნათლად ჩანს ანთებითი პროცესების დროს.

შემაერთებელ ქსოვილში უცხო სხეულის მოხვედრა ან მისი დაზიანება ყოველთვის იწვევს ნეკროზული კერის — მკვდარი უბნის წარმოქმნას, წარმოიქმნება ანთებითი პროცესი, რასაც მოსდევს დაზიანებული ადგილის შეშუპება, რომელიც გამოწვეულია ქსოვილური სიბინის დაგროვებით. შემდეგ აქ გამოსახლდებიან სისხლისა და შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედები. დაზიანებაზე ან და უცხო სხეულის შეჭრაზე პირველად ნეიტროფილები რეაგირებენ. ისინი მეტად მოძრავი ხდებიან. აქტიურად გადაიან სისხლძარღვების კედელში და ამებოლდური მოძრაობით მიემართებიან დაზიანების ადგილისაკენ. აქ ნეიტროფილების მნიშვნელოვანი ნაწილი მალე იღუპება და დეგენერაციას განიცდის. თუ უცხო სხეული ასეპტიკის გარეშეა შეჭრილი და მასთან ერთად ბაქტერიები მოხვდნენ, ნეიტროფილები მიიტაცებენ მათ ფსევდოპოლიებით და ციტოპლაზმაში ჩაითრევენ. ამგვარად ხდება ანთებითი კერის გაუსნებოვნება.

ნეიტროფილების შემდეგ სისხლიდან გამოსახლდებიან ლიმფოციტები და მონოციტები. ლიმფოციტები დიდ ცვლილებებს განიცდის: ისინი მსხვილდებიან; მათი ბირთვი ნათელი ხდება და ლიმფოციტები გადაიქცევა ისეთ უჯრედებად. რომლებიც არაფრით არ განსხვავდება მონოციტებისაგან. ყველა მონოციტი, როგორც სისხლიდან გამოსახლდული, ისე ლიმფოციტებიდან წარმოქმნილი, მოძრავი ხდება და გადაიქცევა მაკროფაგებად. ასეთსავე გარდაქმნას განიცდის აგრეთვე შემაერთებელი ქსოვილის ზოგიერთი უჯრედი, მაგალითად, ჰისტოციტები, რომლებიც მანამდე მოსვენებულ მდგომარეობაში იყვნენ, და რეტეკულური ქსოვილის უჯრედები. ამის შედეგად ანთებით კერაში თავს იყრის სხვადასხვა წარმოშობის მაკროფაგების დიდი რაოდენობა. ისინი დაერევიან დაღუპულ ლეიკოციტებსა და მკვდარი უჯრედების ნარჩენებს. ამგვარად, იმ დროს, როდესაც ნეიტროფილები ანთებით კერას აშორებენ ბაქტერიებს, მაკროფაგები წმენდენ მას დაწვლილი ქსოვილის ელემენტებისაგან. ვიდრე ჭრილობა არ გაიწმინდება, რეგენერაციული პროცესები, რომლებიც ჭრილობას ახორციელებს, არ იწყება.

თუ ორგანიზმს არ ძალუძს უცხო სხეულის მოსპობა (მაგალითად, ტყვიის მოხვედრისას), მაშინ რეგენერაციული პროცესების შედეგად უცხო სხეულის ირგვლივ ვითარდება მკვრივი შემაერთებელქსოვილო-

ვანი კაპსულა, რომელიც ამ სხეულის სრულ იზოლაციას უკეთებს. გარემომცველი ქსოვილებისაგან.

კრილობის დროს ვითარდება ნაწიბუროვანი ქსოვილი, რომელიც ავსებს ღეფექტს.

2



3

1

სურ. 101. მკვრივი შემაერთებული ქსოვილი:

- 1 — კოლაგენური კონების გასწვრივი და 2 — განივი ქილი;
3 — ფაზარი შემაერთებული ქსოვილის ჩანაფენები სისხლძარღვებით.

როგორც ერთ, ისე მეორე შემთხვევაში რეგენერაციულ პროცესში მონაწილეობენ ფიბრობლასტები, რომელნიც მუდამ არსებობენ შემაერთებულ ქსოვილში და ანთებითი პროცესების დროს წარმოაქმნებიან რეტიკულური და სხვა ნაკლებად დიფერენცირებული ელემენტებიდან. ნაწიბუროვანი ქსოვილის შუალედური ნივთიერების წარმოქმნა ხდება ისევე, როგორც შემაერთებული ქსოვილის განვითარებისას.

უხერხემლოებში ანთებითი პროცესის შესწავლის დროს დადგინდა, რომ ორგანიზმში უცხო სხეულის მოხვედრისას დაცვითი რეაქცია

ალინიშნება არა მარტო შემაერთებელი ქსოვილის მხრიდან, არაჲე ეპითელური საფარველის მხრიდანაც. ეს რეაქცია იწყება ფიბროზული კაქსულის წარმოქმნის შემდეგ. კაქსულის ახლომდებარე ეპითელურ უბანში, უჯრედები მრავლდება და წარმოიშობა ეპითელური სოლი, რომელიც იზრდება უცხო სხეულის მიმართულებით და ირგვლივ შემოეხვევა მას. მწერებში ჩაზრდილი ეპითელის უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე წარმოიქმნება ქიტინის გარსი. უკანასკნელი დაკავშირებულია ჯავშანთან და კანის ცვლის დროს მასთან ერთად ეცლება სხეულს: მასვე მიჰყვება უცხო სხეულიც.

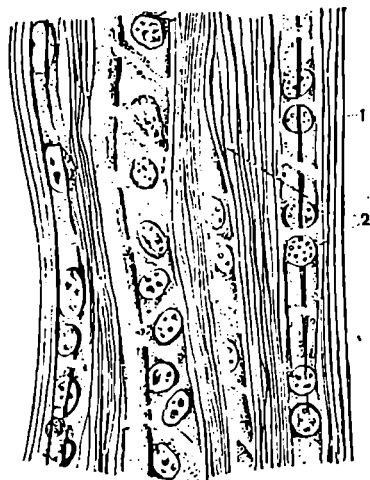
აღწერილი რეაქცია უდავოდ მიგვითითებს ეპითელის აქტიურ როლზე ორგანიზმის უცხო ელემენტებისაგან განთავისუფლების პროცესში.

გაფორმებული ანუ მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილი. მკვრივ ანუ გაფორმებულ შემაერთებელ ქსოვილს მექანიკური დანიშნულება აქვს. მისი ძირითადი ელემენტებია ბოჭკოები, უჯრედების რაოდენობა კი ძალიან უმნიშვნელოა. ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილისაგან იგი იმით განსხვავდება, რომ მასში ბოჭკოები სწორადაა განლაგებული. მკვრივი შემაერთებელი ქსოვილი ქმნის კანის საფუძველს. მყესებს და იოგების უმეტეს ნაწილს.

კ ა ნ ი ს ა ფ უ ძ ვ ე ლ ი შედგება უმთავრესად კოლაგენური ბოჭკოებისაგან, რომელნიც წესიერადაა გადახლართული და ხშირ ბადეს ქმნის (სურ. 101). ცხოველის კანის სწორედ ეს ნაწილია გამოყენებული ტყავის წარმოებაში. ბადის მარყუჟებში განლაგებულია უჯრედები: უმთავრესად

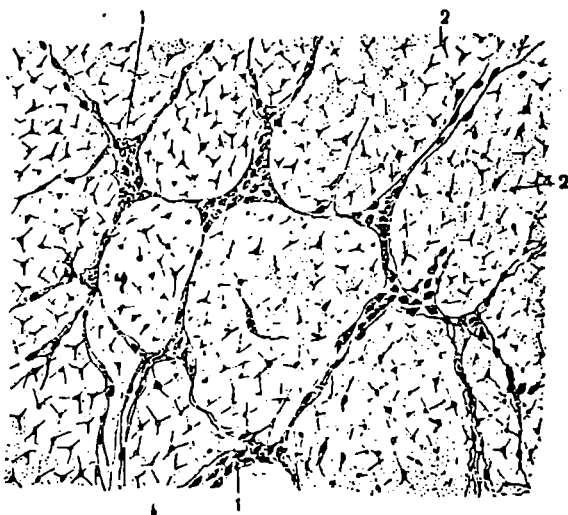
ფიბროციტები და უფრო იშვიათად — ჰისტოციტები.

მყესების დანიშნულებაა ძვლებთან მიამაგროს კუნთები. ისინი ძირითადად შემდგარია კოლაგენური ბოჭკოებისაგან, მათ შორის ძალიან მცირე რაოდენობით გაივლიან ელასტიკური ბოჭკოები. კოლაგენური ბოჭკოები სწორ პარალელურ კონებადაა განლაგებული, ყოველთვის მყესის გაკმების მიმართულებით (სურ. 102). ბოჭკოებს კონებს შორის იმყოფება უჯრედები, კერძოდ ფიბროციტები, რომ-



სურ. 102. ვირთავას კულიდან აღებული მყესის სიგარძივი კრილი: 1 — კოლაგენური კონები; 2 — ფიბროციტთა ბირთვები.

ლებიც გარემოცულია ამორფული ნივთიერებით და წესიერ მწკრივებს ქმნის. კოლაგენური ბოჭკოების კონებს, რომლებიც ერთმანეთისაგან ფიბროციტების მწკრივებითაა განცალკევებული. პირველი რიგის კონები ეწოდება. მათი ჯგუფები, რომლებიც გარშემორტყმულია ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით, ქმნის მეორე რიგის კონებს. მეორე რიგის კონები გაერთიანებულია მესამე რიგის კონებად და ა. შ. (სურ. 103). მთელი მყესი გარედან დაფარულია ხაერთო შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით. ასეთი წესიერი კონებრივი აგებულება და მახასიათებელია მყესისათვის და მას დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც რგი განაპირობებს მყესის სიმტკიცეს გაწყვეტის მიმართ.



სურ. 103. ვირთაგვას კუდიდან აღებული მყესის განივი ჭრილი:

- 1 — შემაერთებელქსოვილოვანი ჩანაფენები მეორე რიგის კონებს შორის;
- 2 — მყესოვანი უჯრედები, რომელნიც აცალკევებენ ერთმანეთისაგან პირველი რიგის კონებს.

ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის ჩანაფენებში, რომლებიც გამოკვეთენ ბოჭკოთა კონებს, იმყოფება მყესის მკვებავი სისხლძარღვები, ნერვები და მცირედ დიფერენცირებული ელემენტები, რომელთა ხარჯზეც მყესს შეუძლია დაზიანების შემთხვევაში აღვილად აღდგეს.

ელასტიკური იოგები ძირითადად შედგება ელასტიკური ბოჭკოებისაგან, რომელთაც, ისევე როგორც მყესებს, წესიერი პარალელური განლაგება აქვთ. განსხვავება ისაა, რომ აქ კონებრივი აგებულება არ აღინიშნება (სურ. 104). ბოჭკოებს შორის არსებული ფა-



სურ. 104. ელასტიკური იოგის სიგრძივი კრილი:

1 — ელასტიკური ბოჭკო; 2 — ფიბროციტთა ბირთვები შემაერთებულქსოვილოვან ჩანაფენებში.

შარი შემაერთებულქსოვილოვანი ჩანაფენები მჭიდროდ აკავშირებს მათ ერთიან ქსოვილად. ელასტიკური ბოჭკოები ძალიან დრეკადია. ორგანიზმში ისინი ისეთ ორგანოებში იმყოფებიან, რომლებიც პერიოდულად ფართოვდება და სადაც, იოგების სიმტკიცის გარდა, მნიშვნელოვანი დრეკადობაცაა საჭირო.

ელასტიკური ბოჭკოები ყვითელი ფერისაა, რის გამოც იოგებს, რომელთა შემადგენლობაშიც ისინი შედიან, ხშირად ყვითელი იოგებს უწოდებენ.

§ 24. ხრტილოვანი ქსოვილი

მნიშვნელობა. ხრტილოვანი ქსოვილი ჩონჩხის ქსოვილებს ეკუთვნის და ორგანიზმში მექანიკურ ფუნქციას ასრულებს. შუალედური ნივთიერების სიმკვრივის გამო, ხრტილოვანი ქსოვილი ძალიან მტკიცეა. ამასთან, მას ელასტიკურობაც ახასიათებს, რის გამოც ძვლები, რომელთა ბოლოები ხრტილითაა დაფარული, ერთმანეთს უფრო მჭიდროდ ეხება.

ხრტილი განსაკუთრებით ფართოდაა გავრცელებული უმდაბლეს, ზერხემლიანებსა და უმაღლესთა ჩანასახებში. უმაღლეს ხერხემლიანთა ჩანასახებში იგი ქმნის ხრტილოვან ჩონჩხს, რომელიც მხოლოდ შემდეგში იცვლება ძვლოვანი ჩონჩხით. ადამიანის მოზრდილ ორგანიზმში ხრტილი ფარავს ძვლების სასახსრე ზედაპირებს, მისგანაა აგებული ნეკნების სამკერდე ბოლოები და ტრაქეის, ხორხის, ბრონქების, ყურის ნიჟარის ჩონჩხი.

ხრტილოვანი ქსოვილის მკვრივ შუალედურ ნივთიერებაში ვერ შეაღწევს ვერც შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედოვანი ელემენტები და ვერც სისხლძარღვები და ნერვები, რის გამოც ხრტილის კვება

ხდება დიფუზურად ხრტილსაზრდელას, ანუ პერიქონდრიუმის (*peri* — ირგვლივ, *chondros* — ხრტილი) საშუალებით. შუალედური ნივთიერებების სტრუქტურის მიხედვით ასხვავებენ ხრტილის სამ სახეს: ჰიალინურს, ელასტიკურს და ბოკოკოვანს.

ჰიალინური ხრტილი. ჰიალინური ხრტილი ყველაზე მეტადაა გავრცელებული და წარმოადგენს ხრტილოვანი ქსოვილის ძირითად სახეს (სურ. 105). იგი მაგარია, ღრეკადი და ნახევრად გამჭვირვალე. ძუძუმწოვართა სრულსაკოვან ორგანიზმში იგი ქმნის ძვლების სასახსრე ზედაპირებს, ნეკნების ბოლოებს, ტრაქეის, ბრონქების ჩონჩხს და სხვ.

ხრტილოვანი უჯრედები განლაგებულია შუალედური ნივთიერების განსაკუთრებულ ღრუებში. უმეტეს შემთხვევაში ისინი ქმნიან ჯგუფებს, რომლებიც 3—5 უჯრედს შეიცავს. ამ ჯგუფებს იზოგენური ჯგუფები ეწოდება, რადგანაც წარმოიქმნებიან განვითარების დროს ერთი უჯრედის გაყოფის შედეგად (სურ. 106).

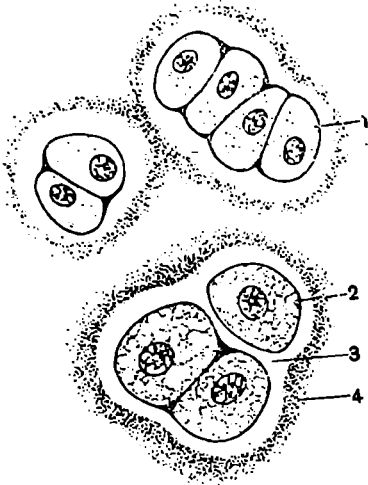
ხრტილოვანი უჯრედების ფორმა საკმაოდ მრავალგვარია: ხან მრგვალი, ხან ოდნავ წაგრძელებული — ოვალური, ზოგჯერ კუთხოვანი ან დისკოსებრი. უჯრედების ფორმა დამოკიდებულია შუალედური ნივთიერების მდგომარეობაზე: ახალგაზრდა ხრტილში იგი ნაკლებად მკვრივია და უჯრედების ფორმაც მომრგვალოა, დაბერების დროს შუალედური ნივთიერება მკვრივდება, უჯრედები შეიკუმშებიან და მათი ფორმა დისკოსებრი ან კუთხოვანი ხდება. ელექტრონულმკვროსკოპულმა კვლევამ გვიჩვენა, რომ ხრტილოვანი უჯრედების ზედაპირი გლუვი არ არის, მას აქვს დაკბილული კონტურები მიკრობიოების არსებობის გამო.



სურ. 105. ჰიალინური ხრტილი კატის ტრაქეიდან.

1 — პერიქონდრიუმი; 2 — ხრტილის ზედაპირული მიდამო. 3 — ხრტილის უფრო ღრმა მიდამოები.

ხრტილში უჯრედები უმეტესად ერთბირთვიანია, იშვიათად — ორბირთვიანი. ბირთვი მომრგვალოა, ქრომატინით ღარიბი. ჩვეულებრივი ორგანოიდებიდან იგი შეიცავს მიტოქონდრიებს, რომლებიც წვრილი ძაფების სახით მკვეთრად მოჩანს ცოცხალ უჯრედშიც. აღ;



მოჩენილია აგრეთვე გოლჯის აპარატი და ენდოპლაზმური რეტიკულუმის ელემენტები. თითოეულ უჯრედს გარს აკრავს კაფსულა, რომელიც ელექტრონული მიკროსკოპის მონაცემებით, შექმნილია წვრილი უჯრედის ირგვლივ კონცენტრულად განლაგებული ფიბრილებისაგან.

შუალედური ნივთიერება არაერთგვაროვანია: მასში აღინიშნება წვრილი ბოჭკოები და ამორფული ნივთიერება.

ხრტილოვანი ქსოვილის შუალედური ნივთიერება წარმოდგენილია მეტად წვრილი კოლაგენური ფიბრილებით, რომლებიც ქმნის სინათლის მიკროსკოპით უხილავ ბადეს. ხრტილოვანი ნივთიერების შუალედური ნივთიერების უმეტეს ნაწილს ამორფული ნივთიერება წარმოადგენს:

სურ. 106. ჰიალინური ხრტილის აგებულება; 1 — ხრტილოვანი უჯრედი; 2 — ხრტილოვანი უჯრედის კაფსულა; 3 — უჯრედის მომიჯნავე ძირითადი ნივთიერების ბაზოფილური ზონა; 4 — ძირითადი ნივთიერების ოქსიფილური ზონა.

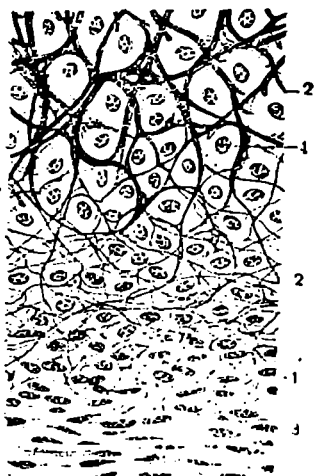
კოლაგენზე მშრალი წონის მხოლოდ 18%: მოდის (ვირთავას ეპიფიზურ ხრტილში).

ხრტილოვანი ქსოვილის თავისებურება, რომლითაც იგი სხვა, ბოჭკოებით მდიდარი ქსოვილებისაგან განსხვავდება, განისაზღვრება მისი ამორფული ნივთიერების ქიმიური თვისებებით. იგი შედგება პროტეინებისაგან და ნახშირწყლებისაგან, რომლებიც ქმნიან მტკიცე ნაერთს — ქონდრომუკოიდს. მის შემადგენლობაში აღმოაჩინეს ხრტილოვანი ქსოვილისათვის დამახასიათებელი ქონდროიტინგოგირდმუავას, რის გამოც ქონდრომუკოიდი იღებება ფუძე საღებავებით და მიმასადამე, იჩენს ბაზოფილიას, კოლაგენი კი ოქსიფილურია.

ხრტილოვანი ქსოვილის შუალედურ ნივთიერებაში ქონდრომუკოიდისა და კოლაგენის არათანაბარი განაწილება აპირობებს მის არა-

ერთგვაროვან შედეგებს. ასე, მაგალითად, ხრტილოვანი უჯრედების; ჭგუფებს უშუალოდ ეკვრის ბაზოფილური უბნები, მათ შორის ძირითადი ნივთიერების ბაზოფილია მნიშვნელოვნად ეცემა ისე, რომ ზანდაზან იგი ოქსიფილური ხდება. ამის მიზეზია, როგორც ჩანს, ამ პილამოზი ქონდრომუკოიდის რაოდენობის შემცირება. ძირითადი ნივთიერების ასეთი დიფერენცირება ასაკის მატებასთან ერთად ვლინდება და რაც უფრო ხანდაზმულია ხრტილი, მით მკვეთრად არის იგი გამოხატული. ქონდრომუკოიდისა და კოლაგენური ბოჭკოების არათანაბარი განაწილება აპირობებს ხრტილის მნიშვნელოვნად სიმეტაცივს.

ხრტილის ასაკობრივი ცვლილებები იმითაც გამოიხატება, რომ წლების მატებასთან ერთად მის შუალედურ ნივთიერებაში გროვდება კირის მარილები, როგორც იტყვიან ხდება გაკიროვნება. ძველი ხრტილი მყიფე და მტკრევალი ხდება. ჩვეულებრივ, გაკიროვნებას სასუნთქი და ხორხის ხრტილები განიცდის. ეს პროცესი იწყება სიბერეში შესული ხრტილის ღრმა შრეებიდან, რომლებიც კვების წყაროს — ხრტილსაზრდელას არიან დანორებულნი.



სურ. 107. ელასტიკური ხრტილი სპონჯოზის ელემენტარული ერთეულის შემადგენელი ნივთიერებები: 1 — ხრტილოვანი უჯრედები; 2 — ელასტიკური ბოჭკოები; 3 — ქონდრონები.

ელასტიკური ხრტილი. ელასტიკური ხრტილი ძირითადად ისევეა აგებული, როგორც ჰიალინური. მისი უჯრედები გარემოცულია კაპსულებით და იზოგენურ ჭგუფებს ქმნიან. განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ მის შუალედურ ნივთიერებაში, კოლაგენური ფიბრილების გარდა, რომლებიც როგორც ჩანს, ჰიალინური ხრტილის ფიბრილების მსგავსია, გადიან მსხვილი ელასტიკური ბოჭკოებიც (სურ.

107). ელასტიკური ხრტილი ადვილად იცნობა მისი ყვითელი ფერის გამო, რომელიც მისი ბოჭკოებისთვის არის დამახასიათებელი. ჰიალინური ხრტილისაგან განსხვავებით იგი ნაკლებ გამჭვირვალეა.

ელასტიკური ხრტილისაგან არის აგებული ყურის ნიჟარა, ხორხის ზოგიერთი ხრტილი, მაგალითად, ხორხსარქველი და სხვ.

ბოჭკოვანი ხრტილი. ბოჭკოვანი ხრტილი ჰიალინურისაგან, იმით განსხვავდება, რომ მისი შუალედური ნივთიერების კოლაგენუ-

რი ბოჭკოები ქმნის კონებს, რის გამოც მათ ნათლად გამოხატული ბოჭკოვანი აგებულება აქვთ (სურ. 108).

ბოჭკოვან ხრტილს უკავია შუამდებარე ადგილი ჰიალინურ ხრტილსა და ფორმიან შემაერთებელ ქსოვილს — მყესებს შორის. მკვეთრი საზღვრის გარეშე. იგი, ერთი მხრივ, გადადის ჰიალინურ ხრტილში და, მეორე მხრივ, ფორმიან შემაერთებელ ქსოვილში.

ბოჭკოვანი ხრტილი გვხვდება იმ ადგილებში, სადაც მყესები, ძვალთან არის მიმაგრებული, ბოჭკოვანი ხრტილისაგან არის აგებული მალთაშუა დისკოები.

ხრტილსაზრდელა. ხრტილსაზრდელა წარმოადგენს ხრტილოვანი ქსოვილის თხელ ზედაპირულ შრეს. ხრტილის სიცოცხლისათვის ხრტილსაზრდელას დიდი მნიშვნელობა აქვს, იგი უზრუნველყოფს მის ზრდას და კვებას. ხრტილსაზრდელას უჯრედებს შენარჩუნებული აქვს მიტოზური გაყოფის უნარი. მათი ლიფტოციტების ხარჯზე ხდება ხრტილის ზრდა და მისი აღდგენა დაზიანების დროს. ამრიგად, ხრტილის წარმოქმნა ხდება მის გარეთ მყოფ ელემენტების ხარჯზე.

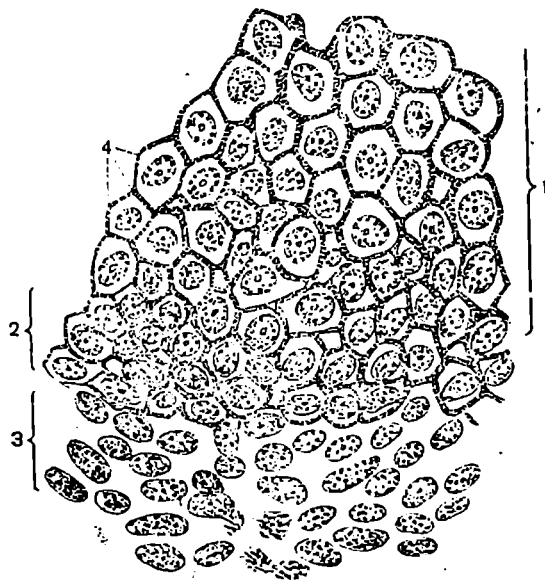


ხრტილის განვითარება. ჰიალინური ხრტილი, ისევე როგორც შემაერთებელი ქსოვილის ყველა სახე, მეზენქიმიდან ვითარდება. განვითარება იწყება მეზენქიმის ზოგიერთი უბნის შემჭიდროებით. შემჭიდროება შედეგია იმისა, რომ ამ უბნებში მეზენქიმიური უჯრედები გაძლიერებულად იყოფა და ერთმანეთს არ სცილდება. წარმოქმნილი შემჭიდროებული უბნები საკმაოდ მკაფიოდ არის გამოყოფილი გარემომცველი მეზენქიმისაგან და მათ სკელეტოგენურ უბნებს

სურ. 108. ბოჭკოვანი ხრტილი ხბოს მალთაშუა დისკოდან:
1 — ხრტილოვანი უჯრედი;
2 — ძირითადი ნივთიერება;
3 — კოლაგენური კონები.

უწოდებენ. უჯრედების შემჭიდროებასთან ერთად იცვლება მათი გარემომცველი ქსოვილოვანი სითხის ქიმიური თვისებები. მასში ჩნდება ნივთიერებანი, რომელნიც ახლოა ხრტილის შუალედურ ნივთიერებასთან (ქონდრომუკოიდთან), რომელშიც უფრო მოგვიანებით ვითარდება კოლაგენური ბოჭკოები. ამ მომენტიდან უკვე აღინიშნება ხრტილოვანი ქსოვილის ორი, ძირითადი ნაწილი; შუალედური ნივთიერება და უჯრედები. უჯრედები განაგრძობენ გამრავლებას, ზრდასა

და აწვებიან ბოკოებს, რომელნიც ძირითადი ნივთიერების შემკიდ-
 რებულ თხელ ჩანაფენებს ქმნიან (სურ. 109). ამასთან ძირითადი
 ნივთიერების ბაზოფილია ძლიერ მატულობს. განვითარების ამ სტა-
 დიაში, ემბრიონული ხრტილი ძლიერ განსხვავდება ტიპური ხრტილო-
 ვანი ქსოვილისაგან. ჯერ ერთი, უჯრედები მასში ცალ-ცალკეა გაფან-
 ტული და არ ქმნის ტიპურ იზოგენურ ჯგუფებს. მეორე მხრივ, უჯრე-
 დების რაოდენობა იმდენად დიდია, რომ მათი საერთო მოცულობა
 მნიშვნელოვნად აღემატება შუალედური ნივთიერების რაოდენობას.
 რომელიც ჩვეულებრივად დიფერენცირებულ ხრტილში კარბად
 არის განვითარებული.



სურ. 109. მეზენქიმიდან პიალინური ხრტილის
 განვითარება:

1— ხრტილის ძირითადი ნივთიერების წარმოქმნის დასაწყისი; 2— შემკიდრობული
 და 3— ფაზარი მეზენქიმი; 4— ძირითადი ნივთიერების ტიხრები.

ხრტილის ნერგის შემდგომი ზრდა და გადიდება გარემომცველი
 მეზენქიმიური ქსოვილის ხარჯზე ხდება. მეზენქიმის უჯრედები იყოფა.
 იზრდება რაოდენობრივად და ქმნის შემკიდრობებულ უბანს, რომელ-
 შიც თანდათანობით დიფერენცირდება შუალედური ნივთიერება
 (როგორც სკელეტოგენურ უბანში), ხოლო უჯრედები გადაიქცევიან
 ხრტილოვან უჯრედებად. მეზენქიმიური უჯრედის ხრტილოვან უჯრე-
 დად გარდაქმნის პროცესში ციტოპლაზმის მოცულობის ზრდის შე-
 დეგად უჯრედის გლუვი ზედაპირი დაკბილული ხდება. ციტოპლაზმა-

ში ვითარდება გრანულარული ენდოპლაზმური რეტიკულუმი და გოლჯის აპარატის ელემენტები, სუსტად განვითარებულ არადიფერენცირებულ უჯრედებში. ხრტილოვან ნერგზე ახალგაზრდა ქსოვილის სულ ახალ-ახალი შრეების წამატების გამო ხრტილი იზრდება და დიდდება. ასეთ ზრდას აპოზიციური ეწოდება.

აპოზიციურ ზრდასთან ერთად გრძელდება თვით ხრტილოვანი ნერგის ზრდა შიგნითაც, რაც აგრეთვე ხრტილის გაზრდას იწვევს.

დიფერენცირებასთან ერთად შუალედური ნივთიერება იზრდება და განზე სწევს უჯრედებს. ეს უკანასკნელი ამ დროისათვის კარგავენ მორჩებს, მაგრამ ჯერ კიდევ ინარჩუნებენ გამრავლების უნარს. ყოველი უჯრედი გაყოფის გზით რამდენიმე უჯრედს იძლევა, რომლებიც ქმნის იზოგენურ ჯგუფებს. სწორედ ამ ხრტილშიდა ნერგის ზრდის შედეგად იგი ტიპურ ხრტილად იქცევა, რომლისთვისაც დამახასიათებელია უჯრედების ჯგუფური განლაგება და შუალედური ნივთიერების მნიშვნელოვანი გაზრდა. ამ უკანასკნელის დიფერენცირების შედეგად, იზოგენური ჯგუფების ირგვლივ გამოიყოფა ბაზოფილური უბნები.

ხრტილის ზრდა ჩონჩხის იმ ნაწილში, სადაც იგი მთელი სიცოცხლის მანძილზე რჩება, გრძელდება ორგანიზმის ზრდასთან ერთად და ხრტილსაზრდელას ნაკლებად დიფერენცირებული უჯრედების, ხარჯზე ხდება.

ელასტიკური და ბოჭკოვანი ხრტილის განვითარება და ზრდა პიალინურის მსგავსად მიმდინარეობს, მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ ერთ-ერთ მათგანში წარმოიქმნება დამატებითი ელასტიკური ბოჭკოები, ხოლო მეორეში — კოლაგენური კონები.

§ 25. ძვლოვანი ქსოვილი

ქსოვილის აგებულება. ძვლოვანი ქსოვილი ორგანიზმის ერთ-ერთი ყველაზე მყარი ქსოვილია. სიმკვრივის მხრივ მას მხოლოდ კბილის მინანქარი აღემატება. ამ ქსოვილისაგან შედგება ხერხემლიანთა ჩონჩხი. ხრტილთან ერთად იგი განაპირობებს სხეულის ფორმას და მექანიკურ გამძლეობას. ძვლოვანი ქსოვილი თავის ქალაში, ხერხემლის არხში, გულმკერდის ყაფანისა და მენჯში დაცვით ფუნქციას ასრულებს.

ძვლოვანი ქსოვილში, რომელსაც მექანიკური მნიშვნელობა აქვს მთავარ როლს ასრულებს შუალედური ნივთიერება. იგი ძვალს მისი ფუნქციის შესაბამის სიმტკიცეს ანიჭებს.

ძვლოვანი ქსოვილის შუალედურ ნივთიერებაში განლაგებულია

ძვლოვანი უჯრედები — ოსტეოციტები (იხ — ძვალი). მათ თავისებური ვარსკვლავისებრი ფორმა აქვთ, ისინი ჩვეულებრივ ოდნავ წაგრძელებული და გაბრტყელებულია (სურ. 110). ოსტეოციტების ბირთვი მომრგვალოა ან ოვალური, ზოგჯერ იგი უჯრედში ექსცენტრულად მდებარეობს. ახალგაზრდა ორგანიზმის ციტოპლაზმაში.

ნახულობენ მათი სუბმიკროსკოპული სტრუქტურისათვის დამახასიათებელ მიტოქონდრიებს და ენდოპლაზმური ბადის ელემენტებს. ამ უკანასკნელთა არსებობა იმას მოწმობს, რომ ოსტეოციტები შეიძლება ჯერ კიდევ აქტიური უჯრედები იყოს. იმ უბნებში, სადაც ძვლის შუალედური ნივთიერება სრულად არ არის განვითარებული, ოსტეოციტები ალბათ კიდევ განაგრძობენ ცილის სინთეზს; რომელიც ემატება უკვე არსებულ კოლაგენურ ფიბრილებს, როგორც მაგალითად, ძვლის კორძის წარმოშობის დროს. ძლიერ ინერგალიზებულ ქსოვილში და



სურ. 110. ძვლოვანი უჯრედები (ხედი ზემოდან):
1 — ბირთვი; 2 — ციტოპლაზმა;
3 — მორჩები.

აგრეთვე იქ, სადაც უჯრედები დაშორებულია კვების წყაროს, მათში ენდოპლაზმური რეტიკულუმის სუსტი განვითარება და ზოგჯერ მისი ატროფიაც მიუთითებს უჯრედის სეკრეტორული აქტიობის დაქვეითებაზე.

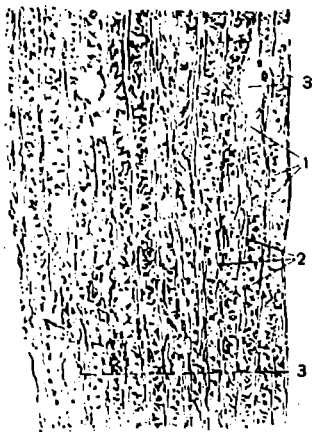
ჩამოყალიბებულ ქსოვილში ოსტეოციტები მალალსპეციალიზირებული უჯრედებია, რომლებსაც დაკარგული აქვთ გაყრფის უნარი.

ძირითადი ნივთიერების დიდი სიმკვრივის გამო თვითეული უჯრედი მოთავსებულია განსაკუთრებულ ღრუში, რომელიც ზუსტად შეესაბამება მის ფორმას. ღრუებიდან გამოდის არხები; რომლებიც მათ საერთო სისტემაში აერთიანებს. ოსტეოციტების მორჩები შედის ამ არხებში და ზოგიერთ ცხოველში, მაგალითად, თევზებში, ერთმანეთს ეხება.

შუალედური ნივთიერების უბნები, რომლებიც ძვლოვან ღრუებსა და მათ არხებს უზუალოდ ეკვრის, კოლაგენურ ბოჭკოებს არ შეიცავს და პრეპარატებზე უფრო ინტენსიურად იღებება, ვიდრე დანარჩენი შუალედური ნივთიერება, იქმნება შთაბეჭდილება ღრუებისა

და არხების ირგვლივ გარსების არსებობის შესახებ. ამ უბნებმა რუ-
ყენე იმანის გარსების სახელწოდება მიიღეს.

ძვლოვანი ქსოვილის შუალედური ნივთიერება არაერთგვაროვანია
და შედგება ძირითადი ამორფული ნივთიერებისა და
აოლაგენური ბოქვებისაგან. მათი განლაგების ხასია-
თის მიხედვით არჩევენ ტლანქბოქვოვან, ძვლოვან ქსოვილს და ფირ-
ფიტოვან ძვლოვან ქსოვილს.



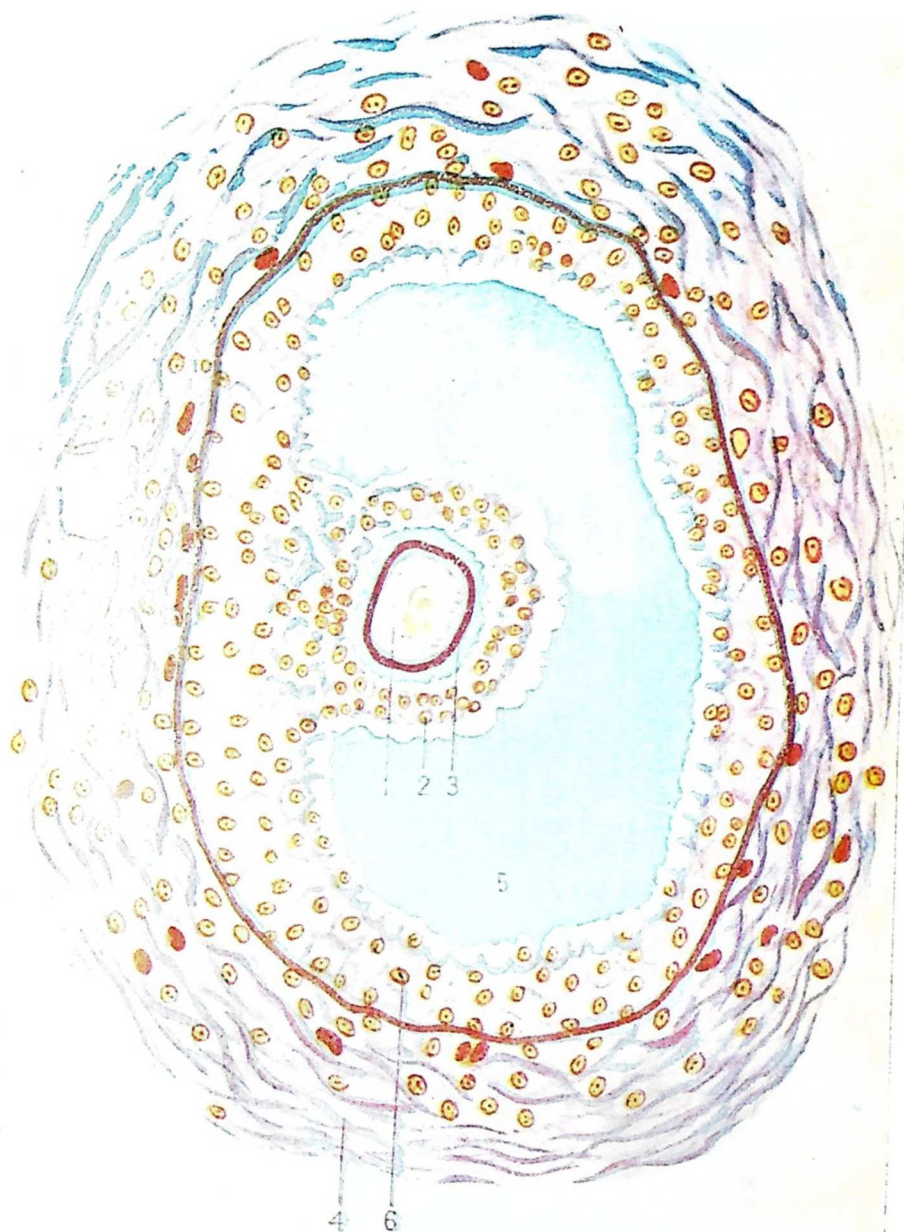
სურ. 111. ადამიანის ფირფიტო-
ვანი ძვლის სიგრძივი კრილი:

- 1 — ფირფიტები განივად გა-
დაკვეთილი ფიბრილებით;
2 — სიგრძივად გადაკვეთილი
ფიბრილები; 3 — ძვლოვანი
ღრუები.

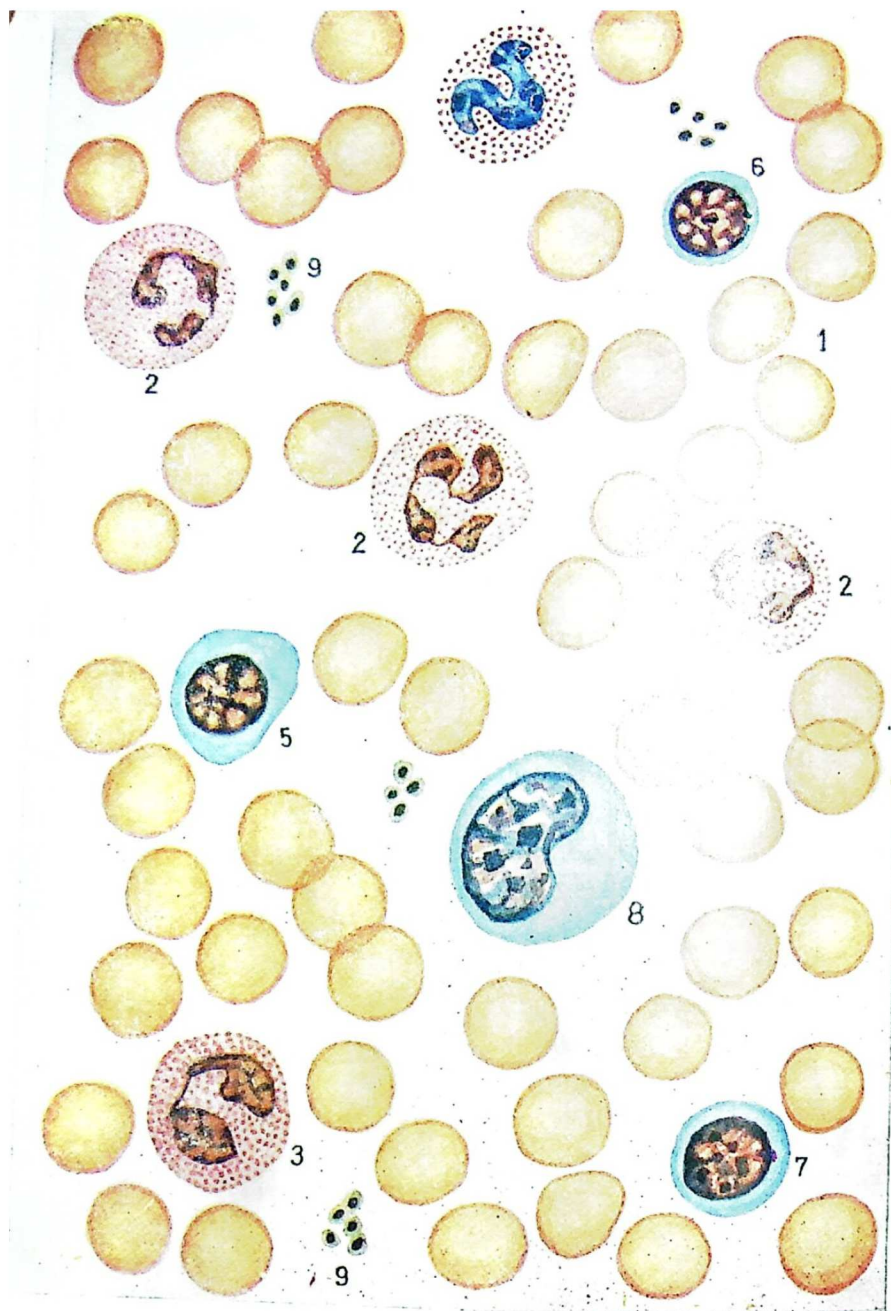
ტლანქბოქვოვანი ძვლო-
ვანი ქსოვილი ხასიათდება, იმით,
რომ ცალკეული ფიბრილები ან მათი
სხვადასხვა სისქის კონები, განლაგებუ-
ლია შუამდებარე ნივთიერებაში სრუ-
ლიად უწესრიგოდ და ერთმანეთს
კეეტს სხვადასხვა მიმართულებით. მათ
შორის უწესრიგოდ გაბნეულია ოსტე-
ოციტები. ასეთი ძვლოვანი ქსოვილი-
საგან აგებულია უმდაბლეს ზერხემ-
ლიანთა ჩონჩხი და უმაღლეს ზერხემ-
ლიანთა ჩანასახების ჩონჩხი. ამ უკა-
ნასკნელთა განვითარების პროცესში
ტლანქბოქვოვანი ძვლოვანი ქსოვილი
თანდათან ფირფიტოვანით იცვლება.

ფირფიტოვან ძვლოვან
ქსოვილს უფრო ნატიფი და რთუ-
ლი აგებულება აქვს. მისი საფუძველია
ძვლის ფირფიტები, რომლებიც კოლა-
გენური ფიბრილების მკვერივი კონები-
საგან შედგება. ეს კონები დაახლოებით

თანაბარი სისქისაა და ყოველთვის გარკვეული მიმართულება აქვთ,
რის გამოც სიგრძივ განაკვეთზე ფირფიტას სიგრძივი დახაზულობა ემ-
ჩნევა, ხოლო მის განაკვეთზე წერტილოვანი სტრუქტურა (სურ. 111).
ბოქვოების კონებს შორის მოთავსებულია ძლიერ გაბრტყელებული
და წაგრძელებული ოსტეოციტები. ძვლის ფირფიტოვანი ქსოვილის
დამახასიათებელი თავისებურება ის არის, რომ ორ მეზობელ ფირფი-
ტაში ფიბრილებს სხვადასხვა მიმართულება აქვთ და თუ მთლად პერ-
პენდიკულარულად არა, გარკვეული კუთხით მიანიც მდებარეობენ ურ-
თიერთის მიმართ. ფიბრილების ნაწილი ერთი ფირფიტიდან მეორეში
გადადის, რითაც განპირობებულია მათი მჭიდრო შეერთება. ასეთი
რთული სტრუქტურა უზრუნველყოფს ძვლის დიდ გამძლეობას.



ტაბულა I. გრაფის ბუშტუკი კატის საკვერცხიდან: 1—კვერცხი; 2—კვერცხის შემ-
 ცველი ბორცვი; 3—თეკა; 4—პრიალა გარსი; 5—ბუშტუკის ღრუ; 6—ფოლიკულარ-
 ლი ეპითელი.



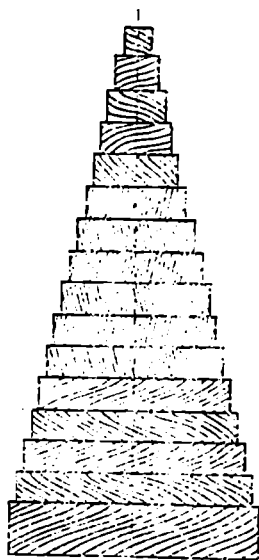
ტ ა ბ უ ლ ა II. ადამიანის სისხლის ნაცხი: 1—ერითროციტები; 2—ნეიტროფილები (სპეციალური ლეიკოციტები); 3—ეოზინოფილი; 4—ბაზოფილი; 5—დიდი ლიმფოციტი; 6—მცირე ლიმფოციტი; 7—საშუალო ლიმფოციტი; 8—მონოციტი; 9—სისხლის ფირფიტები.

ძვლის ფირფიტოვანი ქსოვილი მაგარ ქსოვილთა უმაღლესი ფორმაა, რომელიც ფილოგენეზში ერთბაშად არ გაჩენილა, ყოველ შემთხვევაში იგი უფრო გვიან გაჩნდა, ვიდრე ძვლის ტლაქ-ბოკოვანი ქსოვილი. ძვლის ფირფიტოვანი ქსოვილის ისტორიული წარმონაქობა დაკავშირებულია ქსოვილის მექანიკური სტრუქტურების სრულყოფასთან.

შუალედური ნივთიერების გაკიროვნების პროცესი ძვლოვანი ქსოვილისთვის სპეციფიკური არ არის, რადგან მას ადგილი აქვს აგრეთვე ხანდაზმულ ხრტილში, ნეყსებში და ნაწიბუროვან ქსოვილშიც.

ქინიური ანალიზით ირკვევა, რომ შუალედური ნივთიერება შედგება ორგანული და არაორგანული ნაერთებისაგან. ამ უკანასკნელის რაოდენობა ბევრად მეტია. ძვლოვანი ქსოვილის საერთო ანალიზით დადგენილია, რომ მის შედგენილობაში შედის: წყალი — 50%, ცხიმი — 15.7%, სხვა ორგანული ნივთიერებანი — 12.45%: მარილები — 21.85%.

არაორგანული ნივთიერებიდან. წყლის ჩათვლელად. უდიდესი პროცენტი მოდის ფოსფორისა და ნახშირმჟავა კალციუმის მარილებზე. რომლებიც რთულ ნაერთებს — ოქსიაპტიტების კრისტალებს იძლევიან. ელექტრონულ მიკროფოტოგრაფიებზე კრისტალები ნემსისებრ ნაწილა-



სურ. 112. ძვლოვან ფირფიტებში ფიბრილთა განლაგების სქემა: ჰავერსის სისტემის ცილინდრების წარმოქმნით.

კებს წარმოადგენენ, რომლის სიგრძე 1500Å , ხოლო სისქე $15-75\text{Å}$. კრისტალების ზომა ასაკთან ერთად იზრდება. სწორედ ესენი აპირობებენ ძვლოვანი ქსოვილის სიმაგრეს. კრისტალები მსჭვალავს მთელ შუალედურ ნივთიერებას და ილექება კოლაგენურ ფიბრილებზე. ვარაუდობენ, რომ მინერალურ ნივთიერებათა და კოლაგენური ფიბრილების განაწილება უცვლელია, გარდა უჯრედის ზედაპირთან მდებარე პატარა მიდამოებისა.

თუ ძვალს ფრთხილად გამოვწვევთ, ორგანული ნივთიერება დაიწვეება და დარჩება არაორგანული ნივთიერება, ძვალი ხდება მყიფე, მაგრამ თავის ფორმას ინარჩუნებს. ძვლის არაორგანული მჟავებით დამუშავებისას, კალციუმის მარილები გადადის ხსნად მდგომარეობაში და რჩება ორგანული ფუძე, რომელსაც ძვლის ფორმა და

სტრუქტურა აქვს. ეს იმიტომ ხდება, რომ მარილები, ელენთავენ რა ფიბრილურ სტრუქტურას, ორგანულ ნივთიერებებთან მდგრად ნაერთებს არ ქმნიან და ძელიდან მათი გამოცლა მისი სტრუქტურის დაურღვევლად ადვილია. ასეთი დეკალცინირებული ძვალი მოკლებულია სიმბაგრეს, ადვილად იღუნება და შეიძლება დანითაც კი გაიჭრას.

ასაკთან ერთად არაორგანული მარილების რაოდენობა მატულობს, რის გამოც მოხუცთა ძველები უფრო მყიფეა და ადვილად ტყდება.

ძვლის ქსოვილის შუალედური ნივთიერების მიკროსკოპული აგებულება განისაზღვრება მასში კოლაგენური ფიბრილების განლაგებით. შეუიარაღებელი თვალით დაკვირვებისას ადვილად შეიმჩნევა, რომ ძვლოვანი ნივთიერება ხან უფრო ფაშარია, ხან კი პირიქით, მკვრივი. ამის მიხედვით, არჩევენ ღრუბლისებრ და მკვრივ ნივთიერებას. ორივე ინარჩუნებს ფირფიტოვანი აგებულების ნიშნებს და მათ შორის სხვაობა მხოლოდ ფირფიტების განაწილებაში მდგომარეობს.

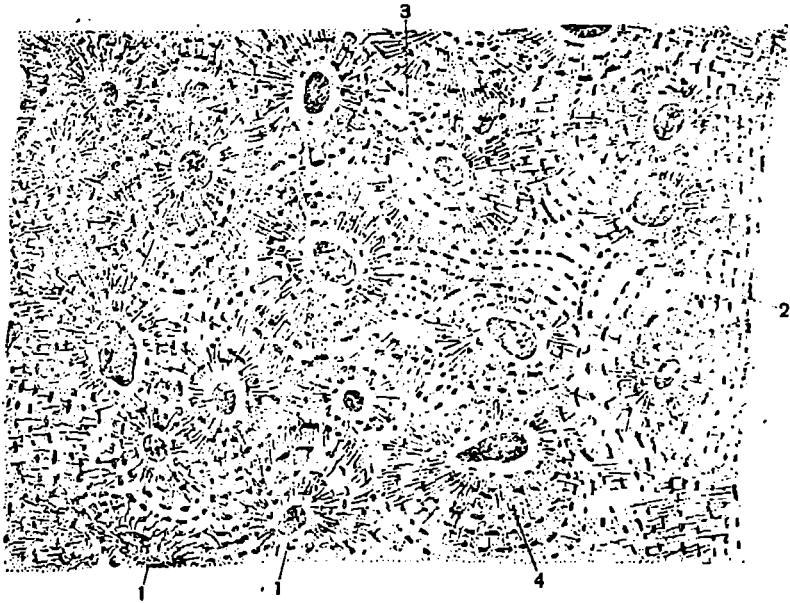
ღ რ უ ბ ლ ი ს ე ბ რ ი ნ ი ვ თ ი ე რ ე ბ ა უფრო მარტივად არის აგებული. მასში ფირფიტები ქმნის სხვადასხვა სისქის. ხარიხებს, რომლებიც ერთმანეთს სხვადასხვა მიმართულებით კვეთენ. ხარიხების განლაგება მექანიკური პირობებით განისაზღვრება: უფრო მსხვილი ხარიხები, რომლებიც შედგება ფირფიტების მეტი რაოდენობისაგან, განლაგებულია იმგვარად, რომ ზედდაწოლას ძირითადად მათი წიბოები განიცდიან. ძვლოვანი ნივთიერების ასეთი აგებულება განსაზღვრავს უდიდეს გამძლეობას და წონის სიმცირეს. სივრცე ხარიხებს შორის ამოვსებულია ძვლის წითელი ტვინით. ღრუბლისებრი ნივთიერებისაგან არის, მაგალითად, აგებული გრძელი ლულისებური ძვლების ეპიფიზები.

მ კ ვ რ ი ვ ი ნ ი ვ თ ი ე რ ე ბ ა, რომელიც იმყოფება ლულისებრი ძვლების დიაფიზებში, უფრო რთულად არის აგებული. აქ ფირფიტების განაწილება განისაზღვრება სისხლძარღვების მიმართულებით, რომლებიც დიდი რაოდენობით ქსელავს ძვალს ძირითადად მის გასწვრივ. სისხლძარღვები გადის ღრუებში, რომელთაც ჰ ა ვ ე რ ს ი ს ა რ ხ ე ბ ი ეწოდება. ამ არხების ირგვლივ ძვლოვანი ფირფიტები ლაგდება სწორ, სულ უფრო ფართო. წრებეად, და ქმნის ერთმანეთში ჩადგმული ცილინდრების მსგავს სტრუქტურას, (სურ. 112). კრძელი ძვლების განივ ნაქლიბზე ფირფიტების კონცენტრული განლაგება განსაკუთრებით კარგად შეიმჩნევა ძვლოვანი უჯრედების მიხედვით, რომლებიც ფირფიტებს შორის ფიბრილთა მიმართულებით არის განლაგებული.

ფირფიტების მთელ სისტემას, რომლის შუა ადგილას ჰავერსის არხია, ჰ ა ვ ე რ ს ი ს ს ი ს ტ ე მ ა ანუ ო ს ტ ე ო ნ ი ეწოდება. ლუ-

ლისებრი ძვალი, რომელიც მდიდარია სისხლძარღვებით, შედგება ერთიმეორეზე მჭიდროდ მიწყობილი ოსტეონების დიდი რაოდენობისაგან, რომლებიც ძვლის გრძელი ღერძის გასწვრივ არის განლაგებული. ბრტყელ ძვლებში ოსტეონები მათი ზედაპირის პარალელურად არის განლაგებული, ხოლო მალეების სხეულენში — მათი ღერძის პერპენდიკულარულად.

ოსტეონებს შორის დარჩენილი სივრცეები ანოვსებულია ფირფიტებით, რომელსაც ჩართული ეწოდება (სურ. 113, 3).



სურ. 113. ძვლის განივი კრილი:

1 — ჰავერსის არხები; 2 — გარეთა გენერალური ფირფიტები; 3 — ჩართული ფირფიტები; 4 — ავეოსის სივრცეა.

ლულისებრი ძვლების გარეთა ზედაპირი გარშემორტყმულია გარეთა გენერალური ფირფიტების სისტემით (სურ. 113, 2). ძვლების ღრუების შიგნითა ზედაპირი ამოფენილია შიგნითა გენერალური ფირფიტებით. გენერალური ფირფიტების მდებარეობა, ისევე როგორც ჩართულის, არ არის დაკავშირებული სისხლძარღვებთან.

ძვლოვან ნივთიერებაში არის ისეთი სისხლძარღვები, რომლებიც ძვლოვანი ფირფიტებით დაფარული არ არის. ზოგიერთი მათგანი ძვალში შედის გენერალური ფირფიტების გავლით, ზოგი ჰავერსის არხებს აერთებს ერთმანეთთან, ე. ი. რადიალურად მიიმართება.

ძვლებში ღრუბლისებრი და მკვრივი ნივთიერების განაწილება

შემთხვევითი როდია. იგი განისაზღვრება ამა თუ იმ ძვლის ფუნქციონალური მნიშვნელობით, წნევისა და დაჭიმვის პირობებით და სხვ.

ძვლისაზრდელა. ზოელი ძვალი სასახსრე ზედაპირების გარდა, დაფარულია შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით — ძვლისაზრდელათი, ანუ პერიოსტეუმით. ეს გარსი დიდ როლს ასრულებს როგორც ძვლების ნორმალური მოქმედებისას, ისე მათი დაზიანების დროს. იგი შედგება ორი შრისაგან: შიგნითა და გარეთა შრეებისაგან.

შიგნითა შრე შეიცავს კოლაგენურ და ელასტიკურ ბოჭკოებს. მათ შორის მდებარეობს დიდი რაოდენობით სკელეტოგენური უჯრედები, რომელთაც სპეციალურ ძვლის წარმომქმნელ უჯრედებად — ოსტეობლასტებად (OS — ძვალი, blastos — ჩანასახი) განვითარების უნარი არ დაუკარგავს. ეს უჯრედები განსაკუთრებით ბევრია ახალგაზრდა მოზარდი ძვლის პერიოსტეუმში, სადაც ისინი დიფერენცირდება და ძვლის აპოზიციურ ზრდას უზრუნველყოფს. ოსტეობლასტები — მორჩებიანი უჯრედებია. მათი გამოცნობა ადვილად სინათლის მიკროსკოპით ციტოპლაზმის ძლიერი ბაზოფილიის გამო. ელექტრონულ-მიკროსკოპული კვლევისას მათში გამოვლინებულ იქნა გრანულარული ენდოპლაზმური რეტიკულუმი. რომელთანაც დაკავშირებულია ოსტეობლასტების მიერ ცილის სინთეზირება და მისი გამოყოფა შუალედურ ნივთიერებაში.

ალაგ-ალაგ, ძვლისაზრდელას შიგნით შრიდან გამოდის ბოჭკოების კონები. რომლებიც ძვალში მიიმართებიან. ასეთ ადგილებში ძნელია ძვლისაზრდელას მოცილება. ძვლისაგან.

ძვლისაზრდელას გარეთა შრე უფრო მკვრივია. იგი შედგება კოლაგენური ბოჭკოების მსხვილი კონებისაგან, რომელნიც მის გამძლეობას აპრობებენ. ამ შრეში გაღიან ნერვები და სისხლძარღვები. აქედან ისინი აღწევენ ჰავერსის არხებს და კვებავენ ძვალს.

შიდა გენერალური ფირფიტების მხრიდან ძვალი ამოფენილია თხელი შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით, რომელსაც ენდოსტეუმში ეწოდება.

ძვლის ტვინი. ჩანასახის ყველა ძვლის ღრუ ამოვსებულია ძვლის წითელი ტვინით, რომელიც სისხლწარმომქმნელი ორგანოა. იგი შედგება რეტიკულური ქსოვილისაგან, რომლის მარყუებში განლაგებულია განვითარების სხვადასხვა სტადიაში მყოფი სისხლის უჯრედები. ბავშვის დაბადების შემდეგ ძვლის წითელი ტვინი რჩება მხოლოდ ლულისებრი ძვლების ეპიფიზებში, მალეების სხეულებში და ზოგ ბრტყელ ძვალში, დანარჩენ ადგილებში იგი შეცვლილია ძვლის ყვითელი ტვინით, რომელიც შედგება რეტიკულურ ელემენტებში ცხიმის დაგროვების შედეგად წარმოქ-

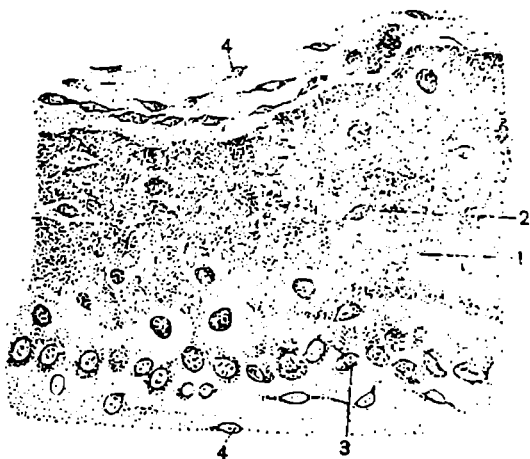
მნილი ცხიმოვანი უჯრედებისაგან და სისხლწარმოქმნაში არ მონაწილეობს.

ძვლების განვითარება. ძვლების განვითარება ორი წესით ხდება: 1. ემბრიონული შემაერთებელი ქსოვილიდან (ქალას სახურავი და სახის ძვლები); 2. ხრტილის ადგილზე (ხერხემალი, კიდურების ძვლები. ქალას ფუძე და სხვა). პირველ შემთხვევაში ძვლებს შემაერთებელ ქსოვილოვანი ეწოდება. მეორე შემთხვევაში ხრტილოვანი. ორივე შემთხვევაში განვითარების პროცესის არსი ერთი და იგივეა და ძვლოვანი ქსოვილის წარმოქმნის წყაროს მეზენქიმა წარმოადგენს.

ძვლის განვითარება ემბრიონული შემაერთებელი ქსოვილიდან უფრო ადრე იწყება, ვიდრე მოხდებოდეს მისი ჩასახვა ხრტილის ადგილას.

ძვლოვანი ქსოვილის წარმოქმნის უბანში მეზენქიმის უჯრედები განსაკუთრებით ინტენსიურად იყოფა და ვინაიდან ერთმანეთს არ სცილდება, იქმნება მათი მჭიდრო გროვა.

უჯრედების აქტიური გამრავლების ერთდროულად, მათ შორის ჩნდება წვრილი ბოჭკოების შემცველი ლაბოვანი ნივთიერება. ვინაიდან უჯრედების რაოდენობა მატულობს, ისინი ძლიერ აწვებიან ბოჭკოებს, რის გამოც ეს უკანასკნელი ისე მჭიდროდ ლაგდებიან, რომ ქმნიან თხელ ჩანაფენს. ასეთია შუალედური ნივთიერების პირველი ჩანასახი. ბოჭკოების წარმოქმნის პროცესი გრძელდება. ჩანაფენები სქელდება და ახლა უკვე ისინი აწვებიან უჯრედებს და აცილებენ ერთმანეთს. ამ დროს, ჩანასახში ნათლად მოჩანს შუალედური ძვლოვანი ნივთიერება და ოსტეოციტები. ასეთი სახით იგი უკვე განსხვავდება გარემომცველი მეზენქიმისაგან და სკელეტოგენური ნერგი ეწოდება (სურ. 114).

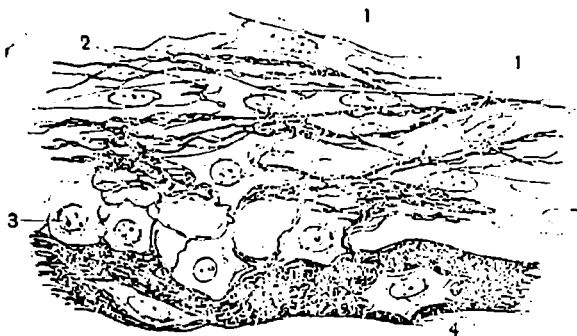


სურ. 114. კაბის შემაერთებელქსოვილოვანი ძვლის ჩანასახის კრილი:

- 1 — ატროფირებული ძვლოვანი უჯრედი;
- 2 — ძვლოვანი უჯრედი; 3 — ოსტეობლასტი; 4 — მეზენქიმური უჯრედები.

ამ ნერგში ოსტეოციტების და შუალედური ნივთიერების გამო-

ცალკეების მომენტიდან მასზე თავსდება მეზენქიმიდან დიფერენცირებული ოსტეობლასტები, რომელთა მონაწილეობითაც წარმოიქმნება ძვლოვანი ნივთიერება. ოსტეობლასტების ციტოპლაზმა იყოფა გარეთა შრედ — ექტოპლაზმად და შიგნითა შრედ — ენდოპლაზმად. პირველი გარდაიქმნება ძვლის შუალედურ ნივთიერებად, მეორე კი ბირთვთან ერთად ან ძვლოვან უჯრედად იქცევა, ან განიცდის აპოპტოზის, ატროფიის. ნერგის შუალედური ნივთიერება განაგრძ.



სურ. 115. შემავრთებელქსოვილოვანი ძვლის პირი ღორის ჩანასახის თავის ქალადან:
 1 — ოსტეოგენური ქსოვილის უჯრედები, მათი გარდაქმნა ოსტეობლასტებად; 2 — კოლაგენური ბოჭკოები; 3 — ოსტეობლასტები; 4 — ოსტეოციტი.

თბს ზრდას, ბოჭკოთა რაოდენობა მათში მატულობს, ისინი გარშემოვრტყენებიან ოსტეობლასტებს და თითქოს ჩაკირავენ მათ. შუალედურ ნივთიერებაში მოქცეული ოსტეობლასტები თანდათან კარგავენ დაყოფის უნარს და ოსტეოციტებად იქცევიან. შუალედურ ნივთიერებაში წარმოიქმნება უჯრედების შესაბამისი ძვლოვანი ღრუები. იმის გამო, რომ განვითარების პროცესში უჯრედები ერთმანეთთან მორჩებით დაკავშირებული რჩება, ძვლოვანი ღრუებიც ჩამოყალიბებისას მილაკების საშუალებით ერთმანეთს უკავშირდება.

ძვლოვანი ნერგი იზრდება მის ზედაპირზე განლაგებული ოსტეობლასტების შეუწყვიტელი დიფერენცირების შედეგად. ოსტეობლასტების რაოდენობა, თავის მხრივ, ნაწილობრივ იზრდება უკვე არსებული უჯრედების გამრავლების ხარჯზე, უმთავრესად კი მეზენქიმაში ახლად წარმოქმნილი უჯრედების დამატების გამო. ოსტეობლასტთა დიფერენცირების შედეგად ნერგს შუალედური ნივთიერების სულ ახალ-ახალი შრეები ემატება (სურ. 115).

შუალედურ ნივთიერებაში ჯერ ვითარდება ძვლის ქსოვილისთვის დამახასიათებელი ფიბრილური სტრუქტურა, ხოლო შემდეგ ხდება მისი გაკიროვნება. ამას წინ უძღვის ქსოვილის განვითარებადი

ორგანული ნივთიერების მიერ დიდი რაოდენობით წყლის შთანთქ-
მა ქსოვილური სიტხიდან. მინერალიზაციის დროს ოქსიაპატიტის კრის-
ტალები ენაცვლება წყალს ისეთი მოცულობით, რომელიც გაზოდე-
ნილი წყლის მოცულობის ტოლია, რის გამოც განვითარებადი ძელო-
ვანი ქსოვილის საერთო მოცულობა არ იცვლება.

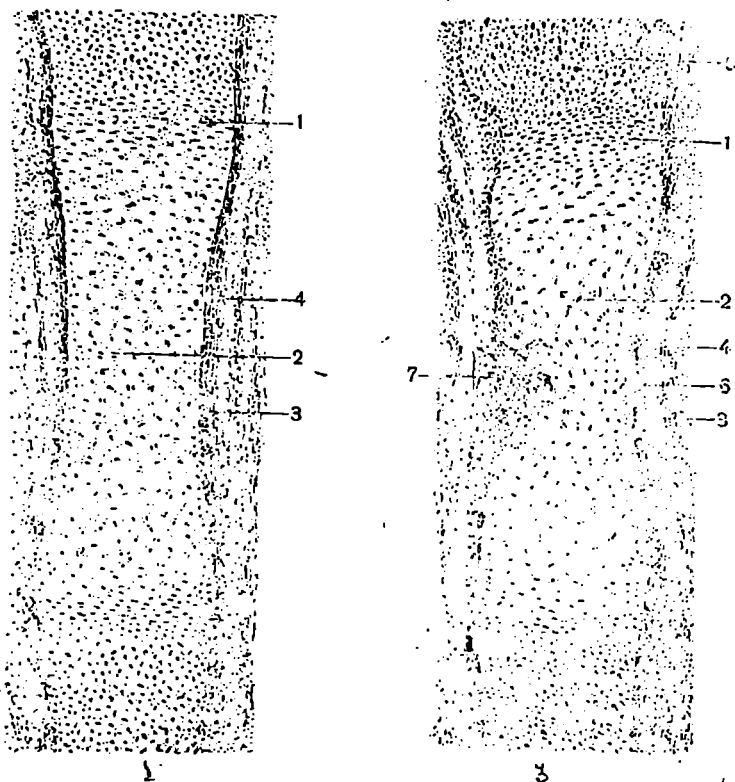
ასე ჩნდება ცალკეული ძელოვანი კუნძულები. ისინი იზრ-
დებიან, ერთმანეთს უკავშირდებიან და ქმნიან ტლანქობჰოვანი
ძვლის ღრუბლისებრ მასას. ძელოვანი ნერგის ირგვლივ მყოფი შე-
ძაერებელი ქსოვილი გარდაიქმნება პერიოსტად, რომელშიც საკ-
მაოდ მალე შეიძლება ერთმანეთისაგან განვასხვავოთ უფრო ტლანქი
კოლაგენური ბოჰკოებისაგან შემდგარი გარეთა შრე და შიგნითა შრე,
ზღიდარი ნაკლებად დიფერენცირებული ელემენტებით. პერიოსტ-
ში ჩაიზრდება სისხლძარღვები, რომლებიც ძლიერ ვითარდება და
ქმნის ხშირ ბადეს.

ტლანქობჰოვიანი ძელოვანი ქსოვილი უმაღლეს ხერხემლიანებში
დროებითია. შემდეგში იგი თანდათან განიწოვება და მას ფირფიტო-
ვანი ქსოვილი შეენაცვლება. ასეთი გარდაქმნა ორი ტიპის უჯრედების
ერთდროული მოქმედების შედეგია: ძვლის დამშლელი უჯრედებისა —
ოსტეოკლასტები (OS — ძვალი, klastos — დაშტვრევა) და
ძვლის წარმოქმნელი უჯრედების, ანუ ოსტეობლასტებისა.
ძელოვანი ქსოვილის რღვევის სპეციფიკური ფუნქციის შესაბამისად
ოსტეოკლასტები განიჩევა თავისი აგებულების თავისებურებით.
ესენია მსხვილი, მრავალბირთვიანი უჯრედები, ციტოპლაზმაში ჰიდ-
როლიზური ფერმენტების მაღალი შემცველობით. ელექტრონულმა
მიკროსკოპმა უჩვენა, რომ ენდოპლაზმური რეტიკულუმის კომპო-
ნენტები ოსტეოკლასტებში უფრო სუსტად არის დიფერენცირებუ-
ლი, ვიდრე ოსტეობლასტებში. ამ უჯრედების დამახასიათებელი თა-
ვისებურება იმაში მდგომარეობს, რომ პლაზმურ მემბრანას აქვს თითისე-
ბური წანახარდები, რომლებიც ჩნდება უჯრედის, ძვლის
აქტიური რეზორბციის უბნისაკენ მიქეულ ნაწილში. გამონახარ-
დებს შორის სივრცეებში ნახულობენ ფიბრილებს და დაშლის პრო-
ცესში მყოფი ძელოვანი ქსოვილის კრისტალებს.

შემავრთებელქსოვილოვანი წარმოშობის ტლანქობჰოვიანი ძელო-
ვანი ქსოვილის გარდაქმნის პროცესი ისევე მიმდინარეობს, როგორც
ძვლის განვითარება ხრტილის ადგილას.

ხრტილის ადგილზე ძვლის განვითარება ბევრად რთუ-
ლად მიმდინარეობს, რადგან მას წინ უძღვის თითქოსდა ხრტილო-
ვანი მოდელების ჩასახვა. ხრტილოვან მოდელს თანდათან ენაცვლე-
ბა ძელოვანი ქსოვილი, რომელიც ვითარდება ისევე, როგორც შემა-
ერთებელი ქსოვილიდან წარმოშობის შემთხვევაში. ოსტეობლასტე-

ბის ლიფერენციების შედეგად წარმოიქმნება ფიბრილური შუალედური ნივთიერება. ამასთან თავდაპირველად წარმოიქმნება ტლანქობოქოვანი ძვლოვანი ქსოვილი, რომელიც საბოლოოდ იცვლება ფირფიტოვანით. ამ პროცესის სირთულე იმაში მდგომარეობს, რომ ძვლის წარმოქმნის პარალელურად გრძელდება ხრტილის ზრდა



სურ. 116. ძვლის განვითარება ადამიანის ჩანასახის თითში (სიგრძივი კრილი); ა — პერიოსტული მანქეტის გაჩენა; ბ — ხრტილის შიგნით ოსტეობლასტური ქსოვილის შექრა; 1 — დიაფიზური ხრტილის ზრდის ზონა; 2 — გაკირული ხრტილი; 3 — ოსტეობლასტური შრე და ძვლოვანი მანქეტის წვრილი ზოლი; 4 — ძვლისა-ზრდელას ფიბროზული შრე; 5 — ეპიფიზი; 6 — პერიქონდრალური ძვალი; 7 — ოსტეობლასტური ქსოვილის კვირტი, ჩაზრდილი გაკირულ ხრტილში.

და მისი დაშლა. ამ პროცესს ყველაზე კარგად აკვირდებიან ლულისებრ ძვალზე. ასეთი ძვლის ხრტილოვან მოდელში არჩევენ შუა ნაწილს — დიაფიზს და გაგანიერებულ ბოლოებს — ეპიფიზებს. მთელი მოდელი დაფარულია პერიქონდრით. გაძვალემა დიაფიზის შუა ნაწილში იწყება. აქ, პერიქონდრში მის ირგვლივ მდებარე მეზენქიმი-

დან ჩასახლდებიან ოსტეობლასტები. ძვლოვანი ნივთიერების წარმოქმნა ზემოთ აღწერილი წესით ხდება. ხრტილის ირგვლივ ჩნდება ძვლოვანი ქსოვილის რგოლი, რომელსაც ძვლოვანი მანუეტი ეწოდება. გაძვალების ასეთ პროცესს, როდესაც ძვლოვანი ნივთიერება პერიქონდრიუმში წარმოიქმნება, პერიქონდრული გაძვალება ეწოდება (სურ. 116). ამის შემდეგ შემაერთებელქსოვილოვანი გარსი, რომელიც ახალგაზრდა პერიქონდრიალურ ძვალს ფარავს, პერიოსტად იქცევა.

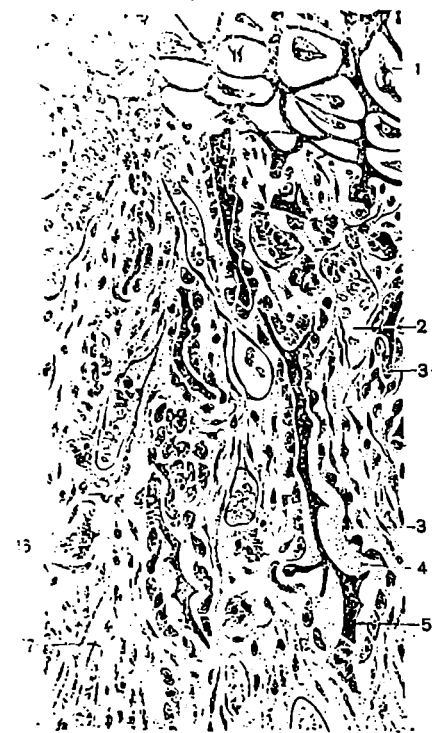
ძვლოვანი მანუეტი იზრდება და ვრცელდება ხრტილის ზედაპირზე ორივე ეპიფიზის მიმართულებით. ამ დროს მას პერიოსტის პერიფერიული ნაწილებიდან, რომელშიც უჭრედთა დიფერენცირება და ოსტეობლასტების წარმოქმნა არ წყდება, ემატება ძვლოვანი ნივთიერების ახალი შრეები. მანუეტის ზედაპირზე ასეთი შრეების მატება იწვევს ძვლის სისქეში ზრდას.

მანუეტის წარმოქმნის დონეზე იწყება ცვლილებები ხრტილში: ამ ადგილას იგი იზოლირებული აღმოჩნდება კვების წყაროსაგან, რადგანაც მას უკვე ჰფარავს ახალგაზრდა ძვლოვანი ქსოვილი და არა ხრტილსაზრდელა, საინადაც იგი საკვებ ნივთიერებებს იღებდა. კენების დარღვევის გამო ხრტილში გროვდება კალციუმის მარილები და ჩნდება ეგრეთ წოდებული გაკიროვნების წერტილი. ამ დროს ხრტილოვანი უჯრედები განიცდის ვაკუოლიზაციას, ფუფდება და ილუპება. პერიქონდრალურ ძვალში არსებული ნაპრალეების საშუალებით, დაშლილი ხრტილის შიგნით ჩაიზრდება სკელეტოგენური ქსოვილი, რომელიც შედგება მეზენქიმური უჯრედებისაგან, ოსტეობლასტებისა და ხრტილის დამშლელი უჯრედების — ქონდროკლასტებისაგან. ამ ქსოვილთან ერთად ჩაიზრდება სისხლძარღვებიც. ხრტილის შუალედური ნივთიერების შეწოვის და მისი უჯრედების დაშლის პროცესი ძლიერდება, წარმოიქმნება ღრუები, რომლებიც ამოივსება მოზარდი სკელეტოგენური ქსოვილით და სისხლძარღვებით, ხრტილის დაშლა, რომელიც დიაფიზის ცენტრში დაიწყო, ვრცელდება ორივე ეპიფიზისაკენ.

ხრტილის დაშლის უბნების მახლობლად ხრტილოვანი უჯრედები ჯერ კიდევ ინარჩუნებენ გაყოფის უნარს. მაგრამ იმის გამო, რომ ახლადწარმოქმნილ უჯრედებს გაკიროვნების პროცესში მყოფი ხრტილის ჩანაფენები აწევა, მათ თავისუფლად განლაგება არ შეუძლიათ და ამიტომ ისინი სიგრძივ მწკრივებს ქმნიან. ჩნდება ეგრეთ წოდებული ხრტილოვანი უჯრედების სვეტები. ასეთი სტრუქტურა ტიპურია დაშლის პროცესში მყოფი ხრტილისათვის.

პერიქონდრალური ძვლიდან ჩაზრდილი ოსტეობლასტები ლაგდება ხრტილის ჯერ კიდევ დაუშლელ შუალედურ ნივთიერების ნარ-

ჩენებზე. იწყება ძვლის წარმოქმნა ხრტილის შიგნით, რომელსაც ენდოქონდრალური გაძვალეზა ეწოდება. ძვლოვანი ქსოვილი ამ დროს სკელეტოგენური მეზენქიმური უჯრედებისაგან ვითარდება და ენდოქონდრალური ძვლის ჰისტოგენეზი ისევე მიმდინარეობს, როგორც ძვლოვანი ნივთიერების ჰისტოგენეზი პერიოსტეუმში. მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ წარმოქმნილი ძვლოვანი ნივთიერების შიგნით იმყოფება ხრტილის გაკიროვნებული შუალედური ნივთიერების ნარჩენები, რომლებიც ძვლის ენდოქონდრული ქსოვილის წარმოშობაში არ მონაწილეობენ.



სურ. 117. ენდოქონდრალური გაძვალეზის დასაწყისი ადამიანის ჩანასახის მეტატარხულ ძვლის დიაფიზში:
 1 — ხრტილი; 2 — სისხლის კაპილარი; 3 — ოსტეობლასტები; 4 — ენდოქონდრალური ძვალი; 5 — ხრტილის ძირითადი ნივთიერების ნარჩენი; 6 — ოსტეოკლასტი; 7 — მეზენქიმა.

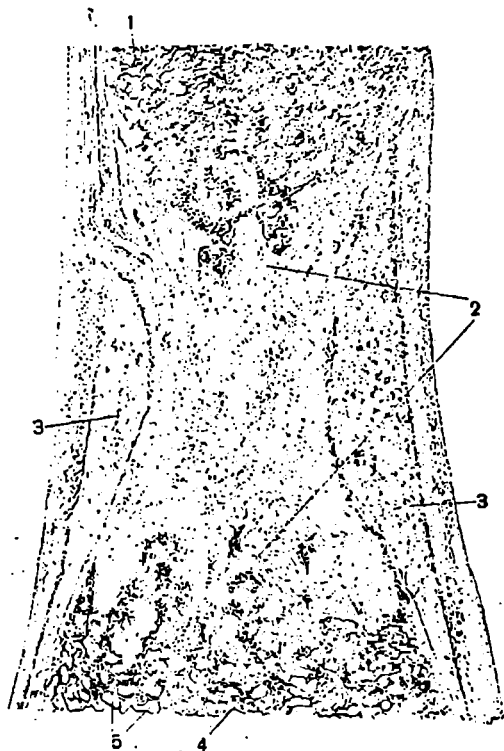
ამის შემდეგ განვითარებად ძვლის ნერგში პარალელურად მიმდინარეობს უკვე გაძვალეზის ორი პროცესი: პერიქონდრული გაძვალეზა — ხრტილოვანი მოღვლის ზედაპირზე, და ენდოქონდრული — მის შიგნით დაშლილი ხრტილის ადგილას.

მაგრამ ასეთ სახეს ძვლოვანი ქსოვილი დიდხანს არ ინარჩუნებს. ენდოქონდრული ძვლის წარმოქმნისთანავე იწყებენ მოქმედებას ოსტეოკლასტები, რომლებიც წარმოიქმნება ხრტილში

ჩაზრდილი სკელეტოგენური ქსოვილის უჯრედებისაგან. დასაწყისში ისინი ერთბირთვიან უჯრედებს წარმოადგენენ, შემდეგ, ბირთვების სწრაფად გაყოფის შედეგად, გადაიქცევა მრავალბირთვიან და მალა სპეციალიზებულ უჯრედებად. ოსტეოკლასტები შლიან ახალგაზრდა ენდოქონდრულ ძვალს. ეს პროცესი დიაფიზის შუა მიდამოდან იწყება და ორივე ეპიფიზის მიმართულებით ვრცელდება. წარმოიქმნება უფრო დიდი ღრუები. მათი ამომკვებები ქსოვილი გარდაიქმნება რეტი-

კულურ ქსოვილად, რომელშიაც უფრო გვიან ჰემოციტობლასტები ჩნდება და რომელიც იქცევა პირველად ძვლის ტვინად (სურ. 118).

ამ ცვლილებებთან ერთად პერიოსტალური მანეტი ზრდას განაგრძობს. ზედაპირულად მას ემატება ძვლოვანი ქსოვილის სულ ახალი შრეები, რომელნიც ახალგაზდა ძვალში სისხლძარღვთა სულ უფრო მეტ რაოდენობას ჩაითრევენ. ძვალი სქელდება, მისი სიგრძეში ზრდა გაპირობებულია ნერვის შიგნით ხრტილოვანი უკრედების გამრავლებით.



სურ. 118. ადამიანის ჩანასახის მეტატარზული ძვლის სიგრძივი კრილი:

- 1 — ენდოქონდრალური ძვალი, 2 — ძვლის პირველადი ტვინი, 3 — პერიქონდრალური ძვალი, 4 — გაყირული ხრტილი, 5 — ხრტილოვანი დრეები.

წარმოქმნილ ძვალს ჯერ კიდევ არა აქვს სრულასაკოვანი ორგანიზმის ძვლისათვის დამახასიათებელი საბოლოო აგებულება. ძვლოვანი ნივთიერების მატებისას იგი ხან ფირფიტების სახით ჩნდება, ხან ხარიხების სახით, რაც უხეშბოჭკოვან ძვლისთვისაა დამახასიათებელი.

ქლოვანი ნივთიერების მასის ზრდასთან ერთად იწყება მისი გარდაქმნა, რომელიც დაკავშირებულია მის ნაწილობრივ დაშლასთან, მასში ჩნდება ოსტეოკლასტები, რომლებიც სისხლძარღვების ირგვლივ განლაგდება და „ამოჭამს“ ძვალს. წარმოიქმნება ფართო არხები, რომლებიც მეზენქიმით ამოივსება. ამის შემდეგ, თავის მოქმედებას იწყებენ ოსტეობლასტები, რომლებიც ვითარდებიან სისხლძარღვების ირგვლივ განლაგებული მეზენქიმური უჯრედებისაგან. მათი მონაწილეობით წარმოქმნილ ძვლოვან ნივთიერებას უკვე წესიერ ფირფიტოვანი აგებულება აქვს. პირველი ფირფიტების განვითარება განისაზღვრება სისხლძარღვთა მიმართულებით: ახალგაზრდა ბოჭკოები გრძელდება მათი მსვლელობის გასწვრივ და ამით ძვლოვანი ნივთიერების ზრდის მიმართულებას განსაზღვრავენ. პირველ ფირფიტებს მოსდევს შემდეგი ფირფიტების წარმოქმნა. ისინი კონცენტრულ წრეებად ლაგდებიან სისხლძარღვების გარშემო. ასე ყალიბდება პირველი გენერაციის ჰავერსის სისტემა.

ძვლის გარდაქმნა ამით არ მთავრდება. ადამიანში იგი გრძელდება მთელი სიცოცხლის მანძილზე, მაგრამ ეს პროცესი, უფრო აქტიურად მიმდინარეობს 30 წლამდე. გარდაქმნა დაკავშირებულია, ჯერ ერთი, ძვლების ზრდასთან და, მეორე, მათი მექანიკური დატვირთვის შეცვლასთან. ასაკთან ერთად ძვლის მექანიკური დატვირთვა იცვლება და ძვლების სტრუქტურა, მათში მოქმედი წნევის შესაბამისად გარდაქმნას განიცდის. პირველი გენერაციის ჰავერსის სისტემები ნაწილობრივ იშლება და მათ ენაცვლება ჯერ მეორე, შემდეგ მესამე გენერაციის სისტემები და ა. შ. უფრო ადრეული გენერაციის ჰავერსის სისტემათა დაუშლელი ნაწილები რჩება ახლადწარმოქმნილ ოსტეონებს შორის ჩართული ფირფიტების სახით.

ეპიფიზთა ზედაპირზე პერიოსტალური მანქეტის წაზრდის მომენტიდან ცვლილებები ეპიფიზებშიაც იწყება. უწინარეს ყოვლისა ამ უბნებში პერიქონდრიუმი გარდაიქმნება პერიოსტად. შემდეგ თითოეული ეპიფიზის ცენტრში ჩნდება გაკიროვნების წერტილი და იწყება ხრტილის დეგენერაცია: მისი შუალედური ნივთიერება იშლება, ხოლო უჯრედები ჭირვდება და იღუპება. დიაფიზის საზღვარზე განლაგებული ეპიფიზის ხრტილოვანი უჯრედები მკვრივდება და ლაგდება სწორ რიგებად სვეტების სახით, აქ ვითარდება ხრტილოვანი ფირფიტა, რომლის ეპიფიზისაკენ მოქცეული უჯრედები ინარჩუნებენ გაყოფის უნარს. მათი გამრავლების ხარჯზე ხრტილოვანი ფირფიტის ზრდა არ წყდება. ეს განაპირობებს მთელი ძვლის სიგრძივ ზრდას. რის გამოც ამ ფირფიტას ზრდის ხრტილოვანი ფირფიტას უწოდებენ.

ეპიფიზის გაკიროვნების წერტილში იწყება ენდოქონდრული

გაძვალება, რომელიც დიაფიზის ენდოქონდრული გაძვალების მიზართულებით მიდის. ამ პროცესების გავრცელება ერთიმეორის მიზართულებით იწვევს ზრდის ფირფიტის თანდათანობით გათხელება, რომელიც ბოლოს ძვალდება და ლულისებური ძვლების სიგრძივი ზრდა წყდება. ადამიანში ეს დაახლოებით 20—25 წლის ასაკში ხდება.

ეპიფიზში ჩაზრდილი სისხლის ძარღვები ფირფიტების სისტემით არ იმოსება. ამიტომაც აქ ოსტეონების ფორმირება არ ხდება და იგი აგებულია ღრუბლისებრი ძვლისაგან, რომელიც ყოველთვის ხრტილის ენდოქონდრული გაძვალების ადგილას წარმოიქმნება. ეპიფიზის ზედაპირული ნაწილი ხრტილოვანი რჩება და პერიქონდრიუმის უჯრედთა გამრავლების ხარჯზე იზრდება. შემდეგში იგი სასახსრე ხრტილად გარდაიქმნება.

ამგვარად, ხრტილის ადგილზე ძვლის წარმოქმნა მოიცავს რამდენიმე, ურთიერთდაკავშირებულ პროცესს: თვით ძვლოვანი ქსოვილის წარმოქმნას, რაც იწყება პერიქონდრული გაძვალების მომენტიდან და გრძელდება მოზრდილ ორგანიზმშიც; ხრტილში მიმდინარე ცვლილებებს, და ბოლოს, ძვლის ხანგრძლივ გარდაქმნას, ყველა ამ პროცესს სრულსაკოვანი ორგანიზმის ძვლის ფორმირებისათვის ფრიალ არსებითი მნიშვნელობა აქვს და ერთ-ერთი მათგანის დარღვევასაც კი უკვე ატიპიური ჰისტოგენეზი და ძვლის არანორმალური ზრდა მოსდევს.

ნორმალური ძვლის წარმოქმნის ერთ-ერთი აუცილებელი პირობაა ნორმალური კვება. ეს განსაკუთრებით მოზარდ ორგანიზმს ეხება. თუ ბავშვის სისხლში კალციუმი და ფოსფორი ცოტაა, ძვლის ძირითადი ნივთიერების გაკროვანების პროცესი ფერხდება. მოზარდი ძვალი რბილდება და უმნიშვნელო წნევითაც ადვილად იდრიკება. არსებითი მნიშვნელობა აქვს ვიტამინებს. ზოგი ვიტამინი უშუალოდ მოქმედებს ძვლის ზრდასა და განვითარებაზე, ზოგი კი არაპირდაპირ გავლენას ახდენს მასზე. საკმელში *D* ვიტამინის უქონლობის ან მისი უკმარისობის დროს ენდოქონდრული ძვლის წარმოქმნა გრძელი ძვლების დიაფიზში ფერხდება, ამას მოჰყვება ზრდის ხრტილოვანი ფირფიტის ძლიერი გაზრდა, რის შედეგადაც ამ ადგილას ძვალი ადვილად ტყდება. საკმელში *A* ვიტამინის არარსებობა მილისებრი ძვლების ძვლისაზრდელაში იწვევს სისხლძარღვთა შევიწროებას. ზრდის ხრტილოვან ფირფიტაში ძვლის წარმოქმნელი უჯრედების კვება ირღვევა და ლულისებური ძვლების ზრდა წყდება. ძვლოვანი ქსოვილის განვითარებისათვის არსებითი მნიშვნელობა აქვს *C* ვიტამინს; მისი არარსებობისას განვითარების პროცესში მყოფ ძვალში არ

წარმოიქმნება კოლაგენური ბოჭკოები და, მაშასადამე, არც ძვლოვანი ფირფიტები.

ძვლის ნორმალური განვითარებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ძვლისაზრდელას, რომლის მეშვეობითაც ძვლოვანი ქსოვილის კვება ხორციელდება. მისი მონაწილეობით ხდება ძვლოვანი ქსოვილის წარმოქმნა ძვლის ზრდის პერიოდშიც და მასში აღდგენითი პროცესების მიმდინარეობის დროსაც.

კარგადაა ცნობილი, რომ ადამიანს გადატეხილი ძვლები შეეზრდება ხოლმე და თუ მათ ნაწილებს ერთმანეთს კარგად მივუყენებთ, აღდგენა უდევს. ეს აიხსნება ნაწილობრივი რეგენერაციით, ვინაიდან მოტეხილი ძვლის შეერთება მისი ზრდის ხარჯზე არ ხდება: გადატეხის ადგილზე იწყება ძვლისაზრდელას უჯრედების ინტენსიური გამრავლება; მისი ახალგაზრდა ქსოვილი ჩაიზრდება გადატეხილი ძვლების ბოლოებს შორის და აერთებს მათ. ძვლისაზრდელას უჯრედებით ამოვსებულ ადგილში სისხლძარღვების შეჭრის შემდეგ ოსტეობლასტების მონაწილეობით იწყება ძვლის ინტენსიური წარმოქმნა. ახლად წარმოქმნილი ქსოვილი ხასიათდება დიდი სიმკვრივით. თუმცა მას ოსტეონური აგებულება არ გააჩნია.

აღნიშნული ნაწილობრივი რეგენერაციის გარდა, შეინიშნება სრული რეგენერაციაც. მაგალითად, კუდიან ამფიბიებში მოჭრილი კიდურების აღდგენისას ვითარდება მათთვის ტიპური ძვლებიც. კიდურების ძვლების სრული რეგენერაცია აღწერილია აგრეთვე ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში. ამ მიმართულებით მუშაობა წარმოებს სსრ კავშირის მეცნიერებათა აკადემიაში, პროფესორ ა. სტუდიტსკის ლაბორატორიაში. ცდებით დადასტურდა მამლისა და ზოგიერთი ძუძუმწოვრის კიდურებიდან ამოცლილი ლულისებური ძვლების სრული აღდგენა. ყველა ცდაში აღდგენითი პროცესის აუცილებელი პირობა იყო ძვლისაზრდელას შენარჩუნება: ახალი ძვალი მხოლოდ მისი ელემენტების ხარჯზე ვითარდება.

§ 26. კუნთოვანი ქსოვილი

მნიშვნელობა. კუნთოვანი ქსოვილი ახორციელებს მოძრაობით პროცესებს ორგანიზმს შიგნით (მაგალითად, სისხლის მოძრაობას სისხლძარღვებში, საკმლის მოძრაობას ნაწლავებში, ორგანიზმის ან მისი ნაწილების გადაადგილებას სივრცეში, მექანიკურ მუშაობას, ზოგიერთ საყრდენ ფუნქციას (მაგალითად, ორგანიზმის მდგრადობას მის ამა თუ იმ მდგომარეობაში. კუნთოვანი ქსოვილის მოქმედების მთელი ასეთი მრავალფეროვნება განისაზღვრება მისი ძირითადი თვისებებით — კუმშვადობით, კუნთოვანი ქსოვილის კუმშვადობა დამოკიდებული

ლია ქსოვილში განსაკუთრებული წვრილი ძაფისებრი პროტოპლაზმური წარმონაქმნების — მიოფიბრილების არსებობაზე, რომელთაც ხან დამოკლებისა და გასქელების, ხან კი დაგრძელებისა და გაწვრილების უნარი გააჩნიათ.

ასხვავებენ გლუვსა და განივზოლიან კუნთოვან ქსოვილს. კუნთოვანი ქსოვილის ეს ორი სახე განსხვავდება ერთმანეთისაგან წარმოშობით, შემადგენელი ელემენტების სტრუქტურით, ფუნქციონალური თვისებებით. გლუვი და განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილის სახელწოდება გაპირობებულია მათი მიოფიბრილების სტრუქტურული განსხვავებით. გლუვ კუნთოვან ქსოვილში მიოფიბრილები ერთგვაროვანია, განივზოლიან კუნთებში კი ისინი შედგებიან ნათელი და მუქი უბნებისაგან, ანუ დისკოებისაგან, რომელნიც თავისი ფიზიკური და ქიმიური თვისებებით სხვადასხვაგვარნი არიან. მეზობელ მიოფიბრილებში ამ დისკოთა წესიერი მონაცვლეობა განაპირობებს კუნთის საერთო განივზოლიანობას.



სურ. 119. გლუვკუნთოვანი უჯრედის შუა ნაწილი.

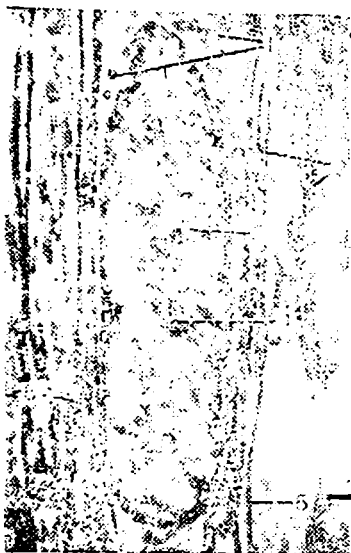
ხერხემლიანებში გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი შედის კანისა და შინაგან ორგანოთა შემადგენლობაში: კერძოდ, ნაწლავის (დაწყებული საყლაპავი მილის შუა ნაწილიდან), შარდასასქესო განმობტანი სადინარების, ჭირკვლებისა და სისხლძარღვთა სისტემის (გულის გარდა) კედლებში. გლუვი კუნთები ნაკლებად იძლება, მათთვის დამახასიათებელია ნელი და ხანგრძლივი შეკუმშვა.

განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილისაგან შედგება ჩონჩხის მუსკულატურა, ენის, თვალის, შუა ყურის. საყლაპავი ზემო ნაწილის, ხორხის კუნთები. გლუვი კუნთებისაგან განსხვავებით განივზოლიანი კუნთები სწრაფად, ენერგიულად იკუმშება, მაგრამ უფრო სწრაფად იძლება.

განსაკუთრებული ადგილი უკავია გულის კუნთს. წმინდა ფორმალური ნიშნის მიხედვით, სახელდობრ, მისი მიოფიბრილების განივი დახაზულობის გამო, იგი განივზოლიანი კუნთების ჯგუფს მიეკუთვნება და ამის საფუძველზე მას გლუვ კუნთებს უპირისპირებენ. მაგრამ ამ კუნთის ფუნქციური თვისებებთან, აგებულება და წარმოშობა შესაძლებლობას იძლევა იგი ცალკე ჯგუფად გამოიყოს. ამ-

გვარად, საჭირთა, განვასხვავოთ არა მარტო გლუვი და განივხოლიანი მუსკულატურა, არამედ გულის კუნთიც.

გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი. გლუვი კუნთების სტრუქტურული ელემენტია გლუვი კუნთოვანი უჯრედი, რომელიც ჩვეულებრივ ვრცელი თითისტარისებრი ფორმისაა მხოლოდ ზოგიერთ ორგანოში, მაგალითად. შარდის ბუშტის კედელში, აღნიშნულ უჯრედებს აქვს მორჩები რომელია მკიდრთ. სინათლის მიკროსკოპით უხილავი ურთიერთკონტაქტის გამო ბუშტის კუნთოვან ქსოვილს განიხილავენ როგორც სინციტიუმს.



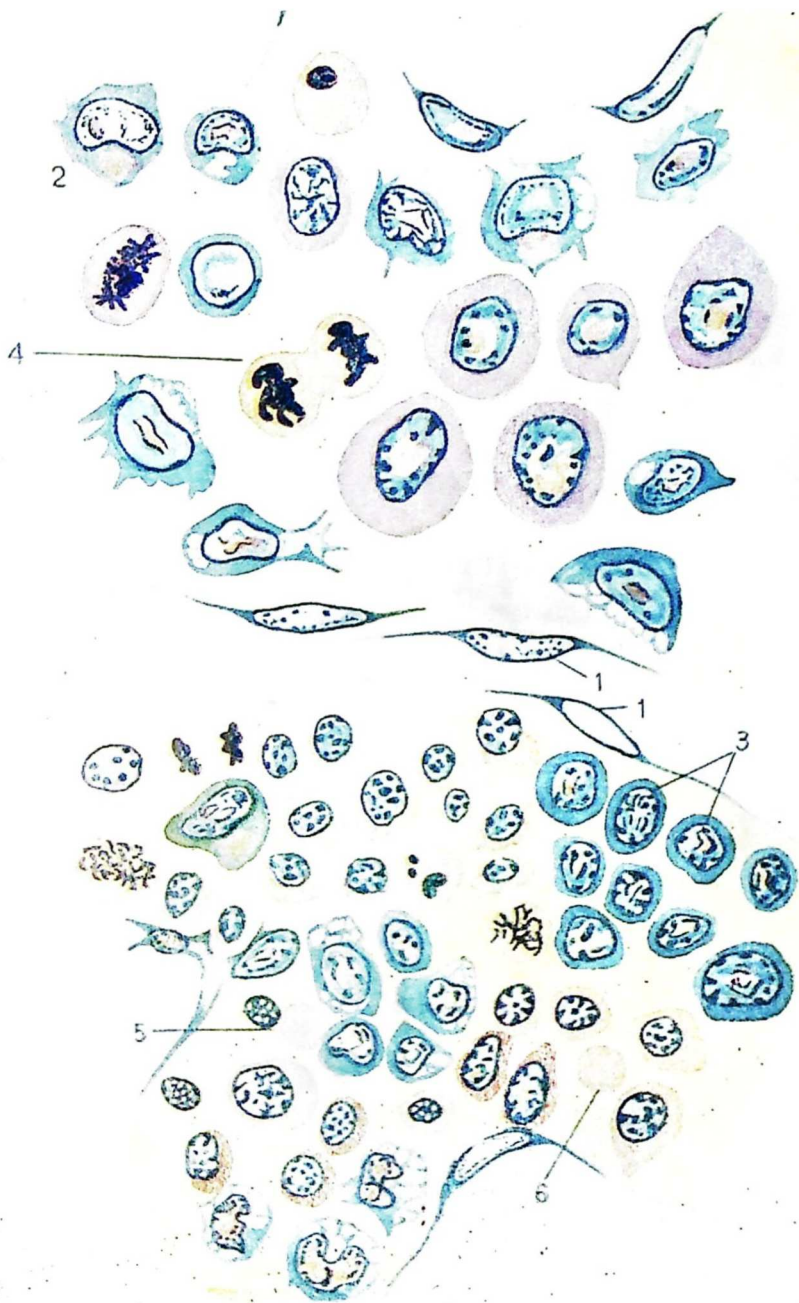
სურ. 120. გლუვი კუნთოვანი უჯრედი, ელემენტარული მიკროფოტოგრაფია:
1 — შარდკონდრიები; 2 — ნიფთობრივები; 3 — ბირთვი; 4 — ბირთვები; 5 — უჯრედის გარსი.

გლუვიკუნთოვანი უჯრედები პატარა ზომისაა, მათი სიგრძე მერყეობს 60-დან 250 მმკ-მდე, დიამეტრი კი 2-დან 200 მმკ-დე. მაგრამ ზოგიერთ ორგანოში თუ უჯრედების სიგრძე 15—20 მმკ-ს არ აღემატება, სხვა ორგანოებში, მაგალითად, ორსულის საშვილოსნოს კედელში, იგი 500 მმკ-ს აღწევს.

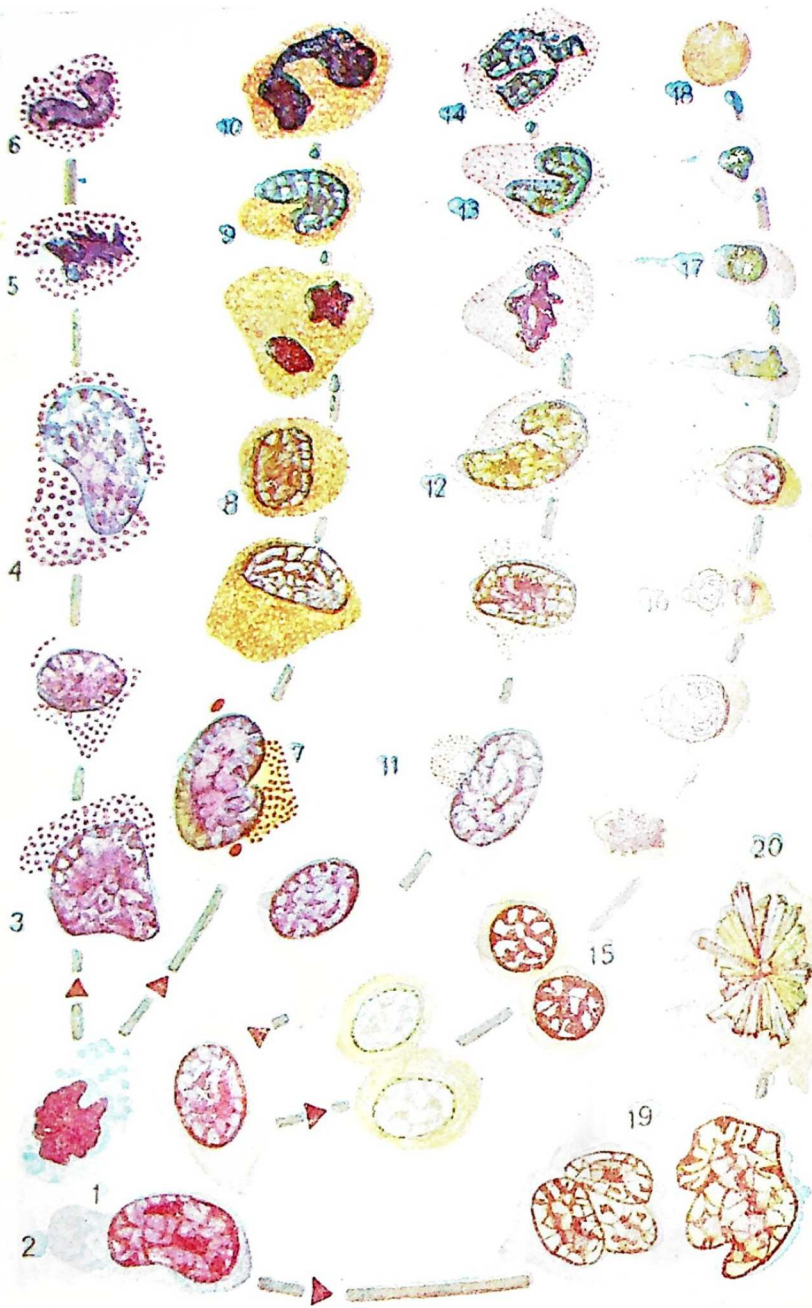
გლუვიკუნთოვანი უჯრედი შეიცავს ერთ ბირთვს, რომლის ფორმა თვით უჯრედის ფორმითაა განსაზღვრული; თითისტარისმაგვარ უჯრედში იგი წაგრძელებულია, ჩირჩხისებური, ხოლო უჯრედის შეკუმშვისას ბურღისებურად იგრძობება და მოკლდება. მორჩებიან უჯრედში ბირთვი შეიძლება იყოს მრგვალი, ოვალური, ზოგჯერ კი უსწორმასწორო მოყვანილობისა. ციტოპლაზმაში, ბირთვის მახლობლად, დიპლოსომის სახით, ჩვეულებრივ, მდებარეობს უჯრედის ცენტრი (სურ. 119), არის მიტოქონდრიები — გლუვიკუნთოვან უჯრედში მიკროფოტოგრაფიებზე მოჩანს გლუვი

მემბრანის ბუშტუკების ჯგუფები, რომლებიც შეესაბამება გლუვის აპარატის კომპონენტებს, აგრეთვე ენდოპლაზმური რეტიკულუმის მემბრანები და თავისუფალი რიბოსომების ღიდი რაოდენობა. ციტოპლაზმას ავსებენ მიოფიბრილები, რომლებიც უჯრედის გასწვრივ გადაიან (სურ. 120). გლუვიკუნთოვანი უჯრედის პლაზმური მემბრანა აგებულია ელემენტარული მემბრანების ტიპის მიხედვით.

ერთეული გლუვიკუნთოვანი უჯრედები ძალიან იშვიათად გვხვდება



ტაბულა III. პირველადი სისხლძარღვი ბაჭის ჩანასახის სისხლძარღვოვანი ველიდან (ზემოთ) და სისხლძარღვი ბაჭის ჩანასახის საყვითრე პარკიდან (ქვემოთ): 1—ენდოთელი; 2—სისხლის პირველადი უჯრედი-ჰემოციტობლასტი; 3—პოლიკრომატოფილური ერითრობლასტი; 4—პირველადი ერითრობლასტის მიტოზი; 5—ბირთვის გამოდევნა ნორმობლასტიდან; 6—ერითროციტი.



ტაბულა IV. ძვლის წითელ ტვინში სისხლის ფორმირების ელემენტების განვითარების სხვადასხვა სტადიები: 1—ჰემოციტობლასტი; 2—ჰემოციტობლასტის მიტოზი; 3—ბაზოფილური პრომიელოციტი; 4—ბაზოფილური მიელოციტი; 5—ბაზოფილური მეტამიელოციტი; 6—ბაზოფილი; 7—ოქსიფილური პრომიელოციტი; 8—ოქსიფილური მიელოციტი; 9—ოქსიფილური მეტამიელოციტი; 10—ეოზინოფილი; 11—სპეციალური პრომიელოციტი; 12—სპეციალური მიელოციტი; 13—სპეციალური მეტამიელოციტი; 14—ნეიტროფილი; 15—პოლიქრომატოფილური ერითრობლასტი; 16—ერითრობლასტი; 17—ნორმოზობლასტი; 18—ერითროციტი; 19-20—მეგაკარიოციტი (ტვინის გიგანტური უჯრედი) და მისი მიტოზი.

(მაგალითად, ზოგიერთი სისხლძარღვების კედლებში, კანში). ჩვეულებრივ კი ისინი სხვადასხვა სისქის კონებს ქმნიან. ამასთან, უჯრედები კონებში ისეა განლაგებული, რომ ერთ-ერთი მათგანის გაფართოებული ნაწილი ეხება მეზობელი უჯრედების შევიწროებულ ნაწილს. მიკროსკოპულ პრეპარატში განივი განაკვეთი, რომელიც გაივლის ბირთვის შემცველი უჯრედის ცენტრალურ ნაწილში, ყოველთვის მონაცვლეობს უჯრედების უბირთვო ბოლო ნაწილების განაკვეთთან.

კონებში და მათ შორის გაღის თხელი შემავრთებელქსოვილოვანი ჩანათენები, რომელნიც დიდი რაოდენობით შეიცავენ ნაზ კოლაგენურ და ელასტიკურ ბოჭკოებს. ელასტიკური ბოჭკოები, თავისი ზამბარი-სებრი თვისებებით, განაპირობებენ გაჭიმული კუნთოვანი კონების დაბრუნებას საწყის მდგომარეობაში. შემავრთებელ ქსოვილში გაღიან ნერვები და სისხლძარღვები.

გლუვკუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვა რიტმულად და ძალიან ნელა ხდება. ამასთანაა დაკავშირებული სწორედ ამ კუნთების დიდი წინააღმდეგობა დაღლის მიმართ.

გლუვკუნთოვანი ქსოვილი მეზენქიმიდან აითარდება მიზენქიმური იმ ნაწილში, სადაც კუნთოვანი ქსოვილის ჩასახვა იწყება. უჯრედები ძლიერ გრძელდება. უახლოვდება ერთმანეთს და ერთი მიმართულებით ლაგდება. მათი ბირთვებიც გრძელდება და ტიპურ ჩხირისებრ ფორმას იღებს. ამ მომენტიდან მეზენქიმური ნერგი უკვე გარკვევით იყოფა ორ ნაწილად. ერთი მათგანი შედგება წაგრძელებულ თითისტარასებრი უჯრედებისაგან — მიობლასტებისაგან. რომლებიც კუნთოვან უჯრედებად გადაიქცევა. მეორე ნაწილი კი აითარდება უჯრედშორის შემავრთებელ ქსოვილოვან ჩანათენებად. მიობლასტებში იწყება მიოფიბრილთა დიფერენცირება. რომელთა რაოდენობა იქამდე მატულობს, ვიდრე ისინი მთელ ციტოპლაზმას არ ამოავსებენ. კუნთოვანი ნერგი დიდდება მეზენქიმური უჯრედების შემოერთების ხარჯზე. რომელნიც გამრავლებას განაგრძობენ და განიცდიან შემდეგ დიფერენცირებას.

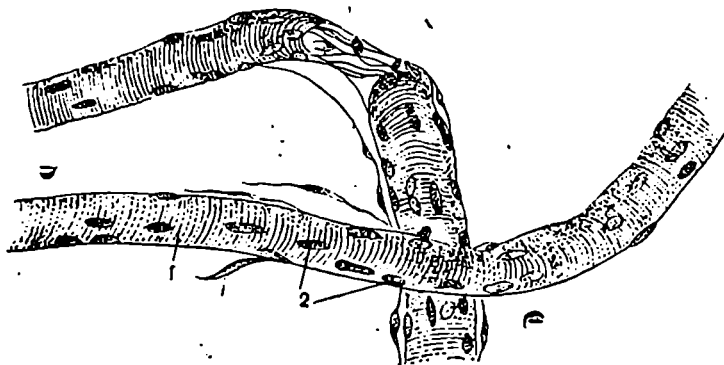
სხვადასხვა ორგანოში და ზოგჯერ ერთი ორგანოს სხვადასხვა ნაწილშიც კი (მაგალითად, ნაწლავის ირგვლივა და გასწვრივი მუსკულატურა) გლუვკუნთოვანი ქსოვილის განვითარება ერთდროულად არ მიმდინარეობს.

დაზიანებულ გლუვკუნთოვან მუსკულატურას აღდგენის უნარი შესწევს. თანაც, როგორც ჩანს, ახალი უჯრედების წარმოქმნა ხდება არა დიფერენცირებული შემავრთებელქსოვილოვანი ელემენტებისაგან, რომლებიც წარმოიქმნება მეზენქიმიდან, ასეთი მოსაზრება ეყრდნობა მთელ რიგ ექსპერიმენტულ მონაცემებს და პათო-ჰისტოლოგიურ დაკვირვებებს. მაგალითად, არტერიების გადაკვანძისას ცხოველებ-

ში წარმოიშობა დამატებითი, ეგრეთ წოდებული გვერდითი ანუ კოლატერალური სისხლის მიმოქცევა. ამავე დროს სისხლძარღვის კედლის გლუვკუნთოვანი უჯრედი არადიფერენცირებულ შემაერთებელქსოვილოვან ელემენტებისაგან წარმოიქმნება (ს. ი. შჩელკუნოვი.) ორგანიზმის გარეშე ზრდისას გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი ამჟღავნებს შემაერთებელქსოვილისათვის დამახასიათებელი ზრდის ტიპს.

შინაგანი ორგანოების გლუვკუნთოვან ქსოვილსა და შემაერთებელ ქსოვილს შორის ნათესაობას ადასტურებს საშვილოსნოს სიმსივნეზე წარმოებული პათო-ჰისტოლოგიური დაკვირვებები. აქ შესაძლებელი გახდა აღმოეჩინათ თანდათანობითი, გარდამავალი საფეხურები ტიპური მიომიდან (კუნთოვანი სიმსივნიდან), ფიბრომამდე, (შემაერთებელქსოვილოვანი წარმოშობის სიმსივნემდე) (მ. გლაზუნოვი).

ყველაფერი ეს იმას მოწმობს, რომ ყველგან, სადაც კი არსებობს შემაერთებელი ქსოვილის ნაკლებად დიფერენცირებული ელემენტები, შესაძლებელია გლუვი კუნთოვანი მუსკულატურის უჯრედების, ახლად წარმოქმნა.



სურ. 121. ორი განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკო:
1 — ციტოპლაზმა; 2 — ბირთვი.

განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი. განივზოლიანი კუნთის სტრუქტურული ელემენტი უკვე უჯრედი კი არა, ბოჭკოა, რომელიც ადვილად შეიძლება გამოეცალკეოთ მაცერაციით.

ბოჭკოს აქვს ცილინდრული ფორმა სწორი, გლუვი ზედაპირითა და მომრგვალებული ბოლოებით (სურ. 121). ადამიანის სახის მიმიკურ კუნთებსა და უმდაბლეს ხერხემლიანთა კუნთებში გვხვდება ბოჭკოები, რომლებიც ბოლოებში იტოტება. კუნთებში ბოჭკოები გასწვრივადაა გახლაგებული. მათი სიგრძე ერთნაირი არ არის და ზოგიერთ კუნთში 12,5 სმ აღწევს. მოკლე კუნთებში იგი ემთხვევა კუნთის სიგ-

რძეს, გრძელ კუნთებში კი, ჩვეულებრივ, კუნთის ბოლოს არ აღწევს. ბოჭკოთა სისქე 10 — 100 მმ-მდე მერყეობს.

ახლად გაგლეჯილი ბოჭკოს ზედაპირზე კარგად ჩანს ძაღზე თხელი გარსი — სარკოლემა (*Sarcos* — ხორცი, *lemma* — გარსი). ელექტრონული მიკროსკოპის მონაცემებით, იგი შედგება სამშრიათი პლაზმატი მემბრანისა და ზედაპირულად მდებარე ბაზალური მემბრანისაგან. ხერხემლიანი ცხოველების კუნთებში, ბაზალურ მემბრანაში აღინიშნება კოლაგენური ფიბრილები. სარკოლემის პლაზმური მემბრანა განსაზღვრული შუალედებით იკრება ბოჭკოს ციტოპლაზმაში (სარკოპლაზმაში) და გადაკვეთს ბოჭკოს. ამგვარად წარმოქმნილი განივი მილების სისტემა T-სისტემის სახელწოდებით არის ცნობილი. ასეთი აგებულება ხელს უწყობს კუნთოვან ბოჭკოში იმპულსების სწრაფ გავრცელებას.

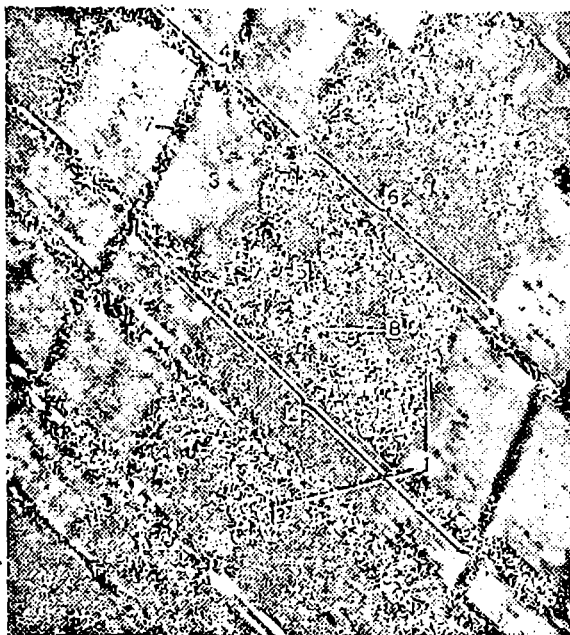
კუნთოვანი ბოჭკოს ძირითად მასას შეადგენს მიოფიბრილები, განლაგებული ციტოპლაზმაში. რომელმაც კუნთოვან ბოჭკოში სპეციალური სახელწოდება მიიღო — სარკოპლაზმა. ბოჭკოში მრავალი ბირთვია, რომელთა რაოდენობა ბოჭკოს სიგრძის მიხედვით შეიძლება რამოდენიმე ათეულს და ასეულსაც კი აღწევდეს. მაგრამ, მიუხედავად ამისა, ბირთვების საერთო მასა ბოჭკოს მასასთან შედარებით დიდი არ არის. ბირთვები, ჩვეულებრივ ოვალური ფორმისაა. ზოგჯერ ცოტა წაგრძელებული და ქრომატინის მცირე რაოდენობას შეიცავს. ფრინველების, იუძემწოვრებისა და ადამიანის კუნთოვან ბოჭკოებში ბირთვები ბოჭკოს ზედაპირთან ახლოს არის განლაგებული. ე. ი. პერიფერიული მდებარეობა აქვს. რაც შეეხება უმდაბლეს ხერხემლიანებს და ყველა უხერხემლოებს, ზოგ მათგანში ბირთვები განაწილებულია ბოჭკოს მთელ სისქეში, ზოგჯერ კი მათ მხოლოდ ცენტრალურში ადგილი უკავიათ.

ელექტრონულ მიკროსკოპით კვლევისას სარკოპლაზმაში გამოვლინებულია მემბრანებით შემოსაზღვრული მილებისა და ცისტერნების კარგად განვითარებული სისტემა. სხვა უჯრედების ენდოპლაზმურ რეტიკულუმთან მსგავსების გამო მას სარკოპლაზმური რეტიკულუმში ეწოდება. მასში სინთეზდება გლიკოგენი. იგი შეიცავს კალციუმის იონებს. რეტიკულუმის მილები და ცისტერნები განლაგებულია კუნთოვანი ბოჭკოს გასწვრივ, მიოფიბრილებთან განსაზღვრულ კავშირში, T-სისტემის მილაკების გავლის ადგილებში სარკოპლაზმური რეტიკულუმის კომპონენტები ქმნიან მათთან მჭიდრო კონტაქტს, რითაც იქმნება ერთიანი გამტარი სისტემა, დაკავშირებული ბოჭკოს პლაზმურ მემბრანასთან.

ელექტრონული მიკროსკოპით გამოვლენილ სარკოპლაზმის სუბმიკროსკოპული ორგანიზაცია უზრუნველყოფს კუნთოვანი ბოჭკოს

ზედაპირიდან იმპულსების გატარებას და მათ სწრაფ გავრცელებას ბოქკოს შიგნით.

კუნთოვან ბოქკოში აღინიშნება მიტოქონდრიების დიდი რაოდენობა, რომელთაც აქ სარკოსომები ეწოდება. მათში მქანგავი ფერმენტების დიდი რაოდენობით შემცველობის გამო სარკოსომები ისეთსავე მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ჟანგვით ცვლასა და ენერჯის წარმოქმნაში, როგორც სხვა სახის უჯრედებში — მიტოქონდრიებში. სარკოსომები გააჩნია ყველანაირი ტიპის კუნთს, მაგრამ სხვადასხვა რაოდენობით, რაც უფრო მაღალია კუნთის მოძრაობითი აქტივობა, მით ინტენსიურია მასში ნივთიერებათა ცვლა და მით მეტია სარკოსომების რიცხვი.



სურ. 122. განივხოლიანი კუნთოვანი ბოქკოების ფიბრილები. აქსოლოტნის ჩონჩხის კუნთის ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია:
 1 — განივხოლიანი მიოფიბრილები; 2 — სარკომერი; 3 — ი დისკოს ნახევარი;
 4 — ი დისკო; 5 — ა დისკოს ნახევარი; 6 — ა დისკო; 7 — ტელოფრაგმა;
 8 — მეზოფრაგმა.

ციტოპლაზმა შეიცავს სხვადასხვა ჩანართს. განსაკუთრებით ბევრია გლიკოგენი, გლიკოგენი ენერჯის ძირითადი წყაროა, კუნთების შეკუმშვისას აღინიშნება აგრეთვე ცხიმიც.

ფუნქციონალურად ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი სტრუქტურ-

რული ელემენტია მიოფიბრილები, რომელნიც აპირობებენ კუმშვადობას. გლუვი კუნთებისაგან განსხვავებით განივზოლიან კუნთებში მიოფიბრილები არაერთგვაროვანია; ამით შეიძლება აიხსნას მათი განივზოლიანობა.

კუნთოვან ბოჭკოში მიოფიბრილები ქმნიან კონას, რომელიც მიიმართება ბოჭკოს ერთი ბოლოდან მეორისაკენ. მიოფიბრილის სისქე, ცხოველთა უმეტესობაში, მერყეობს 0,5-დან 2 მმკდე.

ყოველი მიოფიბრილი შედგება დისკოებისაგან (ფირფიტებისაგან), რომლებიც სწორად მონაცვლეობენ, და ერთმანეთისაგან ფიზიკო-ქიმიური თვისებებით განსხვავდებიან. ზოგი მათგანი ოპტიკურად ან იზოტროპულია, ამიტომ გამავალ სინათლეში მუქად მოჩანს; მათ აღნიშნავენ ასოთი — ა. ზოგი იზოტროპულია — ნათელი, და აღინიშნება ასოთი — ი. დისკოები თავის მხრივ, მემბრანით გაყოფილია ორ ნაწილად. ა დისკოში ეს მემბრანა აღინიშნება მ-თი. (მეზოფრაგმა), ი დისკოში — ტ-თი (ტელოფრაგმა). ყველა ფიბრილში მუქი დისკოები ლაგდება მუქის დონეზე, ხოლო ნათელი — ნათელის დონეზე, ამის გამო ბოჭკო გამოიყურება განივზოლიანად (სურ. 122).

ყოველი მიოფიბრილი დაყოფილია სეგმენტებად — სარკომერებად. ვინაიდან სარკომერების საზღვრები წარმოდგენილია ტელოფრაგმებით, რომლებიც გადიან ი დისკოს შუა ნაწილში, ამიტომ ყოველი სარკომერი შეიცავს ი დისკოს ორ ნახევარს და მათ შუა მოთავსებულ ა დისკოს.

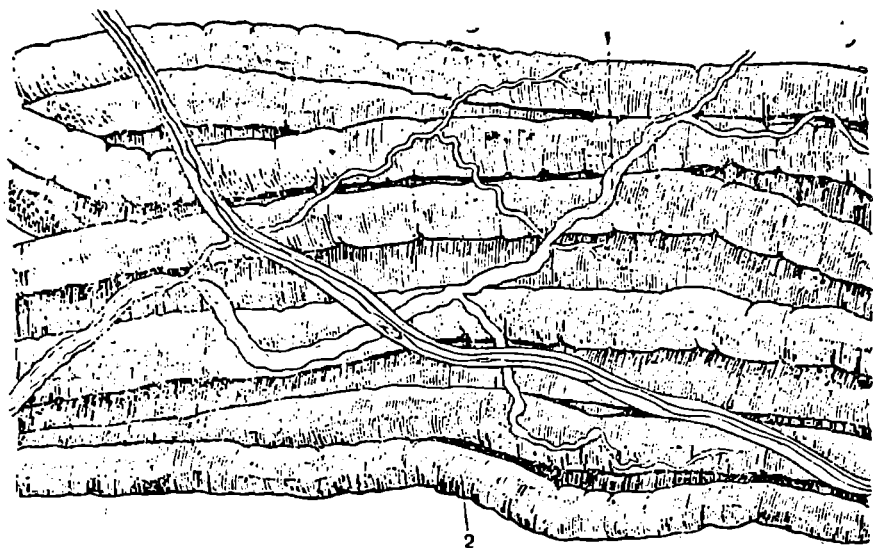
ელექტრონული მიკროსკოპის დახმარებით გამოვლინდა მიოფიბრილების უნატიფესი აგებულება. რომელიც ჩვეულებრივ მიკროსკოპში არ ჩანს. აღმოჩნდა, რომ მიოფიბრილები შედგება პროტოფიბრილებისაგან. მათ შორის არის მსხვილიც და წვრილიც. პირველს მიეკუთვნება პროტოფიბრილები, დიამეტ-

რით 100 Å, ხოლო მეორეს — 50 Å მქონე პროტოფიბრილები. ბოჭკოებს ახასიათებს მუქი და ნათელი ზოლების პერიოდულობა, რაც კარგად ჩანს აქსოლოტლის მიოფიბრილების ელექტროგრამებზე (სურ. 122) (ვ. პ. გილევი). დადასტურებულია მუქი და ნათელი დისკოების და მათი გადამკვეთი ტ და მ მემბრანების მონაცვლეობა და აგრეთვე მათი კავშირი სარკოპლაზმასთან. ელექტროგრაფაზე ტ მემბრანები უფრო მსხვილად და მკვეთრად გამოიყურება, ვიდრე მ მემბრანები და წარმოადგენენ განივზოლიანობის ყველაზე მდგრად ელემენტებს.

მიოფიბრილების შედარებითმა სუბმიკროსკოპულმა კვლევამ გამოამჟღავნა მათი აგებულების საოცარი მსგავსება ყველა ცხოველში: ძუძუმწოვრებში, ფრინველებში, ქვეწარმავლებში, ამფიბიებში, მწე-

რებში. კობონაირებში. განსხვავებას, კუნთოვანი ბოჭკოების აგებულების თვალსაზრისით. ქმნის ბირთვებისა და სარკოსომების მდებარეობა, სარკოპლაზმატური რეტიკულუმის სტრუქტურა, ე. ი. ის ელემენტები, რომლებსაც ტროფული მნიშვნელობა აქვთ.

ელექტრონული მიკროსკოპის მეთოდით ნათლად გამოვლინდა მიოფიბრილების განივი მოხაზულობის ცვლილება შეკუმშვის დროს. ამ პროცესის დასაწყისიდანვე ი დისკოს პროტოფიბრილები შედიან ა დისკოს პროტოფიბრილებს შორის, ამავე დროს რაც უფრო ძლიერია შეკუმშვა, მით უფრო ღრმად შედიან ისინი. ამის შემდეგ ი დისკო მცირდება და შეკუმშვის დასასრულს ქრება.

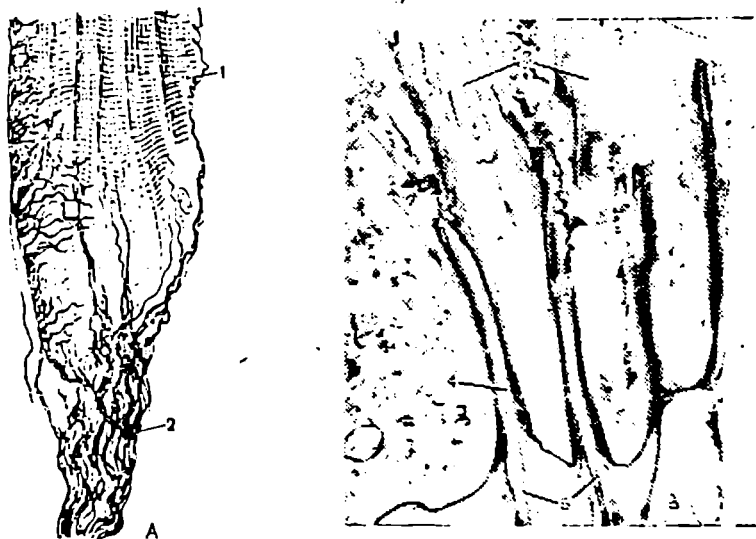


სურ. 123. განივზოლიანი კუნთის გასწვრივი კრილი:
1 — ნერველი ბოჭკო; 2 — კუნთოვანი ბოჭკო.

ჩონჩხის კუნთის აგებულება. ისევე როგორც მყესს, ჩონჩხის განივზოლიან კუნთსაც რთული კონის აგებულება აქვს. კუნთოვან ბოჭკოთა ჯგუფები ერთიანდება კონებად, ჯერ პირველი რიგის. მერე მეორე, მესამე და შემდეგი რიგების კონებად. პირველი რიგის კონებს შორის ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილია, რომელიც მტკიცედ აკავშირებს მათ ერთმანეთთან. მეორე და შემდეგი რიგების კონები ერთიანდება უფრო მკვრივი შემაერთებელქსოვილოვანი ჩანაფენებით, რომელიც გადადის კუნთის მთლიან მფარავ მკვრივ გარსში. შემაერთებელ ქსოვილში გადის სისხლძარღვები, რომლებიც კვებავენ კუნთს, და ნერვები, რომლებიც გადასცემენ გაღიზიანებას

(სურ. 123). ამგვარად, კუნთს ქმნიან სტრუქტურული ელემენტები, კუნთოვანი ბოჭკოები და შემაერთებული ქსოვილი. კუნთს ორგანოს მნიშვნელობა აქვს.

კუნთები ემაგრებიან ჩონჩხს მყესების საშუალებით.



სურ. 124. მყესის შეერთება კუნთოვან ბოჭკოებთან (ა) და განივბოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს შეერთება მყესის კოლაგენურ ფიბრილებთან (ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია) (ბ):
1 — კუნთი; 2 — მყესი; 3 — განივბოლიანი მიოფიბრილი; 4 — სარკოლემის შეზღვევა; 5 — მყესის კოლაგენური ფიბრილები.

ვინაიდან კუნთი წარმოადგენს ორგანოს, რომელსაც მოძრაობაში მოჰყავს სხეულის სხვადასხვა ნაწილი, ამიტომ მის კავშირს მყესებთან, რომლებითაც იგი ძვალს ემაგრება, არსებითი მნიშვნელობა აქვს (სურ. 124). მაგრამ თუ როგორ ხორციელდება ეს კავშირი, სადაო აღმოჩნდა. ელექტრონული მიკროსკოპით კვლევამ ვერ გამოავლინა კოლაგენური ფიბრილების შეკრა კუნთოვან ბოჭკოში, როგორც ამას წინათ ვარაუდობდნენ. ნაჩვენებია, რომ სარკოლემა ბოჭკოს ბოლოებზე ქმნის თითისებრ გამონაზარდებს, რომელთა შორისაც შედის მყესების კოლაგენური ბოჭკოები (სურ. 124).

კუნთების სიდიდე გაზომვებით იცვლება. ვარჯიშის გამო ისინი, სქელდებიან. ზუსტმა პისტოლოგიურმა კვლევამ ცხადყო,

რომ კუნთის გადიდებისას მსხვილდება კუნთის ცალკეული ბოჭკოები. რაოდენობა კი იგივე რჩება. თუ კუნთი არ ფუნქციონირებს (მაგალითად, ნერვის გადაჭრის დროს), იგი თხელდება და თანდათანობით ატროფირდება ბოჭკოების დაწვრილების გამო. კუნთის მუშაობის დროებით შეწყვეტის დროს ადგილი აქვს მის ნაწილობრივ ატროფიას და მუშაობის უნარი ადვილად აღდგება ხოლმე.

განივზოლიანი კუნთების განვითარება. განივზოლიანი კუნთების განვითარება ყველა ცხოველში ერთნაირად არ მიმდინარეობს. მაგრამ მათი წარმოქმნის წყაროს ერთი და იგივე მიოტომური მასალა წარმოადგენს და მხოლოდ თავის ზოგიერთი კუნთი, გლუვი კუნთების მსგავსად, მეზენქიმიდან ვითარდება.

კუნთოვანი ბოჭკოები ყალიბდება მიობლასტური ქსოვილიდან, რომლის უჯრედებში — მიობლასტებში — ბირთვების გაძლიერებული გამრავლება ხდება ციტოპლაზმის გაყოფის გარეშე. წარმოიქმნება მრავალბირთვიანი ბოჭკო, რომლის ცოტოპლაზმაში ჩნდება ჯერ ერთგვაროვანი მიოფიბრილები. უფრო გვიან სარკოპლაზმაში შეინიშნება თხელი ტიხრები, რომელთა შორის განსაზღვრული ინტერვალებია და რომლებიც ბოჭკოების პერპენდიკულარულნი არიან. ისინი ვითარდება მეზო-და ტელოფრაგმებად. ამის შემდეგ, მიოფიბრალებში იწყება ნათელი და მუქი დისკოების დიფერენცირება.

თავდაპირველად მიოფიბრილები მდებარეობენ განვითარებადი ბოჭკოების მხოლოდ პერიფერიულ უბნებში; მათი რაოდენობრივი ზრდა იწვევს მთელი ბოჭკოს ამოვსებას. ბირთვები, ჯერ ცენტრში იმყოფება. შემდეგ პერიფერიისაკენ გადაინაცვლებს. ასე წარმოსდგება ტიპური განივზოლიანი ბოჭკო. განვითარებად ბოჭკოებს შორის ჩაზრდილი შემაერთებელი ქსოვილი ჩანაფენებს ქმნის.

მოზრდილ ორგანიზმში კუნთი უჯრედოვან ელემენტებს არ შეიცავს და ახალი ბოჭკოების წარმოქმნა დაშლილი ბოჭკოების რთული გარდაქმნების გზით ხდება.

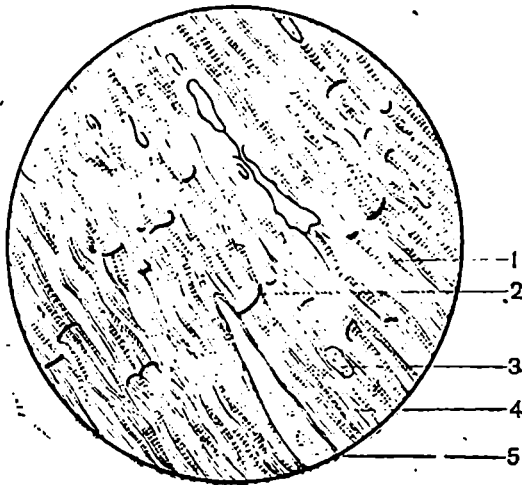
განივზოლიანი მუსკულატურის რეგენერაციას თან სდევს კუნთოვანი ქსოვილის მნიშვნელოვანი დაშლა. დაზიანების ადგილას დეგენერაციას განიცდის კუნთოვანი ბოჭკოს ყველა ნაწილი: მიოფიბრილები, სარკოპლაზმა და ბირთვები. დაზიანებული კუნთოვანი ბოჭკოს ასეთი დედიფერენცირების შემდეგ რეგენერაციის პროცესი ორი გზით მიმდინარეობს: ან კვირტის წარმოქმნით ან კუნთის სპეციალური ელემენტების, ე. წ. მიობლასტების დიფერენცირების შედეგად.

პირველ შემთხვევაში დაზიანებულ ბოჭკოს ბოლოზე სარკოპლაზმისა და ბირთვებისაგან წარმოიქმნება კვირტი. ბირთვები მასში ინტენსიურად მრავლდებიან. კვირტი დიდდება და შემაერთებელ

ქსოვილთან ერთად ჩაიზრდება დაზიანების კერაში. კვირტში თანდა-
თანობით დიფერენცირებას იწყებს მიოფიბრილები, რომლებიც ძვე-
ლი დაუშლელი მიოფიბრილების ბოლოებს უერთდება. აღდგენილი
კუნთი ხასიათდება მიოფიბრილების უწყსრიგო განლაგებით.

მეორე შემთხვევაში დაშლილი კუნთოვანი ბოჭკოებიდან მიობლას-
ტები წარმოიქმნება. მიობლასტები ბირთვების გაყოფის გზით გარდა-
იქმნება მრავალბირთვიან წაგრძელებულ წარმონაქმნებად. მათში იწყე-
ბა ფიბრილების დიფერენცირება და ისინი გადაიქცევიან ტიპურ
კუნთოვან ბოჭკოებად, რომლებიც ენაცვლებიან დაზიანებულ უბანს.

მაგრამ განივზოლიანი კუნთების სრული რეგენერაცია ხდება მხო-
ლოდ უმდაბლეს ხერხემლიანებში — თევზებსა და ანფიბიებში. ეს
მოვლენა ძუძუმწოვრებშიც აღინიშნება, მაგრამ აქ იგი შეზღუდულია.



სურ. 125. გელის კუნთოვანი ქსოვილი:
1 — კუნთოვანი უკრელი; 2 — ჩართული ფირფიტა;
3 — ბირთვი; 4 — საოკოლაზმა; 5 — სისხლძარღვი.

გაურკვეველი რჩებოდა, რით იყო განპირობებული ეს: ძუძუმწოვ-
რების კუნთოვანი ბოჭკოების აღდგენითი უნარის შეზღუდულობით
თუ იმ პირობებით, რომლებშიც აღდგენა ხდება. უეჭველია, რომ
დაზიანების კერაში აღმოცენებული ნაწიბუროვანი ქსოვილი აფერხებს
კუნთოვანი ელემენტების ზრდას, მაგრამ გადამწყვეტი მნიშვნელობა
როგორც გამოირკვა, აღდგენილი ქსოვილის დაკიმულობის ფაქტორს
ჰქონია. დაკიმულობისას დეფექტის ამომვსებ ნაწიბუროვან ქსოვილში
შემეაერთებელქსოვილოვანი ბოჭკოები წესიერად ლაგდება. ეს კი
აღდგენის პროცესში მყოფი კუნთოვანი ელემენტებისათვის ზრდისა
და დიფერენცირების ხელსაყრელ პირობებს ქმნის, ვინაიდან ამ ელე-

მენტების განლაგებაც დაჭიმულობის ხაზების გასწვრივ ჰდება და დაზიანებული კუნთიც სავსებით აღადგენს თავის სტრუქტურას. ამგვარად, ძუძუმწოვრებში განივზოლიანი მუსკულატურის რეგენერაციის უნარის შეზღუდვას უფრო ის არახელსაყრელი პირობები იწვევს, რომელშიც ეს პროცესი მიმდინარეობს, ვიდრე კუნთოვან ბოჭკოებში აღდგენითი უნარიანობის დაქვეითება.

გულის კუნთის აგებულება. კუმშვადი ელემენტების სტრუქტურის მიხედვით, გულის კუნთი განივზოლიანი კუნთის მსგავსია, მაგრამ თავისი ფიზიოლოგიური თვისებებით განხვავდება მისგან: იგი გლუვი მუსკულატურის მსგავსად, ხასიათდება რიტმული შეკუმშვის თვისებით. გარდა ამისა, ზოგიერთი თავისებურება ახასიათებს გულის კუნთის აგებულებასაც. მისი სტრუქტურული თავისებურება იმაში გამოიხატება, რომ აქვს ჩართული ზოლები, რომლებიც კუნთოვან ბოჭკოებს გარდიგარდმო კვეთენ. ეს ზოლები გადის მიოფიბრილების კონების სხვადასხვა ცონეზე და თავისებურ ბადისებრ სტრუქტურას ქმნის (სურ. 125).

ჩართული ზოლების მნიშვნელობა დიდხანს გაურკვეველი და საკამათო იყო. იგი ელექტრონულმა მიკროსკოპიამ ამოხსნა. დადგენილი იქნა, რომ ზოლები წარმოქმნილია ორი მეზობელი კუნთოვანი უჯრედის პლაზმური მემბრანებით; რომლებიც გაყოფილია უჯრედშორისი სივრცეებით. ამ შრეში მიოფიბრილები არ გადის და არავითარი ნიშანი არ არსებობს იმისი, რომ ისინი განუწყვეტლივ გადადიოდნენ ერთი უჯრედიდან მეორეში. ამგვარად, დადასტურდა ის ვარაუდი, რომ ჩართული ზოლებით შემოსაზღვრული ტერიტორიები წარმოადგენენ ცალკეულ უჯრედებს.

ძუძუმწოვართა გულის კუნთის უჯრედებში ერთი ბირთვია, რომელიც მოთავსებულია უჯრედის ცენტრში, მის მახლობლად კი განლაგებულია გოლჯის აპარატის ელემენტები. ამ უჯრედებისათვის დამახასიათებელია სარკოპლაზმის მაღალი შემცველობა, რომელიც დაკავშირებულია გულის კუნთის შეუწყვეტელ აქტიურობასა და მასში მეტაბოლური პროცესების ინტენსიურ მიმდინარეობასთან.

1

§ 27. ნერვული ქსოვილი

ნერვული სისტემის ზოგადი დახასიათება. ნერვული სისტემის საშუალებით მყარდება ურთიერთკავშირი სხეულის სხვადასხვა ორგანოს შორის. იგი არეგულირებს და კოორდინაციას უკეთებს მათ

მოქმედებას, მთელი ორგანიზმის, როგორც მთლიანი სისტემის მოქმედებას უფარდებს მარად ცვალებად გარემო პირობებს.

როგორც უკვე ვიცი, ორგანიზმის უნარი უპასუხოს გარეგან გაღიზიანებას (გაღიზიანებადობას), ცოცხალი ნივთიერების ერთ-ერთი ფუნქციაა. გარეგან გაღიზიანებაზე ორგანიზმის საპასუხო რეაქციას, რომელიც ნერვული სისტემის მეშვეობით ხორციელდება, რეფლექსი ეწოდება. გარეგანი გაღიზიანება მოქმედებს რა ორგანიზმის პერიფერიულ ნაწილებში მდებარე ნერვულ დაბოლოებებზე, იწვევს მათ აგზნებას. რომელიც ცენტრისკენული ნერვით მიიმართება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. აქ აგზნება გადაეცემა ცენტრიდანულ ნერვს, მისი საშუალებით აღწევს ორგანოს და იწვევს მის მოქმედებას. გზას, რომელსაც გაივლის აგზნება რეფლექსის რკალი ეწოდება.

რეფლექსების საშუალებით ხდება ორგანიზმის შეგუება გარემოსთან. „ცხოველური ორგანიზმი, როგორც სისტემა არსებობს მის გარემომცველ ბუნებაში მხოლოდ ამ სისტემის გარემოსთან განუწყვეტელი გაწონასწორების წყალობით, ე. ი. ცოცხალი სისტემის გარკვეული რეაქციების წყალობით გარედან მოქმედ გაღიზიანებებზე, რაც მალა მდგომ ცხოველებში ხორციელდება უპირატესად ნერვული სისტემის მეშვეობით რეფლექსების სახით“¹.

ნერვულმა სისტემამ ცხოველთა ფილოგენეზური განვითარების პროცესში ხანგრძლივი ევოლუცია განვლო: მათი ორგანიზაციის გართულებასთან ერთად მიმდინარეობდა ნერვული სისტემისა და გარემოს ზემოქმედებაზე ორგანიზმის საპასუხო რეაქციების ფორმათა გართულება.

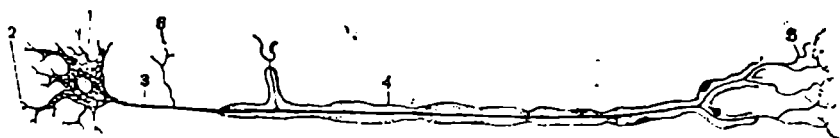
პირველადი მგრძნობიარე უჯრედები ჩნდება ნაწლავლრუიანთა ექტოდერმასა და ენტოდერმაში. მარტივად დიფერენცირებული და მთელ სხეულში გაბნეული ეს უჯრედები ქმნიან დიფუზურ ნერვულ სისტემას.

ასეთი პრიმიტიული ნერვული სისტემის გართულების გზა მდგომარეობდა სხეულის გარკვეულ ნაწილში ნერვული ელემენტების კონცენტრაციაში. რამაც ნერვული ცენტრების წარმოქმნა გამოიწვია. პრიმიტიულად აგებულ ცხოველებს ნერვული ცენტრები მოთავსებული აქვთ ნერვულ ღეროებში.

შემდგომი ევოლუციის პროცესში-~~ნერვული~~ უჯრედები თავს იყრიან ნერვულ კვანძებში (განგლიებში), რომლებიც წარმოშობენ ძეწყვისებარ ნერვულ სისტემას (უხერხემლოთა უმრავლესობა).

¹ И. П. Павлов. Полное собрание сочинений, т. III, кн. 2, Изд-во АН СССР, 1951, стр. 324.

ქორდიანებს უვითარდებათ ნერვული მილი, რომელიც თავისა და ზურგის ტვინისაგან შედგება. ნერვული სისტემა იყოფა: ცენტრალურ განყოფილებად, რომელშიც შედის თავისა და ზურგის ტვინი. იგი მოიცავს სხვადასხვა ტიპის ნერვული უჯრედების დიდ რაოდენობას, და პერიფერიულ განყოფილებად, რომელსაც ნერვები და მათი დაბოლოებები შეადგენენ. ნერვული უჯრედების მცირე რაოდენობა თავმოყრილია ნერვულ კვანძებში — განგლიებში, რომლებიც სხეულის სხვადასხვა ნაწილში მდებარეობენ და ნერვული სისტემის პერიფერიულ განყოფილებაში შედიან. გარდა ამისა, ნერვულ სისტემას ყოფენ სომატურ ნერვულ სისტემად, რომელიც მოძრაობითი ორგანოების ინერციას ახდენს. და ვეგეტატიურ ნერვულ სისტემად, რომელიც აწა-



სურ. 126. ნეირონის სქემა:

1 — უჯრედის სხეული ბირთვით; 2 — დენდრიტები; 3 — აქსონი; 4 — გარსი; 5 — საბოლოო დატოტიანება; 6 — კოლატერი.

რძობებს ყველა შინაგან ორგანოს. ინერვაციას. ორივე ნაწილი განუყოფელ ერთიანობაშია თავისი მოქმედების დროს.

ნერვული სისტემა შედგება ელემენტებისაგან, რომელნიც ემსახურებიან გარეგანი გაღიზიანების მიღებას და მათ გადაცემას ორგანიზმში. მის ძირითად ელემენტს ნერვული უჯრედი — ნეირონი წარმოადგენს. ნეირონი ყოველთვის აღჭურვილია მორჩებით, რომლებიც ავზნების გამტართა როლს ასრულებენ. მორჩების საშუალებით ნეირონები ახორციელებენ კავშირს ორგანოებსა და ცენტრალურ ნერვულ სისტემას შორის. გარდა ამისა, არჩევენ ნეიროგლიას — საყრდენი და ტროფიკული მნიშვნელობის დამხმარე ქსოვილს.

ნეირონი. ნეირონი არის რთულად აგებული მაღალსპეციალიზებული უჯრედი, რომელიც მიიღებს რა გაღიზიანებას, გადაამუშავებს მას და გადასცემს სხეულის სხვადასხვა ორგანოს. ნეირონის რთული ფუნქციური მნიშვნელობა აპირობებს მისი აგებულების თავისებურებას. მასში არჩევენ სხეულს და მორჩებს: აქსონს (*axis*—ღერძი) ანუ ნეირიტს და დენდრიტებს (*dendron*—ხე) (სურ. 126).

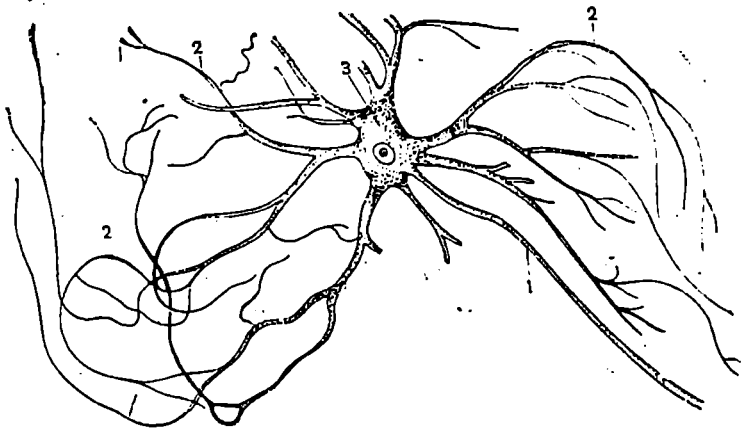
ნეირონის სხეული შეიცავს პლაზმას, ბირთვს, ორგანოიდებს და სპეციალურ სტრუქტურებს, რომლებიც მხოლოდ მისთვის არის დამახასიათებელი.

აქსონი ანუ ნეირიტი უჯრედში მხოლოდ ერთია. იგი გამო-

ირჩევა თავისი დიდი სიგრძით, რომელიც სანტიმეტრებით იზომება და შეიძლება 1—1,5 მეტრსაც კი მიაღწიოს. იგი წვრილი მორჩია და მთელ სიგრძეზე დაახლოებით ერთნაირი სისქისაა. მისგან იწყება გვერდითი მორჩები (კოლატერალები). აქსონის ბოლო ნაწილი მოკლე წვრილ ტოტებად იშლება.

დენდრიტები მეტად დართვილი და ნაკლები სიგრძის მორჩებია. ისინი ნეირონის სხეულის გაგრძელებაა, იწყება ფართო ფუძით და თანდათანობით ვიწროვდება მათი რიცხვი სხვადასხვაა.

ნეირონის მორფოლოგიური დახასიათება, უპირველეს ყოვლისა, განისაზღვრება მისგან გამოსული მორჩების რაოდენობით. ამ ნიშნის



სურ. 127. მულტიპოლარული ნეირონი ბროხის ჩანასახის ზურგის ტვინიდან: 1—აქსონი; 2—დენდრიტები; 3—უჯრედის სხეული ბირთვით.

მიხედვით ნეირონებს არჩევენ: მულტიპოლარულს (მრავალპოლუსიანს)—მორჩების დიდი რაოდენობით; ბიპოლარულს (ორპოლუსიანს)—ორი მორჩით; უნიპოლარულს (ერთპოლუსიანს)—ერთი მორჩით. უნიპოლარული და ბიპოლარული უჯრედები ჩვეულებრივ მრგვალია ან ოვალური, მაშინ, როდესაც მულტიპოლარულებს აქვთ უსწორმასწორო მრავალკუთხოვანი ფორმა.

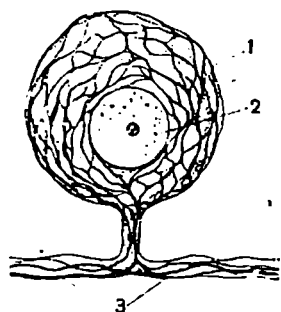
მულტიპოლარული ნეირონის მორჩებს სხვადასხვა მი-



სურ. 128. ბიპოლარული ნეირონი კრიკინას ლარვის კანიდან: 1—ოჯრედის სხეული; 2—დენდრიტი; 3—აქსონი.

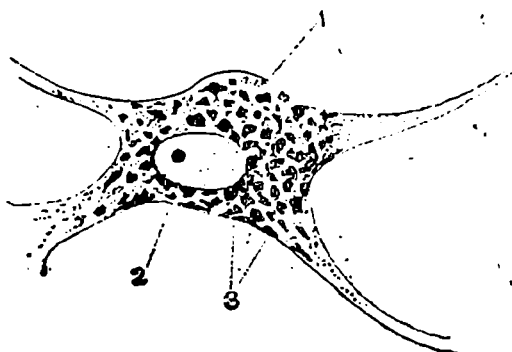
მართლებს აქვს, ამასთან მასში ყოველთვის არჩევენ ერთ აქსონს, დანარჩენი — დენდრიტებია. დენდრიტები შეიძლება იმდენად ბევრი იყოს, რომ ზოგჯერ მათი მოცულობა რამოდენიმეჯერ აღემატება ნეირონის სხეულის მოცულობას. ტიპური მულტიპოლარული უჯრედის მაგალითია ზურგის ტვინის მამოძრავებელი ნეირონი (სურ. 127). ამ ნეირონის ძალიან გრძელი აქსონი გამოდის ტვინიდან და ნერვის შემაღვენლობაში აღწევს. კუნთს, სადაც საბოლოოდ აპარატს ქმნის. ამ ნეირონის დენდრიტები ტვინის რუხ ნივთიერებაში ძლიერ იტოტება და სხვა ნერვული უჯრედების მორჩებს ეხება.

ბიპოლარული ნეირონის მორჩები გამოდიან უჯრე-



სურ. 129. უნიპოლარული ნეირონი:

1 — უჯრედის სხეული;
2 — ბირთვი; 3 — მორჩები.



სურ. 130. ტიპობრივი ნივთიერება ზურგის ტვინის მულტიპოლარული ნერვული უჯრედში:
1 — უჯრედის სხეული; 2 — ბირთვი; 3 — ტიპობრივი ნივთიერების ბელტები.

დის მოპირდაპირე პოლუსებიდან. ამათგან ერთი მორჩის საშუალებით — დენდრიტით — აგზნება პერიფერიიდან გადაეცემა უჯრედში, ხოლო მეორეთი — აქსონით — მიემართება ტვინში. ბიპოლარული ნეირონის მაგალითია მგრძნობიარე უჯრედები ყნოსვის ორგანოებში. ხერხემლიანთა თვალის ბადურაში და აგრეთვე მწერების კანში (სურ. 128).

უნიპოლარულ ნეირონს აქვს ერთადერთი მორჩი. ამ უჯრედის ცოტა მოშორებით იგი ორ ტოტად იყოფა (სურ. 129). ერთი მათგანი მიემართება რომელიმე ორგანოსკენ, ხოლო მეორე — ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. ასეთი ნეირონის განვითარების დროს თავდაპირველად ადგილი აქვს ორი მორჩის ჩასახვას, რომლებიც შემდეგში თავისი ფუნქციებით შეეზრდებიან ერთმანეთს და დასაწყისში ბიპოლარული ნეირონი ცრუ უნიპოლარულ ნეირო-

ნად იქცევა. ასეთი ნეირონები ახასიათებს უმაღლეს ხერხემლიანთა სპინალურ კვანძებს.

ბირთვი ნერვულ უჯრედში მრგვალი ან ოვალური და თითქმის ყოველთვის უკავია ცენტრალური მდებარეობა. კარიოლიმფაში აღინიშნება მცირე რაოდენობით ქრომატინის მარცვლები, მკვეთრად მოხაზულია საკმაოდ მსხვილი ბირთვაკი. ბირთვის გარსი, ელექტრონული მიკროსკოპის მონაცემებით, შედგება ორი მემბრანისაგან; რომლებიც ალაგ-ალაგ შეერთებულია და ფორმებს ქმნის. მომწიფებული ნერვული უჯრედების თავისებურება ის არის, რომ მათ მიტოზური გაყოფის უნარი არ გააჩნიათ.

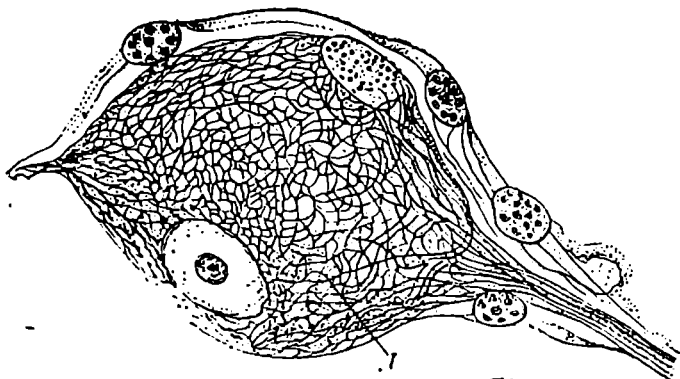
ორგანოიდები ნეირონებში მრავლად მოიპოვება, რაც ალბათ დაკავშირებულია ამ უჯრედების მაღალ აქტიურობასთან. ყველა უჯრედებისათვის დამახასიათებელი ორგანოიდებიდან, აქ კარგად არის განვითარებული გოლჯის აპარატი. ზოგიერთ უჯრედში, სინათლის მიკროსკოპით კვლევისას, გოლჯის აპარატი კალათის ფორმისაა და ბირთვის ირგვლივ არის განლაგებული, ზოგიერთში კი იგი დანაწევრებულია და გაფანტული მთელ უჯრედში პერიფერიული მიდამოების გარდა. არის მონაცემები, რომ დაზიანების დროს გოლჯის აპარატი ნაწილებად იშლება. ციტოპლაზმა დიდი რაოდენობით შეიცავს მიტოქონდრიებს. ნათხემის ზოგიერთ უჯრედში ნახულობენ ცენტრიოლებს, რომლებიც თავისა და ზურგის ტვინის ნეირონთა უმრავლესობაში არ აღინიშნება, ალბათ მიტოზური გაყოფის უნარის დაკარგვასთან დაკავშირებით. ნეირონებში აღმოჩენილია პიგმენტი და სამარაგო 'საკვები ნივთიერებანი: გლიკოგენი და ლიპიდები.

ნერვული უჯრედის სპეციფიკური წარმონაქმნია ტიგროიდული ნივთიერება და ნეიროფიბრილები.

ტიგროიდული ნივთიერება (ტიგროიდი ანუ ნილის ნივთიერება) მოთავსებულია ნერვული უჯრედის სხეულსა და დენდრიტების საწყის ნაწილში. აქსონებში იგი არ აღინიშნება. სინათლის მიკროსკოპით კვლევისას ტიგროიდი მოჩანს როგორც ბაზოფილური ნივთიერების გროვა ბელტების და მარცვლების სახით. მსხვილი ბელტები ციტოპლაზმას ლაქებიან შესახედაობას აძლევენ (სურ. 130). ელექტრონული მიკროსკოპის დახმარებით დადგენილია, რომ ტიგროიდული ნივთიერება წარმოადგენს ძალზე განვითარებულ ენდოპლაზმურ რეტიკულუმს, რომლის სტრუქტურა ისეა, როგორც სხვა უჯრედებში. რეტიკულუმი შედგება მემბრანების სისტემებისაგან.

მემბრანები შემოსაზღვრავენ $100-300 \text{ \AA}$ დიამეტრის ნუკლეოპორტიდული გრანულების — რიბოსომების დიდი რაოდენობის მქონე ცისტერნებს. რწმ-ას მაღალი შემცველობა აპირობებს ტიგროიდის ბაზოფილიას. ტიგროიდი შეიცავს აგრეთვე ცილას.

ტიგროიდული ნივთიერება — ნერვული უჯრედის აუცილებელი წარმონაქმნია. რომელიც მისი ფუნქციონალური მდგომარეობის შესაბამისად ადვილად „ცვდება“. კარგად ცნობილია, მაგალითად, რომ ნერვული სისტემის გადაღლისას ამ ნივთიერების რაოდენობა მკვეთრად მცირდება. პირველად იგი დენდრიტებში ქრება, ხოლო შემდეგ უჯრედის სხეულში. ნეირონის განსაკუთრებით ძლიერი აგზნებისას ტიგროიდი შეიძლება სრულიად გაქრეს. ნერვულ უჯრედებში ტიგრო-



სურ. 131. ცხენის სიმპატიკური უჯრედი:
1 — ნეიროფიბრილები.

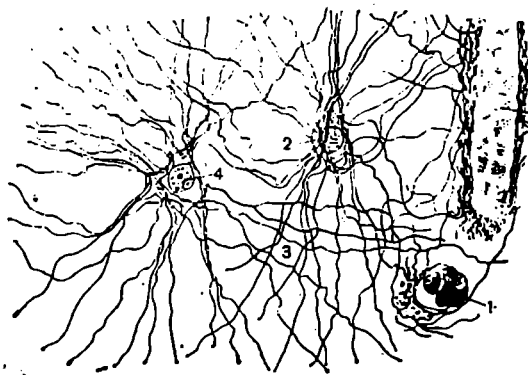
იდის კანონზომიერი შემცირება და მისი მდებარეობის შეცვლა აღინიშნება აგრეთვე პათოლოგიური პროცესების — ანთების, დეგენერაციის, ინტოქსიკაციის — შედეგად. ეს იძლევა საფუძველს ტიგროიდის რაოდენობა, მისი ბელტების ფორმა და მათი განლაგების ხასიათი განვიხილოთ, როგორც ნეირონის ფიზიოლოგიური მდგომარეობის მაჩვენებელი.

ნეიროფიბრილებს ჰისტოლოგიურ პრეპარატში ძალზე წვრილი ძაფების სახე აქვთ. ისინი განლაგებულია უჯრედის სხეულსა და მის მორჩებში. ცოცხალ უჯრედებში მათი გარჩევა ძნელდება, რის გამოც ფიბრილურ სტრუქტურებს, რომლებიც მოჩანს სინათლის მიკროსკოპში, ზოგიერთი მკვლევარი ჰისტოლოგიური დამუშავების არტეფაქტად მიიჩნევდა. ელექტრონული მიკროსკოპით დადგენილია, რომ ნერვული უჯრედის აქსონის და დენდრიტების ფიბრილური ელემენტები შედგება 200—300 Å დიამეტრის მქონე მილაკებისაგან. ამას გარდა, აღმოჩენილია უფრო წვრილი, 100 Å სისქის ძაფები — ნეიროფილამენტები. ნეირომილაკები და ნეიროფილამენტები, როგორც ჩანს, ფიქსაციისას ერთდებთან კონებად, რომელზედაც

იმპრეგნაციის დროს (კოლოიდური ვერცხლით სპეციალური დამუშავება) ილექება ვერცხლის მარცვლები და სინათლის მიკროსკოპით კვლევისას მოჩანს ფიბრილების სახით. ნეირონის სხეულსა და დენდრიტებში ნეიროფიბრილები ქმნიან ხშირ ბადეს (სურ. 131). აქსონში ისინი ერთმანეთში იხლართებიან და განლაგდებიან მის გასწვრივ.

უჯრედში ნეიროფიბრილების განლაგების ხასიათი ზოგჯერ იცვლება: ზშირი ბადის ნაცვლად, ისინი ცალკეულ კონებს ქმნიან. შესაძლებელია განლაგების ესა თუ ის ხასიათი დაკავშირებული იყოს უჯრედის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობასთან, თუმცა ამ საკითხის საბოლოო გადაწყვეტისთვის არსებული მონაცემები ჯერჯერობით საკმარისი არ არის. ცნობილია, რომ ცოფიანი ცხოველების ნეირონებში ნეიროფიბრილები კონებს ქმნიან, მაგრამ ამ ძაფების ასეთივე განლაგება აღინიშნება ზამთრის ძილქუშში მყოფი ცხოველების ნეირონებშიც. ვინაიდან სხვადასხვა მდგომარეობაში მყოფ ცხოველებს ნეიროფიბრილთა მსგავსი განლაგება აქვთ, იგი ნერვული უჯრედის ამა თუ იმ მდგომარეობის მაჩვენებელ სპეციფიკურ ნიშნად ვერ გამოდგება.

საკითხი ნეიროფიბრილთა მნიშვნელობის შესახებ დღემდე გადაუწყვეტელი რჩება.



სურ. 132. მიკროგლია თავის ტვინიდან:
1 — სისხლის ძარღვი; 2 და 4 — უჯრედები;
3 — გლიური ბოქვოები.



სურ. 133. მიკროგლიის ნორმალური უჯრედი აღამიანის ტვინიდან;
1 — უჯრედის სხეული; 2 — მორჩები.

ნეიროგლია. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ნერვული სისტემის შემადგენლობაში შედის აგრეთვე საყრდენ-ტროფული მნიშვნელობის დამხმარე ქსოვილი, რომელსაც ნეიროგლია ეწოდება. მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური თვისებებისა და აგრეთვე მათი წარმოშო-

ბის მიხედვით ნეიროგლიას ყოფენ მაკროგლიად და მიკროგლიად.

მაკროგლია, ისევე როგორც მთელი ნერვული სისტემა, ექტოდერმიდან ვითარდება. მაკროგლიას მიეკუთვნება ასტროგლია, ოლიგოდენდროგლია და ეპენდიმა.

ასტროგლია წარმოდგენილია თავისებური ვარსკვლავისებრი უჯრედებით — ასტროციტებით, რომელნიც მცირე ზომისანი არიან და რადიალურად განლაგებული წვრილი, გრძელი მორჩები აქვთ (სურ. 132). მათი ბირთვი მრგვალია, ზოგჯერ ოვალური და ხასიათდება ბირთვების უქონლობით.

ციტოპლაზმაში აღინიშნება ყველა სახის უჯრედებისათვის საერთო ორგანოიდები. ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევებით ნაჩვენებია ასტროციტებში ენდოპლაზმური რეტიკულუმის სუსტი განვითარება.

არჩევენ ბოჭკოვან და პრეტოპლაზმურ ასტროციტებს. პირველ შემთხვევაში ციტოპლაზმა შეიცავს ფიბრილთა კონებს; ნატიფი სტრუქტურის მიხედვით ორივე სახის უჯრედები ძნელი გასარჩევია. ბოჭკოვანი სტრუქტურების არსებობა უდავოდ ამტკიცებს ასტროციტებისა და ნეირონთა საერთო წარმოშობას, ბოჭკოვანი ასტროციტები ტვინის თეთრ ნივთიერებაში გვხვდება, პროტოპლაზმური — რუხ ნივთიერებაში.

ასტროციტები ერთმანეთთან ძალზე ახლო არიან განლაგებული, რის გამოც მათი მორჩები მეტად გადახლართულია და ნაზ ქეჩისმაგვარ წარმონაქმნს ქმნიან, რომელშიც ნეირონები თავსდება. ამრიგად, მაკროგლიას საყრდენ-მექანიკური მნიშვნელობა აქვს. ამავე დროს იგი ტროფული ქსოვილიცაა, რომლის მეშვეობით საკვები ნივთიერებანი ნეირონებამდე აღწევენ. შემაერთებელ ქსოვილთან შეხების ადგილებში, რომელიც ტვინის გარსების შემადგენლობაში შედის და თან ახლავს სისხლძარღვებს, ასტროციტების მორჩები ქმნიან სქელ შრეს, რომელსაც მოსაზღვრე შრე ეწოდება.

ოლიგოდენდროგლია შექმნილია წვრილი უჯრედებით, რომლებიც ასტროციტებისაგან განსხვავებით მოკლე მორჩების მცირე რაოდენობით ხასიათდება. ოლიგოდენდროგლიის უჯრედები ნეირონის სხეულისა და მისი მორჩების მახლობლად მდებარეობს და მათ გარშემო მჭიდრო გროვებს ქმნის. ელექტრონული მიკროსკოპით მათში აღმოჩენილია კარგად განვითარებული ენდოპლაზმური რეტიკულუმი, რაც უჯრედების მიერ ცილებისა და ლიპიდების აქტიური სინთეზის მაჩვენებელია. ოლიგოდენდროგლიის უჯრედების ფუნქცია მრავალგვარია: მათი მონაწილეობით ხდება ნეირონთა კვება, ცილოვან და ლიპიდურ ნივთიერებათა სინთეზი, ამ უჯრედების როლი მნიშვნელოვანია ნერვების აღდგენით პროცესში.

ეპენდიმის უჯრედებით ამოფენილია ზურგის ტვინის არხი და ტვინის პარაკუჭები. ეპენდიმა კარგადაა განვითარებული უმდაბლეს ხერხემლიანებში, ხოლო უმაღლეს ხერხემლიანებში მათი განვითარების ადრეულ სტადიებში. ჩვეულებრივი ეპენდიმური უჯრედები წაგრძელებულია და მჭიდროდ ეკვრის ერთმანეთს. არხის ღრუსაკენ მიქცეულ უჯრედის თავისუფალ ზედაპირზე, აღინიშნება წამწამები, უჯრედის მოპირდაპირე ბოლოდან იწყება მორჩი, რომელიც ნერვულ მილს გადაკვეთს. მორჩები ნერვული ქსოვილის საყრდენ ჩონჩხს ქმნიან.

მიკროგლია შედგება მცირე ზომის, მრგვალი-ან ოდნავ წაგრძელებული, მოკლე მორჩებიანი უჯრედებისაგან (სურ. 133). ამ უჯრედებს ახასიათებთ აქტიური გადანაცვლების და სხვადასხვა მკვდარი ელემენტებისა და უცხო ნაწილაკების შთანთქმის უნარი, ე. ი. იქცევიან ტიპური ფაგოციტების მსგავსად და ნერვულ სისტემაში დაზღვევლ ფუნქციას ასრულებენ. ეს მიკროგლიის უჯრედებს ნეზენჭინურ უჯრედებთან აახლოებს. არის ცნობები იმის შესახებ, რომ მიკროგლია ვითარდება მეზენჭიმოიდან. რომლის უჯრედები ნერვულ სისტემაში მეორადად შეაღწევენ და ჩამოსახლებულ ელემენტებს წარმოადგენენ. მიუხედავად ამისა, მიკროგლიის წარმოშობის საკითხი საკამათო და დღემდე საბოლოოდ გადაწყვეტილი არ არის.

ნერვული ბოჭკოები. ნერვული უჯრედების სხეულები ქმნიან თავისა და ზურგის ტვინის რუხ ნივთიერებას და აგრეთვე ხერხემლიანთა და უხერხემლო ცხოველთა ნერვულ განგლიებს. ცენტრალური ნერვული სისტემის და განგლიების კავშირი ორგანოებთან გამტარი ელემენტების — ნერვების საშუალებით ხორციელდება, რომელთა ძირითად ნაწილს ნერვული ბოჭკოები შეადგენენ. ნერვული ბოჭკოს მთავარ ნაწილს ღერძითი ცილინდრი — აქსონი წარმოადგენს.

ჩვეულებრივ, ღერძითი ცილინდრი დაფარულია გარსებით, რომლებიც ზოგიერთ ბოჭკოში მათ მეტად რთულ აგებულებას აძირობებს. მაგრამ არსებობენ აგრეთვე უიშველი ღერძითი ცილინდრებიც. გარსებს შორის განსაკუთრებით გამოირჩევა სქელი, რბილი გარსი. მისი არსებობის ან არარსებობის მიხედვით ანსხვავებენ რბილ-გარსიანსა და ურბილგარსო ნერვულ ბოჭკოებს.

ურბილგარსო ნერვული ბოჭკო, რომელიც შეიცავს რამოდენიმე ღერძით ცილინდრს, გარშემორტყმულია შვანის უჯრედებით. აღნიშნული ბოჭკოები არ შეიცავენ მიელინს. რომელიც შედის რბილი გარსის შემადგენლობაში (სურ. 134). ელემენტარული ნივთიერებათა ნაჩვენებია, რომ ბოჭკოს ღერძითი ცილინდრი შვანის უჯრედის ჩაღრმავებაშია მოთავსებული და მისი ციტოპლაზმა და პლაზმური მემბრანა გარს ეხვევა ღერძით ცილინდრს და მის ზემოთ ერთდება.

მათი შეზრდის ადგილას ორმაგი პლაზმური მემბრანა წარმოიქმნება — მეზაქსონი. აქსონი და მის გარშემო მდებარე შვანის უჯრედი — მორფოლოგიურად ორი დამოუკიდებელი წარმონაქმნია, მათი მემბრანები გაყოფილია 100—150 Å სივანის ნაპრალით. მაგრამ ფიზიოლოგიურად ისინი მჭიდრო კავშირში იმყოფებიან.



უმალეს ხერხემლიანებში შვანის უჯრედი ერთბირთვიანია, ელექტრონული მიკროსკოპის დახმარებით მის ციტოპლაზმაში აღმოჩენილია გრანულარული ენდოპლაზმური რეტიკულუმის კარგად განვითარებული კომპონენტები; გოლჯის აპარატის მემბრანები და მიტოქონდრიების დიდი რაოდენობა. ამ ორგანოიდების არსებობა ამ უჯრედების მალაქ აქტიურობის მაჩვენებელია. უკანასკნელს დიდი მნიშვნელობა აქვს ურბილგარსო ბოჭკოებსა და შვანის უჯრედებს შორის ურთიერთობისათვის. შვანის უჯრედები მთელ სიგრძეზე ფარავენ ბოჭკოს და ამით გარემოსთან უშუალო კონტაქტისაგან იცავენ.

სურ. 134. ურბილგარსო ნერვული ბოჭკო. გომბეშოს ნეიროპიოფიზის ნერვული ბოჭკოების ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია.

1 — ნეირომილაკები; 2 — ბოჭკოს მემბრანა.

პერიფერიული ნერვული სისტემის რბილგარსიანი ბოჭკო ერთი ღერძითი ცილინდრისა და მის გარშემო მდებარე შვანის უჯრედებისაგან შედგება. ამ ბოჭკოების დამახასიათებელი თავისებურება მდგომარეობს ძლიერ შუქმტეხი ლიპოიდური ნივთიერების — მიელინის შემცველობაში, რომელიც ღერძითი ცილინდრის ირგვლივ რბილ — მიელინის — გარსს ქმნის. მიელინი ადვილად იხსნება ეთერში, ქლოროფორმსა და სხვა ცხიმის გამხსნელ ნივთიერებებში; ოსმიუმის შემცველ ნაერთებში მიელინი მოყავისფროდ იღებება. მიელინური გარსის ყველაზე მნიშვნელოვან ქიმიურ კომპონენტს ლიპოპროტეინები წარმოადგენენ. ზოგადი წარმოდგენა მიელინური ბოჭკოს აგებულების შესახებ მიღებული იყო რენტგენოსტრუქტურული ანალიზით, უფრო ადრე კი — პოლარიზებულ სინათლეში წარმოებულ გამოკვლევებით. ნახული იყო კონცენტრულად განლაგებული ლიპოიდურ და ცილოვან მოლეკულათა შრები. მაგრამ, მხოლოდ ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებამ გახადა შესაძლებელი მიელინის წარმოქმნის მექანიზმისა და ამ პროცესში შვანის უჯრედების როლის დადგენა.

რბილი ან უმიელინური გარსი უშუალოდ ეკვრის ღერ-

ძით ცილინდრს და მას შალითასავით ფარავს. ფიქრობენ, რომ ის იზოლიატორის როლს ასრულებს; ამით აიხსნება ნერვული იმპულსების უფრო სწრაფი გატარება მიელინიზირებული ნერვული ბოჭკოების მიერ. მიელინური გარსი გარკვეულ მანძილზე წყდება, რაც აპირობებს ცალკეული სეგმენტების წარმოქმნას. მიელინის გარსის გაწყვეტის ადგილს რანვიეს სივიწროვე ეწოდება. ყოველი მიელინური სეგმენტი გადაკვეთილია ძაბრისებრი ნაპრალებით, რომელნიც ირიბად მიემართებიან გარსის გარეთა ზედაპირიდან შიგნით. მათ შმიდტლანტერმანის ნაკლებები ეწოდება. მიელინური სეგმენტის სიგრძის



სურ. 135. რბილგარსიანი (მიელინური) ნერვული ბოჭკო. ბაყაყის საყდომი ნერვის რბილგარსიანი ნერვული ბოჭკოს ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია:

- 1 — შვანის უჯრედის ციტოპლაზმა; 2 — შვანის უჯრედის გარსი; 3 — მჯაქსონი; 4 — მეჯაქსონის ხვეულები; 5 — აქსოლემა; 6 — აქსოლაზმა; 7 — მიტოქონდრიები.

მიხედვით შმიდტლანტერმანის ნაკლებთა რაოდენობა სხვადასხვაა. ელექტრონული მიკროსკოპით კვლევისას დადგენილია, რომ მი-

ელინური გარსი შვანის უჯრედების პლაზმატური მემბრანიდან წარმოიქმნება. მისი განვითარების ადრეულ სტადიებში, ისევე, როგორც ურბილგარსო ნერვული ბოჭკოს ფორმირების დროს ადგილი აქვს აქსონის მოქცევას შვანის უჯრედის შიგნით და მეზაქსონის წარმოქმნას. შემდეგ ხდება მეზაქსონის ზრდა და მისი მკიდრო სპირალად დახვევა. საკითხი მეზაქსონის დახვევის მექანიზმის შესახებ ჯერჯერობით ღიად რჩება, თუმცა მეცნიერთა უმრავლესობა ვარაუდობს, რომ იგი ღერძითი ცილინდრის ირგვლივ შვანის უჯრედის ბრუნვასთან არის დაკავშირებული.

რთული პროცესის შედეგად წარმოიქმნება მიელინური გარსი, შექმნილი სპირალურად განლაგებული ფირფიტებისაგან, ყოველი ფირფიტა კი მეზაქსონის ერთ ხვეულს წარმოადგენს (სურ. 135).

თუ მხედველობაში მივიღებთ, რომ მეზაქსონი შექმნილია შვანის უჯრედის ორი პლაზმური მემბრანისაგან. რომლებიც გარს ეხვევა ღერძით ცილინდრს, ხოლო პლაზმური მემბრანა აგებულია ელემენტარული მემბრანის მსგავსად, ადვილად წარმოვიდგენთ მიელინურ ფირფიტაში ცილოვანი და ლიპიდური შრეების განლაგებას. მეზაქსონში პლაზმური მემბრანის გარეთა ცილოვანი შრეების შერწყმის შედეგად შექმნილია ფირფიტის ცენტრალური შრე, ხოლო მის ორივე მხარეს განლაგებულია ჯერ ლიპოიდური შრეები, გარედან კი — ცილოვანი. ამგვარად, ელექტრონულმიკროსკოპულმა კვლევამ დაადასტურა ადრე არსებული წარმოდგენა იმის შესახებ, რომ მიელინური გარსი შედგება კონცენტრულად განლაგებული ლიპოიდური და ცილოვანი შრეებისაგან.

რბილგარსიან ბოჭკოში ყოველი სეგმენტი, შემოსაზღვრული რანვიეს სივნიროვით, ერთ შვანის უჯრედს წარმოადგენს. რბილ გარსში ისინი ძნელად გასარჩევი არიან, ვინაიდან მეზაქსონის მკიდროდ განლაგებულ ხვეულებს უჯრედის უმეტესი ნაწილი უჭირავს, და მხოლოდ პერიფერიულად მდებარე ციტოპლაზმა რჩება მათგან თავისუფალი. რანვიეს სივნიროვების მიდამოში მიელინის არ არის და ამ ადგილას ორი, მეზობლად მდებარე, შვანის უჯრედი მორჩების საშუალებით უშუალოდ ეხება ერთმანეთს. რაც შეეხება შმიდტლანტერმანის ნაჭდევებს, ელექტრონული მიკროსკოპიის მონაცემებით, ამ უბნებში მიელინური ფირფიტები არ წყდებიან, ისინი მხოლოდ ციტოპლაზმის ჩანაფენებით არიან ერთმანეთთან დაცილებულნი, რის გამოც უფრო ფაშარად არიან განლაგებულნი, ვიდრე გარსის სხვა უბნებში.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ნერვულ ბოჭკოთა მიელინური გარსის განვითარების დროს შვანის უჯრედების როლს ოლიგოდენდროგლიის უჯრედები ასრულებენ.

რბილგარსიანი ნერვული ბოჭკოები, ისევე როგორც ურბილგარსო, ცენტრალურ ნერვულ სისტემაშიც გვხვდება და პერიფერიულშიც. ნერვში შეიძლება იყოს დიდი რაოდენობით მხოლოდ რბილგარსიანი ბოჭკოები, ან პირიქით — მხოლოდ ურბილგარსო. მაგრამ არსებობს ნერვები, რომელთა შემადგენლობაში შედის როგორც ერთი, ისე მეორე სახის ბოჭკოები. ნერვი მთლიანად დაფარულია შემაერთებელ-ქსოვილოვანი გარსით, ნერვის შიგნით შემაერთებელი ქსოვილი ჩანაფენებს ქმნის.

ნეირონთა ურთიერთკავშირი. ნეირონები, რომლებიც ჩვენს მიერ განხილული იყო, როგორც ნერვული სისტემის ცალკეული ერთეულები, იზოლირებულად არ მოქმედებენ. ისინი ერთმანეთთან არიან დაკავშირებული და ქმნიან ერთიან სისტემას, რომელიც აგზნებას გადასცემს რეცეპტორებიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემას და აქედან ორგანოებს.

ნერვული სისტემის სწორი გაგებისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ნეირონთა შორის კავშირების ხასიათის ცოდნას. დიდხანს საკამათო იყო საკითხი: ნერვული აგზნების გადაცემა ნეირონთა მორჩების კონტაქტის (შეხების) შედეგად ხდება, თუ მათი ერთმანეთთან სინციტიური კავშირების შედეგად. დისკუსიას მოჰყვა ფიზრილური უწყვეტობის თეორიისა და ნეირონული თეორიის ჩამოყალიბება.

ამჟამად დადგენილია, რომ ნერვული იმპულსების გადაცემა ნეირონთა კონტაქტის დროს სინაპსების მეშვეობით ხორციელდება. ამრიგად, ნეირონულმა თეორიამ საყოველთაო აღიარება პპოვა. ფიზრილური უწყვეტობის თეორია კი დღეს მხოლოდ ისტორიული თვალსაზრისითაა საინტერესო. ეს თეორია ამტკიცებდა, რომ გამტარ ელემენტს მთელი ნეირონი კი არ წარმოადგენს, არამედ მხოლოდ ნეიროფიზრილები, რომლებიც განუწყვეტლივ გადადიან ერთი ნეირონიდან მეორეში და ნერვული სისტემის ძირითად ფუნქციონალურ ელემენტს წარმოადგენენ.

ნეირონთა შორის და ნეირონებსა და შეესრულებელი ორგანოების უჭრედებს შორის კონტაქტების სპეციალიზებულ ზონებს სინაპსები ეწოდებათ (*sinapsis* — დაკავშირება). ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით სინაპსის მორფოლოგიის ბევრი დეტალია დადგენილი. ნაჩვენებია, რომ ნეირონთა ერთმანეთთან ან სხვა უჭრედებთან კონტაქტის ადგილას, ამ უჭრედების პლანზმური მემბრანები გაყოფილია რეალურად არსებული სივრცით — სინაპსური ნაპრალით, რომლის სიგანე 200—300Å, და რომელიც სინათლის მიკროსკოპში არ ჩანს. ერთ მემბრანას, რომელიც ესაზღვრება სინაპსურ ნაპრალს. პრესინაპსური ეწოდება. მეორეს — პოსტსინაპსური. სინაპსის აღმოცენებისას აქსონის საბოლოო ნაწილი, ინერვირებული უჭრედიდან გა-

რკვეულ მანძილზე, კარგავს მიეღინს, ფართოვდება და ქმნის პ რ ე ს ი -
ნ ა პ ს უ რ გ ა გ ა ნ ი ე რ ე ბ ა ს — პარკს. პარკი შეიცავს 300—500 Å
დიამეტრის მქონე ს ი ნ ა პ ს უ რ ბ უ შ ტ უ კ ე ბ ს და მიტოქონდრი-
ებს. ბუშტუკებს ტენდენცია აქვთ თავი მოიყარონ პრესინაპსური
მემბრანის გარკვეულ უბნებში, როგორც ჩანს, სინაპსის აქტიურ წე-
რტილებში. ასეთია სინაპსის პრესინაპსური სუბმიკროსკოპული აგე-
ბულება. სინაპსის მეორე ნაწილი — პოსტსინაპსური — არც ბუშტუ-
კებს შეიცავს და არც მიტოქონდრიებს. ამრიგად, ელექტრონულმიკ-
როსკოპულმა გამოკვლევებმა დაადასტურა სინაპსების მორფოლოგიუ-
რი პოლარიზაცია. სინაპსების ამგვარი სტრუქტურა შეესაბამება ფი-
ზიოლოგიური დაკვირვებით მიღებულ მონაცემებს ნეირონთა შორის
აგზნების გატარების ცალმხრივი მიმართულების შესახებ.

სინაპსებში აგზნების გატარება განსაკუთრებული ქიმიური ნივთი-
ერების — მედიატორის — გამოყოფასთან არის დაკავშირებული.
იგი გროვდება მხოლოდ პრესინაპსურ ბუშტუკებში და საკმაო რაოდენ-
ობით თავისუფლდება პრესინაპსური აქსონის სტიმულაციისას. ბუშტუ-
კებიდან მედიატორები გამოდიან სინაპსურ ნაპრალში, სწრაფად დი-
ფუნდირებენ პოსტსინაპსურ მემბრანისაკენ და მის კომპონენტებთან
კონტაქტს ამყარებენ. მედიატორები ახორციელებენ იმპულსების გა-
დაცემას ნეირონიდან ნეირონზე, ნეირონიდან კუნთოვან ელემენტებსა
და სეკრეტორულ უჯრედებზე.

საბოლოო ნერვული აპარატები. ნეირონთა კავშირი სხვადასხვა
ქსოვილებთან და ორგანოებთან მყარდება ნერვული ბოჭკოებით, რომ-
ელნიც მათში ქმნიან საბოლოო ნერვულ აპარატებს (ნე-
რვულ დაბოლოებებს).

პერიფერიულ ორგანოებსა და ქსოვილებში ნერვული პროცესი
მდგომარეობს ერთი მხრივ, იმაში, რომ საბოლოო აპარატი აღიქვამს
სხვადასხვა სახის სინათლეს, მექანიკური, სითბური და სხვა ენერჯის
ზემოქმედებით გამოწვეულ აგზნებას; მეორე მხრივ, გალიზიანებით
გამოწვეული აგზნების პროცესი გადაეცემა ცენტრალურ ნერვულ სი-
სტემას და აქედან — სხვადასხვა ორგანოს, რომელნიც ამა თუ იმ სა-
ხით უპასუხებენ გარეგან გალიზიანებას. ასეთი საპასუხო რეაქციები
შეიძლება იყოს მამოძრავებელი ან სეკრეტორული ხასიათის.

იმ წარმონაქმნებს, რომლებიც იღებენ გალიზიანებას, რეცეპტო-
რული აპარატები ანუ მგრძნობიარე ნერვული დაბოლოებები ეწოდე-
ბა, ხოლო აგზნების გამტარებელ ნერვებს — მგრძნობიარე ნერვები.
ნერვული იმპულსების რეალიზაცია ეფექტორული აპარატებით (მა-
მოძრავებელი ნერვული დაბოლოებებით) ხორციელდება, აგზნების გა-
დაცემა კი მამოძრავებელი ნერვებით წარმოებს.

საბოლოო ნერვული აპარატები რთული წარმონაქმნებია. მათ შე-

დგენილობაში შედის არა მარტო ნერვული ბოჭკოები, არამედ ის ქსოვილებიც, რომლებშიც ისინი ბოლოვდებიან. საბოლოო აპარატების სტრუქტურა ძალზე მრავალგვარია იმის მიხედვით, თუ რომელ ქსოვილში ბოლოვდებიან ისინი. მათი აგებულების საერთო სქემის წარმოდგენა შეუძლებელია. აუცილებელი ხდება ყოველი ცალკე აპარატის აღწერა იმ ქსოვილებთან ერთად, რომლებშიც იგი ბოლოვდება.

ეფექტორული აპარატი შეიძლება მამოძრავებელი ბალთის მაგალითზე განვიხილოთ. მის წარმოქმნაში მონაწილეობს განივზოლიანი, კუნთოვანი ბოჭკო და რბილგარსიანი ნერვული ბოჭკოს ღერძითი ცილინდრის განშტოება, რომელიც აქ კარგავს მიეილის. ელექტრონული მიკროსკოპიის მონაცემებით, მამოძრავებელი ბალთისათვის დამახასიათებელია ნერვულ და კუნთოვან ნაწილებს შორის მკვეთრი საზღვრის არსებობა. კუნთოვან ბოჭკოსთან შეხების ადგილას აქსონის განშტოება სარკოლემით შექმნილ ჩაღრმავებებში შეიჭრება. სარკოლემა არ კარგავს თავის მთლიანობას. არ ხდება ნევრილემის გადასვლა სარკოლემაში, როგორც ეს წინათ მიაჩნდათ. პირიქით, აქსონის პლაზმასა და სარკოპლაზმას შორის აღინიშნება მათი გამმიჯნავი რთული სუბმიკროსკოპული აგებულების მეშვეობით. ეს უკანასკნელი შედგება ერთმანეთისაგან შუალედური შრით გამოყოფილი ნერვული დაბოლოების პლაზმური მემბრანისა და სარკოპლაზმისაგან. ნერვული დაბოლოების განშტოებაში თავმოყრილია მიტოქონდრიები და წვრილი, სინაპსურის ანალოგიური ბუშტუკები. მათი არსებობა, რომელიც დამახასიათებელია სინაპსისათვის, მამოძრავებელი ბალთისა და სინაპსის სტრუქტურების აშკარა მსგავსებაზე მეტყველებს. აქსონის განშტოების პლაზმური მემბრანა და სარკოლემა, შესაბამისად, წარმოადგენენ პრესინაპსურ და პოსტსინაპსურ მემბრანებს, რომელნიც ისევე, როგორც სინაპსში, გაყოფილი არიან სინაპსური ნაპრალით.

გლუვ კუნთებში მამოძრავებელი ინერვაცია ურბილგარსო ნერვული ბოჭკოების მეშვეობით ხდება. ამ უკანასკნელთა განშტოებები ბოლოვდება შემსხვილებით კუნთოვან უჯრედზე (ბირთვის დონეზე), მაგრამ მის შიგნით, როგორც წინათ ეგონათ, არ შედიან.

გალიზიანების მიმღები რეცეპტორული აპარატები მდებარეობს განივზოლიან მუსკულატურაში, კანში, სხეულის ყველა ორგანოში. ნერვული ბოჭკოების საბოლოო განშტოება შეიძლება იყოს თავისუფალი ანდა ინკაფსულური, ე. ი. განსაკუთრებულ შემაერთებელქსოვილოვან კაპსულებში მოთავსებული.

განივზოლიან კუნთში მგრძნობიარე საბოლოო აპარატები, უფრო რთულ შემთხვევებში, წარმოდგენილია ეგრეთ წოდებული კუნთოვანი თითისტარების სახით. ჩვეულებრივ, მათ შედგენილობაში შედის რამოდენიმე კუნთოვანი ბოჭკო, რომელიც გარშემორტყმულია

შემაერთებელქსოვილოვანი კაპსულით. მის შიგნით ჩაზრდილი ბოჭკოები კარგავენ მიელინურ გარსს, ძალზე იტოტებიან და ხშირი ბადის სახით გარს ერტყმიან კუნთოვან ბოჭკოებს. ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევებით მგრძნობიარე აპარატებში გამოვლენილია მიტოქონდრიებისა და წვრილი ბუშტუკების დიდი რაოდენობით შემცველი საბოლოო გაგანიერებათა წარმოქმნა. აქსონის პლაზმური მემბრანა მჭიდროდ ეხება სარკოლემას, მაგრამ აქსოპლაზმისა და სარკოპლაზმის შერწყმას ადგილი არა აქვს. ამგვარად, მგრძნობიარე საბოლოო აპარატშიც ვლინდება სინაპსის სტრუქტურის მსგავსი ნიშნები.

ინკაპსულირებულ საბოლოო აპარატებს, რომლებიც გვხვდება კანის ღრმა შრეებსა და შინაგანი ორგანოების შემაერთებელქსოვილოვან გარსებში, მაგალითად, პლევრაში, ჯორჯალში, იოგებში—ფატერ-პაჩინის სხეულაკები ეწოდება (ავტორთა სახელების მიხედვით, რომლებმაც ისინი პირველად აღწერეს).



სურ. 136. ფატერ-პაჩინის სხეულაკი. ელექტრონული მიკროფოტოგრაფია:
1 — აქსონი; 2 — მიტოქონდრიები; 3 — ბუშტუკები.

ფ ა ტ ე რ - პ ა ჩ ი ნ ი ს ს ხ ე უ ლ ა კ ი შედგება მგრძნობიარე ნერვული დაბოლოებისა და დიდი რაოდენობის ცილინდრული ფირფიტებისაგან. სხეულაკის გარეთა ნაწილში — კაპსულაში — ისინი კონცენტრულად არიან განლაგებული, შიგნით — კო ლ ბ ა შ ი — ბილატერალურად (სურ.136). როგორც ფიქრობენ, ფირფიტები შემაერთებელქსოვილოვანი წარმოშობისანი არიან. კაპსულასთან მიახლოებისას მგრძნობიარე ნერვული ბოჭკო კარგავს თავის გარსებს და შიშველი ღერძითი ცილინდრის სახით შედის კოლბაში. ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევებით ღერძითი ცილინდრის კოლბის შიგნითა ფირფიტასთან კონტაქტის ადგილას აღმოჩენილია საბოლოო გაგანიერება

რება შრავალი, 500 Å დიამეტრის მქონე ბუშტუკებით და მიტოქონდრიებით, ე. ი. სინაპსისათვის ტიპური სტრუქტურებით. მაგრამ საკითხი იმის შესახებ. შეიძლება თუ არა ფატერ-პაჩინის სხეულაკი მივიჩნი-

ნოთ სინაპსად, ფიზიოლოგიური მონაცემების მიღებამდე ღიად რჩება.

ფატერ-ჰაჩინის სხეულაკების გარდა, ინკაპსულირებულ დაბოლოებებს მიეკუთვნება სხვა აპარატებიც, რომელნიც ზოგიერთ ქსოვილში კიდევ უფრო რთული აგებულებისანი არიან.

რეფლექტორული რკალი. ჩვენს მიერ განხილული ნერვული სისტემის ქსოვილოვანი ელემენტები აპირობებენ ორგანიზმის რთულ მოქმედებას. ისინი ქმნიან ნეირონულ კავშირებს, რომელთა მეშვეობითაც ხორციელდება რეფლექსი — ორგანიზმის სპასმუზო რეაქცია გარეგან გაღიზიანებაზე. უმარტივესი რეფლექსი ხორციელდება ზურგის ტვინის აპარატში, თავის ტვინის მონაწილეობის გარეშე. რეაქცია იწყება პერიფერიულად მდებარე მგრძნობიარე ნერვული დაბოლოების გაღიზიანებით და მასში აგზნების აღმოცენებით, რომელიც გადაეცემა ზურგის ტვინს, სადაც გარდაქმნება მამოძრავებელ იმპულსად. ეს უკანასკნელი კი მიემართება კუნთის ან ჯირკვლისკენ.

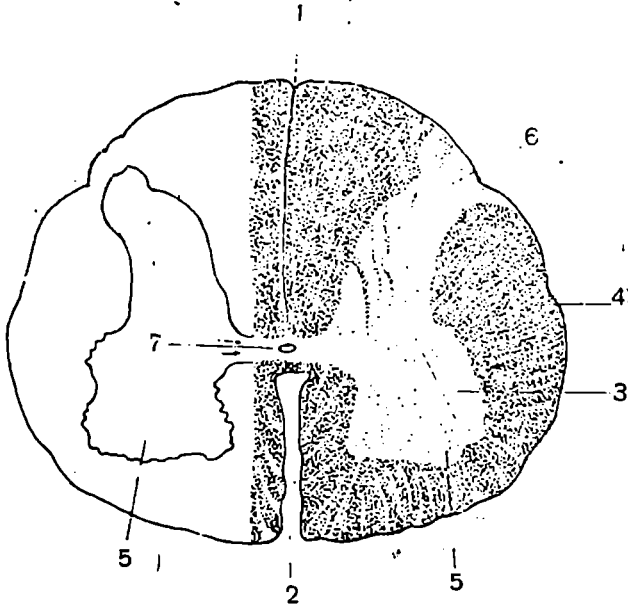
ვინაიდან ჩვენს ამოცანას არ შეადგენს ნერვული სისტემის ყველა ორგანოს გაცნობა, ამიტომ მხოლოდ ზურგის ტვინის აგებულების მოკლე აღწერით შემოვიფარგლებით. ეს სრულიად საკმარისია კონკრეტული წარმოდგენის შესაქმნელად რეფლექსურ რკალზე და იმ ქსოვილოვან ელემენტებზე, რომელნიც მის შემადგენლობაშიც შედიან.

ზურგის ტვინი შედგება ნეიროგლიაში განლაგებული ნერვული უჯრედებისა და ნერვული ბოჭკოებისაგან. ამ ელემენტების განაწილების შესწავლა ყველაზე მოსახერხებელია ადამიანის ზურგის ტვინის განივ განაკვეთზე (სურ. 137). აქ ნათლად ჩანს, რომ ზურგის ტვინი შედგება თითქოსდა ორი ნახევრისაგან. რომლებიც ერთმანეთს ხიდაკით უკავშირდება. ორ ნახევარს შორის წინა ნაწილში საკმაოდ ღრმა წინა ნაპრალია, უკანა ნაწილში კი უკანა ნაპრალი. ზურგის ტვინის ცენტრალურ მიდამოში გავლას მეტად ვიწრო ზურგის ტვინის არხი — ნერვული მილის ღრუს ნაწილი.

გარეთა ნაწილში მკვეთრად გამოიჩენება უფრო ნათელი თეთრი ნივთიერება, შიგნით — მუქი რუხი ნივთიერება, რომელსაც თავისებური პეპლის მსგავსი ფორმა აქვს. რუხი ნივთიერების წინა ფართო გამონაზარდებს წინა რქები ეწოდება, უკანა, უფრო ვიწრო გამონაზარდებს კი — უკანა რქები. წინა რქებიდან იწყება ნერვული ბოჭკოები, რომელნიც წინა ან უკანა მამოძრავებელ ფესვებს ქმნიან. უკანა ფესვებით ზურგის ტვინში მგრძნობიარე ბოჭკოები შედის. რუხი ნივთიერების რქებით თეთრი ნივთიერება იყოფა უბნებად, რომლებსაც სვეტებს უწოდებენ. ნერვული

უჯრედები მხოლოდ რუხ ნივთიერებაში არიან, თეთრი ნივთიერება კი ბოჭკოებითაა წარმოდგენილი.

უმარტივესი რეფლექსი სამი ტიპის ნეირონების მონაწილეობით ხორციელდება: მგრძნობიარე, დამაკავშირებელი და მოტორული ნეირონებით.



სურ. 137. ზურგის ტვინის განივი კრილი:

1 — უკანა ტიხარი; 2 — წინა ნაპრალი; 3 — რუხი ნივთიერება; 4 — თეთრი ნივთიერება; 5 — წინა რქები; 6 — უკანა რქები; 7 — ზურგის ტვინის არხი.

მგრძნობიარე ნეირონები, რომელნიც გაღიზიანებას აღიქვამენ, უმაღლეს ხერხემლიანებსა და ადამიანს მოთავსებული აქვთ სპეციალურ ორგანოებში — სპინალურ განგლიონებში, ანუ კვანძებში. ეს უკანასკნელი ზურგის ტვინის ორსავე მხარეს, მისი უკანა ფესვების გაყოლებაში არის განლაგებული. კვანძის სტრომას შეადგენს შემაერთებული ქსოვილი, რომელშიც თავმოყრილია მგრძნობიარე უნიპოლარული ნეირონები. უნიპოლარული ნეირონები, როგორც ზემოთ უკვე ითქვა, ბიპოლარული ნეირონებიდან წარმოიქმნება, რისთვისაც მათ ცრუ უნიპოლარულ ნეირონებს უწოდებენ. ამ უჯრედების ერთადერთი მორჩი წარმოდგენს სხეულის T-ს მაგვარ გამონაზარდს, რომელიც ორ ტოტად იყოფა. ერთი მათგანი, უფრო გრძელი, ზურგის ტვინის ნერვის შემადგენლობაში პერიფერიისაკენ მიიმართება და აქ გაღიზიანების მიმღები მგრძნობიარე საბოლოო აპარატით მთავ-

რდება. მეორე მორჩი, უფრო მოკლე, შედის ზურგის ტვინში და აგზნებას ატარებს მგრძნობიარე საბოლოო აპარატიდან. ეს ცენტრალური მორჩი თეთრ ნივთიერებაში იტოტება ისე, რომ ერთი ტოტი ზევით მიიმართება, ხოლო მეორე ქვევით. შემდეგ, ორივე ტოტი რუხ ნივთიერებაში შედის და მთავრდება ეგრეთ წოდებული დამაკავშირებელი ნეირონების სხეულზე (ჩართული ანუ შუალედური ნეირონები).

დამაკავშირებელი ნეირონები მცირე ზომის მულტიპოლარული უჯრედებია, შედარებით მოკლე და მცირედ დატოტვილი დენდრიტებით. მათი ერთადერთი ნეირიტი ისევ თეთრ ნივთიერებაში გამოდის და აქ იყოფა ორ ტოტად, რომელთაგან ერთი ზემოთ მიიმართება, მეორე — ქვემოთ. ზურგის ტვინის ზემოთ და ქვემოთ მდებარე უბნებში ისინი ისევ ბრუნდებიან რუხ ნივთიერებაში და მამოძრავებელ ანუ მოტორულ ნეირონებთან ამყარებენ კონტაქტს. ასეთი დამაკავშირებელი უჯრედების ტიპი იმით ხასიათდება, რომ მათი მორჩები ზურგის ტვინის საზღვრებს არ სცილდება და მხოლოდ მის ცალკეულ უბნებს აკავშირებს ერთმანეთთან. ამგვარი უჯრედების გარდა, უკანა რქებსა და რუხი ნივთიერების შუა ნაწილში აღინიშნება დამაკავშირებელი უჯრედების სხვა ტიპიც, რომელთა აღმავალი მორჩი გამოირჩევა მნიშვნელოვანი სიგრძით და თავის ტვინის ღერძს აღწევს. დამაკავშირებელი ნეირონები ნეირონთა მეორე ტიპია, რომელიც რეფლექსის განხორციელებაში მონაწილეობს. ამ ნეირონებში მგრძნობიარე იმპულსი განიცდის ტრანსფორმაციას მამოძრავებელ იმპულსად, რომლის შემდგომი გზა ნეირონების გამტარ ბოჭკოებთან და ზურგის ტვინში მამოძრავებელ ნეირონების არსებობასთან არის დაკავშირებული. როგორც აღნიშნული იყო, ამ უკანასკნელთა სხეულებზე ბოლოვდება დამაკავშირებელი უჯრედების მორჩები.

მოტორული ნეირონები მდებარეობენ რუხი ნივთიერების წინა რქებში და ქმნიან ცალკეულ ჩჯუფებს, რომელთაც ბირთვები ეწოდება. ეს ნეირონები ზურგის ტვინში ყველაზე მსხვილ უჯრედებს წარმოადგენენ. ისინი მულტიპოლარულნი არიან და დამაკავშირებელ ნეირონებისაგან განსხვავდებიან ძალზე დატოტვილი დენდრიტებით. მათი აქსონი ზურგის ტვინიდან გამოდის წინა ფესვებით და მიემართება კუნთისაკენ. ამრიგად, მამოძრავებელი იმპულსი ამ უჯრედების ბოჭკოებით აღწევს შემსრულებელ ორგანოს, რომელიც მუშაობას ასრულებს. ამით მთავრდება იმ მგრძნობიარე იმპულსის გზა, რომელიც რეცეპტორში აღმოცენდა.

თეთრი ნივთიერება, როგორც ამ აღწერიდან ჩანს, შედგება მხოლოდ და მხოლოდ ბოჭკოებისაგან, რომელთა უმრავლესობა რბილგარსიანია. აღნიშნული ბოჭკოები განლაგებულია ზურგის ტვინის გასწვრივ და წარმოქმნის გამტარ გზებს: მოკლე გამტარ გზებს. რომელნიც ერ-

თმანეთთან აკავშირებენ ზურგის ტვინის სხვადასხვა დონის უბნებს, და გრძელ გამტარ გზებს, რომელნიც ზურგისა და თავის ტვინს აკავშირებენ.

ნერვული სისტემის ელემენტთა განვითარება და რეგენერაცია. ნერვული სისტემა ექტოდერმიდან ვითარდება. განვითარების ადრეულ სტადიებში ნერვული მილის კედელი შედგება ცილინდრული უჯრედების ერთი შრისაგან, რომელთა საზღვრები საკმაოდ მკვეთრად მოჩანს. მაგრამ მალე, უჯრედების გაძლიერებული გამრავლების შედეგად, კედელი მრავალშრიანი ხდება; უჯრედთა საზღვრები ქრება და წარმოიქმნება მრავალბირთვიანი სინციტიუმი. მის შიგნითა ნაწილს ეპენდიმა ეწოდება. მის მოგვძო ბირთვებს მეტნაკლებად რადიალური განლაგება ახასიათებთ. ეს ბირთვები ინტენსიურად იყოფა და მათი ნაწილი. ნერვული მილის გვერდითი კედლის სისქეში გადაინაცვლებს. აქ იწყება ნეირალური სინციტიუმის დიფერენცირება პირველად ნერვულ უჯრედებად — ნეირობლასტებად და პირველად ნეიროგლიურ უჯრედებად — სპონგიობლასტებად.

ნეირობლასტებს აქვს მრგვალი ან მსხლისებრი ფორმა. მათი დიფერენცირების პირველი ნიშნები ფიბრილთა წარმოქმნაში მქლავდება. რომელთა აღმოცენების მომენტიდან უკვე შეიძლება ლაპარაკი სპეციალური ნერვული უჯრედების ჩამოყალიბების შესახებ. ფიბრილთა დიფერენცირებასთან ერთად ვითარდებიან მორჩები.

აქსონის ჩანასახი ჩნდება პატარა, ქინძისთავისმაგვარი გამონაზარდის სახით, რომელიც საკმაოდ სწრაფად იზრდება. დენდრიტების ჩასახვა უფრო გვიან ხდება, ისინი სიგრძივ გაზრდამდე უჯრედის სხეულის მახლობლად დატოტვას იწყებენ. მორჩების წარმოქმნით ნეირობლასტი იქცევა ნეირონად, რომელსაც აქვს ერთი აქსონი და ნეირონთა ტიპის შესაბამისად დენდრიტების ესა თუ ის რაოდენობა.

დენდრიტები ბოლომდე მოკლე მორჩების სახით რჩებიან და მათ სტრუქტურაში ჩასახვის მომენტიდან არავითარი არსებითი ცვლილება არ ხდება. აქსონი, რომელიც შემდგომში ნერვული ბოჭკოს წარმოქმნაში მონაწილეობს, განვითარების პირველ სტადიებში წარმოდგენილია მხოლოდ გარსებს მოკლებული ლერძითი ცილინდრით. მაგრამ, მალე მას ყველა მხრიდან გარს შემოხვევა ნერვული მილიდან გამოსახლებული უჯრედები, რომელნიც შვანის უჯრედებად გადაიქცევიან. რბილგარსიანი ბოჭკოს განვითარებისას შვანის უჯრედების პლაზმური მემბრანებიდან იწყება მიელინური ფირფიტების წარმოქმნა, რომელნიც გარს ეხვევიან აქსონს.

სპონგიობლასტებიდან წარმოიქმნება მაკროგლია. ამ უჯრედების ერთი ნაწილი ეპენდიმაში რჩება და ცენტრალური არხის სა-

ფარველს იძლევა, მეორე ნაწილი დიფერენცირდება მრავალმორჩიან ა ს ტ რ ო ც ი ტ ე ბ ა დ, რომელნიც ქმნიან ტვინის სინციტიალურ სტრუქტურას.

უმაღლეს ხერხემლიანებში ყველა ნეირობლასტი, რომელიც ნერვულ ნერვში ჩნდება, მაღალსპეციალიზებულ უჯრედებად — ნეირონებად გადაიქცევა. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში დალუპულ ნეირონთა აღდგენა ცნობილი არ არის. თუმცა ზოგიერთ სპეციალიზებულ ელემენტს ნაწილობრივი აღდგენის უნარი გააჩნია. მაგალითად, ნეირონთა მორჩიებს დაზიანების შემდეგ აღდგენა შეუძლიათ.

სრული რეგენერაცია აღინიშნება პერიფერიულ ნერვებში. იგი საკმაოდ კარგად არის შესწავლილი ექსპერიმენტულ პირობებში. აღმოჩნდა, რომ ზოგ შემთხვევაში შესაძლებელია დაზიანებული ნერვების აღდგენა და ორგანოს დაკარგული ფუნქციის განახლება. მაგრამ აღნიშნულ პროცესს, რომელიც ზოგჯერ შესაძლებელია თვეობით გრძელდებოდეს, თან სდევს ნერვული ბოჭკოს რთული დეგენერაციული ცვლილებები (ნერვის გადაკვარება). აღდგენა მიმდინარეობს ორი მხრიდან: აქსონის გადარჩენილი ცენტრალური მონაკვეთიდან და პერიფერიული მონაკვეთის შერჩენილი მიელინური გარსისა და ნერვილემიდან.

ნერვული ბოჭკოს რეგენერაცია ჩვეულებრივ ადვილი დასანახია ნერვის გადაჭრის შემთხვევაში, როდესაც იგი გადაკვეთილია ცენტრალურ ნაწილად, რომელიც ტვინთან დაკავშირებული რჩება, და პერიფერიულ ნაწილად, რომელიც ნერვულ უჯრედებთან კავშირს მოკლებულია. ნაწილებს შორის კავშირის აღდგენა ხდება ნერვში შვანის სინციტიუმისა და შემაერთებელქსოვილოვანი ჩანაფენების აქტიური ზრდის შედეგად. ბოჭკოს პერიფერიულ ნაწილში, რომელიც უჯრედთან არ არის დაკავშირებული, იწყება მიელინის დაშლა. იგი გამოდის შვანის უჯრედების ციტოპლაზმიდან და გროვდება წვეთებად, რომელთა შიგნით მოქცეულია დაშლილი ლერძითი ცილინდრის ნარჩენები. ამავე დროს. შვანის სინციტიუმის ციტოპლაზმა იქცევა ბირთვების შემცველ ზონარებად. ბოჭკოებს შორის შემაერთებელქსოვილოვანი ჩანაფენების უჯრედოვანი ელემენტები მრავლდება და წარმოქმნის ნაწიბუროვან ქსოვილს. ბოჭკოს ორივე გადაკვეთილი ბოლოების შეერთება ზონარების ზრდის შედეგად ხდება. ისინი ჩაიზრდებიან ნაწიბუროვან ქსოვილში და ბოჭკოს ცენტრალური მონაკვეთისაკენ მიემართებიან. ბოჭკოს პერიფერიული ნაწილის შვანის სინციტიუმში მიმდინარე ცვლილებებთან ერთად იწყება ლერძითი ცილინდრის ცენტრალური ბოლოს რეგენერაცია. აქ ხდება ნეიროფიბრილთა წაზრდა დაზიანების მიმართულებით. ისინი წერილია ბოჭკოების სახით ჩაიზრდებიან ზონარებში და თანდათანობით ტიპურ ლერძით ცილინდრად გარ-

დაქმნებიან. დაზიანებული ბოქოს აღდგენის პროცესი მიელინის გაჩენით და რბილი გარსის წარმოქმნით მთავრდება.

რაც შეეხება ნეიროგლიას, იგი ზრდასრულ მდგომარეობაშიც შეიცავს ნაკლებად დიფერენცირებულ უჯრედებს, რომელთაც გამრავლების და განვითარების უნარი შერჩენილი აქვთ ადამიანის მთელი სიცოცხლის მანძილზე.

დასკვნა

მე-19 საუკუნის ბუნებისმეტყველება აღინიშნება ენერჯის მარადისობის კანონის აღმოჩენითა და დარვინის ევოლუციის თეორიის და უჯრედული თეორიის განვითარებით. „ამ სამი დიდი აღმოჩენის წყალობით ბუნების მთავარი პროცესები ახსნილია და ბუნებრივ მიზეზებზეა დაყვანილი“¹.

დარვინის თეორიამ მოახდინა დიდი გადატრიალება ბუნებისმეტყველებაში. იგი წარმოადგენდა ფართო განზოგადებას; რომელმაც მოითხოვა დაგროვილი ფაქტობრივი მასალის მიმართ ახლებურად მიდგომა. ზემოთ უკვე აღინიშნა, თუ რა გავლენა მოახდინა ამ თეორიამ ემბრიოლოგიის განვითარებაზე. ორგანული ევოლუციის იდეამ გააფართოვა მეცნიერების ინტერესები და შესაძლებელი გახადა ორგანიზმის განვითარების კანონზომიერებათა ამოხსნა.

ყოველი საბუნებისმეტყველო მეცნიერება თავის ისტორიას იწყებს შემთხვევითი დაკვირვებებითა და ფაქტების დაგროვებით, რომელთა შემდგომი სისტემატიზაცია და ურთიერთშედარება იძლევა მასალას განზოგადებისათვის. განვითარების ასეთი ვზა განვლო ჰისტოლოგიამაც, მის პირველ განზოგადებას ორგანიზმთა უჯრედოვანი აგებულების თეორია წარმოადგენდა. ეს თეორია, ფორმულირებული მეცნიარებებში უჯრედების აღმოჩენის თითქმის 200 წლის შემდეგ, ჰისტოლოგიაში იმ მეტად ხანგრძლივი აღწერითი პერიოდის შედეგი იყო, როცა გროვდებოდა მონაცემები ცოცხალ არსებათა ნატიფი აგებულების შესახებ.

უჯრედული თეორია მისი ძირითადი დებულებით ცხოველთა და

¹ ფ. ენგელსი, ბუნების დიალექტიკა, სახელგამი, 1954, გვ. 204.

მცენარეთა აგებულების ერთიანობის შესახებ ევოლუციური მოძღვრების დიდ შენაძენს წარმოადგენდა. მაგრამ თვით ჰისტოლოგია, რომელშიც ეს მატერიალისტური თეორია ჩაისახა, ევოლუციური იდეებისაგან თითქმის სრულიად განზე აღმოჩნდა. მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში იყო ცდები ჰისტოლოგიის დარგში ევოლუციური მოძღვრების გამოყენებისა, მაგრამ ეს ცდები ნაკლებშედეგიანი გამოდგა.

ჰისტოლოგიური სტრუქტურების მთელი მრავალგვარობა ჯერ კიდევ გასული საუკუნის შუა წლებში იქნა დაყოფილი ქსოვილების ოთხ ჯგუფად. ქსოვილთა მორფოფიზიოლოგიურ თავისებურებებზე დამყარებული ასეთი დაყოფა, არსებითი ცვლილებების გარეშე, დღემდე ინარჩუნებს თავის მნიშვნელობას. ამ კლასიფიკაციის ავტორები ა. ლეიდიგი და ა. კელიკერი შორს იყვნენ იმისაგან, რომ ქსოვილთა მორფოფიზიოლოგიური დახასიათება მათ წარმოშობასთან დაკავშირებინათ. ზოგიერთი ქსოვილის ნებისმიერი ჩანასახოვანი ფურცლიდან განვითარების შესაძლებლობა, ამ ავტორთა წარმოდგენით, ზედმეტად ხდიდა ქსოვილთა დაკავშირებას მის წარმოშობასთან. იმ დიდმა შედარებითმა მასალამ, რომელსაც ლეიდიგის შრომები მოიცავდა, სათანადო გაშუქება ვერ ჰპოვა.

ქსოვილთა წარმოშობის საკითხის შეუფასებლობას არ შეიძლებოდა არ მოჰყოლოდა გარკვეული შეცდომები. სწორედ ამიტომ ფეხსახსრიანთა ქიტინოვანი წარმონაქმნები და, საერთოდ, უხერხემლოთა ეპითელიურული საფარველები შემაერთებელ ქსოვილებს მიაკუთვნეს, მაშინ, როდესაც ისინი ეპითელური უჯრედების ციტოპლაზმის სპეციალურ დიფერენცირებას წარმოადგენენ.

პირველი ცდა ქსოვილთა განხილვისა მათ განვითარებაში გამოიხატა იმით, რომ ჰისტოლოგია განსაზღვრეს როგორც მეცნიერება, რომელიც არა მარტო ორგანიზმის ძირითად სისტემათა აგებულებას შეისწავლის, არამედ აგრეთვე მათი განვითარების მიზეზებსა და კანონზომიერებებს.

აზრი ქსოვილთა ბუნებრივი გენეზისური სისტემის შექმნის შესახებ ა. რაუბერს, ე. ჰეკელს და ზოგ სხვა მეცნიერს ეკუთვნოდა. მათ მორფოფიზიოლოგიური კლასიფიკაცია ხელოვნურად მიანნდათ, და თვლიდნენ, რომ ქსოვილების ჯგუფებად დაყოფა შესაძლებელია მხოლოდ მათი წარმოშობის ისტორიის შესაბამისად. ამის საფუძველზე ასხვავებდნენ გარეთა, შუა, შიგნითა და დერმალური ჩანასახოვანი ფურცლის ქსოვილებს.

რაუბერის და ჰეკელის გენეზისური კონსტრუქციები სავსეა წინააღმდეგობებით, ფორმალურია და ღრმად მცდარი. მათი ძირითადი შეცდომა ისაა, რომ ქსოვილთა კლასიფიკაციისადმი გენეზისებურად მიდგომისას ისინი არ ითვალისწინებდნენ ცხოველთა მორფოლოგიურ

და ფუნქციონალურ თავისებურებებს. ისინი ივიწყებდნენ, რომ ქსოვილში, როგორც ბიოლოგიურ სისტემებში, ფორმა და ფუნქცია ერთიანია, განუყოფელი და განვითარების პროცესში აღმოცენებული. კლასიფიკაციას, რომელსაც აღიარებდნენ რაუბერი და ჰეკელი, არ შეიძლებოდა არ მოჰყოლოდა ის, რომ მათი დასკვნები უღლეური აღმოჩნდა.

მიუხედავად მე-19 საუკუნეში ჰისტოლოგიისადმი ევოლუციური მიდგომის ამ ცდებისა, იგი კვლავ აღწერით მეცნიერებად რჩებოდა. მისი ინტერესები მიმართული იყო ძირითადად ადამიანისა და ძუძუმწოვრების ქსოვილთა და ორგანოთა მიკროსკოპული შესწავლისა და უჯრედის სტრუქტურისა და მისი ცხოველმოქმედების გამოკვლევისაკენ.

ევოლუციური მოძღვრებიდან ჰისტოლოგიის ასეთი მოწყვეტა რამდენიმე მიზეზით აიხსნება. ჯერ ერთი, ჰისტოლოგია მკიდროდ იყო დაკავშირებული მედიცინასთან, რომლის პრაქტიკული მიზანდასახულება ბევრად აღემატებოდა ინტერესს ზოგადთეორიულ საკითხებისადმი. მეორე მიზეზი იყო ჰისტოლოგიური კვლევის ტექნიკის ბრწყინვალე მიღწევები. ეს მიღწევები იძლეოდნენ უჯრედის ნატიფი აგებულების კვლევის დიდ შესაძლებლობებს, რამაც დაჩრდილა ინტერესი ზოგადბიოლოგიური საკითხებისადმი.

რუსი ჰისტოლოგები არ იფარგლებოდნენ ქსოვილთა ფორმალური აღწერით. თუმცა რუსეთის ჰისტოლოგიას ჯერ კიდევ არ გააჩნდა ევოლუციური შინაარსი, იგი უკვე მე-19 საუკუნეში შედარებითი და ექსპერიმენტული მეცნიერება იყო.

ევოლუციური ჰისტოლოგიის შექმნა საბჭოთა ჰისტოლოგების ღვაწლია, განსაკუთრებით ა. ა. ზეარზინისა, რომელმაც ქსოვილთა შესწავლას საფუძვლად ისტორიული მეთოდი დაუდო.

ქსოვილთა შედარებითი და ექსპერიმენტული კვლევის შედეგად მიღებული მდიდარი მასალა იმას ადასტურებს, რომ ქსოვილების ევოლუცია მთლიანი ორგანიზმის ევოლუციასთან ერთად ხდება და იმავე კანონზომიერებებს ექვემდებარება. ქსოვილთა სისტემების ბიოლოგიური თავისებურებანი, ისევე როგორც მისი ყველა სხვა ნიშანი, ხანგრძლივი ფილოგენეზური განვითარების შედეგად აღმოცენდა. ქსოვილთა თავისებურებების მრავალფეროვნების მიუხედავად, ისინი შეიცავენ აგრეთვე მთელ რიგ საერთო თვისებებს, რომლებიც გაპირობებულია ორგანიზმში მათი წარმოშობის ერთიანობით.

საბჭოთა ჰისტოლოგიის დიდი მიღწევები სწორედ იმის შედეგია, რომ იგი დაადგა ქსოვილთა განვითარების ისტორიის შესწავლის გზას, ე. ი. ევოლუციური მეცნიერების გზას. ამჟამად, ჰისტოლოგიის ერთ-ერთი ამოცანაა ქსოვილთა განვითარების ძირითად კანონზომიერებათა დადგენა და დაუფლება მათი მიზანდასახული შეცვლის მიზნით.

მიკროსკოპული ბაქტერიის საფუძვლები

მიკროსკოპი. ჰისტოლოგიურ კვლევა ძალიან მკიდროდაა დაკავშირებული მიკროსკოპის გამოყენებასთან. ჰისტოლოგიის, როგორც სხეულის ნაწილების ნატიფი აგებულების შემსწავლელი მეცნიერების თავისებურება ისაა, რომ ყველა დაკვირვებას საფუძვლად მიკროსკოპული ანალიზი უდევს. მიკროსკოპი ის ხელსაწყოა, ურომლისოდაც ჰისტოლოგია უმწეო ხდება.

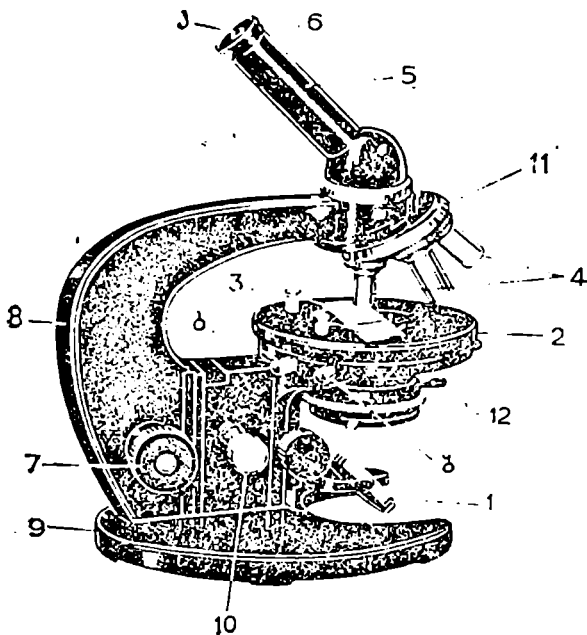
უჯრედული მოძღვრების განვითარების ისტორია გვიჩვენებს, თუ რამდენად იყო დამოკიდებული ჰისტოლოგიური კვლევის მიღწევები, და მაშასადამე, ჰისტოლოგიის განვითარებაც ოპტიკაზე.

„შესავალში“ ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ პირველი მიკროსკოპები იმდენად არასრულყოფილი იყო, რომ მათ თითქმის არც კი იყენებდნენ. მხოლოდ მე-19 საუკუნის პირველ მეოთხედში მოხერხდა ამ ხელსაწყოების ძირითად ნაკლოვანებათა გამოსწორება. მიკროსკოპის სწრაფ გაუმჯობესებასთან ერთად მე-19 საუკუნის შუა წლებში იწყება მორფოლოგიური ჰისტოლოგიის სწრაფი აღმავლობა.

ოპტიკური ხელსაწყოების მოწყობილობა ემყარება სინათლის გარდატეხისა და არეკვლის კანონებს, რაც ცნობილია ფიზიკის კურსიდან. ამიტომ ჩვენ აქ ამაზე არ შევიჩრდებით და შემოვიფარგლებით მხოლოდ მიკროსკოპის ნაწილების მოკლე აღწერით.

მიკროსკოპის ოპტიკური სისტემა, რომელიც მის საფუძველს შეადგენს, წარმოდგენილია ლინზების ორი სისტემით: ერთი მათგანი მიმართულია ობიექტისაკენ და მას ობიექტივი ეწოდება, მეორე კი — მკვლევარის თვალისაკენ და მას ოკულარულს უწოდებენ. ობიექტივი იძლევა გადიდებულ, მაგრამ შებრუნებულ გამოსახულებას. ოკულარი აღიღებს გამოსახულებას, მაგრამ აქცევს მას წარმოსახვითად. თანაც ტოვებს შებრუნებულად. ამგვარად, ლინზების ორივე სისტემის თანამოქმედების შედეგად გამოსახულება მიიღება გადიდებული, შებრუნებული და წარმოსახვითი.

ობიექტივი და ოკულარი მოთავსებულია ლითონის მილში — ტუბუსში (სურ. 138,5), რომლის ნორმალური სიგრძე 160 მმ უდრის. უფრო სრულყოფილ მიკროსკოპს აქვს რამდენიმე სხვადასხვა გადიდების მქონე ობიექტივი, რომელიც ჩადგმულია ლითონის ჩარჩოში, მას რევოლვერი ეწოდება.



სურ. 138. მიკროსკოპი:

1 — სარკე; 2 — მაგილა ხრახნიტ ბ და გ მის გადასაადგილებლად; 3 — სამაგრები; 4 — ობიექტივები; 5 — ტუბუსი; 6 — ოკულარი თვალის ლინზით ა; 7 — კრემალური; 8 — ტუბუსის დამჭერი; 9 — ფეხი; 10 — მიკრომეტრული ხრახნი; 11 — რევოლვერი სამი ობიექტივით; 12 — გამაშუქებელი.

ობიექტივის სისტემის გარდა მიკროსკოპს აქვს სარკე, სასაგნე მაგილა და გამაშუქებელი (სურ. 138).

სარკე მოთავსებულია მიკროსკოპის შტატივის ქვემო ნაწილში. სხივებს, რომლებიც მას სინათლის წყაროდან ხვდება, სარკე არეკლავს გამოსაკვლევ ობიექტის მიმართულულებით. სარკის ერთი ზედაპირი ჩაზნექილია, მეორე კი ბრტყელი, უფრო ინტენსიური გაშუქებისათვის ხმარობენ ჩაზნექილ სარკეს.

გამოსაკვლევ ობიექტი თავსდება სასაგნე მაგილაზე. მაგილის შუაში არსებულ ხვრელში გადის სარკით არეკლილი სხივების კონა. სხივები გაივლიან ობიექტს და აღწევენ ობიექტივს. გაშუქების

რეგულირება შეიძლება მაგიდაში არსებული ხერელის გადიდებით ან შემცირებით, რაც ხერხდება დიაფრაგმის დახმარებით, რომელიც სასაგნე მაგიდის ქვემოთაა გამაგრებული.

გამაშუქებელი კონდენსორი, რომელიც სინათლეს აძლიერებს, მხოლოდ სრულყოფილ მიკროსკოპებს აქვთ. კონდენსორი შედგება ლინზების სისტემისაგან, რომლებიც აგროვებს სარკიდან არეკილ სხივებს და ახდენს მათ კონცენტრაციას გამოსაკვლევ საგანზე. კონდენსორი თავსდება სარკესა და სასაგნე მაგიდას შორის.

ობიექტივის შემადგენელი ლინზები თავისი ხარისხის მიხედვით იყოფა აქტრომატებად და აპოქრომატებად. აქრომატული ლინზები ნაკლებ გამოსადეგარია, ვინაიდან ისინი ქრომატული და სფერული აბერაციების გამო ძალიან დამახინჯებულ გამოსახულებას იძლევიან. ქრომატული აბერაცია განაპირობებს გამოსახულების შეფერადებას, რაც იმის შედეგია, რომ სპექტრის სხვადასხვა სხივი ლინზაში სხვადასხვაგვარად გადატყდება და თეთრი სინათლე შემადგენელ ფერებად იშლება. რაც შეეხება სფერულ აბერაციას, იგი გამოიხატება გამოსახულების გაფანტვით. ლინზების სხვადასხვა წერტილში დაცემული სინათლის სხივების არაერთნაირი გარდატეხის გამო. აღნიშნული ნაკლოვანებანი აპოქრომატებში თითქმის აცილებულია და ლინზებში მკვეთრ და მკაფიო გამოსახულებას იძლევა.

ობიექტივის დახასიათებისათვის არსებითი მნიშვნელობა აქვს მის გადამწყვეტ უნარს. ეს განისაზღვრება ნაწილაკთა შორის უმცირესი მანძილის გამოსახვის შესაძლებლობით. კარგი მიკროსკოპის გადამწყვეტი უნარი გამავეალ სინათლეში კვლევის დროს ჩვეულებრივი გაშუქებისას 0,2 მკვ. უდრის. გადამწყვეტი უნარი შეიძლება მნიშვნელოვნად გადიდდეს. ამის მიღწევა შეიძლება ისეთი ობიექტივების დამზადებით, რომელთა ხმარებისას პრეპარატსა და ლინზას შორის ჰაერის ფენა შეცვლილია კედარის ზეთით, ვინაიდან კედარის ზეთის გარდატეხის მაჩვენებელი ლინზის გარდატეხის მაჩვენებლის მსგავსია, ობიექტივის სინათლის ძალის გამოყენება აქ ბევრად უფრო სრულყოფილია. ასეთ ობიექტივებს იმერსიულს უწოდებენ. ჰაერი, რომელსაც გარდატეხის უფრო დაბალი მაჩვენებელი აქვს, ოპტიკური თვალსაზრისით მავნეა.

მიკროსკოპული კვლევა შეიძლება წარმოებდეს მხედველობის ნათელ არეში. ანდა პირიქით, ბნელ არეში.

კვლევა მხედველობის ნათელ არეში ემყარება ობიექტის შესწავლას გამავეალ სინათლეში, ე. ი. სინათლის წყაროდან თვით ობიექტში სხივების გავლისას. მიკროსკოპულ სურათს ამ შემთხვევაში იძლევა გამოსაკვლევი საგნისა და არის ნაწილაკთა გარდატეხის მაჩვენებლებს შორის არსებული განსხვავება. სინათლის სხივები,

ობიექტში გავლისას, ხედებიან ჯერ ობიექტივში და შემდეგ კი ტუბუსში. თუ ობიექტს გარეგან არესთან შედარებით სხვანაირი გარდატეხის მაჩვენებელი აქვს, სხვები მისგან განზე იხრებიან. ამის შედეგად, საგანი გაუშუქებელი რჩება და მკვეთრად გაშუქებულ მხედველობის არეში მოჩანს მუქად, ანდა, ყოველ შემთხვევაში, სხვანაირად გაშუქებულად. რაც უფრო მეტად უახლოვდება საგნის ნაწილაკთა გარდატეხის მაჩვენებელი არის გარდატეხის მაჩვენებელს, მით უფრო მკრთალად ჩანს ობიექტი. საგანი სრულიად უხილავი ხდება, თუ არისა და საგნის ნაწილაკთა გარდატეხის მაჩვენებლები თანაბარია. ნათელ არეში კვლევის გამოსახულებას იძლევა 0,02 მმკ სიდიდის ნაწილაკები. უფრო მცირე ნაწილაკები უხილავია.

მხედველობის ბნელ არეში კვლევა საშუალებას იძლევა დავაკვირდეთ ნაწილაკებს, რომელთა სიდიდე 0,2—0,006 მიკრონის ფარგლებში იზომება. ამ ნაწილაკებს სუბ-მიკრონებს, ანუ ულტრა-მიკრონებს უწოდებენ, ხოლო მიკროსკოპებს, რომელთა მეშვეობით მათზე დაკვირვებას ახდენენ, ულტრა-მიკროსკოპები ეწოდება. ამ მიკროსკოპების აგებულება ემყარება იმას, რომ ნაწილაკებს უნარი აქვთ გაშუქდნენ მათზე დაცემული სინათლის სხივების არეკვლის შედეგად. სინათლის სხივები გამჭვირვალე არეში გავლისას ხედებიან არაგამჭვირვალე ნაწილაკებს და აირეკლებიან მათგან, ამ დროს ნაწილაკები გაშუქდება და ხილული ხდება. ულტრა-მიკროსკოპით კვლევა ემყარება საგნის გვერდითი სინათლით გაშუქებას, როცა სხივები ობიექტივში არ ხედება. ასეთი გაშუქებისას მიკროსკოპის მხედველობის არე ბნელი რჩება. ნაწილაკების მიერ არეკლილი სხივების ნაწილი ობიექტივში ხედება და მიკროსკოპში მიიღება საგნის გაშუქებული გამოსახულება.

ამგვარად, გამავალ სინათლეში კვლევისას გამოსახულება იმის გამო მიიღება, რომ მკვეთრად გაშუქებული მხედველობის არეში ობიექტის ნაწილაკები ბნელად მოჩანს; ულტრა-მიკროსკოპული კვლევის დროს კი პირიქითაა: მხედველობის ბნელ არეში ნათელი აღმოჩნდება ობიექტის ნაწილაკები.

თანამედროვე მეცნიერული კვლევის ღირსშესანიშნავ იარაღს, რომლის მეშვეობითაც შესაძლებელი გახდა უჯრედებისა და ქსოვილების ცოცხალი ნივთიერების აგებულების ზუსტი შესწავლა, ელექტრონული მიკროსკოპი წარმოადგენს. თუ ოპტიკური მიკროსკოპი იძლევა გამოსაკვლევი ობიექტის რამდენიმე ათასჯერ გადიდების საშუალებას, ელექტრონულ მიკროსკოპებს შეუძლიათ ობიექტი ასეული ათასობით გაადიდონ.

მიკროსკოპული ტექნიკა. მიკროსკოპული ტექნიკა გულისხმობს მასალის ისეთ დამუშავებას, რომელიც მას მიკროსკოპული კვლევი-

სთვის გამოსადეგს ხდის. მიკროსკოპული დაკვირვება შეიძლება წარმოებდეს როგორც ცოცხალ ობიექტზე, ისე მუდმივ პრეპარატზედაც.

მ უ დ მ ი ვ ი პ რ ე პ ა რ ა ტ ე ბ ი შეიძლება იყოს ტოტალური (მცირე ზომის მთლიანი ორგანიზმებისა და ორგანოების) თხელი ანათლების და ნაცხების სახით (თხევადი სისხლი, სპერმა და სხვ.). პრეპარატების დამზადება იწყება ობიექტის ფიქსაციით, რომლის მიზანი სტრუქტურის შეუცვლელი მდგომარეობის შენარჩუნებაა.

თუ ობიექტი განვლად სინათლეში შეისწავლება, იგი საკმაოდ თხელი და გამჭვირვალე უნდა იყოს. ამიტომაც, იშვიათი გამონაკლისის გარდა (თხელი აპკები და სხვ.), მიკროსკოპული კვლევისათვის განკუთვნილი ყველა ობიექტი იჭრება თხელ ფირფიტებად. პრეპარატმა რომ შესაძლებლობის ფარგლებში შეინარჩუნოს ცოცხალი მდგომარეობისათვის დამახასიათებელი აგებულება, ახდენენ მის ფიქსაციას და ბოლოს აუცილებელია მიღწეულ იქნას პრეპარატში უწყვილესი სტრუქტურების გარჩევა. ვინაიდან ობიექტის ცალკეული ნაწილების გარდატეხის მაჩვენებლები თითქმის ერთნაირია, ისინი პრაქტიკულად არ განირჩევიან ერთმანეთისაგან. ამ ნაკლის ასაცილებლად ჰისტოლოგიაში გამოყენებულია შეღებვა. იმის გამო, რომ ობიექტის ცალკეული ნაწილი სხვადასხვანაირად აღსორბირებს სინათლეს, შეღებვისას ობიექტი ხილული ხდება. ამგვარად, მიკროსკოპული ტექნიკა თხელი ანათლების დამზადებას და მის შეღებვას გულისხმობს.

მცენარიდან საკმაოდ თხელი ანათლების დამზადება ხერხდება პირდაპირ ხელით, სამართებლის მეშვეობით, ყოველგვარი წინასწარი დამუშავების გარეშე. ანათლების დამზადების ამგვარი ხერხი, სავსებით აკმაყოფილებს კვლევის ზოგიერთ მიზანს, რაც შეეხება ცხოველებს მათი ქსოვილები ძალიან რბილია. მათგან ანათლების დამზადებისათვის საჭიროა თანმიმდევრული, ზოგჯერ ძალზე ხანგრძლივი და ფაქიზი დამუშავება.

დამუშავება ფიქსაციით იწყება. ამის შემდეგ ხდება მასალის გამკვრივება და მომზადება თხელი ანათლების დასამზადებლად.

ფიქსაციის დროს ობიექტს სწრაფად კლავენ და უჯრედის შემადგენელი ნაწილები გადაჰყავთ უხსნად მდგომარეობაში, რის გამოც ისინი შემდგომი დამუშავებისას აღარ იცვლებიან, და თავის ნორმალურ მდგომარეობას ინარჩუნებენ. ფიქსაციის მიზანია ცოცხალი ობიექტისათვის დამახასიათებელი სტრუქტურის მაქსიმალური შენარჩუნება. მაგრამ ამის მიღწევა ძნელია და ყოველთვის არ ხერხდება, რადგანაც უჯრედში შემავალი ყველა წარმონაქმნი ძალზე მოძრავი და არამდგრადი კოლოიდური სისტემაა.

სხვადასხვა ზემოქმედების დროს კოლოიდები ადვილად იცვლიან სუბმიკრონულ სტრუქტურას. მისი დარღვევა საფიქსაციო ნივთიერე-

ბათა გავლენითაც ხდება. კოლოიდთა სუბმიკრონული აგებულების შეცვლას თან სდევს მეტ-ნაკლებად გამოხატული მიკროსკოპული ცვლილებები. რაც უფრო მკვრივია სტრუქტურები, მით უფრო მდგრადია და უკეთესად ინახება სხვადასხვა დამუშავებისა და საფიქსაციო ნივთიერებათა ზემოქმედების დროს. იმ უჯრედოვანმა წარმონაქმნებმა კი, რომლებიც ზოლების ან გელების შექცევად მდგომარეობაში იმყოფებიან, ფიქსაციის დროს შეიძლება მნიშვნელოვანი ცვლილებები განიცადონ, ცილები, რომლებიც ყველა ცოცხალის ძირითად კომპონენტს წარმოადგენს, ფიქსაციისას შედეგებას განიცდიან, მათი დისპერგირებული ნაწილაკები ილექება და ხდება მათი კოაგულაცია. ამ დროს ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს დალექილი დისპერგირებული ნაწილაკების სიდიდეს. რაც უფრო მცირე ზომისაა ეს ნაწილაკები, მით უფრო ნაკლებად ირღვევა კოლოიდის სტრუქტურა და მით უფრო კარგადაა შენარჩუნებული გამოსაკვლევი წარმონაქმნების ნორმალური აგებულება.

ამრიგად, ფიქსაცია მდგომარეობს ძირითადად, ცილების და, ნაწილობრივ, ლიპიდების სწრაფად შედეგებაში. კოაგულაციის ხასიათი დამოკიდებულია როგორც ფიქსირებული სუბსტრატის კოლოიდურ თვისებებზე, ისე გამოყენებული ფაქტორის თვისებებზეც. ცილების კოაგულაციას ძალიან ბევრი ნივთიერება იწვევს, მაგრამ მათგან ძალიან ცოტაა ისეთი, რომლის ფიქსატორად გამოყენება შეიძლებოდეს. ეს იმით აიხსნება, რომ მათი უმრავლესობა იძლევა ტლანქ კოაგულატებს და იწვევს ქსოვილოვანი წარმონაქმნების ჰემარატი სტრუქტურის მკვეთრ დარღვევას.

კარგი საფიქსაციო ნივთიერებებია: ოსმიუმის მჟავა, ქრომმჟავა, ორქრომჟავა კალიუმი, რომელიც საუკეთესო შედეგს შემყავებულ მდგომარეობაში იძლევა. შესანიშნავი შედეგები მიიღება ნივთიერებათა ნარევების — განსაკუთრებით ქრომ-ოსმიუმის მარილთა ნარევების მოქმედებით, რადგან მათ ცილებიც და ლიპიდებიც უხსნად მდგომარეობაში გადაჰყავთ.

ფიქსატორთა უმრავლესობა ქსოვილთან ქიმიურ რეაქციაში შედის, ისე, რომ ამ დროს მიღებული კოაგულატი ქიმიური ზემოქმედების შედეგს წარმოადგენს. მაგრამ არის ისეთი საფიქსაციო ნივთიერებანი, რომელნიც კოაგულაციას განაპირობებენ კოლოიდის გაუწყლოებით. ასეთ ფიქსატორებს სპირტი და აცეტონი ეკუთვნის. გაუწყლოება იწვევს ტლანქ კოაგულაციას, ამიტომაც ასეთი ფიქსატორები ნატიფი ჰისტოლოგიური ანალიზისათვის ნაკლებადაა გამოსადეგი.

ფიქსაციის კარგი ხარისხისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს დიფუზიის სისწრაფეს. ქსოვილში საფიქსაციო ნივთიერებათა ნელი შეღწევისას მისი ღრმადმდებარე შრეები ხრწნას იწყებენ. ფიქსატორის

შედწევის სიჩქარე დამოკიდებულია იმ ურთიერთკავშირზე, რომელიც მასსა და ცილებს შორის მყარდება.

არანაკლები მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე საფიქსაციო ნივთიერებათა მიერ ლიპიდების გახსნის უნარს. რაც უფრო ადვილად ხსნის მათ ფიქსატორი, მით უფრო სწრაფად შეაღწევს იგი ქსოვილში. ამ მხრივ კარგია ძმარმჟავა, რომელიც ადვილად ხსნის ლიპიდებს. ამავე დროს იგი ადვილად ლექავს ცილებს, რითაც აგრეთვე აადვილებს ფიქსატორის შეღწევას (ცოცხალ პროტოპლაზმაში ძნელად შეღწევადი ნივთიერებანი გაცილებით ადვილად გაივლიან დაღეჟილ კოლოიდში). ძმარმჟავას ეს თვისებები განაპირობებენ მის მონაწილეობას თითქმის ყველა ფიქსატორის შემადგენლობაში: იგი წარმოადგენს ერთგვარ გამტარს ფიქსატორის დანარჩენი ნივთიერებებისათვის. მაგრამ ფიქსატორში ძმარმჟავა უმნიშვნელო რაოდენობით უნდა შედიოდეს ($1/20$ ნაწილი), ვინაიდან ლიპიდებისა და ცხიმების ძლიერი გახსნა ქსოვილის სტრუქტურაში მნიშვნელოვან ცვლილებებს იწვევს.

ხშირად ფიქსატორის დაძმარებით შესაძლებელი ხდება ისეთი სტრუქტურების გამოვლენა, რომლებიც ცოცხალი ობიექტის კვლევისას არ შეინიშნება. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ საფიქსაციო ნივთიერებანი გამოსაკვლევე ობიექტის სხვადასხვა ნაწილების გარდატეხის მაჩვენებელთა შორის განსხვავებას ზრდიან.

მაგრამ ზოგჯერ ფიქსატორთა გავლენით ჩნდება დამატებითი სტრუქტურები, რომლებიც ცოცხალ ქსოვილში არ არსებობს. ასეთ წარმონაქმნებს ა რ ტ ე ფ ა ქ ტ ე ბ ს უწოდებენ. მათი წარმოშობით ფიქსაციის მეთოდის ღირსება სულაც არ მცირდება, ოღონდ აუცილებელია მუდმივი პრეპარატების კვლევის ზედმიწევნითი კონტროლი ცოცხალ ობიექტებზე დაკვირვებით.

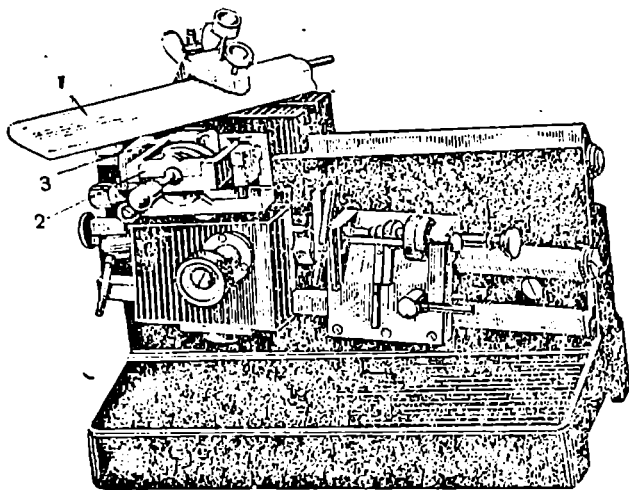
ფიქსაციის დროს საჭიროა გარკვეული წესების დაცვა: ქსოვილთა ნაჭრები უნდა იყოს მცირე ზომის 2—3 მმ (რათა ფიქსატორებმა მალე შეაღწიოს მათში), არ შეიძლება მათი ჰაერზე დატოვება (რომ აცდენილი იქნეს ცვლილებები). ობიექტის ხანგრძლივი დამზადების დროს მთელი წინასწარი დამუშავება ფიზიოლოგიურ ხსნარში უნდა ხდებოდეს.

საფიქსაციო სითხის რაოდენობა 25—30 ჯერ უნდა აღემატებოდეს დასამუშავებელი ნაჭრის მოცულობას. არსებითი მნიშვნელობა აქვს ფიქსაციის ხანგრძლივობას, რომელიც დამოკიდებულია როგორც გამოყენებულ ფიქსატორზე, ისე ობიექტზე.

ფიქსაციის შემდეგ ობიექტი რბილი და ჯერ კიდევ გამოუსადეგარია თხელი ანათლების დასამზადებლად. ობიექტის გამკვრივების მიზნით მას ულენთავენ პარაფინით ან ცელოიდინით, ანდა ყინავენ.

ჩ ა ყ ა ლ ი ბ ე ბ ა პარაფინში ან ცელოიდინში ემყარება ამ ნივთიე-

რებათა მიერ წყლის გამოძევებას, რომლითაც გაჟღენთილია ყველა უწვრილესი უჯრედული თუ არაუჯრედული ჰისტოლოგიური სტრუქტურა. მაგრამ უშუალოდ ფიქსატორის შემდეგ ვერც პარაფინი და ვერც ცელოიდინი ქსოვილში ვერ შეაღწევს, რადგანაც არც ერთი მათგანი წყალს არ შეერევს. ამიტომაც ობიექტს სპირტების მეშვეობით წინასწარ აცლიან წყალს. თავიდანვე მაგარი სპირტის ხმარება (96—100%) იწვევს მკვეთრ გაუწყლოებას, სტრუქტურის დარღვევას და უჯრედებისა და ქსოვილების შეკუმპუნას. ამიტომაც გაუწყლო-



სურ. 139. მარხილიანი მიკროტომი:
1 — დანა; 2 და 3 — ბლოკის დასამაგრებელი მაგიდა.

ების პროცესს სუსტი სპირტებით (30—40%) იწყებენ. სპირტის სომაგრის თანდათანობითი ზრდით აჰყავთ იგი 100%-მდე (აბსოლუტურ სპირტამდე), რომელიც აცლის ობიექტს წყლის უკანასკნელ ნაშთს. ობიექტი სრულად უნდა გაუწყლოვდეს, რადგანაც წყლის სულ უმნიშვნელო ნარჩენიც კი აფერხებს ქსოვილის პარაფინითა და ცელოიდინით სრულ გაჟღენთას, რის გამოც მისგან თხელი ანათლების დამზადება შეუძლებელი ხდება.

გაუწყლოებული ობიექტის დამუშავება იმის მიხედვით, პარაფინით ეღენთავენ მას თუ ცელოიდინით სხვადასხვანაირად წარმოებს.

ობიექტის გაუწყლოების შემდეგ ქსოვილი გაჟღენთილია. სპირტით, რომელიც, ისევე, როგორც წყალი, პარაფინს არ ერევს. ამიტომ საჭიროა ობიექტის გატარება შორისულ სითხეში (ქსილოლი, ტოლუოლი, ბენზოლი და ზოგი სხვა ნივთიერება), რომელიც ერთი

მხრივ, სპირტს ერევიან, მეორე მხრივ კი, პარაფინს ხსნიან. აბსოლუტური სპირტის შემდეგ ობიექტი გადააქვთ ჯერ აბსოლუტური (100%) სპირტისა და ქსილოლის (ან ტოლუოლის, ბენზოლის და სხვათა) თანაბარი წილების ნარევეში. შემდეგ სუფთა ქსილოლში და ბოლოს — ქსილოლის და პარაფინის თანაბარი წილების ნარევეში (35—40% ტემპერატურისას). ობიექტს მხოლოდ ამის შემდეგ აყალიბებენ პარაფინში (55°—60° ტემპერატურისას), სადაც ხდება მისი საბოლოო გაყენთა.

ცელოიდინში ჩამოყალიბებას ბევრად უფრო ხანგრძლივი დრო სჭირდება, ვიდრე პარაფინში ჩაყალიბებას. მაგრამ მას ზოგი უპირატესობა აქვს. ობიექტები (მაგალითად, კანი), რომლებიც პარაფინში ზედმეტად მაგრდება და თხელ ანათლებად დაჭრისათვის უვარგისი ხდება, ცელოიდინში ჩამოყალიბებისას უფრო ნაზი გამოდის.

წყლის გამოცლის შემდეგ ობიექტი გადააქვთ 100%-იანი სპირტისა და ეთერის ნარევეში, რომელშიც გახსნილია ცელოიდინი, გაყენთისათვის კყენებენ 2—4—8%-იანი მზარდი კონცენტრაციის ცელოიდინის ხსნარებს. ცელოიდინით გაყენთის შემდეგ

სურ. 140. გამყინავი მიკროტომის საერთო ხედი:
1 — ნახშირორჟანგის მიმწოდებელი შლანგი.
2 — მაგიდა. 3 — დანა.

ობიექტს ამკვრივებენ 70%-იან სპირტში, რომელშიაც იგი შეიძლება ხანგრძლივად ინახებოდეს.

პარაფინში ან ცელოიდინში ჩაყალიბებულ ნაჭერს ბლოკი ეწოდება. იგი შეიძლება დაიჭრას თხელ ფირფიტებად, რომლებსაც სათანადო შეღებვის შემდეგ მიკროსკოპით სინჯავენ.

თხელ 4—5 მიკრონის სისქის ანათლებს ამზადებენ განსაკუთრებული ხელსაწყოს — მიკროტომის (*microtome* — პატარა, *tommo* — ვჭრი, ვკვეთ) მეშვეობით (სურ. 139). მიღებულ ანათლებს აწებებენ სასაგნე მინებზე, სადაც მათი შეღებვა ხდება.

გამყინავი მიკროტომით ანათლების დამზადება ემყარება თხევადი ნახშირორჟანგის გამოყენებას (სურ. 140). აქ ძალიან თხელი ანათლების მიღება არ ხერხდება (მინიმალური სისქეა 10 მმკ), მაგრამ მას თავისი უპირატესობა აქვს. ჯერ ერთი, პრეპარატის დამზადება უფრო სწრაფად ხდება, ვინაიდან ობიექტის წინასწარი დამუშავება — გაუწყობება და გამკვრივება სრულიად არაა საჭირო. ამასთან, შეიძლება, არაფიქსირებული მასალის დაჭრაც. ბოლოს, გაყინულ ანათლებს იყენებენ იმ შემთხვევაში, როდესაც პარაფინში ან ცელოიდინში ჩაყალიბება არ ხერხდება, მაგალითად, სპირტსა და შორისულ სითხეებში ადვილად ხსნადი ლიპიდური და ცხიმოვანი წარმონაქმნების შემცველი პრეპარატების დამზადებისას.

ამჟამად, მნიშვნელოვანი მიღწევებია მოპოვებული ულტრათხელი ანათლების (იზომება \bar{A}) დამზადებაში, რისთვისაც იყენებენ განსაკუთრებულ მიკროტომებს და სპეციალურ ნივთიერებებს ობიექტის ფიქსაციისა და ჩამოყალიბებისათვის.

ამის შემდეგ ხდება პრეპარატების შეღებვა. ვინაიდან სხვადასხვა ჰისტოლოგიური ელემენტები ერთი და იმავე საღებავებისადმი სხვადასხვა მიმართებას იჩენენ, შესაძლებელი ხდება პრეპარატის მიკროსკოპიული სურათის იმგვარად დიფერენცირება, რომ მანამდე უხილავი სტრუქტურები ძალიან ადვილად გამოვლინდნენ.

ზოგიერთი მეცნიერი ჰისტოლოგიურ სტრუქტურათა შეღებვის პროცესს ქიმიური რეაქციით ხსნის. შეღებვის სხვადასხვაგვარი უნარი აიხსნება ობიექტის სხვადასხვა ნაწილებსა და საღებავებს შორის არაერთნაირი მიმართებით. ზოგ წარმონაქმნს მეტი მიდრეკილება აქვს, მაგალითად, მუავე საღებავებისადმი, ზოგს ფუძე საღებავებისადმი, ზოგს კი ნეიტრალური საღებავებისადმი. ძალიან ცოტაა ისეთი წარმონაქმნი, რომელიც იღებება საღებავების მხოლოდ გარკვეული ჯგუფით ან მუავე ან ფუძე საღებავებით (მაგალითად, ლეიკოციტების ეოზინოფილური მარცვლოვანება). ჰისტოლოგიური ელემენტების უმრავლესობა კი იღებება როგორც ერთი, ისე მეორე ტიპის საღებავით. იშვიათია მხოლოდ ნეიტრალური შეღებვა ამა თუ იმ საღებავისადმი მეტი მიდრეკილების გამო. ამიტომაც უფრო სწორი იქნება ვილაპარაკოთ ფარდობით ოქსიფილიაზე ან ბაზოფილიაზე.

სხვა ჰისტოლოგები პრეპარატის შეღებვას ხსნიან ისეთი ფიზიკური მოვლენებით, როგორიცაა დიფუზია და ადსორბცია. შეღებვის ამ თეორიის მომხრეებს შორის ისეთებიც არიან, რომლებიც მათ მხოლოდ დიფუზიით ან მხოლოდ ადსორბციით ხსნიან.

სინამდვილეში შეღებვა რთული პროცესია, რომელსაც საფუძვლად უდევს როგორც ფიზიკური, ისე ქიმიური მოვლენები. უეჭველია, რომ ცალკეულ შემთხვევაში ადგილი აქვს ქიმიური ნათესაობის

მოვლენას. მაგრამ ეს იმას როდი ნიშნავს, რომ საღებავს არ შეუძლია ობიექტის გაყვლითა ან აღსორბირება ობიექტის ზედაპირზე.

ხასიათის მიხედვით ასხვავებენ პროგრესულ საღებავებს, რომელიც ობიექტს ღებავს გარკვეულ ინტენსივობამდე და, რეგრესულ საღებავებს, რომელიც ობიექტს ჰარბად ღებავს, რის შემდეგ საჭირო ხდება ზედმეტი საღებავის მოცილება.

ჰისტოლოგიურ ტექნიკაში უმეტესად იხმარება ანილინური საღებავები, რომლებსაც სინთეზური გზით ღებულობენ, მაგრამ ფართოდ გამოიყენება ნატურალური საღებავებიც — კარმინი და ჰემატოქსილინი. ამ ორი საღებავის განსაკუთრებით კი კარმინის ხმარება სხვა საღებავზე ადრე დაიწყო. ანილინური წარმოების განვითარებასთან ერთად ჰისტოლოგიურ ტექნიკაში შემოღებული იყო საფრანგის, მეთილენის ლურჯი, ფუქსინი და ბევრი სხვა.

ანათლებს ჩვეულებრივ სასაგნე მინაზე ღებავენ. სასაგნე მინებზე დაწებულ ანათლებს შეღებვის წინ ათავისუფლებენ პარაფინისაგან, რომელსაც ქსილოლით ხსნიან. შემდეგ ანათლებს ატარებენ კლებადი სიმაგრის სპირტებში (წყლამდე) და ღებავენ. შემდეგ პრეპარატებს ისევ აუწყლოებენ მზარდი სიმაგრის სპირტებში გატარებით და დასამჭვირვალეზად რამდენიმე ხნით ქსილოლში ტოვებენ. ასეთნაირად დამუშავებულ ანათლებს ერთ წვეთ ბალზამს აწვეთებენ და აფარებენ საფარ მინას.

ჰისტოლოგიაში ფართოდ გამოიყენება ჰისტოქიმიური მეთოდი, რომლის მეშვეობითაც უჯრედებისა და ქსოვილების საერთო მეტაბოლიზმში მონაწილე ქიმიური ნივთიერებების შედგენილობა და გარდაქმნები შეისწავლება. ამ მიზნით იყენებენ სხვადასხვა ორგანული და არაორგანული ნაერთების მიმართ მგრძობიარე რეაქციებს, სპეციალური რეაქტივების გამოყენებით და მიკროსკოპში შემდგომი შესწავლით. ქიმიურ ანალიზთან შედარებით ჰისტოლოგიური მეთოდის უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ მისი დახმარებით შესაძლებელი ხდება არა მარტო ქიმიურ ნივთიერებათა გამოვლინება, არამედ უჯრედის ცალკე სტრუქტურებში მათი ლოკალიზაციის დადგენაც.

ნერვული სისტემის შესწავლის დარგში ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს მეტალეებით იმპრეგნაციის მეთოდს. იმპრეგნაცია იმას ემყარება, რომ სხვადასხვა წარმონაქმნები მძიმე მეტალების მარილებს სხვადასხვაგვარად იკავებს. დასამუშავებულ ქსოვილებს ათავსებენ ისეთი მარილების ხსნარში, რომლებიც რამოდენიმე ხნის შემდეგ ისევ მეტალეზად აღდგებიან. იმპრეგნაცია არ წარმოადგენს შეღებვას, თუმცა ისიც ჰისტოლოგიური სტრუქტურების გამოვლინებას ემსახურება.

მუდმივი ტოტალური პრეპარატის დამზადება იმით განსხვავდება, რომ ამ დროს ობიექტს მიკროტომით არ ჭრიან და ამიტომაც მისი — დამუშავება გამამკვრივებელი ნივთიერებათა გარეშე ხდება.

ნაცხების მეთოდს სისხლის, ბაქტერიების და სხვათა შესწავლისას იყენებენ. თხელ ნაცხს ამზადებენ სასაგნე მინაზე, რომელზეც ჯერ მის ფიქსაციას და შემდეგ შეღებვას ახდენენ. მაგალითად, ახალი სისხლის წვეთს თხელ ფენად წააცხებენ მინაზე და გაშრობის შემდეგ აფიქსირებენ მეთილის სპირტით, ანდა ეთერისა და აბსოლუტური სპირტის ნარევით. ფიქსირებულ ნაცხს ლებავენ და მაშინვე ბალზამში ათავსებენ.

ქსოვილოვანი ელემენტების ვიტალური (ცოცხლივ) შეღებვა ემსახურება ჯერ ერთი, ცოცხალ ნივთიერებაში სტრუქტურების გამოვლინებას, და მეორე, მისი ცხოველმოქმედების შესწავლას. ვიტალური შეღებვის მეთოდი სავსებით გამორიცხავს ჰისტოლოგიურ სტრუქტურათა დამახინჯებას, რაც შესაძლებელია ობიექტის სხვადასხვა ნივთიერებით დამუშავებისას, მუდმივი პრეპარატების დამზადების დროს.

ცოცხალი ქსოვილის შეღებვისათვის იყენებენ ნეიტრალურ წითელს, ნილოსის ლურჯს, ტრიპანის ლურჯს და ზოგ სხვა საღებავს, რომლებიც ცოცხალ ნივთიერებას არა კლავს. ამ საღებავებით იღებება ზოგიერთი ჩანართი, ვაკუოლი, ორგანოიდი, ნივთიერებათა ცვლის შუალედური პროდუქტი, მაშინ როდესაც ბირთვი და პროტოპლაზმა შეუღებავი რჩება. უჯრედის კვდომისას საღებავი მასში დიფუნდირებს და მის ყველა ნაწილს ლებავს.

ვიტალური შეღებვის მეთოდების დამუშავებასა და მის გამოყენებაში უჯრედის ფიზიოლოგიური თვისებების შესწავლის მიზნით დიდი ღვაწლი მიუძღვით საბჭოთა მეცნიერებს (ა. რუმინანცევის, ბ. კედროვისკის, დ. ნასონოვის, ვ. ალექსანდროვის).

ქსოვილთა კულტურის მეთოდი. როგორც ბიოლოგიისათვის, ისე მედიცინისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ქსოვილთა კულტურის მეთოდს, რომელიც მდგომარეობს ქსოვილთა ნაჭრებისა და ორგანოების ორგანიზმის გარეშე ზრდაში. ამ მეთოდის დახმარებით შესაძლებელი ხდება ცოცხალი ნივთიერების ისეთი ნატიფი სტრუქტურების შესწავლა, რომლებიც სხვა მეთოდებით კვლევისას უშუალო დაკვირვებისათვის მიუწვდომელია.

ხელსაყრელ პირობებში — სათანადო საკვები არე, გარკვეული ტემპერატურა (თბილისის ხლიანებისათვის 37°) და ტენიანობა — მოთავსებული ქსოვილისა და ორგანოების პატარა ნაჭრები — ზრდას იწყებენ:

მათში მიმდინარეობს პროცესები, რომლებიც უზრუნველყოფენ მათ ნორმალურ ცხოველმოქმედებას.

ასპექტიკური პირობების ზუსტი დაცვისა და საკვები არეს. განახლებისას, დათესილი ქსოვილი შეიძლება ძალიან ხანგრძლივი დროის განმავლობაში იზრდებოდეს.

ქსოვილთა კულტურის მეთოდმა დაადასტურა მთელი რიგი ზოგადი წარმოდგენები უჯრედებისა და ქსოვილების მორფოლოგიის და ფიზიოლოგიის შესახებ და დაამტკიცა, რომ უჯრედები და ქსოვილები ვითარდებიან მხოლოდ რრგორც მთლიანი სისტემები. ცალკეულ უჯრედთა დამოუკიდებლობა მხოლოდ შედარებითია, მათი ცხოველმოქმედება დაკავშირებულია ორგანიზმთან როგორც მთლიანობასთან. ესაა ერთ-ერთი თვისება, რომელიც ნორმალური ქსოვილების უჯრედებს ასხვავებს ავთვისებიანი სიმსივნეების უჯრედებისაგან.

უმადლეს ცხოველთა ნორმალურ უჯრედთაგან იზოლირებულად არსებობა ლეიკოციტების ზოგიერთ ფორმას შეუძლია. ორგანიზმგარეშე კულტურაში ისინი გაყოფის, მოძრაობის, ფაგოციტოზის უნარს ინარჩუნებენ და საკვებ არეს არც კი საჭიროებენ. უფრო მეტიც, ლეიკოციტებს თვით შეუძლიათ პლაზმის ნივთიერების საკვებ ნივთიერებად გადამუშავება. ასე, მაგალითად, სისხლის შრატის, რომელშიაც დათესილი ლეიკოციტები რამდენიმე ხანს იზრდებოდნენ. თვითონ იქცევა საკვებ არედ, და მისი გამოყენება შეიძლება სხვა ქსოვილების გამოზრდისთვის.

ქსოვილთა კულტურის მეთოდმა სულ უფრო ფართო გამოყენება ჰპოვა მედიცინის სხვადასხვა დარგში, რადგანაც მისი საშუალებით შეიძლება ქსოვილთა ზოგიერთი თვისების შესწავლა მათ ნორმალურ მდგომარეობაში. მაგრამ არ უნდა დავივიწყოთ, რომ პირობები ქსოვილთა კულტურაში არ შეიძლება გავაფივივოთ ორგანიზმში არსებულ პირობებთან.

რადიოგრაფიის მეთოდი. ბიოლოგიაში, მედიცინასა და აგრეთვე სოფლის მეურნეობაში ფართოდ გამოიყენება რადიოგრაფიის მეთოდი. ეს მეთოდი მდგომარეობს რადიოაქტიური ჩანართების გამოვლინებაში, რომლებიც გამოსაკვლევ ობიექტში შეჰყავთ ორგანიზმში მიმდინარე სხვადასხვა ბიოლოგიური პროცესების შესწავლად. ამ გზით სწავლობენ ნივთიერებათა ცვლას, მის ინტენსივობასა და ლოკალიზაციას ამა თუ იმ ქსოვილსა და ორგანოში, ორგანიზმში შეღწეული ნივთიერების განაწილებას, მათ რთულ გარდაქმნებს და სხვ.

ორგანიზმში შეჰყავთ კვლევისათვის საინტერესო ნაერთი, რომელსაც უმატებენ გამოსაკვლევ ნივთიერებაში შემავალი ელემენტის რადიოაქტიურ იზოტოპს ანუ, როგორც იტყვიან, ნივთიერებას „ნიშნავენ“. რადიოაქტიური იზოტოპები — ნიშანდებული ატომები — ისე-

ვე იქცევიან, როგორც იმავე ელემენტის ატომები, რომელსაც იგი დაუმატეს. ისინი სწრაფად ჩაირთვებიან ცვლის პროცესებში და მოკლე ხანში შესაძლებელი ხდება მათი აღმოჩენა. მათი გამოვლინება ემყარება ფოტოგრაფიული პროცესის ქიმიას, რაც შემდეგში მდგომარეობს: გამოსაკვლევ ობიექტს, რომელშიც შეყვანილია იზოტოპი, დაფარავენ ფოტოფირფიტით ანუ ფოტომემულსით. ამ უქანასკნელთა მგრძობიარე შრეზე მოქმედებს ორგანიზმში არსებული იზოტოპის რადიოაქტიური გამოსხივება, რომელიც ასხივებს რა ამ შრეს, მასზე ფარულ გამოსახულებას წარმოქმნის. გამჟღავნებისას გამოსახულება ძლიერდება და ფოტოშრეზე მიიღება ანაბეჭდი — რ ა დ ი ო ა ვ ტ ო გ რ ა ფ ი, რომელიც ობიექტში შეყვანილი რადიოაქტიური ნივთიერების განაწილებას ასახავს. გამჟღავნების და ფიქსაციის შედეგად ობიექტში შავი მარცვლების სახით გამოვლინდება მეტალური ვერცხლის გროვები (მიღებული ფოტომემულსისის ჰალოიდური ვერცხლის აღდგენის შედეგად), რომელმაც შთანთქა რადიოაქტიური გამოსხივების ენერგია. ამ შავ მარცვლებს უწოდებენ ნ ი შ ნ ე ბ ს ან ტ რ ე კ ე ბ ს.

რადიოაქტიური იზოტოპის რაოდენობის განსაზღვრა, რომელიც ობიექტში ნივთიერების შედღწევის ინტენსივობის მაჩვენებელია, წარმოებს გაშავების ინტენსივობის განსაზღვრის გზით, სპეციალური ხელსაწყოს მიკროფოტომეტრის დახმარებით, ანდა მიკროსკოპის დიდი გადიდების ვერცხლის მარცვლების თვლით ფარდობის ერთეულზე.

ყველა ორგანულ ნივთიერებათა შედგენილობაში შედის წყალბადი და ნახშირბადი, ამიტომაც შესაძლებელია ძალზე მრავალგვარი ნაერთების მიღება, რომლებშიაც ჩართულია წყალბადის (H^3 — ტრიტიუმი) და ნახშირბადის (C^{14}) რადიოაქტიური იზოტოპები.

რადიოგრაფიული მეთოდის გამოყენებით მიღებულია მეტად მნიშვნელოვანი მონაცემები უჯრედის მიტოზური გაყოფის შესწავლის თვალსაზრისით, როგორც ცნობილია, უჯრედის მიტოზურ გაყოფას თან სდევს დნმ-ის რაოდენობის ზრდის რთული პროცესი და ქრომოსომთა რიცხვის გაორმაგება. ფიმიდინის გამოყენებისას (მონაწილეობს დნმ-ას წარმოქმნაში), რომელიც ნიშანდებულია წყალბადის რადიოაქტიური იზოტოპით (H^3), დადგენილია, რომ დნმ-ას სინთეზი და ქრომოსომთა რიცხვის გაორმაგება ხდება უჯრედის გაყოფამდე და ბირთვის ნივთიერებაში იმ ცვლილებათა დაწყებამდე, რომელთაც ადგილი აქვს მიტოზის დროს. ეს პროცესი გაყოფათა შორის პერიოდში — ინტერფაზაში მიმდინარეობს. მთელ იმ დროს, რომელიც მოიცავს უჯრედის მიტოზურ გაყოფას და მისთვის მზადებას ინტერფაზაში, უჯრედულ ციკლს უწოდებენ. რადიოგრაფიის დახმა-

რებით დადგენილია უჯრედული ციკლის ცალკეული პერიოდების ხანგრძლივობა, მათი ცვალებადობა, სხვადასხვაგვარი მგრძობელობა სხვადასხვა სახის ზემოქმედების მიმართ. ეს უკანასკნელი განსაკუთრებით მკვეთრად ვლინდება დასხივების დროს.

ფართოდ გამოიყენება რიბონუკლეინის მჟავის ნიშანდებულ წინამორბედთა ჩართვა იმ ურომებში, რომელნიც შეისწავლიან ამ მჟავის სინთეზს ქსოვილთა დიფერენცირებისა და ორგანოთა განვითარების პროცესში.

რადიოგრაფიული მეთოდი გამოყენებული იყო სეკრეტის წარმოქმნის პროცესის შესწავლისას (მაგალითად, იმ ნიშანდებულ ამინომჟავას ლოკალიზაციის მიხედვით, რომელიც ცილოვანი სეკრეტის შედგენილობაში შედის). თვალი გაადევნეს სეკრეტის წარმოქმნას მარცვლოვან ენდოპლაზმურ რეტიკულუმის ელემენტებში მისი პირველი აღმოცენებიდან ვიდრე გოლჯის აპარატის ვაკუოლებში სეკრეტორული გრანულების ფორმირებამდე.

რადიოგრაფიული მეთოდის ღირსება იმაში მდგომარეობს, რომ იგი საშუალებას იძლევა ნივთიერებათა ცვლის პროცესების კვლევა უჯრედებისა და მათი ნატიფი სტრუქტურების მთლიანობის დაურღვევლად წარმოებდეს. მორფოლოგიური კვლევა აქ ბიოქიმიურ კვლევასთან არის შეხამებული.

შ ი ნ ა ა რ ს ი

წინასიტყვაობა მეხუთე გამოცემისათვის	3
შესავალი	4
მოდღერება უჯრედზე.	11
1. ჰისტოლოგიის საგანი და მეთოდები: მოკლე ისტორიული მონაცემები.	11
2. მცენარეული და ცხოველური უჯრედები	29
3. პროტოპლაზმა	32
4. ბირთვი	54
5. უჯრედის სასიცოცხლო ფუნქციები	62

ემბრიოლოგიის საფუძვლები

6. ემბრიოლოგიის საგანი და მეთოდები: მოკლე ისტორიული მონაცემები	81
7. სასქესო უჯრედები	89
8. სასქესო ჭირკვლების აგებულება	102
9. განაყოფიერება	108
10. დაყოფა	116
11. გასტრულაცია	126
12. ლანცეტას განვითარება	131
13. ამფიბიების განვითარება	137
14. ფრინველების განვითარება	151
15. ძუძუმწოვრების განვითარება	161
16. ადამიანის ჩანასახის განვითარება	171
17. პირდაპირი და არაპირდაპირი (ლარველი) განვითარება	177
18. განვითარების ადრეული სტადიების ექსპერიმენტული გამოკვლევა	181

მოძღვრება ჰსოვილებზე

19. ქსოვილების ცნება	194
20. ეპითელიური ანუ მოსაზღვრე ქსოვილი	195
21. შიდა გარემოს ქსოვილების საერთო დახასიათება	216
22. სისხლი და ლიმფა	217
23. საკუთრივ შემაერთებელი ქსოვილი	233
24. ხრტილოვანი ქსოვილი	248
25. ძვლოვანი ქსოვილი	254
26. კუნთოვანი ქსოვილი	270
27. ნერვული ქსოვილი	282
დასკვნა	304
მიკროსკოპიული ტექნიკის საფუძვლები	307

სბ № 555

რედაქტორი ლ. ამაშუკელი
მხატვრული რედაქტორი გ. ინასარიძე
ტექნიკური რ. გოგიშვილი
კორექტორი ლ. შვანგირაძე

გადაეცა ასაწყობად 17.III.78 წ.; ხელმოწერილია დასაბეჭდად 15.XII.82 წ.; ქალაქ-
ლის ზომა 60×90¹/₁₆, საბეჭდო ქაღალდი № 2, ნაბეჭდი თაბახი 20+0,25 ფერადი
ტაბულა, სააღრიცხვო-საგამომცემლო თაბახი 18,79.
ტირაჟი 3.000 შეკვ. № 13595

ფასი 80 კაბ.

გამომცემლობა „განათლება“, თბილისი, მარჯანიშვილის ქ. № 5
Издательство «Ганатлеба», Тбилиси, ул. Марджанишвили, № 5
1982

საქართველოს სსრ გამომცემლობათა, პოლიგრაფიისა და წიგნის ვაჭრობის საქმეთა
სახელმწიფო კომიტეტის ქუთაისის პოლიგრაფიული საწარმოო გაერთიანება
ქ. ქუთაისი, ი. ჭავჭავაძის პროსპექტი, 33.

Кутаисское полиграфическое производственное объединение
Государственного комитета по делам издательств, полиграфии
и книжной торговли Грузинской ССР.
г. Кутаиси, пр. И. Чавчавадзе, 33.